

**MORPHOLOGIE EXTERNE ET COMPORTEMENT  
DES LARVES DOLIOLARIA D'ANTEDON BIFIDA  
(ECHINODERMATA, CRINOIDEA)**

par

MARIE-CHRISTINE LAHAYE (\*) et MICHEL JANGOUX  
Laboratoire de Biologie marine (CP 160)  
Université Libre de Bruxelles  
50, avenue F.D. Roosevelt, B-1050 Bruxelles (Belgique)

RÉSUMÉ

La durée de vie des larves doliolaria d'*Antedon bifida* est de cinq jours au plus. A une phase pélagique (1 à 2 jours) succède une phase démersale (1 à 3 jours) qui s'achève par la fixation des doliolaria. Les larves pélagiques nagent suivant une trajectoire hélicoïdale complexe. Les larves démersales effleurent le substrat suivant une trajectoire hélicoïdale plane. Selon la qualité du substrat la fixation sera temporaire ou définitive. Au bout de cinq jours les larves non fixées se métamorphosent en pleine eau (métamorphose létale).

Mots-clés : Biologie larvaire, Morphologie, Echinodermata.

External morphology and behaviour of the doliolaria larvae  
of *Antedon bifida* (Echinodermata, Crinoidea)

SUMMARY

The lifetime of the doliolaria larvae of *Antedon bifida* is five days at most. There is a pelagic period (1 tot 2 days) followed by a demersal period (1 tot 3 days) that ends when larvae settle. Pelagic larvae swim following a complex helicoid path. Demersal larvae brush the substratum; they swim following a plane helicoid path. Depending on the substratum, larval settlement will be either temporary or definitive. After five days unsettled larvae will undergo metamorphosis in midwater (lethal metamorphosis).

Key words : larval biology, morphology, Echinodermata.

INTRODUCTION

Les œufs d'échinodermes sont en principe oligolécithes et leurs larves planctotrophes. Les comatules (crinoïdes « libres ») s'écartent de cette règle générale : leurs œufs sont télolécithes et leurs larves lécithotrophes (DAWYDOFF, 1948; CHIA et BURKE, 1978). Les larves pélagiques (doliolaria) de comatules ont une durée de vie courte; après deux à six jours, selon les espèces, elles se fixent au substrat et entament leur métamorphose (stade larvaire benthique cystidéen) (LAHAYE et JANGOUX, 1985, 1987). Peu d'auteurs se sont intéressés à l'étude des doliolaria : leur

(\*) Chargé de Recherches au Fonds National de la Recherche Scientifique.

structure fine est mal connue et leur comportement natatoire n'a été que succinctement décrit (RUNNSTRÖM, 1930; MLADENOV et CHIA, 1983). MLADENOV et CHIA (1983) décrivent la succession d'une phase de nage en pleine eau et d'une phase démersale dite de recherche qui prélude à la fixation larvaire. Le présent travail a pour objet d'une part de décrire l'évolution morphologique de la doliolaria d'*Antedon bifida* de l'éclosion à la fixation larvaire, d'autre part d'en préciser le comportement en phases pélagique et démersale.

#### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des femelles d'*Antedon bifida* ont été récoltées en plongée en scaphandre autonome à Morgat (Bretagne, France) et amenées à la Station biologique de Roscoff. Les femelles portant des embryons prêts à éclore sont placées directement dans des aquariums en circuit fermé où les larves seront émises.

Pour l'étude des comportements natatoires, les larves sont placées soit dans de grands aquariums rectangulaires (40 × 50 × 30 cm) (observations à l'œil nu), soit dans de petits aquariums circulaires (diamètre : 10 cm) (observations à la loupe binoculaire).

Pour l'observation des tropismes larvaires (photo- et géotropisme), des larves nageuses sont placées dans des aquariums rectangulaires (40 × 50 × 30 cm) pourvus ou non d'une source latérale de lumière artificielle; les déplacements des larves sont observés à l'œil nu et les directions suivies sont notées, de jour comme de nuit.

Pour la microscopie électronique à balayage (MEB), des larves doliolaria et cystidéennes sont fixées au liquide de Bouin pendant 12 h. Elles sont ensuite déshydratées dans des bains d'éthanol de degré croissant puis séchées par la méthode de passage du point critique utilisant le CO<sub>2</sub> comme liquide de transition. Les pièces sont ensuite montées sur des supports en aluminium à l'aide de papier collant double face. Après avoir été métallisées à l'or, elles sont observées au microscope électronique à balayage ISI DS-130.

