



HAL
open science

CONTRIBUTION A L'HISTOLOGIE DE FIROLOIDA DESMARESTI Lesueur

M Gabe

► **To cite this version:**

M Gabe. CONTRIBUTION A L'HISTOLOGIE DE FIROLOIDA DESMARESTI Lesueur. Vie et Milieu , 1966, pp.845-960. hal-02946072

HAL Id: hal-02946072

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02946072v1>

Submitted on 22 Sep 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**CONTRIBUTION A L'HISTOLOGIE DE
FIROLOIDA DESMARESTI Lesueur**

par M. GABE

Laboratoire d'Evolution, Faculté des Sciences, Paris

PLAN DU TRAVAIL

Sommaire	846
Introduction	846
Matériel et techniques	848
Résultats	849
I. — Topographie générale	849
II. — Tégument	851
III. — Tissu de soutien	856
IV. — Appareil digestif	860
A. Bulbe buccal	861
B. Glandes salivaires	868
C. Œsophage	871
D. Jabot	872
E. Estomac	874
F. Intestin	877
G. Glande digestive	881
H. Interprétation histophysique et comparai- son avec <i>Pterotrachea</i>	886
V. — Appareil excréteur	891
VI. — Système nerveux	897
VII. — Organes des sens	906
A. Bourgeons sensoriels péri-buccaux	907
B. Osphradium	910
C. Statocyste	913
D. Œil	918
VIII. — Appareil génital mâle	922
IX. — Appareil génital femelle	931
A. Ovaire	932
B. Oviducte	936

C. Réceptacle séminal	937
D. Utérus	938
E. Vagin	943
F. Glande latérale	943
Discussion générale et conclusion	948
Résumé	952
Summary	953
Zusammenfassung	955
Bibliographie	956

SOMMAIRE

Les principaux organes de *Firoloida desmaresti* Lesueur sont étudiés au moyen des techniques histologiques actuelles; les résultats ainsi acquis sont confrontés avec les données concernant l'histologie des autres Hétéropodes, interprétés du point de vue histophysiologique et discutés en fonction des conceptions admises quant à la position systématique du groupe.

INTRODUCTION

Depuis la description *princeps* de LESUEUR (1817), *Firoloida desmaresti* a fait l'objet de quelques études morphologiques; l'anatomie interne de cet animal est, toutefois, beaucoup moins bien connue que celle de *Pterotrachea*, deuxième genre de la famille des *Pterotracheidae* et ce manque d'information, que souligne, à juste titre, VANNUCCI (1951) contraste avec la grande fréquence de *Firoloida*, bien mise en lumière par TESCH (1949).

Les anciennes études de LESUEUR (1817), DELLE CHIAJE (1842), EYDOUX et SOULEYET (1852) ne portent que sur la forme extérieure de l'animal, les dimensions somatiques et la morphologie du bulbe buccal, telle qu'elle apparaît par transparence. HUXLEY (1853) précise quelques points de morphologie externe et d'anatomie interne; GEGENBAUR (1855) consacre l'un des chapitres de sa monographie fondamentale à *Pterotrachea* et y inclut des observations relatives à *Firoloida desmaresti*, mais les données concernant cette dernière espèce restent très sommaires et ne sont le plus souvent mentionnées qu'à titre de comparaison.

D'autres travaux publiés avant 1900 et cités dans le corps de cet article précisent l'anatomie de certains organes de *Firoloida* et

la structure de certains de ses tissus, mais sans donner une vue d'ensemble de l'organisation de cet animal.

Parmi les travaux postérieurs à 1900 et devant être mentionnés ici, certains portent à peu près exclusivement sur la morphologie externe; c'est le cas des publications de TESCH (1906), KALKSCHMIDT (1913), VAYSSIÈRE (1904, 1927). D'autres mémoires contiennent des données histologiques, mais celles-ci se rapportent le plus souvent à un seul organe. C'est ainsi que TSCHACHOTIN (1908) décrit, à l'occasion d'une étude minutieuse du statocyste des Hétéropodes, celui de *Firoloida*; TESCH (1913), BRÜEL (1921) analysent soigneusement l'anatomie des centres nerveux, en s'attachant avant tout à la description des connectifs et commissures, ainsi qu'aux points d'émergence et à la répartition des nerfs; c'est sur leurs résultats que reposent les descriptions et les figures données dans les Traités d'anatomie comparée du système nerveux des Invertébrés (FORTUYN, 1920; HANSTRÖM, 1928; BULLOCK et HORRIDGE, 1965). BUCHMANN (1924) décrit avec soin la structure du bulbe buccal; TESCH (1949), FRANC (1949a) rappellent les données anatomiques essentielles; un autre texte de FRANC (1949b) apporte quelques détails relatifs au développement embryonnaire. VANNUCCI (1951) redécrit la morphologie externe de *Firoloida* ainsi que les caractères anatomiques décelables lors de l'examen *in toto* d'animaux montés à la glycérine. DALES (1957) reprend, sous forme de diagnose, les particularités anatomiques essentielles de *Firoloida desmaresti*.

Il résulte de cette revue sommaire que les données actuellement acquises quant à la morphologie externe de *Firoloida desmaresti* sont assez nombreuses, mais que nos connaissances anatomiques sont des plus limitées. Il n'existe, à ma connaissance, aucune étude monographique de cette espèce qui puisse être comparée aux mémoires de GEGENBAUR (1855), LEUCKART (1855), KRASUCKI (1911) et REUPSCH (1912), portant sur *Pterotrachea*.

Cette insuffisance des données morphologiques relatives à l'un des deux genres de la famille des *Pterotracheidae* rendait opportune l'étude histologique des organes de *Firoloida desmaresti*. Les résultats de ce travail sont présentés ici sous forme de monographie; c'est chemin faisant que sont discutées les interprétations histophysiologiques relatives aux divers organes et qu'est faite la comparaison avec *Pterotrachea*, la discussion finale étant réservée aux problèmes d'ordre général.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

La majeure partie du matériel étudiée en vue de ce travail est due à l'extrême obligeance du Dr G. TREGOUBOFF, Directeur Honoraire de la Station zoologique de Villefranche-sur-Mer. MM. A. FRANC (Faculté des Sciences, Paris) et A. HOLLANDE (Faculté des Sciences, Paris) ont également mis à ma disposition un certain nombre d'individus fixés par leurs soins.

J'ai ainsi pu étudier des pièces fixées par les liquides de Duboscq-Brazil, Bouin, Carnoy et Helly, par l'alcool à 95° et par le liquide de Flemming fort. Toutes les inclusions ont été faites à la paraffine.

L'étude topographique a été faite sur coupes sériées de 5 μ ; l'hémalum-picro-indigocarmin, le trichrome de Ramon y Cajal, l'azan, la méthode de Mann au bleu de méthyle-éosine, celle de Mann-Dominici et le trichrome en un temps sans différenciation (GABE et MARTOJA, 1957) ont été utilisées en tant que méthodes générales. Les pièces destinées aux techniques mitochondriales ont été postchromées à la température du laboratoire, dans une solution aqueuse de bichromate de potassium à 3 p. 100, débitées en coupes sériées de 3 μ et colorées par l'hématoxyline au fer ainsi que par la fuchsine d'Altmann-picrate de vert de méthyle (GABE, 1947).

La réaction à l'acide périodique-Schiff (APS) avec contrôle par l'acétylation réversible suivant le mode opératoire préconisé dans un travail précédent (GABE et MARTOJA, 1956) la coloration par le bleu de toluidine à pH 4,2, celle par le bleu alcalin suivant MOWRY (1956), la méthode au carmin de Best, avec contrôle par une préparation commerciale de diastase du malt et celle au mucicarmin de Mayer ont été utilisées pour la recherche histochimique des glucides.

A côté de quelques réactions générales de mise en évidence de certains amino-acides (réaction à l'alloxane-Schiff, tétrazoréaction de Danielli, méthode de Landing et Hall pour la détection de l'histidine), j'ai utilisé la réaction nucléale de Feulgen et Rossenbeck, la coloration par le vert de méthyle-pyronine et par la galloxyanine, avec contrôle par une préparation commerciale de ribonucléase cristallisée, la réaction au ferricyanure ferrique suivant ADAMS (1956) et celle au 2,2'-dihydroxy-6-6'-disulfure de dinaphtyle (DDD) suivant BARNETT et SELIGMAN (1952).

Les matières minérales totales ont été étudiées sur spodogrammes obtenus par micro-incinération au four de Policard; le calcium a été recherché par la réaction de Stoelzner au nitrate de cobalt et par celle de von Kossà, le fer ionique par celle de Tirmann et Schmeltzer.

L'étude histochimique des lipides est restée des plus sommaires; je n'ai pu pratiquer, pour des raisons d'ordre matériel, que la recherche des lipides osmiophiles.

De même, l'étude histo-enzymologique a été limitée à la mise en évidence des phosphomonoestérases alcalines par la méthode de Gomori

au glycérophosphate de solium, avec recherche simultanée des lieux d'activité phosphatasique et du fer figuré (ARVY et GABE, 1949).

RÉSULTATS

La morphologie externe de *Firoloida desmaresti* a été décrite à plusieurs reprises; les publications de TESCH (1949) et de VANNUCCI (1951) comportent un relevé soigneux des travaux à proprement parler morphologiques et font également état des caractères anatomiques discernables lors de l'examen *in toto*; il suffit donc de rappeler ici les grands traits de l'organisation générale du corps de l'animal.

Quant aux données à proprement parler histologiques, elles forment la majeure partie de ce chapitre. L'étude histologique de la musculature a été laissée de côté, puisque l'examen des préparations ne montre aucune différence par rapport aux muscles des autres Gastéropodes Prosobranches. De même, l'étude des éléments figurés du sang et celle de la spermatogenèse, nécessitant l'examen de frottis, sont restées en dehors de ce travail. Les notions relatives à la neurosécrétion et à l'appareil génital mâle, déjà rapportées dans des publications précédentes (GABE, 1951a, 1965c) sont résumées ici, pour ne pas rompre l'unité de l'exposé.

I. — TOPOGRAPHIE GÉNÉRALE

On sait, depuis les descriptions *princeps*, que le corps de *Firoloida desmaresti* est grossièrement cylindrique, légèrement effilé vers l'extrémité aborale. Le quart oral du corps forme avec le reste un angle plus ou moins ouvert suivant l'état de contraction ou de relâchement de la musculature longitudinale; il porte l'orifice buccal, suivi du bulbe buccal, assez court et massif (fig. 1 et 2). C'est au sommet de l'angle qui vient d'être mentionné que se situent les yeux, les tentacules du mâle et le ganglion cérébroïde, flanqué des statocystes (fig. 3).

La nageoire est ventrale, rattachée au reste du corps par une base rétrécie (fig. 1). Sa forme générale peut être comparée à celle d'une massue très courte; la partie orale du bord libre porte, chez le mâle, une ventouse de dimensions réduites. Des faisceaux musculaires entrecroisés (fig. 13) convergent, au sein de la nageoire, vers des points d'attache antérieur et postérieur; un ligament assez

épais, qui rattache la base de la nageoire au reste du corps, apparaît nettement par transparence. C'est dorsalement par rapport à la nageoire et dans un plan transversal correspondant à son tiers antérieur que se trouvent les ganglions pédieux (fig. 4).

Le centre du corps est occupé par un segment du tube digestif qu'il paraît légitime de désigner sous le nom de jabot et non sous celui d'estomac, terme qu'emploient les auteurs classiques; comme chez *Pterotrachea* (GABE, 1952) les caractères histologiques de cette partie du tube digestif sont très différents de ceux qui correspondent à l'estomac de tous les Prosobranches Monotocardes; il y a lieu de signaler, dès maintenant, l'absence de toute traduction morphologique d'un phénomène de sécrétion et de tout rapport anatomique avec les canaux excréteurs de la glande digestive. Le jabot de *Firoloida* est beaucoup plus étendu que celui de *Pterotrachea*. Chez les représentants de ce dernier genre, il est représenté par une dilatation fusiforme du tube digestif, située à mi-chemin entre le bord aboral de la nageoire et le *nucleus*; chez *Firoloida*, le jabot déborde largement la nageoire dans le sens oral et occupe la majeure partie de l'espace compris entre le plan transversal où siègent les ganglions cérébroïdes d'une part, le *nucleus* d'autre part. Sa forme générale est celle d'un boudin aux extrémités légèrement effilées (fig. 1).

Le *nucleus* occupe une position terminale; c'est là une différence par rapport à *Pterotrachea* qui a été décrite par tous les auteurs classiques et au sujet de laquelle il n'y a pas lieu de

PLANCHE I. — Morphologie générale

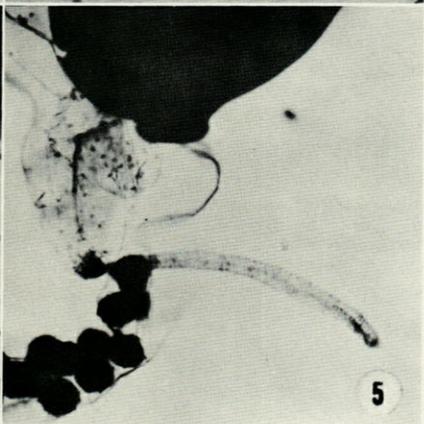
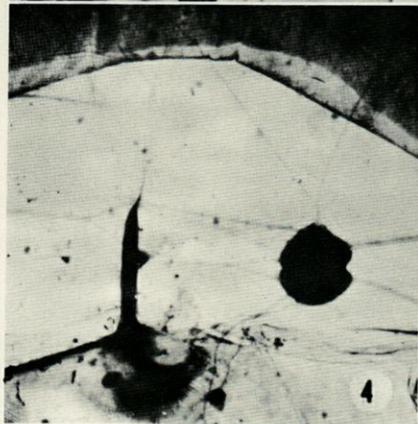
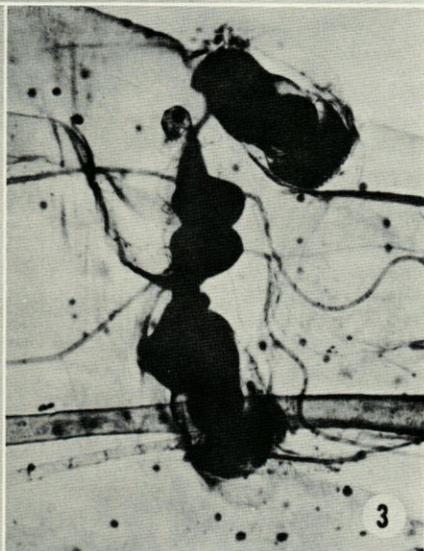
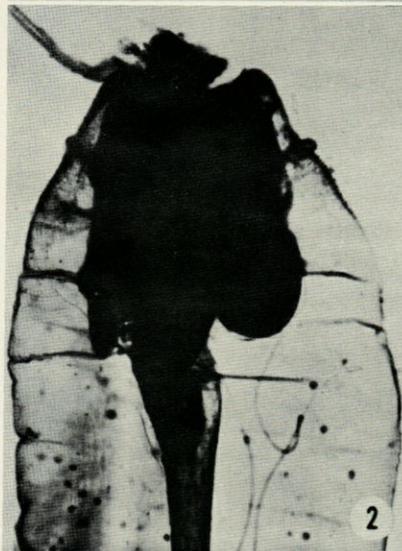
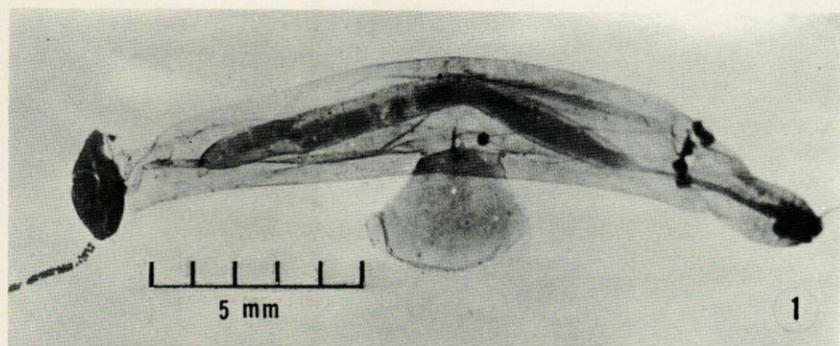
FIG. 1. — Femelle de *Firoloida desmaresti* fixée en pleine ponte. Formol, coloration *in toto* au carmin aluné, montage au baume. Remarquer le bulbe buccal, les yeux, les ganglions cérébroïdes et le statocyste gauche, visibles par transparence dans la partie droite de la figure, la nageoire et les ganglions pédieux, l'étendue du jabot (partie centrale de la figure), le *nucleus*, l'osphradium et le cordon ovigère (partie gauche de la figure).

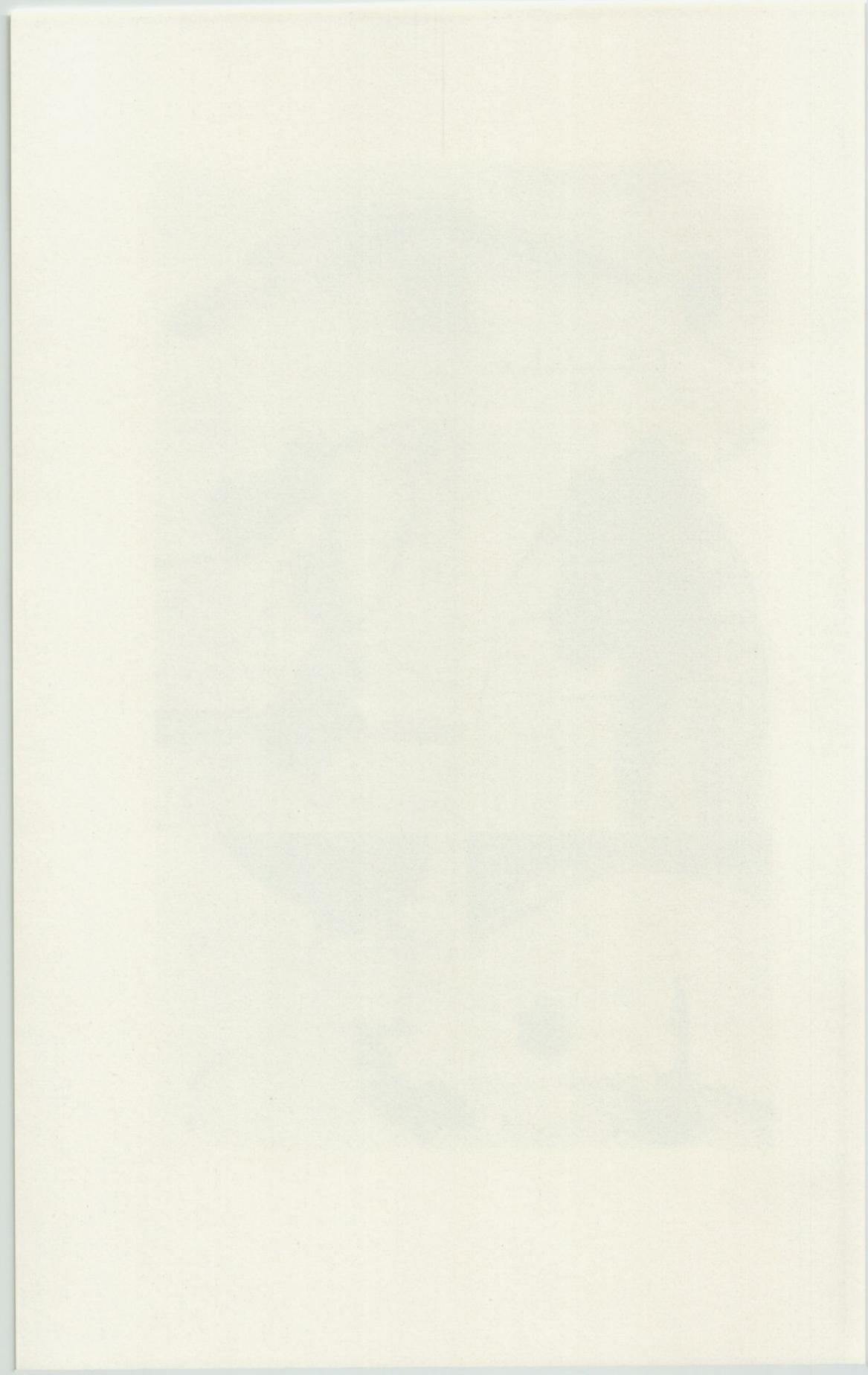
FIG. 2. — Bulbe buccal d'une autre femelle; même technique que fig. 1. Remarquer la saillie ventrale de l'appareil de soutien de la radula (partie droite de la figure) et la glande salivaire, dorsale (partie gauche).

FIG. 3. — Ganglions cérébroïdes du même animal que fig. 1, photographiés à un plus fort grossissement. Remarquer les yeux (parties supérieure et inférieure de la figure), le ganglion cérébroïde (au centre), le statocyste gauche, appendu à la pointe du ganglion, le départ des connectifs cérébro-buccaux (à droite) et cérébro-pédieux (à gauche).

FIG. 4. — Base de la nageoire du même animal que fig. 1, photographiée à un plus fort grossissement. Remarquer le jabot (bord supérieur de la figure), le ganglion pédieux, avec l'arrivée des connectifs cérébro-pédieux (à droite) et le départ du tronc commun contenant les nerfs caudaux, les anastomoses pédo-viscérales et la boucle viscérale (à gauche), l'attache musculaire de la nageoire.

FIG. 5. — Partie ventrale du *nucleus* de la même femelle que fig. 2. Remarquer le bourrelet qui entoure l'orifice de ponte, le cordon ovigère (angle inférieur gauche du cliché) et le filament caudal.





s'étendre ici. Ce segment du corps, où se trouve logée la masse viscérale est de forme variable suivant les sexes. Chez le mâle, son profil général est celui d'une poire à extrémité effilée dirigée dans le sens dorsal, la base étant assez large et peu saillante. Chez la femelle, les extrémités dorsale et ventrale du *nucleus* sont effilées, l'extrémité ventrale, légèrement rejetée sur le flanc droit, portant l'orifice de ponte. Le tube digestif forme, avant de rejoindre le *nucleus*, un petit renflement en cornue. Contrairement à la disposition anatomique bien connue chez *Pterotrachea*, il ne pénètre jamais véritablement au sein de la masse viscérale et reste appliqué contre elle, tout son trajet étant visible lors de l'examen par transparence de l'animal monté *in toto*. L'anus est dorsal. Juste en avant de lui se trouvent chez certains individus, notamment chez les femelles de grande taille, deux ou trois saillies coniques du tégument, interprétées par TESCH (1949) et par VANNUCCI (1951) comme étant des branchies rudimentaires. Le rein est appliqué contre la partie de l'intestin qui longe le *nucleus*; son orifice se situe sur le flanc droit, à peu de distance des branchies rudimentaires. En avant de ce pore se trouve l'osphradium, muni d'un petit ganglion. Le cœur, situé juste en avant du rein comporte, comme chez tous les Prosobranches Monotocardes, une seule oreillette et un seul ventricule.

La morphologie de l'extrémité postérieure du corps diffère, elle aussi, suivant le sexe. Chez le mâle, le corps se prolonge, à la base du *nucleus*, en deux saillies latérales, coniques et courtes entre lesquelles se situe la racine d'un filament terminal assez court, dont le contour externe présente, à intervalles réguliers, des étranglements qui lui confèrent une allure annelée. L'appareil copulateur est situé sur le flanc droit, à la base du *nucleus*. Chez la femelle, l'orifice de ponte, entouré d'un bourrelet circulaire (fig. 5), fait saillie à la base du *nucleus*; les deux soulèvements coniques de l'extrémité postérieure du corps sont plus courts que chez le mâle et plus massifs; le filament terminal existe également, mais est très court.

II. — TÉGUMENT

Les données bibliographiques concernant le tégument de *Firoloida* sont des plus sommaires.

Les auteurs classiques signalent uniquement la minceur de l'enveloppe extérieure du corps et son allure striée, nette lorsque des fragments sont examinés à plat. FRANC (1949b) insiste sur la minceur du tégument de la véligère, minceur qui s'accroît encore peu de temps après la métamorphose. VANNUCCI (1951) mentionne sommairement une

formation cuticulaire très mince, d'origine épidermique, qui entoure entièrement le corps.

L'examen histologique montre que le tégument présente d'assez importantes différences d'aspect suivant les régions du corps; il est donc nécessaire d'envisager successivement les caractères généraux du tégument banal et les différenciations régionales.

La majeure partie du corps de *Firoloida* est recouverte d'un épithélium simple, pavimenteux, à cellules remarquablement plates. La hauteur de ces éléments ne dépasse généralement pas 2 μ . La région centrale de chaque cellule dessine une petite saillie, correspondant au noyau. Ce dernier a la forme d'une galette, épaisse de 2 à 3 μ , le diamètre allant, suivant les régions, de 5 à 9 μ . Dans la plupart des cas, les contours de ces noyaux sont réguliers et on ne retrouve pas les noyaux franchement lobés, voire « bourgeonnants » que signalent, chez *Pterotrachea*, les auteurs classiques (PANETH, 1885; REUPSCH, 1912). La chromatine des noyaux épidermiques de *Firoloida* est le plus souvent représentée par des mottes anguleuses, assez nombreuses, d'où l'aspect sombre de ces noyaux. Les nucléoles sont difficiles à identifier sur préparations traitées par les méthodes topographiques; les techniques de mise en évidence de l'acide ribonucléique montrent, au sein de chaque noyau, un nucléole sphérique, assez petit, homogène et fortement pyroninophile. Les images de division nucléaire sont exceptionnelles dans les cellules épidermiques de *Firoloida*.

Les cytoplasmes sont assez finement grenus après fixation par les mélanges contenant de l'alcool ou de l'acide acétique; faiblement acidophiles après coloration par les trichromes usuels, ils se montrent pauvres en ribonucléines et dépourvus de lipides osmio-philés. La méthode à l'APS confère à ces cytoplasmes une teinte rose uniforme, due, comme le montre l'épreuve de l'acétylation réversible, à la présence de composés glucidiques; la recherche du glycogène et celle des mucopolysaccharides acides donnent des résultats entièrement négatifs. De même, ces cellules ne paraissent pas être le siège d'une accumulation particulière de protides décelables par les réactions histochimiques utilisées en vue de ce travail. La recherche des activités phosphomonoestérasiques alcalines donne des résultats entièrement négatifs, de même que la réaction de Stoelzner; les préparations traitées par la méthode de Tirmann et Schmeltzer ainsi que les spodogrammes illustrent l'absence, dans les cellules épidermiques de *Firoloida*, de fer histochimiquement décelable.

