

Atrophie viscérale saisonnière et réaction à la salinité chez *Parastichopus californicus* (Stimpson) : un cas d'osmorégulation ?

Peter V. Fankboner¹

Introduction

La recherche d'autonomie en réaction à des stress physiques ou physiologiques est un phénomène qui caractérise de nombreuses espèces d'échinodermes. Il se traduit par des pertes brachiales (notamment chez les étoiles de mer et les ophiures) et par l'éviscération, dans le cas des holothuries. Bien que l'éviscération soit rarement observée en milieu naturel, il s'agit d'une réaction que l'on voit couramment chez les holothuries prises à l'hameçon par erreur, manipulées de manière peu délicate, élevées dans de l'eau de mer stagnante ou soumises à des températures élevées ou traumatisées artificiellement en laboratoire par des chocs électriques, des pincements par des moyens mécaniques, ou des injections d'hydroxyde d'ammonium ou de strychnine (voir Byrne 2001).

De nombreuses observations anecdotiques d'éviscération *in vitro* ont incité les chercheurs à conclure, de manière prématurée, que les holothuries peuvent également s'éviscérer dans leur habitat naturel en réaction à la prédation. Il est supposé que la matière expulsée sert de leurre et permet ainsi la fuite de l'holothurie (Mottet 1976; Pearse *et al.* 1987). L'observation directe de ce phénomène dans la nature est rare. Une étude de Byrne (1985) fait état de l'éviscération saisonnière d'*Eupentacta quinquesemita*, holothurie dendrochirote, à partir d'observations *in situ*. Divers chercheurs ont d'ailleurs conclu (en l'absence d'observations directes) que ce phénomène se produit chez *Actinopyga agassizi* (Mosher 1965), *Parastichopus californicus* (Swan 1961), *Stichopus regalis* (Bertolini 1932) et *Stichopus tremulus* (Jerpersen et Lutzen 1971; Lutzen 1979).

Swan (1961) a fait remarquer que, sur 81 spécimens de *Parastichopus californicus* qu'il avait recueillis au cours de l'automne à Friday Harbor, dans l'État de Washington (États-Unis d'Amérique), 49 possédaient des viscères incomplets. Toutefois, les viscères de l'ensemble des 70 spécimens qu'il a examinés en hiver étaient normaux et complets. Swan en a donc conclu que cette espèce avait fait l'objet d'une éviscération saisonnière spontanée. Toutefois, l'examen mensuel de l'état des viscères d'une population de *P. californicus* sur une période d'au moins trois ans (Fankboner et Cameron 1985) a permis de déterminer que la perte annuelle du tube digestif, de l'arbre respiratoire, du système circulatoire et de la gonade résultait de l'atrophie de ces organes (figures 1 et 2) et non, comme l'avait conclu Swan (1961), d'une éviscération saison-

nière spontanée. L'atrophie des viscères s'accompagne de l'expulsion des particules viscérales, des gastéropodes et vers parasites, de leurs œufs et des protozoaires parasites (grégaris) par le biais de certaines de coelomoductes transrectaux (aussi appelés "périanaux") reliant le coelome à la cavité cloacale (Fankboner et Cameron 1985; Shinn 1985; Shinn *et al.* 1990). Les viscères atrophiés de *P. californicus* se régénèrent en quelques semaines une fois la cavité cloacale purgée. Les métabolites — qui émanent des viscères et du tégument lors du processus d'atrophie — permettent à l'holothurie de survivre en l'absence de nourriture. L'animal perd d'ailleurs 25 pour cent de sa masse lors de la perte et de la régénération de ses viscères (Fankboner et Cameron 1985). L'atrophie saisonnière d'organes internes particuliers a également été observée chez *Stichopus japonicus* (Choe 1963; Tanaka 1958; Suguri 1965).

