

## ULTRASTRUCTURE DU TUBE DIGESTIF DE *PHORONIS PSAMMOPHILA* CORI

### 2. PRÉ-ESTOMAC ET INTESTIN

par

**Christian C. EMIG**

Station marine d'Endoume et Centre d'Océanographie

---

#### RÉSUMÉ

Le pré-estomac de *Phoronis psammophila* Cori est composé de deux types cellulaires différents avec deux sortes de grains de sécrétion. L'intestin comprend également deux types cellulaires : les cellules épithéliales et les cellules à granules.

#### SUMMARY

The pro-stomach of *Phoronis psammophila* Cori is compound of 2 secretory cell types with 2 sorts of secretory granules. 2 cells types can be found in the intestine : epithelial cells and cells with granules. The functions of the pro-stomach and the intestine are discussed.

#### INTRODUCTION \*

En forme de U, le tube digestif de *Phoronis psammophila* peut se subdiviser en 4 parties (SELYS-LONGCHAMPS, 1907; EMIG, 1966) : la branche descendante comprend l'œsophage, le pré-estomac et l'estomac, dont l'étude histologique et ultrastructurale a été faite dans un travail

(\*) J'adresse mes remerciements à Messieurs BECHERINI et MARIGLIANO pour leur aide technique.

précédent (EMIG, 1967); la branche ascendante est uniquement constituée par l'intestin.

Le passage de l'œsophage au pré-estomac est rapide; ce dernier forme la majeure partie de la branche descendante. Le pré-estomac est caractérisé par un élargissement du tube digestif et un amincissement de l'épithélium, sauf au contact du vaisseau sanguin médian où cet épithélium est épaissi, fréquemment en forme de gouttière. L'épithélium du pré-estomac est composé de cellules ciliées, dont la hauteur est de l'ordre de  $10\ \mu$ , les noyaux ovoïdes ont un diamètre de  $3-5\ \mu$ . En accord avec tous nos prédécesseurs, nous n'avons pu mettre en évidence qu'un seul type cellulaire. La présence d'une gouttière ciliée n'est pas encore expliquée : pour certains auteurs, les cellules de cette partie de l'épithélium auraient une fonction sécrétrice. La faible musculature du pré-estomac est difficilement mise en évidence; elle se compose de fibres longitudinales et de fibres musculaires circulaires, plus nombreuses.

Le pylore sépare l'estomac de l'intestin. L'intestin, constituant la branche ascendante du tube digestif, a fréquemment une section transversale triangulaire; son épithélium, dont l'épaisseur est de l'ordre de  $20\ \mu$  dans sa partie proximale, s'amincit progressivement jusque vers  $10\ \mu$  environ. L'étude histologique permet de reconnaître deux types cellulaires : des cellules épithéliales bordent la lumière du tube et des cellules qui n'atteignent pas la lumière sont intercalées entre les bases des précédentes; leur contenu est granuleux. Ces cellules du deuxième type sont peu abondantes chez *Phoronis psammophila*; elles sont principalement situées près de l'attache des mésentères latéral gauche et principal dorsal. SILEN (1953) a signalé pour la première fois leur présence à la base des cellules épithéliales intestinales dans les espèces de *Phoronis* qu'il a étudiées et dans l'épithélium du pré-estomac d'une seule espèce : *Phoronis pallida*; ce deuxième type cellulaire a également été mis en évidence dans le pré-estomac, uniquement près de l'attache des mésentères, chez *Phoronopsis harmeri*, étudiée par l'auteur et récoltée en Californie.

## I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons récolté les *Phoronis psammophila* dans le Golfe de Marseille (plage du Prado) et dans la Baie de Bandol. Sur les coupes histologiques, nous avons recherché les protides par la réaction de Hartig-Zacharias et par la réaction de Salazar, les mucopolysaccharides acides et mucines par le Bleu Alcian; la coloration à l'Azan d'après Heidenhain a également été utilisée. Pour la microscopie électronique, les animaux ont subi la double fixation au glutaraldéhyde avec post-fixation à l'acide osmique tamponné à 2%. Les inclusions ont été faites dans l'araldite. Les coupes ont été colorées à l'acétate d'uranyl et l'acétate de plomb selon Reynolds. Le microscope électronique « Hitachi HS 7 » de la Station Marine d'Endoume a permis l'examen des coupes.