Le pôle apical des cellules épidermiques porte une formation cuticulaire extrêmement mince; dans la plupart des cas, l'exploration des préparations avec les combinaisons optiques les plus puissantes du microscope photonique ne fait apparaître qu'une

bordure très ténue, pouvant représenter soit une condensation du cytoplasme apical, soit une véritable cuticule (fig. 6); cette formation cuticulaire est, au contraire, très nette dans certaines régions particulières du tégument, envisagées ci-dessous. Faiblement APS-positive, la cuticule en question n'est pas mise en évidence de façon élective par la réaction à l'alloxane-Schiff ou par la tétrazoréaction de Danielli; elle ne contient pas de mucopolysaccharides acides.

L'aplatissement du tégument est moins marqué de place en place; les cellules épidermiques atteignent, dans des régions bien délimitées, une hauteur de 4 à 5 μ et leurs autres dimensions sont réduites en conséquence, d'où un rapprochement apparent des noyaux qui ont alors une forme sphérique et occupent le centre des cellules épidermiques.

Entre les cellules épidermiques banales sont encastrées, surtout dans les régions où l'aplatissement de l'épiderme n'atteint pas le degré extrême correspondant à la description qui vient d'être donnée, d'assez rares cellules à noyaux basaux, riches en chromatine, dont le corps cytoplasmique est à peu près entièrement rempli d'un produit de sécrétion cyanophile, pourvu de toutes les affinités tinctoriales et caractères histochimiques des mucopolysaccharides acides. APS-négatif (fig. 7), ce produit est métachromotrope, prend énergiquement le bleu alcian et se colore par le mucicarmin de Mayer. Des cellules comparables existent dans le tégument de *Pterotrachea* et REUPSCH (1912) désigne ces éléments sous le nom de « cellules caliciformes »; il ne saurait être question de suivre cette nomenclature. En effet, les mucocytes du tégument des *Pterotracheidae* contiennent, certes, un produit de sécrétion aussi riche en mucopolysaccharides acides que celui des cellules caliciformes des Vertébrés, mais ces dernières sont caractérisées par leur forme au moins autant que par les affinités tinctoriales et caractères histochimiques du produit de l'activité sécrétrice.

Toute différente est l'allure du tégument dans certaines régions du corps de l'animal.

a) *L'extrémité rostrale du corps et le pourtour de l'orifice buccal* (fig. 8 à 12) sont recouverts d'un épithélium prismatique; la hauteur des cellules augmente progressivement, pour atteindre, au pourtour de l'orifice buccal, 20 μ ou plus. Pourvues de noyaux sphériques ou ovoïdes, à chromatine disposée en mottes assez denses et de nucléoles petits, sphériques et homogènes, ces cellules épithéliales ont des cytoplasmes assez clairs, faiblement acidophiles, où les méthodes histochimiques employées ici ne montrent aucune accumulation de glycogène, de mucopolysaccharides acides, d'inclusions riches en protides ou de lipides osmiophiles.

Entre les cellules épidermiques se trouvent enserrées d'une part des bourgeons sensoriels, décrits à propos des organes des

sens, d'autre part des mucocytes, isolés ou réunis en groupes de deux ou trois. La forme générale de ces dernières cellules est identique à celle des cellules épidermiques banales; comme dans les autres régions du corps, il ne saurait être question de leur appliquer l'épithète « caliciforme ». Les caractères nucléaires des cellules en question ne diffèrent en rien de ceux des cellules épidermiques banales, mais une partie plus ou moins grande du corps cellulaire est occupée par un produit de sécrétion, bien conservé par tous les fixateurs utilisés en vue de ce travail. Le produit revêt l'aspect de boules ou de flaques homogènes; cyanophile après coloration par les trichromes usuels, il donne assez faiblement la réaction à l'APS, mais se colore intensément par le bleu alcian, le mucicarmin et se montre nettement métachromotrope; la coloration au bleu de toluidine lui confère la teinte γ caractéristique des mucopolysaccharides très acides.

L'épiderme de la région rostrale est recouvert d'une cuticule d'autant plus épaisse que les cellules sont plus hautes. Assez faiblement acidophile après coloration par les méthodes dites générales, cette cuticule donne la réaction à l'APS, ne prend pas le bleu alcian et se montre dépourvue de métachromotropie résistant à la déshydratation par l'alcool. Le résultat positif de la tétrazoréaction de Danielli et de la réaction à l'alloxane-Schiff atteste la présence de protides; il paraît donc probable que des glycoprotéines au sens large du terme entrent, pour une bonne part, dans la constitution de cette cuticule.

PLANCHE II. — Tégument, musculature

FIG. 6. — Paroi dorsale du corps en coupe transversale. Bouin, méthode de Mann-Dominici, 1 500 diamètres. Remarquer de la gauche vers la droite l'épiderme avec ses noyaux très plats, la membrane basale, mince, la musculature engainée de la couche gélatiniforme.

FIG. 7. — Paroi ventrale du corps en coupe transversale. Duboscq, hémalun-picro-indigocarmin, 1 500 diamètres. Remarquer le mucocyte (en clair) encastré entre les cellules épidermiques banales.

FIG. 8. — Coupe sagittale de la région dorsale du pourtour buccal. Bouin, hématoxyline au fer, 100 diamètres. Remarquer l'augmentation progressive de la hauteur des cellules épidermiques et les mucocytes (en clair).

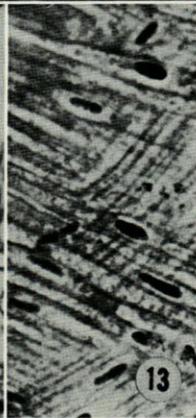
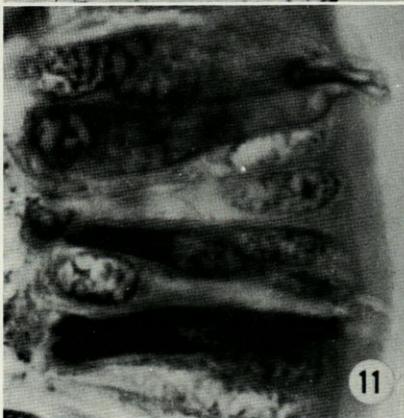
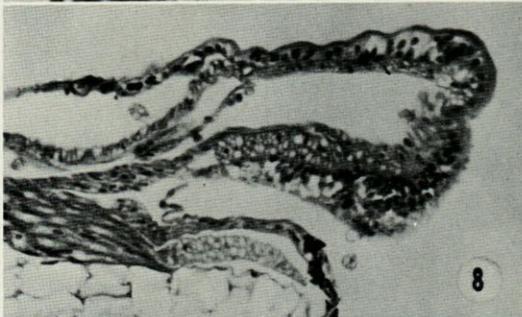
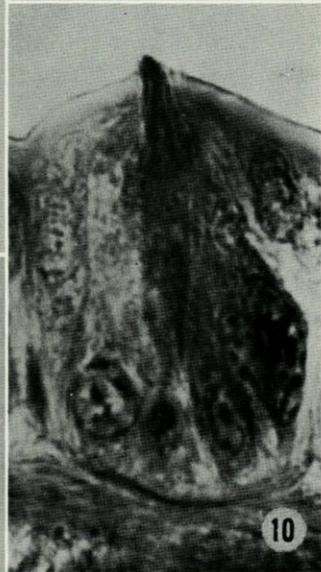
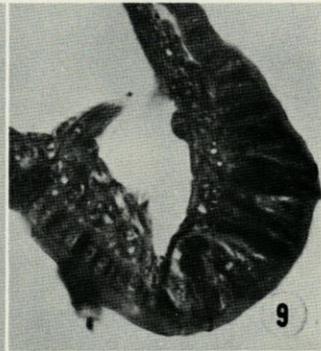
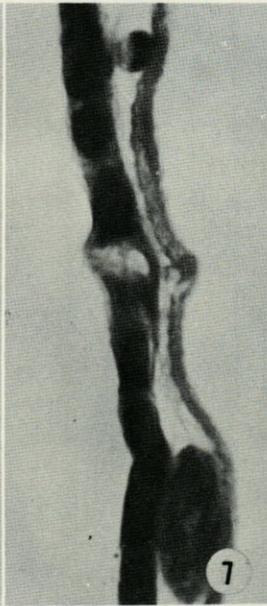
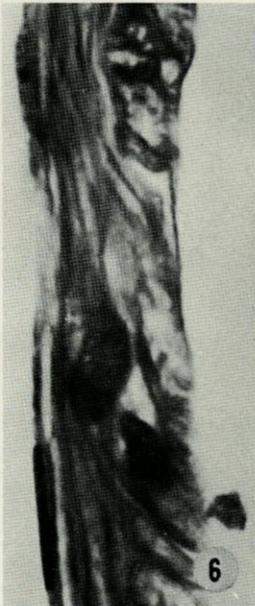
FIG. 9. — Zone dorsale du pourtour buccal. Flemming, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer les nombreux bourgeons sensoriels.

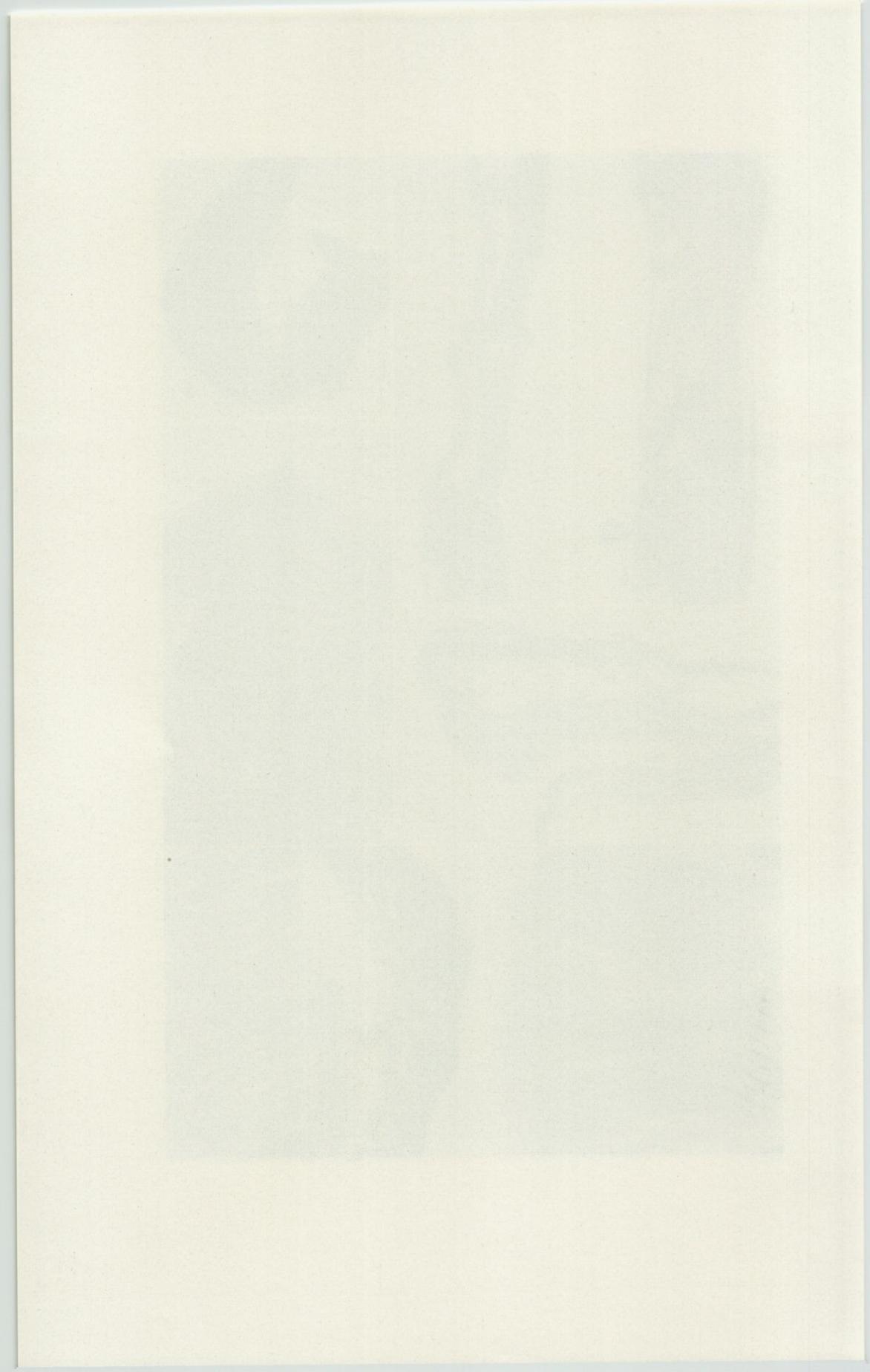
FIG. 10. — Détail de la même préparation. 1 500 diamètres. Remarquer les cellules sensorielles et leurs prolongements.

FIG. 11. — Coupe voisine de celle qui est représentée fig. 9 et 10. Hématoxyline au fer. Remarquer les prolongements apicaux des cellules sensorielles (partie haute de la figure) et la sidérophilie de leur partie basale.

FIG. 12. — Coupe de la zone dorsale du pourtour buccal. Bouin, hémalun-nucicarmin, 200 diamètres. Remarquer les mucocytes (en noir).

FIG. 13. — Coupe sagittale de la couche musculuse de la nageoire. Bouin, hémalun-picro-indigocarmin, 100 diamètres. Remarquer les fibres musculaires entrecroisées.





Des perforations très nettes de la cuticule correspondent d'une part aux pôles apicaux des mucocytes, d'autre part à ceux des cellules sensorielles, décrites dans un paragraphe suivant.

b) *Les tentacules du mâle* sont revêtus d'un tégument fortement plissé après fixation, cet aspect étant probablement dû à la contraction extrême de la couche musculaire sous-tégumentaire. Recouvert d'une cuticule nette, quoique moins épaisse qu'au pourtour de l'orifice buccal, l'épiderme est constitué de cellules cubiques, hautes de $6\ \mu$ en moyenne, à noyaux sphériques, centraux, assez clairs et pourvus de nucléoles petits, mais nets. Les caractères morphologiques des cytoplasmes ne présentent rien de particulier par rapport aux autres régions du corps. Des mucocytes n'existent, en petit nombre, qu'à la base des tentacules, le tégument de ces appendices en étant toujours dépourvu.

c) *Les saillies tégumentaires coniques situées juste avant l'anus* et considérées par la plupart des auteurs modernes comme étant des branchies rudimentaires sont recouvertes d'un tégument qui ne se distingue de celui du reste du corps par aucune particularité histologique. Aux saillies visibles à l'examen de l'animal entier correspondent, comme le montrent les coupes, des évaginations de la cavité générale. Mais la taille de celles-ci est bien moindre que chez *Pterotrachea*, même lorsqu'on tient compte des dimensions somatiques respectives et l'exploration des « branchies » de *Firoloida* ne montre jamais les cellules si caractéristiques des branchies de *Pterotrachea*, qui cloisonnent la lumière centrale (REUPSCH, 1912). C'est donc uniquement sur un emplacement comparable dans les deux genres que repose l'assimilation à des branchies rudimentaires des saillies du tégument préanal de *Firoloida* et l'examen histologique ne fournit aucun argument en faveur du caractère fonctionnel de ces « branchies ».

d) *Le pourtour de l'orifice de ponte* est tapissé d'un épithélium prismatique, fait de cellules hautes de 15 à $20\ \mu$. Comme dans le cas du pourtour de l'orifice buccal, la cuticule est très nette. A côté de cellules épidermiques banales, en tous points comparables à celles de l'orifice buccal, l'examen des préparations montre d'assez nombreux mucocytes, à noyaux basaux, la majeure partie du corps cellulaire étant occupée par une volumineuse flaque d'un produit cyanophile, doué de tous les caractères histochimiques des mucopolysaccharides acides.

e) *Le tégument du filament caudal* rappelle, par le profil cubique de ses cellules, celui des tentacules, mais la cuticule apicale

est moins nette, le pôle apical des cellules épidermiques dessinant de petites saillies en dôme; des mucocytes encastrés entre les cellules épidermiques banales n'existent qu'à la base de l'appendice.

L'épiderme repose sur une membrane basale dont l'épaisseur est variable suivant les régions; il n'existe pas de parallélisme absolu entre la hauteur des cellules épidermiques et le développement de cette membrane basale, mais dans l'ensemble la plus grande épaisseur de cette dernière correspond aux régions où les cellules épidermiques sont prismatiques. Nettement cyanophile et douée d'une forte affinité pour tous les colorants des fibres collagènes, cette membrane basale, qui paraît homogène au microscope photonique, réagit intensément à l'APS, ne prend pas le bleu alcian et se montre dépourvue de métachromotropie (métachromasie) nette. La coloration au bleu de toluidine lui confère une teinte violette qui passe au bleu lorsque les coupes sont déshydratées par l'éthanol.

Dans l'ensemble, les caractères histologiques du tégument de *Firoloida desmaresti* sont donc assez particuliers et différencient nettement cette espèce non seulement des Prosobranches Taenioglosses en général, mais également des autres Hétéropodes, en particulier de *Pterotrachea*. En effet, les cellules épidermiques de *Firoloida* sont particulièrement plates, si bien que leur existence même peut échapper lors de l'examen sommaire des coupes à des grossissements faibles ou moyens; les mucocytes sont plus rares que chez *Pterotrachea*. Dans les régions où l'épiderme de *Firoloida* est composé de cellules prismatiques, l'aspect se rapproche davantage de celui que l'on connaît chez les autres Hétéropodes, sans que les mucocytes et les bourgeons sensoriels atteignent le développement que signale REUPSCH (1912) chez *Pterotrachea*. L'impression d'ensemble qui se dégage de la confrontation des caractères histologiques du tégument des deux genres de *Pterotracheidae* est donc celle d'une nette réduction chez *Firoloida*.

III. — TISSU DE SOUTIEN

Les publications qui m'ont été accessibles ne comportent aucune donnée histologique concernant le tissu de soutien de *Firoloida*; la plupart des données bibliographiques concernant ce tissu des Hétéropodes ont trait à *Pterotrachea* et à *Carinaria*.

L'ancien mémoire de PANETH (1885) et la monographie plus récente de REUPSCH (1912) comportent des précisions sur la substance fondamentale et les cellules conjonctives de *Pterotrachea*; ces auteurs décrivent la « gelée » qui représente le tissu de soutien sous-tégumentaire et les diverses catégories de cellules qui s'y trouvent englobées. Plusieurs

mémoires de SCHAFFER (voir 1930 pour l'énumération des travaux antérieurs de cet auteur) apportent des données sur la structure de certaines zones plus rigides du corps chez *Pterotrachea* et chez *Carinaria*.

La disposition de la *substance fondamentale* du tissu de soutien de *Firoloida desmaresti* correspond, dans l'ensemble, à celle qui a été minutieusement décrite par REUPSCH chez *Pterotrachea*. La membrane basale sur laquelle repose l'épiderme est doublée intérieurement d'une couche de substance fondamentale, plus ou moins importante suivant les régions du corps, couche qui sépare le tégument de la musculature. Une deuxième couche de substance fondamentale tapisse intérieurement la musculature sous-tégumentaire, la limite interne de la couche sous-musculaire de tissu de soutien étant marquée simplement par une condensation de la masse gélatiforme. Cette couche sous-musculaire de substance fondamentale n'existe pas à la partie antérieure du corps; elle apparaît à une certaine distance de l'orifice buccal et augmente progressivement d'épaisseur. C'est elle qui forme l'axe de la nageoire; au niveau du *nucleus*, elle se confond avec la couche sous-tégumentaire, puisque la musculature qui sépare les deux couches de substance fondamentale s'arrête dans cette zone. Seule la partie basale du filament caudal comporte une couche sous-tégumentaire de substance fondamentale.

Du point de vue histologique, il y a lieu de souligner les différences d'aspect de la substance fondamentale suivant la fixation des pièces. Les mélanges à base d'alcool, ceux qui contiennent de l'acide acétique confèrent, en effet, à la substance fondamentale la structure réticulée bien décrite par REUPSCH chez *Pterotrachea* et considérée par cet auteur comme n'étant pas un artéfact; mais la substance fondamentale du tissu de soutien de *Firoloida desmaresti* est, à l'échelle du microscope photonique, homogène après fixation par les mélanges à base de bichromate de potassium et de tétr oxyde d'osmium.

Les affinités tinctoriales de la substance fondamentale correspondent, dans l'ensemble, à la description donnée par REUPSCH à propos de *Pterotrachea*. Pratiquement dépourvue d'affinité pour les colorants du groupe de l'éosine, cette « gelée » est faiblement cyanophile dans les conditions techniques des trichromes usuels, si bien que les méthodes topographiques n'en assurent pas une bonne mise en évidence.

L'étude histochimique donne des résultats nets et univoques. Faiblement APS-positive, métachromotrope et colorable par le bleu alcian, douée d'une forte affinité pour le mucicarmin de Mayer, la substance fondamentale du tissu de soutien de *Firoloida desmaresti* est, de toute évidence, très riche en mucopolysaccharides acides. Les mêmes données histochimiques sont valables pour la substance fondamentale de *Pterotrachea* et de *Carinaria*, ainsi que pour la

pseudoconque des Ptéropodes Pseudothécosomes (voir à ce sujet GABE, 1962). La teneur en protides de la substance fondamentale semble être assez faible, puisque la réaction à l'alloxane-Schiff ainsi que la tétrazoréaction de Danielli ne lui confèrent qu'une teinte pâle et diffuse.

Les *cellules conjonctives*, englobées dans la substance fondamentale dont les caractères morphologiques et histochimiques viennent d'être définis peuvent être rattachées aux types cellulaires individualisés par REUPSCH dans le tissu de soutien de *Pterotrachea*; leur moindre abondance et les quelques différences cytologiques entre les cellules conjonctives des deux genres sont probablement à mettre en parallèle avec le développement plus faible du tissu de soutien de *Firoloida*.

Une première catégorie de cellules conjonctives est identique à des éléments décrits par REUPSCH sous le nom de *cellules rondes*. Il s'agit, en effet, d'éléments arrondis ou ovalaires sur coupes, à noyaux excentriques, régulièrement arrondis ou réniformes, assez riches en chromatine, dont les nucléoles ne sont pas très nets après mise en œuvre des méthodes dites générales, mais faciles à identifier sur préparations colorées par le vert de méthyle-pyronine. D'après REUPSCH, ces cellules seraient pourvues, chez *Pterotrachea*, de nombreuses « vacuoles » intracytoplasmiques, ne correspondant pas à des lipides. Chez *Firoloida*, ces « vacuoles » sont beaucoup plus rares et l'examen histologique montre des zones cytoplasmiques assez étendues, faiblement acidophiles, entourant quelques « vacuoles » rondes, aux bords très nets ou une volumineuse vacuole souvent logée dans la concavité du noyau réniforme. Ces vacuoles ne correspondent ni à des lipides osmiophiles, ni à des mucopolysaccharides acides; leur signification reste à élucider.

Une autre catégorie cellulaire, décrite par REUPSCH sous le nom de *cellules à prolongements épais et mousses*, existe également chez *Firoloida*. Les caractères nucléaires de ces éléments correspondent à ceux des cellules rondes et les affinités tinctoriales des cytoplasmes sont identiques dans les deux cas. Mais le contour cellulaire est irrégulier et présente, comme chez *Pterotrachea*, des prolongements assez courts et épais, digitiformes. Aucun caractère histochimique ne différencie les deux types cellulaires et il y a lieu de se demander dans quelle mesure il ne s'agit pas de deux aspects différents d'une même catégorie de cellules conjonctives.

Ces éléments sont surtout abondants dans la substance fondamentale qui forme l'axe de la nageoire; il paraît difficile de souscrire à l'interprétation de REUPSCH qui individualise, dans la nageoire de *Pterotrachea*, une catégorie cellulaire particulière différente du deuxième des types cellulaires décrits ci-dessus par le caractère plus effilé des prolongements. En réalité l'examen

histologique incite à réunir les trois formes en une seule catégorie; la mobilité de ces éléments paraît très probable et ceci expliquerait de façon satisfaisante les différences de forme qui viennent d'être mentionnées.

Les *cellules étoilées* si particulières, décrites dans la nageoire de *Pterotrachea* par PANETH (1885), EDINGER (1887), REUPSCH (1912) et interprétées par les deux premiers auteurs comme étant des neurones, par le dernier comme étant des cellules conjonctives sont moins nombreuses et moins nettes chez *Firoloida*. L'examen des préparations montre, toutefois, au sein de la substance fondamentale, des cellules pyramidales ou franchement étoilées, pourvues de prolongements longs et fins qui arrivent au contact de ceux des cellules voisines. Moins grandes que chez *Pterotrachea* (environ 15 μ de grand diamètre contre 25), ces cellules ne sont pourvues d'aucun des caractères histologiques du neurone et leurs particularités morphologiques chez *Firoloida* corroborent entièrement l'interprétation proposée par REUPSCH. En effet, les noyaux, généralement sphériques et centraux, sont denses, les cytoplasmes se montrent à peu près entièrement dépourvus d'acide ribonucléique histochimiquement décelable, la morphologie des prolongements n'évoque nullement celle de dendrites ou d'axones, alors qu'elle se rapproche singulièrement de l'aspect des histiocytes rameux.

Encore plus pauvrement représentées chez *Firoloida* sont les cellules *chordoïdes* décrites par REUPSCH ainsi que par SCHAFFER dans les saillies tégumentaires de *Carinaria* et de *Pterotrachea*. Il y a lieu de mettre en parallèle leur rareté et l'absence des saillies « en pustule » du tégument de *Carinaria* ou des crêtes latérales du corps de *Pterotrachea*. Seule la partie périphérique de la nageoire, caractérisée par la rareté des fibres musculaires, contient quelques cellules « vésiculeuses ». Il s'agit d'éléments de grande taille (30 μ de diamètre en moyenne), ovoïdes, à noyaux centraux et relativement clairs, pourvus de nucléoles petits, mais nets. La majeure partie du cytoplasme de ces cellules est « chromophile » après mise en œuvre des méthodes topographiques et seul le cytoplasme périphérique prend assez fortement les colorants acides. Pourvues des caractères morphologiques de la cellule chordoïde au sens de SCHAFFER (1930), ces éléments contiennent une petite quantité de glycogène; la recherche des mucopolysaccharides acides reste négative et elles ne sont pas le siège d'une accumulation particulière de protides. Le caractère chordoïde des cellules en question est encore souligné par l'absence de toute différenciation de la substance fondamentale dans la région où elles se trouvent. En effet, la substance fondamentale garde les mêmes caractères morphologiques et histochimiques qu'en dehors de la zone où se trouvent les cellules vésiculeuses, d'où l'impossibilité d'assimiler la région en question au tissu chondoïde de *Carinaria* ou de *Pterotrachea*.

