

AUSTRALIAN MUSEUM SCIENTIFIC PUBLICATIONS

Jangoux, M., 1982. Papers from the Echinoderm Conference. 2. Etude structurelle et fonctionnelle du tube digestif d'*Asterias rubens* Linnaeus (Echinodermata: Asteroidea). *Australian Museum Memoir* 16: 17–38, in French, ISBN 0-7305-5743-6. [31 December 1982].

doi:10.3853/j.0067-1967.16.1982.356

ISSN 0067-1967

Published by the Australian Museum, Sydney

nature culture **discover**

Australian Museum science is freely accessible online at
www.australianmuseum.net.au/publications/
6 College Street, Sydney NSW 2010, Australia



THE AUSTRALIAN MUSEUM, SYDNEY

MEMOIR 16

Papers from the
Echinoderm Conference

THE AUSTRALIAN MUSEUM
SYDNEY, 1978

Edited by

FRANCIS W. E. ROWE

The Australian Museum, Sydney

Published by order of the Trustees
of The Australian Museum

Sydney, New South Wales, Australia
1982

Manuscripts accepted for publication 27 March 1980

ORGANISER

FRANCIS W. E. ROWE

The Australian Museum, Sydney, New South Wales, Australia

CHAIRMEN OF SESSIONS

AILSA M. CLARK	British Museum (Natural History), London, England.
MICHEL JANGOUX	Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgium.
PORTER KIER	Smithsonian Institution, Washington, D.C., 20560, U.S.A.
JOHN LUCAS	James Cook University, Townsville, Queensland, Australia.
LOISETTE M. MARSH	Western Australian Museum, Perth, Western Australia.
DAVID NICHOLS	Exeter University, Exeter, Devon, England.
DAVID L. PAWSON	Smithsonian Institution, Washington, D.C. 20560, U.S.A.
FRANCIS W. E. ROWE	The Australian Museum, Sydney, New South Wales, Australia.

CONTRIBUTIONS

- BIRKELAND, Charles, University of Guam, U.S.A. 96910. (p. 175).
- BRUCE, A. J., Heron Island Research Station, Queensland, Australia. (p. 191).
- CAMARGO, Tania Maria de, Institute of Oceanography, University of São Paulo, Brazil, (p. 165).
- CLARK, Ailsa, M., British Museum (Natural History), London, England, (p. 121).
- DAYTON, Paul, K., Scripps Institute of Oceanography, La Jolla, California, U.S.A. 93093. (p. 175).
- ENGSTROM, Norman, A., Department of Biological Sciences, Northern Illinois University, DeKalb, Illinois, U.S.A. 60115. (p. 175).
- GUILLE, Alain, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France. (p. 67).
- HARRIOTT, Vicki, Zoology Department, University of Queensland, St. Lucia 4067, Queensland, Australia (p. 53).
- JANGOUX, Michel, Zoology Department, Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgium. (p. 17).
- MARSH, Loisetete, M., Western Australian Museum, Perth, Western Australia. (p. 89).
- MITROVIC-PETROVIC, Jovanka, Faculty of Mining and Geology, University of Beograd, Beograd, Kamenička 6, Yugoslavia. (p. 9).
- NICHOLS, David, Department of Biological Sciences, Exeter University, Devon, England. (p. 147).
- PAWSON, David L., Smithsonian Institution, Washington, D.C., U.S.A. 20560. (p. 129).
- ROWE, Francis W. E., The Australian Museum, Sydney, New South Wales, Australia. (p. 89).
- SIMPSON, R. D., The University of New England, Armidale, New South Wales, Australia. (p. 39).

FOREWORD

Since the first major Symposium on Echinoderm Biology was held in London in 1966, sponsored by the Royal Zoological Society, at least six subsequent meetings have been organised by echinodermologists. These have been held in Washington D.C., U.S.A. (2), Rovinj, Yugoslavia (1), Sydney, Australia (1), London (1); the last two meetings (Sydney and London), within the same year (1978), and Brussels, Belgium. Also, at least four meetings are known to have been held in U.S.S.R. Such has been the surge of interest in the study of echinoderms over the past decade, that there is now a demand for the organisation of regular, and more frequent, meetings. The international representation at these meetings indicates the enormous involvement and co-operation which now exists between colleagues working in this exciting field, the world over.

It is more than evident that the satisfaction and pleasure expressed by Professor Norman Millott, in his foreword to the first Symposium volume (1967), at the resurgence of interest in Echinoderm Biology has been clearly justified and can continue so to be.

This volume presents twelve of the forty-one contributions offered at the Echinoderm Conference, Sydney, 1978. The papers are representative of the wide coverage of topics dealt with during the Conference, including echinoderm palaeontology, physiology, reproduction, ecology, behaviour and taxonomy.

To the speakers and chairmen, and to all those who attended the Sydney Conference, I convey my thanks. I must also thank my Technical Officer, Ms Jan Marshall, and Dr Susan Oldfield (Queen's Fellow at The Australian Museum, February, 1977-1979) for their unstinting assistance in the organisation of the Conference. Thanks are also due to the Department of State Fisheries (N.S.W.), Taronga Park Zoo, McWilliams Wines Pty, Leo Buring Wines Pty, Qantas Airways Ltd, and Trans-Australia Airlines (T.A.A.). To The Australian Museum Society (TAMS) I extend a special thanks for assistance.

This Conference could not have been held without the tremendous support and encouragement afforded to the organiser by Dr D. J. G. Griffin, Director, The Australian Museum, and the very generous financial support of the Trustees of the Museum, to both of whom I offer my very sincere thanks.

DECEMBER 1979

FRANCIS W. E. ROWE

CONTENTS

1. Etudes taphonomiques du gisement contenant la faune des échinides (l'éocène d'Istrie). Jovanka Mitrović-Petrović	9
2. Etude structurelle et fonctionnelle du tube digestif d' <i>Asterias rubens</i> Linnaeus (Echinodermata: Asteroidea). Michel Jangoux	17
3. The reproduction of some echinoderms from Macquarie Island. R. D. Simpson	39
4. Sexual and asexual reproduction of <i>Holothuria atra</i> Jaeger at Heron Island Reef, Great Barrier Reef. Vicki Harriott	53
5. A new genus and species of ophiacanthid brittlestar (Echinodermata: Ophiuroidea) from the Kerguelen Islands, with new taxonomic, biogeographic and quantitative data on the echinoderm fauna. Alain Guille	67
6. A revision of the asterinid genus <i>Nepanthia</i> Gray, 1840 (Echinodermata: Asteroidea), with the description of three new species. Francis W. E. Rowe and Loiset M. Marsh	89
7. Inter-relationships of recent stalked, non-isocrinid Crinoidea. Ailsa M. Clark.....	121
8. Deep-sea echinoderms in the Tongue of the Ocean, Bahama Islands: a survey, using the research submersible <i>Alvin</i> . David L. Pawson	129
9. A biometrical study of populations of the European sea-urchin <i>Echinus esculentus</i> (Echinodermata: Echinoidea) from four areas of the British Isles. David Nichols	147
10. Changes in the echinoderm fauna in a polluted area on the coast of Brazil. Tania Maria de Camargo.....	165
11. A stable system of predation on a holothurian by four asteroids and their top predator. Charles Birkeland, Paul K. Dayton and Norman A. Engstrom	175
12. The shrimps associated with Indo-west Pacific echinoderms, with the description of a new species in the genus <i>Periclimenes</i> Costa, 1844 (Crustacea: Pontoniinae). A. J. Bruce.....	191

2. ETUDE STRUCTURELLE ET FONCTIONNELLE DU TUBE DIGESTIF D'*ASTERIAS RUBENS* L. (ECHINODERMATA: ASTEROIDEA).

MICHEL JANGOUX

Université Libre de Bruxelles, Bruxelles, Belgium

SUMMARY

The digestive tract of *A. rubens* is composed of three morphologically and physiologically main regions: the floor of the cardiac stomach, the diverticula of the pyloric caeca and the rectal caeca. These regions are linked by transit zones (ciliary channels of the pouches and the upper part of the cardiac stomach, of the pyloric ducts, of the pyloric stomach and of the intestine).

During the meal the everted stomach — cardiac floor — is in intimate contact with the soft parts of the prey. The cardiac zymogen cells secrete their enzymes and extra-oral digestion occurs (extracellular digestion). Some particles of food are embedded in mucus and passed to the pyloric ducts by the ciliary channel of the cardiac stomach. At the same time the rectal current carries some small food particles directly into the rectal caeca where they are absorbed (intracellular digestion). The pyloric enzymes digest the food that has passed into the pyloric diverticula. The digestive products are then absorbed (extracellular and intracellular digestion).

The digestion by *Asterias* is virtually complete, little faecal matter being passed through the anus. Defecation is the result of the contraction of the rectal caeca wall, associated with the relaxing of the anal sphincter. The average duration of a meal is between five and six hours.

INTRODUCTION

L'anatomie digestive des astérides, particulièrement celles des Asteroiidae (*Asterias*, *Marthasterias*, *Pisaster* . . .), est bien connue (Hamann, 1885, Cuenot, 1887 et 1948, Chadwick, 1923, Hyman, 1955 . . .). A l'opposé notre connaissance des structures microscopiques et/ou des fonctions de certains organes digestifs est encore assez fragmentaire. Des quatre principaux organes digestifs, ce sont les caecums pyloriques qui ont été le plus étudiés. On sait qu'ils sont un site d'élaboration et de sécrétion d'enzymes digestives (voir entre autres Sawano, 1936, Anderson, 1966, Peng et Williams, 1973). Leur structure histologique ainsi que leurs rôles dans l'absorption et la mise en réserve de nutriments ont été clairement établis par Anderson (1953). Les caecums rectaux sont également des organes absorbants (Janguoux, 1972 et 1976). La structure de l'estomac cardiaque des Asteroiidae est surtout connue par le travail d'Anderson (1954) et l'estomac pylorique a été décrit de façon succincte par Janguoux *et al.* (1972).

Le présent travail récapitule et complète les notions acquises sur l'organisation digestive d'*A. rubens*. Le but poursuivi est d'établir un schéma fonctionnel de l'appareil digestif de cette espèce.

MATERIEL ET METHODES

Les *A. rubens* ont été récoltés sur un brise-lames de la côte belge à Knokke. Elles ont été gardées en captivité dans un aquarium marin en circuit fermé.

Pour l'observation histologique et les tests histochimiques les différents organes digestifs ont été fixés au Bouin acétique ou au formol 10% tamponné à la neutralité. Les fragments d'organes sont ensuite enrobés soit à la paraffine 57-60° C et coupés à 7 μ , soit au polyéthylène glycol-nitrocellulose (PEG) et coupés à 10-12 μ (technique de Reid et Taylor 1964 pour la préservation des graisses).

Le détail des colorations histologiques et des tests histochimiques effectués se trouve exposé dans les ouvrages de Gabe (1968) et Gantes et Jolles (1969): Hématoxyline couplée à la phloxine et au vert lumière (topographie), Trichrome de Masson (topographie), Hématoxyline phosphotungstique de Mallory (topographie), Acide périodique — Schiff (APS, mucosubstances), Bleu alcian pH 2.6 et 0.5 (BA, mucosubstances), Couplage APS-BA pH 2.6, Tétrazoréaction de Danielli (protéines), Noir Soudan B contrôlé par extraction à la pyridine (lipides).