## II. — ÉTUDE ULTRASTRUCTURALE

### A) Pré-estomac

L'épithélium du pré-estomac est constitué par deux types cellulaires. Les cellules du premier type (Fig. 1) mesurent 5-10  $\mu$  de long et 1,5-3  $\mu$  de large; leur section est polygonale. Ces cellules ont tendance à prendre une forme de massue (Pl. I, 1). Les microvillosités sont peu nombreuses, leur longueur peut atteindre 1  $\mu$ . Le cil de ces cellules est latéral, sa racine fait fréquemment un angle de 45° avec l'axe du cil; la périodicité transverse de la racine est de 650 Å. La région distale de la cellule contient des grains de sécrétion de 0,1 à 0,3  $\mu$  de diamètre (Fig. 1 et Pl. I, 1); ils sont principalement disposés le long de la membrane cellulaire supérieure en contact avec la lumière du pré-estomac; ces grains de sécrétion, entourés d'une membrane unique, sont moins abondants que dans les cellules intestinales épithéliales. Des vésicules arrondies (diamètre de 0,06 à 0,1  $\mu$  environ) proviennent de l'appareil de Golgi; d'autres vésicules de pinocytose sont également réparties dans cette région distale de la cellule. Les mitochondries (diamètre 0,3 à 0,5  $\mu$ ) sont exclusivement présentes dans la zone supra-nucléaire, en nombre restreint. L'appareil de Golgi

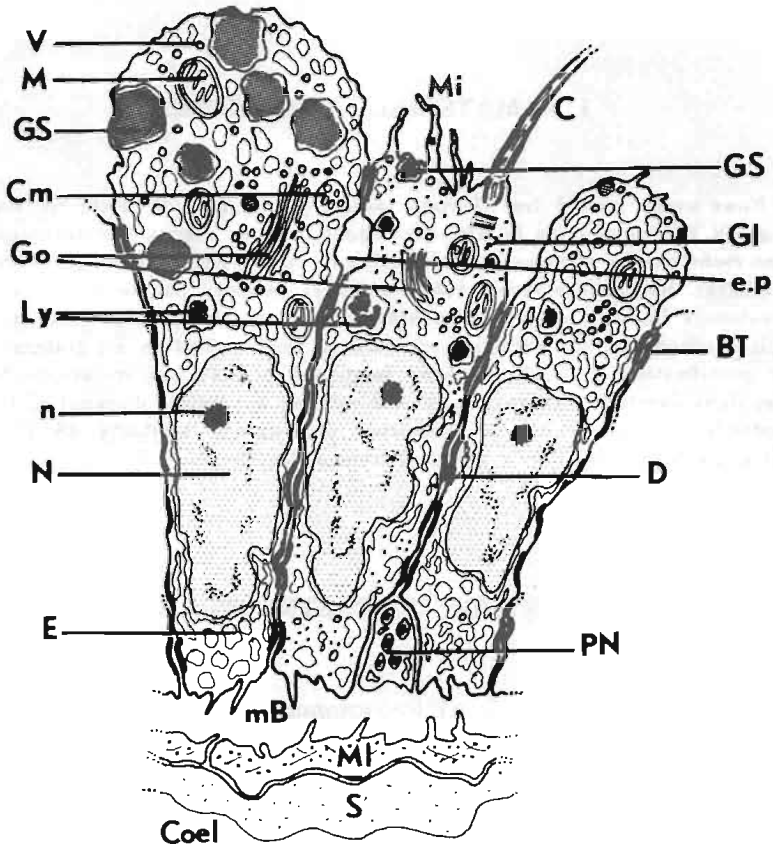


FIG. 1. — Représentation schématique des cellules du pré-estomac : à gauche et à droite des cellules du deuxième type; au centre une cellule du premier type.

(Fig. 1 et Pl. I, 1) est en position supra-nucléaire en une zone bien développée. Les corps multivésiculaires existent en petit nombre; les lysosomes sont toujours présents. L'ergastoplasme est réparti dans toute la cellule (Pl. I, 1). Les rosettes de glycogène sont plus ou moins nombreuses selon les cellules. Le noyau est en position intermédiaire ou basale dans la cellule, il est nucléolé et mesure 3-5  $\mu$  de longueur occupant toute la largeur de la cellule. Dans la zone infra-nucléaire, on distingue quelquefois une ou plusieurs inclusions lipidiques.

