

SÉCRÉTION TUPIBARE DES LARVES DE SPIRORBINAE (ANNÉLIDES POLYCHÈTES).

par

Catherine Quiévreux.

Laboratoire de Biologie Générale, Strasbourg et Station Biologique de Roscoff.

Résumé

La plupart des larves de Spirorbes de type « *borealis* » possèdent un sécrétat tubipare abdominal impair situé dans la cavité du tube digestif postérieur ; quelques larves du type « *pagenstecheri* » ont un sécrétat thoracique pair. Ces deux sécrétats contiennent une fraction calcaire.

Dans une note précédente, nous avons décrit, dans les larves de *Paradexiospira vitreus* (Fabricius) et *Paralaeospira malardi* (Caullery et Mesnil) des « glandes thoraciques pluricellulaires » et des « glandes à mucus », ainsi qu'une sécrétion qui s'accumule dans la cavité de l'ébauche du tube digestif postérieur. Nous avons vérifié leur existence chez d'autres espèces de larves de Spirorbes en examinant leur rôle éventuel lors de la formation de l'ébauche coquillière postlarvaire.

Nous avons étudié diverses espèces récoltées dans la région de Roscoff (Finistère) :

- *Paralaeospira striata* Quiévreux.
- *Paralaeospira malardi* (Caullery et Mesnil).
- *Laeospira borealis* (Daudin).
- *Laeospira rupestris* (Gee et Knight-Jones).
- *Laeospira tridentatus* (Levinsen).
- *Laeospira inornata* (L'Hardy « forme des Laminaires »).
- *Paradexiospira vitreus* (Fabricius).
- *Dexiospira pagenstecheri* (Quatrefages).

Les animaux ont été fixés à différents stades : avant, pendant et après l'éclosion. Après une double inclusion gélose-paraffine, ils sont coupés à 5 μ et colorés.

I. ANATOMIE LORS DE L'ÉCLOSION.

Chez les larves vivantes de *Laeospira borealis* (Daudin), *Laeospira tridentatus* (Levinsen) et *Laeospira rupestris* (Gee et Knight-Jones), plusieurs auteurs ont décrit, au niveau du tube digestif postérieur, une tache blanche opaque et médiodorsale, définie par Hoglund comme une « glande coquillière » abdominale unique.

Nous avons observé une tache blanche analogue chez *Paralaeospira striata* Quiévreux et *Laeospira inornata* (L'Hardy) ; chez *Paradexiospira vitreus* (Fabricius) et *Paralaeospira malaridi* (C. M.), il existe une zone médiodorsale translucide à ce même niveau.

Le secrétat décrit, à l'histologie, dans le tube digestif postérieur de *Paradexiospira vitreus* (Fabricius), 1962, se retrouve chez toutes les espèces et correspond à la glande coquillière observée sur le vivant.

Chez *Dexiospira pagenstecheri* (Quatrefages), on observe dorsalement deux taches opaques, situées sous la collerette, de part et d'autre de l'endoderme thoracique ; selon Hoglund, il y aurait ainsi chez cette espèce une double glande coquillière thoracique.

Considérant la position et la nature de ces sécrétions que l'étude histochimique nous a permis de préciser, nous définirons trois types de larves de Spirorbes (tableau I).