Pour l'étude ultrastructurelle, de fins fragments d'organes sont fixés 30 min. à 4°C dans une solution de glutaraldéhyde (2 ml de glutaraldéhyde 6% 1 ml tampon cacodylate 0.4 M, 1 ml NaCl 7%). Après lavage dans le tampon (30 min.), ils sont postfixés 1 h à 4°C au tétroxyde d'Osmium (2 ml OsO₄ 2%, 1 ml tampon cacodylate 0.4 M, 1 ml NaCl 10%) puis à nouveau lavés dans le tampon (15 min.) pour être enfin déshydratés dans de bains d'éthanol de degré croissant. L'inclusion se fait dans l'épon (Luft, 1961) ou l'araldite (Glauert et Glauert, 1958) et les coupes sont réalisées à l'aide d'un ultramicrotome Reichert Om U2. Les coupes semi-fines (0.5 µm) sont colorées au bleu de toluidine ou au bleu de méthylène et observées en microscopie photonique. Les ultracoupes (±400 Å) sont recueillies sur grilles de cuivre (300 trous), contrastées à l'acétate d'uranyle et au plomb (Reynolds 1963) et observées au microscope électronique Philips EM 300.

Des observations *in vivo* et des vivisections ont permis de suivre les mouvements du tube digestif lors d'un repas. La détermination du sens des courants ciliaires digestifs a nécessité également des vivisections: des organes ou fragments d'organes vivants sont placés dans un milieu physiologique contenant une suspension de carmin ou d'encre de Chine et observés au binoculaire.

OBSERVATIONS ET RÉSULTATS

1. ANATOMIE DE L'APPAREIL DIGESTIF (fig. 1)

La bouche s'ouvre directement dans un vaste estomac subdivisé en deux étages: le cardia, ventral, et le pylore, dorsal. L'estomac cardiaque est une large cavité occupant les trois-cinquièmes du volume du disque de l'astérie. Il présente une symétrie pentaradiée par le développement de cinq poches radiales aux parois extrêmement plissées. Les poches cardiaques sont chacune rattachées aux vertèbres ambulacraires d'un bras par une paire de ligaments triangulaires. L'ensemble de ces ligaments forme le système rétracteur stomacal, système dont la nature (collagène, élastine et muscles) et le trajet furent étudiés en détail par Anderson (1954, *Asterias forbesi*). Les paires de ligaments prennent appui de part et d'autre des premières vertèbres ambulacraires et de là rejoignent le centre de chaque poche cardiaque au niveau d'une nodule. De chaque nodule partent ventralement des faisceaux accolés à la paroi stomacale et qui, après s'être plusieurs fois dichotomisés, s'enfoncent dans l'épaisseur du cardia. Ils fusionnent alors avec la couche conjonctivo-musculaire de l'organe. Les faisceaux accolés à la paroi stomacale forment le système rétracteur intrinsèque, les ligaments triangulaires constituant le système extrinsèque.

La configuration du système rétracteur permet de distinguer trois régions cardiaques. Il s'agit du plancher (portion comprise entre la bouche et la terminaison du système intrinsèque; oesophage *sensu lato*), des poches (portion recouverte du système intrinsèque) et du plafond cardiaque (portion comprise entre la région des nodules et l'étranglement du pylore). Lors d'un repas toute la partie du cardia comprise entre la bouche et la partie supérieure du système intrinsèque peut s'évagner, mais généralement l'évagination ne concerne que le plancher stomacal.

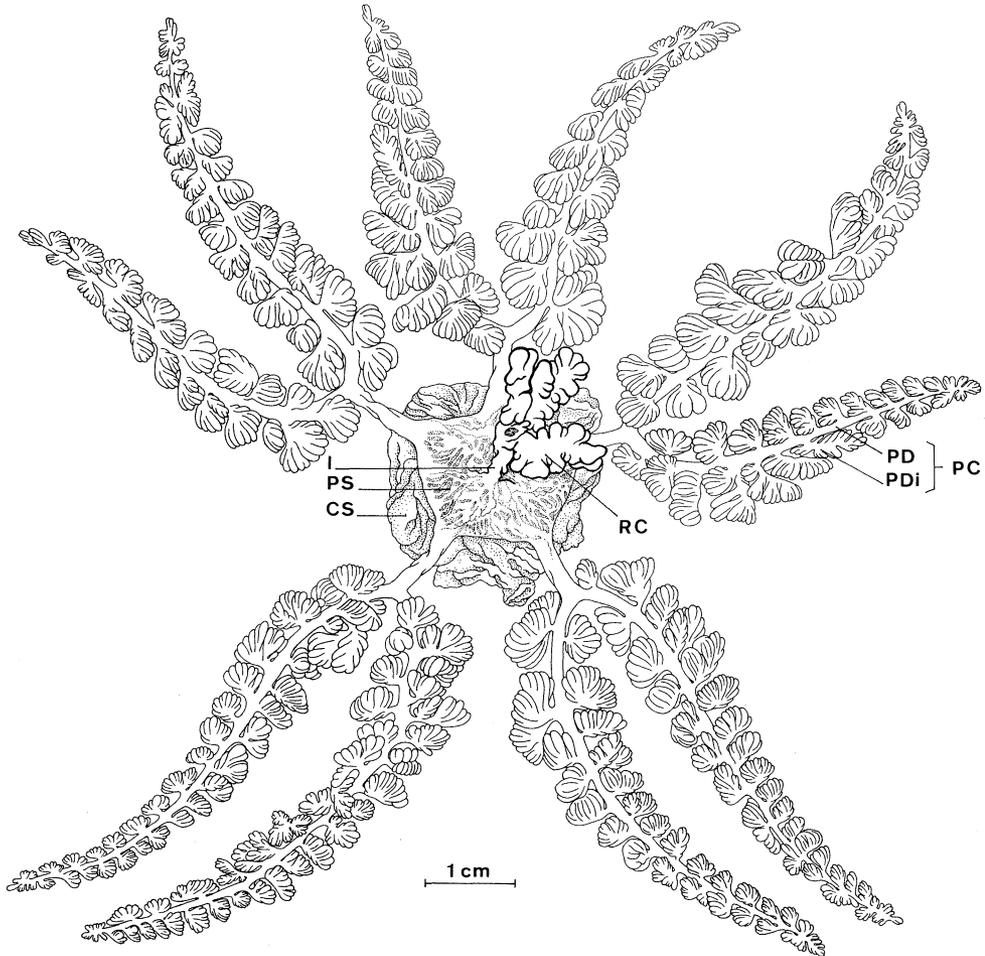


Fig. 1. Anatomie digestive d'*Asterias rubens*. CS = estomac cardiaque, I = intestin, PC = caecum pylorique, PD = canal pylorique, PDi = diverticule pylorique, PS = estomac pylorique, RC = caecum rectal.

Le pylore est séparé du cardia par un étranglement. La zone pylorique ventrale est d'un point de vue anatomique semblable au plafond du cardia dont elle est le prolongement direct. L'estomac pylorique se particularise d'avantage par une face dorsale pentagonale qui présente au contact de la lumière digestive une paroi lobée et très circonvoluee.

Chaque angle du pentagone pylorique donne naissance à un conduit de section ovale (canal pylorique) se dirigeant vers un bras. A la base des bras les cinq canaux pyloriques se dichotomisent et les dix canaux résultants donnent naissance à un caecum pylorique (deux caecums par bras). Les caecums pyloriques sont de longs appendices en cul-de-sac suspendus dans la cavité brachiale par chaque fois deux mésentères longitudinaux reliés à la paroi aborale du bras. Chaque caecum est formé d'un long canal médian qui n'est que la prolongation du canal

pylorique correspondant. Le canal caecal apparaît comme une cavité comprimée latéralement et régulièrement perforée. A chaque perforation correspond un diverticule pylorique, petite poche plurilobée et aveugle branchée sur le canal central.

Le très court intestin issu du pylore se jette dans les caecums rectaux en leur point de réunion. Ces caecums, au nombre de deux, sont rattachés à la paroi aborale du disque par un mésentère. Ce sont de petits sacs d'aspect variable. Extérieurement ils présentent de nombreux lobes, intérieurement ils envoient dans la lumière digestive de larges villosités. Un rectum à peine visible relie les caecums rectaux à l'anus.

2. HISTOLOGIE GÉNÉRALE

La structure de la paroi digestive est relativement constante. On distingue de dedans en dehors l'épithélium digestif, une zone nerveuse intraépithéliale (nerf interne, dépendance du nerf radiaire superficiel), du tissu conjonctif, une musculature parfois fort développée et à double orientation (circulaire et à longitudinale), des filets nerveux répartis dans la couche musculaire (nerf externe, dépendance du nerf radiaire profond) et un épithélium coelomique.

L'épithélium digestif est toujours la couche tissulaire la plus développée. C'est un épithélium monostratifié fait de cellules hautes et étroites (palissade). Toutes les cellules de revêtement sont ciliées et munies d'une bordure en brosse. Selon les organes elles acquièrent l'une ou l'autre spécialisation: production de courants d'eau, accumulation de produits de réserve . . . On distingue également différents types de cellules sécrétrices.

La zone nerveuse interne est assez discrète. On la remarque surtout sous les cellules épithéliales spécialisées dans la production de courants d'eau (plancher du cardia, canaux pyloriques, intestin . . .). Ailleurs elle est formée de fins prolongements axoniques s'immiscant entre les bases des cellules.

Le développement du tissu conjonctif est variable: particulièrement épais dans le plancher cardiaque et les caecums rectaux, il est quasi virtuel au niveau des diverticules pyloriques. La couche conjonctive est continue tout le long du tube digestif. Elle cloisonne de ce fait longitudinalement la paroi digestive et isole parfaitement le plexus nerveux superficiel du plexus nerveux profond.

L'importance de la couche musculaire varie également selon la région considérée. Lorsque la musculature est bien développée (plancher cardiaque et caecums rectaux surtout), elle se compose de plusieurs assises cellulaires et forme alors un tissu distinct de l'épithélium coelomique. Lorsqu'elle est faiblement développée (diverticules pyloriques par exemple), elle ne constitue plus une couche tissulaire distincte mais participe directement à la formation de l'épithélium coelomique (cellules myoépithéliales disposées entre les cellules épithéliales coelomiques). Le développement du plexus nerveux profond est directement lié à celui de la musculature.

L'épithélium coelomique se compose d'une rangée de petites cellules cubiques ciliées pourvues d'une collerette de microvillosités ("choanocyte-like cell" de Nørrevang et Wingstrand 1970). Ces cellules coiffent extérieurement la musculature digestive.

3. ESTOMAC CARDIAQUE

(a) **Plancher cardiaque.** C'est la portion du cardia comprise entre la bouche et les terminaisons du système rétracteur intrinsèque, elle correspond grosso-modo à la partie stomacale évaginable. L'épithélium digestif du plancher s'accompagne d'une zone nerveuse très importante. Le tissu conjonctif est ici particulièrement riche en fibres de collagène. La couche musculaire est bien développée et orientée longitudinalement; le nerf externe est développé en conséquence.