L'atrophie viscérale saisonnière profite clairement à deux types d'organismes. D'une part, l'expulsion des symbiotes (et de leurs œufs) qui se trouvent dans le coelome de l'holothurie permet à ces organismes de produire de nouvelles générations et ainsi de réinfecter *P. californicus*. D'autre part, les protozoaires parasites eugregarine, les turbellariés umagillides (*Ozametra* sp. et *Anoplodium hymanae*), vivent dans le coelome de *P. californicus* et consomment respectivement l'intestin et les coelomocytes (Shinn, 1985). Il est évident que les œufs en suspension du gastéropode parasite *Enteroxenos bonnevie* (Lutzen, 1979) sont expulsés de *P. californicus* par ces mêmes canaux. Ainsi, l'atrophie viscérale saisonnière permet à l'hôte, *P. californicus*, de remplacer des viscères endommagés par des parasites coelomiques. Bien que l'atrophie viscérale saisonnière se produise à l'automne, au cours d'une brève période, elle permet peut-être également à *P. californicus* d'accroître sa résistance aux extrêmes de salinité dus aux augmentations saisonnières de précipitations. Les expériences décrites dans le présent article vérifient la validité de l'hypothèse selon laquelle, chez *P. californicus*, l'atrophie viscérale saisonnière réduit l'étendue des tissus exposés au stress osmotique, en renforçant ainsi la résistance de l'animal à de brèves périodes d'exposition à des baisses automnales de salinité.

Méthodes

On a recueilli quarante-cinq spécimens adultes de *P. californicus* à la fin août en utilisant un scaphandre autonome, à des profondeurs variant entre 6 et 10

1. Département des sciences biologiques, 8888, Promenade University, Université Simon Fraser, Burnaby (Colombie-Britannique), Canada V5A 1S6. Peter_Fankboner@sfu.ca

mètres, à proximité de l'île Croker, dans le fjord Indian Arm, en Colombie-Britannique (49°20'N, 122° 55'O). Les holothuries ont rapidement été placées dans des aquariums remplis d'eau salée, à l'Université Simon Fraser, où elles se sont acclimatées pendant une semaine à un taux de salinité de 25‰ et à une température constante de 12°C. Aucun des spécimens n'a été nourri au cours des périodes d'acclimatation et des expériences.

Les spécimens ont été répartis en cinq groupes comportant chacun neuf spécimens ayant la même fourchette de dimensions que les autres groupes. Au début de chacune des cinq expériences, on a identifié les neuf holothuries en leur fixant au tégument une marque spaghetti numérotée (*Flow Tag Inc.*, 4616



Figure 1. Un spécimen de *P. californicus* qui a cessé de se nourrir et de se déplacer, et qui est devenu léthargique. Le processus de l'atrophie viscérale saisonnière est en cours