Comme dans le cas du tégument, la comparaison du tissu de soutien des deux genres de *Pterotracheidae* fait donc apparaître une tendance très nette à la simplification chez *Firoloida*. La couche sous-musculaire de substance fondamentale est beaucoup moins développée que chez *Pterotrachea*; malgré des caractères communs, les catégories cellulaires du tissu conjonctif paraissent moins diversifiées chez *Firoloida*. L'absence de certains types cellulaires bien représentés chez *Pterotrachea* est à rattacher à des différences de la morphologie externe du corps.

Les données obtenues à l'occasion de ce travail ne permettent malheureusement pas de discuter l'intervention éventuelle des cellules conjonctives dans l'élaboration de la substance fondamentale. Il y a lieu de rappeler qu'une intervention de ce type est largement démontrée dans le cas de la plupart des tissus de soutien des Vertébrés et qu'elle paraît probable dans celui qui nous retient ici. Mais aucun des caractères histochimiques des cellules conjonctives de *Firoloida* ne représente un indice en faveur de l'élaboration intracellulaire des constituants de la substance fondamentale ou de leurs précurseurs, si bien que la solution du problème évoqué ici est réservée aux travaux futurs.

IV. — APPAREIL DIGESTIF

La plupart des travaux d'orientation faunistique consacrés à *Firoloida desmaresti* comportent des indications sommaires quant à l'anatomie de certains segments de l'appareil digestif. La morphologie des dents radulaires a été décrite à plusieurs reprises, la forme des dents, le nombre et l'emplacement des denticules étant pris en considération par les auteurs qui discutent du problème épineux que représente la subdivison en espèces du genre *Firoloida* (voir TESCH, 1949; VANNUCCI, 1951 pour l'énumération des travaux antérieurs à cette date). Le mémoire de BUCHMANN (1924) apporte une étude anatomique détaillée du bulbe buccal et de sa musculature.

Mais les techniques histologiques modernes n'ont jamais été appliquées à l'étude de l'appareil digestif de *Firoloida* et même l'anatomie microscopique de ses segments autres que le bulbe buccal est très mal connue.

L'appareil digestif de *Firoloida desmaresti* comporte d'une part le tube digestif à proprement parler, d'autre part les glandes salivaires et la glande digestive (hépatopancréas des anciens auteurs). La subdivision en segments du tube digestif qui est adoptée ici correspond, à quelques retouches près, à celle qui est admise chez *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912; GABE, 1952); elle conduit à distinguer :

— le pharynx ou bulbe buccal, qui communique avec le milieu

ambiant par l'intermédiaire de l'orifice buccal et dont l'anatomie est bien connue (BUCHMANN, 1924);

— l'œsophage qui fait suite à la partie dorsale et aborale du bulbe buccal;

— le jabot (estomac des auteurs classiques), situé au centre du tube que forme la partie moyenne du corps de l'animal et dépassant largement la nageoire dans le sens oral comme dans le sens aboral;

— un renflement piriforme de petite taille, situé au contact du *nucleus*; non mentionné par les auteurs classiques, ce segment du tube digestif est doué de caractères anatomiques qui doivent lui valoir le nom d'estomac;

— l'intestin à proprement parler, appliqué contre le *nucleus* et composé de trois segments qui diffèrent les uns des autres par la composition cellulaire de l'épithélium intestinal.

Les glandes salivaires, paires et symétriques, communiquent avec le compartiment dorsal du bulbe buccal par deux orifices situés de part et d'autre de l'orifice œsophagien.

La glande digestive, qui occupe la partie orale du *nucleus*, communique avec le tube digestif par deux orifices d'abouchement, situés sur la paroi aborale du segment désigné sous le nom d'estomac; cette dualité des canaux excréteurs représente le seul vestige de la lobulation originelle de la glande digestive des Gastéropodes.

Les caractères anatomiques et les particularités histologiques des différents segments du tube digestif et des glandes qui lui sont annexées sont envisagés ci-dessous.

A. Bulbe buccal

Comme chez *Pterotrachea*, le bulbe buccal de *Firoloida* est situé à l'extrémité antérieure du mufle, communiquant largement avec le milieu extérieur par l'intermédiaire de l'orifice buccal, circulaire et béant chez tous les individus que j'ai pu examiner. Sa forme générale est grossièrement cylindrique, avec deux saillies latérales qui correspondent aux cartilages radulaires, engainés d'une puissante musculature. La face aborale porte, du côté ventral, une saillie médiane qui représente l'extrémité de la gaine radulaire. Le versant dorsal de cette face se prolonge par l'œsophage et reçoit les glandes salivaires.

La lumière du bulbe buccal est occupée, en majeure partie, par l'odontophore comportant la radula et son appareil de soutien; cet ensemble permet de définir, dans la cavité pharyngienne, un secteur dorsal qui se continue par l'œsophage et où débouchent les glandes salivaires, ainsi qu'un secteur ventral, fermé en cul-de-sac (fig. 14).

La radula de *Firoloida*, étudiée à plusieurs reprises, répond à la formule 2-1-R-1-2, caractéristique des Prosobranches Taenioglosses au

sens des anciens systématiciens; le nombre des rangées dentaires serait, d'après VANNUCCI (1951), de 16 à 20 chez *Firoloida desmaresti*, de 22 à 28 chez *F. lesueuri*, de 26 chez *F. ligurica*; la discussion de ces données ne serait pas à sa place ici, d'autant que d'autres auteurs, en particulier TESCH (1949) estiment que le genre *Firoloida* ne comporte qu'une seule espèce valide, à savoir *F. desmaresti*. Chaque rangée dentaire porte, latéralement par rapport aux dents marginales, un « bâtonnet chitineux », pair et symétrique, dont la signification morphologique reste à préciser, non seulement dans le cas de *Firoloida*, mais dans celui des Hétéropodes en général. En effet, les anciens auteurs (RÖSSLER, 1885; REUPSCH, 1912) considéraient cette structure comme faisant partie intégrante de la radula, alors que BUCHMANN (1924) en fait un épaissement localisé du revêtement cuticulaire de la face ventrale du bulbe buccal, n'ayant aucune communauté d'origine avec la radula. Ce « bâtonnet chitineux » est évidemment moins développé chez *Firoloida* que chez les espèces de grande taille.

L'appareil de soutien de la radula comporte, à côté d'une musculature très développée, dont la structure et le fonctionnement sont minutieusement décrits par BUCHMANN, deux cartilages radulaires dont la structure est envisagée ci-dessous. Du point de vue anatomique, il s'agit de plaques presque verticales dans leur portion ventrale, inclinées latéralement dans leur portion dorsale, d'où la forme en V de l'espace ainsi délimité, où se loge la gaine radulaire. C'est sur ces pièces de soutien que prennent insertion les muscles radulaires; la saillie de la face latérale des cartilages radulaires, correspondant à ces insertions, est beaucoup moins marquée chez *Firoloida* que chez *Pterotrachea*.

La face dorsale de la paroi du bulbe buccal comporte, comme chez *Pterotrachea*, des plaques de soutien, paires et symétriques, décrites par BUCHMANN (1924); ces formations, dont la structure correspond exactement à celle des cartilages radulaires, sont beaucoup plus petites que ces derniers; des muscles s'y attachent. Il y a lieu de rappeler, avec BUCHMANN, que deux seulement des trois familles d'Hétéropodes, à savoir les *Pterotracheidae* et les *Carinoridae*, possèdent ces formations, qui font défaut chez les *Atlantidae*.

Des dents palatines, comparables à celles de *Pterotrachea*, existent chez *Firoloida* au voisinage de l'orifice buccal.

Du point de vue histologique, la musculature du bulbe buccal ne présente aucune particularité par rapport au tissu musculaire des Gastéropodes Prosobranches en général; il n'y a donc pas lieu de s'y appesantir ici.

L'épithélium pharyngien qui rejoint l'épiderme au niveau de la « lèvre » circulaire représentant l'orifice buccal est dans l'ensemble beaucoup moins diversifié chez *Firoloida* que chez *Pterotrachea*. Le passage de l'épiderme particulier qui revêt l'extrémité

antérieure du muffle vers l'épithélium pharyngien est progressif, comme chez *Pterotrachea mutica*; on ne retrouve pas l'accumulation importante de mucocytes qui caractérise cette région chez *Pterotrachea coronata* et chez *Carinaria lamarcki* (GABE, 1952). Les rares mucocytes éparpillés entre les cellules banales de l'épithélium pharyngien de *Firoloida* sont doués des mêmes caractères morphologiques que ceux des autres régions du pharynx.

La cavité pharyngienne à proprement parler est tapissée d'un épithélium cubique ou prismatique, la hauteur moyenne des cellules variant, suivant les régions, de 8 à 14 μ . Ce n'est qu'au sommet des plis que dessine la paroi pharyngienne que l'on rencontre des éléments prismatiques dont la hauteur approche de 20 μ , mais dont les dimensions restent toujours inférieures à celles des éléments correspondants de l'épithélium pharyngien de *Pterotrachea*. Les particularités cytologiques et histochimiques permettent de distinguer, au sein de l'épithélium pharyngien, deux types cellulaires.

Les cellules épithéliales banales, dont les caractères histologiques sont les mêmes, quelle que soit leur hauteur, sont pourvues de noyaux aux contours réguliers, sphériques ou ovoïdes suivant les dimensions du corps cellulaire et situés en général au centre des cellules. Assez pauvres en chromatine, d'où leur aspect clair, ces noyaux contiennent des nucléoles petits, sphériques et homogènes. Les cytoplasmes, dont la structure est homogène ou très finement grenue, ne contiennent pas de glucides décelables par les méthodes mises en œuvre en vue de ce travail; ils sont assez riches en ribonucléines, donnent faiblement et de façon diffuse les réactions des amino-acides aromatiques et celles des protides sulfhydrylés. On n'y rencontre pas de lipides osmiophiles et l'absence de « vacuoles » sur préparations traitées par les méthodes dites générales rend improbable la présence d'autres lipides figurés. Les chondriomes sont représentés, dans ces cellules, par de rares chondriocentes assez trapus, ainsi que par des mitochondries, l'ensemble du chondriome ne montrant aucune orientation au sein de la cellule. Le pôle apical porte une formation cuticulaire dont l'épaisseur est très variable suivant les régions; particulièrement importante sur les flancs de la radula, cette cuticule pourrait effectivement correspondre au « bâtonnet chitineux » mentionné ci-dessus et l'examen des préparations incite à admettre l'interprétation de BUCHMANN, qui nie toute communauté d'origine des bâtonnets et de la radula proprement dite. De toute manière, la formation cuticulaire donne nettement la réaction à l'APS, se montre dépourvue de mucopolysaccharides acides, contient des amino-acides aromatiques et des protides sulfhydrylés, cet ensemble de données histochimiques rendant très vraisemblable la présence de glycoprotéines.

La deuxième catégorie cellulaire est représentée par des éléments dont les dimensions correspondent à celles des cellules épithéliales banales qui les entourent, mais dont les caractères histologiques sont essentiellement différents. Il s'agit, en effet, de cellules à noyaux basaux, en forme de galette, très riches en chromatine et à nucléoles peu nets; la majeure partie du cytoplasme est occupée par une volumineuse flaque d'un produit doué de tous les caractères histochimiques des mucopolysaccharides acides, mais ayant conservé une certaine réactivité à l'égard de la méthode de l'APS. Ces éléments correspondent donc aux mucocytes décrits dans l'épithélium du bulbe buccal de *Pterotrachea* (KRASUCKI, 1911; REUPSCH, 1912; GABE, 1952); il y a toutefois lieu d'éviter l'emploi du terme « cellules caliciformes » utilisé par REUPSCH pour les désigner, puisque leurs caractères morphologiques généraux ne correspondent nullement à ceux de la cellule caliciforme classique, pourvue d'un pôle basal effilé et d'une partie apicale renflée en calice. Seuls les caractères histochimiques du produit de sécrétion incitent au rapprochement de ces mucocytes et des cellules caliciformes de l'intestin des Vertébrés.

Il y a lieu d'insister sur l'absence, dans l'épithélium du bulbe buccal de *Firoloida*, de la troisième catégorie cellulaire caractéristique de cet épithélium chez *Pterotrachea*, à savoir les cellules glandulaires à volumineux grains de sécrétion acidophiles (GABE, 1952). Les éléments isolés de ce type, assez fréquents entre les cellules épithéliales banales chez *Pterotrachea*, font toujours défaut chez *Firoloida*; même le cul-de-sac ventral du bulbe buccal, exclusivement tapissé de cellules glandulaires chez les deux espèces de *Pterotrachea* étudiées à cet égard en est entièrement dépourvu chez *Firoloida*. Cette importante différence dans la constitution cellulaire de l'épithélium du bulbe buccal est à rapprocher de particularités de structure des glandes salivaires, envisagées dans un paragraphe suivant.

Les caractères histologiques de la gaine radulaire correspondent à ceux qui ont été signalés chez *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912; GABE et PRENANT, 1950). La forme de cet organe est celle d'un V très ouvert à son extrémité orale, qui se referme progressivement dans le sens aboral. C'est dans la gouttière ainsi délimitée que se trouve logée la partie aborale de la radula, entourée d'un revêtement épithélial continu qui se réfléchit, à l'extrémité orale de la gaine, sur l'épithélium pharyngien. Il est classique (RÖSSLER, 1885) de distinguer, dans cet épithélium, trois régions (fig. 14 à 17).

Les *odontoblastes* occupent, comme chez tous les Gastéropodes Prosobranches, un emplacement terminal. Leurs caractères histologiques ne diffèrent pas de ceux qui ont été signalés chez les autres Prosobranches Monotocardes. Il s'agit de cellules dont la

hauteur dépasse 50 μ , très étroites et serrées les unes contre les autres. Pourvues de noyaux allongés dans le sens de la hauteur et assez pauvres en chromatine, ces cellules ont des cytoplasmes basaux homogènes, alors que les régions apicales contiennent des granulations acidophiles assez clairsemées. Du point de vue histo-chimique il y a lieu de signaler avant tout une nette réactivité à l'APS, les résultats de l'acétylation réversible attestant la nature glucidique des composés ainsi mis en évidence. Conformément aux données rapportées dans un travail précédent (GABE et PRENANT, 1958), la dent radulaire en cours de formation qui se trouve appliquée contre le coussinet d'odontoblastes est, elle aussi, APS-positif. Cette réactivité va de pair avec l'absence de glycogène histo-chimiquement décelable et de mucopolysaccharides acides; le résultat positif de la recherche des α -amino-acides, des amino-acides aromatiques et des protides sulfhydrilés dans les odontoblastes et dans la dent en cours d'élaboration incite à rapporter le résultat positif de la réaction à l'APS à la présence de glycoprotéines. Il y a lieu de signaler, en outre, que la recherche du calcium et du fer ionique reste négative aussi bien dans le coussinet d'odontoblastes que dans la dent appliquée contre celui-ci. La recherche des ribonucléines donne des résultats pratiquement négatifs dans le coussinet d'odontoblastes.

L'épithélium supérieur (*interne*) de la gaine radulaire est composé de cellules prismatiques dont la hauteur varie de façon régulière, de manière à dessiner des franges qui s'insinuent entre les dents récemment formées. Les caractères morphologiques généraux de ces éléments ne présentent rien de particulier par rapport à ceux des autres Prosobranches; la teneur en ribonucléines est nettement plus grande que dans le cas des odontoblastes; les réactions histo-chimiques des glucides et des amino-acides mentionnés ci-dessus donnent des résultats comparables à ceux qui ont été décrits à propos des odontoblastes; la teneur en protides sulfhydrilés paraît moindre que pour ces dernières cellules. La recherche histo-chimique du calcium reste négative dans les deux rangées dentaires qui suivent celle qui se trouve appliquée sur les odontoblastes, ainsi que dans les franges de l'épithélium supérieur qui leur correspondent. A partir de la troisième rangée en partant du fond de la gaine radulaire, la réaction de von Kossà et celle de Stoelzner donnent des résultats nettement positifs dans les dents elles-mêmes et confèrent aux cellules de l'épithélium supérieur situées en regard de cette première rangée dentaire minéralisée une teinte brunâtre diffuse; on ne rencontre pas d'inclusions calciques figurées et les méthodes de détection histo-chimique du calcium ne montrent pas les granulations acidophiles qui existent dans la partie apicale des cellules de l'épithélium supérieur. Il y a lieu d'ajouter à ceci que l'examen des spodogrammes confirme

les données qui viennent d'être énoncées en montrant un accroissement net de la teneur en matières minérales totales à partir de la troisième rangée dentaire.

Cette modification chimique des dents radulaires se traduit d'ailleurs par un changement de leurs affinités tinctoriales; de cyanophiles elles deviennent franchement érythrophiles à partir de la rangée où débute la minéralisation.

L'épithélium inférieur est constitué de cellules beaucoup moins hautes que celles des autres parties de la gaine radulaire; en effet, la plus grande dimension de ces éléments n'atteint pas 15 μ . Les noyaux sont sphériques, placés au centre des cellules, assez riches en chromatine. Les cytoplasmes apparaissent homogènes ou finement grenus sur préparations colorées par les méthodes topographiques; ils ne contiennent pas de glycogène, mais leur réactivité à l'APS est nette et les épreuves complémentaires incitent à admettre, comme dans le cas des odontoblastes et de l'épithélium supérieur, une certaine richesse en glycoprotéines. La recherche des protides sulfhydrilés donne des résultats nettement positifs aussi bien dans l'épithélium inférieur que dans le ruban radulaire, appliqué contre la surface apicale de ces cellules. Cyanophile après emploi des trichromes usuels, métachromatique et colorable par le bleu alcian, le ruban radulaire contient, à côté de ses constituants protidiques, des mucopolysaccharides acides.

PLANCHE III. — Appareil digestif

FIG. 14. — Bulbe buccal en coupe parasagittale. Bouin, Mann-Dominici, 100 diamètres. Remarquer le rebord dorsal de l'orifice buccal (angle supérieur droit du cliché), l'odontophore et la glande salivaire (en haut, partie moyenne de la figure).

FIG. 15 et 16. — Coupes transversales de la partie antérieure du corps. Bouin, trichrome de Ramon y Cajal, 100 diamètres. Remarquer la gaine radulaire, dont l'extrémité aborale est intéressée par la coupe représentée fig. 15, alors que la fig. 16 montre son ouverture en V, les dents étant déjà minéralisées. Les cartilages radulaires et la musculature du bulbe buccal entourent la gaine radulaire. Une section transversale de la glande salivaire apparaît fig. 15 (angle supérieur gauche du cliché).

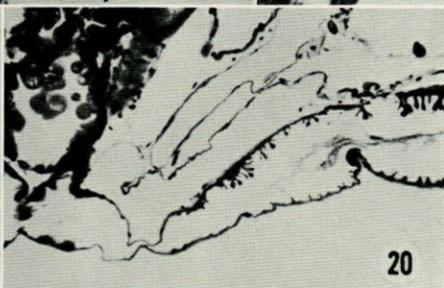
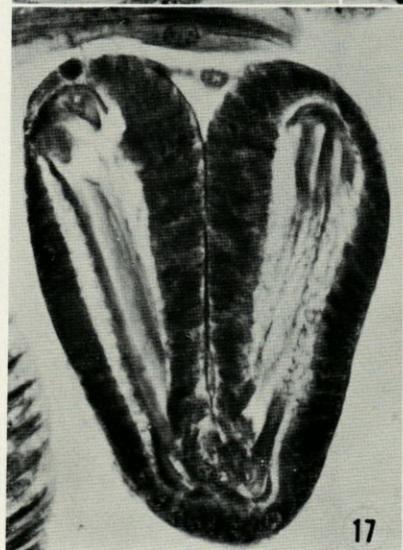
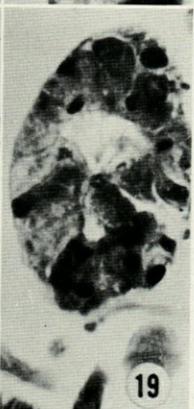
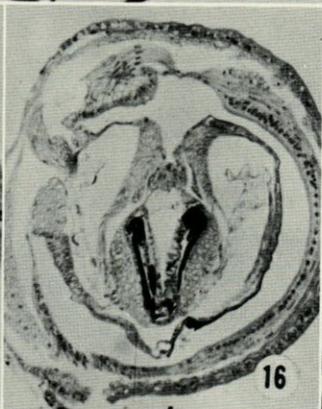
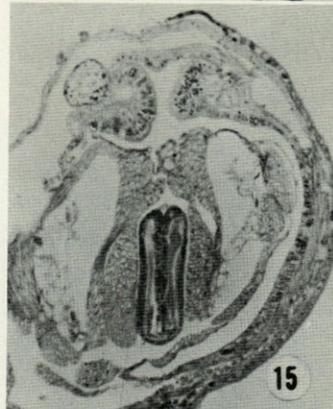
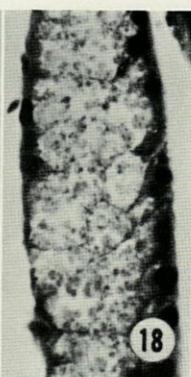
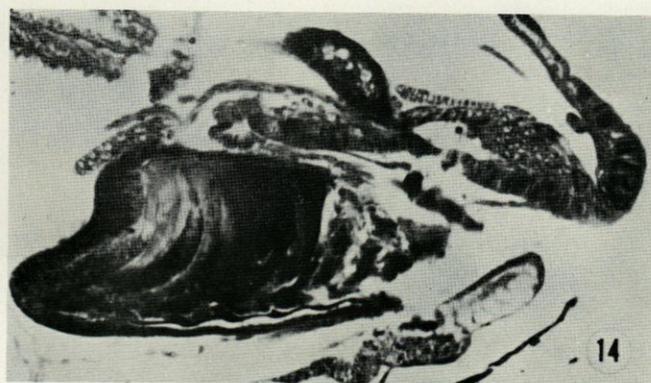
FIG. 17. — Coupe transversale de la gaine radulaire, intéressant une rangée dentaire incomplètement minéralisée. Bouin, Mann, Dominici, 375 diamètres. Remarquer les dents marginales, en crochet.

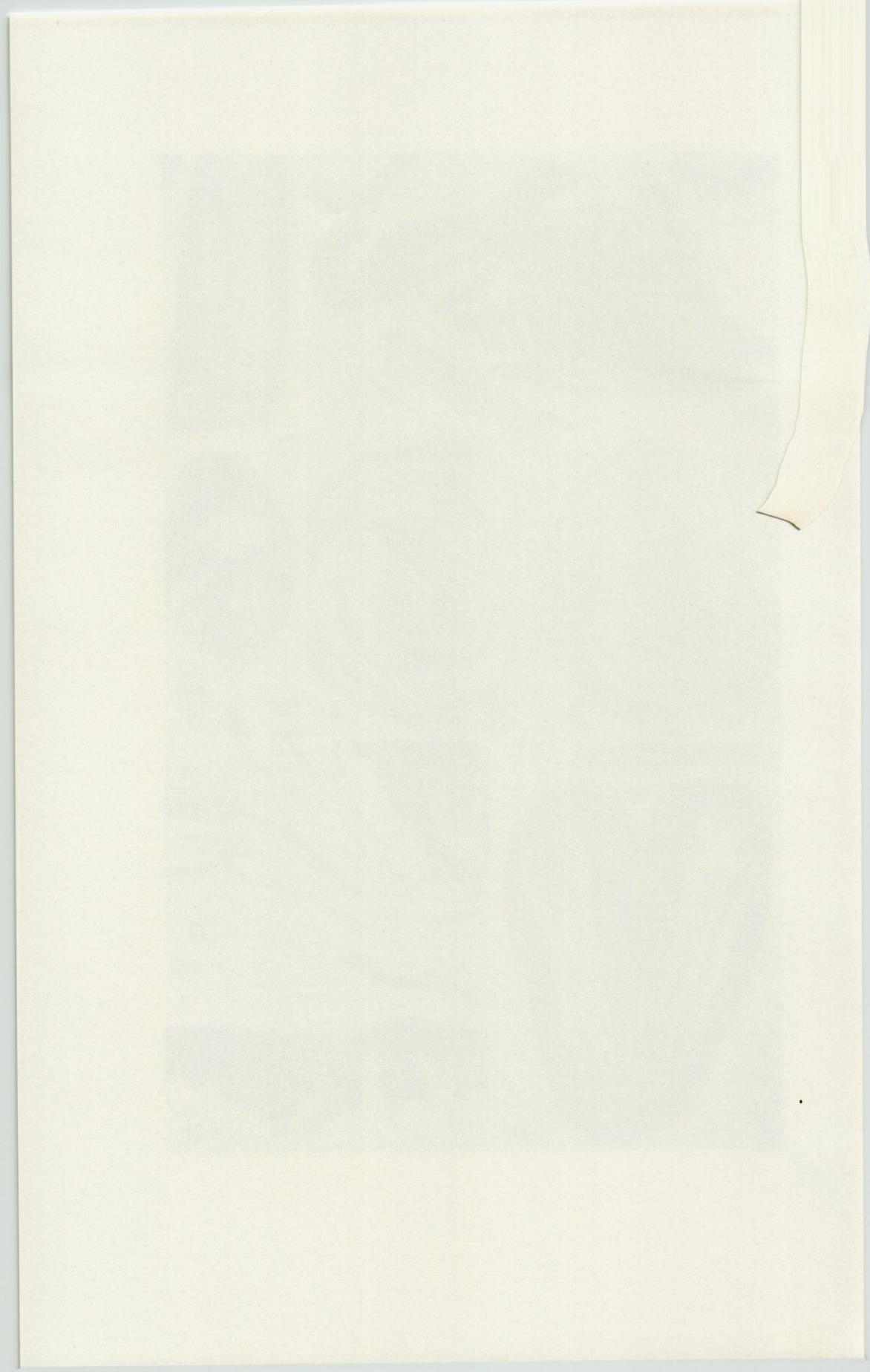
FIG. 18. — Coupe parasagittale d'une glande salivaire. Même technique et même grossissement que fig. 17. Remarquer l'abondance des granulations éosinophiles.