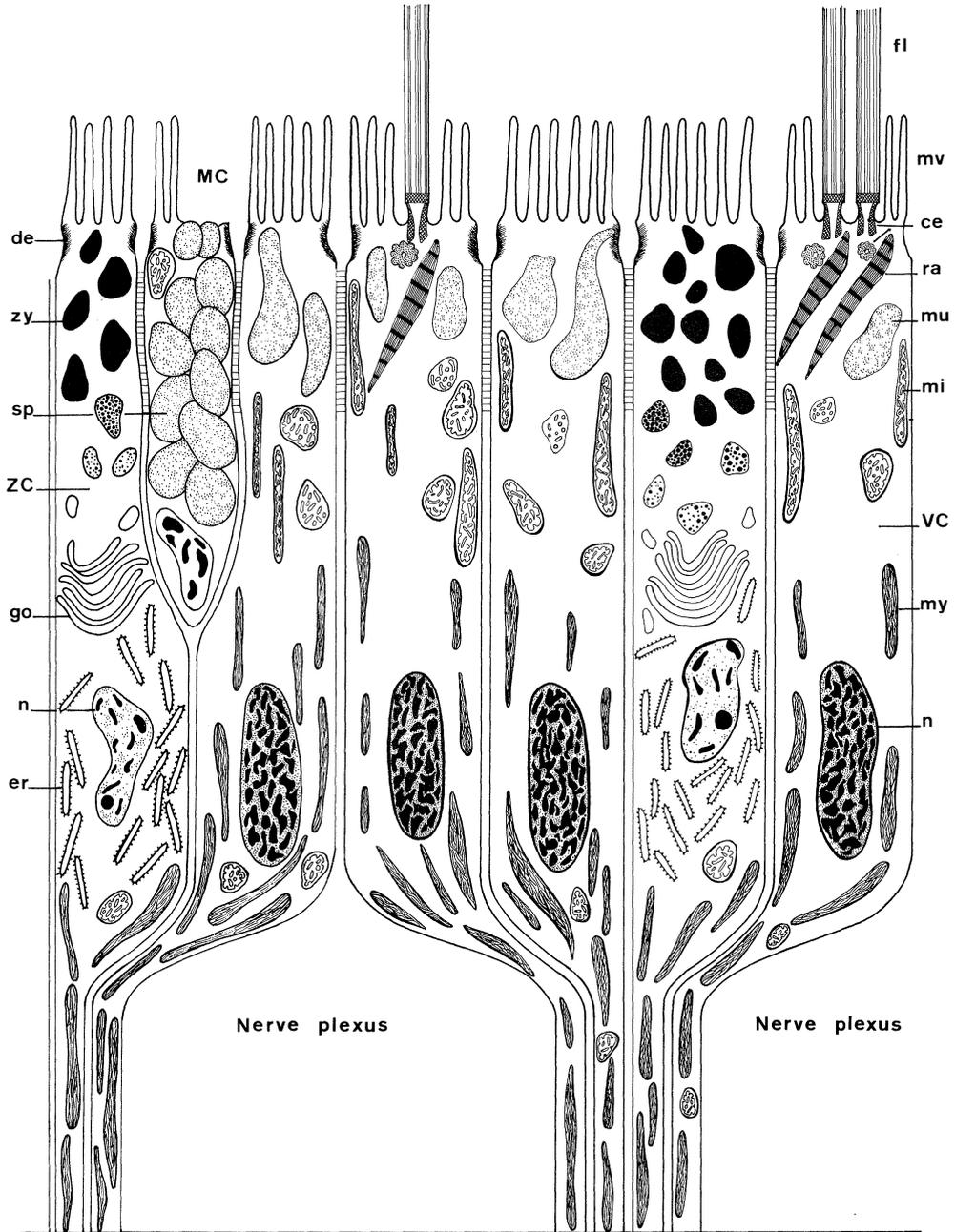


Fig. 2. Schéma de l'épithélium digestif du plancher cardiaque. ce = centrioles, de = desmosome, er = ergatoplasme, fl = cil, go = appareil de Golgi, MC = mucocyte, mi = mitochondrie, mu = plage muqueuse apicale, mv = microvillosités, my = myofibrilles, n = noyaux, ra = racine, sp = sphérule muqueux, VC = cellule vibratile, ZC = cellule zymogène, zy = granules zymogènes.

L'importance de la zone nerveuse interne confère à l'épithélium digestif du plancher un aspect remarquable. Les portions infranucléaires des cellules épithéliales sont en effet de largeur extrêmement réduite, elles forment de fins faisceaux d'ancrage attachant les cellules à la lame basale et entre lesquels s'étend le nerf interne (fig. 7c). Ces faisceaux renferment essentiellement des myofibrilles et quelques petites mitochondries, ils sont toujours en étroit contact avec des prolongements nerveux (fig. 7c). Les myofibrilles ne sont pas limitées à la portion infranucléaire des cellules, on les rencontre entourant et surmontant les noyaux, parfois même dans la région apicale (fig. 7a).

L'épithélium digestif du plancher renferme trois types cellulaires distincts: des cellules palissadiques, des cellules glandulaires spumeuses et des cellules glandulaires granuleuses (fig. 2 et 8a). Toutes présentent un amincissement infranucléaire et contiennent des myofibrilles. Elles sont en outre pourvues d'une bordure en brosse apicale et d'au moins un cil.

Les cellules palissadiques sont bien sûr de loin les plus nombreuses. Ce sont des cellules cylindriques, relativement étroites et munies d'une importante ciliature (2 à 5 cils par cellules). Il est certain qu'une de leurs fonctions est la production de courants d'eau, raison pour laquelle je propose de les nommer cellules vibratiles. Les cellules vibratiles sont attachées entre elles et aux deux autres types cellulaires par des desmosomes de deux sortes: des desmosomes classiques (*macula adhaerens*) visibles à l'apex et des desmosomes septés ne s'apercevant que dans le tiers supérieur des cellules. Le cytoplasme apical des cellules vibratiles renferme trois éléments caractéristiques: des organites ciliaires basaux (centrioles, racine et microtubules), des mitochondries très allongées et une à deux plages muqueuses. Les organites ciliaires sont tout à fait classiques. La présence à ce niveau de grandes mitochondries permet une activité ciliaire certainement très intense. Enfin les plages muqueuses, le plus souvent au nombre de deux, ont un contenu qui présente les réactions caractéristiques du mucus. L'épithélium du plancher est en réalité un épithélium glandulaire. Entre l'apex et le noyau le cytoplasme ne présente guère de particularités. Quant aux noyaux, leur forme allongée ("en cigare") et la forte densité de leur chromatine font qu'on les reconnaît aisément (fig. 7c).

On rencontre des cellules vibratiles à différents endroits du tube digestif. Elles se caractérisent toutes par l'existence d'au moins deux cils et la présence de longues mitochondries apicales. Leur noyau est toujours allongé, elles sont toujours amincies basalement et accompagnées d'une zone nerveuse bien développée. Les cellules vibratiles du plancher se différencient des autres cellules de même type par la présence de myofibrilles basales et de plages muqueuses apicales.

Les cellules glandulaires spumeuses, relativement nombreuses dans la région du plancher, ne sont rien d'autre que des mucocytes tout à fait typiques: leur sécrétat est constitué de mucopolysaccharides acides carboxylés et sulfatés. Mises à part les caractéristiques déjà citées (bordure en brosse, cil et myofibrilles basales) elles n'offrent pas de particularités. On les rencontre également en différents endroits du tube digestif, le plus souvent en association avec des cellules vibratiles.

Les cellules glandulaires granuleuses sont particulièrement intéressantes. Moins nombreuses que les mucocytes on les trouve cependant sur toute l'étendue du plancher. Elles renferment de gros grains phloxinophiles qui s'avèrent être essentiellement de nature protéique. Observées au microscope électronique elles rappellent fortement les cellules zymogènes du pancréas de vertébrés (Berridge et Loschman, 1972). Elles présentent en effet un réticulum endoplasmique très développé, surtout dans la région infranucléaire, entre les saccules duquel se remarquent quelques petites mitochondries. Leur noyau se distingue nettement de celui des cellules vibratiles; il est de forme arrondie et a le nucléoplasme plus clair. Dans son voisinage s'aperçoit un volumineux appareil de Golgi formé de nombreuses cisternes et présentant des

vacuoles de condensation. Le contenu vacuolaire est de densité électronique variable et tout indique que ces vacuoles sont à l'origine des grains de sécrétion (fig. 7b). Ces derniers, présents en grand nombre dans la région apicale (fig. 7a), sont, rappelons-le, de nature protéique. Il est très vraisemblable que les cellules granuleuses du plancher cardiaque ont pour fonction de synthétiser et sécréter des enzymes digestives. Leurs caractéristiques ultrastructurelles permettent en tout cas de le supposer.

Il est certain que le plancher cardiaque occupe dans les phénomènes digestifs une place prépondérante. La composition cellulaire de son épithélium interne (fig. 2) ainsi que le fait qu'il entre très intimement en contact avec les zones digestibles des proies (évagination) l'indiquent à suffisance.

(b) **Poches cardiaques.** Les poches cardiaques correspondent à la région stomacale recouverte par les faisceaux conjonctivo-musculaires du système rétracteur intrinsèque. Elles sont au nombre de cinq et font légèrement saillie dans les cavités brachiales.

L'histologie des poches cardiaques est très différente de celle du plancher, au moins en ce qui concerne les tissus périphériques: la zone conjonctive et la couche musculaire sont fortement réduites sauf aux endroits où s'accrochent les faisceaux intrinsèques (fig. 8b). Les parois des poches sont extrêmement plissées, replis qui bien entendu s'atténuent voire disparaissent lors de l'évagination du plancher.

L'épithélium digestif des poches cardiaques renferme également trois types cellulaires: des cellules vibratiles, des cellules de revêtement banales et des mucocytes. Les cellules vibratiles des poches s'organisent en rubans orientés ventro-dorsalement: ils naissent de l'épithélium du plancher et se dirigent vers le haut. Au fur et à mesure que l'on s'éloigne du plancher le nombre de rubans vibratiles diminue progressivement par suite des fusions successives des rubans entre eux. Les cellules vibratiles forment ainsi de nombreux chemins ciliés au sein desquels se remarquent des mucocytes. Les cellules vibratiles des poches cardiaques sont accompagnées d'une zone nerveuse interne bien apparente (fig. 7d). Elles sont semblables à leurs consœurs du plancher à ceci près qu'elles ne contiennent ni myofibrilles basales, ni plages muqueuses apicales. Entre les chemins ciliés, l'épithélium interne des poches est formé de cellules de revêtement banales ciliées (un cil), pourvues d'une bordure en brosse et dont la fonction essentielle semble être de faire palissade (fig. 7c, d). Les cellules banales sont plus larges que les cellules vibratiles et constituent de ce fait un épithélium d'aspect plus lâche.

(c) **Plafond cardiaque.** C'est la région comprise entre les nodules du système rétracteur et l'étranglement séparant le cardia du pylore. Mise à part la disparition des faisceaux intrinsèques, l'histologie du plafond cardiaque est semblable à celle des poches. Le nombre de chemins ciliés de l'épithélium interne diminue de plus en plus pour n'être plus que cinq au niveau de l'étranglement pylorique. Ces cinq chemins vont chacun contacter la gouttière ciliée ventrale d'un canal pylorique.

4. ESTOMAC PYLORIQUE (fig. 3)

L'estomac pylorique se particularise essentiellement par sa face dorsale très circonvoluée, la face ventrale n'étant rien d'autre qu'une zone de transition entre le plafond cardiaque et les canaux pyloriques.