Les cellules du deuxième type ont des dimensions sensiblement égales aux précédentes, mais la forme en massue est nettement accentuée (Fig. 1 et Pl. I, 2 et 3). Les microvillosités sont absentes; aucun cil n'a pu être mis en évidence. Ces cellules sont caractérisées par leur

ergastoplasme très abondant, remplissant la presque totalité de la cellule. Cet ergastoplasme se compose de vésicules dilatées (de diamètre 0,2 à 0,6  $\mu$ ); à la périphérie, près de la membrane cellulaire, l'ergastoplasme forme des canaux. L'appareil de Golgi est situé au-dessus du noyau, le plus souvent au centre de la partie enflée de la massue (Pl. I, 3); il est particulièrement abondant et entouré de nombreuses micro-vésicules. Entourant le champ golgien et occupant toute la partie enflée de la massue, des granules de sécrétion osmiophile mesurant de 0,3 à 0,8  $\mu$  de diamètre, émigrent vers la lumière du tube (Fig. 1 et Pl. I, 2); ils sont entourés d'une membrane unique; nous avons observé des granules de taille plus petite dans la zone golgienne. Les mitochondries sont peu nombreuses. Des corps multivésiculaires et des lysosomes sont rarement présents. Le glycogène en rosettes est absent.

Certaines de ces cellules sont remarquables soit par le petit nombre de grains de sécrétion qui sont de petit diamètre, soit par l'absence de granules (Pl. I, 3).

## B) Intestin

L'épithélium intestinal est également constitué par deux types cellulaires : les cellules épithéliales et les cellules à granules.

Les cellules épithéliales bordent la lumière du tube digestif; leurs dimensions sont de 15-20  $\mu$  de long dans la partie proximale de l'intestin et de 7-10  $\mu$  dans le reste de l'intestin; leur diamètre est de 2-4  $\mu$  et leur section est polygonale. Ces cellules ont une bordure en brosse de microvillosités bien développées, de 2  $\mu$  environ de long; ces microvillosités sont ramifiées et fréquemment anastomosées (Fig. 2 et Pl. II, 4 et 5). Sur des sections transversales, nous distinguons un cil latéral dont l'ancrage est assuré par deux racines de 0,4  $\mu$  de période. Le cinétosome est fréquemment à proximité de l'appareil de Golgi. La région distale de la cellule épithéliale contient principalement des grains de sécrétion et des vésicules. Les grains de sécrétion (Pl. II, 4) ont un diamètre de l'ordre de 0,2 à 0,3  $\mu$  et sont entourés d'une membrane. Leur concentration est variable selon les cellules, les unes en sont pratiquement dépourvues, tandis que d'autres ont leur région distale entièrement occupée par ce matériel sécrétoire. Dans la

