

DÉVELOPPEMENT ONTOGÉNÉTIQUE DE LA RADULA CHEZ LES POLYPLACOPHORES

par

B. Sirenko et Yu. Minichev

Laboratoire de Zoologie des Invertébrés, Université de Leningrad.

Résumé

Les auteurs étudient le développement de la radula chez divers représentants des Chitons. Dans la trochophore, la radula primordiale prend naissance sous forme d'une rangée longitudinale de plaques chitineuses. Leur fragmentation aboutit à la formation des dents de la radula définitive sur lesquelles se forment secondairement les tranchants cuspidés siliceux. Les dents latérales apparaissent successivement par fragmentation d'une plaque primordiale entière. Une hypothèse est formulée sur quelques étapes du développement de la radula au cours de la phylogenèse.

Les caractéristiques des grands groupes de Mollusques — des ordres aux classes — portent sur les caractères de l'appareil radulaire aussi bien que sur les particularités de l'organisation du coelome, du pied, de la coquille et des cténidies. L'étude de l'origine et de l'évolution de la radula est l'un des problèmes fondamentaux pour la morphologie des Mollusques. Les données du développement de l'appareil radulaire, apportées ici, présentent un intérêt pour la compréhension des premières étapes de l'évolution des Mollusques.

Nous avons utilisé, pour cette étude, les trochophores et les juvéniles de Chitons appartenant aux espèces suivantes : *Schizoplax brandtii* (Midd.), *Hanleyella asiatica* Sirenko, *Tonicella marmorea* (Fabr.), *T. beringensis lucida* Sirenko, *Spongioradsia aleutica* Dall, *Placiphorella borealis* Pilsbry.

DÉVELOPPEMENT DE LA RADULA

L'appareil radulaire offre généralement peu de variations chez les Chitons adultes (Simroth, 1892-1894 ; Plate, 1901 ; Ivanov, 1946 ; Hyman, 1967). Les plaques radulaires sont disposées en de nombreuses rangées transversales sur une membrane mince non structurée (Fig. 1). Chaque rangée se compose de trois dents centrales (c) : une médiane (m) et les deux premières latérale (l₁). Des deux côtés de ces

dernières se trouve une grande dent latérale très fortement pigmentée, à tranchant garni de cuspides (l_2). Puis viennent six paires de plaques latérales (l_3-l_8) dont la cinquième se distingue nettement par sa longueur. Les sommets des dernières se disposent entre les secondes plaques latérales, formant ainsi un outil efficace, fonctionnant comme grattoir.

Les dents de la radula se développent au fond de la gaine radulaire, à partir d'un épithélium aux cellules allongées. Les dents latérales (l_3-l_8) prennent naissance de chaque côté du bourrelet glandulaire qui sécrète les plaques centrales et les secondes plaques latérales de la radula ($c + l_2$). L'étude de la radula définitive montre déjà une certaine différence entre les plaques centrales et les secondes latérales, d'une part, et toutes les autres latérales, d'autre part. Cette différence devient plus évidente lors de l'étude du développement de l'appareil radulaire.

Chez les larves pélagiques présentant déjà l'ébauche des plaques coquillères, l'appareil radulaire apparaît sous forme d'une saillie ventrale de la partie ectodermique de l'intestin. Les premières étapes

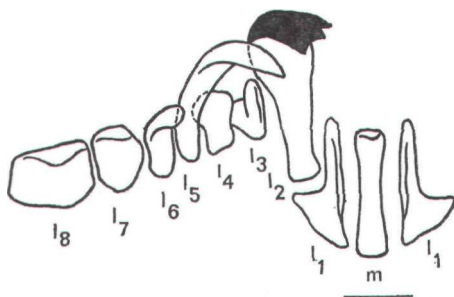


FIG. 1
Tonicella marmorea
Schéma de la radula définitive
(d'après Ivanov, 1946).

