

MÉCANO- ET CHÉMOSENSIBILITÉ DES ROSETTES DE PÉDICELLAires CROISÉS DE L'ASTÉRIDE *MARTHASTERIAS GLACIALIS* (ECHINODERMATA)

par

Anne Lambert et Michel Jangoux

Laboratoire de Biologie marine (C.P. 160). Université Libre de Bruxelles,
50, av. F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles (Belgique).

Résumé

Les pédicellaire croisés de l'astéride *Marthasterias glacialis* sont groupés sur des rosettes dermiques. Pédicellaire et rosettes sont sensibles aux stimulations mécaniques et chimiques; ils peuvent présenter des comportements d'orientation, de défense et de retrait. La réaction d'orientation ne s'observe que chez les pédicellaire; elle se manifeste spontanément et s'intensifie dans tous les cas de stimulations. Les réactions de défense et de retrait caractérisent à la fois les pédicellaire et les rosettes; elles se manifestent essentiellement lors de stimulations. Les stimulations mécaniques induisent un comportement de défense alors que les stimulations chimiques induisent à la fois des comportements de défense et de retrait. L'analyse des résultats suggère que les réponses présentées lors de stimulations mécaniques sont la manifestation de la fonction propre des rosettes de pédicellaire (protection du tégument vis-à-vis d'objets indésirables) alors que celles présentées lors de stimulations chimiques traduiraient plutôt la sensibilité générale du tégument de l'astéride face à des modifications de la qualité chimique du milieu.

Introduction

Les pédicellaire sont de petits appendices externes portés par les échinides et de nombreux astérides. On leur attribue généralement une fonction de protection voire de défense de l'individu face aux agressions extérieures. Le comportement des pédicellaire a été principalement étudié chez les échinides où ils s'avèrent être, selon les types concernés, particulièrement sensibles aux stimuli mécaniques et/ou chimiques (Jensen, 1966, Chia 1969, Campbell 1974, 1976; pour la revue voir Campbell 1983). On connaît mal le comportement et la sensibilité des pédicellaire d'astérides. Ils réagissent nettement aux stimulations mécaniques (Lambert *et al.*, 1984) et interviendraient, chez certaines espèces, dans la capture de petites proies (Jennings 1907, Robilliard 1971).

Le présent travail s'intéresse aux pédicellaire croisés de l'astéride *Marthasterias glacialis*. Le but poursuivi était de caractériser à la

fois qualitativement et quantitativement les réactions des pédicellaires et des rosettes qui les supportent (1) après application de stimuli mécaniques localisés et (2) en présence de stimuli chimiques relativement grossiers (homogénats de proies potentielles; hémolymphes de prédateurs potentiels).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les spécimens de *Marthasterias glacialis* (L.) ont été récoltés à marée basse à Morgat (Bretagne, France), amenés au Laboratoire de Bruxelles et gardés en vie dans un aquarium en circuit fermé (10 °C, 30 p. 1.000 S).

Toutes les observations in vitro sont réalisées à l'aide d'un microscope stéréoscopique Wild M5. Rosettes et piquants associés sont prélevés (section des piquants à leur base) et placés sur un fond de paraffine coulé dans une boîte de Pétri de 5 cm de diamètre. Les rosettes sont ensuite immergées dans 4 ml d'eau de mer filtrée (filtre papier Selecta réf. 595; température de l'eau : 10 °C). Un temps de latence d'environ 5 mn est nécessaire pour que les rosettes installées in vitro retrouvent leur état quiescent (les stimulations sont toujours appliquées à des rosettes à l'état quiescent). L'observation des pédicellaires et de la rosette se fait pendant les 30 s qui suivent immédiatement le début de la stimulation (pour les témoins il s'agit de noter les mouvements spontanés que montrent les pédicellaires et leur rosette en l'absence de stimulation particulière). Les différentes réactions sont répertoriées et la manifestation de chaque type de réaction est notée (il n'est pas tenu compte du nombre de fois qu'une même réaction apparaît, mais simplement du fait qu'elle apparaît au moins une fois). Les différentes stimulations ont été chacune testées sur un effectif de 15 astérides à raison de 5 rosettes par astéride (effectif total : 75 rosettes). Le caractère significatif ou non des réactions observées pour chaque stimulation est établi en comparant le nombre de réactions de chaque type observé chez les rosettes stimulées et chez les rosettes témoins à l'aide du test de comparaison de deux pourcentages (coefficient de risque = 0,05; voir Lamotte 1967).

Les stimulations mécaniques (stimulations localisées) sont réalisées à l'aide d'un fil de platine (diamètre : 30 µm) monté sur un manche de verre. Les lots témoins consistent en des rosettes non stimulées, placées in vitro et dont l'activité spontanée est observée pendant les 30 s qui suivent immédiatement le retour à l'état quiescent.

Les stimulations chimiques sont réalisées en ajoutant au milieu expérimental des dilutions d'extraits de proies potentielles (*Mytilus edulis*, *Eupagurus bernhardus*) ou d'hémolymphes de prédateurs potentiels (*Carcinus maenas*). Les extraits de proies sont préparés en broyant au potter, dans 20 ml d'eau de mer filtrée, cinq individus de *M. edulis* et quinze abdomens d'*E. bernhardus*, respectivement. Les broyat sont dilués de moitié avec de l'eau de mer filtrée, centrifugés 15 mn à 7.000 t/mn (centrifugeuse Janetzki T 32 C) et le surnageant

est testé. La solution d'hémolymphe est préparée en rassemblant l'hémolymphe de 5 individus de *C. moenas*. L'hémolymphe est diluée de moitié avec de l'eau de mer filtrée, centrifugée 15 mn à 7.000 t/mn et le surnageant est testé. Les solutions à tester et les solutions témoins (eau de mer filtrée utilisée seule) sont amenées dans le milieu expérimental par deux tuyaux distincts terminés chacun par une pipette de verre immergée dans le milieu et surplombant la rosette. Le débit est réglé à 3.10^{-3} ml/s à l'aide d'une pompe péristaltique (Gilson Minipuls 2). Lors de chaque stimulation, la solution à tester (surnageant ou eau de mer filtrée) est délivrée pendant 30 s au cours desquelles les diverses réactions manifestées par les pédicellaires et leur rosette sont notées.