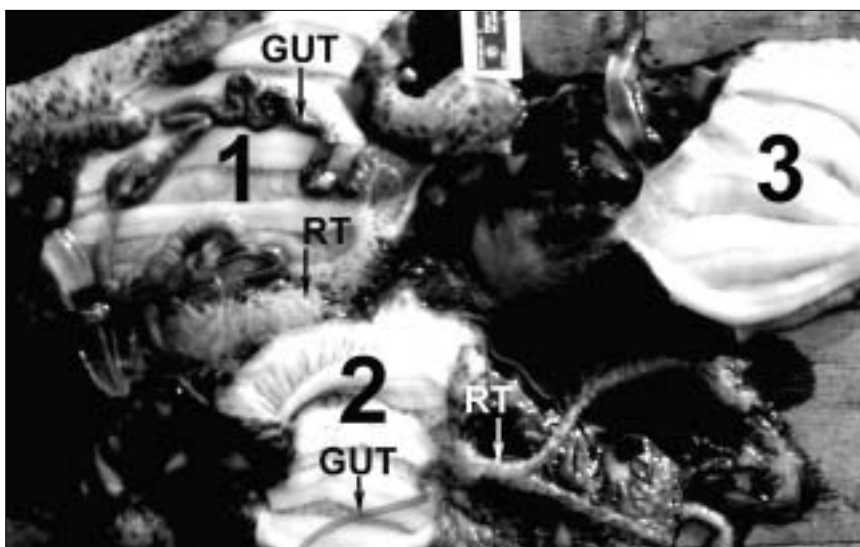


Figure 2. Trois spécimens disséqués de *P. californicus*

1. Spécimen dont l'état des viscères est normal. Le tube digestif (GUT) est rempli de nourriture, et les arbres respiratoires (RT) sont complets.
2. Le tube digestif (GUT) du spécimen s'est rétréci et fragilisé lors du premier stade de l'atrophie viscérale saisonnière; les arbres respiratoires (RT) se sont résorbés en partie.
3. Spécimen ayant subi l'atrophie complète des viscères.

Union Bay Place NE, Seattle, Washington USA 98105). On a ainsi pu suivre l'état de chacun des spécimens à des intervalles réguliers d'une heure et demie, pendant les six heures qu'a duré l'échantillonnage du fluide coelomique. Des tests effectués antérieurement par les *Friday Harbor Laboratories*, dans l'État de Washington, aux États-Unis, sur l'usage de marques spaghetti ont révélé que ces dernières n'ont aucun effet important sur le comportement de *P. californicus*, et ne nuisent pas à sa capacité de réagir à des changements de salinité dans le milieu expérimental.

Chaque groupe de neuf holothuries a été placé dans un aquarium distinct de 250 litres et a fait l'objet de l'expérience lors de jours successifs. Au début de chacune des expériences de la série, de l'eau douce déchlorée a été ajoutée à l'eau salée de l'aquarium de manière à faire passer le taux de salinité de 25‰ (temps de mélange ≈ 5 minutes) à 15‰, soit la salinité minimale à laquelle pourrait être exposée *P. californicus* lors des périodes de précipitations hivernales. Le volume d'eau salée dans l'aquarium a ensuite été ramené à ce qu'il était à l'origine, soit à 250 litres.

Deux à trois gouttes de fluide coelomique ont été retirées de chaque holothurie à 0,0 heure, 1,5 heure, 3 heures, 4,5 heures et 6,0 heures au moyen de seringues jetables à tuberculine de 1,0 ml munies d'aiguilles de 3,8 cm (calibre 21). Le fluide extrait a été conservé dans les seringues à une température très froide, puis analysé dans les quinze minutes pour éviter tout risque d'erreur lors de la mesure de la pression osmotique pouvant résulter de la dégradation des échantillons. Un sous-échantillon de 10 µl a été prélevé de chaque seringue et analysé au moyen

d'un osmomètre à pression de vapeur Wescor (modèle 5100B). En général, il a fallu moins d'une minute et demie pour déterminer la pression osmotique.

Les données relatives à la pression osmotique des échantillons de fluide coelomique prélevés sur les holothuries ont été réparties en deux catégories en fonction de la présence ou de l'absence (atrophie) de viscères. Dans chacune de ces catégories, les données ont été regroupées selon les différents intervalles de temps. Après avoir exercé une légère pression sur le tégument pour faire évacuer l'eau de mer du lumen rectal et des arbres respiratoires, on a pesé chaque spécimen à 0,0 heure et à 6,0 heures pour déterminer si le volume du fluide coelomique avait changé en réaction au stress osmotique.

Résultats

La pression osmotique du fluide cœlomique provenant des spécimens de *P. californicus* dont les viscères étaient intacts (figure 3) a diminué de manière constante tout au long des six heures qu'a duré l'expérience, soit de 701,23 mosmol/kg à 581,50 mosmol/kg. Dans le cas des spécimens de *P. californicus* aux viscères atrophiés (fig. 4), elle a accusé un déclin semblable au cours des trois premières heures de l'expérience, puis a augmenté de manière dramatique, en se rapprochant des valeurs pré-expérimentales à 4,5 heures. L'osmolalité du fluide cœlomique des spécimens aux viscères atrophiés a semblé se stabiliser entre 4,5 et 6,0 heures et, à la fin de l'expérience, elle dépassait de 90 mosmol/kg à celle des spécimens aux viscères intacts. Le rétablissement de la pression osmotique du fluide cœlomique chez les spécimens aux viscères atrophiés laisse supposer que *P. californicus* possède au moins une capacité limitée d'osmorégulation en cas de baisse de salinité.