FIG. 19. — Coupe transversale de la partie distale d'une glande salivaire. Même technique et même grossissement que fig. 17 et 18. Remarquer les deux catégories cellulaires.

FIG. 20. — Coupe sagittale de la partie aborale du corps d'une femelle. Duboscq, trichrome en un temps, 75 diamètres. Remarquer les groupements de cellules en massue et l'étranglement qui marque la limite aborale du jabot.

FIG. 21. — Détail de la même préparation. 375 diamètres. Remarquer la position distale des noyaux dans les cellules en massue.





La *papille radulaire* forme l'extrémité aborale de la gaine; c'est à elle que correspond la saillie médiane que porte la face aborale du bulbe buccal. Ses caractères histologiques sont les mêmes que chez *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912; GABE, 1952). Une substance fondamentale dont les caractères histochimiques sont les mêmes que ceux de la « gelée » fondamentale formant le tissu de soutien du corps de l'animal englobe des cellules conjonctives très petites et écartées les unes des autres; ces éléments correspondent aux cellules rondes et à prolongements mous, décrites à propos du tissu de soutien. La structure fibrillaire de la masse fondamentale, signalée chez *Pterotrachea* (GABE et PRENANT, 1950; GABE, 1952) est beaucoup moins nette chez *Firoloida*.

Les *cartilages radulaires* sont composés, comme chez les autres Prosobranches Monotocardes, de cellules très volumineuses; la taille de ces éléments peut dépasser 100 μ . Chaque cellule occupe une « logette » délimitée par une substance intercellulaire qui dessine des cloisons plus ou moins régulières entre cellules voisines, si bien que l'ensemble du tissu évoque un parenchyme végétal. La substance intercellulaire, qui paraît homogène dans les conditions de la microscopie photonique, est douée d'une affinité nette pour les colorants des fibres collagènes des Vertébrés; elle prend la fuchsine acide du mélange de van Gieson, se montre cyanophile après mise en œuvre des trichromes usuels et l'azan de Heidenhain lui confère une teinte bleue intense. APS-positive, elle est, en outre, métachromotrope et colorable par le bleu alcian. Il s'agit donc d'une substance fondamentale riche en mucopolysaccharides acides.

Les cellules englobées par la substance fondamentale dont les caractères histologiques viennent d'être définis ont une tendance nette à se décoller de cette substance lors des manœuvres préparatoires à la confection des coupes à la paraffine. De ce fait, elles paraissent entourées de « logettes » dont la taille n'atteint pas celle des « champs péricellulaires » des chondrocytes des Vertébrés. Chaque cellule comporte une couche « ectoplasmique » assez dense, contenant un noyau aplati en galette ou globuleux, mesurant en moyenne 10 μ de diamètre et pourvu de grains de chromatine assez nombreux. La couche « ectoplasmique » contient, en outre, une petite quantité de ribonucléines, apparaissant en grains ou en mottes après fixation par les liquides à base d'acide acétique, alors que la pyroninophilie des cytoplasmes est homogène après fixation au moyen du liquide de Helly. La réaction à l'APS est faiblement positive, ce résultat n'étant pas modifié par un prétraitement des coupes à la diastase du malt. La partie centrale de la cellule est représentée, après toutes les techniques mises en œuvre ici, par une énorme « vacuole », optiquement vide.

L'ensemble de ce tissu est entouré d'une gaine fibreuse assez

mince, douée de toutes les affinités tinctoriales et caractères histo-chimiques des fibres collagènes.

L'interprétation de ce tissu, bien décrit par les auteurs classiques chez *Pterotrachea* et chez *Carinaria*, a donné lieu à des discussions. D'après REUPSCH (1912) il s'agirait de tissu chordoïde au sens de SCHAFFER, la rigidité de la pièce de soutien étant due avant tout à la turgescence de chacune de ses cellules constitutives. SCHAFFER lui-même (1913, 1930) redresse cette erreur d'interprétation, en faisant remarquer la présence, dans tous les coussinets de soutien de la radula des Gastéropodes Prosobranches, d'une substance intercellulaire; il s'agirait donc de tissu chondroïde et non de tissu chordoïde.

En réalité, les recherches plus récentes ont abouti à l'effacement progressif de la limite entre le tissu chondroïde d'une part, le cartilage d'autre part. Il n'existe, à l'heure actuelle, aucun argument d'ordre cytologique ou histo-chimique pouvant justifier la distinction entre ces deux tissus (voir GABE, 1962; PERSON et PHILPOTT, 1963 pour la bibliographie); même les différences quantitatives liées au faible développement de la substance intercellulaire du tissu chondroïde ne sauraient être retenues, puisque cette substance n'est pas plus abondante dans le cartilage à stroma capsulaire (cartilage cellulaire) des Vertébrés, dont la nature cartilagineuse n'a jamais été discutée. Inspirée, en dernière analyse, du désir de faire du cartilage l'apanage des Vertébrés, l'érection en catégorie autonome du tissu chondroïde n'est plus justifiée à l'heure actuelle; il en résulte que le terme « cartilage radulaire » utilisé par les auteurs du XIX^e siècle pour désigner le coussinet de soutien de la radula des Gastéropodes Prosobranches est justifié même à l'échelle histologique.

Les plaques de soutien de la paroi dorsale du pharynx, signalées ci-dessus, sont pourvues de tous les caractères histologiques du cartilage radulaire et les données qui viennent d'être exposées sont également valables pour ces formations.

B. Glandes salivaires

Paires et symétriques, les glandes salivaires de *Firoloida desmaresti* sont deux tubes rattachés aux parties latérales de la face dorsale du pharynx. Il y a lieu de rappeler d'emblée que leur brièveté par rapport à celles des autres Hétéropodes n'a pas échappé à l'attention des auteurs classiques; elle est mentionnée dans la plupart des travaux d'orientation faunistique et VANNUCCI (1951) insiste sur l'aspect massif de ces organes.

L'étude histologique conduit à distinguer, comme chez *Pterotrachea*, un segment distal, qui traverse la paroi, pharyngienne et

prend fin au niveau où l'épithélium de la glande salivaire se continue avec celui du bulbe buccal, ainsi qu'un segment libre. Ces deux segments sont pourvus de caractères histologiques très différents (fig. 18 et 19).

Le segment distal, intramural, est un tube de calibre réduit, tapissé par un épithélium plat, la hauteur des cellules n'atteignant généralement pas 10 μ . Une membrane basale très fine l'entoure extérieurement et se continue avec celle de l'épithélium pharyngien. Les cellules épithéliales sont pourvues de noyaux régulièrement arrondis, assez riches en chromatine, d'où leur aspect dense; les nucléoles sont difficiles à identifier sur préparations traitées par les méthodes topographiques; les techniques de mise en évidence élective des ribonucléines montrent qu'ils sont petits et homogènes. Les cytoplasmes sont très faiblement acidophiles et ne contiennent pas de produit de sécrétion décelable par les méthodes utilisées en vue de ce travail.

Le segment libre, cylindrique, est entouré d'une membrane basale assez épaisse, homogène, douée d'affinité pour tous les colorants du tissu collagène des Vertébrés. Sur cette membrane basale nettement APS-positif repose un épithélium fait de cellules hautes, prismatiques ou coniques, dont le grand diamètre atteint ou dépasse 40 μ . Les noyaux, régulièrement arrondis sur coupes, mesurent 6 à 8 μ de diamètre et occupent pour ainsi dire toujours un emplacement basal. La chromatine y est disposée en mottes nombreuses et denses, d'où l'aspect sombre de ces noyaux sur préparations colorées par les méthodes topographiques; chaque noyau contient un nucléole volumineux et sphérique, net même après emploi des trichromes banaux. La structure des cytoplasmes varie suivant les stades du cycle sécrétoire; le fonctionnement des cellules qui composent une glande salivaire donnée n'est pas absolument synchrone, si bien que l'exploration méthodique des préparations montre, chez un même animal, tous les stades du fonctionnement des cellules et permet de distinguer deux lignées.

Certaines cellules sont, en effet, caractérisées par une zone cytoplasmique basale, riche en ribonucléines et montrant la striation dans le sens de la hauteur qui caractérise un véritable ergastoplasme, ainsi que par une partie apicale dont la structure varie beaucoup en fonction de l'abondance du produit de sécrétion. Ce dernier se présente sous forme de granulations sphériques, égales entre elles et dépourvues de tendance à la coalescence, conservées par toutes les fixations utilisées dans ce travail; fortement acidophiles, ces granulations prennent, en outre, l'hématoxyline au fer. Faiblement APS-positives, elles ne contiennent pas de mucopolysaccharides acides, sont assez riches en amino-acides aromatiques et en protides sulfhydrylés. Lorsque leur abondance n'est pas

grande, la zone basophile remonte assez haut dans les cellules; elle est, au contraire, réduite à une mince bande dans les cellules qui sont remplies de grains acidophiles. On rencontre de place en place, une cellule de ce type dont le produit de sécrétion vient de subir l'extrusion et dont le cytoplasme supranucléaire présente un aspect « vidé » caractéristique.

D'autres cellules sont pourvues d'une zone cytoplasmique basophile beaucoup moins nette, la majeure partie du corps cellulaire étant occupée par des boules plus ou moins volumineuses, voire par une flaque unique d'un produit de sécrétion APS-positif, dépourvu de métachromotropie et d'affinité pour le bleu alcian, mais prenant, après les réactions des amino-acides utilisées ici, une teinte assez faible et diffuse. Cette deuxième catégorie cellulaire élabore donc un produit de sécrétion riche en mucopolysaccharides neutres ou en glycoprotéines au sens large du terme. Les modifications de structure des cellules en question au cours du cycle sécrétoire sont beaucoup moins nettes que celles de la catégorie cellulaire à grains de sécrétion acidophiles; l'exploration méthodique des préparations montre, néanmoins, des cellules ne contenant que quelques boules APS-positives et d'autres dont le cytoplasme en est littéralement rempli.

Comme chez *Pterotrachea*, les cellules des glandes salivaires de *Firoloida desmaresti* ne sont pas ciliées.

Il résulte de la description qui précède que les glandes salivaires de *Firoloida* diffèrent de celles de *Pterotrachea* par un caractère histologique très important, à savoir la présence de deux catégories cellulaires. On sait, en effet, que toutes les cellules de la glande salivaire de *Pterotrachea mutica* et de *Pterotrachea coronata* correspondent à un seul type morphologique (REUPSCH, 1912), le produit élaboré étant un composé « mucoïde », c'est-à-dire un mucopolysaccharide neutre ou une glycoprotéine (GABE, 1952).

Cette différence est à rapprocher de la constitution différente de l'épithélium du bulbe buccal dans les deux genres de *Pterotracheidae*. En effet, des cellules glandulaires, souvent très riches en granulations érythrophiles, sont très abondantes dans cet épithélium chez les deux espèces de *Pterotrachea* étudiées à cet égard (GABE, 1952) et leur accumulation dans le diverticule ventral du pharynx, fermé en cul-de-sac, transforme cette région en un véritable « champ glandulaire ». Des cellules correspondant à ce type morphologique font entièrement défaut dans l'épithélium du bulbe buccal de *Firoloida desmaresti*. Inversement, les glandes salivaires de *Pterotrachea* ne contiennent qu'une catégorie cellulaire, dont le produit de sécrétion est un composé mucoïde, alors que des cellules de ce type et des éléments à grains de sécrétion acidophiles forment l'épithélium de la glande salivaire de *Firoloida*.

C. Oesophage

Comme chez les autres représentants de la famille des *Pterotracheidae*, l'oesophage de *Firoloida desmaresti* est un conduit grossièrement cylindrique, qui fait suite au diverticule dorsal de l'oesophage et dont le calibre peut subir des variations considérables, liées au transit des proies ingérées par l'animal.

L'étude histologique fait apparaître des différences importantes par rapport à *Pterotrachea*, différences qui vont dans le sens d'une simplification.

On sait, en effet, que la paroi oesophagienne de *Pterotrachea* comporte (REUPSCH, 1912; GABE, 1952) un épithélium cylindro-cubique, soulevé en plis longitudinaux et composé de deux catégories cellulaires, une basale assez épaisse, une musculeuse à fibres internes longitudinales et à fibres externes circulaires, puis une enveloppe « gélatiniforme » identique à la substance fondamentale du tissu de soutien du corps.

Chez *Firoloida*, l'examen des coupes permet de retrouver les mêmes couches, mais certaines d'entre elles sont réduites à leur plus simple expression.

L'épithélium oesophagien est cubique, haut de moins de 10 μ ; ses cellules correspondent toutes au même type, les mucocytes si nets de l'oesophage de *Pterotrachea* — et des Gastéropodes Prosobranches en général — faisant entièrement défaut. L'ensemble du revêtement interne de l'oesophage est donc représenté par des cellules à noyaux centraux, arrondis ou ovalaires, contenant des mottes de chromatine relativement volumineuses, mais clairsemées, ainsi qu'un nucléole de petite taille. Les cytoplasmes de ces éléments sont homogènes ou finement grenus après fixation topographique; les méthodes mitochondriales y montrent un chondriome fait de rares chondriocontes courts et trapus, ainsi que de mitochondries, l'ensemble des chondriosomes ne présentant pas d'orientation nette au sein de la cellule. Du point de vue histochimique, il y a lieu de signaler l'absence de glycogène et de mucopolysaccharides en quantité supérieure au seuil de sensibilité des méthodes utilisées ici, la très faible teneur en ribonucléines, l'absence de fer et de calcium ionique ainsi que d'activité phosphomonoestérasique alcaline histochimiquement décelable. Le pôle apical des cellules porte un revêtement cuticulaire dont les caractères morphologiques et les particularités histochimiques correspondent exactement à la description donnée à propos de l'épithélium du bulbe buccal.

Cet épithélium est soulevé en nombreux plis longitudinaux; quatre d'entre eux, plus nets que les autres, sont pourvus d'un axe constitué avant tout par un pli de la membrane basale. Cette dernière, assez épaisse, est pourvue des caractères histochimiques

habituels, déjà mentionnés à plusieurs reprises. Les autres plis sont de hauteur moindre que les précédents et correspondent à des vallonnements peu importants de l'épithélium.

La tunique musculieuse interne, longitudinale, est discontinue et représentée par des fibres assez clairsemées, écartées les unes des autres. La musculieuse externe, circulaire, est continue, assez mince, son épaisseur ne dépassant guère deux à trois rangées de fibres.

Quant à l'enveloppe gélatiniforme, si nette chez *Pterotrachea*, elle fait entièrement défaut jusqu'à un plan transversal correspondant en gros à l'angle que dessine la partie antérieure du corps avec le reste; à partir de cette région, elle est facile à mettre en évidence par les méthodes de détection histochimique des mucopolysaccharides acides, mais son épaisseur reste toujours faible.

D. Jabot

Cette région du tube digestif correspond, suivant la nomenclature proposée à propos d'un travail sur l'appareil digestif de *Pterotrachea* (GABE, 1952) à l'« estomac » des anciens auteurs. Des raisons d'ordre anatomique, valables pour *Firoloida* comme pour *Pterotrachea*, imposent l'abandon de la nomenclature classique.

En effet, le segment en question ne représente qu'un renflement de l'œsophage; sa paroi épithéliale ne montre aucune des particularités histologiques habituelles de l'estomac des Gastéropodes Prosobranches; on n'y décèle aucun phénomène de sécrétion. Argument anatomique complémentaire, le prétendu estomac des auteurs classiques est dépourvu du moindre rapport avec les canaux excréteurs de la glande digestive, dont l'abouchement au véritable estomac des Gastéropodes est trop connu pour qu'il y ait lieu de le rappeler ici.

La limite entre l'œsophage et le jabot est facile à tracer lors de l'examen par transparence de l'animal entier; elle est indiquée par une augmentation brusque et importante du diamètre extérieur du tube digestif, située dans un plan nettement oral par rapport à la nageoire, à peu de distance des yeux et du ganglion cérébroïde. Un étranglement aussi net, situé dans un plan transversal aboral par rapport à la nageoire et assez proche du *nucleus* indique la limite postérieure du jabot.

Les caractères histologiques de ce segment du tube digestif sont très différents de ceux qui ont été décrits chez *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912; GABE, 1952). Dès l'exploration sommaire des coupes transversales, on est frappé par l'effacement des plis si nets de la paroi œsophagienne; même les quatre plis principaux mentionnés ci-dessus disparaissent à l'extrémité orale du jabot.

La paroi comporte les mêmes couches que celle de l'œsophage. L'enveloppe gélatiniforme externe est très mince, la musculuse circulaire externe continue, mais mince, la musculuse interne, longitudinale, discontinue comme dans l'œsophage. Une membrane basale assez mince la sépare de l'épithélium.

Les caractères histologiques de ce dernier correspondent, dans les trois quarts oraux du jabot, à ceux de l'épithélium œsophagien, à ceci près que tout plissement fait défaut. Il s'agit de cellules cubiques, à noyaux centraux, arrondis ou ovalaires; les cytoplasmes sont relativement pauvres en ribonucléines histochimiquement décelables, dépourvus de glycogène; on n'y rencontre aucun produit de sécrétion figuré et les caractères morphologiques du chondriome sont les mêmes que dans les cellules œsophagiennes; le revêtement cuticulaire apical est, lui aussi, comparable à celui de l'épithélium œsophagien.

C'est dans le quart aboral du jabot qu'apparaissent des structures épithéliales caractéristiques de ce segment du tube digestif. En effet, la paroi dorsale est le siège d'une augmentation d'épaisseur très nette, du fait que l'épithélium cubique dont les caractères histologiques viennent d'être énoncés se trouve parsemé de nids assez irréguliers de cellules dont la hauteur atteint 25 ou 30 μ . Ces éléments sont pourvus de noyaux centraux, assez clairs, à nucléoles volumineux, les cytoplasmes étant homogènes ou finement réticulés après mise en œuvre des techniques histologiques dites générales. Les colorations mitochondriales aboutissent à la mise en évidence d'un chondriome nettement plus abondant que celui des cellules œsophagiennes, constitué de chondriocotes trapus et courts, ainsi que de mitochondries. Ce chondriome n'est pas orienté. Aucun produit de sécrétion figuré ne peut être décelé, dans mes conditions techniques, au sein des cellules en question; il y a lieu de signaler que le pôle apical de ces éléments, revêtu d'une très mince bordure cuticulaire, a souvent l'aspect d'un dôme, faisant saillie dans la lumière.

Un autre type cellulaire, très particulier et n'existant pas chez *Pterotrachea*, apparaît dans le quart distal du jabot; plus fréquent dans le revêtement de la paroi dorsale, il existe également dans la paroi ventrale (fig. 20 et 21). Il s'agit de cellules dont la forme générale peut être comparée à celle d'une poire ou d'une massue, l'extrémité effilée étant tournée vers la membrane basale. C'est le renflement apical de ces cellules qui contient le noyau. Grossièrement sphérique, ce dernier est dense, riche en chromatine; le nucléole, très petit, n'apparaît nettement qu'après coloration par les méthodes de détection élective de l'acide ribonucléique. Le cytoplasme est homogène et ne contient aucun produit de sécrétion figuré. Les techniques mitochondriales font apparaître un chon-

driome comparable à celui des cellules prismatiques décrites ci-dessus, mais abondant surtout dans la partie apicale, renflée du corps cellulaire. Pauvres en ribonucléines, les cellules en question donnent faiblement la réaction à l'APS, ne contiennent pas de mucopolysaccharides acides et ne sont le siège d'aucune accumulation particulière de protides; la recherche des activités phospho-monoestérasiqes alcalines donne des résultats négatifs, de même que celle du calcium ionique et du fer figuré.

A l'étranglement visible, sur les montages *in toto*, à la limite aborale du jabot, correspond une bande de cellules tranchant nettement sur le reste du revêtement épithélial par une ciliature assez longue. La bordure cuticulaire apicale fait évidemment défaut dans ces éléments, dont tous les autres caractères correspondent à ceux des cellules prismatiques. Cette bande, assez peu étendue dans le sens de la longueur du corps, se soulève, dans le plan sagittal, pour former deux bourrelets étroits, dorsal et ventral, où les cellules sont beaucoup plus hautes et les cils particulièrement longs, sans que les autres caractères histologiques s'en trouvent modifiés.

E. Estomac

C'est la partie du tube digestif dont les caractères viennent d'être décrits et qui représente, de toute évidence, un jabot qui est considéré par les auteurs classiques comme représentant l'es-

PLANCHE IV. — Appareil digestif

FIG. 22. — Coupe parasagittale du *nucleus* d'un mâle. Bouin, Mann-Dominici, 100 diamètres. Remarquer de gauche à droite le testicule, la glande digestive et le rein; le pore excréteur, entamé tangentiellement, appareil dans l'angle supérieur droit de la figure. L'estomac et les orifices des deux canaux excréteurs de la glande digestive sont intéressés par la coupe (angle inférieur droit de la figure).

FIG. 23. — Détail de la même préparation. 375 diamètres. Remarquer l'éperon médian qui sépare les deux orifices d'aboutement des canaux de la glande digestive ainsi que la ciliature apicale des cellules épithéliales.

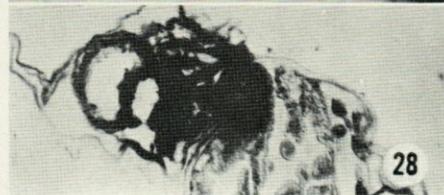
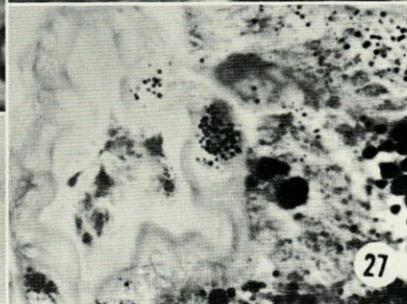
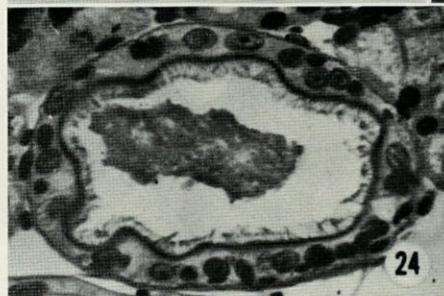
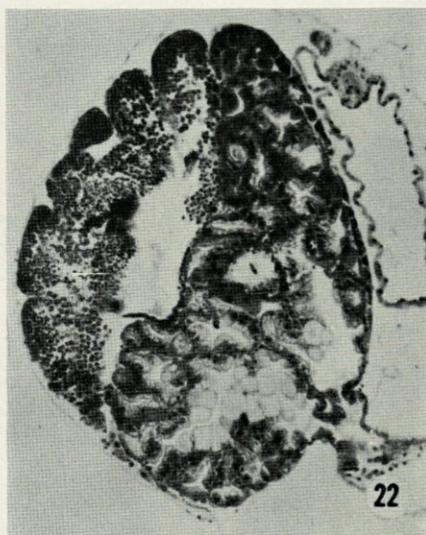
FIG. 24. — Troisième portion de l'intestin en coupe transversale. Bouin, Azan, 375 diamètres. Remarque la netteté des corpuscules ciliaires et de la ciliature.

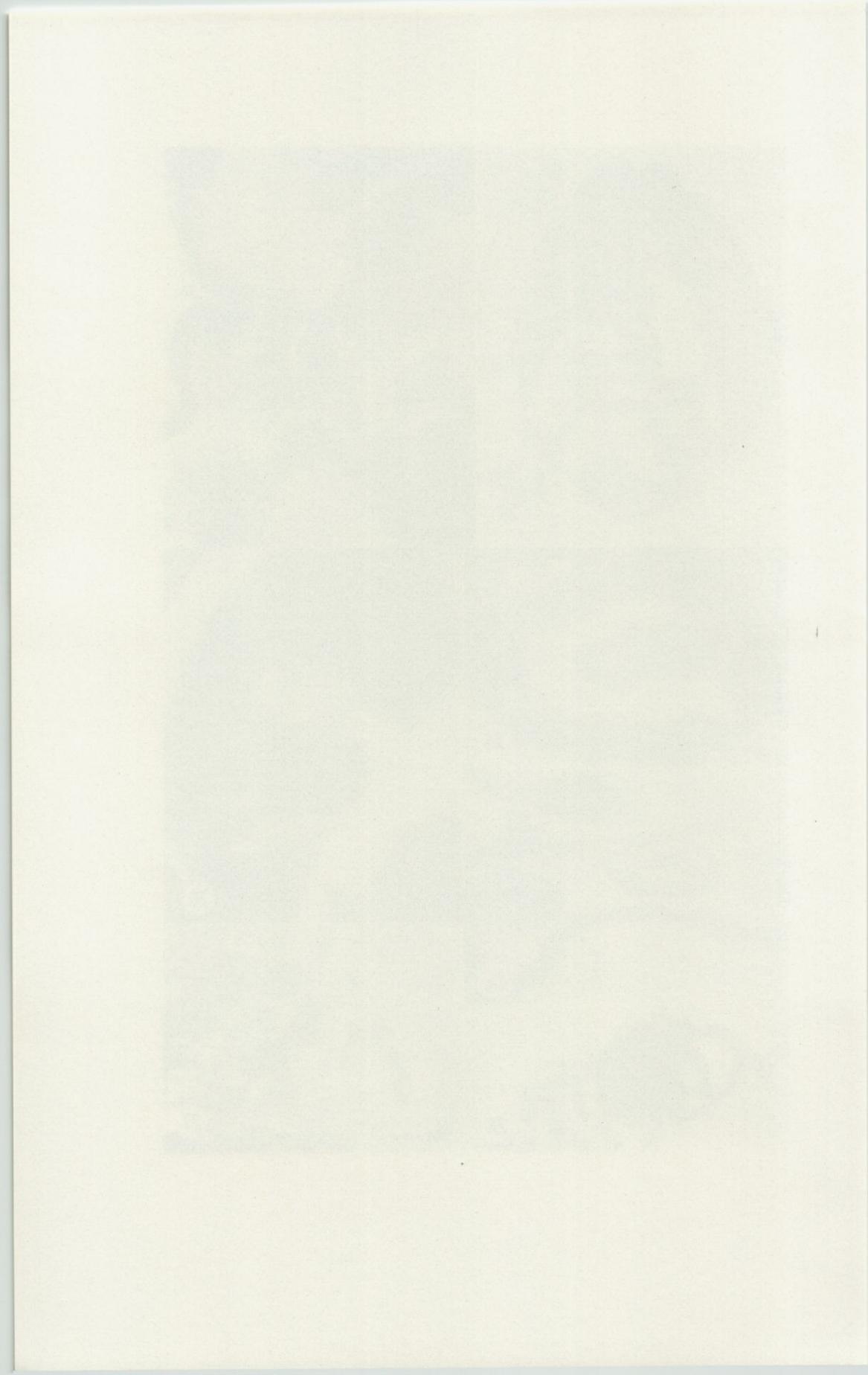
FIG. 25. — Détail de la préparation précédente; 1 500 diamètres.