de la formation de la radula sont liées à la différenciation d'une rangée de plaques chitineuses placées juste au milieu, sur la paroi inférieure de la courte gaine radulaire (Fig. 2 A). Au cours de l'allongement de la radula, les plaques antérieures prennent une couleur plus foncée et l'aspect caractéristique et très particulier des dents de Chiton adulte. On peut voir sur la figure 2 A que leur base, très étroite et recourbée, porte à ses extrémités des cuspides très dures et nettement recourbées. Les sommets de ces dernières sont dirigés vers le fond de la gaine radulaire. La largeur des plaques est trois fois plus grande que leur hauteur. Les plaques latérales manquent. Ce type de radula se maintient chez les formes jeunes fixées sur le fond et qui possèdent déjà un pied bien formé, une coquille et des spicules. On trouve une radula monosériale identique chez des trochophores de deux espèces de Chitons que nous n'avons d'ailleurs pas déterminées. A défaut d'une étude des stades ultérieurs de la radula chez ces deux espèces, son développement n'a pas pu être analysé. De l'absence de ces plaques médianes chez les Chitons adultes, nous pouvons déduire théoriquement que cette radula larvaire s'atrophie et est ensuite remplacée par une radula nouvelle. Cependant, l'étude des autres espèces a démontré que les plaques primordiales se conservent, sous un aspect modifié il est vrai, dans la structure de la radula définitive.

Le développement ultérieur de la radula se résume dans la fissuration en trois des dents primordiales, dans l'atrophie graduelle de la dent médiane déjà formée ainsi que dans la transformation des dents latérales en secondes latérales (l_2) définitives. Nous avons suivi en détail ce processus chez *Schizoplax brandtii*. Les larves de 0,6 mm de long, pourvues de sept plaques coquillières, possèdent une plaque

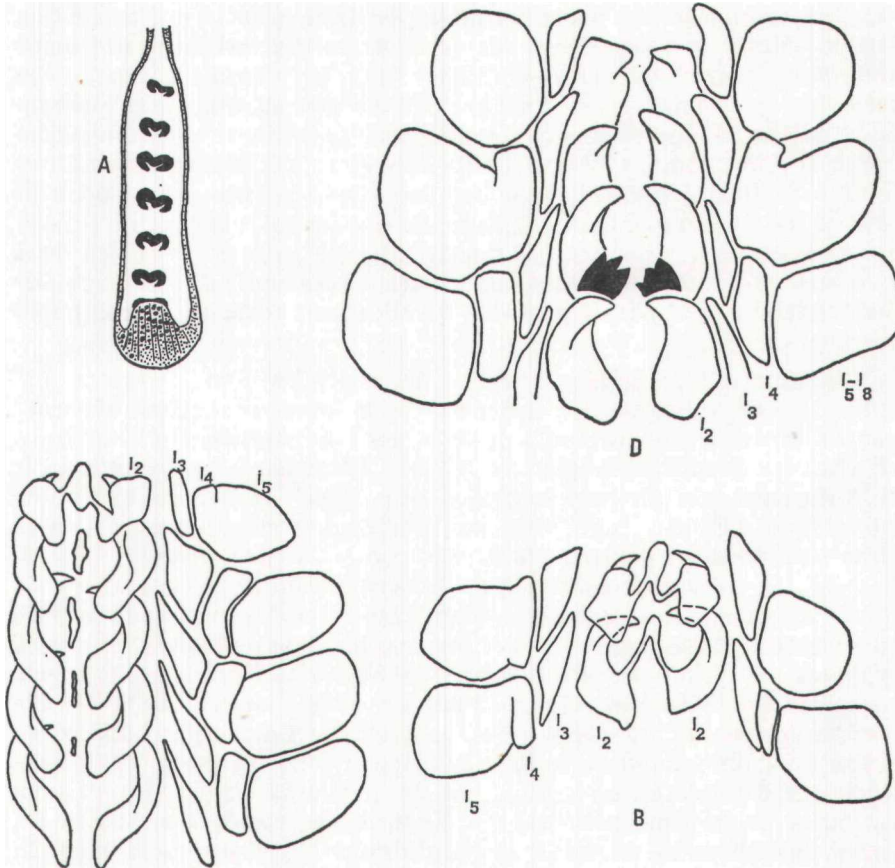


FIG. 2

Développement de la radula des Chitons.