Des observations qualitatives réalisées *in vivo* ont permis d'apprécier la réactivité globale des astérides vis-à-vis des diverses stimulations effectuées *in vitro*. Pour ce faire dix astérides ont été successivement placés dans un plat en verre contenant 0,5 l d'eau de mer filtrée (10°C). Les dispositifs de stimulation et d'observation utilisés sont les mêmes que lors des expériences *in vitro*. Les réactions manifestées par les astérides en présence de petits *Carcinus moenas* (largeur approximative des individus : 1 cm) posés sur le tégument des bras ont été filmées à l'aide d'une installation vidéo SONY U-matic professional system. L'observation répétée des séquences filmées a permis de préciser le comportement des rosettes de pédicellaires croisés au contact des appendices du crustacé.

OBSERVATIONS ET RÉSULTATS

1. Ethogramme

La morphologie des pédicellaires croisés et des structures qui leur sont associées a été décrite par Lambert *et al.* (1984). Vus extérieurement les pédicellaires croisés paraissent sessiles; ils sont cependant portés par un pseudo-pédoncule formé d'un faisceau conjonctivo-musculaire très dense enfoui dans le derme de l'astéride (fig. 1). La partie visible, ou tête du pédicellaire, est formée de deux mâchoires se croisant à leur base et articulées sur une pièce basale unique. Chez *M. glacialis* les pédicellaires croisés sont de très petite taille (longueur de la tête : 0,2 à 0,4 mm). Ils sont groupés par lot d'environ 50, chaque lot étant porté par une protubérance dermique (la rosette) qui entoure la base d'un piquant primaire (piquants portés par les plaques abactinales ou marginales) (fig. 2 et pl. 2).

Chaque pédicellaire est animé de mouvements propres. Des mouvements de la rosette, mouvements entraînant un déplacement de l'ensemble des pédicellaires, s'observent également. Ces deux types de mouvement peuvent se manifester indépendamment : par exemple, l'ouverture et/ou la fermeture des mâchoires de quelques pédicellaires n'impliquent pas pour autant un déplacement de la rosette. Toutes observations confondues (activités spontanées et résultats des stimu-

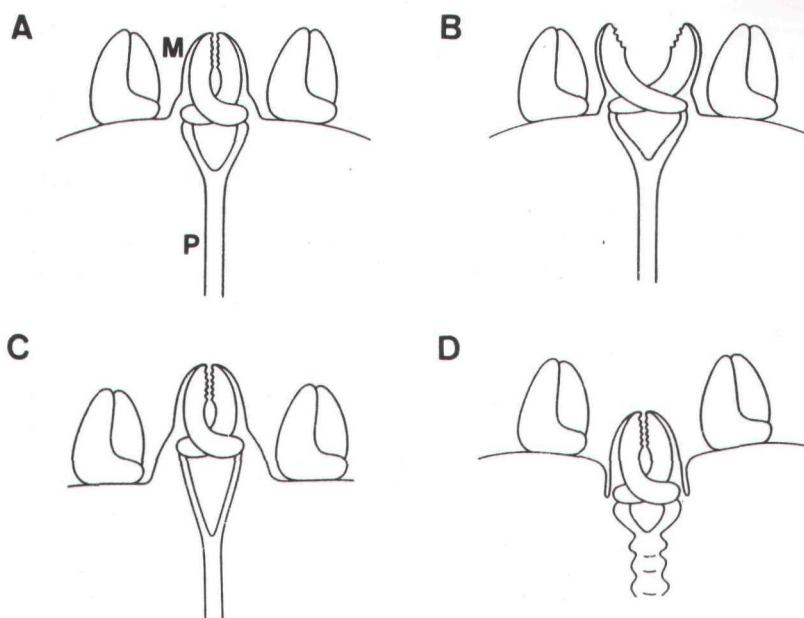


FIG. 1

Différentes positions des pédicellaires croisés. A, mâchoires fermées (position de repos). B, mâchoires ouvertes (réactions P2 et P3). C, pédicellaire étiré (réaction P4). I, pédicellaire rétracté (réaction P5). m, mâchoire; p, pseudopédoncule.

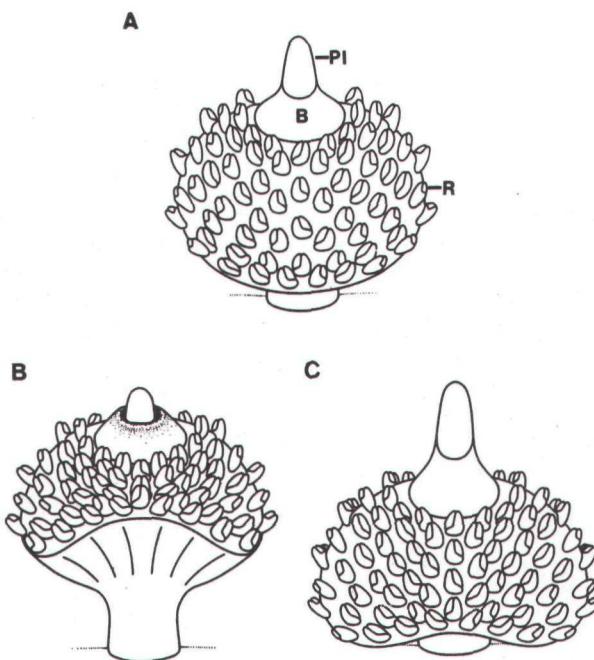


FIG. 2

Différentes positions des rosettes. A, rosette au repos. B, rosette en position élevée (réaction R1). C, rosette en position abaissée (réaction R2). b, bourrelet; pi, piquant; r, partie armée de la rosette.

lations mécaniques et chimiques) sept réactions différentes ont été répertoriées. Ces réactions se manifestent tantôt de façon exclusive, tantôt consécutivement voire même simultanément.