L'histologie de l'estomac pylorique est relativement simple. L'épithélium digestif se compose de nombreuses bandes de cellules vibratiles et de mucocytes qui confluent toutes autour de l'orifice intestinal. Le trajet de ces bandes cilio-muqueuses s'observe très bien lorsqu'on regarde le pylore par son côté coelomique. Entre les chemins ciliés l'épithélium est formé de cellules de revêtement banales. L'épithélium digestif du pylore est très semblable à

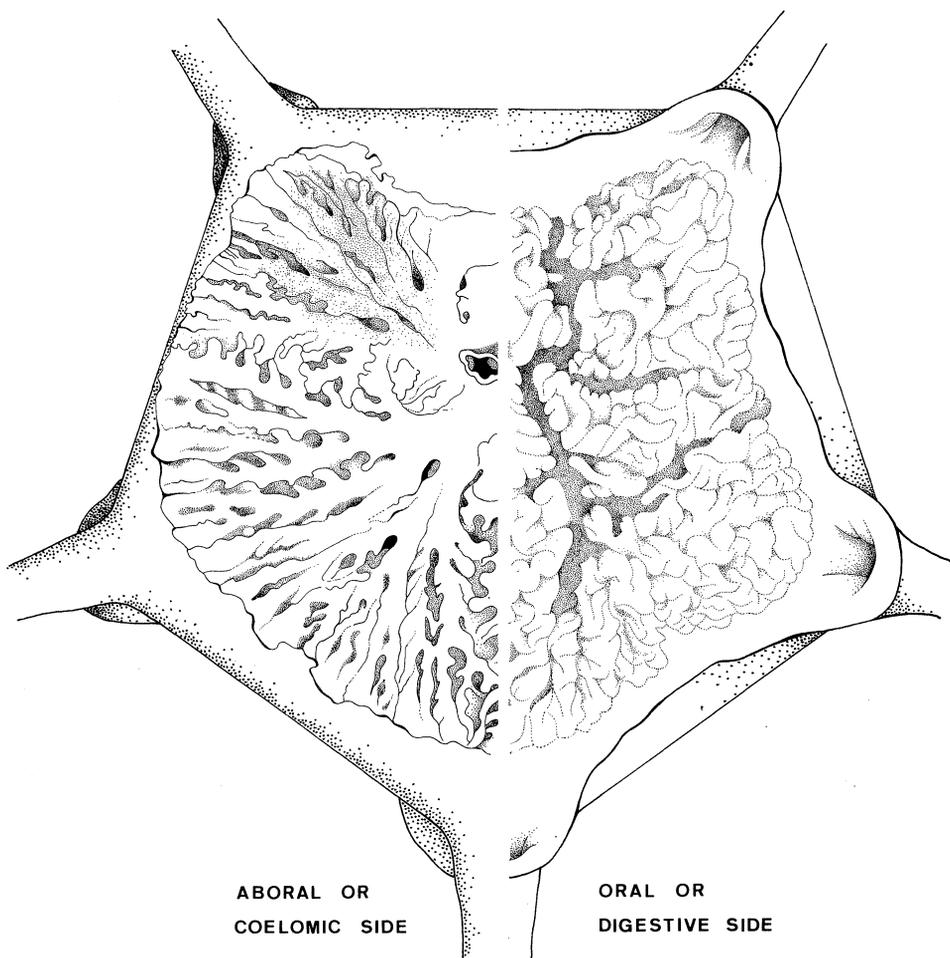


Fig. 3. Vues orale et aborale de l'estomac pylorique.

celui des poches cardiaques à ceci près que les bandes cilio-muqueuses sont ici plus nombreuses mais que leur ciliature est moins importante (rarement plus de deux cils par cellule). Le nerf interne est bien sûr très apparent et le conjonctif, d'épaisseur variable selon l'endroit, est riche de fibres collagène (fig. 9). La musculature est fortement réduite.

5. CANAL ET CAECUMS PYLORIQUES

Chaque canal pylorique donne naissance à deux caecums pyloriques. Chaque caecum se compose d'un canal central (portion caecale du canal pylorique) dans lequel se jette un grand nombre de diverticules pyloriques (figs. 1 et 4).

(a) **Canal pylorique.** La portion libre et la portion caecale du canal pylorique ont la même structure histologique. L'épithélium digestif est constitué par deux gouttières cilio-muqueuses (pôle oral et pôle aboral) séparées par des cellules de revêtement banales (paroi latérale). Le nerf

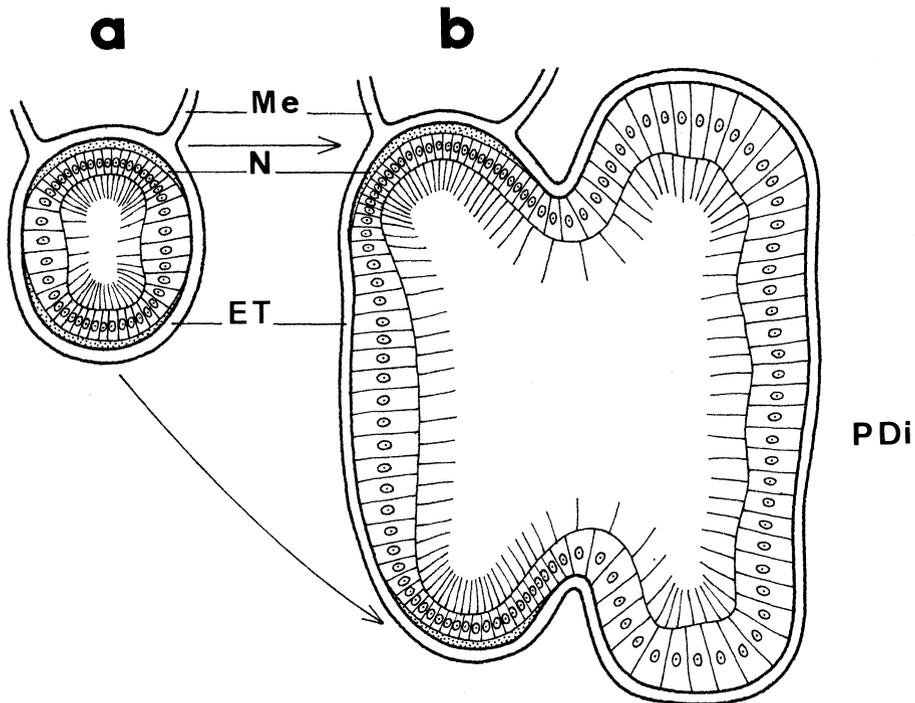


Fig. 4. Coupe transversale du canal (a) et du caecum (b) pyloriques. ET = tissus périphériques (conjonctif, muscles et épithélium coelomique), Me = mésentère, N = plexus nerveux, PDi = diverticule pylorique.

interne s'aperçoit au niveau des gouttières. Le conjonctif et la musculature sont peu développés. Le pôle aboral se distingue de son vis-à-vis par la présence de deux petites lacunes hémiales situées dans le conjonctif au point de rencontre canal pylorique — mésentères d'attache.

(b) **Diverticules pyloriques.** L'épithélium digestif des diverticules pyloriques occupe plus des neuf-dixièmes de l'épaisseur de la paroi, les tissus périphériques sont extrêmement réduits (fig. 9c). Les caecums pyloriques ont été étudiés en détail (Anderson 1953, Nimitz 1971, Jangoux et Perpeet 1972) et leur composition cellulaire est bien connue. On y remarque des cellules de revêtement spécialisées dans l'accumulation de réserves énergétiques, des cellules zymogènes à large vacuole et, assez rarement, des mucocytes.

La fonction de réservoir énergétique des cellules de revêtement a été établie par Anderson (1953). Tout comme lui j'ai pu observer des gouttelettes lipidiques et des granules de glycogène dans leur cytoplasme, principalement dans la région infranucléaire. Assez étonnamment il arrive que certains caecums soient dépourvus d'inclusions grasses et dans tous les cas il s'agit de caecums d'astéries récoltées en été. Cela s'explique par le fait que tant la quantité que la composition des réserves pyloriques varient au cours de l'année (Jangoux et Van Impe 1977).

Le noyau des cellules de réserve est arrondi ou légèrement ovale et renferme une trame chromatique lâche, rien ne le distingue du noyau des cellules de revêtement banales. Les cellules de réserve sont également absorbantes. Elles possèdent une bordure en brosse très serrée et le cytoplasme apical contient de nombreuses petites vésicules claires, résultat de l'activité pinocytaire (fig. 9b). On y remarque aussi quelques lysosomes et de petites mitochondries. Toutes les cellules de réserve sont ciliées (un cil).

Décrites pour la première fois par Anderson (1953), les cellules zymogènes des caecums pyloriques se caractérisent avant tout par la présence d'une large vacuole claire (fig. 9c). Cette vacuole semble vide et seules certaines préparations ultrastructurelles ont permis d'y observer un fin feutrage de nature inconnue. Le noyau est très reconnaissable par son gros nucléole central, il se place toujours sous la vacuole. Les grains protéiniques (grains zymogènes) s'observent sur toute la hauteur des cellules. Les organites responsables de leur fabrication sont localisés de façon plus précise, généralement au voisinage du noyau. Il n'est pas rare de rencontrer à cet endroit des complexes d'organites composés d'un appareil de Golgi, de saccules ergastoplasmiques et de mitochondries. Ces dernières entourent très souvent les grains zymogènes en formation. Les cellules zymogènes pyloriques sont ciliées et coiffées d'une bordure en brosse.

6. PARTIE POSTÉRIEURE DE TUBE DIGESTIF

(a) **Intestin.** Sa structure est particulièrement simple. C'est un très court conduit tapissé entièrement de cellules vibratiles parsemées de quelques mucocytes. Il reproduit l'organisation des bandes ciliées des poches et du plafond cardiaque, du pylore et des canaux pyloriques.

(b) **Caecums rectaux.** En coupe histologique les caecums rectaux se reconnaissent aisément: leur lumière est envahie de nombreuses villosités formées par l'épithélium interne (fig. 8e). Ces villosités sont sous-tendues par des lames conjonctives riches en fibres collagène. La musculature rectale est fortement développée et composée de deux couches de muscles d'orientations circulaire et longitudinale.

L'épithélium interne des caecums rectaux comprend deux types cellulaires: des mucocytes typiques et des cellules de revêtement d'aspect banal en microscopie photonique. L'étude ultrastructurelle des cellules de revêtement montre cependant qu'elles présentent de très intéressantes particularités (Jangoux 1972, 1976). L'existence d'une bordure en brosse serrée, de vésicules de pinocytoses et de lysosomes dans le cytoplasme apical indique qu'il s'agit de cellules absorbantes, fonction qu'elles partagent avec les cellules de réserve des diverticules pyloriques. Tout comme ces dernières elles sont ciliées. Toutefois, et à la différence de leurs homologues pyloriques, elles présentent de très longues mitochondries apicales. Le cytoplasme médian et le noyau, semblable à celui des cellules de revêtement cardiaques ou pyloriques, ne se caractérisent en rien. Par contre la zone cellulaire basale renferme d'importants replis membranaires (β -cytomembranes) limitant de fines bandes cytoplasmiques riches en mitochondries.

(c) **Rectum.** C'est un conduit très fin et très court. L'épithélium digestif n'est constitué que de cellules de revêtement banales. La seule particularité du rectum est l'existence d'une importante couche musculaire formant sphincter.

7. MOUVEMENTS DIGESTIFS LORS DU REPAS

(a) **Observations externes.** Le comportement d'une *Asterias* s'appêtant à se nourrir est bien connu. L'astérie enserre la proie de ses bras et se bombe le dos du disque (réflexe du "gros-dos" ou "humping reflex"). Ce réflexe est très caractéristique et précède toujours l'évagination stomacale. Il peut également apparaître lorsqu'on place une astérie dans un milieu riche en aliments en suspension (Heeb 1973, Jangoux 1976).