#### RÉSULTATS ET DISCUSSION

Chez *Antedon bifida*, les spermatozoïdes sont, à maturité, librement émis dans le milieu extérieur alors que les œufs pondus sont immédiatement agglutinés sur la pinnule-mère et y adhèrent jusqu'à la fin de l'embryogénèse (Pl. I, 1) (LAHAYE et JANGOUX, 1985). Quelque 18 h après la fécondation, l'embryon est uniformément cilié et se meut à l'intérieur de la membrane de fécondation. Il tourne sur lui-même autour d'un axe de rotation antéro-postérieur (axe définit par rapport à une invagination qui préfigure la dépression vestibulaire de la larve doliolaria) à une vitesse estimée à 9 tours/minute. Peu avant l'éclosion, l'embryon possède quatre anneaux ciliés transversaux et une calotte ciliée (Pl. I, 2); il tourne sur lui-même à une vitesse estimée à 32 tours/minute.

La membrane de fécondation se déchire 24 h après la fécondation et une doliolaria nageuse est libérée dans le milieu extérieur. Les doliolaria ont alors une forme d'olive d'environ 240 μm de long et 100 μm de large (Pl. I, 3). Quatre anneaux ciliés transversaux, équidistants et séparés les uns des autres par des zones glabres, entourent la larve. La partie antérieure de la doliolaria est coiffée d'une calotte ciliée (une zone glabre la sépare également du premier anneau cilié). La calotte ciliée présente en son centre un groupe de cils plus longs formant la touffe apicale.

La dépression vestibulaire, déjà observée chez l'embryon, définit la face ventrale de la larve (Pl. I, 2). Située entre le premier et le deuxième anneau cilié, cette dépression est pyriforme et uniformément recouverte d'une ciliature dense.