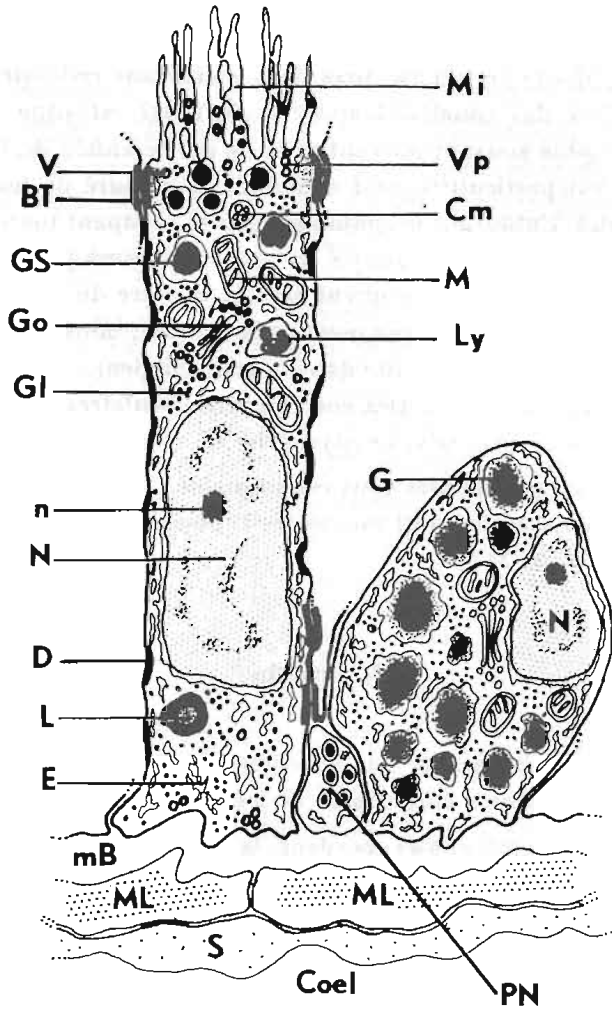


FIG. 2. — Représentation schématique des cellules de l'intestin : à gauche une cellule intestinale épithéliale; à droite, une cellule à granule.

glande digestive d'*Anodonta*, SUMNER (1966) a trouvé des grains de sécrétion analogues dans des cellules sécrétrices de protéines. Les vésicules arrondies, de  $0,2-0,04 \mu$  de diamètre, sont réparties dans toute la région supra-nucléaire et leur densité est particulièrement importante dans la région distale de la cellule où elles forment des chaînes entre les microvillosités; on les découvre également dans les microvillosités, soit isolées, soit en chaîne (Pl. II, 5). La présence de vésicules

semblables a été décrite par différents auteurs, notamment par DEGAIL et LÉVI (1964), FORBES (1964), SICHEL (1963). Selon l'hypothèse la plus vraisemblable, il s'agit dans le cas présent de vésicules de pinocytose. Néanmoins, il est pratiquement certain que des vésicules provenant de l'appareil de Golgi et ayant un rôle excréteur sont également présentes. Les mitochondries sont exclusivement localisées dans la région supra-nucléaire ainsi que la zone golgienne (Fig. 2 et Pl. II, 4). Les mitochondries ont une forme variable et sont fréquemment ramifiées; leur longueur peut dépasser  $2\ \mu$ . Les lysosomes sont présents dans toutes les cellules épithéliales intestinales; leur diamètre moyen est de l'ordre de  $0,8\ \mu$ . Les corps multivésiculaires peu nombreux sont répartis dans cette région. L'ergastoplasme est présent sous forme de petits saccules, légèrement dilatés, dans l'ensemble de la cellule. Les rosettes de glycogène sont très abondantes, au point d'occuper tout l'espace disponible; elles ont tendance à se localiser dans des parties pauvres en organites. Le noyau est en position basale avec une longueur de  $3-4\ \mu$  et une largeur de  $2\ \mu$  environ; il est nucléolé. La région infra-nucléaire, peu importante, ne contient que quelques vésicules, très rarement des mitochondries ou des grains de sécrétion. Quelquefois on y rencontre une ou plusieurs inclusions lipidiques, qui sont plus fréquentes dans les cellules épithéliales de l'intestin proximal.

Le deuxième type cellulaire est situé à la base des cellules précédentes au contact de la membrane basale (Fig. 2 et Pl. II, 6). Ces cellules sont visibles sur les coupes histologiques, chez *Phoronis psammophila*, à proximité de l'attache des mésentères; chez *Phronopsis harmeri*, ces cellules sont très nombreuses et tapissent toute la base de l'intestin le long de la membrane basale. La cellule est entièrement occupée par des granules denses aux électrons (Fig. 2 et Pl. II, 6) entourés d'une membrane unique : une frange claire entoure un centre très dense; le diamètre de ces granules varie de  $0,2$  à  $1\ \mu$ . Le noyau est rejeté latéralement et touche fréquemment la membrane cellulaire. L'appareil de Golgi est placé près du noyau; l'ergastoplasme n'est bien représenté qu'à proximité du noyau et contre la membrane cellulaire. Les rosettes de glycogène sont réparties dans toute la cellule, les mitochondries sont rares.