Au cours de la période de six heures qu'a duré l'expérience, on a observé un accroissement de la masse corporelle, tant chez les spécimens aux viscères atrophiés (15,3%) que ceux aux viscères intacts (29,5%), ce qui se reflète également par des augmentations de volume. En effet, la masse corporelle des spécimens aux viscères intacts a monté de 29,5% au cours de l'expérience, soit deux fois plus que les spécimens aux viscères atrophiés. On pourrait sans doute expliquer cet écart par la présence de viscères chez les premiers, qui disposaient ainsi de conduits supplémentaires (les arbres respiratoires et l'intestin) pour le transport d'eau hyposaline au cœlome.

Discussion

Le phylum des échinodermes se caractérise par l'absence d'organes néphridiens distincts (Ruppert et Barnes 1994; Hyman 1955). C'est d'ailleurs leur incapacité à assurer leur osmorégulation (Binyon 1972) qui a peut-être empêché les représentants de ce vaste phylum deutérostomien (6 000 espèces connues) d'envahir les milieux terrestres et d'eau douce. Toutefois, des éléments indiquent que certaines espèces d'échinodermes offrent au moins une résistance limitée aux changements soudains de salinité (Choe 1963; Freeman 1966; Giese et Farmanfarmanian 1963; Pearse 1967; Stickle et Denoux 1976; Stickle et Diehl 1987; Turner et Meyer 1980; Kashenko 2002). De plus, la découverte d'un canal recouvert de podocytes reliant l'axocœle à un orifice externe, tant chez les larves bipinnaria de

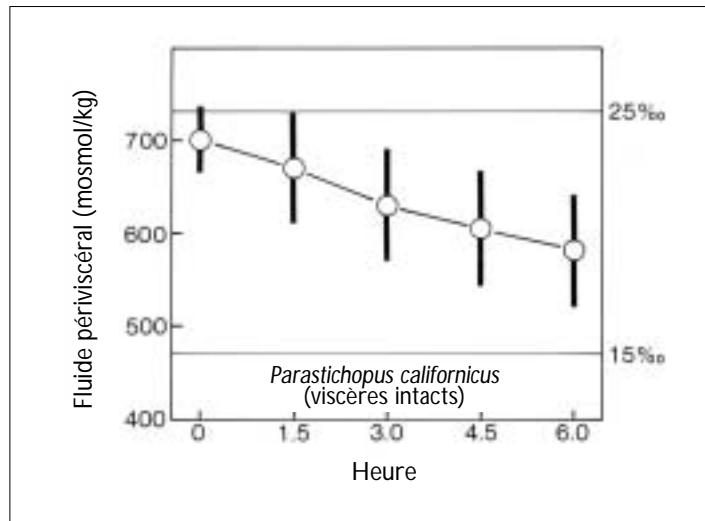


Figure 3. Variations de la pression osmotique du fluide cœlomique chez les spécimens de *P. californicus* aux viscères intacts, au cours d'une période de six heures (changement de salinité de 25‰ à 15‰)