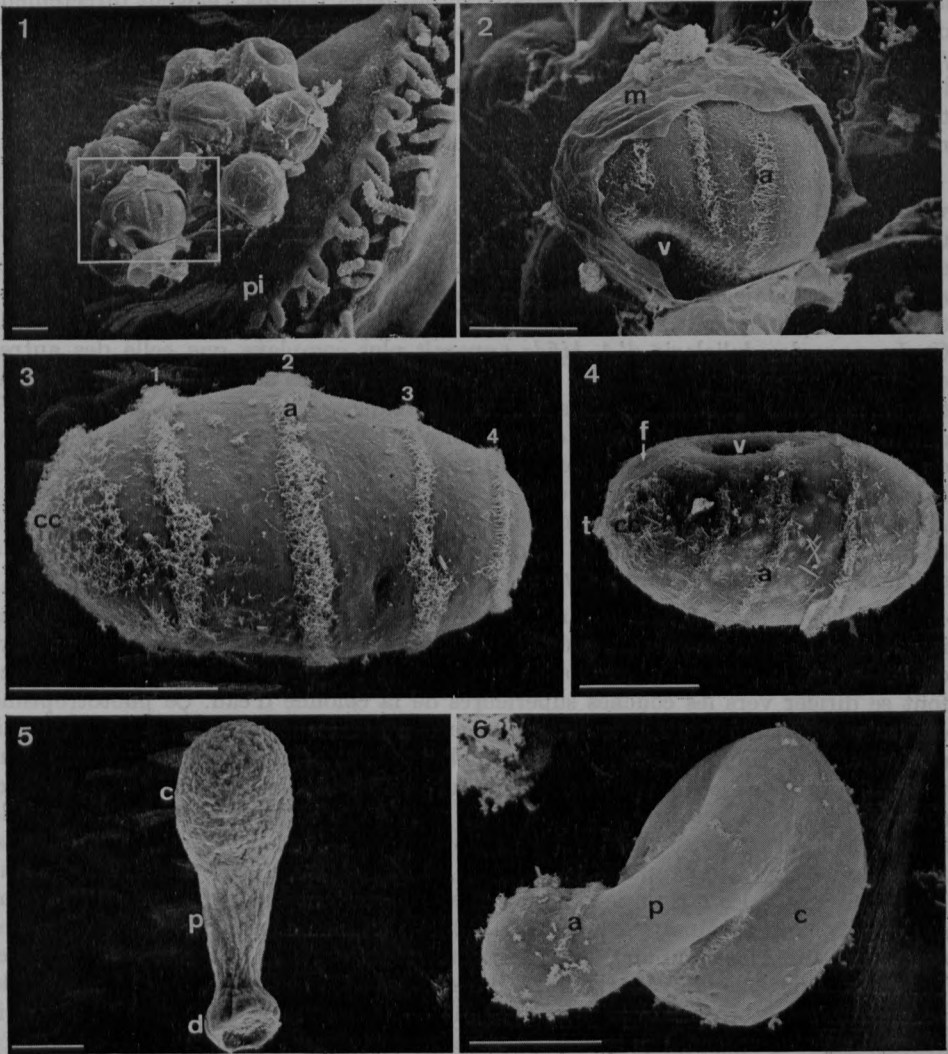


PLANCHE I

*Antedon bifida*. (1) Embryons sur la pinnule-mère; encadré : éclosion d'une larve doliolaria. (2) Éclosion d'une larve doliolaria (encadré en [1]). (3) Vue dorsale d'une larve doliolaria (âgée de 12 h). (4) Vue de profil d'une larve doliolaria (âgée de 24 h). (5) Larve cystidienne (âgée de 3 jours). (6) Larve cystidienne ayant subi une métamorphose en pleine eau (âgée de 6 jours).

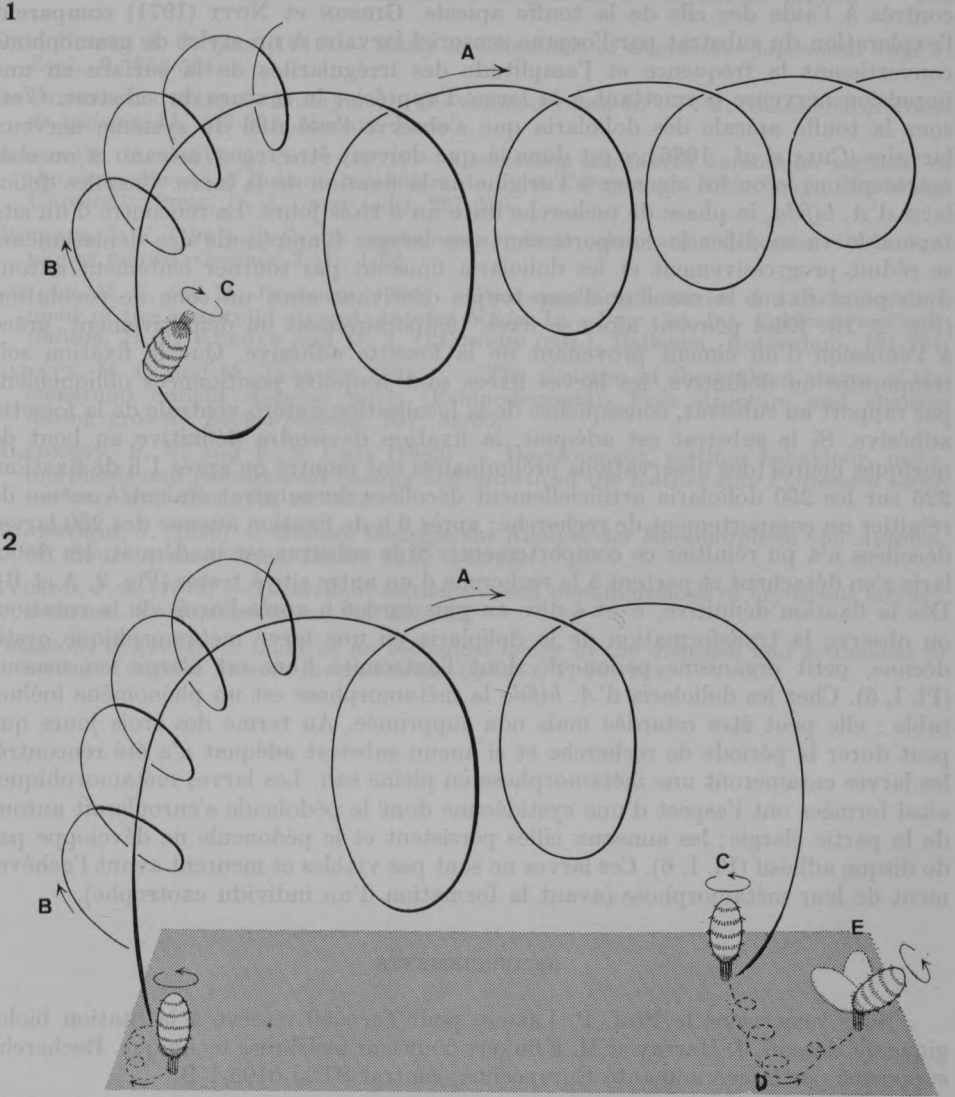
a : anneaux ciliés (1, 2, 3, 4); c : calice; cc : calotte ciliée; d : disque d'attache; f : fossette adhésive; m : membrane de fécondation; p : pédoncule; pi : pinnule; t : touffe apicale; v : vestibule. (Les barres représentent 100 μm.)