A : radula dans la gaine radulaire de la trochophore de *Lepidopleurus* (?) de 0,3 mm ; B : une partie de la radula de la larve de *Schizoplax brandtii* de 0,6 mm ; C : une partie de la larve de *S. brandtii* de 0,65 mm ; D : partie antérieure de la radula de la larve de *S. brandtii* de 0,9 mm.

c : dents centrales ; l : dents latérales ; m : dent médiane.

médiane divisée en trois (Fig. 2 B) qui, par sa disposition et sa structure, correspond à la plaque de la radula monosériale des trochophores décrites ci-dessous. Ses parties marginales ont une base assez large portant un denticule recourbé. Elles sont reliées par une mince lamelle en pointe vers le haut. Dans les rangées transversales plus jeunes, placées à la base de la gaine radulaire, cette lamelle conjonctive n'est plus reliée aux dents extrêmes ; elle diminue puis disparaît complè-

tement vers la sixième rangée (Fig. 2 C). A partir de cette rangée, les odontoblastes commencent à sécréter la radula sans plaques médianes. Les dents marginales ressemblent nettement à la radula monosériale larvaire mais elles possèdent, en même temps, des caractères propres aux secondes dents latérales de la radula définitive (1_2). Leur position est bien définie par rapport aux dents centrales de la seconde génération qui apparaissent un peu plus tard. Leurs sommets, dans les rangées les plus jeunes prennent un aspect tricuspide et une coloration foncée tandis que les dents les plus âgées conservent leur forme simple et courbe. Il est à souligner que les sommets foncés des secondes dents latérales se forment comme une superstructure secondaire sur la plaque radulaire primordiale. Lors d'une pression mécanique sur la radula, ces tranchants foncés se détachent suivant une ligne bien déterminée et la base des dents reprend son aspect primitif (Fig. 2 D). La composition chimique de ces cuspidés diffère nettement de celle des autres parties des dents. Elles ne sont pas solubles dans les alcalis forts ni les acides concentrés, exception faite pour l'acide fluorhydrique et il paraît probable qu'elles sont formées de composés siliceux.

Comme il a déjà été mentionné, les secondes dents latérales (1_2), après la réorganisation des dents centrales larvaires, restent séparées par un espace étroit. Cependant, cet aspect ne persiste pas longtemps et, chez les jeunes individus, de 0,8 à 1,3 mm de long, apparaissent déjà de nouvelles plaques centrales (Fig. 3, $m + 1_1$). A la différence des plaques centrales primordiales, elles sont transparentes, délicates et ne sont formées que par les parties centrales sans cuspidés (Fig. 3, a et b). Les diverses espèces de Chitons présentent des plaques de forme analogue. Les centrales restent assez longtemps impaires puis commencent à se fendre pour former les trois plaques centrales typiques des Chitons adultes. Chez *Spongioradsia aleutica*, le processus commence pour des individus de 2 mm environ, possédant déjà 20 rangées transversales de dents (Fig. 3, c et d). La plaque impaire se divise en trois : tandis que la médiane est plus ou moins rectangulaire, les deux latérales conservent en partie la forme des régions extrêmes de la dent primordiale. Nous avons constaté ces faits au cours de l'étude de certains Ischnochitonida. Les jeunes *Hanleyella* de 0,8 mm de long (ordre des Lepidopleurida) ont déjà trois dents centrales (Fig. 3, e).