Réactions des rosettes. La position de repos des rosettes (RO) est celle de la figure 2a (voir aussi pls Ia et IIa) (pour rappel cette position n'implique pas que les pédicellaires sont inactifs). Deux réactions différentes peuvent se manifester : (A) une réaction d'élévation de la rossette le long de son piquant (réaction R1, voir fig. 2b et pl. I et II) et (B) une réaction d'abaissement (étalement) de la rossette contre le tégument de l'astéride (réaction R2, voir fig. 2c).

Réactions des pédicellaires. La position de repos des pédicellaires (PO) est celle de la figure 1a (un pédicellaire au repos peut aussi avoir les mâchoires légèrement entrouvertes). Cinq réactions différentes peuvent se manifester : (A) une réaction d'orientation du pédicellaire (mouvements de balancement ou de rotation de la tête par rapport à l'axe du pédicellaire; réaction P1), (B) une réaction simple d'ouverture ou de fermeture des mâchoires (réaction P2, voir fig. 1b), (C) une réaction combinée d'ouverture/fermeture des mâchoires au moins deux fois consécutivement (réaction P3), (D) une réaction d'étirement des pédicellaires (mouvement d'élévation des pédicellaires par rapport à la rossette; réaction P4, voir fig. 1c) et (E) une réaction de rétraction des pédicellaires au sein de la rossette (réaction P5, voir fig. 1d).

2. Activité spontanée

L'activité spontanée des rosettes et des pédicellaires, c'est-à-dire l'activité qui se manifeste *in vitro* en l'absence de toute stimulation, a été estimée sur un effectif de 375 rosettes correspondant à l'ensemble des échantillons témoins observés (Tableau 1). Les résultats obtenus indiquent que l'activité spontanée des rosettes est relativement faible : moins de 7 p. 100 des rosettes observées ont montré des mouvements, principalement des mouvements d'élévation. L'activité spontanée des pédicellaires est beaucoup plus marquée et représente un important « bruit de fond » (elle s'observe dans près de 40 p. 100 des cas). Les pédicellaires actifs manifestaient essentiellement des mouvements d'orientation (réaction P1).

TABLEAU 1
Activité spontanée des rosettes et des pédicellaires (n=375)

Activités des rosettes			Activité des pédicellaires		
Types de réactions	Nombre de réactions	: %	Types de réactions	Nombre de réactions	: %
R0	351	93.6 %	P0	229	61 %
R1	20	{ 6.4 %	P1	136	
R2	9		P2	11	
			P3	9	{ 39 %
			P4	14	
			P5	23	

1. Les pourcentages indiqués représentent la proportion de rosettes et de pédicellaires ayant ou n'ayant pas manifesté une ou plusieurs réactions spontanées.

3. Stimulations mécaniques

Deux catégories de stimulations mécaniques doivent être considérées. La première s'intéresse à la rosette dans son ensemble (stimulations du sommet du piquant ou du bourrelet de la rosette); la seconde s'intéresse aux pédicellaires indépendamment de la rosette qui les soutient (stimulations de la face externe ou interne des mâchoires). Pour chacune de ces stimulations toutes les réactions de type P ou R ont été relevées. Toutefois les réactions de type P ont dû être quantifiées différemment selon la catégorie de stimulation. Lors de stimulations des mâchoires d'un pédicellaire, la réponse est simple (présence ou absence de réaction de la part du pédicellaire stimulé). Lors de stimulations du piquant ou du bourrelet de la rosette les réactions de type P sont plus difficiles à quantifier car il s'agit d'estimer la réactivité de l'ensemble des pédicellaires de la rosette. Dans ce dernier cas on a considéré qu'une réaction de type P avait lieu dans la mesure où elle s'était manifestée chez 50 p. 100 au moins des pédicellaires de la rosette testée.