A l'éclosion, les doliolaria d'*A. bifida* diffèrent par l'organisation de leur ciliature (en anneaux transversaux et calotte apicale) de celles de *Comanthus japonica* et de *Florometra serratissima* qui sont toutes deux uniformément ciliées (DAN et DAN, 1941; MLADENOV et CHIA, 1983, respectivement). Une autre différence majeure est à noter : chez *C. japonica* et *F. serratissima* les œufs pondus s'élèvent directement dans la colonne d'eau et l'éclosion des doliolaria s'effectue en pleine eau; chez *A. bifida* les œufs sont incubés (ils adhèrent à leur pinnule-mère) et, lors de l'éclosion, les doliolaria sont libérées près de l'interface eau-substrat. Il semble donc avantageux pour les doliolaria d'*A. bifida* de disposer dès l'éclosion d'un appareil locomoteur élaboré permettant des déplacements orientés.

Les doliolaria d'*A. bifida* nagent activement, la touffe apicale toujours dirigée vers l'avant, en suivant un chemin complexe. Le déplacement correspond à deux trajectoires hélicoïdales superposées (Fig. 1, A et B). La trajectoire principale A est une hélice dextre autour de laquelle la larve décrit une deuxième hélice également dextre (trajectoire B). En même temps qu'elle suit ces trajectoires, la larve tourne continuellement sur elle-même dans le sens des aiguilles d'une montre (Fig. 1, C). La nage des doliolaria d'*A. bifida* apparaît plus complexe que celle des autres espèces de comatules étudiées de ce point de vue (toutes cependant tournent continuellement sur elles-mêmes dans le sens horlogique). La trajectoire décrite par les doliolaria d'*Antedon mediterranea* est une spirale (RUNNSTRÖM, 1930), celle des larves de *F. serratissima* est une sinusoïde (MLADENOV et CHIA, 1983). La disposition de la ciliature (cinq anneaux ciliés chez *A. mediterranea*; quatre anneaux ciliés chez *F. serratissima*; quatre anneaux ciliés et une calotte ciliée chez *A. bifida*) ainsi que la forme plus ou moins allongée des doliolaria pourraient être responsables de la spécificité des trajectoires observées.

Qu'elles soient planctotrophes ou lécithotrophes, les larves pélagiques des invertébrés marins benthiques présentent toutes des comportements similaires. Lors de l'éclosion, la plupart d'entre elles manifestent un phototropisme positif qui les font se diriger vers les couches supérieures de la colonne d'eau. Ce phototropisme est souvent couplé à un géotropisme négatif permettant aux larves de rester en surface de jour comme de nuit. Au terme de la phase pélagique, dont la durée peut varier de quelques jours à plusieurs mois suivant les espèces, on observe une inversion des tropismes larvaires, ce qui a pour conséquence d'amener les larves vers le fond à la rencontre des substrats où elles pourront éventuellement se fixer et se métamorphoser (THORSON, 1964; RYLAND, 1974; CRISP, 1976). Au cours de leur phase pélagique, les doliolaria d'*A. bifida* se comportent comme celles de *F. serratissima* étudiée par MLADENOV et CHIA (1983) : elles se concentrent en surface des aquariums (interface eau-air), le plus généralement dans la région la plus éclairée. Un tel comportement s'observe aussi dans l'obscurité complète, ce qui suggère la présence d'un géotropisme négatif agissant de pair avec le phototropisme positif observé précédemment. Les tropismes larvaires s'inversent quelques 24 à 48 h après l'éclosion, amenant les larves vers le fond. Les doliolaria d'*A. bifida* mesurent alors 300  $\mu\text{m}$  de long et 120  $\mu\text{m}$  de large, elles présentent aussi une deuxième dépression ventrale située à la base de la calotte ciliée (Pl. I, 3). Cette dépression hémisphérique correspond à la fossette adhésive et constitue le futur organe de fixation (Pl. I, 3 et 4). A ce stade, les doliolaria sont devenues compétentes, c'est-à-dire potentiellement capable de se fixer et d'entamer leur métamorphose.