En même temps que se différencient les dents centrales et les secondes latérales, les plaques latérales suivantes se forment. Chez les trochophores de *Schizoplax brandtii* de 0,6 mm environ, on trouve deux plaquettes transparentes très minces, disposées au niveau des premières rangées transversales, sur les côtés des dents denticulées : l'extérieure est large et arrondie, la suivante étroite et allongée. Cette dernière est probablement formée par la fissuration de la plaquette extérieure. On peut affirmer que les dents latérales suivantes se forment par fragmentation d'une plaque primitive. En particulier, le processus est nettement visible chez *Hanleyella asiatica*, *Tonicella marmorea*, *Schizoplax brandtii* (Fig. 2 B) et chez certaines autres espèces où on peut suivre toutes les étapes, de la plaque indivise qui, par une fente étroite, aboutit à la séparation complète des dents. La division successive des nouvelles plaques aboutit à la formation

d'une radula à 17 dents, typique chez les Chitons. Il est à remarquer que, pour certains, ce processus de séparation finissait au stade à six plaques latérales et aboutissait ainsi à une radula à 13 éléments. Nous avons réussi à mettre en évidence une radula néoténique chez

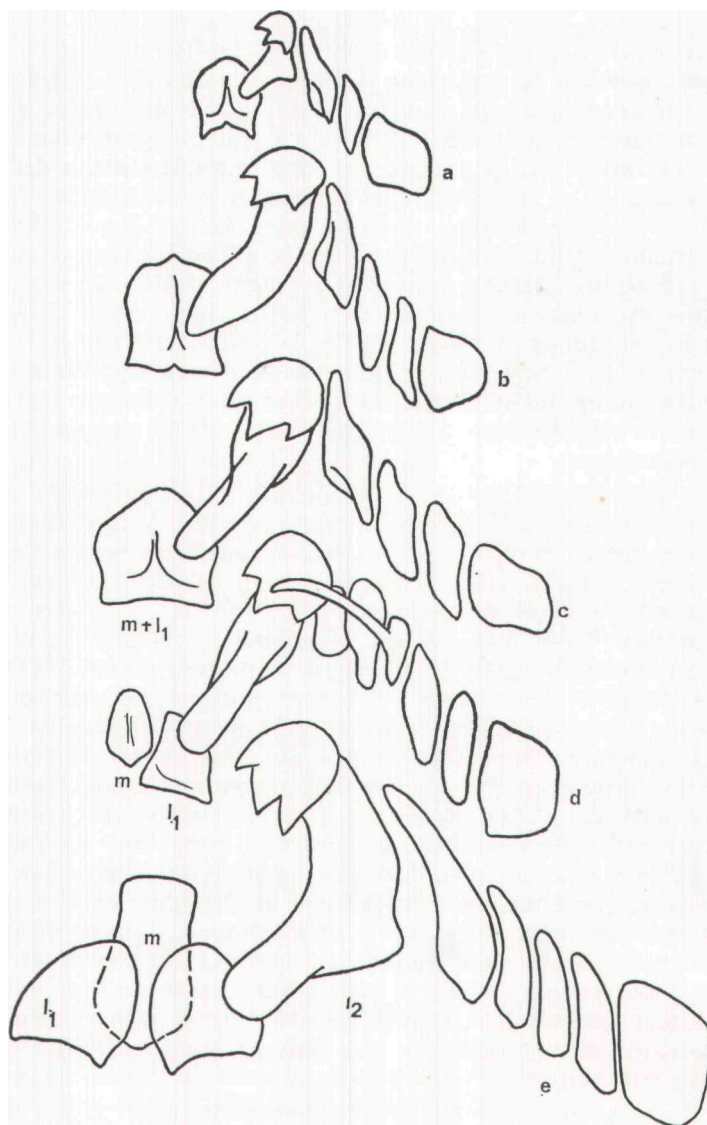


FIG. 3

Formation des plaques centrales de la deuxième génération de la radula.