L'évagination stomacale n'intéresse en général que le plancher cardiaque. Toutefois lorsque les proies sont de grande taille les extrémités ventrales des poches cardiaques peuvent faire saillie à l'extérieur. L'estomac évaginé ressemble à une vessie dilatée, gonflée de liquide coelomique sous pression. Cette surpression coelomique fait que lorsque le plancher cardiaque a pu s'immiscer entre les valves d'un bivalve par exemple, il se moule très exactement sur les

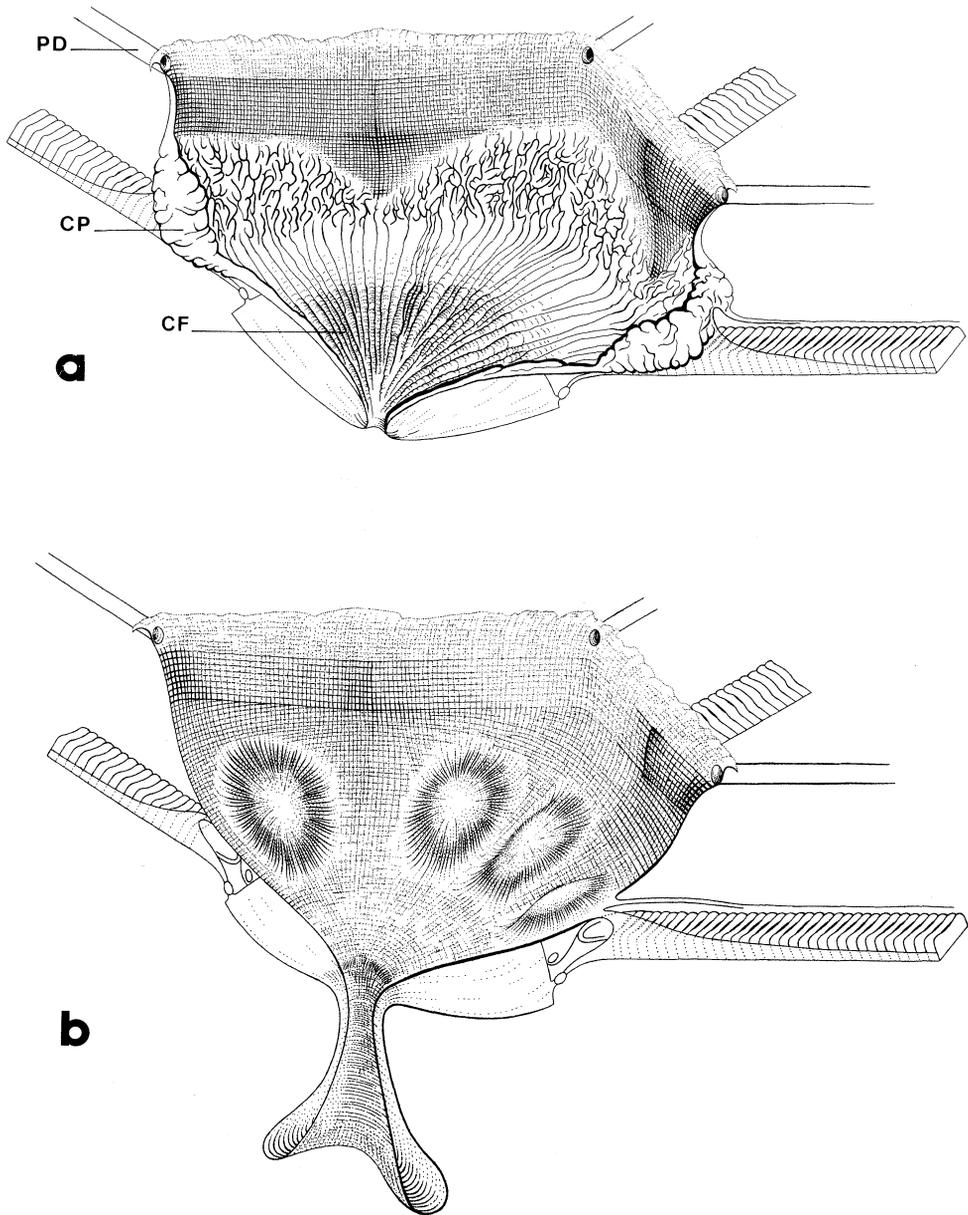


Fig. 5. Estomac cardiaque en place (a) et dévaginé (b). CF = plancher cardiaque, CP = poche cardiaque, PD = canal pylorique. Les replis stomacaux longitudinaux ne sont pas représentés sur le dessin b.

parties molles de sa proie et les contacte intimement. La durée de l'évagination est très variable et dépend bien sûr des tailles relatives de la proie et de l'étoile de mer. On peut cependant estimer le temps moyen d'évagination à 5-6 heures, l'estomac n'étant remis en place que lorsque la coquille est parfaitement vidée. Pendant toute la durée de l'évagination l'astérie reste étonnamment immobile et semble se concentrer entièrement sur son repas.

Durant tout le repas le dos du disque est bombé. Seule une observation patiente permet de remarquer de temps à autre l'éjection d'eau par l'anus. De tels rejets s'observant très rarement chez une astérie au repos; ils peuvent se voir avec une certaine fréquence chez les individus s'alimentant (2 à 6 éjections/heure). L'eau ainsi rejetée n'est pas limpide mais renferme des fèces brunâtres d'aspect muqueux (Jangoux 1976).

(b) **Observations Internes.** Lors d'un repas deux régions digestives présentent des mouvements modifiant plus ou moins leur configuration: ce sont l'estomac cardiaque et les caecums rectaux.

Estomac Cardiaque. Le mécanisme de l'éversion stomacale a déjà été explicité par Anderson (1954). Cela se déroule comme suit: ouverture de la bouche, relâchement du système rétracteur stomacal et des muscles de la paroi de l'estomac, contraction des muscles de la paroi du corps entraînant une augmentation de la pression intracoelomique et l'évagination du plancher cardiaque. Anderson ne précise toutefois pas ce qui est à l'origine de l'étonnante extension de la paroi du plancher. Selon moi cette élasticité est principalement le résultat de la contraction des myofibrilles intraépithéliales (voir 3.a), ce qui permet l'étirement transversal de la paroi stomacale.

Il est évident que l'évagination stomacale modifie complètement la topographie du cardia (figs. 5, a et b). La modification la plus spectaculaire est bien sûr le considérable étirement du plancher cardiaque, mais la partie cachée de l'estomac va également changer de configuration. L'étranglement pylorique et les replis des poches du cardia s'estompent: poches cardiaques, plafond cardiaque et plancher pylorique s'alignent sur un même plan incliné allant de la bouche aux orifices des canaux pyloriques. La surface de ce plan incliné stomacal est couverte de chemins cilio-muqueux dirigés ventro-dorsalement et séparés par des plages de cellules banales.

Les mouvements stomacaux n'ont lieu qu'en début et en fin de repas. Pendant toute la durée de l'alimentation l'estomac reste "déroulé", tout au plus peut-on voir se modifier la longueur de la portion évaginée (contractions — relaxations des myofibrilles épithéliales).

Caecums Rectaux. Les seuls organes digestifs à présenter des mouvements répétés au cours d'un repas sont les caecums rectaux. Ce sont de petits organes contractiles aux parois très musculées. Leur contraction entraîne un rejet anal d'eau (relâchement du sphincter rectal) et autorise donc la défécation. Des dissections d'étoiles de mer en train de s'alimenter ont permis de comprendre le fonctionnement des diverticules rectaux. Les deux caecums se comportent indépendamment l'un de l'autre, chacun est capable non seulement de se contracter mais aussi de se dilater très fortement. Lors d'un repas les caecums agissent en alternance de la façon suivante: alors que l'un d'eux semble au repos, l'autre se dilate très progressivement. La phase de dilation peut durer plusieurs dizaines de minutes, le caecum se gorgeant petit à petit d'un liquide brunâtre. Au bout d'un certain temps l'organe dilaté se contracte violemment et rejette son contenu par l'anus. A la suite de cela le deuxième caecum entame sa phase de dilatation, le premier se mettant au repos. Alors que la période de dilatation peut durer plusieurs dizaines de minutes, la contraction est très rapide et ne dépasse jamais 10 secondes.

Le mucus brunâtre qui s'accumule dans la lumière rectale provient pour une bonne part de la cavité stomacale. Cela se remarque fort bien en dissection où on observe très souvent la présence d'un film muqueux continu allant des parois cardiaques à l'intestin. Ce phénomène n'est explicable que si on admet qu'ils existe un courant d'eau, sorte de pompage rectal, allant

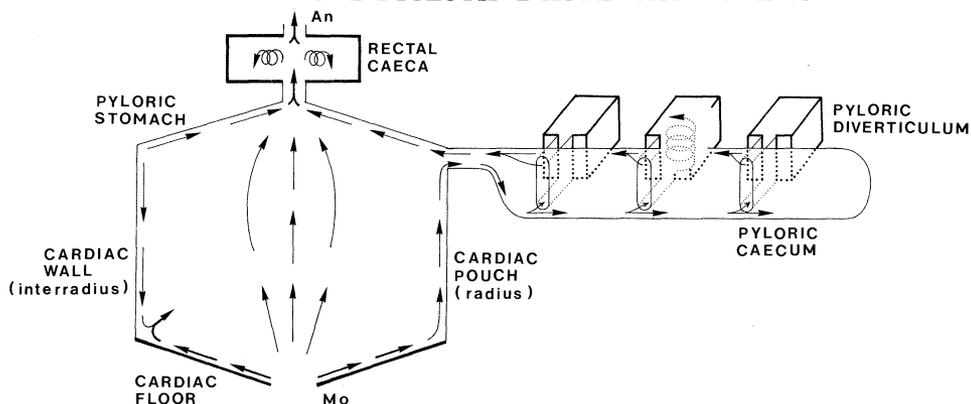


Fig. 6. Schéma fonctionnel de l'appareil digestif (en traits gras, les trois régions digestives principales). An = anus, Mo = bouche.

dans le sens bouche-anus.

Le premier réflexe alimentaire significatif d'*Asterias* est celui du "gros-dos". Des dissections d'astéries au stade "gros-dos", c'est-à-dire avant l'évagination stomacale, ont permis de remarquer qu'un disque bombé renfermait toujours un caecum rectal dilaté. Il apparaît donc que le pompage rectal précède dans le temps l'évagination stomacale. La répétition de certaines des manipulations de Heeb (1973, adjonction dans l'eau de l'aquarium de diverses dilutions de broyat de moule) a montré que le réflexe du "gros-dos" n'est pas nécessairement suivi de l'évagination cardiaque. Celle-ci ne s'observera que si la dilution ajoutée au milieu est suffisamment concentrée en stimuli alimentaires. Le pompage rectal peut donc être déclenché lorsque l'astérie se trouve dans un milieu suffisamment riche en micro-aliments.

8. SENS DES COURANTS CILIAIRES

C'est au niveau des zones tapissées de cellules vibratiles que les courants sont les plus intenses. Leurs directions sont les suivantes (fig. 6):

- plancher cardiaque: courant ventro-dorsal
- bandes cilio-muqueuses des poches cardiaques, du plafond cardiaque et du plancher pylorique: courant ventro-dorsal
- plages de cellules banales des poches ou du plafond cardiaques: courant faible latéral ou dorso-ventral
- gouttière orale des canaux pyloriques: courant centrifuge
- gouttière aborale des canaux pyloriques: courant centripète
- diverticules pyloriques: courant tourbillonnaire
- bandes cilio-muqueuses du plafond pylorique: courant centripète
- intestin: courant ventro-dorsal
- caecums rectaux: courant tourbillonnaire

Ces résultats confirment et complètent ceux obtenus par Budington (1942) et Anderson (1954) sur *Asterias forbesi*.