A la base des épithélium du pré-estomac et de l'intestin qui s'appuyent sur une membrane basale d' $1-2\ \mu$  d'épaisseur (Fig. 1, 2 et

Pl. II, 6), nous distinguons un plexus nerveux, semblable à celui de l'épithélium stomacal (EMIG, 1967), formant un réseau plus ou moins dense entre les cellules, au contact de la membrane basale (Fig. 1, 2 et Pl. II, 6).

### CONCLUSIONS

Dans un travail précédent (EMIG, 1967), nous avons fait une revue des principaux travaux traitant de l'étude ultrastructurale des glandes digestives d'Invertébrés et dont les auteurs les plus importants sont BANI (1963), DAVID et GOTZE (1963), DEGAIL et LÉVI (1964), FORBES (1964), KESSEL et coll. (1961).

Dans le pré-estomac, nous avons décrit un épithélium à 2 types cellulaires pour en faciliter la description. Mais nous devons nous demander s'il s'agit bien de deux types cellulaires distincts, ou s'il s'agit de deux aspects fonctionnels d'une même catégorie cellulaire. En faveur de la première hypothèse, nous notons l'aspect différent des grains de sécrétion de chacune des catégories cellulaires, la présence ou l'absence d'un cil. En faveur de la deuxième hypothèse, nous constatons une certaine analogie de structure de l'ergastoplasme et de l'appareil de Golgi, les divergences étant d'ordre quantitatif et résultant d'une accumulation de matériel sécrétoire, suivie de l'élimination du contenu des granules. Les deux hypothèses restent actuellement valables, mais nous estimons que la première est plus vraisemblable. Les deux types cellulaires sont sécréteurs; les granules du premier type ressemblent à ceux des cellules intestinales épithéliales; leurs dimensions sont les mêmes, les cellules du pré-estomac se distinguent néanmoins par un nombre plus restreint de mitochondries et une faible concentration de glycogène. Le deuxième type de cellules du pré-estomac montre des grains de sécrétion comparables aux grains de zymogène. Il est fort probable que ces trois types cellulaires ont une sécrétion de protéines (principalement d'enzymes). Les cellules intestinales à granules n'atteignent pas la lumière du tube et ne dépassent pas en hauteur la moitié des cellules épithéliales. Ils sont comparables à ceux des cellules de Paneth des cryptes de Lieberkühn des Vertébrés. Leur fonction est inconnue.



Le rôle du pré-estomac est primordial dans la digestion de *Phoronis psammophila*. Par ses sécrétions, le pré-estomac prépare les aliments à la digestion comme l'indiquait CORI (1890), contrairement à SELYS-LONGCHAMPS (1907) qui ne voyait dans le pré-estomac qu'un passage que les aliments traversaient sans s'arrêter. La longueur du pré-estomac permet une action prolongée des enzymes sur les aliments avant qu'ils ne passent dans l'estomac pour y être absorbés. Le sillon cilié, dont les cellules sont serrées et plus longues, n'a qu'une action vectrice et doit assurer l'acheminement et la turbulence des aliments dans le pré-estomac. L'étude ultrastructurale du pré-estomac nous démontre l'importance de la digestion extracellulaire.

Le rôle de l'intestin serait seulement secondaire; il achèverait la digestion; grâce à sa ciliature et à sa musculature, l'intestin assure l'élimination des fèces hors du tube digestif.

### BIBLIOGRAPHIE

1963. BANI (G.). — Struttura e ultrastruttura dell'epatopancreas di *Eobania vermiculata* (Müller). *Mon. Zool. Ital.*, **70-71**, 386-407.
1962. BARRINGTON (E.J.W.). — Digestive Enzyme. In *Adv. Comp. Physiol. Biochem.*, **I**, 1-61.
1890. CORI (C.J.). — Untersuchung über die Anatomie und die Histologie der Gattung *Phoronis*. *Zeitsch. Wiss. Zool.*, **51**, 480-568.
1963. DAVID (H.) et GOTZE (J.). — Elektronen mikroskopische Befunde an der Mitteldarmdrüse von Schnecken. *Zeitsch. Mikr. Anat. Forsch.*, **70**, 252-272.
1964. DEGAIL (L.) et LÉVI (C.). — Etude au microscope électronique de la glande digestive des *Pyuridae* (Ascidies). *Cah. Biol. Mar.*, **5**, 411-422.
1966. EMIG (C.C.). — Anatomie et Ecologie de *Phoronis psammophila* Cori. Golfe de Marseille et environs; Etang de Berre. *Rec. Trav. Sta. Mar. End.*, **40**, 160-248.
1967. EMIG (C.C.). — Ultrastructure du tube digestif de *Phoronis psammophila* Cori. I. Estomac (Cellules ciliées). *Arch. Zool. Exp. Gén.* (sous presse).
1964. FORBES (A.R.). — The morphology, histology and fine structure of the gut of the green peach Aphid, *Mysus persicae* (Sulzer) (Homoptera : Aphididae). *Mem. Entomol. Soc. Canad.*, **36**, 2-74.