a : *Schizoplax brandtii*, radula d'une larve de 1 mm de long ; b : *Tonicella marmorea*, radula d'une larve de 2 mm ; c : *Spongiaradsia aleutica*, seconde rangée transversale de la radula d'une larve de 2 mm ; d : *S. aleutica*, quatorzième rangée de la même radula ; e : *Hanleyella asiatica*, radula d'une larve de 0,8 mm.
l : dents latérales ; m : dent centrale.

les quatre espèces nouvelles des mers extrême-orientales. L'examen de *Placiphorella borealis* a montré que les larves de 0,6 à 0,8 mm sont encore dépourvues de radula.

DISCUSSION

On considère généralement comme primitive la radula formée d'un grand nombre de dents peu différenciées dans les rangées transversales. On trouve ce type chez les Gastéropodes inférieurs. Au cours de leur ontogenèse, le nombre de dents augmente progressivement et les dents larvaires sont pratiquement identiques aux dents définitives, la multiplication se réalisant aux extrémités des rangées transversales. Au cours du développement ontogénétique des Mollusques à radula spécialisée, le nombre de plaques caractéristique des formes adultes est réalisé simultanément. La fragmentation de ces plaques n'a jamais été observée jusqu'à nos jours chez aucun Gastéropode ou Céphalopode (nous avons pu étudier le processus du développement de la radula de *Todarodes pacificus* et de divers Opisthobranches). Par contre, pour les Chitons, le processus de fragmentation des plaques primordiales dans le développement de la radula est tout à fait caractéristique.

Selon Hescheler (1900) (voir Minichev, 1972), la radula apparaît dans l'évolution des Mollusques comme le résultat de la différenciation du cercle chitineux complet du pharynx des ancêtres polychétoformes. Formé d'un grand nombre de petits éléments chitinoïdes, il s'est divisé en mâchoire et en radula. Plusieurs faits viennent appuyer cette hypothèse. Tout d'abord, un tel armement primitif se rencontre chez les espèces inférieures de la très ancienne sous-classe des Opisthobranches. Ensuite, les formes primitives portent des mâchoires sur les parois dorsales et latérales de leur pharynx. Elles sont formées de petits éléments d'aspect semblable aux plaques de la radula. En outre, à l'intérieur du groupe des Polychètes, se rencontrent toutes les transitions entre des structures pharyngiennes faiblement différenciées et celles de constitution complexe, rappelant les mâchoires et les radulas des Mollusques. L'hypothèse de Hescheler, probablement justifiée pour les Conchifera, n'est pas applicable aux Chitons. Ces derniers sont, en effet, dépourvus de mâchoires. Aucun indice dans le développement de leur radula ne permet de supposer qu'elle provient d'une radula primitive plus large. Au contraire, nous pouvons affirmer que c'est la radula étroite, formée d'une seule rangée de plaques, qui a engendré celle des Chitons actuels. Dans leur ontogenèse, la substitution d'une radula large à la radula monosériale s'effectue assez tard. Il s'agit probablement d'un caractère atavique qui nous montre l'origine de cet organe.

Si les particularités de l'ontogenèse nous permettent de conclure quant à la succession des étapes phylogénétiques, nous devons admettre que la formation de la radula a passé par plusieurs étapes (Fig. 4). Il est fort possible que des Palaeoloricata paléozoïques possédaient déjà une radula monosériale étroite mais que la formation de leurs coquilles — typique pour les Chitons actuels — n'était pas encore achevée. Les plaques radulaires étaient sans doute pourvues de forts denticules latéraux (un type analogue est conservé chez certaines larves) et la radula entière fonctionnait comme une râpe