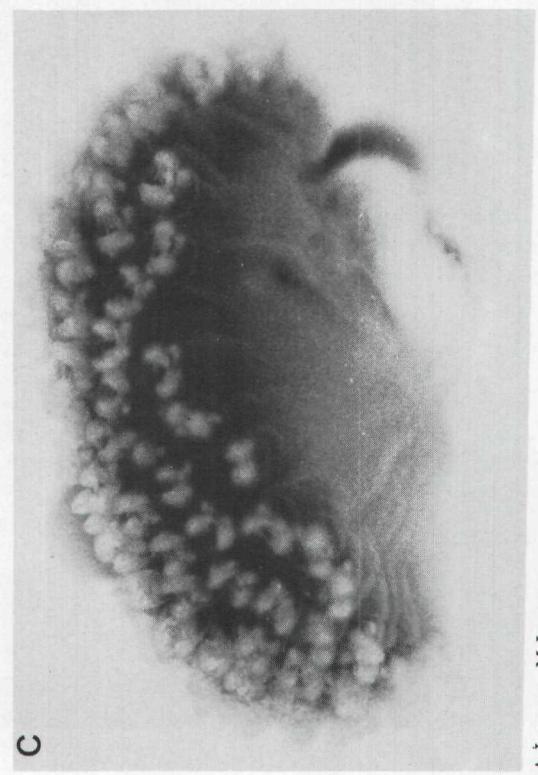
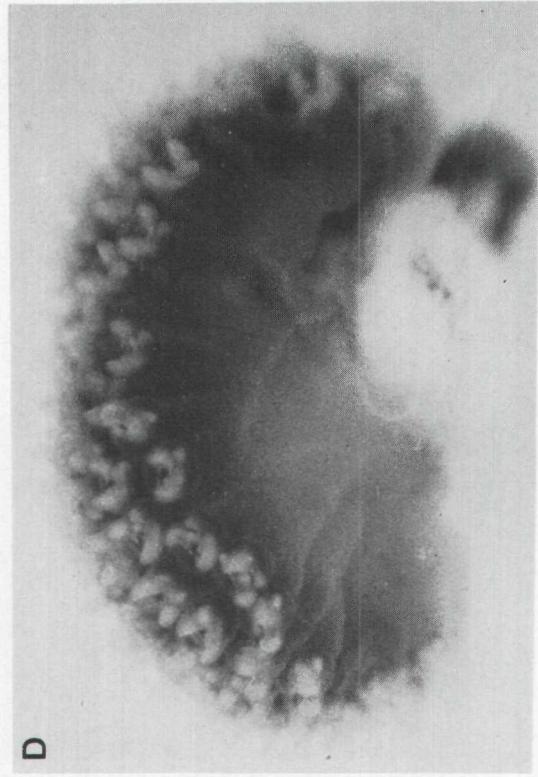
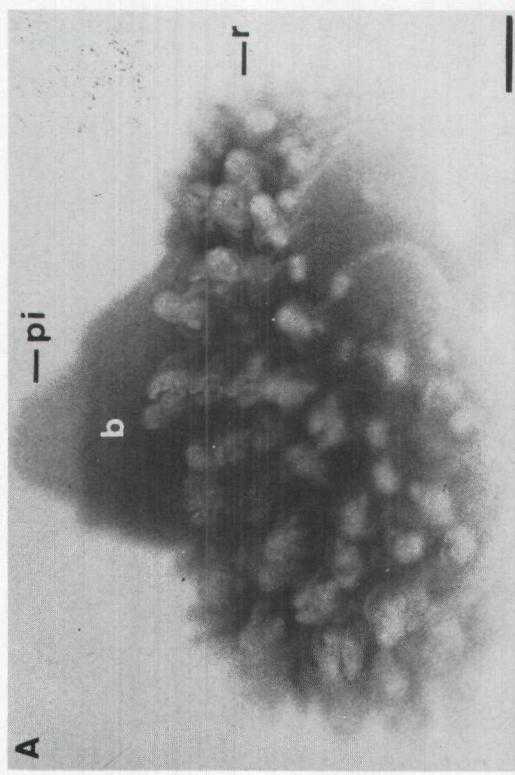
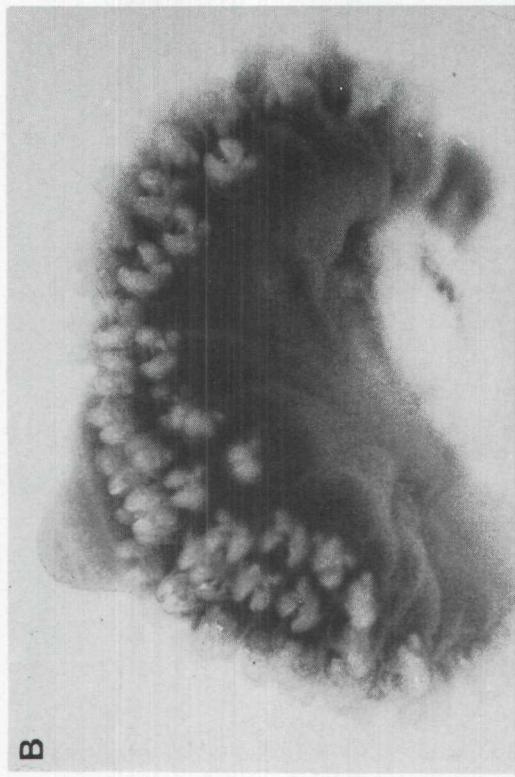
Activité globale. L'activité globale des rosettes et des pédicellaires est estimée en comparant simplement le nombre de stimulations n'ayant pas produit de réaction (RO ou PO) à celles ayant produit une réaction quelconque (R ou P). Les résultats (Tableau 2) montrent que, bien que les différences observées soient significatives, les stimulations du piquant (A) et du bourrelet (B) entraînent relativement peu de réaction de la part des rosettes. Ces mêmes stimulations paraissent tantôt inhiber (A) tantôt intensifier (B) l'activité des pédicellaires. Qu'elles intéressent la face externe (C) ou la face interne (D) des mâchoires des pédicellaires, les stimulations des pédicellaires n'induisent aucune réaction d'ensemble des rosettes. En ce qui concerne l'activité des pédicellaires eux-mêmes, il apparaît que la face interne des mâchoires est plus sensible que leur face externe.

TABLEAU 2

Activité globale des rosettes et des pédicellaires lors de stimulations mécaniques (n = 75)¹

Types de réactions	Stimulation des rosettes ²			Types de réactions	Stimulation des pédicellaires ²		
	T	A	B		T	C	D
R0	73	63 (+)	54 (+)	R0	73	74 (—)	75 (—)
R	2	13 (+)	24 (+)	R	2	1 (—)	0 (—)
R0+R	75	76	78	R0+R	75	75	75
PO	52	55 (—)	29 (+)	P0	49	20 (+)	7 (+)
P	35	26 (+)	76 (+)	P	33	93 (+)	116 (+)
PO+P	87	81	103	PO+P	82	113	123