Le comportement de fixation des larves d'invertébrés marins benthiques présente une grande uniformité à travers les différents phylums (GUERRIN, 1981). Dans tous les cas la fixation est précédée d'une période de recherche pendant laquelle



*Antedon bifida*. Comportement de nage des larves doliolaria. Fig. 1 : Période pélagique; Fig. 2 : Période de recherche et fixation.

A : hélice dextre primaire; B : hélice dextre secondaire; C : rotation dans le sens des aiguilles d'une montre; D : déplacement hélicoïdal suivant un plan; E : cône de révolution. Les flèches indiquent le sens du déplacement de la larve.

la larve explore le substrat à l'aide d'un organe sensoriel qui, chez les comatules, est la touffe apicale de la doliolaria (MLADENOV et CHIA, 1983). Durant la phase de recherche, les doliolaria d'*A. bifida* se déplacent à la surface du substrat, la touffe apicale étant toujours dirigée vers l'avant (Fig. 2). La trajectoire suivie est une hélice plane couplée à une rotation continue des larves sur elles-mêmes (Fig. 2, D et C respectivement). Les larves brossant ainsi littéralement les substrats ren-



contrés à l'aide des cils de la touffe apicale. GIBSON et NOTT (1971) comparent l'exploration du substrat par l'organe sensoriel larvaire à un stylet de gramophone convertissant la fréquence et l'amplitude des irrégularités de la surface en une impulsion nerveuse permettant à la larve d'apprécier la texture du substrat. C'est sous la touffe apicale des doliolaria que s'observe l'essentiel du système nerveux larvaire (CHIA *et al.*, 1986); c'est donc là que doivent être reçus (mécano et/ou chémo-réception) le ou les signaux à l'origine de la fixation de la larve. Chez les doliolaria d'*A. bifida*, la phase de recherche dure un à trois jours. La rencontre d'un site favorable va modifier le comportement des larves. L'amplitude des déplacements se réduit progressivement et les doliolaria finissent par tourner lentement autour d'un point fixe à la manière d'une toupie décrivant ainsi un cône de révolution (Fig. 2, E). Elles peuvent alors se fixer, temporairement ou définitivement, grâce à l'émission d'un ciment provenant de la fossette adhésive. Que la fixation soit temporaire ou définitive, les larves fixées sont toujours positionnées obliquement par rapport au substrat, conséquence de la localisation antéro-ventrale de la fossette adhésive. Si le substrat est adéquat, la fixation deviendra définitive au bout de quelques heures (des observations préliminaires ont montré qu'après 1 h de fixation, 225 sur les 250 doliolaria artificiellement décollées du substrat étaient à même de réinitier un comportement de recherche; après 6 h de fixation aucune des 250 larves décollées n'a pu réinitier ce comportement). Si le substrat est inadéquat, les doliolaria s'en détachent et partent à la recherche d'un autre site à tester (Fig. 2, A et B). Dès la fixation définitive, c'est-à-dire au plus tard 6 h après l'arrêt de la rotation, on observe la transformation de la doliolaria en une larve métamorphique cystidéenne, petit organisme pédonculé dont l'extrémité libre est élargie en massue (Pl. I, 5). Chez les doliolaria d'*A. bifida* la métamorphose est un phénomène inéluctable : elle peut être retardée mais non supprimée. Au terme des trois jours que peut durer la période de recherche et si aucun substrat adéquat n'a été rencontré, les larves entameront une métamorphose en pleine eau. Les larves métamorphiques ainsi formées ont l'aspect d'une cystidéenne dont le pédoncule s'enroulerait autour de la partie élargie; les anneaux ciliés persistent et le pédoncule ne développe pas de disque adhésif (Pl. I, 6). Ces larves ne sont pas viables et meurent avant l'achèvement de leur métamorphose (avant la formation d'un individu exotrophe).

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions le Prof. P. Lassere pour l'accueil réservé à la Station biologique de Roscoff, J. Harray et M. Klinkert pour leur assistance technique. Recherche supportée par la communauté Européenne, contrat ST2J-0105-1-B.