1962. JOYON (L.) et COLLIN (J.P.). — Ultrastructure de la membrane cellulaire de l'intestin d'*Ascaris* du cheval (*Parascaris equorum* Goetze). *C.R. Soc. Biol.*, **4**, 651-658.
1961. KESSEL (R.G.) et coll. — Cytological studies on the intestinal epithelium cells of *Ascaris lumbricoides* suum. *Trans. Am. Micr. Soc.*, **80**, 103-118.
1961. KUROSOMI (K.). — Electron microscopic analysis of the secretion mechanism. *Intern. Rev. Cytol.*, **II**, 1-24.
1966. MATTERN (C.F.T.) et WENDELL (A.D.). — The stomach cell of Rotifer. *Jour. Cell Biol.*, **29**, 547-551.
1907. SELYS-LONGCHAMPS (M. de). — *Phoronis*. Fauna u. Flora, Neapel, n° 30.
1963. SICHEL (G.). — Infrastruttura della cellule epitheliale del canale alimentare di *Perinereis cultrifera* (Grube). Osservazioni preliminari (*Annelida Polychaeta*). *Arch. Zool. Ital.*, **49**, 35-45.
1966. SUMNER (A.T.). — The fine structure of digestive-gland cells of *Helix*, *Succinea* and *Testacella*. *Jour. R. Micr. Soc.*, **85**, 181-192.
1966. SUMNER (A.T.). — The cytology and histochemistry of the digestive-gland cells of some freshwater lamellibranchs. *Jour. R. Micr. Soc.*, **85**, 201-211.
1966. SUMNER (A.T.). — The fine structure of the digestive-gland cells of *Anodonta*. *Jour. R. Micr. Soc.*, **85**, 417-423.
1965. YAMAMOTO (T.). — Some observations on the fine structure of the epithelium in the intestine of lamprey (*Lampetra japonica*). *Okaj. Folia Anat. Jap.*, **40**, 691-713.

## PLANCHE I

Cellules du pré-estomac de *Phoronis psammophila* Cori.

1. — Région apicale du premier type cellulaire du pré-estomac.  $\times 26\ 000$ .
2. — Région supra-nucléaire du deuxième type cellulaire du pré-estomac.  $\times 18\ 000$ .
3. — Région apicale du deuxième type cellulaire du pré-estomac, sans granules.  $\times 24\ 000$ .