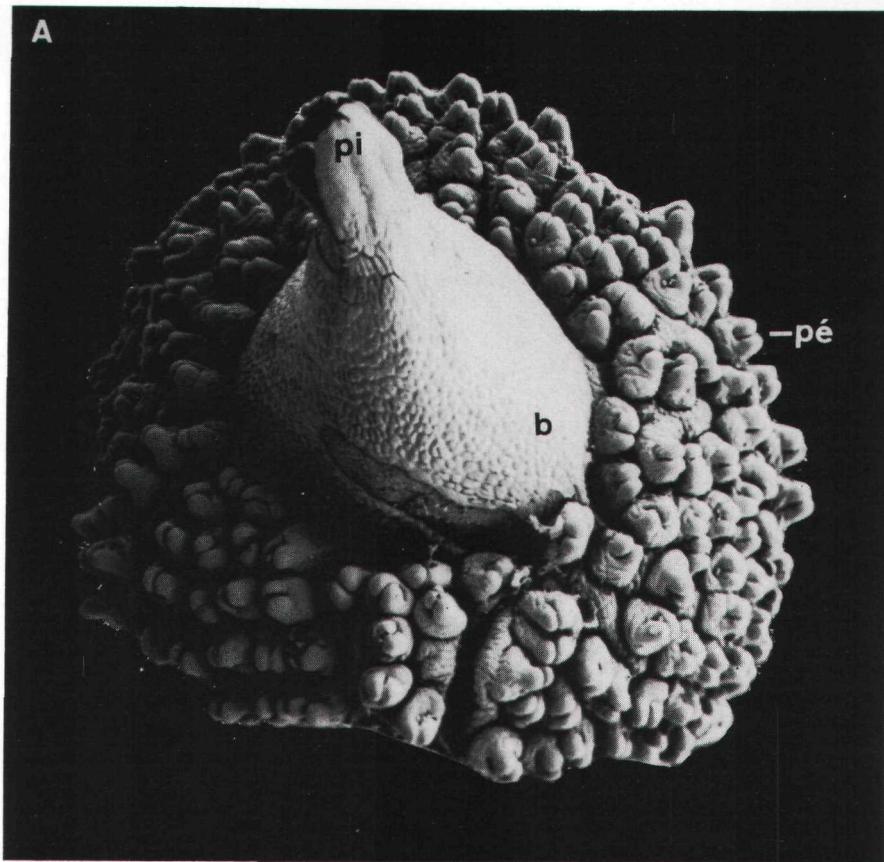
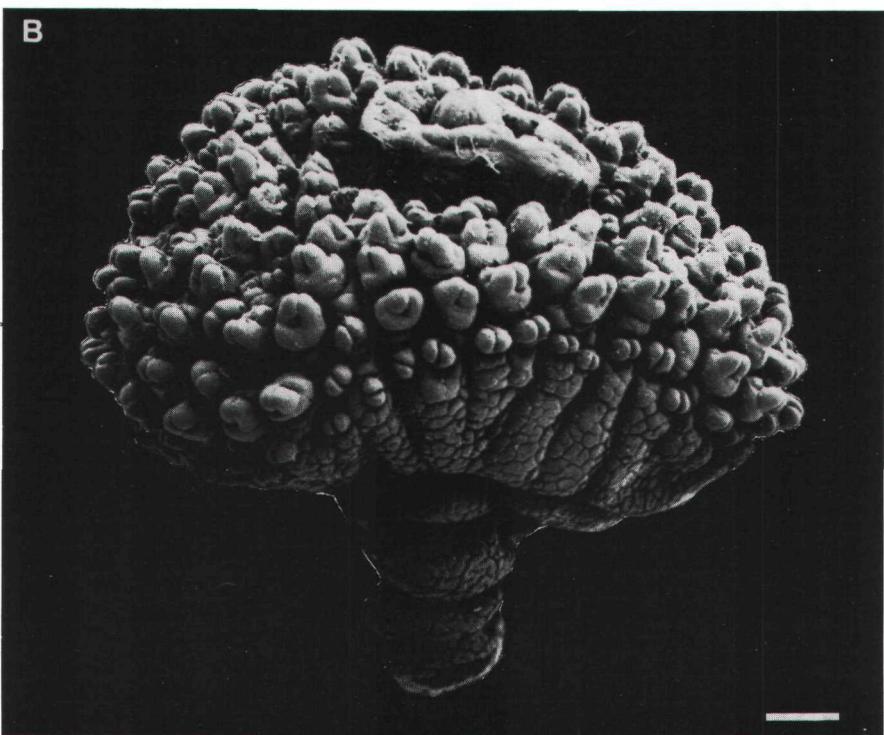
1. Les indications (+) et (—) renseignent sur le caractère significatif ou non de la différence de réactivité observée entre les lots témoins et les lots expérimentés.
2. T témoin, A stimulation du sommet du piquant, B stimulation du bourrelet de la rosette, C stimulation de la face externe des mâchoires des pédicellaires, D stimulation de la face interne des mâchoires des pédicellaires.



A. LAMBERT - M. JANGOUX

PLANCHE I

Illustrations macrophotographiques de la réaction d'élévation d'une rosette (RL) s'accompagnant d'une réaction d'ouverture des pédicellaires (P2). b, bourrelet; pi, piquant; r, partie armée de la rosette. Le trait horizontal représente 350 μm .

A**B**

A. LAMBERT - M. JANGOUX

PLANCHE II

Vue en microscopie électronique à balayage d'une rosette à l'état de repos (A) et d'une rosette en position élevée (B). b, bourrelet; pé, pédicellaires; pi, piquants. Le trait horizontal représente 325 µm.