DISCUSSION

Les cellules épithéliales digestives présentent deux caractéristiques fondamentales: elles sont en principe toutes ciliées (au moins un cil) et absorbantes (bordure en brosse). Cela ne signifie évidemment pas qu'il n'existe pas de sites absorbants privilégiés, sites qui sont les

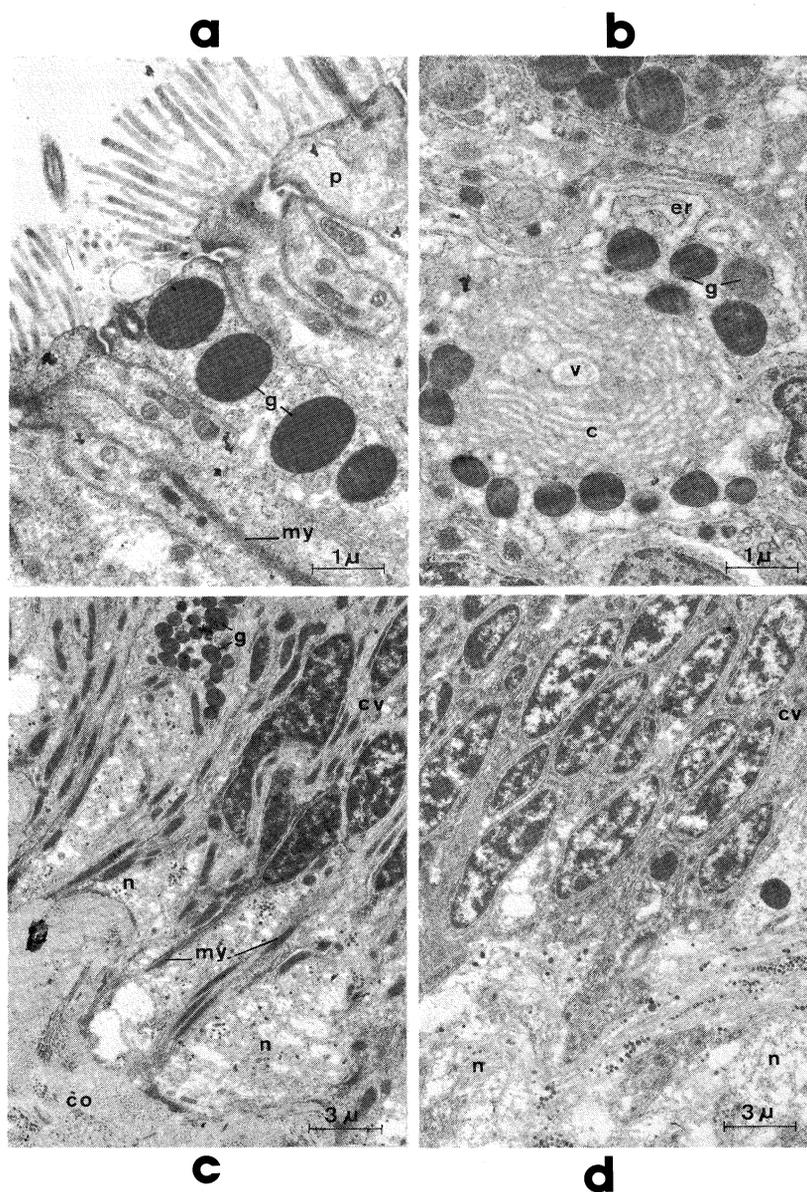


Fig. 7. Micrographies de la paroi du cardia (a à c plancher cardiaque, d poche cardiaque). (a-b) = Cellules à grains protéiques (cellules zymogènes), c = cisternes de l'appareil de Golgi, er = ergastoplasme, g = granules protéiques (zymogènes), my = myofibrilles, p = plage muqueuse apicale d'une cellule vibratile; (c-d) = Base de l'épithélium digestif, co = tissu conjonctif, cv = cellule vibratile, g = granules protéiques (zymogènes), my = myofibrilles, n = plexus nerveux.

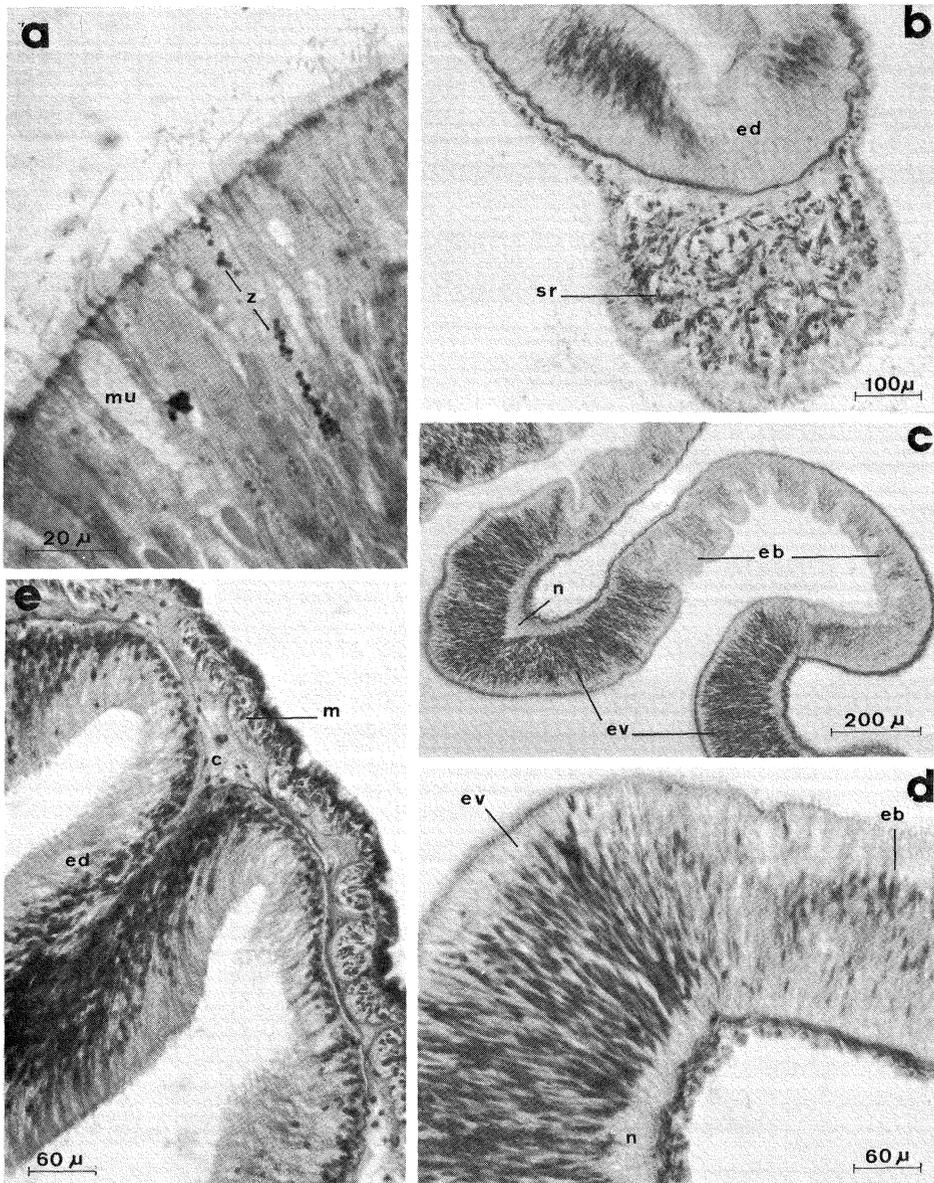


Fig. 8. Coupes transversales au travers du plancher (a) et des poches cardiaques (b-d), et des caecums rectaux (e). c = tissu conjonctif, eb = épithélium banal, ev = épithélium vibratile, ed = épithélium digestif, m = muscles, mu = mucocytes, n = plexus nerveux, sr = système rétracteur intrinsèque, z = cellule à grains protéiques (zymogènes).

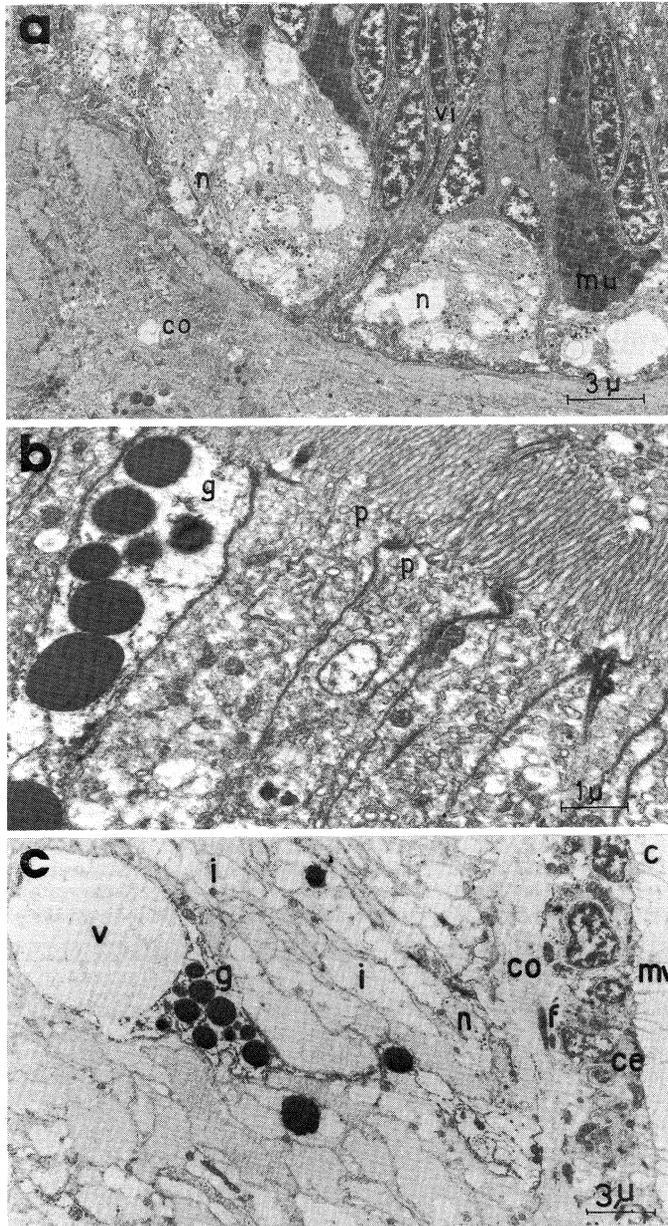


Fig. 9. Micrographies de la paroi du pylore (a) et de l'épithélium digestif des diverticules pyloriques (b-c). c = coelome, ce = épithélium coelomique, co = tissu conjonctif, f = fibres musculaires, g = granules zymogènes, i = inclusions lipidiques, mu = mucocytes, mv = microvillosités, n = tissu nerveux, p = vésicule de pinocytose, v = vacuole de cellule zymogène pylorique, vi = cellule vibratile.

caecums pyloriques et rectaux. Bien que composé de cellules diversement spécialisées, l'épithélium digestif à un aspect semblable dans tous les organes: cellules hautes, étroites et assez serrées, formant une véritable palissade et rendant assez difficile l'observation microscopique. La microscopie électronique a permis de constater l'omniprésence du plexus nerveux interne dont les filets s'intercalent toujours entre la membrane basale et les membranes des cellules digestives. Le nerf interne est particulièrement bien apparent sous les bandes de cellules vibratiles; son trajet correspond à celui observé par Smith (1937) chez *Marthasterias glacialis*.