(Fig. *i*, a). La partie médiane était plus élastique, comme dans la radula larvaire, ce qui permettait aux denticules d'une seule plaque de fonctionner, en quelque sorte, indépendamment. Cette indépendance fonctionnelle a provoqué finalement l'isolement morphologique de deux grosses dents latérales munies, par la suite, de tranchants supplémentaires et qui devinrent ainsi des outils importants chez la radula (Fig. 4, b et c). Les autres plaques latérales, apparues plus tard, servaient sans doute au début d'éléments de support liés aux ligaments assurant la mobilité aussi bien que la fixation des dents en fonctionnement. Les plaques de la radula des Chitons actuels sont fixées par de tels ligaments dont le développement est déterminé,

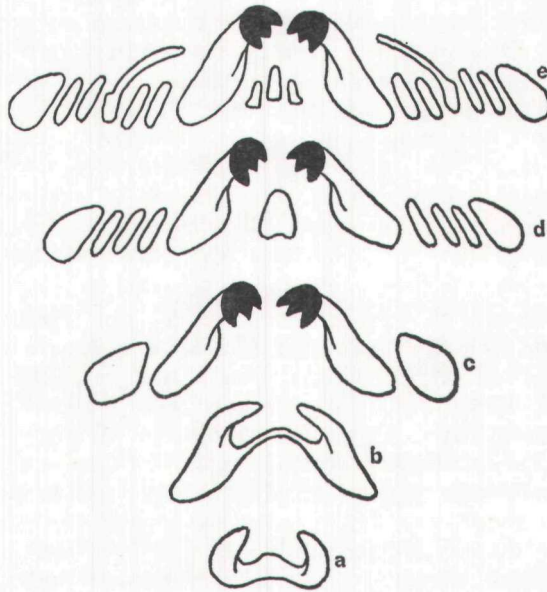


FIG. 4

Etapes probables de l'évolution de la radula des Chitons.

a : radula monosériale primordiale ; b : fragmentation de la plaque centrale ; c : formation du tranchant à cuspidés siliceuses et des plaques latérales ; d : fragmentation des plaques latérales et formation des plaques centrales de la seconde génération ; e : fragmentation des plaques centrales de la seconde génération et différenciation des plaques latérales.

dans une certaine mesure, par un développement faible de la membrane basale radulaire. A mesure qu'augmentait le nombre des plaques de support, plusieurs d'entre elles se différencièrent et se rattachèrent au groupe de dents fonctionnelles. Il est vraisemblable que les plaques centrales de nouvelle génération (Fig. 4, d et e) servaient également de support mais, après leur division, la plaque médiane de nouvelle formation acquit une fonction supplémentaire de nettoyage du substrat des petites particules nutritives. A cet égard, la radula de *Hanleyella asiatica* est significative. Dans cette espèce, les trois plaques centrales se forment précocement, se disposant en parties les unes sur les autres (Fig. 3, e). Elles sont reliées, entre elles et avec les secondes latérales, par les ligaments. La disposition spéciale des plaques latérales du groupe central exclut la possibilité d'une

fonction d'instrument tranchant. *Hanleyella* présente sans doute la première étape de formation des éléments de support. Chez la plupart des Chitons, l'appareil radulaire, avec les plaques centrales polyfonctionnelles, devient plus efficace.

Par l'origine et le mode d'évolution de leur appareil radulaire, les Polyplacophores sont tout à fait comparables aux Aplacophores. En fait, nous constatons, dans les deux groupes, des particularités semblables de développement. Il est à souligner que, lors de la formation de la radula bisériale des Aplacophores, les dents prennent naissance sous la forme de structures impaires médianes qui se fragmentent, ensuite, comme chez les Chitons, en deux plaques denticulées (Pruvot, 1900). Comme chez les Chitons, les dents formées peuvent conserver longtemps le ligament médian en pointe (Salvini-Plawen, 1972). Chez certaines formes, les plaques radulaires gardent la structure propre à la radula monosériale de la trochophore des Chitons (Heath, 1912). Le développement de la radula polysériale des Aplacophores n'a pas encore été étudié mais nous pouvons néanmoins supposer que leurs plaques latérales, comme chez les Chitons, sont formées également par les centres secondaires. En tous cas, les plaques latérales de teinte claire, typiques pour des Chaetodermatidae, manquent, selon nos observations, dans les jeunes stades de quelques espèces.