TABLEAU I — Secrétat tubipare

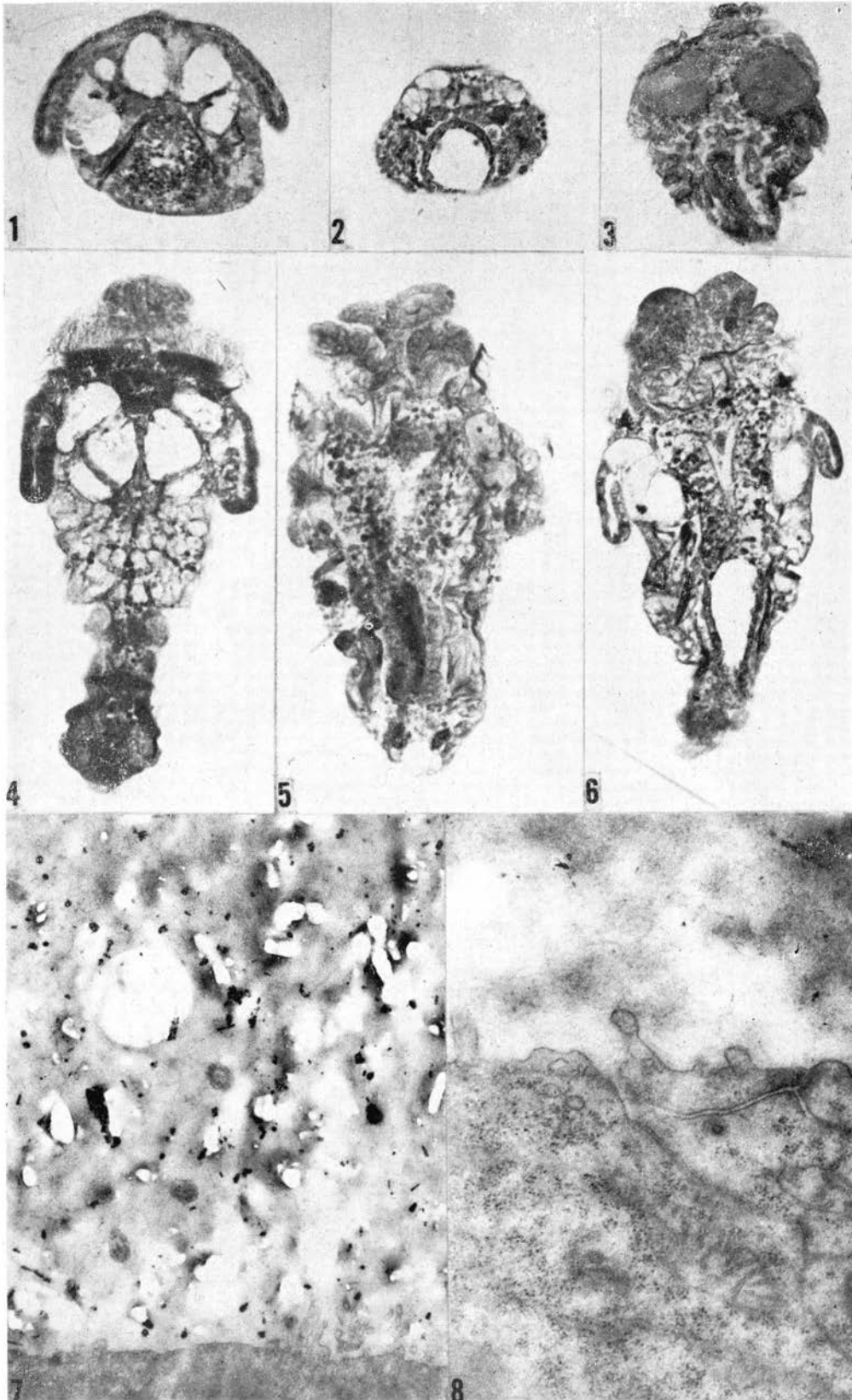
	BOUIN		FORMOL				HALMI
	Masson	PAS	Stoelzner	Kossa	Masson	PAS	Fuchsine paraldehyde
Larves de type I « borealis »	incolore	incolore	brun	noir	bleu	rose	incolore
Larves de type II « vitreus »	bleu	rose	incolore	incolore à gris	bleu	rose	résidu violet
Larves de type III « pagenstecheri »	incolore	incolore	brun	noir	bleu	rose	incolore

D'après les réactions positives aux colorations de Stoelzner et Kossa, après fixation au formol, nous constatons que les sécrétats de *Dexiospira pagenstecheri* (Quatrefages), *Laeospira borealis* (Daudin), *Laeospira tridentatus* (Levinsen), *Laeospira inornata* (L'Hardy), *Paralaeospira striata* Quiévreux contiennent une fraction calcaire (pl. I, fig. 1, 3 et 5).

Dans le cas de *Paradexiospira vitreus* (Fabricius), ces réactions sont négatives, mais le secrétat se colore après les réactions de Masson et du PAS, après fixation au formol et même après fixation au Bouin. On peut admettre ainsi que le secrétat ne contient pas de fraction calcaire, à moins que le calcaire ne soit masqué par une liaison avec une mucoprotéine (Swann, Vovelle, hypothèse du calcaire masqué).