#### RÉFÉRENCES

- CHIA, F. S. and R. D. BURKE (1978) — Echinoderm metamorphosis : Fate of larval structures. In : *Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae*, F. S. CHIA and M. E. RICE (eds.). Elsevier, New York, 219-234.
- CHIA, F. S., R. D. BURKE, R. KOSS, P. V. MLADENOV and S. S. RUMRILL (1986) — Fine structure of the doliolaria larva of the feather star *Florometra serratissima* (Echinodermata : Crinoidea), with special emphasis on the nervous system. *J. Morphology*, **189**, 99-120.
- CRISP, D. J. (1976) — Settlement responses in marine organisms. In : R. C. NEWELL (ed.), *Adaptations to Environment : Essays on the Physiology of marine Animals*, pp. 83-104. Butterworths, London.

- DAN, K. and J. C. DAN (1941) — Early development of *Comanthus japonicus*. *Jap. J. Zool.*, **9**, 555-564.
- DAWYDOFF, C. (1948) — Embryologie des échinodermes. In : P. P. GRASSÉ (éd.), *Traité de zoologie*, **11**, 277-393, Masson, Paris.
- GIBSON, P. H. and J. A. NOTT (1971) — Concerning the fourth antennular segment of the cypris larvae of *Balanus balanoides*. In : *4th Europ. mar. Biol. Symp.*, Cambridge University Press, D. J. CRISP (ed.), 227-236.
- GUERRIN, J. F. (1981) — Étude expérimentale de la colonisation des substrats inorganiques marins. *Oceanis*, **7** (1), 1-22.
- LAHAYE, M. C. and M. JANGOUX (1985) — Post-spawning behavior and early development of the comatulid crinoid *Antedon bifida*. In : *Proc. 5th Int. Echinoderm Conf.*, Galway, B. F. KEEGAN and D. S. O'CONNOR (eds.), Balkema, Rotterdam, 181-184.
- LAHAYE, M. C. and M. JANGOUX (1987) — The skeleton of the stalked stages of the comatulid crinoid *Antedon bifida* (Echinodermata). Fine structure and changes during growth. *Zoomorphology*, **107**, 58-65.
- MLADENOV, P. V. and F. S. CHIA (1983) — Development, settling behaviour, metamorphosis and pentacrinoid feeding and growth of the feather star *Florometra serratissima*. *Mar. Biol.*, **73**, 309-323.
- RUNNSTRÖM, J. (1930) — Weitere Beiträge zur Analyse der Metamorphose von *Antedon*. *W. Roux' Arch. entwick. Medr.*, **121**, 714-725.
- RYLAND, J. S. (1974) — Behaviour, settlement and metamorphosis of bryozoans larvae : a review. *Thal. Jugoslavica*, **10**, 239-262.
- THORSON, G. (1964) — Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia*, **1**, 167-208.

The cyprid larvae of *Holothuria mesocephala* GILLES, 1840  
(Heterochordata, Echinodermata)

SUMMARY

Although they are always shorter and less than 1 mm in length and sometimes present in very small number (less than 20), the Cyprid larvae of *H. mesocephala* are almost invariably rather similar to those of *H. forskali*. However, the Cyprid larvae of *H. mesocephala* do not behave as those of other species : they are never expelled through the same common opening, are weakly attracted to terraced areas and do not settle when contacting any solid surface.

INTRODUCTION

Parallèlement au groupe des hétérochordés, les tubes de Cypris sont des organes de défense qui ne s'observent que chez certaines holothuries sédentaires appartenant aux genres *Actinopyga*, *Bobaliachel* et *Holothuria*. Ils se présentent habituellement sous la forme d'un bouquet de nombreux tubercules attachés à la base des organes reproducteurs et baignant dans la partie postérieure de la cavité générale de l'animal. Leur mode d'action a été étudié par YAMAGUCHI et JANGOUX (1964) chez *Holothuria forskali* : on observe à une certaine époque les tubes de Cypris sont fixés par l'anus, s'allongent considérablement et adhèrent très facilement aux objets qu'ils contactent. Il est intéressant de voir un organisme (producteur par exemple) se défendre en émettant activement un grand nombre de tubes qui se collent facilement à lui. Les tubes étant en outre extrêmement élastiques (RANTHAL, 1972), le producteur ne peut les détacher et est progressivement immobilisé.