Ainsi, la radula des Polyplacophores et des Aplacophores n'est pas l'homologue de celle des autres Mollusques. L'armement pharyngien, dans ces deux phylums, s'est formé indépendamment, selon les différents types de différenciation de la couche primordiale cuticulaire des pharynx ancestraux. Apparaissant comme un organe monosériel, la radula des Polyplacophores et des Aplacophores a subi des transformations considérables dont la plus typique est la polymérisation des plaques dans les rangées transversales. Par contre, la tendance phylogénétique du développement de la radula des Gastéropodes et, dans une moindre mesure, de celle des Céphalopodes, est l'oligomérisation de ses éléments (Dogiel, 1954). Seuls, les Gastéropodes primitifs possèdent encore une radula du type primaire polysériel. Dans les groupes principaux de Gastéropodes, on observe une diminution du nombre de plaques des rangées transversales ainsi que leur différenciation compliquée (Turridae parmi les Pectinibranchia, Ringiculidae parmi les Opisthobranchia, Urocoptidae parmi les Pulmonata, etc.). Nous observons donc une sorte d'évolution inverse de l'appareil radulaire : les stades définitifs du développement de la radula d'une branche phylogénétique sont comparables au stade initial du développement de l'autre branche.

Summary

Development of radula in the ontogenesis of Polyplacophora

The development of radula has been studied in different chitons. The primary radula is formed in the trochophore as one longitudinal row of chitinoid plates. The fragmentation of these plates leads to the formation of hamate dents of the definitive radula on which firm crowns containing silicum secondarily form. The lateral dents form gradually due to the fragmentation of the initially single plate. The central dents of the definitive radula form rather lately in ontogenesis. A hypothesis is put forward that there are several stages of radula development in phylogenesis.

Резюме

Изучено развитие радулы у различных представителей хитонов. Первичная радула закладывается у трохофоры в виде одного продольного ряда хитиновых пластинок. Фрагментация этих пластинок приводит к образованию крючковых (вторых латеральных) зубов дефинитивной радулы, на которых вторично формируются твердые коронки, содержащие соединения кремния. Латеральные зубы возникают постепенно благодаря фрагментации вначале единой пластинки. Высказана гипотеза о наличии в филогенезе нескольких этапов развития радулы.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- DOGIEL, VA., 1954. — L'oligomérisation des organes homologues. Leningrad, pp. 1-368 (en russe).
- HEATH, H., 1912. — Spengelomenia. *Zool. Jahrb.*, Suppl. 15, pp. 182-194.
- HESCHELER, K., 1900. — • Mollusca, in: A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 3, pp. 1-509.
- HYMAN, L.H., 1967. — The invertebrates, 6, Mollusca, pp. 1-792.
- IVANOV, AV., 1946. — Amphineura, in: Cours pratique de Zoologie des invertébrés, 2, Moscou, pp. 57-80 (en russe).
- MINICHEV, Y.S., 1972. — Origine et relations phylogénétiques des Opisthobranchia et des Pulmonata. Bulletin («Vestník») de l'Université de Léningrad, 3, Biologie, 1, pp. 16-26 (en russe).
- PLATE, L., 1901. — Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. *Zool. Jahrb.*, Suppl. 5, pp. 281-600.
- SALVINI-PALAWEN, L. v., 1972. — Zur Morphologie und Phylogenie der Mollusken: Die Beziehungen der Caudofoveata und der Solenogastres als Aculifera, als Mollusca und als Spiralia. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, 184, pp. 205-394.
- SIMROTH, H., 1892-1894. — Amphineura, in: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 3, 1, pp. 1-355.