PLANCHE I

1-2 : Coupe transversale de la larve de *Laeospira tridentatus* X 350. — 3 : Coupe longitudinale dorsale de la larve de *Dexiospira pagenstecheri* X 350. — 4 : Coupe longitudinale ventrale de la larve de *Laeospira tridentatus* X 350. — 5 : Coupe longitudinale dorsale de la larve de *Laeospira borealis* après fixation X 350. — 6 : Coupe longitudinale dorsale de la larve de *Laeospira tridentatus* X 350. — 7 : Ultrastructure du secrétat abdominal de la larve de *Laeospira borealis* X 11.000. — 8 : Cellule intestinale X 20.000.



Chez *Paralaeospira malardi* (C. M.), la réaction de Stoelzner est positive, celle de Kossa aussi, mais plus faiblement. Après fixation au Bouin, on retrouve parfois le sécrétat coloré comme chez *Paradexiospira vitreus* (Fabricius), alors que chez toutes les autres espèces, il est complètement dissous. Il y a donc analogie entre les sécrétats de *Paralaeospira malardi* et *Paradexiospira vitreus*, analogie déjà décelable par la morphologie externe. Les différences de nature des sécrétats tubipares larvaires entre les espèces, peuvent être un premier indice des différences qu'on constate entre les tubes adultes. Si l'on compare le tube de *Laeospira borealis* (Daudin) et celui de *Paradexiospira vitreus* (Fabricius), on remarque que l'un est blanc opaque et assez friable, alors que l'autre est translucide et très dur.

L'étude au microscope électronique confirme que, chez *Laeospira rupestris* (Gee et Knight-Jones) le sécrétat, de nature hétérogène, se trouve bien dans la cavité du tube digestif postérieur dont les cellules, ciliées, sont inégalement prolongées par de courtes microvillosités (pl. I, Fig. 7).

En dehors de ce sécrétat, nous avons observé deux types de cellules sécrétrices ectodermiques : les cellules sécrétrices de type A (« glandes pluricellulaires thoraciques ») et les cellules sécrétrices B (« glandes à mucus »). La réaction au PAS est positive pour toutes ces cellules mais à divers degrés (tableau II). Des colorations spécifiques des polysaccharides précisent leur nature.

TABLEAU II — Cellules sécrétrices A et B. Larves de type I, II, III.

	BOUIN				FORMOL			HALMI
	Masson	PAS	PAS + bleu Alcian	Muci- carmin	Masson	PAS	PAS + bleu Alcian	Fuchsine paraldehyde
Cellules sécrétrices A	bleu clair	rose	vert bleu	rose	bleu	rouge	vert- bleu intense	mauve
Cellules sécrétrices B	bleu foncé	rouge foncé	rouge foncé	rouge foncé	bleu foncé	rouge foncé	rouge foncé	violet

Les cellules sécrétrices A (pl. I, fig. 4), sont en nombre variable d'une espèce à l'autre ; elles ont un protoplasme hyalin, des noyaux allongés et repoussés à la périphérie et sont disposées en couronne autour du tube digestif thoracique antérieur. Elles sont très vivement colorées par le bleu Alcian et contiennent donc des muco-polysaccharides acides. Après fixation au formol, la réaction est encore plus prononcée. Il y aurait donc une substance associée à ces polysaccharides et dissoute par le Bouin, comme nous l'avons déjà fait remarquer en 1962.

Les cellules sécrétrices B (pl. I, fig. 5) ont un protoplasme granuleux, des noyaux ronds et volumineux ; elles sont situées dans l'ectoderme latéral. Présentant une réaction fortement positive au PAS et au mucicarmin, il s'agirait donc ici de mucoprotéines. Nous avons remarqué cependant une différence de nature entre les cellules sécré-

trices des deuxième et troisième segments thoraciques (1962). Cette différence se confirme : après une coloration combinée bleu Acian plus PAS, la paire postérieure réagit fortement au PAS seul, alors que la paire antérieure montre un ensemble de granulations rouges et de granulations vertes. Ainsi, les paires postérieures seraient de nature mucoprotéinique et les paires antérieures contiendraient une association de mucoprotéines et de mucopolysaccharides acides.