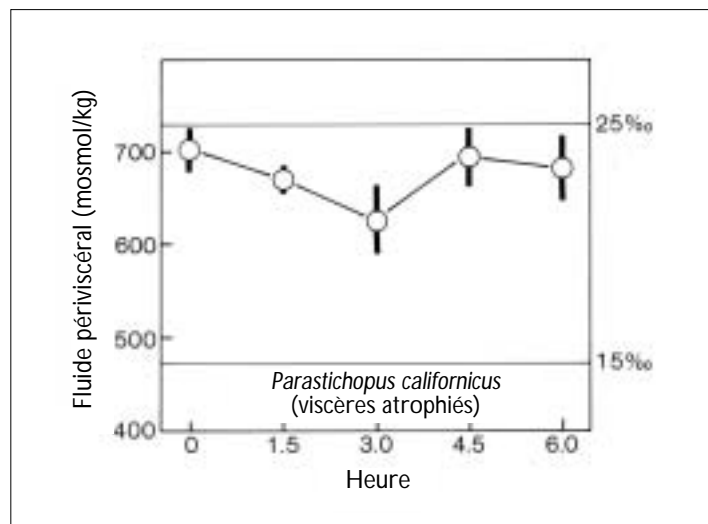


Figure 4. Variations de la pression osmotique du fluide cœlomique chez les spécimens de *P. californicus* aux viscères atrophiés, au cours d'une période de six heures (changement de salinité de 25‰ à 15‰)

l'étoile de mer *Asterias forbesi* (Ruppert et Balsler 1986) que chez les larves auricularia d'*Holothuria grisea* (Balsler et Ruppert 1993), laisse supposer que des organes d'osmorégulation pourraient être présents chez certains échinodermes adultes.

Les résultats des expériences décrites dans le présent article suggèrent que la pression osmotique du fluide cœlomique des spécimens de *P. californicus* diminue au même rythme au cours des premières heures, qu'ils aient les viscères atrophiés ou non. Après trois heures, la pression osmotique continue à baisser chez les spécimens aux viscères intacts, alors qu'elle se sta-

bilise dans le cas des spécimens aux viscères atrophiés, et revient à son niveau d'avant l'expérience. Ces résultats laissent supposer que les spécimens de *P. californicus* aux viscères atrophiés possèdent au moins une capacité limitée d'osmorégulation en cas de baisse de salinité. Chez les spécimens aux viscères intacts, l'eau de mer (salinité de 15‰) qui entre en contact avec les arbres respiratoires et l'intestin, qui ont une grande surface, se diffuse facilement dans le coelome périviscéral. Cet apport d'eau salée dilue progressivement le fluide coelomique (salinité de 25‰) jusqu'à ce qu'un écart moyen de 90 mosmol/kg soit atteint avec le fluide coelomique osmotiquement stable des spécimens aux viscères atrophiés.

L'osmorégulation du fluide coelomique des spécimens de *P. californicus* aux viscères atrophiés a pu se faire de deux façons.

Premièrement, la formation de particules supplémentaires dans le fluide coelomique atténuerait les effets de l'apport d'eau saumâtre et maintiendrait la pression osmotique à son niveau d'avant l'expérience. Toutefois, aucun élément ne permet de croire qu'un tel phénomène s'est produit au cours de ces expériences.

Deuxièmement, l'osmorégulation a peut-être été assurée par le retrait de l'eau moins salée du fluide coelomique et par son expulsion dans le milieu extérieur. Les conduits transrectaux ciliés reliant le coelome au milieu extérieur représentent l'un des systèmes métanéphridiens qui pourrait faciliter l'osmorégulation du fluide coelomique chez *P. californicus* (voir Goodrich 1946; Ruppert et Barnes 1994; Ruppert et Smith 1988; Shinn 1985; Shinn *et al.* 1990). Ces coelomoductes ciliés, que l'on trouve par centaines chez les gros spécimens de *P. californicus* (Shinn *et al.* 1990), relient les cavités coelomiques situées près du point d'insertion des muscles suspenseurs, sur la paroi postérieure du rectum, au milieu extérieur, à la base du pli sous-caudal. Ces conduits se trouvent dans la région périanale et, dans le cas de *P. californicus*, servent à expulser les matières indésirables du coelome au cours de la période d'atrophie viscérale saisonnière (Dybas et Fankboner 1986; Fankboner et Cameron 1985; Shinn 1985). On croit d'ailleurs qu'ils permettent de régulariser le flux d'eau de mer dans le coelome (Shinn *et al.* 1990). Bien qu'il s'agisse d'une hypothèse prometteuse, il reste encore à établir que, chez *P. californicus*, les conduits transrectaux ciliés peuvent également servir d'organes d'osmorégulation.