Le tissu conjonctif, riche en fibres de collagène, se développe différemment selon les régions. C'est au niveau des zones extensibles ou contractiles (plancher cardiaque et caecums rectaux) que son épaisseur est maximale. Le développement de la musculature digestive et du nerf externe qui l'innerve est parallèle à celui du tissu de soutien: le plancher cardiaque et les caecums rectaux sont les régions les plus musclées. Je rappellerai enfin que l'épithélium externe (coelomique) se compose de petites cellules cubiques ciliées et garnies d'une couronne de microvillosités ("chaonocyte-like cells").

(a) **Estomac cardiaque.** Anderson (1954) s'est surtout attaché à étudier la structure du système rétracteur et des poches cardiaques, beaucoup moins celle du plancher du cardia (oesophage *sensu lato*). Les cellules à gros grains réfringents décrites par lui dans l'oesophage d'*A. forbesi* sont très vraisemblablement identiques aux cellules à grains protéiques du plancher cardiaque d'*A. rubens*. Par contre les cellules muriformes ("mulberry cells") observées par Anderson (1959) dans la paroi stomacale de *Patiria miniata* sont certainement d'un autre type; il s'agit probablement de coelomocytes.

Il est incontestable que le plancher cardiaque est la région stomacale la plus importante du point de vue digestif. C'est la partie évaginable et toutes les cellules épithéliales non glandulaires qui la constituent sont vibratiles (2 à 5 cils par cellule). Le fort courant ciliaire qu'elles produisent est unidirectionnel, et entraîne l'eau et son contenu vers les organes digestifs internes. L'estomac évaginé contacte très intimement les parties molles des proies: Anderson (1966) nous dit que l'espace séparant l'estomac de la proie est microscopique, pour ma part j'en estimerais la largeur à quelques dizaines de microns. Dans ces conditions le courant d'eau produit par les cellules épithéliales est très étroitement canalisé, ce qui augmente évidemment son efficacité. Outre une ciliature intense, les cellules vibratiles sécrètent du mucus (plages muqueuses apicales): elles vont donc pouvoir enrober les fragments de proie en même temps qu'elles les véhiculent vers le reste du tube digestif.

Etant donné qu'il y a digestion extra-orale, il faut qu'au niveau du plancher parviennent des enzymes digestives. La ciliature de la partie stomacale évaginée créant un fort courant ventro-dorsal, il est physiquement impossible que les enzymes nécessaires proviennent des caecums pyloriques. Il est donc logique, en dehors de toute observation microscopique, de supposer l'existence de cellules zymogènes dans le plancher cardiaque. Cette supposition est vérifiée par l'étude histologique et ultrastructurale qui y a révélé la présence de cellules à grains protéiques présentant les caractéristiques classiques des cellules zymogènes. Ces cellules sont d'ailleurs très semblables aux cellules gastriques exocrines observées dans la première spire digestive de l'oursin *Strongylocentrotus* par Holland et Lauritis (1968). En conclusion on peut penser que chez *A. rubens* le phénomène de la digestion extra-orale se réalise exclusivement à l'intervention d'enzymes digestives originaires du plancher de l'estomac cardiaque.

Il convient ici d'insister sur une particularité propre à toutes les cellules de l'épithélium digestif du plancher: la présence de myofibrilles dans leur cytoplasme. Les contractions de ces myofibrilles permettent d'expliquer la remarquable élasticité du plancher stomacal, élasticité que la seule sur-pression du liquide coelomique ne pouvait expliquer (la surpression étant essentiellement responsable de la turgescence de l'estomac évaginé).

Les poches et le plafond cardiaque ne sont importants que par les chemins cilio-muqueux qui les tapissent. Ce sont, avec la face ventrale de l'estomac pylorique, des zones de transition dont le rôle est d'acheminer vers le pôle oral des canaux pyloriques les petits fragments de proie enrobés de mucus.

A l'état de repos les poches cardiaques sont extrêmement plissées. En coupe histologique elles apparaissent comme une succession de creux et de crêtes, ces dernières étant toujours tapissées de cellules épithéliales vibratiles (Anderson 1954, Jangoux *et al.* 1972). A la suite de l'évagination les poches s'étirent et les replis s'estompent. Les chemins vibratiles sont à ce moment tous disposés sur un même plan et séparés les uns des autres par des zones couvertes de cellules de revêtement banales.

(b) **Estomac pylorique.** On peut comparer la face dorsale du pylore à une roue à rayons, chaque rayon étant constitué par une bande de cellules ciliées. Les courants d'eau créés par les bandes ciliées se dirigent tous vers l'orifice intestinal, centre de la roue. L'estomac pylorique est donc également un organe de transit. Dans le cas des Asteriidae, contrairement à ce que pensait Ferguson (1969), ce n'est pas le pylore qui distribue aux caecums pyloriques les produits de la digestion cardiaque. Ces produits leur sont en effet directement acheminés par les chemins ciliés du cardia. L'hypothèse de Ferguson est toutefois partiellement vraie dans la mesure où les microparticules entraînées vers le haut par le courant rectal (courant buco-anal des caecums rectaux) peuvent être réceptionnées, enrobées de mucus et véhiculées par le pylore. Ces particules ne sont cependant pas destinées aux caecums pyloriques mais bien aux caecums rectaux, via l'intestin. En outre le pylore peut prendre en charge les matériaux rejetés par les caecums pyloriques (gouttière ciliée aborale des canaux pyloriques) et les diriger également vers les caecums rectaux.

(c) **Caecums pyloriques.** Les caecums pyloriques sont les organes digestifs les plus étudiés (Anderson 1953, Karnovsky *et al.* 1955, Bargmann et Behrens 1968, Chia 1969, Chan et Fontaine 1971, Nimitz 1971, Jangoux et Perpeet 1972). Ils sont formés d'un canal médian de section ovale (canal pylorique) parcouru par deux gouttières ciliées, l'une orale à courant centrifuge, l'autre aborale à courant centripède. Les parois latérales du canal pylorique présentent de part et d'autre et régulièrement des petits sacs plurilobés: les diverticules pyloriques. La gouttière orale alimente les diverticules en matériaux nutritifs originaires du cardia, la gouttière aborale élimine vers le pylore les matériaux perdus ou refusés par les diverticules. Trois fonctions physiologiques importantes sont remplies par l'épithélium digestif des caecums pyloriques: l'absorption alimentaire, la mise en réserve de substances énergétiques, l'élaboration et la sécrétion d'enzymes digestives (voir entre autres Anderson 1966, Hori *et al.* 1977, Jangoux et Van Impe 1977).

Comme permet de le penser la structure fine des cellules pyloriques et comme l'ont montré les expériences réalisées *in vitro* à l'aide de fragments de caecums pyloriques (incubation dans une solution marine de ferritine, Jangoux 1976), les cellules de réserve endocytent très activement. L'endocytose pylorique semble être discriminante et on peut supposer qu'une partie des matériaux rejetés par les caecums le sont à la suite de leur refus par les cellules épithéliales (Jangoux 1976).

Mise à part l'existence d'une large vacuole, les cellules zymogènes pyloriques offrent les mêmes caractéristiques générales que leurs homologues du plancher cardiaque. Cette vacuole n'est pas vide mais remplie d'un fin feutrage de nature encore inconnue. Le rôle de la vacuole reste mystérieux alors que la nature zymogène des grains de sécrétion a été clairement démontrée par Hori *et al.* (1977). Les enzymes digestives produits par ces cellules agissent sur les matériaux acheminés dans les diverticules pyloriques par la gouttière orale; ces enzymes poursuivent donc la digestion stomacale. On l'a vu, il est physiquement impossible que les enzymes pyloriques

parviennent au plancher cardiaque, les sens des courants ciliaires s'y opposent.

(d) **Caecums rectaux.** Les fonctions des caecums rectaux ont été récemment discutées (Jangoux 1976). Ce sont des organes contractiles, leurs contractions ayant pour principal effet de permettre la défécation (contraction caecale couplée au relâchement du sphincter anal). Au cours du repas les phases de contraction alternent avec des phases de dilatation lente. C'est pendant les dilatations que les caecums rectaux se gorgent de substances diverses (particules assimilables, mucus d'origine cardiaque et/ou pylorique . . .). Contrairement à ce qui avait été supposé (Jangoux 1976), il est peu probable que les dilatations des caecums rectaux soient responsables de l'existence d'un courant d'eau buco-anal. Au contraire elles en seraient plus volontiers la conséquence. Le "pompage rectal" est selon toute vraisemblance le résultat de deux mécanismes distincts: (1) après contraction, le retour des caecums rectaux à l'état de repos (relâchement de la musculature des parois) entraîne un appel d'eau; (2) la très importante ciliature intestinale draine l'eau de la cavité stomacale vers les caecums rectaux, entraînant ainsi leur dilatation. En d'autres termes le pompage rectal serait principalement la conséquence de l'activité ciliaire de l'intestin (mécanisme de pompage ciliaire).

Le pouvoir absorbant des caecums rectaux est très élevé et il s'y déroule une intense digestion intracellulaire. Contrairement à ce qui se passe dans les caecums pyloriques, l'endocytose rectale ne paraît pas discriminante (Jangoux 1976).

(e) **La mécanique digestive d'*A. rubens*** (fig. 6). Après avoir localisé sa proie (une moule par exemple) l'astérie la contacte, l'enserme de ses bras et applique très intimement un grand nombre de ventouses ambulacraires sur ses valves. A ce stade l'astérie se bombe le dos du disque (dilatation des caecums rectaux, déclenchement du pompage rectal) et peu après débute l'évagination du plancher cardiaque. On peut penser que ces différents réflexes alimentaires (pompage rectal et évagination stomacale) sont le résultat de chemoréception.

Dès le déclenchement du pompage rectal, les caecums rectaux peuvent recevoir un certain nombre de particules alimentaires mais c'est bien sur l'évagination stomacale qui permettra l'apport nutritif le plus important. L'évagination cardiaque est un processus complexe nécessitant successivement l'ouverture de la bouche, le relâchement du système rétracteur stomacal ainsi que des muscles de la paroi du plancher cardiaque et la contraction des muscles de la paroi du corps (raidissement de l'astérie). Cette contraction va entraîner une surpression du liquide coelomique qui va pousser le plancher stomacal, poussée qui entraînera la saillie stomacale dans le milieu extérieur. L'estomac évaginé revêt l'aspect d'un lobe blanchâtre turgescant, il va s'appliquer très étroitement sur les valves de la proie. La taille de l'estomac évaginé peut varier: c'est la conséquence des contractions-relaxations des myofibrilles intraépithéliales du plancher cardiaque.