II. RÔLE.

A. Sur le vivant, à la métamorphose.

À l'éclosion, on peut donc observer dans une larve de *Spirorbis* un secrétat calcaire et deux types de cellules sécrétrices, les unes à mucoprotéines, les autres à mucopolysaccharides acides.

D'après les observations d'Hoglund (1954), la larve de *Laeospira tridentatus* (Levinsen) « au moment de sa fixation, tourne en rond autour de son axe et perd sa prototroche. Le contenu de la glande coquillière s'élimine, la sécrétion consiste en petites particules et se vide en 5 secondes. À force de tourner en rond, la larve est complètement enveloppée dans un tube primaire transparent construit avec le matériel de la glande tubipare. Ce tube primaire est bientôt remplacé par un tube calcaire qui se courbe selon l'espèce ».

Nous avons suivi les métamorphoses de plusieurs espèces de *Spirorbis*. Nous décrivons ici la métamorphose typique de *Laeospira borealis* (Daudin) complétant ainsi les observations d'Hoglund.

Une à deux heures après sa libération, la larve nage moins activement en tirant de longs fils muqueux derrière elle. La fixation peut alors commencer.

La larve s'immobilise, la face ventrale contre le substrat ; puis elle se contracte, perd les touffes de poils apicaux et postérieurs. Les cils de la prototroche battent plus violemment, se raidissent et la prototroche s'élimine par quartiers. On distingue encore une couronne postorale. En même temps que la perte de la prototroche, ou même parfois avant, la larve vide son secrétat tubipare (en 8 secondes environ) par l'anus. Le contenu forme un petit amas sur l'abdomen, la larve agite alors ses soies thoraciques et sa ciliature, et commence à le répartir autour d'elle. Les soies ont un très grand rôle en déplaçant l'excrétat jusqu'à la collerette. S'enveloppant dans ce premier tube, la larve se retourne puis se place la face dorsale contre le substrat ; l'opération a duré 30 secondes environ.

Pendant que la prototroche disparaît, la tête poursuit sa différenciation : le bourgeon operculaire fait saillie ainsi que les bourgeons tentaculaires. La collerette s'élargit ; on distingue une mince couche cellulaire sur toute la périphérie et, dorsalement, deux débuts de languette. Très peu de temps après la formation de ce tube (quelques minutes), l'animal s'en extrait légèrement en rabattant les bords de la collerette. La calcification commence alors sous la collerette. À ce

stade, on distingue les six bourgeons tentaculaires et le bourgeon operculaire. Au bout de six heures environ, le tube commence à se courber, et 24 heures après la fixation, le premier tour de spire est fermé.

B. Histologie.

L'examen histologique des animaux après la métamorphose confirme, chez toutes les espèces, la disparition du secrétat : la cavité digestive postérieure est vide et mince, ses parois se sont rapprochées. Lorsqu'on a fixé l'animal avec son tube, au formol, et qu'on procède à des colorations spécifiques du calcaire, on constate que la teinte obtenue au niveau du tube est celle du secrétat lors de l'éclosion. Le secrétat a donc formé le premier tube de l'animal. Il s'agit bien d'un « secrétat tubipare ».

Chez la postlarve, on retrouve les cellules sécrétrices B dans l'ectoderme mais elles sont plus réduites et moins nombreuses que chez la larve, surtout dans la région abdominale.

Les cellules sécrétrices A, encore présentes, disparaissent peu à peu les jours qui suivent la fixation. Elles contribuent probablement à la formation du bouclier thoracique ventral de l'adulte et du complexe qui entoure les glandes tubipares adultes.

Ces glandes sont déjà visibles un jour après la fixation. Elles proviennent des cellules sécrétrices B qui bordent étroitement les cellules sécrétrices A les plus latérales et débouchent ventrolatéralement, juste sous la collerette. Dans leur lumière, on peut observer une substance colorable, après la réaction de Masson ou du bleu Alcian, mais incolore après celles de Kossa ou de Stoelzner. A ce stade, on ne peut donc mettre le calcaire sécrété en évidence. Mais leur position et surtout leur ouverture très nette sous la collerette les assimilent aux glandes tubipares adultes décrites par Vovelle (1956). Ce sont ces glandes qui sont responsables de la calcification du tube définitif.