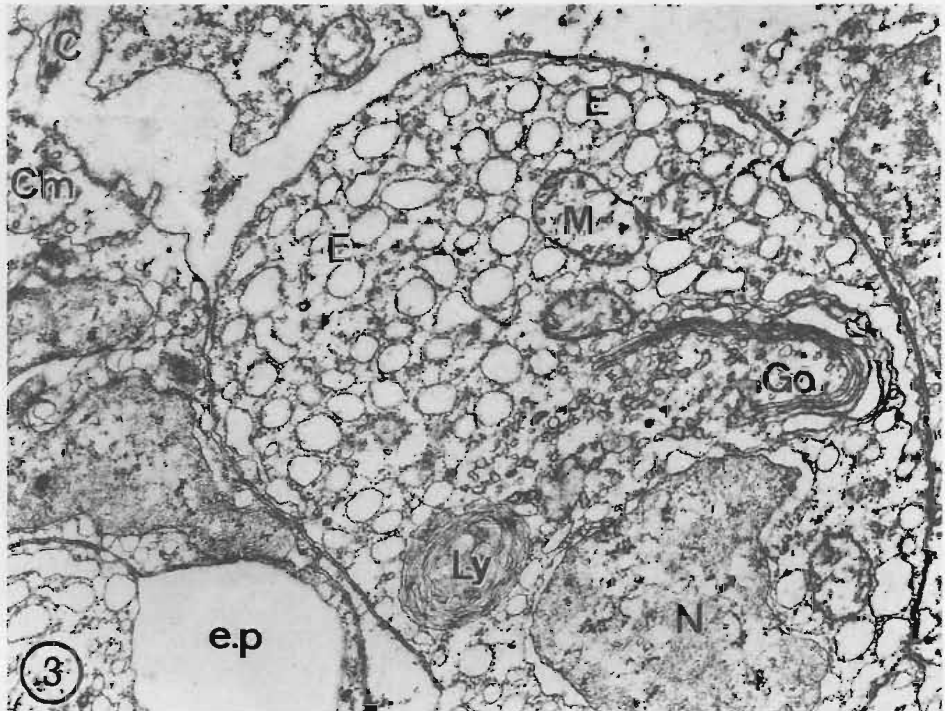
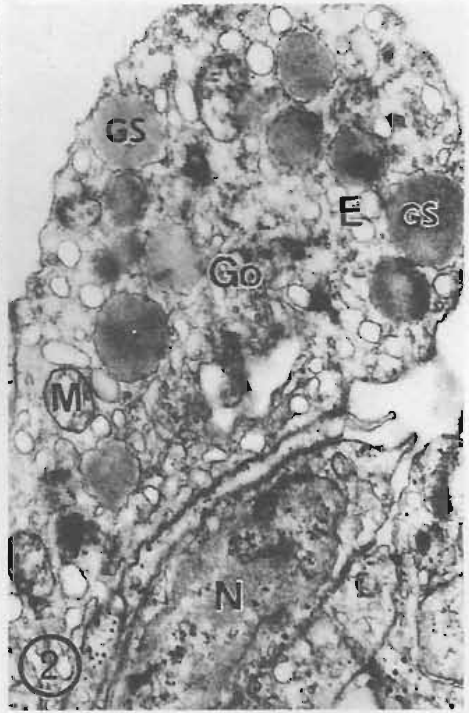
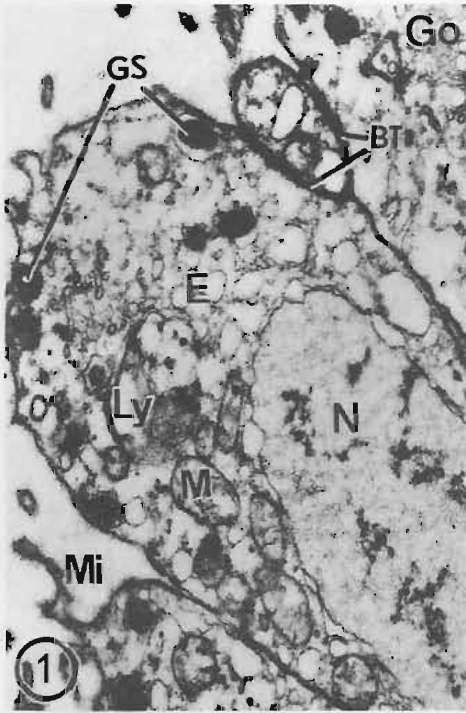
## PLANCHE II

Cellules intestinales de *Phoronis psammophila* Cori.

4. — Cellules épithéliales intestinales.  $\times 22\ 000$ .
5. — Présence de vésicules dans les micro-villosités des cellules épithéliales intestinales.  $\times 25\ 000$ .
6. — Cellule intestinale à granules. On remarque le plexus nerveux.  $\times 15\ 000$ .