Activités particulières. Les différentes réactions R et P (réactions définies lors de l'établissement de l'éthogramme) induites par l'application des diverses stimulations mécaniques ont été relevées (Tableau 3). La réaction d'élévation de la rosette (R1, voir pLs Ia-d, IIb) ne s'observe qu'à la suite de stimulations du piquant ou du bourrelet de la rosette (stimulations de type A ou B); elle n'est pas induite par la stimulation des pédicellaires. La réaction d'ouverture ou de fermeture des mâchoires des pédicellaires (P2, voir fig. 1b) apparaît dans tous les cas de stimulations mécaniques. Cependant la réaction combinée (ouverture et fermeture des mâchoires; P3) ne se produit que lors de stimulations appliquées aux pédicellaires eux-mêmes. La réaction d'orientation des pédicellaires (P1) ne se manifeste significativement que lors des stimulations de type B (bourrelet de la rosette) et de type C (face externe des mâchoires des pédicellaires). Dans le cas de stimulations de type A (sommet du piquant) cette réaction est, semble-t-il, inhibée. Rappelons que la réaction d'orientation est la seule qui se manifeste de façon importante en l'absence de toute stimulation (voir précédemment).

TABLEAU 3
Activités particulières des rosettes et des pédicellaires
lors de stimulations mécaniques (n = 75)¹

Types de réactions	Stimulation des rosettes ²			Types de réactions	Stimulation des pédicellaires ²		
	T	A	B		T	C	D
R1	1	12 (+)	21 (+)	R1	1	1 (-)	0 (-)
R2	1	1 (-)	3 (-)	R2	1	0 (-)	0 (-)
P1	20	8 (+)	33 (+)	P1	21	40 (+)	24 (-)
P2	3	12 (+)	31 (+)	P2	4	38 (+)	65 (+)
P3	4	2 (-)	5 (-)	P3	3	9 (+)	19 (+)
P4	3	3 (-)	6 (-)	P4	3	3 (-)	5 (-)
P5	5	1 (-)	1 (-)	P5	2	3 (-)	3 (-)

1 et 2, voir notes au bas du tableau 2.

Observations in vivo. Des stimulations mécaniques appliquées in vivo au tégument brachial des astérides provoquent quasi instantanément la rétraction des papules branchiales environnantes. Pour autant qu'elles soient suffisamment intenses (stimulations prolongées ou répétées), elles induisent également des réactions de défense de la part des pédicellaires (réactions d'ouverture/fermeture des mâchoires). Ces réactions sont fréquemment accompagnées d'un mouvement d'élévation de la rosette (pl. I). Un comportement semblable s'observe lors du déplacement de petits *C. marnas* sur le tégument des astérides. Les pédicellaires sont alors particulièrement actifs. Ils s'ouvrent et se ferment de manière assez anarchique, saisissant au passage les appendices du crustacé. Celui-ci se débat, finit par se dégager et s'écarte de l'astéride. Quelle que soit l'intensité des stimulations effectuées, les réactions induites restent toujours très localisées et n'entraînent pas de mouvement particulier de l'ensemble du bras.

4. Stimulations chimiques

Les stimulations chimiques réalisées intéressent les rosettes dans leur ensemble. La quantification des réactions des pédicellaires (réactions P) a donc été faite de la même manière que lors des stimulations mécaniques du bourrelet et du piquant (on considère qu'une réaction P a eu lieu dans la mesure où elle s'est manifestée chez 50 p. 100 au moins des pédicellaires de la rosette testée).

Activité globale. L'activité globale des rosettes et des pédicellaires est estimée en comparant simplement le nombre de stimulations n'ayant pas produit de réaction (R0 ou PO) à celles ayant produit une réaction quelconque (R ou P). Les résultats obtenus dans les trois cas de stimulation chimique envisagés sont rassemblés dans le Tableau 4. Ils montrent que, face aux stimuli chimiques utilisés, la réactivité globale des rosettes (R) est nettement moins marquée que celle des pédicellaires (P) (les différences observées sur des rosettes stimulées par des extraits de moules ou de pagures sont cependant significatives).

TABLEAU 4
Activité globale des rosettes et des pédicellaires lors de stimulations chimiques (n = 75)¹

Types de réaction	Stimulation par un extrait de <i>M. edulis</i>		Stimulation par un extrait d' <i>E. bernhardus</i>		Stimulation par de l'hémolymphé de <i>C. moenas</i>	
	Témoin	Test	Témoin	Test	Témoin	Test
R0	65	46 (+)	67	46 (+)	73	64 (+)
R	26	34 (+)	16	36 (+)	8	12 (—)
R+R0	91	80	83	82	81	76
PO	31	7 (+)	37	9 (+)	60	26 (+)
P	79	172 (+)	61	162 (+)	29	122 (+)
P+PO	110	179	98	171	89	148

1. Voir note 1 au bas du tableau 2.

Activités particulières. Les différentes réactions R et P (réactions définies lors de l'établissement de l'éthogramme) induites par l'application des diverses stimulations chimiques ont été relevées (Tableau 5). Si aucun des trois extraits testés n'entraîne l'apparition d'une réaction R1 significative (réaction d'élévation des rosettes), tous au contraire induisent de façon significative une réaction R2 (réaction d'étalement des rosettes sur le tégument de l'astéride; voir fig. 2c). A l'opposé de ce qui se passe avec les rosettes, les stimulations chimiques entraînent l'apparition de l'éventail complet des réactions pédicellariennes. En effet, à une exception près (réaction P4 lors de stimulations par les extraits de moules), toutes les réactions P se manifestent de façon significative. Ces résultats tranchent nettement avec ceux obtenus lors des stimulations mécaniques où c'était essentiellement les réactions P1 et P2 qui étaient significativement induites.