C. Cas de *Dexiospira pagenstecheri* (Quatrefages).

Chez cette espèce à secrétats thoraciques, la métamorphose diffère de celle de *Laeospira borealis* (Daudin).

Quelques heures après l'éclosion, alors que le premier tube est déjà formé, on remarque encore les secrétats tubipares : leur taille est cependant fort réduite. Peut-être y aurait-il dans ce cas évacuation lente des secrétats.

III. ORIGINE.

Salensky (1883) observe sur un embryon très jeune de *Pileolaria* sp. (Salensky) une cavité abdominale, « cavité ovulaire entourée de petites cellules », se formant, suppose-t-il, « dans la masse même de l'entoderme par le même processus qui a amené la formation de la

cavité digestive ». Cette cavité se retrouve tout le long du développement.

Il décrit aussi des « masses glandulaires accumulées dans les parties latérales ectodermiques du corps » et donnant naissance aux glandes tubipares, ces dernières, selon lui, étant « deux plaques ovales situées sous la collerette et se recourbant sur la face dorsale de l'embryon ».

Or, nous ne savons pas exactement de quelle espèce il s'agit. Salensky la décrit sous le nom de *Pileolaria militaris*. Mais, *Pileolaria militaris* est reconnue actuellement sous le nom de (*Spirorbis*) *Laeospira militaris* (Claparède) et les larves de cette espèce ont un secrétat tubipare abdominal unique, selon Woskressensky (1924).

Devant cette incertitude, nous ne pouvons discuter le problème des secrétats ; nous ne retiendrons que la formation précoce d'une cavité abdominale.

Goette (1882) décrit une substance hyaline située à l'extrémité postérieure de l'abdomen chez la larve de *Spirorbis nautiloides* (Sars 1850), (actuellement (*Spirorbis*) *Laeospira borealis* Daudin). Il suppose que cette substance « provient d'une cellule mésodermique qui est devenue hyaline et s'est transformée en masse sphérique logée dans l'endroit même où plus tard sera le siège de l'anus ». Ainsi la position de cette substance hyaline et celle de la cavité abdominale décrites par Goette et Salensky sont tout à fait similaires, seules leurs origines diffèrent.

Chez *Pomatoceros triqueter*, Segrove (1941) note des glandes tubipares larvaires sous la collerette, d'origine ectodermique et un tube digestif postérieur, endodermique.

A notre connaissance, ces quelques données sont les seules observations sur l'origine des secrétats tubipares larvaires.

Au cours du développement de *Dexiospira pagenstecheri* (Quatrefages), nous avons remarqué, dans des embryons très jeunes, une cavité abdominale entourée de cellules en rosette. Elle apparaît dès la différenciation ectoderme-endoderme ; après la formation des ébauches de la collerette, on observe dans l'ectoderme sous-jacent, une paire de cavités (se colorant en bleu après la réaction de Masson alors que la cavité abdominale reste incolore). Ces cavités sont probablement à l'origine des secrétats tubipares de cette espèce. Aux stades ultérieurs elles s'agrandissent, alors que la cavité abdominale s'allonge et se réduit. Les cellules sécrétrices A et B apparaissent plus tardivement dans l'ectoderme.

Ainsi, chez *Dexiospira pagenstecheri* (Quatrefages), l'origine ectodermique des secrétats tubipares correspondrait à celle des glandes tubipares de *Pomatoceros*.

Chez *Paradexiospira vitreus* (Fabricius) et *Paralaeospira malardi* (C. M.), nous remarquons, comme chez *Dexiospira pagenstecheri* (Quatrefages) et à partir du même stade embryonnaire, une cavité abdominale remplie d'une substance légèrement colorable et qui s'agrandit au cours du développement.

Toujours au même stade, les embryons de *Laeospira borealis* (Daudin) présentent une cavité analogue mais on n'y décèle aucune

trace calcaire. C'est seulement lorsque les cellules sécrétrices A sont déjà bien développées qu'on peut y distinguer un faible louche.