La façon dont l'estomac pénètre entre les valves de la proie n'est pas très bien comprise. Sans doute profite-t-il à la fois des échancrures naturellement présentes entre les deux valves et des tractions exercées par les pieds ambulacraires sur les valves pour les écarter (Nichols 1964, Péquignat 1970). Une fois l'échancrure repérée, l'estomac est poussé dans le bivalve par la pression du liquide coelomique et va se mouler très exactement sur les parties molles de la proie. A ce moment les cellules zymogènes cardiaques déversent leurs enzymes et la digestion stomacale extra-orale débute (digestion extracellulaire). Les fragments de proie libérés par les ferments digestifs sont enrobés de mucus par les cellules du plancher et dirigés vers les chemins ciliés des poches cardiaques qui les transporteront jusqu'au niveau des canaux pyloriques. Pendant ce temps la pompe rectale fonctionne et entraîne dans le courant qu'elle crée de très fins fragments de proie qui alimenteront directement les caecums rectaux (digestion intracellulaire). Il n'est pas interdit de penser que le pompage rectal favorise également l'acheminement des fragments de proie le long des chemins ciliés du cardia. Arrivés dans les diverticules pyloriques,

les fragments de nourriture vont subir l'attaque des enzymes pyloriques et les produits de cette digestion seront absorbés (digestions extracellulaire et intracellulaire).

Comme l'a signalé MacBride (1909), la digestion de l'astérie est très complète et peu de matériaux sont rejetés par l'anus. Les substances défécées ont une double origine: mucus brunâtre provenant de l'estomac et matériels refusés ou perdus par les caecums pyloriques et rectaux. Ces substances s'accumulent dans la lumière des caecums rectaux et sont éliminés par l'anus à l'occasion d'une contraction rectale. La durée moyenne d'un repas est de 5 à 6 heures, la proie n'étant abandonnée que lorsque sa coquille est parfaitement nettoyée. On assiste alors à la remise en place de l'estomac: relâchement de la musculature des parois de corps et diminution de la pression intracoelomique, contraction du système rétracteur et des muscles du plancher cardiaque, fermeture de la bouche.

Le schéma de fonctionnement du tube digestif proposé ci-dessus a été établi à partir de l'étude d'*Asterias rubens*. Etant donné la grande homogénéité anatomique des Asteroidea, il est très probable qu'il puisse, à quelques détails près, s'appliquer à toutes les espèces de cette importante famille. A l'opposé je ne crois pas qu'on puisse l'étendre aux autres familles de la classe. Les structures digestives sont en effet très variées dans le groupe des étoiles de mer (voir entre autres Anderson 1960, 1966, 1978) et à chaque type morphologique correspond sans nul doute une mécanique digestive particulière. En conclusion on peut dire que le tube digestif des Asteroidea est formé de trois régions importantes par leurs caractéristiques morphologiques et physiologiques, régions où se déroule l'essentiel des phénomènes digestifs (plancher cardiaque, diverticules pyloriques et caecums rectaux). Ces régions sont reliées entre elles par des zones de transit (chemins cilio-muqueux des poches et du plafond cardiaque, des canaux pyloriques, du pylore et de l'intestin).

REFERENCES

- Anderson, J. M., 1953. Structure and function in the pyloric caeca of *Asterias forbesi*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 105: 47-61.
- 1954. Studies on the cardiac stomach of the starfish *Asterias forbesi*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 107: 157-173.
- 1959. Studies on the cardiac stomach of a starfish *Patiria miniata* (Brandt). *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 117: 185-201.
- 1960. Histological studies on the digestive system of a starfish *Henricia*, with notes on Tiedemann's pouches in starfishes. *Biol. Bull. Mar. biol. Lab. Woods Hole* 119: 371-398.
- 1966. Aspect of nutritional physiology. In R. A. Booloottian (ed.), *Physiology of Echinodermata*. Intersciences Publ., New York: 329-357.
- 1978. Studies on functional morphology in the digestive system of *Oreaster reticulatus* (L.) (Asteroidea). *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 154: 1-14.
- Bargmann, W. and B. Behrens, 1968. Ueber die Pylorusanhänge des Seesterns (*Asterias rubens* L.) insbesondere ihre Innervation. *Z. Zellforsch.* 84: 563-584.
- Berridges, M. J. and J. L. Loschman, 1972. *Transporting epithelia*. Academic Press, New York, 91 pp.
- Budington, R. A., 1942. The ciliary transport-system of *Asterias forbesi*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 83: 438-450.
- Chadwick, H. C., 1923. *Asterias*. *L.M.B.C. Mem. typ. brit. mar. Plants Animals* 25: 63 pp., 9 pls.
- Chan, V. G. and A. R. Fontaine, 1971. Is there a β -cell homolog in starfish? *Gen. comp. Endocrinol.* 16: 183-191.
- Chia, F. S., 1969. Histology of the pyloric caeca and its changes during brooding and starvation in a starfish, *Leptasterias hexactis*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 136: 185-192.

- Cuénot, L., 1887. Contribution à l'étude anatomique des astérides. *Arch. Zool. exp. gen.* 5: 1-144, 9 pls.
- 1948. Anatomie, éthologie et systématique des Echinodermes. In P. P. Grasse (ed.), *Traité de Zoologie*, vol. 11. Masson, Paris: 3-372.
- Ferguson, J. C., 1969. Feeding, digestion and nutrition in Echinodermata. In M. Florkin and B. T. Scheer (eds.), *Chemical Zoology*, vol. 4. Academic Press, New York: 71-100.
- Gabe, M., 1968. *Techniques histologiques*. Masson, Paris, 1113 pp.
- Gantes, P. and G. Jolles, 1969. *Histochimie normale et pathologique*. 2 vols., Gauthier-Villars, Paris.
- Glauert, A. M. and R. H. Glauert, 1958. Araldite as embedding medium for electron microscopy. *J. biophys. biochem. Cytol.* 4: 191-194.
- Hamann, D., 1885. Die Asteriden anatomisch und histologisch untersucht. Fisher, Jena, 126 pp., 7 pls.
- Heeb, M. A., 1973. Large molecules and chemical control of feeding behaviour in the starfish *Asterias forbesi*. *Helgolander wiss. Meeresunters.* 24: 425-435.
- Holland, N. D. and J. A. Lauritis, 1968. The fine structure of the gastric exocrine cells of the purple sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*. *Trans. amer. Soc. micr. Sci.* 87: 201-209.
- Hori, S. H., K. Tanahashi, and N. Matsuoka, 1977. Morphological and cytochemical studies on the secretory granules of the pyloric caeca of the starfish *Asterias amurensis*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 152: 64-74.
- Hyman, L. H. 1955. Echinodermata. In *The Invertebrates*, vol. 4. MacGraw-Hill, New York: vii + 763 pp.
- Jangoux, M., 1972. La structure fine des caecums rectaux de deux Asteriidae: *Marthasterias glacialis* (L.) et *Coscinasterias tenuispina* (Lam.). *Z. Zellforsch.* 126: 366-384.
- 1976. Fonctions des caecums rectaux chez l'étoile de mer *Asterias rubens* L. *Thalassia Yugosl.* 12: 181-186.
- Jangoux, M. et C. Perpeet, 1972. Etude comparative de la structure fine des caecums pyloriques de trois espèces d'Asteriidae. *Cah. Biol. mar.* 13: 401-420.
- Jangoux, M., C. Perpeet et D. Cornet, 1972. Contribution à l'étude des poches stomacales d'*Asterias rubens* L. *Mar. Biol.* 15: 329-335.
- Jangoux, M. and E. Van Impe, 1977. The annual pyloric cycle of *Asterias rubens* L. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 30: 165-184.
- Karnovsky, M. L., S. S. Jeffrey, M. S. Thompson and H. W. Deane, 1955. A chemical and histochemical study of the lipids of the pyloric caecum of the starfish *Asterias forbesi*. *J. biophys. biochem. Cytol.* 1: 173-182.
- Luft, J. H., 1961. Improvements in epoxy resin embedding methods. *J. biophys. biochem. Cytol.* 9: 409.
- MacBride, E. W., 1909. Echinodermata. In S. F. Horner and A. E. Shipley (eds.), *Cambridge Natural History*, vol. 1. Macmillan, London: 425-623.
- Nichols, D., 1964. Echinoderms: experimental and ecological. *Oceanogr. mar. Biol. ann. Rev.* 2: 393-423.
- Nimitz, A. M., 1971. Histochemical study of gut nutrient reserves in relation to reproduction and nutrition in the sea-stars, *Pisaster ochraceus* and *Patiria miniata*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole* 140: 461-481.
- Nørrevang, A. and K. G. Wingstrand, 1970. On the occurrence and structure of choanocyte-like cells in some Echinoderms. *Acta Zool.* 51: 249-270.
- Peng, R. K. and D. C. Williams, 1973. Partial purification and some enzymatic properties of proteolytic enzyme fractions isolated from *Pisaster ochraceus* pyloric caeca. *Comp. Biochem. Physiol.* 44B: 1207-1217.
- Péquignat, C. E., 1970. Biologie des *Echinocardium cordatum* (Pen.) de la Baie de Seine. Nouvelles recherches sur la digestion et l'absorption chez les Echinides et les Stellérides. *Forma Functio* 2: 121-168.
- Reid, J. D. and D. Taylor, 1964. An improved method for embedding tissues, using polyethylene glycols, with incorporated low-viscosity nitrocellulose. *Amer. J. Clin. Pathol.* 41: 513-516.

MICHEL JANGOUX

- Reynolds, E., 1958. The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.* 17: 208-213.
- Sawano, E., 1936. Proteolytic enzymes in the starfish *Distolasterias nipon* (Döderlein). *Sci. Rep. Tokyo Bun. Daig.* B2: 179-199.
- Smith, J. E., 1937. On the nervous system of the starfish *Marthasterias glacialis* (L.). *Phil. Trans roy. Soc. Lond.* B 227: 111-173.

Full-text PDF of each one of the works in this volume are available at the following links :

Mitrović-Petrović, 1982, *Aust. Mus. Mem.* 16: 9–16
<http://dx.doi.org/10.3853/j.0067-1967.16.1982.355>

Jangoux, 1982, *Aust. Mus. Mem.* 16: 17–38
<http://dx.doi.org/10.3853/j.0067-1967.16.1982.356>

Simpson, 1982, *Aust. Mus. Mem.* 16: 39–52
<http://dx.doi.org/10.3853/j.0067-1967.16.1982.357>

Harriott, 1982, *Aust. Mus. Mem.* 16: 53–66
<http://dx.doi.org/10.3853/j.0067-1967.16.1982.358>

Guille, 1982, *Aust. Mus. Mem.* 16: 67–87
<http://dx.doi.org/10.3853/j.0067-1967.16.1982.359>

Rowe and Marsh, 1982, *Aust. Mus. Mem.* 16: 89–120
<http://dx.doi.org/10.3853/j.0067-1967.16.1982.360>

Clark, 1982, *Aust. Mus. Mem.* 16: 121–128
<http://dx.doi.org/10.3853/j.0067-1967.16.1982.361>

Pawson, 1982, *Aust. Mus. Mem.* 16: 129–145
<http://dx.doi.org/10.3853/j.0067-1967.16.1982.362>

Nichols, 1982, *Aust. Mus. Mem.* 16: 147–163
<http://dx.doi.org/10.3853/j.0067-1967.16.1982.363>

De Camargo, 1982, *Aust. Mus. Mem.* 16: 165–173
<http://dx.doi.org/10.3853/j.0067-1967.16.1982.364>

Birkeland et al., 1982, *Aust. Mus. Mem.* 16: 175–189
<http://dx.doi.org/10.3853/j.0067-1967.16.1982.365>

Bruce, 1982, *Aust. Mus. Mem.* 16: 191–216
<http://dx.doi.org/10.3853/j.0067-1967.16.1982.366>