Remerciements

Cette étude a été financée par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (subvention de fonctionnement A6966). Je tiens également à remercier M. Brian Hartwick, Mme Linda Sams, Mme Beth Stevenson et *Friday Harbor Laboratories* de l'Université de Washington de leur appui.

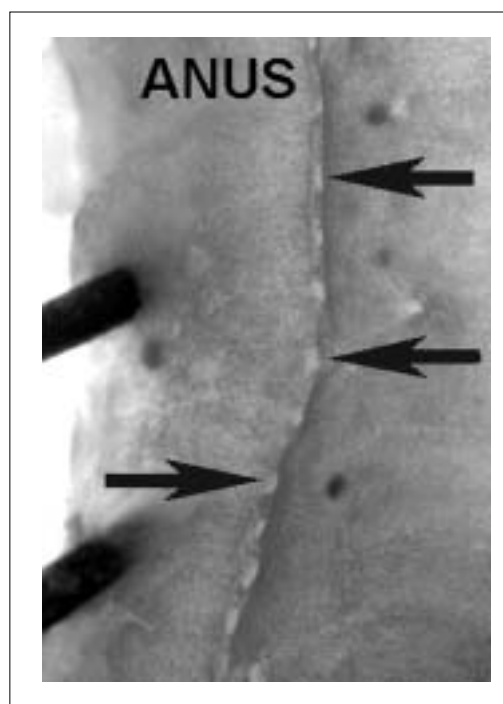


Figure 5. Les coelomoductes périnaux de *P. californicus*. Les flèches indiquent les orifices auxquels aboutissent ces conduits autour de l'anus. Ces orifices se trouvent parfois par centaines sur les gros spécimens

Bibliographie

- Balsler, E.J. and E.E. Ruppert. 1993. Ultrastructure of the coeloms of auricularia larvae (Holothuroidea, Echinodermata) - Evidence for the presence of an axocoel. *Biol. Bull.* 185(1):86-96.
- Bertolini, F. 1932. La autotomia dell'apparato digerente e la sua rigenerazione nelle Oloturie, come fenomeno spontaneo e normale. *Atti Accad. Naz. Lincei Rend. Cl. Sci. Fis. Mat. Nat.* 15:893-896.
- Binyon, J. 1972. *Physiology of Echinoderms*. Oxford: Pergamon Press. 264 p.
- Byrne, M. 1985. Evisceration behaviour and the seasonal incidence of evisceration in the holothurian *Eupentacta quinquesemita* (Selenka). *Ophelia* 24(2):75-90.
- Byrne, M. 2001. The morphology of autotomy structures in the sea cucumber *Eupentacta quinquesemita* before and during evisceration. *J. Exp. Biol.* 204(5):849-863.
- Choe, S. 1963. *Biology of the Japanese Common Sea Cucumber Stichopus japonicus Selenka*, Pusan, Pusan National University: 226 p.