TABLEAU 5
Activités particulières des rosettes et des pédicellaires
lors de stimulations chimiques (n = 75)

Types de réaction	Stimulation par un extrait de <i>M. edulis</i>		Stimulation par un extrait d' <i>E. bernhardus</i>		Stimulation par de l'hémolymphe de <i>C. moenae</i>	
	Témoin	Test	Témoin	Test	Témoin	Test
R1	9	5 (—)	7	11 (—)	2	3 (—)
R2	4	25 (+)	2	24 (+)	1	9 (+)
P1	44	57 (+)	37	61 (+)	14	47 (+)
P2	3	35 (+)	0	33 (+)	1	27 (+)
P3	0	20 (+)	1	23 (+)	1	8 (+)
P4	6	14 (—)	2	12 (+)	0	6 (+)
P5	9	24 (+)	7	29 (+)	0	9 (+)

1. Voir note 1 au bas du tableau 2.

Observations in vivo. Réalisées in vivo, les stimulations chimiques induisent une nette rétraction des papules, l'abaissement des rosettes et des réactions pédicellariennes variées et contradictoires semblables à celles observées in vitro. En même temps que ces réactions se déroulent, on note, dans tous les cas, la manifestation d'un comportement particulier de la part de l'ensemble du bras stimulé qui se déplace latéralement et se replie vers le disque. Ce comportement s'observe pendant environ 60 s, le bras reprenant ensuite une position normale.

DISCUSSION

Les résultats obtenus indiquent clairement que les pédicellaires croisés et les rosettes qui les supportent sont sensibles à la fois aux stimulations mécaniques et aux stimulations chimiques, ces dernières entraînant toutefois un éventail de réponses plus varié. Les travaux de Campbell (1973, 1974, 1976) sur les pédicellaires d'échinides expérimentés in vitro montrent que leur réactivité n'est pas altérée dès lors qu'ils sont isolés du corps des oursins. Il en va de même pour les pédicellaires croisés et les rosettes de *M. glacialis* qui manifestent in vitro, en réponse à des stimulations tactiles, des réactions semblables en nature et en intensité à celles enregistrées sur des rosettes stimulées in situ (Lambert *et al.*, 1984). Les pédicellaires sont donc, d'un point de vue fonctionnel, des appendices autonomes, parfaitement adaptés au rôle qu'on leur attribue généralement, à savoir la protection des structures tégumentaires situées dans leur voisinage immédiat.

On peut regrouper l'ensemble des réactions présentées par les pédicellaires et les rosettes en trois catégories comportementales : recherche, défense et retrait. Le comportement de recherche correspond à la réaction d'orientation des pédicellaires (réaction P1). Ce comportement se manifeste spontanément avec une certaine intensité

(activité bruit de fond des pédicellaires, voir Tableau 1), et s'intensifie dans tous les cas de stimulation. Les comportements de défense et de retrait n'apparaissent pratiquement jamais spontanément. Le comportement de défense correspond principalement aux réactions d'élévation de la rosette (réaction R1) et d'ouverture/fermeture des mâchoires des pédicellaires (réactions P2 et P3). Le comportement de retrait se traduit à la fois par les réactions d'abaissement de la rosette (réaction R2) et de rétraction des pédicellaires (réaction P5).

Les rosettes présentent des réactions très tranchées : les stimulations mécaniques n'induisent que la réaction d'élévation (comportement de défense) alors que les stimulations chimiques n'induisent que la réaction d'abaissement (comportement de retrait). Les réactions des pédicellaires sont plus complexes : les stimulations mécaniques entraînent une intensification du comportement de recherche et une manifestation nette du comportement de défense; les stimulations chimiques ont un effet semblable, à cette différence près qu'elles induisent également le comportement de retrait. Ce comportement est probablement comparable à celui décrit par Campbell (1973) qui observe que les pédicellaires ophiocéphales de trois espèces d'échinides manifestent des réactions de divergence lors d'une stimulation localisée par des extraits de podia d'astérides ou par des podia d'astérides entiers. En présence de podia entiers, Campbell (1973) observe que les réactions de divergence se poursuivent par des réactions de convergence. De la même manière les rosettes et les pédicellaires croisés de *M. glacialis* manifestent à la fois, lors de stimulations chimiques, des réactions de retrait et de défense.

Nos résultats indiquent que lors de stimulations mécaniques, les réponses des pédicellaires et des rosettes sont toujours cohérentes et pertinentes par rapport à l'événement : les rosettes s'élèvent, exposant ainsi les pédicellaires, et ceux-ci s'ouvrent et/ou se ferment traduisant leur tendance à saisir et à immobiliser l'objet stimulant. Ce comportement s'observe également lorsqu'on stimule mécaniquement des structures tégumentaires situées dans le voisinage des rosettes de pédicellaires croisés, telles par exemple les papules branchiales (Lambert *et al.*, 1984). Les stimulations chimiques, au contraire, entraînent de la part des pédicellaires des comportements contradictoires (ils montrent à la fois des réactions de défense et des réactions de retrait), et de la part des rosettes uniquement des réactions de retrait. Dans l'hypothèse où les pédicellaires auraient développé une sensibilité chimique en relation avec la présence dans le milieu de proies et/ou de prédateurs potentiels, un tel comportement n'est guère cohérent. En fait les réponses manifestées par les rosettes et les pédicellaires face à ces deux catégories de stimulation nous paraissent avoir des significations différentes : dans le premier cas (stimulations mécaniques), il s'agirait de la manifestation de la fonction propre de ces appendices (protection vis-à-vis d'objets indésirables, animés ou inanimés); dans le second cas (stimulations chimiques), il s'agirait de la manifestation de la sensibilité générale du tégument de 1 astéride en présence de modifications de la qualité chimique du milieu. Les observations *in vivo* appuient cette hypothèse. En effet des stimulations mécaniques appliquées en une région quelconque du tégument d'un astéride (telles celles causées par les déplacements d'un petit crustacé) provoquent

uniquement des réactions papulaires et pédicellariennes localisées, sans entraîner de mouvements particuliers de l'ensemble de l'astéride. Par contre des stimulations chimiques localisées (au niveau d'un bras par exemple) provoquent, en plus des réactions papulaires et pédicellariennes, une réaction généralisée de l'ensemble du bras qui se soulève et se replie vers le disque. Ceci renforce l'hypothèse selon laquelle les réactions manifestées par les rosettes et leurs pédicellaires en présence de stimuli chimiques sont davantage la traduction de la sensibilité générale du tégument de l'astérie que de celle des pédicellaires eux-mêmes.