FIG. 26. — Deuxième portion de l'intestin en coupe transversale. Helly, hétéoxyline au fer. Remarquer les chondriocontes basaux et apicaux, les corpuscules ciliaires et la ciliature.

FIG. 27. — Détail d'une coupe transversale du *nucleus*. Flemming, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer les inclusions lipidiques osmiophiles des cellules de la glande digestive (à droite) et les grains de sécrétion des cellules glandulaires de l'intestin (à gauche).

FIG. 28. — Coupe transversale du *nucleus* d'une femelle. Alcool, réaction de Gomori pour la mise en évidence des glycérophosphatases alcalines, 100 diamètres. Remarquer la réactivité intense de l'intestin et du rein.





tomac. Cette interprétation, contraire aux données de l'anatomie et de l'histologie, a pour conséquence une regrettable confusion dans la nomenclature des parties distales du tube digestif.

En effet, REUPSCH (1912) estime, contrairement à KRASUCKI (1911), que toute la partie du tube digestif aborale par rapport au renflement fusiforme qu'est le jabot (« estomac ») de *Pterotrachea* représente l'intestin. Le désir de conserver la nomenclature généralement admise m'a conduit à adopter dans mon travail de 1952, consacré à l'histologie de l'appareil digestif de *Pterotrachea*, les subdivisions proposées par REUPSCH. Ainsi s'est trouvée perpétuée une erreur d'anatomie dont la rectification s'impose. En effet, les seules connexions avec les canaux excréteurs de la glande digestive, qui débouchent, chez *Pterotrachea* comme chez *Firoloida*, dans un segment du tube digestif situé en amont du *nucleus* suffisent pour prouver qu'il s'agit là d'un organe homologue de l'estomac des autres Gastéropodes Prosobranches. Les deux premiers segments de l'intestin, tels qu'ils sont décrits par REUPSCH (1912) et par moi-même (1952) représentent donc l'estomac, le véritable intestin commençant à l'entrée du tube digestif dans le *nucleus*.

L'estomac de *Firoloida desmaresti* s'étend donc depuis l'étranglement qui marque la fin du jabot jusqu'au début de l'intestin, correspondant à un net changement d'orientation du tube digestif au sein de l'animal et à des modifications importantes de sa structure. Les caractères anatomiques et les particularités histologiques du revêtement épithélial imposent la subdivision en deux segments (fig. 20 à 23).

En effet, la forme générale de l'organe est celle d'une cornue dont l'extrémité effilée rejoint le jabot, la partie renflée étant appliquée contre le *nucleus* (fig. 20). La paroi comporte, dans les deux zones, une enveloppe gélatiniforme, une musculuse circulaire et une musculuse longitudinale comparables à celles du jabot. Les caractères histologiques de l'épithélium varient notablement suivant le segment envisagé.

Dans la partie grêle on trouve, comme dans le jabot, des cellules très plates, recouvertes d'une bordure cuticulaire, ainsi que d'assez nombreuses cellules en massue, dont les caractères histologiques correspondent exactement à la description donnée ci-dessus.

La morphologie de l'épithélium de la partie renflée varie suivant les régions. En effet, la partie orale du renflement appliqué contre le *nucleus* est tapissée de cellules cubiques, hautes de 10 μ en moyenne, pourvues de noyaux centraux, assez clairs du fait de la rareté relative des mottes de chromatine, les nucléoles étant peu nets. Les cytoplasmes de ces éléments ne contiennent que de rares chondriocotes assez courts, ainsi que des mitochondries, l'ensemble du chondriome n'étant pas orienté. Aucun produit de sécrétion figuré n'est décelable dans le cytoplasme de ces éléments, qui

sont faiblement APS-positifs, mais ne contiennent ni glycogène, ni mucopolysaccharides acides. Le pôle apical de ces cellules ne porte aucune différenciation particulière. Les cellules en massue, si nettes dans la partie aborale du jabot et dans le segment grêle de l'estomac, font complètement défaut dans la partie renflée.

L'aspect de l'épithélium stomacal change notablement dans la partie aborale du renflement, étirée en deux diverticules, dont le gauche se continue par l'intestin, alors que le droit, fermé en cul-de-sac reçoit les canaux excréteurs de la glande digestive. Les cellules épithéliales mesurent de 15 à 20 μ . de haut; elles reposent sur une membrane basale beaucoup plus épaisse que celle du segment oral, membrane basale dont les affinités tinctoriales et caractères histochimiques ne présentent rien de particulier. Les noyaux des cellules épithéliales sont centraux, sphériques ou ovoïdes, à chromatine disposée en mottes anguleuses, écartées les unes des autres. Les nucléoles, fortement basophiles, sphériques et homogènes sont visibles même sur préparations colorées par les trichromes usuels. La partie basale des cytoplasmes contient des chondriocontes assez trapus; des chondriocontes de même allure, mélangés à des mitochondries, existent dans la région supra-nucléaire. Une rangée de corpuscules ciliaires très faciles à déceler même après coloration topographique correspond à l'abondante ciliature que porte le pôle apical de chaque cellule. Du point de vue histochimique, il y a lieu de signaler l'absence de glycogène histochimiquement décelable, de lipides figurés et de toute accumulation de protides riches en amino-acides aromatiques. Les ribonucléines sont parcimonieusement représentées au pôle basal de ces cellules, la majeure partie des cytoplasmes en étant entièrement dépourvue. La recherche des activités phosphomonoestérasiqes alcalines, du calcium et du fer donne des résultats entièrement négatifs.

Il existe, en somme, des différences de structure non négligeables entre l'estomac de *Firoloida desmaresti* d'une part, celui des deux espèces de *Pterotrachea* étudiées de ce point de vue d'autre part. En effet, l'estomac de ces dernières, considéré dans les travaux cités au début de ce paragraphe comme étant la partie initiale de l'intestin, est tapissé d'un épithélium où coexistent des cellules ciliées, des mucocytes et des cellules chargées de pigment mélanique. La répartition des trois types cellulaires est telle qu'aucune subdivision en régions ne peut être fondée sur elle. Chez *Firoloida*, les mucocytes si caractéristiques de l'estomac de *Pterotrachea* font entièrement défaut; cette particularité appartient en commun à l'œsophage, au jabot et à l'estomac de *Firoloida* et représente une différence histologique importante de ces segments du tube digestif par rapport aux régions équivalentes de celui de *Pterotrachea*. Les cellules ciliées sont limitées, chez *Firoloida*, à la partie toute aborale de l'estomac, entourant les orifices d'abouchement des canaux

excréteurs de la glande digestive et à la zone de transition de l'estomac vers l'intestin. Quant aux cellules chargées de pigment mélanique, elles font défaut chez tous les exemplaires de *Firoloida* que j'ai pu examiner. La tendance à la simplification par rapport à *Pterotrachea*, déjà signalée à plusieurs reprises, est donc particulièrement nette dans le cas de l'estomac.

F. Intestin

Les publications qui m'ont été accessibles ne comportent que des indications très sommaires se rapportant à l'intestin de *Firoloida*. VANNUCCI (1951), qui passe en revue les travaux antérieurs à cette date, signale que le quart postérieur du tube digestif, délimité par rapport aux trois quarts antérieurs par une forte constriction, rejoint le *nucleus*, se coude à angle droit et se dirige dans le sens ventro-dorsal vers l'anus. Ce dernier occupe une position préterminale et postbranchiale.

Cette indifférence des auteurs qui ont étudié l'anatomie de *Firoloida* est d'autant plus difficile à comprendre que même l'examen *in toto* de l'animal simplement monté entre lame et lamelle fait apparaître une importante différence anatomique par rapport à *Pterotrachea*. Chez les espèces de ce genre qui ont été étudiées du point de vue histologique, l'intestin plonge véritablement dans le *nucleus*, s'y place entre la gonade, orale et la glande digestive, aborale, l'anus se trouvant au sommet de la masse viscérale; chez *Firoloida*, l'intestin ne fait partie intégrante du *nucleus* dans aucune partie de son trajet. Il est simplement appliqué contre la glande digestive, orale et déprimée en une gouttière où se loge ce segment du tube digestif, si bien que l'anus se trouve en position orale par rapport au sommet de la masse viscérale.

Parmi les rapports anatomiques de l'intestin, il y a lieu de signaler, à côté de la glande digestive, le rein, oral par rapport à lui et les ganglions viscéraux. L'anus est séparé de l'osphradium par les « branchies rudimentaires », mentionnées à propos du tégument.

Du point de vue histologique, l'intestin de *Firoloida desmaresti* peut être divisé, comme celui de *Pterotrachea coronata* et *mutica*, en trois régions.

La paroi intestinale comporte, quelle que soit la zone envisagée, une musculature assez mince, les couches externes étant circulaires, les couches internes, discontinues et longitudinales. Une membrane basale, douée des affinités tinctoriales et caractères histochimiques habituels, assez épaisse, sépare la musculature d'un épithélium dont la constitution cellulaire varie suivant les segments.

L'élément cellulaire fondamental, présent dans toutes les zones, est représenté par des cellules prismatiques, hautes de 15 à 20 μ ,

à noyaux centraux, sphériques ou ovoïdes (fig. 24 à 26). Dans la plupart des cas, les contours nucléaires sont parfaitement réguliers, mais il existe des noyaux dont la membrane présente des indentations peu profondes. La chromatine de ces noyaux est disposée en mottes peu nombreuses, mais assez volumineuses; même les colorations topographiques permettent d'identifier un volumineux nucléole, rond et homogène. Les cytoplasmes sont faiblement acidophiles après coloration topographique et présentent une structure homogène ou finement grenue. Les techniques mitochondriales mettent en évidence un chondriome très caractéristique, fait de chondriocontes basaux, assez courts et épais, de mitochondries et chondriocontes apicaux, tous ces chondriosomes étant nettement orientés dans le sens de la hauteur des cellules. La partie apicale des cytoplasmes est caractérisée avant tout par une rangée de corpuscules ciliaires très nets, serrés les uns contre les autres, d'où l'apparence d'une ligne continue marquant le pôle apical de ces cellules, lorsque les préparations sont explorées à un faible grossissement (fig. 24 à 26). La ciliature correspondant à ces corpuscules basaux est faite de cils longs, restant individualisés même après fixation topographique. Certains des caractères histochemiques de ces cellules sont identiques dans tous les segments intestinaux. C'est ainsi que la réaction à l'APS donne des résultats modérément positifs dans tous les cas, l'épreuve de la diastase du malt permettant d'affirmer que cette réactivité est due à la présence de glycogène et de glycoprotéines au sens large du terme. La recherche des mucopolysaccharides acides donne des résultats entièrement négatifs dans ces cellules, celles des α -amino-acides et des amino-acides aromatiques des résultats faiblement positifs. Il n'existe pas d'accumulation importante de ribonucléines et la recherche des protides sulfhydrilés ne montre pas de concentration notable de ces composés. La recherche des lipides osmiophiles donne des résultats entièrement négatifs; celle des activités phosphomonoestérasiqes alcalines fournit l'un des éléments de la subdivision en segments de l'intestin de *Firoloida desmaresti*.

Les autres éléments de cette subdivision sont représentés par l'absence ou la présence, à côté des cellules ciliées, de deux types cellulaires nettement définis.

En effet, le premier segment intestinal, faisant suite au diverticule gauche de la partie renflée de l'estomac tranche nettement sur les autres parties du tube digestif par la présence de mucocytes. Il s'agit là de cellules encadrées entre les éléments ciliés décrits ci-dessus, dont les dimensions correspondent à celles des autres cellules intestinales, mais dont les autres caractères morphologiques assurent l'identification immédiate. En effet, les noyaux sont basaux, en galette, d'où leur aspect aplati sur coupes. Les zones cytoplasmiques périnucléaires, faiblement basophiles après coloration topo-

graphique, contiennent une petite quantité de ribonucléines et d'assez rares chondriocontes. La majeure partie de la région supra-nucléaire du corps cellulaire est occupée par une volumineuse flaque d'un produit de sécrétion doué de tous les caractères histo-chimiques des mucopolysaccharides acides; APS-négatif, ce produit est métachromotrope, prend énergiquement le bleu alcian et se colore en rouge intense par le mucicarmin de Mayer. Il y a lieu d'insister sur la délimitation très nette de ce segment intestinal. En effet, aucune mucocyte n'est décelable dans le diverticule gauche de la partie renflée de l'estomac. Ces éléments apparaissent dès que les sections transversales ont pris la forme caractéristique de l'intestin et disparaissent dès qu'apparaissent les cellules spécifiques du segment suivant. Fait remarquable, la recherche des activités phosphomonoestérasiques alcalines reste entièrement négative dans toutes les cellules correspondant à ce premier segment intestinal.

Le deuxième segment de l'intestin est caractérisé par l'absence de mucocytes et l'apparition, entre les cellules ciliées, d'éléments dont les caractères morphologiques autorisent la comparaison avec les « cellules glandulaires » de l'intestin de *Pterotrachea*, bien que les caractères histologiques du produit de sécrétion ne se correspondent pas exactement de genre à genre (fig. 27). Les cellules en question sont un peu moins hautes que les cellules ciliées et piriformes, si bien que leur extrémité apicale s'insinue en coin entre celles des cellules ciliées avoisinantes. Les noyaux des cellules glandulaires sont généralement basaux, à grand axe souvent parallèle à la membrane basale; la densité de la chromatine correspond à celle des noyaux des cellules ciliées et les nucléoles sont très nets. La zone cytoplasmique périnucléaire contient d'assez nombreux chondriocontes; elle se révèle riche en ribonucléines. Toute la partie apicale du corps cellulaire est occupée par des grains de sécrétion régulièrement arrondis, bien individualisés et ne montrant aucune tendance à la coalescence. Contrairement à ce qui se passe chez *Pterotrachea*, ces grains de sécrétion ne sont bien conservés que par les fixateurs dits cytologiques, chromo-osmiques ou chromiques sans acide acétique. Les fixations topographiques aboutissent à la dissolution presque complète des grains en question, si bien que les trichromes usuels, appliqués à des coupes provenant de matériel fixé par les liquides qui viennent d'être mentionnés fournissent des « images négatives » des granules. Lorsqu'ils ont été conservés en place par une fixation appropriée, les grains de sécrétion sont acidophiles, prennent l'hématoxyline au fer et la fuchsine basique (fig. 27). Du point de vue histo-chimique, ils sont APS-positifs, ne contiennent ni glycogène ni mucopolysaccharides acides et donnent nettement les réactions des amino-acides aromatiques; leur teneur en protides sulfhydrilés est assez faible. Le pôle apical des cellules glandulaires ne porte pas de ciliature.

A côté de la présence des cellules qui viennent d'être décrites, une particularité histo-enzymologique permet de tracer une limite nette entre le premier et le deuxième segment de l'intestin de *Firoloida desmaresti*. Comme chez *Pterotrachea*, la recherche des activités phosphomonoestérasiques alcalines donne des résultats fortement positifs dans toutes les cellules intestinales correspondant à la région pourvue de cellules glandulaires. Cette réactivité représente la seule différence histologique entre les cellules ciliées des deux segments que permettent de déceler les techniques mises en œuvre dans ce travail (fig. 28).

Le troisième segment de l'intestin est caractérisé, du point de vue de la constitution cellulaire, par la disparition des cellules glandulaires signalétiques du segment précédent, si bien que l'épithélium intestinal ne comporte, dans cette région terminale, que des cellules ciliées. Contrairement à ce qui se passe chez *Pterotrachea*, toutes les cellules ciliées de ce dernier segment intestinal sont pourvues d'une activité phosphomonoestérasique alcaline décelable dans les conditions techniques de la méthode de Gomori au glycérophosphate de sodium; cette activité reste forte jusqu'à l'orifice anal, si bien que seule la disparition des cellules glandulaires permet de définir, à l'échelle cytologique, la limite du troisième segment intestinal par rapport au deuxième.

A côté de la composition cellulaire de l'épithélium intestinal et des particularités de ses éléments constitutifs, un critère d'ordre topographique permet, dans une certaine mesure, de distinguer les trois segments intestinaux les uns des autres. La lumière de l'intestin est ovalaire sur coupes transversales du premier segment, les différences de hauteur des cellules intestinales étant réduites. Dans le deuxième segment, des cellules ciliées plus hautes alternent régulièrement avec des cellules également ciliées mais de hauteur moindre, d'où un aspect étoilé de la lumière sur coupes transversales. Dans le troisième segment enfin, la lumière intestinale redevient ovalaire sur coupes transversales. De toute manière, l'épithélium intestinal de tous les segments ne dessine jamais de véritables plis, intéressant la membrane basale, ni *a fortiori* de villosités au sens anatomique du terme.

Il résulte, en somme, de la confrontation des particularités histologiques de l'intestin de *Pterotrachea* et de *Firoloida* que les mucocytes sont beaucoup plus localisés chez cette dernière. Ces éléments ne font véritablement défaut dans aucun des segments intestinaux de *Pterotrachea*, alors qu'ils sont, chez *Firoloida*, strictement cantonnés au premier segment intestinal. Des cellules glandulaires existent, dans les deux genres, uniquement dans le deuxième segment intestinal, caractérisé, en outre, par son activité phosphomonoestérasique alcaline, activité enzymatique qui existe,

chez *Firoloida*, également dans le troisième segment de l'intestin, alors qu'elle y fait défaut chez *Pterotrachea*. L'une des catégories cellulaires caractéristiques du premier segment intestinal de *Pterotrachea*, à savoir les cellules chargées de pigment mélanique, manque entièrement chez *Firoloida*, cette différence étant à rapprocher de l'abondance relative bien moindre des pigments mélaniques dans d'autres organes.

G. Glandes digestives

Les caractères histologiques généraux de la glande digestive (foie, hépatopancréas) de *Firoloida desmaresti* sont, certes, comparables à ceux du même organe chez les autres Gastéropodes Prosobranches, mais les différences par rapport à *Pterotrachea* sont néanmoins importantes.

Les publications qui m'ont été accessibles ne comportent aucune description histologique de la glande digestive de *Firoloida* et même les caractères anatomiques de l'organe paraissent avoir été laissés de côté par les auteurs classiques.

Une première donnée anatomique, qui saute aux yeux dès l'examen sommaire des coupes du *nucleus* est un emplacement de la glande digestive qui diffère essentiellement de celui qui est connu chez *Pterotrachea*. Au lieu d'occuper, comme chez cette dernière, la partie ventrale et gauche du *nucleus*, en s'étendant du côté aboral, la glande digestive siège, chez *Firoloida*, dans la partie orale de la masse viscérale. Elle s'étend sur la majeure partie de la hauteur de celle-ci, sa face orale portant une gouttière où se loge l'intestin, alors que sa face aborale est adossée à la gonade chez le mâle, à la gonade et aux glandes annexes de l'appareil génital chez la femelle.

Du point de vue de l'anatomie microscopique, il s'agit d'une glande tubuleuse composée, dont les tubes convergent dans la partie ventrale et orale du *nucleus*, pour former deux conduits excréteurs très courts. Ces derniers s'abouchent à l'estomac, en s'ouvrant dans le diverticule droit que présente la partie renflée de ce segment du tube digestif. Les orifices, séparés par une sorte d'éperon médian, revêtu de cellules prismatiques assez hautes et ciliées, sont alignés suivant une ligne parallèle au plan sagittal du *nucleus*. Les mêmes cellules ciliées tapissent la paroi des canaux (fig. 22 et 23).

Le nombre des tubes glandulaires est beaucoup plus petit que chez *Pterotrachea*; il ne dépasse guère la dizaine. Chaque tube glandulaire est entouré d'une membrane basale très mince, cyanophile et APS-positive, contre laquelle se trouvent appliquées de

rare cellules conjonctives, à noyaux très petits et denses, les cytoplasmes étant faiblement acidophiles et difficiles à délimiter sur coupes colorées par les trichromes usuels.

L'examen histologique de l'épithélium qui repose sur cette membrane basale fait apparaître une autre différence importante par rapport à la glande digestive de *Pterotrachea*. En effet, deux seulement des quatre catégories cellulaires décrites dans la glande digestive de *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912; GABE, 1952) existent dans celle de *Firoloida*.

Les cellules aplaties, dépourvues de produit de sécrétion et riches en ribonucléines (cellules d'attente), si nettes chez *Pterotrachea*, font entièrement défaut chez tous les individus de *Firoloida* examinés en vue de ce travail. Leur absence est peut-être à rapprocher d'une particularité histologique dont l'interprétation définitive appartient aux recherches futures. En effet, toutes les zones de la glande digestive qui se trouvent au contact de la paroi du corps et non d'organes appartenant à la masse viscérale sont engainées par une rangée de cellules prismatiques, hautes de 20 μ en moyenne, à noyaux sphériques, centraux et assez riches en chromatine; cette dernière forme des mottes bien individualisées, à côté desquelles même les colorations topographiques permettent d'identifier un volumineux nucléole. Le cytoplasme de ces éléments est homogène et ne contient aucun produit de sécrétion décelable par les méthodes utilisées en vue de ce travail. Les techniques mitochondriales font apparaître un chondriome peu abondant, fait avant tout de chondriocentes orientés parallèlement au grand axe des cellules. La particularité histochimique majeure est la grande

PLANCHE V. — Appareil digestif

FIG. 29. — Détail d'une coupe parasagittale du *nucleus* d'un mâle. Bouin. Mann-Dominici, 375 diamètres. Remarquer les deux catégories cellulaires de la glande digestive.

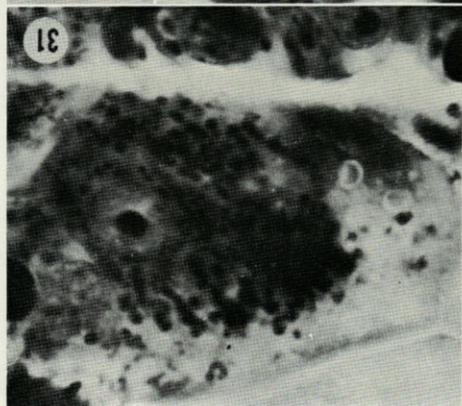
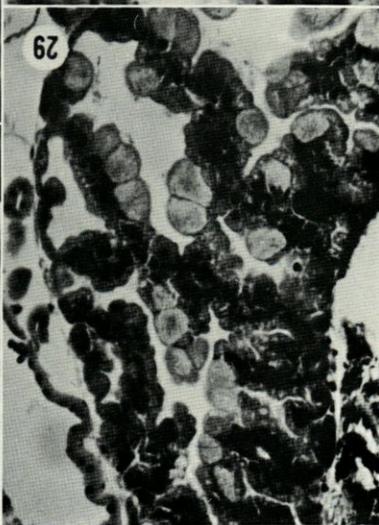
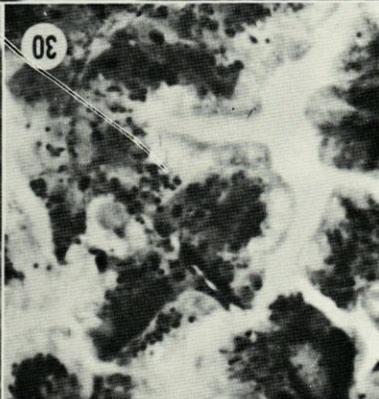
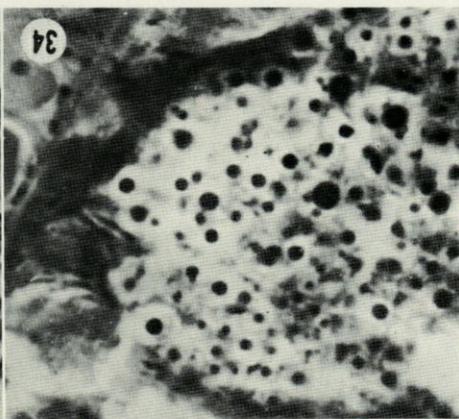
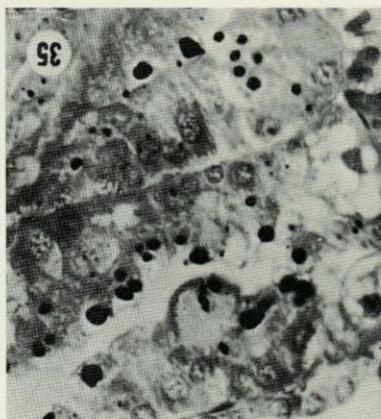
FIG. 30. — Cellules à ferment de la glande digestive. Helly, hématoxyline au fer, 900 diamètres. Remarquer le chondriome basal et l'aspect « clair » des zones cytoplasmiques apicales.