## ABBREVIATIONS :

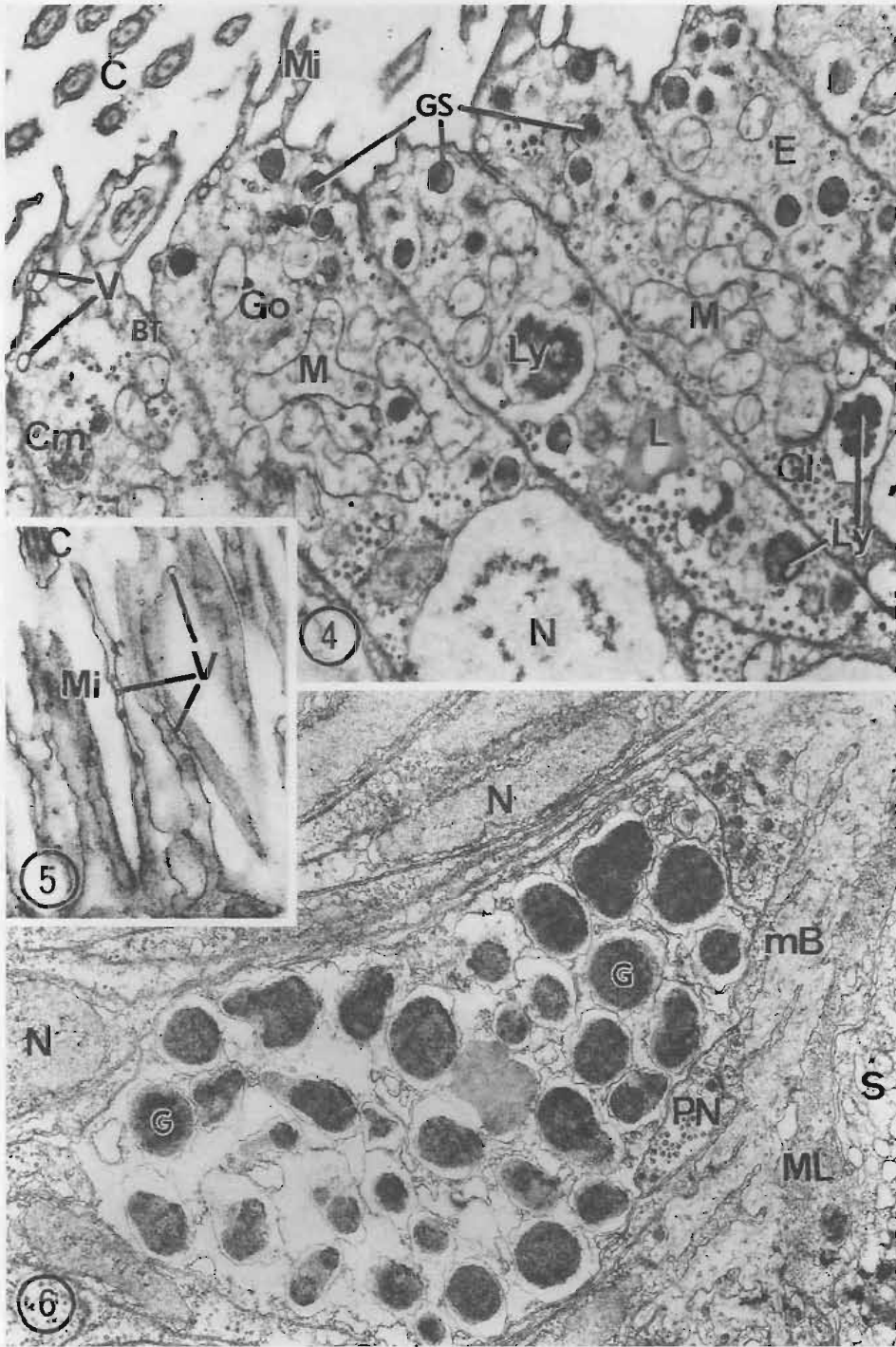
BT : barre terminale; C : cil; Coel : cavité coelomique; Cm : corps multivésiculaire; D : desmosome; E : ergastoplasme; e.p. : espace péricellulaire; G : granule; Gl : glycogène; Go : appareil de Golgi; GS : grain de sécrétion; L : inclusion lipidique; Ly : lysosome; M : mitochondrie; mB : membrane basale; Mi : microvillosité; ML : muscle longitudinal; N : noyau; n : nucléole; PN : plexus nerveux; S : splanchnopleure; V : vésicule; Vp : vésicule de pinocytose.



Phot. C. C. Emig

Planche I

Cellules du pré-estomac de *Phoronis psammophila* Cori.



Phot. C. C. Emig

Planche II

Cellules intestinales de *Phoronis psammophila* Cori.