L'entité rosette-pédicellaires fonctionne à deux niveaux d'intégration distincts. En effet, la stimulation de l'un ou l'autre pédicellaire n'entraîne que très rarement la réaction d'élévation de leur rosette, alors que lorsque celle-ci se manifeste, elle s'accompagne généralement d'une réaction de défense de la majorité des pédicellaires qui lui sont associés (voir Tableau 3). La réaction d'élévation de la rosette ne se déclenche que lors de stimulations relativement intenses telles par exemple des stimulations répétées des papules avoisinantes ou encore lorsque l'astéride est gêné par un organisme qui se déplace sur lui (généralement de petits crustacés; voir Jennings 1907, Chia et Amerongen 1976, voir aussi Aldrich 1976). Plusieurs auteurs signalent par ailleurs qu'outre leur fonction protectrice, les pédicellaires croisés d'astérides peuvent aider à la capture des proies (Jennings 1907, Robilliard 1971, Dearborn *et al.* 1978, Hendler et Franz 1982). Ces auteurs rapportent que les pédicellaires peuvent coopérer avec les podia et leur céder leur prise en même temps que le bras de l'astéride se replie sous le disque amenant ainsi la proie à la bouche. Nous n'avons jamais observé un tel comportement de la part de *M. glacialis*, chez qui les pédicellaires croisés et les rosettes paraissent avoir pour fonction essentielle, si pas exclusive, la protection de zones tégumentaires auxquelles ils sont associés.

Remerciements

Nous remercions J. Harray et M. Klinkert pour leur assistance technique; le Directeur de la Station biologique de Roscoff pour nous avoir accueillis dans ses installations. Recherche supportée par une bourse I.R.S.I.A. (réf. 81382) attribuée à A. Lambert et par un crédit aux chercheurs du F.N.R.S. (réf. 1.5.686.84F).

Summary

The crossed pedicellariae of *Marthasterias glacialis* are clustered on dermal rosettes. Pedicellariae and rosettes are sensitive to mechanical and chemical stimulations. They may present either orientating, defensive or shrinking behaviours. Orientating reactions are seen only with pedicellariae. They occur spontaneously and intensify in all case of stimulations. Defensive and shrinking reactions occur with both pedicellariae and rosettes when stimulated. Mechanical stimulations induce a defensive behaviour while chemical stimulations induce both defensive and shrinking behaviour. The obtained results suggest that the behaviour induced by mechanical stimulation is the expression of the very function of the pedicellarial rosettes (protection of the body surface against unwanted bodies) while that induced by chemical stimulations actually correspond more to the expression of the overall sensitivity of the epiderm to chemical changes in the environment.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALDRICH, J.C., 1976. — The spider crab *Libidina emarginata* Leach, 1815 (Decapoda Brachyura), and the starfish, an unsuitable predator but a cooperative prey. *Crustaceana*, 31, pp. 151-156.
- CAMPBELL, A.C., 1973. — Observations on the activity of echinoid pedicellariae. I. Stem responses and their signifiance. *Mar. Behav. Physiol.*, 2, pp. 33-61.
- CAMPBELL, A.C., 1974. — Observations on the activity of echinoid pedicellariae. II. Jaw responses of tridentate and ophiocephalous pedicellariae. *Mar. Behav. Physiol.*, 3, pp. 17-34.
- CAMPBELL, A.C., 1976. — Observations on the activity of echinoid pedicellariae. III. Jaw responses of globiferous pedicellariae and their significance. *Afar. Behav. Physiol.*, 4, pp. 25-39.
- CAMPBELL, A.C., 1983. — Form and function of pedicellariae. *Echinoderm Studies*, 1, pp. 139-167.
- CHIA, F.S., 1969. — Response of the globiferous pedicellariae to inorganic salts in three regular echinoids. *Ophelia*, 6, pp. 203-210.
- CHIA, F.S. and AMERONGEN, H., 1975. — On the prey-catching pedicellariae of a starfish, *Stylasterias forsteri* (de Loriol). *Can. J. Zool.*, 53, pp. 748-755.
- DEARBORN, J.H. DE WITH, H.H., MCCLEAVE, J.D., TARGETT, T.E., and LOWE, E.F., 1978. — Benthic fishes and echinoderms in the Scotia Arc Region. *Antarctic J. U.S.*, 13 (4), pp. 137-139.
- HENDLER, G. and FRANZ, D.R., 1982. — The biology of a brooding seaster, *Leptasterias tenera*, in Block Island Sound. *Biol. Bull.*, 162, pp. 273-289.
- JENSEN, M., 1966. — The response of two sea-urchins to the sea star *Marthasterias glacialis* (L.) and other stimuli. *Ophelia*, 3, pp. 209-219.
- JENNINGS, H.S., 1907. — Behaviour of the starfish *Asterias forsteri* de Loriol. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 4, pp. 59-82.
- LAMBERT, A., DE VOS, L. and JANGOUX, M., 1984. — Functional morphology of the pedicellariae of the asteroid *Marthasterias glacialis* (Echinodermata). *Zoology*, 104, pp. 122-130.
- LAMOTTE, M., 1967. — Initiation aux méthodes statistiques en biologie. Masson et Cie éd., Paris.
- ROBILLARD, G.A., 1971. — Feeding behaviour and prey capture in an asteroid, *Stylasterias forsteri*. *Syesis*, 4, pp. 191-195.