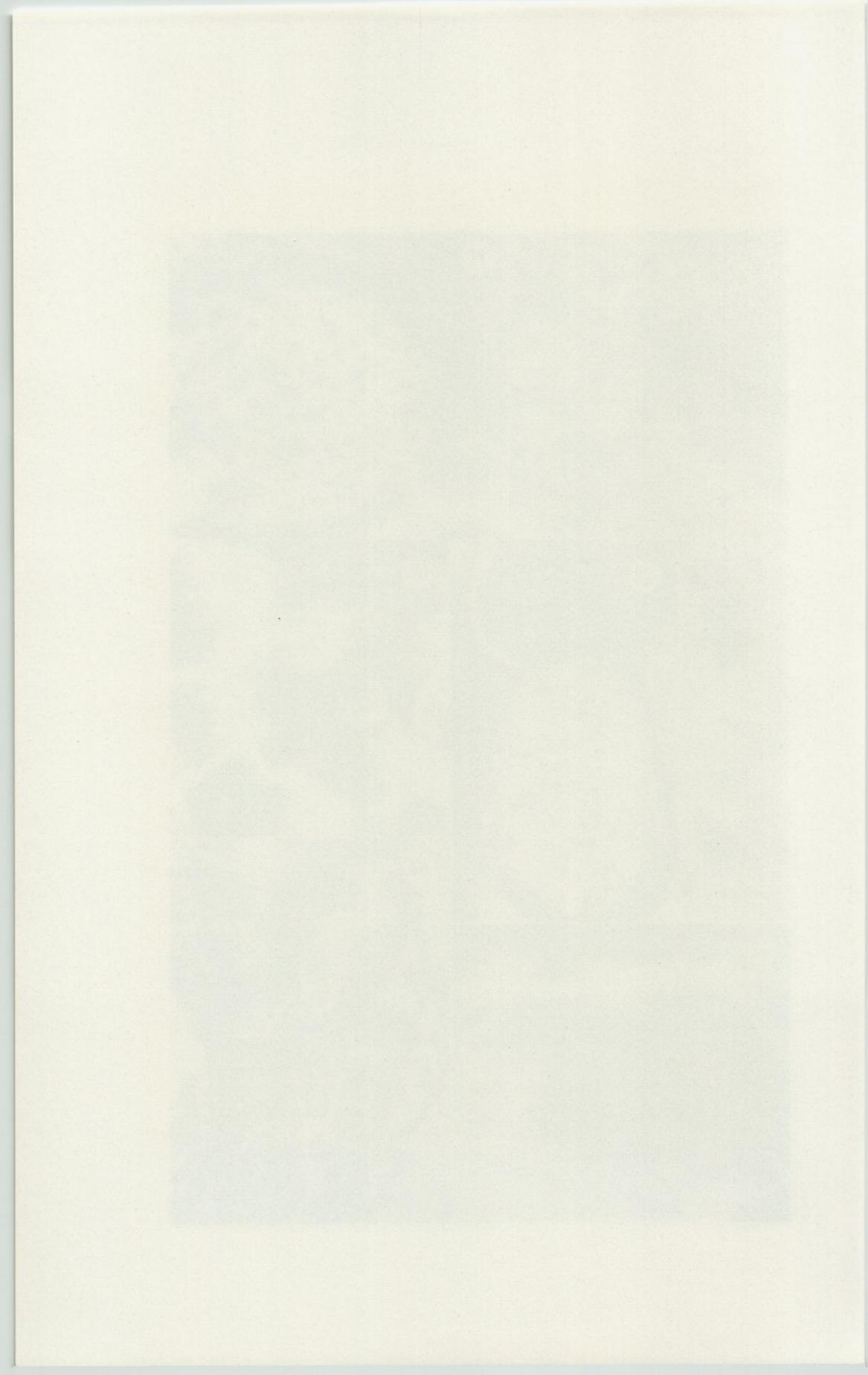
FIG. 31. — Cellule à ferment de la glande digestive. Même technique que fig. 30, 1 500 diamètres. Remarquer le chondriome périnucléaire et l'état vacuaire de la partie apicale du corps cellulaire.

FIG. 32. — Cellules à inclusions minérales de la glande digestive. Bouin, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer la richesse en granulations de la partie apicale, renflée des corps cellulaires.

FIG. 33 et 34. — Cellules à inclusions minérales de la glande digestive. Même technique et même grossissement que fig. 31. Remarquer le chondriome basal et l'abondance des granulations dans la partie apicale, renflée du corps cellulaire.

FIG. 35. — Cellules à ferment de la glande digestive. Flemming, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer les inclusions lipidiques osmio-philés.





richesse des cytoplasmes en ribonucléines. Ces cellules ne contiennent ni glucides APS-positifs, ni mucopolysaccharides acides et ne semblent pas être le siège d'une accumulation particulière de protides. Le recherche des lipides osmiophiles et celle des activités phosphomonoestérasiques alcalines donnent des résultats entièrement négatifs.

L'exploration méthodique des préparations ne fait apparaître aucune continuité entre la rangée de cellules dont les caractères viennent d'être définis et les tubes de la glande digestive. Il semble s'agir d'une enveloppe discontinue de la glande digestive qui paraît toujours séparée de cette dernière par une lacune sanguine; cette enveloppe n'existe, de toute manière, que dans les zones où la glande digestive ne se trouve au contact d'aucun autre organe de la masse viscérale.

L'interprétation histophysiologique des cellules en question nécessiterait évidemment une connaissance précise de leur origine embryologique et de leur évolution au cours de la vie de l'animal. Ces données font actuellement défaut, si bien qu'il ne paraît pas possible d'aller au-delà de la description qui vient d'être donnée. La présence de ces cellules d'une part, l'absence, dans les tubes de la glande digestive, de cellules d'attente riches en ribonucléines d'autre part représentent peut-être une coïncidence et c'est uniquement à titre indicatif que les deux données ont été rapprochées.

La deuxième catégorie cellulaire de la glande digestive de *Pterotrachea* est, au contraire, bien représentée dans les tubules de cet organe chez *Firoloida*. Il s'agit des classiques « cellules à ferment ». La forme générale des éléments en question est prismatique, la hauteur allant de 15 à 25 μ . Les noyaux sont généralement basaux, sphériques, assez clairs après coloration topographique, les mottes de chromatine étant bien individualisées et nettement séparées les unes des autres. Les nucléoles sont très nets, sphériques et homogènes; on en rencontre le plus souvent un seul par noyau. La partie basale, périnucléaire, du cytoplasme est faiblement basophile après coloration par les méthodes dites générales et les techniques de détection des ribonucléines montrent la présence d'une petite quantité de ces composés. La partie apicale du cytoplasme est, au contraire, acidophile et creusée, sur préparations topographiques, d'une série de « vacuoles » tracées à l'emporte-pièce.

Au pôle basal des cellules à ferment se trouvent, dans la plupart des cas, quelques inclusions arrondies ou anguleuses, fortement acidophiles dans les conditions techniques des méthodes dites générales, fuchsinophiles et sidérophiles après coloration mitochondriale. Des chondriocotes courts et trapus ainsi que des mitochondries existent au voisinage des inclusions en question, qui

sont APS-positives, ne contiennent pas de mucopolysaccharides acides et sont nettement mises en évidence par les réactions des amino-acides utilisées dans ce travail. La région supra-nucléaire des cellules à ferment est le siège d'un chondriome abondant, fait de chondriocontes plus déliés que ceux de la partie basale du corps cellulaire, ainsi que de mitochondries. Les « vacuoles » de la partie apicale correspondent à des lipides osmiophiles. Autour d'elles se trouvent de nombreux grains de sécrétion acidophiles et APS-positifs, dépourvus de mucopolysaccharides et riches en amino-acides aromatiques, dont la nature glycoprotidique paraît probable. Le pôle apical de ces cellules ne porte pas de ciliature; seule l'étude au moyen des techniques de la cytologie infrastructurale permettrait de se prononcer quant à la présence ou à l'absence de microvillosités (fig. 29, 30, 31 et 35).

L'exploration des préparations fournit des indices en faveur d'un fonctionnement rythmique des cellules à ferment. En effet, certaines cellules sont plates, les inclusions acidophiles du pôle basal et les images négatives de lipides figurés du pôle apical ainsi que les grains de sécrétion étant assez rares; le chondriome des éléments se trouvant à ce stade du cycle sécrétoire est représenté avant tout par des chondriocontes. Dans d'autres cellules, hautes, les enclaves mentionnées ci-dessus sont, au contraire, abondantes, le chondriome comportant des chondriocontes et des mitochondries. Il n'existe aucune traduction morphologique d'un fonctionnement holocrine de ces cellules ou d'une extrusion du produit de sécrétion suivant le mode apocrine. C'est donc une évolution de type mérocrine au cours du cycle sécrétoire que suggère l'examen des préparations.

La troisième catégorie de cellules de la glande digestive de *Pterotrachea*, désignée sous le nom de cellules à inclusions minérales (GABE, 1952) existe également chez *Firoloida*, mais ses caractères morphologiques diffèrent sensiblement de ceux qui ont été signalées chez les deux espèces de *Pterotrachea* étudiées de ce point de vue. En effet, les cellules à inclusions minérales de *Pterotrachea* sont en général prismatiques; celles de *Firoloida* sont piriformes à pointe appliquée contre la membrane basale des tubes de la glande digestive, la partie renflée faisant largement saillie dans la lumière (fig. 29, 32 à 34). Les noyaux, nettement plus petits que ceux des cellules à ferment, occupent toujours un emplacement basal; on y distingue des mottes de chromatine assez nombreuses, petites et anguleuses, ainsi qu'un nucléole sphérique, homogène et fortement pyroninophile. Les cristalloïdes érythrophiles intranucléaires, si caractéristiques des cellules à inclusions minérales de *Pterotrachea*, font entièrement défaut. Le cytoplasme basal apparaît homogène ou réticulé après mise en œuvre des techniques topographiques;

les colorations mitochondriales y montrent un chondriome fait de chondriocontes assez fins, parallèles au grand axe de la cellule. Toutes les méthodes de détection des glucides et des protides utilisées en vue de ce travail donnent des résultats négatifs ou faibles et diffus dans cette partie du corps cellulaire.

La partie apicale, renflée, de la cellule est plus ou moins développée suivant les cas. Elle comporte une mince « enveloppe » faiblement basophile ainsi qu'une « cavité » étendue où se trouvent de nombreux granules dont la teinte jaune sur coupes non colorées attire immédiatement l'attention lors de l'exploration des préparations. La taille des granulations en question est variable; on rencontre tous les intermédiaires entre la poussière fine, à la limite du pouvoir séparateur du microscope photonique et le grain dont le diamètre approche de 1 μ . Toutes les fixations utilisées ici conservent les grains en question; les techniques cytologiques montrent que les plus volumineux d'entre eux sont « envacuolés », le produit de sécrétion ne se trouvant pas dans une vraie « vacuole », mais se détachant, en réalité, sur un fond cytoplasmique très peu colorable. Quant aux affinités tinctoriales des granulations en question, il y a lieu de signaler que les trichromes usuels, appliqués à des coupes provenant de matériel fixé par le liquide de Duboscq-Brazil, par celui de Bouin ou par celui de Carnoy les montrent avec leur teinte jaune naturelle. Une forte fuchsinophilie ainsi qu'une sidérophilie intense des granulations apparaissent, au contraire, après fixation cytologique, suivie de postchromisation et de coloration par la fuchsine d'Altmann-picrate de vert de méthyle ou par l'hématoxyline au fer. Faiblement APS-positifs quelle que soit la fixation mise en œuvre, les grains prennent, après cette réaction, une teinte brunâtre, due au mélange de la couleur naturelle et de la réactivité. La méthode à l'alloxane-Schiff et la tétrazoréaction de Danielli, ainsi que la méthode de mise en évidence des protides sulfhydrilés au DDD donnent des résultats entièrement négatifs; la coloration au noir Soudan B, pratiquée sur coupes à la paraffine, confère aux granulations une teinte noire. Jointes à la persistance de la coloration naturelle après traitement des coupes au moyen d'un oxydant énergique, au caractère réducteur, ces données incitent à admettre que la couleur naturelle des grains contenus dans les cellules à inclusions minérales de *Firoloida desmaresti* traduit la présence de dérivés d'oxydation des lipides du type des lipofuscines. La recherche du calcium figuré donne des résultats positifs, mais l'intensité de la réaction est bien moindre que chez *Pterotrachea*; certaines seulement des granulations prennent, après réaction de Stoelzner au nitrate de cobalt, une teinte franchement noire. La recherche du fer ionique reste entièrement négative, mais l'examen des spodogrammes prouve la présence d'une petite quantité de fer masqué dans certaines des granulations

en question. Il y a lieu de rappeler, dans cet ordre d'idées, que toutes les granulations de la catégorie cellulaire correspondante de *Pterotrachea* donnent fortement les réactions du calcium ionique, que la plupart d'entre elles contiennent en outre du fer figuré et que leurs dimensions sont beaucoup plus uniformes que chez *Firoloida*.

La quatrième catégorie cellulaire de la glande digestive de *Pterotrachea*, à savoir les cellules à pigment mélanique, siégeant dans les parties de l'organe adossées à la paroi du *nucleus* n'a pas son équivalent chez *Firoloida*.

H. Interprétation histophysiologique

Les données exposées dans les paragraphes précédents et la prise en considération de celles qui se rapportent à *Pterotrachea* permettent d'aboutir à une interprétation histophysiologique de l'appareil digestif de *Firoloida*, interprétation dont la confirmation par l'étude méthodique du cycle digestif, l'analyse biochimique et l'expérimentation doit paraître à la fois éminemment souhaitable et difficile.

Le fonctionnement du bulbe buccal et de la radula peut être considéré comme étant élucidé grâce à l'étude minutieuse de BUCHMANN (1924). On sait que la structure de la radula et le jeu de ses muscles indiquent clairement que la radula de tous les Hétéropodes est spécialisée en vue de la préhension et de l'ingestion de proies entières. La présence, dans l'œsophage et le jabot de certains individus, d'animaux entiers, parfaitement identifiables et dont même le détail de structure peuvent être étudiés sur coupes sériées du prédateur, lorsque le délai écoulé entre leur ingestion et la fixation de l'Hétéropode est bref, représente une excellente confirmation de la conception de BUCHMANN.

Le fonctionnement de la gaine radulaire de *Firoloida* semble correspondre en tous points à celui qui est admis pour les autres Gastéropodes Prosobranches. Il résulte des données exposées ici qu'aucun fait ne plaide en faveur de la genèse des dents radulaires par « chitination superficielle » des odontoblastes et que ces derniers ont, au contraire, les caractères morphologiques de la cellule glandulaire. Il paraît donc légitime d'admettre, comme chez les autres Mollusques étudiés à cet égard, que la genèse des dents radulaires de *Firoloida desmaresti* résulte non d'une transformation holocrine des odontoblastes, mais d'un processus de sécrétion mérocrine, une même série d'odontoblastes pouvant élaborer successivement plusieurs rangées dentaires. L'intervention de l'épithélium supérieur de la gaine radulaire dans l'achèvement des

dents, notamment dans leur minéralisation, est également conforme au schéma général, valable pour tous les Mollusques.

La différence de structure entre les glandes salivaires de *Pterotrachea* et celles de *Firoloida* est d'interprétation plus difficile. En effet, les glandes salivaires de cette dernière comportent deux catégories cellulaires, alors qu'il n'en existe qu'une seule chez *Pterotrachea*; inversement, l'épithélium du bulbe buccal de *Pterotrachea* est riche en cellules « glandulaires » dont le cytoplasme est plus ou moins chargé de volumineux grains de sécrétion acidophiles et des cellules de ce type forment, dans le diverticule ventral du pharynx, une véritable nappe de tissu glandulaire. Des cellules ayant ces caractères morphologiques font entièrement défaut dans l'épithélium pharyngien de *Firoloida*, alors qu'il en existe dans les glandes salivaires. Il paraît donc permis d'admettre, à titre d'hypothèse, que les cellules glandulaires de l'épithélium buccal de *Pterotrachea* et les cellules à grains acidophiles des glandes salivaires de *Firoloida* pourraient avoir la même signification fonctionnelle, seul l'emplacement étant différent dans les deux cas. Il y a lieu de signaler à cet égard le résultat d'une comparaison encore inédite des glandes salivaires de représentants des trois familles d'Hétéropodes; la structure de ces organes chez *Oxygyrus keraudreni* et *Atlanta peroni* se rapproche de celle qui est décrite ici chez *Firoloida*, alors que les glandes salivaires de *Carinaria lamarcki* correspondent, du point de vue de leur composition cellulaire, à celles de *Pterotrachea*. De toute manière, l'étude biochimique des produits de sécrétion élaborés par les glandes salivaires des différents Hétéropodes et celle des produits qui ont pour origine les cellules glandulaires de l'épithélium pharyngien permettrait seule de juger du bien-fondé de l'interprétation proposée ici.

Toutes les données histologiques incitent à attribuer à l'œsophage une fonction purement mécanique; l'épithélium de ce segment du tube digestif ne présente aucune traduction morphologique d'un phénomène de sécrétion. Il est évidemment possible que les proies qui y séjournent subissent l'action d'enzymes contenues dans le produit de sécrétion des glandes salivaires.

De même, le jabot, dont les caractères morphologiques se rapprochent beaucoup de ceux de l'œsophage, pourrait être le siège d'une digestion extracellulaire des aliments, les agents de cette digestion provenant de la « salive » et non des cellules épithéliales qui tapissent la lumière de ce conduit; le reflux de sucs digestifs provenant de la glande digestive paraît peu probable.

Tout différent est le cas de l'estomac. En effet, les cellules épithéliales de celui-ci ne semblent pas élaborer, à en juger d'après l'absence de produits de sécrétion au sens histologique du terme,

des composés intervenant dans la digestion, mais c'est dans ce segment du tube digestif que se déversent les produits élaborés par la glande digestive. Il paraît donc plausible de considérer l'estomac comme étant le principal siège de la digestion extra-cellulaire, temps préliminaire de l'absorption digestive.

Quant à l'intestin, les données cytologiques et histochimiques rapportées dans le paragraphe correspondant incitent à adopter une interprétation comparable à celle qui a été proposée pour *Pterotrachea* (GABE, 1952) et à faire de ce segment du tube digestif le siège de l'absorption. A côté de la morphologie générale des cellules, de la disposition du chondriome, avec ses chondriocentes basaux et apicaux, nettement orientés, la présence d'une forte activité phosphomonoestérasique alcaline est très évocatrice et conduit à la mise en parallèle avec les segments du tube digestif dont le rôle dans l'absorption a été expérimentalement démontré chez d'autres animaux. Les cellules glandulaires du deuxième segment intestinal de *Firoloida* ont leurs équivalents non seulement chez *Pterotrachea*, mais également chez tous les Gastéropodes Prosobranches étudiés de ce point de vue. La limite orale de la zone intestinale pourvue d'activité phosphomonoestérasique alcaline est strictement comparable chez *Pterotrachea* et chez *Firoloida*; la limite aborale est différente dans les deux genres, puisque toute la troisième portion de l'intestin donne également cette réaction chez *Firoloida*. Il y a peut-être lieu d'établir un lien entre cette répartition plus large de l'activité enzymatique en question et la brièveté extrême du segment intestinal à cellules glandulaires de *Firoloida*; nettement plus long, ce segment est, chez *Pterotrachea coronata* et *mutica*, le seul siège de l'activité phosphomonoestérasique alcaline.

L'interprétation consistant à faire de l'intestin le siège de l'absorption digestive d'un Gastéropode est évidemment en contradiction formelle avec la conception généralement admise pendant de nombreuses années; dans l'esprit de cette conception, longuement défendue par HIRSCH (1915, 1924), dont les travaux portent sur des Gastéropodes carnivores, notamment sur *Pterotrachea coronata*, la digestion intracellulaire, se déroulant dans les cellules « absorbantes » de la glande digestive, jouerait le rôle essentiel dans l'alimentation de ces animaux. Toutes les réserves qui ont été formulées, au sujet de cette théorie, dans le cas de *Pterotrachea* (GABE, 1952) sont valables pour *Firoloida*.

En effet, la lumière de la glande digestive ne contient, pas plus que chez *Pterotrachea*, le moindre débris pouvant être d'origine alimentaire, même chez les individus fixés en pleine digestion. La disposition anatomique des canaux excréteurs de la glande digestive paraît très peu propice à un passage de substance de l'estomac vers cet organe et il n'existe pas la moindre traduction morphologique

d'une digestion intracellulaire dans le revêtement épithélial des tubules de la glande digestive. Il y a d'ailleurs lieu de rappeler que les idées en matière de physiologie de la glande digestive des Gastéropodes ont subi, depuis la publication de mon travail de 1952, une nette évolution. Le concept de la glande digestive, organe central du métabolisme intermédiaire, dépourvu de rôle direct dans l'absorption, a été exprimé avec toute la netteté voulue (URICH, 1961). Dans le cas des Gastéropodes carnivores de la famille des Nassaridés, l'étude histophysiolgique et l'expérimentation ont apporté la preuve irréfutable d'une absorption intestinale au vrai sens du terme (MARTOJA, 1964).

Il paraît donc légitime de maintenir, à propos de *Firoloida*, le point de vue exprimé lors de l'étude histophysiolgique de l'appareil digestif de *Pterotrachea* et de considérer que l'intestin joue le rôle essentiel dans l'absorption des aliments préparés à celle-ci par une digestion extracellulaire, l'intervention de la glande digestive dans le processus de digestion au sens strict du terme se bornant à l'élaboration de sucs digestifs, probablement riches en activités enzymatiques diverses.

C'est dans les cellules à ferment de la glande digestive que les techniques histologiques conduisent à localiser cette élaboration d'enzymes; douées de tous les caractères morphologiques de la cellule glandulaire, les éléments en question parcourent, de toute évidence, les différents stades d'un cycle sécrétoire, dont l'étude précise nécessiterait évidemment l'analyse de pièces provenant d'animaux fixés à des moments différents et exactement connus du cycle digestif.

Plus difficile est l'interprétation de la deuxième catégorie cellulaire de la glande digestive, désignée, par analogie avec *Pterotrachea*, sous le nom de cellules à inclusions minérales. Ces éléments diffèrent non seulement des cellules à calcaire, si répandues dans la glande digestive des Gastéropodes, mais également des cellules équivalentes de *Pterotrachea*, par une teneur moindre en calcium et en fer, ainsi que par l'abondance de dérivés d'oxydation de lipides, généralement considérés comme étant des pigments d'usure. Comme les cellules à ferment, celles à inclusions minérales parcourent un cycle sécrétoire, mais leur signification fonctionnelle ne peut pas être élucidée au moyen des seules données obtenues dans ce travail.

Non moindre est la difficulté d'interprétation que soulève l'absence, dans la glande digestive de *Firoloida*, des « cellules d'attente », riches en ribonucléines et si bien représentées dans la glande digestive de *Pterotrachea*. La fréquence de cellules de ce type dans la glande digestive des Mollusques en général et dans celle des Gastéropodes en particulier est trop connue pour être

rappelée ici; l'interprétation histophysiologique admise, pour ces cellules, par les auteurs actuels, résulte clairement de leur nom. Or, les cellules d'attente font entièrement défaut chez tous les individus de *Firoloida* que j'ai pu examiner; il existe peut-être un rapport entre leur absence dans l'épithélium des tubes glandulaires et la présence, autour de la glande digestive, de la gaine discontinue de cellules épithéliales riches en ribonucléïnes qui a été décrite dans un paragraphe précédent, mais la manière dont ces dernières cellules pourraient servir de réserve, destinée à compenser les pertes par usure des autres catégories cellulaires de l'organe n'apparaît pas à l'examen des préparations; l'interprétation définitive des particularités de structure qui viennent d'être évoquées est donc réservée aux travaux futurs.

Une différence nette entre le tube digestif de *Firoloida* et celui des espèces de *Pterotrachea* examinées du point de vue histologique est représentée par la moindre abondance des mucocytes. Puisqu'il s'agit de cellules dont la fonction mécanique, à savoir l'élaboration de produits « lubrifiants » qui facilitent le glissement du contenu à travers le tube digestif, paraît très probable, cette différence pourrait correspondre à la plus petite taille de *Firoloida* et peut-être aussi à des différences de régime alimentaire.

Dans l'ensemble, les données histologiques suggèrent, en somme le déroulement suivant de la digestion de *Firoloida demaresti*.

Des proies entières sont saisies, comme chez les autres Hétéropodes, par la radula et acheminées vers l'œsophage, le glissement du bol alimentaire étant facilité par les mucines élaborées dans certaines cellules des glandes salivaires; d'autres cellules de ces organes pourraient élaborer des enzymes auxquelles incomberait le début de la digestion extracellulaire, se faisant dans le jabot. C'est dans l'estomac que se poursuit le processus de digestion extracellulaire, la glande digestive étant la principale source de sucs digestifs. L'intestin semble jouer, à côté de la fonction mécanique banale que représente le transit des produits de la digestion, le principal rôle dans l'absorption.

Il va de soi que les techniques mises en œuvre dans ce travail ne permettent pas de se prononcer quant au rôle que jouerait la glande digestive dans le métabolisme intermédiaire de *Firoloida*, mais il n'existe aucune donnée contraire à l'hypothèse suivant laquelle ce rôle correspondrait exactement à celui qui a été expérimentalement démontré chez d'autres Prosobranches carnivores.

V. — APPAREIL EXCRÉTEUR

Seule la morphologie externe du rein de *Firoloida* est sommairement décrite dans les publications qui m'ont été accessibles et même les données histologiques concernant l'appareil excréteur des autres Hétéropodes, notamment de *Pterotrachea*, sont anciennes. La monographie de REUPSCH (1912) comporte une revue des publications antérieures à cette date et l'exposé de résultats personnels; à côté d'eux, des données inédites concernant le rein de *Pterotrachea* sont utilisées ici lors de la comparaison avec celui de *Firoloida*.

Ce dernier organe est situé oralement par rapport à l'intestin, qu'il sépare du péricarde contre lequel est appliquée sa face orale. La forme générale est celle d'un sac dont partent ventralement deux canalicules au trajet légèrement sinueux, fermés en cul-de-sac; leur extrémité ventrale se situe à proximité des ganglions intestinaux, non loin de la partie renflée de l'estomac, appliquée contre le *nucleus*. Le pore urinaire est situé sur le flanc droit, en position subterminale, le sac rénal formant une poche dorsale par rapport à cet orifice, dont la hauteur correspond approximativement à celle du ganglion osphradial (fig. 36).

Du point de vue histologique (fig. 37 à 41), la constitution du sac rénal et des deux canalicules qui en partent est d'une grande uniformité; les seules régions différenciées par rapport au reste sont le revêtement du pourtour du pore rénal et l'orifice réno-péricardique.

Dès l'examen sommaire des coupes l'attention est attirée par l'épaisseur considérable de la membrane basale sur laquelle repose l'épithélium rénal; en effet, cette épaisseur atteint, suivant les individus, 2 à 3 μ et dépasse de loin celle de toutes les autres membranes basales du corps de l'animal. Les techniques de la microscopie photonique ne montrent au sein de la membrane basale en question, aucune stratification ou autre différenciation. Les affinités tinctoriales correspondent à celles des autres membranes basales de *Firoloida*; faiblement cyanophile, dans les conditions techniques des trichromes usuels, la membrane basale de l'appareil excréteur réagit intensément à l'APS, ne contient pas de mucopolysaccharides acides, ne semble pas particulièrement riche en protéides sulfhydrilés mais est mise en évidence avec une certaine électivité par la réaction à l'alloxane-Schiff ainsi que par la tétrazoréaction de Danielli. Interrompue au niveau de l'orifice réno-péricardique, la membrane basale se continue, à l'ouverture du pore urinaire, avec celle de l'épiderme.