- Dybas, L.K. and P.V. Fankboner. 1986. Holothurian survival strategies: mechanisms for the maintenance of a bacteriostatic environment in the coelomic cavity of the sea cucumber, *Parastichopus californicus*. *Develop. Comp. Immun.* 10:311-330.
- Fankboner, P.V. and J.L. Cameron. 1985. Seasonal atrophy of the visceral organs in a sea cucumber. *Can. J. Zool.* 63: 2888-2892.
- Freeman, P.J. 1966. Observations on osmotic relationships in the holothurian *Opheodesoma spectabilis*. *Pac. Sci.* 20:60-69.
- Giese, A.C. and A. Farmanfarmanian. 1963. Resistance of the purple sea urchin to osmotic stress. *Biol. Bull.* 124:182-192.
- Goodrich, E.S. 1946. The study of nephridia and genital ducts since 1895. *Q. J. Microsc. Sci.* 86:113-392.
- Hyman, L. H. 1955. The invertebrates: Echinodermata IV., New York: McGraw-Hill. 763 p.
- Jespersen, A. and J. Lutzen. 1971. On the ecology of the aspidochirote sea cucumber *Stichopus tremulus* (Gunnerus). *Norw. J. Zool.* 19:117-132.
- Kashenko, S.D. 2002. Réactions des larves de concombre de mer *Apostichopus japonicus* à une forte baisse de salinité à la surface de l'eau : étude en laboratoire. *La Bêche-de-mer, Bulletin de la CPS* 16:15-21.
- Lutzen, J. 1979. Studies on the life history of *Enteroxenos bonniei*, a gastropod endoparasitic in aspidochirote holothurians. *Ophelia* 18:1-51.
- Mosher, C. 1965. Notes on natural evisceration of the sea cucumber *Actinopyga agassizi* Selenka. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* 15:255-258.
- Mottet, M.G. 1976. The fishery biology and market preparation of sea cucumbers. *Wash. Dep. Fish. Tech. Rep. No. 22.*
- Pearse, J.S. 1967. Coelomic water volume control in the antarctic sea-star *Odontaster validus*. *Nature* 216:1118-1119.
- Pearse, V., J.S. Pearse, M. Buchsbaum and R. Buchsbaum. 1987. *Living invertebrates*. Pacific Grove, California: The Boxwood Press. 848 p.
- Ruppert, E.E. and E.D. Balser. 1986. Nephridia in the larvae of hemichordates and echinoderms. *Biol. Bull.* 171:188-196.
- Ruppert, E.E. and R. D. Barnes. 1994. *Invertebrate zoology*. New York: Saunders College Publishing. 1056 p.
- Ruppert, E.E. and P.R. Smith. 1988. The functional-organization of nephridia. *Biol. Rev.* 63(2):231-258.
- Shinn, G.L. 1985. Reproduction of *Anoplodium hymanae*, a turbellarian flatworm (Niophabdocoela, Umagillidae) inhabiting the coelom of sea cucumbers: production of egg capsules, and escape of infective stages without evisceration of the host. *Biol. Bull.* 169:182-198.
- Shinn, G.L., S.A. Stricker and M.J. Cavey. 1990. Ultrastructure of transrectal coelomoducts in the sea cucumber *Parastichopus californicus* (Echinodermata, Holothuroidea). *Zoomorphology* 109:189-199.
- Stickle, W.B. and G.J. Denoux 1976. Effects of in situ tidal salinity fluctuations on osmotic and ionic composition of body fluid in Southeastern Alaska rocky intertidal fauna. *Mar. Biol.* 37:125-135.
- Stickle, W.B. and W.J. Diehl. 1987. Effects of salinity on echinoderms. In: M. Jangoux and J.M. Lawrence (eds). *Echinoderm studies*, Vol. 2, Rotterdam: Balkema. 235-285.
- Suguri, A. 1965. Namako (sea cucumbers). In: Senkai Yoshoku 60 Ahu. Taisei Shuppansha, Japan. 297-303. (Translated from Japanese by M. G. Mottet.)
- Swan, E.F. 1961. Seasonal evisceration in the sea cucumber *Parastichopus californicus* (Stimpson). *Science* 133:1078-1079.
- Tanaka, Y. 1958. Feeding and digestive processes of *Stichopus japonicus*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 9(1):14-28.
- Turner, R.L. and C.E. Meyer. 1980. Salinity tolerance of the brackish-water echinoderm *Ophiophragmus filigraneus* (Ophiuroidea). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2:249-256.