D'après les premières observations effectuées au microscope électronique, les cellules bordant la cavité intestinale postérieure font partie du massif endodermique séparé du mésoderme par une basale continue.

IV. CONCLUSION.

L'étude morphologique et histologique de quelques larves de *Spirorbis* nous a permis de confirmer l'existence et de préciser la nature et le rôle de leurs secrétats tubipares.

Reprenant le tableau comparatif des larves de *Spirorbes* (1962) d'après Hoglund, nous pouvons le compléter en notant la présence chez *Paradexiospira vitreus* (Fabricius) et *Paralaeospira maldardi* (C. M.), d'un secrétat tubipare abdominal.

En examinant toutes les espèces dextres, nous constatons qu'il y a corrélation, sans doute fortuite, entre la position des secrétats tubipares et le mode d'incubation : les espèces qui incubent dans l'opercule, ont des larves à secrétats tubipares doubles, contrairement à celles dont les larves, incubées dans le tube, ont un secrétat abdominal unique.

Par contre (exception faite de la larve de *Pileolaria sp.* Salensky dont la détermination est incomplète) toutes les espèces sénestres étudiées forment un groupe bien homogène à secrétat tubipare abdominal quel que soit le mode d'incubation.

Summary

A single calcareous secretion is observed in the posterior gut-cavity of the larvae *Laeospira borealis* (Daudin), whereas in the larvae *Dexiospira pagenstecheri* (Quatrefages) a thoracic bilateral secretion is noticed. These secretions are participating in the building process of the first tube.

Zusammenfassung

Das Studium mehrerer Spirorbisarten zeigt eine Sekret im Lumen des Hinterrams bei *L. borealis* (Daudin) und beiderseits des Vorderdarms bei *D. pagenstecheri* (Quatref.). Diese Absonderungen enthalten Kalksubstanzen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- DE SILVA, P.H.P. et KNIGHT-JONES, E.W., 1962. — *Spirorbis corallinae* n.sp. and some other Spirorbinae (Serpulidae) common on british shores. *Journ. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 42, pp. 601-608.
- GEE, J.M. et KNIGHT-JONES, E.W., 1962. — The morphology and larval behaviour of a new species of *Spirorbis* (Serpulidae). *Journ. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 42, pp. 641-654.

- GOETTE, A., 1882. — Untersuch. uber Entwickl. d. Wurmer. *Leipzig*, 8, p. 104.
- HOGLUND, L., 1952. — Notes on the morphology and biology of some *Spirorbis* larvae. *Zool. Bid. Uppsala*, 29, pp. 261-275.
- L'HARDY, J.-P. et QUIÉVREUX, C., 1962. — Remarques sur le polymorphisme de *Spirorbis borealis* (Daudin). *C.R. Ac. Sc. Paris*, 255, pp. 2173-2175.
- QUIÉVREUX, C., 1962. — Morphologie et anatomie des larves de *Spirorbis vitreus* (Fabricius) et *Spirorbis malardi* (C.M.). *Cah. Biol. Mar.*, III, pp. 1-12.
- QUIÉVREUX, C., 1963. — *Paralaeospira striata* n.sp., nouvelle espèce de Spirorbinae (Annélide polychète). *Arch. Zool. Exp. Gén.* (sous presse).
- SALENSKY, W., 1883. — Etudes sur le développement des Annélides. III. *Pileolaria*. *Arch. Biol.*, IV, pp. 1-15.
- SEGroVE, F., 1941. — The development of the Serpulid *Pomatoceros triqueter*. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, 82, pp. 467-540.
- SWANN, E., 1956. — The calcareous tube secreting glands of Serpulid Polychetae. *Journ. Morph. Philadelphia*, 86, pp. 285-314.
- VOVELLE, J., 1956. — Formation des tubes de Serpulidés. *Bull. Lab. Mar. Dinard*, 42, pp. 10-32.
- WOSKRESSENSKY, N., 1924. — Sur l'anatomie de *Pileolaria militaris* (Claparède), Polychète sédentaire. *Rev. Zool. Russe*, 4.