Mises à part les deux zones particulières mentionnées ci-dessus, les cellules rénales de *Firoloida* sont des éléments cubiques, assez volumineux, dont la hauteur atteint ou dépasse $12\ \mu$; leurs noyaux, ovoïdes ou sphériques occupent dans la plupart des cas un emplacement central. On y rencontre des mottes de chromatine anguleuses, assez clairsemées, ainsi qu'un nucléole sphérique, net même après coloration topographique. Les cytoplasmes sont homogènes ou réticulés après fixation par les liquides contenant de l'alcool ou de l'acide acétique; les fixations à base de bichromate de potassium ou de tétr oxyde d'osmium leur confèrent une structure régulièrement aréolaire, des « vacuoles » assez nombreuses et petites, dessinées à l'emporte-pièce alternant avec des zones cytoplasmiques homogènes dans la région basale des cellules et le long des flancs du noyau.

Le chondriome des cellules rénales est représenté par des chondriocoques assez courts, le plus souvent rectilignes, placés dans les zones cytoplasmiques qui entourent les « vacuoles », ainsi que par des mitochondries; la majeure partie des chondriosomes sont orientés parallèlement à la hauteur des cellules, mais cette orientation est moins stricte que dans l'épithélium urinaire des Arthropodes ou des Vertébrés. A côté des chondriosomes, les colorations par l'hématoxyline au fer ou par la fuchsine d'Altmann, appliquées à des coupes provenant de matériel fixé par le liquide de Helly et postchromé, montrent des inclusions plus volumineuses que les mitochondries, rondes ou anguleuses, dont l'abondance varie suivant les individus et suivant les cellules, ce qui pourrait indiquer des étapes différentes du cycle fonctionnel de la cellule rénale.

PLANCHE VI. — Appareil excréteur

FIG. 36. — Coupe parasagittale du *nucleus* d'un mâle (même pièce que fig. 22). Bouin, Mann-Dominici, 100 diamètres. Remarquer le sac rénal, appliqué contre l'intestin (partie droite de la figure).

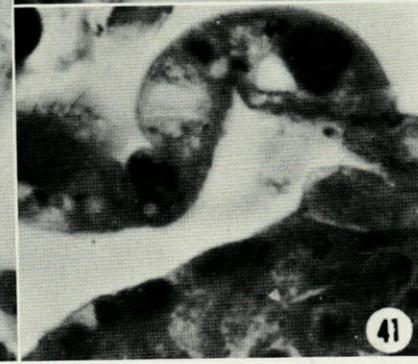
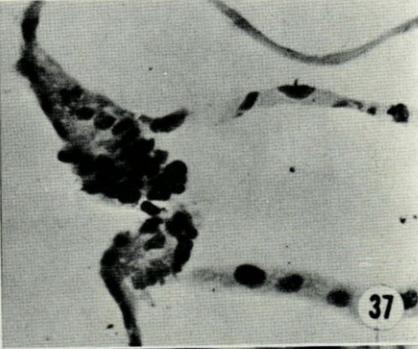
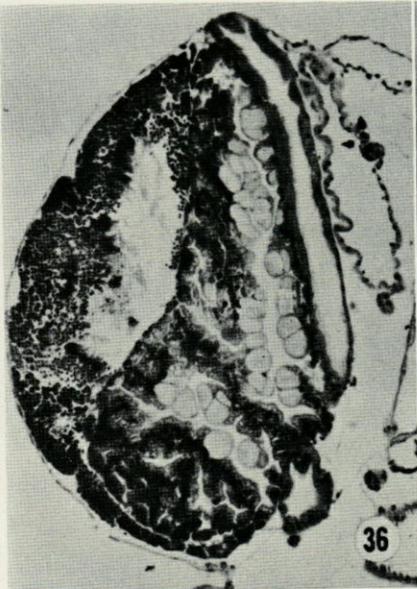
FIG. 37. — Pore rénal en coupe perpendiculaire à la surface du tégument. Bouin, Azan, 375 diamètres. Remarquer l'aplatissement notable des cellules du sac rénal (à droite) et le bourrelet qui entoure l'orifice (à gauche).

FIG. 38. — Paroi du sac rénal. Helly, hématoxyline au fer, 1 500 diamètres. Remarquer la « vacuolisation » des cellules et les rares chondriosomes.

FIG. 39. — Paroi du sac rénal. Duboscq, réaction à l'APS-hématoxyline de Groat, 1 500 diamètres. Remarquer l'épaisseur de la membrane basale et la bordure en brosse.

FIG. 40. — Coupe voisine de la précédente, montrant la paroi du sac rénal (en haut) et le coussinet du pore rénal (en bas). Remarquer les fibres musculaires lisses et les cellules conjonctives du coussinet.

FIG. 41. — Sac rénal (en haut) et coussinet du pore rénal (en bas). Même technique et même grossissement que fig. 38. Remarquer l'aplatissement des cellules épithéliales qui recouvrent le coussinet et la raréfaction des chondriomes par rapport au sac rénal.



Le pôle apical des cellules rénales porte une différenciation qui rappelle, par certains de ses caractères, la bordure en brosse du tube contourné du néphron des Vertébrés. D'une épaisseur inférieure à $1\ \mu$, cette structure, qui paraît homogène dans les conditions techniques de ce travail, se montre assez faiblement cyanophile, mais donne fortement la réaction à l'APS; c'est cette dernière méthode qui en assure la meilleure mise en évidence.

Du point de vue histochimique, les cellules rénales ne contiennent que peu d'inclusions glucidiques. De petits granules APS-positifs, présents chez certains individus, se révèlent être du glycogène; la recherche des mucopolysaccharides acides donne des résultats entièrement négatifs et il n'existe aucune accumulation particulière de protides décelables par les méthodes utilisées ici. Les cytoplasmes ne contiennent pas d'acide ribonucléique en quantité supérieure au seuil de sensibilité de la coloration au vert de méthyle-pyronine ou à la galloxyanine. Les « vacuoles » signalées ci-dessus ne correspondent pas à des lipides osmiophiles. La recherche du fer et celle du calcium figuré donnent des résultats négatifs; l'examen des spodogrammes montre la pauvreté des cellules rénales en matières minérales totales. Le caractère histochimique majeur des cellules rénales de *Firoloida desmaresti* est une très forte activité phosphomonoestérasique alcaline. Même dans les conditions techniques très défectueuses de ce travail (fixation par l'alcool à 95° suivie d'inclusion à la paraffine, réaction de Gomori au glycérophosphate de sodium), l'intensité de la réaction est telle qu'il faut une réduction considérable du temps d'incubation pour obtenir non le noircissement homogène de l'épithélium rénal et de la membrane basale, mais une prédominance de la réactivité dans la partie apicale des cellules.

Le pore urinaire est le siège d'un épaissement considérable de la paroi du sac rénal, qui forme une sorte de coussinet conique, percé d'un orifice central. L'épithélium rénal se réfléchit à la hauteur de l'orifice, sur un épithélium à cellules nettement plus petites, dépourvues des « vacuoles » si caractéristiques mentionnées ci-dessus ainsi que de bordure en brosse; la membrane basale s'amincit considérablement et recouvre un véritable sphincter, fait de fibres musculaires lisses, à orientation générale circulaire; entre les fibres musculaires se trouvent quelques cellules vésiculeuses, comparables à celles qui ont été décrites à propos du bord libre de la nageoire. Il y a lieu de signaler que l'activité phosphomonoestérasique alcaline de cet épithélium est aussi forte que celle du sac rénal et des canalicules; la réaction de Gomori ne devient négative qu'au ras du tégument.

L'orifice réno-péricardique est entouré d'une zone de cellules plus petites que celles du reste du rein, reposant, elles aussi, sur

une membrane basale plus mince; les caractères histologiques des éléments en question se superposent à ceux de l'épithélium du pore urinaire. Mais le coussinet musculo-conjonctif de ce dernier fait défaut dans le cas de l'orifice réno-péricardique et l'examen des coupes montre juste d'assez rares fibres musculaires qui prennent attache sur le pourtour de cet orifice, dont les dimensions sont assez réduites, mais qui paraît perméable chez tous les individus examinés. En raison de la proximité du rein et du péricarde il ne saurait y avoir de véritable canal réno-péricardique. Comme dans le cas du pore urinaire, l'activité phosphomonoestérasique alcaline de l'épithélium s'arrête au ras de l'orifice réno-péricardique.

La comparaison de ces données avec la description du rein de *Pterotrachea*, telle qu'elle est donnée par REUPSCH (1912) fait apparaître des différences importantes, dont certaines correspondent à la tendance générale déjà signalée à plusieurs reprises et qui va dans le sens d'une réduction de la plupart des organes chez *Firodoila*. La taille bien moindre du rein chez cette dernière est à mettre en parallèle avec la différence des dimensions somatiques des animaux et il n'y a pas lieu de s'y étendre ici. Beaucoup plus significative est la réduction, chez *Firoloida*, du nombre des canalicules fermés en cul-de-sac qui partent de la face ventrale de la poche rénale. En effet, REUPSCH en signale une cinquantaine chez *Pterotrachea coronata* et *mutica*, alors qu'il n'en existe que deux chez *Firoloida desmaresti*.

Du point de vue histologique, l'allure générale de l'épithélium rénal de *Firoloida desmaresti* rappelle de près la description de REUPSCH, relative à *Pterotrachea*. Il existe, toutefois, des différences non négligeables, dont la principale est la structure du pôle apical des cellules. En effet, REUPSCH signale, dans les cas où la fixation est très bonne, la présence, au pôle apical de chaque cellule rénale, d'un cil long de 7 à 8 μ ; il ne mentionne aucune autre différenciation. Aucun des individus de *Firoloida desmaresti*, examinés en vue de ce travail, ne montre de cils apicaux correspondant à ceux que décrit REUPSCH; la bordure en brosse existe dans tous les cas. L'étude des coupes de *nucleus* de *Pterotrachea* faites à l'occasion de mes recherches précédentes sur l'histologie des Hétéropodes, me conduit à émettre des doutes sérieux quant à la réalité de la ciliature observée occasionnellement par REUPSCH chez *Pterotrachea*. En effet, la bordure en brosse des cellules rénales est aussi facile à mettre en évidence chez *Pterotrachea* que chez *Firoloida*, notamment grâce à la méthode à l'APS, dont REUPSCH ne disposait évidemment pas; aucune de mes préparations de rein de *Pterotrachea* ne montre, au contraire, de cils au pôle apical des cellules rénales, bien que les autres organites de ces cellules et des éléments constitutifs des tissus avoisinants ne laissent rien à désirer du point

de vue de la fixation. Cette différence entre la description de REUPSCH et les résultats exposés ici pourrait être due simplement aux progrès accomplis en matière de technique histologique depuis 1912.

Une importante différence histochimique entre les cellules rénales de *Firoloida* et celles de *Pterotrachea* découle de la comparaison des préparations traitées pour la mise en évidence des activités phosphomonoestérasiques alcalines. En effet, la méthode de Gomori au glycérophosphate de sodium donne des résultats entièrement négatifs dans les cellules rénales de *Pterotrachea*, la forte réactivité de l'épithélium du deuxième segment intestinal excluant l'hypothèse d'une erreur grossière dans la pratique de la réaction. Dans les mêmes conditions techniques, les cellules rénales et le deuxième segment intestinal de *Firoloida* réagissent de façon intense, ce qui prouve l'existence d'une réelle différence histochimique entre les cellules rénales dans les deux genres. Il y a lieu de rappeler, à cet égard, que la facilité ou la difficulté de conservation en place d'une même activité enzymatique varie considérablement suivant les objets, la signification d'un résultat positif étant de loin supérieure à celle d'un résultat négatif. L'absence, dans le rein de *Pterotrachea*, d'activité phosphomonoestérasique alcaline décelable par la méthode de Gomori au glycérophosphate de sodium ne signifie donc pas l'absence, dans cet organe, de l'activité enzymatique en question; il n'est pas exclu que les techniques biochimiques en montrent la présence.

L'interprétation histophysiologique du rein de *Firoloida desmaresti* est rendue difficile par l'état fragmentaire de nos connaissances en matière d'excrétion chez les Gastéropodes. Les anciennes conceptions relatives au fonctionnement rénal de *Pterotrachea*, évoquées par REUPSCH (1912) ne présentent qu'un intérêt historique et même la manière de voir de cet auteur paraît difficile à retenir. D'après REUPSCH, l'urine serait « élaborée » par les canalicules urinaires, qui baignent librement dans le sang qui remplit la cavité générale; de là, cette urine serait évacuée dans le sac rénal, mélangée à de l'eau de mer, puisée dans le milieu extérieur à travers le pore urinaire, puis rejetée dans ce milieu à travers le même pore. Certaines données anatomiques concordent avec l'hypothèse de REUPSCH; la présence d'un véritable sphincter, susceptible d'assurer la fermeture du pore urinaire est assez suggestive à cet égard. Mais d'autres faits anatomiques s'opposent à l'adoption de cette hypothèse et surtout à sa transposition chez *Firoloida*. En effet, le jeu du sac rénal, tel que l'imagine REUPSCH, suppose des contractions rythmiques de la paroi de celui-ci et une synchronisation des contractions en question avec l'ouverture et la fermeture du pore urinaire. S'il existe, chez *Pterotrachea*, matériel du travail

de REUPSCH, une enveloppe musculaire assez lâche autour du sac rénal, cette musculature fait à peu près complètement défaut chez *Firoloida*. D'autre part, l'hypothèse de REUPSCH assigne des fonctions différentes au sac et aux canalicules rénaux; chez *Pterotrachea* comme chez *Firoloida*, les caractères histologiques de l'épithélium qui tapisse le sac rénal et ceux du revêtement épithélial des canalicules sont strictement comparables. Le sac rénal affecte, avec le sang de la cavité générale, les mêmes rapports de contact intime que les canalicules, ce qui signifie que toutes les prémices d'une fonction identique des deux parties constitutives du rein se trouvent réalisées.

En fait, l'interprétation histophysiologique du rein de *Firoloida* doit tenir compte des notions modernes concernant la part de la filtration et de la résorption dans le fonctionnement rénal des Invertébrés. Il résulte des recherches physiologiques et biochimiques dont KÜMMEL (1965) fait le point que la morphologie de l'appareil excréteur des Mollusques est compatible avec l'hypothèse suivant laquelle le processus d'excrétion de ces animaux se déroulerait, comme chez beaucoup d'autres Invertébrés et chez l'ensemble des Vertébrés, en deux temps, une « urine primaire » étant séparée du sang par un processus de filtration sous pression et introduite dans la lumière de l'organe excréteur, puis modifiée par ce dernier grâce à des phénomènes de résorption. Il y a lieu de rappeler, dans ce contexte, que la réalité d'une filtration se produisant dans le péricarde a été démontrée par l'analyse chimique chez le Lamellibranche *Anodonta cygnea* (PICKEN, 1937; FLORKIN et DUCHATEAU, 1948), chez les Gastéropodes *Haliotis lamellosa* (HARRISON, 1962, et *Limnaea stagnalis* (PICKEN, 1937). Chez ces espèces, l'urine primaire, qui résulte d'une filtration, s'accumule dans le péricarde, est évacuée par le canal réno-péricardique vers le rein et modifiée ici par des processus de résorption.

L'existence, chez les Hétéropodes examinés de ce point de vue, d'un orifice réno-péricardique perméable autorise l'hypothèse suivant laquelle le fonctionnement rénal de ces Prosobranches se déroulerait conformément aux données expérimentalement obtenues chez *Haliotis*. Certaines des particularités cytologiques et histochimiques du rein de *Firoloida desmaresti*, rapportées dans ce paragraphe, seraient faciles à interpréter dans le cadre de cette hypothèse. En effet, l'existence d'une bordure en brosse APS-positive au pôle apical des cellules rénales et l'intensité de l'activité phosphomonoestérasique alcaline incitent à la mise en parallèle de ces cellules avec celles du tube contourné proximal du rein des Vertébrés. La fonction de résorption du tube à bordure en brosse du rein des Vertébrés n'est plus à démontrer et toutes les particularités cytologiques et histochimiques de ce segment du néphron

témoignent clairement de l'intensité du transport de substances, allant de l'apex à la base des cellules. Un fonctionnement du même type expliquerait aisément les caractères des cellules rénales de *Firoloida* qui viennent d'être évoqués. Il y a toutefois lieu de rappeler l'existence de différences de structure non négligeables entre les deux types cellulaires. Le chondriome des cellules rénales de *Firoloida* est beaucoup moins abondant que celui des éléments du tube à bordure en brosse du rein des Vertébrés et la disposition des chondriosomes est assez différente dans les deux cas. Par ailleurs, les techniques de la microscopie photonique ne fournissent aucun indice en faveur de l'existence, dans les cellules rénales de *Firoloida*, des plissements si caractéristiques de la membrane cellulaire au pôle basal des cellules des tubes à bordure en brosse du rein des Vertébrés (β -cyto-membranes). C'est évidemment à l'étude biochimique et à l'expérimentation qu'appartient l'explication définitive du fonctionnement rénal des Hétéropodes, explication dont l'obtention doit paraître difficile en raison des particularités biologiques de ces animaux.

VI. — SYSTÈME NERVEUX

Le système nerveux représente, de tous les appareils de *Firoloida desmaresti*, celui dont l'anatomie a été étudiée avec le plus de soin. Les anciennes recherches, passées en revue dans le mémoire de TESCH (1913), ce dernier travail et les publications de BRÜEL (1921) et de VANNUCCI (1951) comportent toute une série de détails anatomiques dont la synthèse est faite dans les ouvrages consacrés à l'anatomie du système nerveux des Invertébrés (FORTUYN, 1920; HANSTRÖM, 1928; BULLOCK et HORRIDGE, 1965). La cytoarchitectonie des ganglions formant le système nerveux central de *Firoloida* est beaucoup moins bien connue et l'histologie des centres nerveux n'a pour ainsi dire pas été étudiée. L'existence de cellules neurosécrétrices dans les ganglions cérébroïdes de *Firoloida desmaresti* a toutefois été signalée et des relations entre le cycle sécrétoire de ces éléments d'une part, l'état de l'appareil reproducteur d'autre part ont été mises en évidence (GABE, 1951a).

L'étude anatomique du système nerveux et l'analyse cytoarchitectonique des ganglions sont volontairement laissées en dehors de ce travail; en effet, le matériel dont je disposais a été traité en vue de l'étude des autres appareils, les imprégnations neurofibrillaires n'ayant pas été mises en œuvre. A côté de celles-ci, la coloration vitale au bleu de méthylène aurait été indispensable à une vraie analyse architectonique, allant au-delà de l'identification de quel-

ques trajets nerveux. Il doit donc paraître opportun de laisser entièrement de côté cette question, tout en signalant l'opportunité de recherches systématiques orientées dans ce sens. Un rappel sommaire des données anatomiques acquises dans ce domaine paraît néanmoins indiqué, d'autant que la topographie du système nerveux des Hétéropodes n'est décrite dans aucun travail d'ensemble rédigé en français.

Certains des traits d'organisation généraux du système nerveux sont communs à *Firoloida* et aux autres Hétéropodes. Il y a lieu de rappeler, dans cet ordre d'idées (voir HANSTRÖM, 1928; BULLOCK et HORRIDGE, 1965, pour la bibliographie) que parmi les *Atlantidae*, *Oxygyrus keraudreni* est pourvu d'un système nerveux typique de Gastéropode streptoneure, les ganglions cérébroïdes et pleuraux étant nettement individualisés; des connectifs relient les premiers aux ganglions buccaux et pédieux; la boucle viscérale, nettement chiastoneure, comporte, comme d'habitude, trois ganglions (supra-intestinal, viscéral, sous-intestinal).

Chez tous les autres Hétéropodes (*Atlanta*, *Carinariidae* et *Pterotracheidae*) les ganglions cérébroïdes et pleuraux sont réunis en un complexe unique; les connectifs cérébro-pédieux et pleuro-pédieux sont fusionnés chez *Atlanta* et chez les *Pterotracheidae*; ils sont nettement distincts chez *Carinaria*.

Des connexions homolatérales, inconnues chez tous les autres Mollusques, relient les ganglions pédieux aux ganglions de la boucle viscérale; ces anastomoses pédo-viscérales existent chez les *Carinariidae* et les *Pterotracheidae*.

La boucle viscérale de *Pterotrachea* et de *Firoloida* ne comporte que deux ganglions, la plupart des auteurs estimant que la fusion porte sur les ganglions sous-intestinal et viscéral.

La chiastoneurie est évidente chez les *Atlantidae* et les *Carinariidae*; elle devient difficile à apprécier chez *Pterotrachea*, du fait d'une fusion assez poussée des connectifs cérébro-pédieux et pleuroviscéraux. Anatomiquement unis et formant des troncs uniques jusqu'aux ganglions pédieux, ces connectifs se continuent, à la face aborale des ganglions pédieux, par des connectifs pédio-viscéraux distincts des anastomoses pédo-viscérales. Ces connectifs se fusionnent partiellement en un tronc commun, mais leur décussation apparaît encore à l'examen des montages *in toto* ou des coupes sériées. C'est chez *Firoloida desmaresti* que la chiastoneurie est la plus effacée, puisque les connectifs issus de la partie aborale du ganglion pédieux s'unissent en un tronc unique, dont la ramification en branches, qui se fait au voisinage du *nucleus*, est sujette à des variations individuelles très importantes. Le mémoire de BRÜEL (1921) comporte une étude détaillée de cette variabilité individuelle, dont la complexité interdit tout rappel dans le cadre du présent travail.

La morphologie externe des ganglions et les émergences des troncs nerveux ont fait, chez *Firoloida*, l'objet d'une étude minutieuse de TESCH (1913), dont les données essentielles sont rappelées ici.

Les ganglions cérébroïdes sont plus massifs, plus ramassés que chez *Pterotrachea*. Leur face antérieure donne issue aux troncs nerveux suivants, pairs et symétriques par rapport au plan sagittal :

— le connectif cérébro-buccal, allant vers les ganglions buccaux, pairs, situés ventralement par rapport à la portion initiale de l'œsophage, à la partie aborale du bulbe buccal. Grossièrement arrondis, réunis entre eux par une commissure assez courte, les ganglions buccaux donnent issue à trois nerfs, également pairs et symétriques, qui innervent le bulbe buccal, la lèvre circulaire qui borde l'orifice buccal ainsi que l'œsophage.

- un nerf dorsal, fin, destiné au mufle;
- un nerf qui se dirige vers la partie antérieure de la capsule oculaire et qui innerve, en outre, les tentacules du mâle.

Des faces latérales du ganglion cérébroïde partent trois nerfs, à savoir :

- un nerf destiné à la partie dorsale de la capsule oculaire;
- le nerf optique;
- le nerf statique.

De la face aborale du ganglion cérébroïde partent, à côté d'un nerf assez grêle, destiné à la partie du corps situé en arrière des yeux, les connectifs cérébro-pédieus et pleuro-pédieus, réunis en un tronc commun. Les gros troncs en question contiennent, en outre, les connectifs pleuro-viscéraux, mais les interprétations des auteurs classiques divergent à ce sujet. En effet, TESCH (1913) admet l'atrophie, chez les *Pterotracheidae*, du connectif pleuro-viscéral droit, unissant le ganglion cérébroïde droit au ganglion gauche de la boucle viscérale; seul le connectif pleuro-viscéral gauche existerait donc chez *Firoloida* et serait contenu dans le connectif cérébro-pédieus gauche. Les autres auteurs cités au début de ce paragraphe décrivent et figurent, chez *Pterotrachea*, les deux connectifs pleuro-viscéraux, anatomiquement confondus avec les connectifs cérébro-pédieus.

Les ganglions pédieux, situés dans un plan transversal correspondant à la partie antérieure de la nageoire, forment une masse aplatie, divisée en deux par un sillon sagittal assez peu profond, faisant le tour de l'organe. Leur face orale reçoit les connectifs cérébro-pédieus, non croisés. Toutes les descriptions classiques et les figures qui leur sont jointes illustrent ce dernier fait; seule l'étude de VANNUCCI (1951) fait état d'une décussation des connectifs cérébro-pédieus, située avant la jonction de ceux-ci avec les ganglions pédieux (VANNUCCI, 1951, p. 78 et pl. 2, fig. 8). L'examen de quatre individus de *Firoloida desmaresti*, montés *in toto*, me

permet de confirmer entièrement les descriptions classiques et d'écartier l'interprétation suivant laquelle la chiastoneurie se traduirait, chez cette espèce, par une décussation intéressant non seulement le ou les connectifs pleuro-viscéraux, mais également les connectifs cérébro-pédieux, avec lesquels ils sont anatomiquement confondus. La question est compliquée du fait que l'étude de VANNUCCI porte sur une espèce considérée comme état *Firoloida lesueuri* (D'ORBIGNY, 1936); or, TESCH (1949, p. 8 et 47) ne retient, dans le genre *Firoloida*, qu'une seule espèce valide, à savoir *Firoloida desmaresti*. Il y a lieu de faire remarquer, en outre, qu'il serait difficile de concevoir l'omission, dans l'ensemble des descriptions classiques, d'une disposition anatomique aussi particulière que la décussation des connectifs cérébro-pédieux, qui représenterait une exception unique parmi les Gastéropodes Prosobranches. Une très grande variabilité individuelle de l'anatomie de certains connectifs est bien connue chez *Firoloida desmaresti* (BRÜEL, 1921), mais les nombreuses différences individuelles minutieusement analysées par ce dernier auteur portent sur la disposition et la ramification des connectifs issus de la face aborale des ganglions pédieux, mais non sur les connectifs cérébro-pédieux. Il paraît donc impossible de retenir, sans l'apport de recherches complémentaires portant sur un matériel nombreux, l'interprétation proposée par VANNUCCI (1951).

Mis à part les connectifs cérébro-pédieux, les ganglions pédieux donnent issue aux troncs suivants :

- trois paires de nerfs destinés aux portions antérieure, moyenne et postérieure du corps;
- une paire de nerfs pour les parties ventrales du corps, situées distalement par rapport à la nageoire;
- une paire de nerfs assez grêles, formant, avec les suivants, un tronc commun allant aux ganglions viscéraux et représentant donc les anastomoses pédo-viscérales;
- une paire de nerfs qui se fusionnent avec les précédents pour former le tronc commun, impair et médian, mentionné ci-dessus; ce dernier suit l'aorte et se résoud, à proximité du *nucleus*, pour donner des branches dont certaines représentent les nerfs caudaux, alors que d'autres rejoignent les ganglions viscéraux;
- les nerfs de la nageoire.

Les ganglions viscéraux sont au nombre de deux; le droit, plus volumineux, innerve le cœur, le rein et l'osphradium, un amas de cellules ganglionnaires étant situé à la base de ce dernier organe; il est généralement admis que ce ganglion résulte de la fusion des ganglions supra-intestinal et viscéral. Le deuxième ganglion viscéral, également supra-intestinal du point de vue anatomique, cor-

respondrait, du point de vue de la morphologie comparée, au ganglion sous-intestinal; plus petit que le précédent, il innerve l'intestin et la gonade.

Les différences anatomiques majeures par rapport à *Pterotrachea* sont donc, d'après TESCH (1913) la fusion des nerfs caudaux et des anastomoses pédo-viscérales, avec formation d'un tronc commun qui se ramifie secondairement, ainsi que la fusion du ou des connectifs pleuro-viscéraux avec le ou les connectifs cérébro-pédieux, puis avec l'anastomose pédo-viscérale, la décussation des fibres pleuro-viscérales se faisant au sein des ganglions pédieux.

L'histologie des centres nerveux de *Firoloida desmaresti* ne semble pas avoir été étudiée par les auteurs dont les travaux représentent la base du rappel anatomique donné ci-dessus. Parmi les autres Hétéropodes, seule *Pterotrachea* a été examinée avec soin par REUPSCH (1912); c'est donc la monographie de ce dernier auteur qui fournit le barème de comparaison avec les constatations exposées ci-dessous.

Les ganglions, connectifs et troncs nerveux de *Firoloida* sont entourés d'une gaine que l'adoption de la nomenclature de REUPSCH devrait faire qualifier de perinèvre; en réalité, les rapports de cette gaine avec le tissu nerveux sont ceux d'un épινèvre et c'est donc ce dernier terme qui est adopté ici. L'épινèvre de *Firoloida desmaresti* est nettement moins épais que celui de *Pterotrachea*; en effet, REUPSCH indique, pour *Pterotrachea coronata* et *mutica* une épaisseur moyenne de 4 μ , alors que celle de l'épινèvre de *Firoloida*, espèce notablement plus petite, n'atteint que rarement 2 μ . Il s'agit, de toute manière, d'une gaine riche en fibres, au sein de laquelle se trouvent d'assez rares cellules conjonctives, à noyaux le plus souvent allongés, riches en chromatine; les cytoplasmes des éléments en question sont assez difficiles à délimiter sur préparations colorées par les méthodes topographiques. Quant aux fibres, elles sont cyanophiles, APS-positives et se rapprochent par tous leurs caractères morphologiques des fibres collagènes; le métachromasie après coloration au bleu de toluidine, signalée par REUPSCH chez *Pterotrachea*, n'existe pas chez *Firoloida*. Les variations d'épaisseur de l'épινèvre lors de son passage de la surface des ganglions à celle des gros troncs nerveux ne sont pas importantes, au moins dans la partie initiale des connectifs et commissures. Il va de soi que les nerfs plus grêles sont entourés d'une gaine plus fine.

Du point de vue de l'anatomie microscopique, la constitution des ganglions nerveux de *Firoloida desmaresti* correspond au schéma général des Prosobranches Monotocardes. Une écorce cellulaire, formée de cellules nerveuses et névrogliales, entoure un neuropile central constitué de fibres nerveuses; ces dernières for-

ment des tractus entrecroisés dans tous les sens (fig. 42). On rencontre également des zones d'allure glomérulaire. Le neuropile contient, en outre, des cellules névrogliales. A côté de ces éléments constitutifs, communs à tous les ganglions, les ganglions cérébroïdes contiennent des cellules neurosécrétrices très particulières, dont les caractères morphologiques et l'évolution au cours du cycle reproducteur ont été définis dans un travail précédent (GABE, 1951a).

Les cellules nerveuses sont de taille petite ou moyenne; comme chez *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912), leur grand diamètre oscille entre 15 et 40 μ ; les éléments les plus volumineux siègent dans les ganglions pédieux. Les centres nerveux de *Firoloida* — et ceux des autres Hétéropodes — ne contiennent pas les énormes cellules nerveuses couramment qualifiées par les neuro-anatomistes de « neurones géants ». De même, on ne rencontre pas les petites cellules nerveuses (cellules caryochromes) si caractéristiques des centres nerveux des Arthropodes.

La morphologie générale de ces cellules est celle de neurones unipolaires. Piriformes à noyaux centraux, les péricaryones sont pourvues de cônes d'émergence très nets, point de départ de prolongements dont la destinée ultérieure n'est pas étudiée ici; chez *Pterotrachea mutica* et *coronata*, explorées au moyen des techniques neurofibrillaires, le prolongement se divise en plusieurs branches, cette ramification se faisant à l'intérieur du neuropile central du ganglion, c'est-à-dire à faible distance du péricaryone d'origine. Les noyaux des cellules nerveuses de *Firoloida desmaresti* sont, dans l'ensemble, assez clairs, des mottes de chromatine petites et anguleuses, écartées les unes des autres, étant disposées sans ordre précis; un nucléole volumineux, sphérique et le plus souvent central est facile à identifier même après coloration par les méthodes histologiques dites générales.

Les cytoplasmes des neurones apparaissent le plus souvent homogènes après fixation par les mélanges à base d'alcool ou par ceux qui contiennent de l'acide acétique; on ne trouve pas, chez *Firoloida*, les nombreuses « vacuoles » caractéristiques des neurones des Gastéropodes Euthyneures; cette donnée est à rapprocher du résultat entièrement négatif que donne la recherche des lipides osmiophiles. Le chondriome est représenté par des chondriocontes relativement courts, disposés sans ordre net au sein du cytoplasme; ces éléments sont surtout abondants dans les neurones de grande taille (fig 43); on en rencontre couramment dans les cônes d'émergence des prolongements. La détection des ribonucléines montre, suivant les cas, soit de véritables corps de Nissl, soit des zones basophiles plus ou moins étendues, souvent périnucléaires. Les cellules nerveuses de *Firoloida desmaresti* contiennent, à côté d'une certaine quantité de glycogène, de rares inclusions naturellement

colorées en jaune clair, faiblement APS-positives et réductrices, prenant, sur coupes à la paraffine, le noir Soudan B; ces caractères histochimiques correspondent à ceux des chromolipoides au sens large du terme. Il y a lieu d'insister sur la rareté relative de ces inclusions, qui sont beaucoup plus abondantes dans les neurones des Gastéropodes Euthyneures. Par ailleurs, les neurones de *Firoloida* ne sont le siège d'aucune accumulation particulière de protides décelables par les procédés utilisés en vue de ce travail, ne contiennent ni calcium ionique ni fer figuré, mais sont pourvues d'une nette activité phosphomonoestérasique alcaline histochimiquement décelable.

Le neuropile est entouré, dans la plupart des cas, d'une écorce plus ou moins épaisse de cellules ganglionnaires, mais ce revêtement n'est pas toujours continu; il existe des zones où le neuropile affleure à la surface et se trouve ainsi au contact de l'épînèvre; la partie aborale des ganglions cérébroïdes comporte deux régions de ce type. Les caractères histologiques des divers neuropiles des ganglions de *Firoloida desmaresti* ne présentent rien de particulier par rapport aux autres Gastéropodes Prosobranches et il n'y a pas lieu de s'étendre à leur sujet. Des alignements de gliosomes, surtout nets après fixation cytologique et coloration mitochondriale, mais également décelables après coloration topographique, dessinent les principaux trajets nerveux intraganglionnaires.

Les cellules névrogliales apparaissent surtout grâce à leurs noyaux denses et souvent à contours anguleux; on les rencontre aussi bien dans l'écorce cellulaire que dans les neuropiles. Les cytoplasmes de ces éléments sont beaucoup plus difficiles à identifier sur préparations traitées par les méthodes dites générales. Dans la plupart des cas, les cellules névrogliales ont une forme étoilée; des prolongements cytoplasmiques entourent les péricaryones et les fibres des neuropiles; certains de ces prolongements rejoignent l'épînèvre. Les gliosomes sont APS-positifs, cette réactivité persistant après action de la diastase du malt et allant de pair avec l'absence de mucopolysaccharides acides; elle est probablement due à la présence de glycoprotéines au sens large du terme et la mise en évidence des gliosomes par la réaction à l'alloxane-Schiff ainsi que par la tétrazoréaction de Danielli plaide dans le même sens. La recherche des lipides osmiophiles ainsi que celle des activités phosphomonoestérasiques alcalines donnent des résultats négatifs dans les cellules névrogliales.

L'existence, chez *Firoloida desmaresti*, de cellules neurosécrétrices a été envisagée à titre d'hypothèse par VANNUCCI (1951), cet auteur se fondant sur certains résultats de REUPSCH (1912); en effet, REUPSCH signale la présence, dans la région médiodorsale des ganglions cérébroïdes, de part et d'autre du plan sagittal, de cellules

dont les caractères morphologiques sont très différents de ceux des neurones banaux. Il s'agit, chez *Pterotrachea mutica* et *Pt. coronata*, d'éléments grossièrement sphériques, dont le corps cellulaire est occupé, en majeure partie, par une volumineuse « vacuole », le noyau étant rejeté à la périphérie. VANNUCCI discute la présence éventuelle de cellules de ce type dans les ganglions cérébroïdes de *Firoloida* et soulève le problème de leurs rapports avec un éventuel phénomène de neurosécrétion. L'année même de la parution du travail de VANNUCCI et indépendamment de cet auteur, les cellules neurosécrétrices de *Firoloida desmaresti* ont été identifiées grâce à leurs particularités morphologiques et grâce à leur évolution au cours du cycle reproducteur (GABE, 1951a).

Les cellules en question occupent, chez *Firoloida desmaresti*, un emplacement qui correspond exactement à celui qui vient d'être rappelé à propos de *Pterotrachea* (fig. 42). Leurs caractères morphologiques subissent des modifications très importantes en fonction d'un cycle sécrétoire dont seul le dernier stade a été décrit et figuré, chez *Pterotrachea*, par REUPSCH. En effet, la cellule neurosécrétrice ne diffère, au début de ce cycle, du neurone banal que par la densité un peu plus grande de la chromatine du noyau ainsi que par la position périphérique des blocs de substance basophile, riches en ribonucléines (corps de Nissl). Le produit de sécrétion apparaît sous forme de granulations régulièrement arrondies, assez petites, fortement acidophiles et APS-positifs, dépourvus de la moindre affinité pour l'hématoxyline chromique de la méthode

PLANCHE VII. — Centres nerveux, organes des sens.

FIG. 41. — Coupe sagittale du ganglion cérébroïde d'une femelle au début de la vitellogenèse. Bouin, Mann-Dominici, 375 diamètres. Remarquer les cellules neurosécrétrices (partie dorsale de la couche cellulaire du ganglion).

FIG. 43. — Neurones plasmochromes du ganglion pédieux. Helly, hématoxyline au fer, 100 diamètres. Remarquer l'abondance des chondriosomes dans les péricaryones.

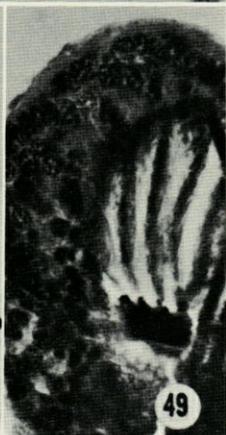
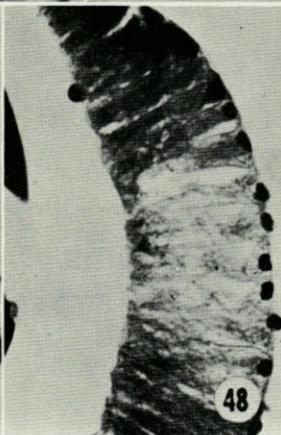
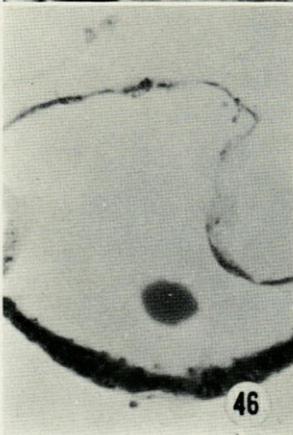
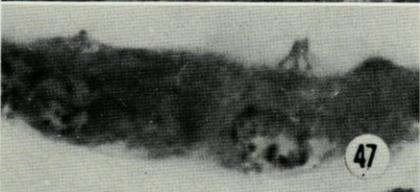
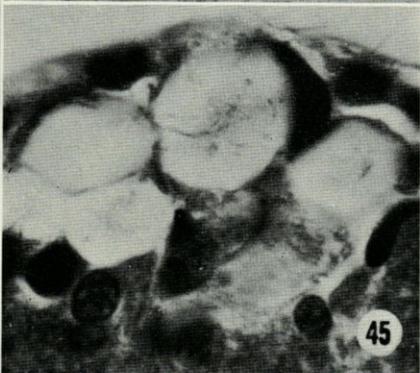
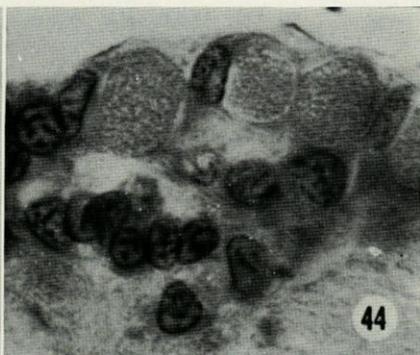
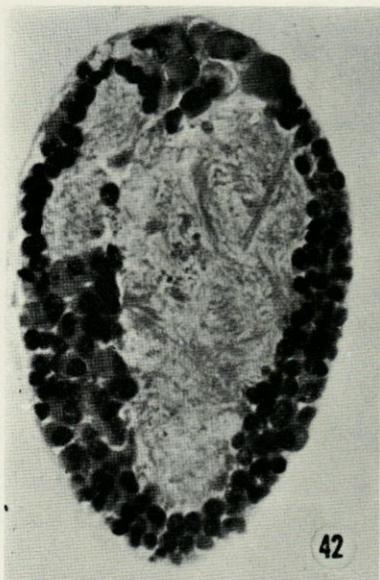
FIG. 44 et 45. — Cellules neurosécrétrices du ganglion cérébroïde de femelles fixées au début de la vitellogenèse (fig. 44) et en pleine ponte (fig. 45). Bouin, hémalun-picro-indigocarmin, 1 000 diamètres. Remarquer les volumineuses inclusions acidophiles dans les cellules neurosécrétrices de l'animal fixé au début de la vitellogenèse et leur dissolution au moment de la ponte.

FIG. 46. — Vue d'ensemble du statocyste. Flemming, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer la matrice organique du statolithe dans la lumière de la vésicule et la *macula* (partie basse de la vésicule).

FIG. 47. — Détail de la même préparation, 1 500 diamètres. La coupe intéresse les cellules sensorielles péricentrales de la *macula*, dont les cils apparaissent nettement.

FIG. 48. — Coupe transversale de la cornée. Bouin, réaction à l'APS-hématoxyline de Groat, 375 diamètres. Remarquer l'aspect « clair » des cellules cornéennes centrales.

FIG. 49. — Rétine en coupe transversale. Flemming, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer les alignements de « bâtonnets » et la limitante homogène qui les recouvre.



de Gomori et pour la fuchsine-paraldéhyde. La tendance à la coalescence de ces grains de sécrétion est très grande; leur augmentation de nombre va de pair avec la fusion en une volumineuse inclusion sphérique, homogène et douée des mêmes affinités tinctoriales que les premiers grains. Cette inclusion remplit la majeure partie du corps cellulaire; le noyau, aplati en galette, est rejeté à la périphérie de la cellule. Ainsi se trouve réalisé l'aspect en « châton de bague » caractéristique des cellules neurosécrétrices des Hétéropodes au stade de mise en charge, aspect très éloigné de celui de la cellule nerveuse banale (fig. 44). Il y a lieu de rappeler que des cellules neurosécrétrices pourvues des mêmes caractères morphologiques généraux ont été signalées chez des animaux très éloignés des Hétéropodes dans la classification zoologique, en particulier chez le Sipunculien *Phascolion strombi* (GABE, 1953), chez le Xiphosure *Xiphosura (Limulus) polyphemus* (B. SCHARRER, 1941) et chez le Téléostéen *Cristiceps argentatus* (E. et B. SCHARRER, 1954). Quoi qu'il en soit, la suite du cycle sécrétoire est représentée par la redissolution intracytoplasmique des inclusions volumineuses qui viennent d'être décrites; d'homogènes, celles-ci deviennent granuleuses, se décomposent en une série de traînées qui disparaissent progressivement; c'est l'aspect « vidé » de la cellule neurosécrétrice, stade ultime du cycle sécrétoire, qui a été, seul, analysé et figuré par REUPSCH (fig. 45).

L'exploration méthodique des autres organes au cours du cycle sécrétoire fait apparaître une relation des plus nettes entre l'état des cellules neurosécrétrices d'une part, celui de l'appareil reproducteur d'autre part. Chez les animaux des deux sexes dont la gamétogenèse n'est pas encore active, les cellules neurosécrétrices se trouvent au stade de « mise en charge » plus ou moins avancée. Les mâles dont la spermatogenèse est achevée et les femelles fécondées, dont le réceptacle séminal contient des spermatozoïdes montrent, au contraire, des cellules neurosécrétrices « vidées ».

Du point de vue anatomique, la comparaison des centres nerveux de *Firoloida* avec ceux des autres Hétéropodes a été faite un certain nombre de fois. Les mémoires de REUPSCH (1912), TESCH (1913, 1949), BRÜEL (1921), ainsi que les traités d'anatomie comparée du système nerveux des Invertébrés, cités au début de ce chapitre, comportent une abondante documentation à ce sujet et il est donc inutile de s'y étendre ici.

Les caractères histologiques des neurones banaux, des cellules névrogliques, des neuropiles et de l'épinèvre sont les mêmes chez *Firoloida* et chez *Pterotrachea*; des constatations inédites, se rapportant à *Carinaria lamarcki* et aux *Atlantidae* me permettent d'affirmer la remarquable uniformité histologique du système ner-

veux des Hétéropodes, donnée qui souligne, une fois de plus, la grande homogénéité de cette tribu de Gastéropodes Prosobranches.

Quant aux cellules neurosécrétrices, dont la morphologie et le cycle sécrétoire ont été décrits ci-dessus, il y a lieu d'insister sur le caractère très particulier de leur structure; en effet, ces éléments sont très différents des péricaryones neurosécréteurs décrits chez les autres Gastéropodes Prosobranches (voir GABE, 1965*b*, *c* pour la bibliographie). Au sein de la tribu des Hétéropodes l'uniformité du siège et de la morphologie des cellules neurosécrétrices est, au contraire, saisissante; en effet, les *Atlantidae* et *Carinaria lamarcki* sont pourvus de péricaryones neurosécréteurs qui siègent dans les ganglions cérébroïdes et tous les éléments de la description donnée ci-dessus sont applicables aux cellules en question (GABE, 1953).

Du point de vue histophysiologique, les relations entre l'état des péricaryones neurosécréteurs et celui de l'appareil génital correspondent à des notions admises par la plupart des auteurs actuels; il n'est peut-être pas inutile de rappeler que c'est à propos des Hétéropodes qu'a été affirmée pour la première fois (GABE, 1951*a*) l'existence d'un rapport entre la neurosécrétion et le cycle reproducteur des Gastéropodes. Des particularités du fonctionnement de l'appareil génital, envisagées dans un chapitre suivant, expliquent la netteté toute particulière de ces relations, telles qu'elles apparaissent chez *Firoloida desmaresti*.

VII. — ORGANES DES SENS

La parcimonie des données anatomiques et histologiques relatives à *Firoloida desmaresti*, déjà mentionnée à propos de la plupart des organes envisagés ici, est valable pour les organes des sens. Il n'existe, à ma connaissance, aucun travail consacré aux récepteurs sensoriels cutanés et même les bourgeons sensoriels si nets qui entourent l'orifice buccal ne semblent pas avoir été étudiés. L'osphradium est, certes, mentionné dans toutes les descriptions anatomiques, mais même les techniques de l'anatomie microscopique ne semblent pas avoir été appliquées à son étude. Le statocyste est bien connu grâce à l'excellent travail de TSCHACHOTIN (1907); les anciennes publications de HENSEN (1866), KEFERSTEIN (1876), apportent des descriptions et des figures relatives à l'anatomie microscopique de l'œil, mais même cet organe est beaucoup moins bien connu que chez les autres Hétéropodes.

Les données personnelles exposées ci-dessous ne représentent, en matière d'histologie des organes sensoriels de *Firoloida desmaresti*, qu'une première approximation. En effet, les techniques à

proprement parler neurohistologiques n'ont pas été maniées au cours de ce travail et leurs résultats sont, dans l'état actuel de nos connaissances, indispensables à une étude correcte des récepteurs sensoriels. Il y a donc lieu d'insister sur le fait que la véritable étude histologique des organes sensoriels de *Firoloida* reste à faire.

A côté de récepteurs cutanés libres, dont l'importance en physiologie neurosensorielle des Mollusques est bien connue (voir à ce sujet BULLOCK et HORRIDGE, 1965), mais qui restent entièrement en dehors de ce travail, il y a lieu d'envisager successivement les récepteurs sensoriels groupés autour de l'orifice buccal et l'osphradium qui représentent des organes des sens chimiques, le statocyste et l'œil.

A. Bourgeons sensoriels péribucaux

La fréquence, autour de l'orifice buccal, de bourgeons épithéliaux comparables à ceux qui ont été décrits par REUPSCH (1912) chez *Pterotrachea* a été signalée à propos de l'étude du tégument (fig. 9 à 12). Ces formations sont surtout abondantes dans la partie dorsale de la lèvre circulaire qui délimite l'orifice buccal, mais on en rencontre également du côté ventral. Elles tranchent sur l'épithélium avoisinant par la hauteur légèrement plus grande des cellules et surtout par leur groupement qui évoque celui des feuilles dans un bourgeon, d'où leur nom classique.

Les limites des bourgeons par rapport aux cellules épithéliales banales sont moins tranchées que chez *Pterotrachea*, cette différence étant liée à une épaisseur nettement moindre de la gaine conjonctive qui entoure les structures en question; les affinités tinctoriales de la lame conjonctive qui délimite les bourgeons et ses caractères histochimiques sont les mêmes que ceux des autres structures fibreuses du tissu conjonctif et des membranes basales.

Quant à la constitution cellulaire des bourgeons en question, l'étude de *Pterotrachea mutica* et *Pt. coronata* avait conduit REUPSCH (1912) à distinguer trois catégories. Certains des bourgeons sont constitués, chez les espèces qui viennent d'être mentionnées, de cellules groupées en bulbe d'oignon, mais de hauteur égale à celle des cellules épithéliales avoisinantes; pourvues de noyaux très denses et de cytoplasmes peu colorables, ces cellules ne contiennent aucun produit de sécrétion et ne portent aucune différenciation apicale particulière. Dans d'autres bourgeons, il existe, à côté de cellules strictement comparables à celles qui viennent d'être décrites, de volumineux mucocytes prismatiques, dont un prolongement apical traverse la cuticule. Une troisième catégorie de bourgeons comporte des cellules de soutien prismatiques, identiques à celles qui existent dans les deux catégories précédentes, ainsi que des cellules sensorielles hautes et grêles, à prolongement basal traversant

la membrane basale; le prolongement apical de ces cellules forme une sorte de bâtonnet qui traverse la cuticule. Pourvues de noyaux basaux, ces cellules sensorielles seraient souvent très colorables chez *Pterotrachea*.

Deux seulement des trois catégories de bourgeons péribuccaux individualisés chez *Pterotrachea* existent dans le cas de *Firoloida*. En effet, l'exploration des préparations ne montre pas les bourgeons de la première catégorie de REUPSCH, constitués uniquement de cellules épithéliales et dépourvus à la fois de mucocytes et de cellules sensorielles. Les deux autres catégories sont, au contraire, bien représentées.

Les bourgeons sensoriels (fig. 9, 10, 11) sont constitués d'une vingtaine de cellules dont la hauteur dépasse légèrement celle des éléments épidermiques avoisinants, d'où un faible soulèvement en dôme de la surface du tégument. Groupées de la manière qui a été décrite ci-dessus, les cellules en question sont de deux types. Certaines d'entre elles, prismatiques ou légèrement effilées aux deux extrémités, sont pourvues de noyaux basaux, assez clairs, les nucléoles apparaissant nettement. Les cytoplasmes de ces cellules ont, après fixation topographique, une structure aréolaire; ils sont dépourvus de glucides décelables par les méthodes utilisées ici, ne contiennent aucune accumulation particulière de protides et se montrent faiblement acidophiles après mise en œuvre des techniques topographiques. Elles correspondent, de toute évidence, aux cellules de soutien décrites par REUPSCH dans les bourgeons sensoriels péribuccaux de *Pterotrachea*. D'autres cellules, nettement plus étroites, sont coniques ou fusiformes. Leurs noyaux occupent un emplacement central; plus étroits que ceux des cellules de soutien, ils sont nettement plus riches en chromatine que ceux-ci et les nucléoles ne peuvent généralement pas être distingués après coloration topographique. Les cytoplasmes de ces éléments présentent, après fixation par les liquides contenant de l'acide acétique ou de l'alcool, une très faible affinité pour les colorants basiques; cette affinité est beaucoup plus nette après mise en œuvre des fixateurs chromo-osmiques; elle n'est pas due à une teneur particulièrement élevée en ribonucléines. Les colorations par l'hématoxyline au fer font apparaître, après fixation par le liquide de Flemming, une striation cytoplasmique parallèle au grand axe des cellules. Dans les mêmes conditions de fixation, l'affinité pour la fuchsine basique du trichrome de Ramon y Cajal est telle que l'ensemble du corps cellulaire prend une teinte rouge homogène. Les pôles apicaux des cellules en question, dont la nature sensorielle est suggérée par tous les caractères morphologiques qui viennent d'être évoqués sont étirés en bâtonnets qui traversent la cuticule et font saillie à la surface du tégument.

Une deuxième catégorie de bourgeons épidermiques péri-buccaux est caractérisée par la présence, entre des cellules strictement comparables aux éléments de soutien des bourgeons sensoriels, de mucocytes correspondant aux « cellules caliciformes » décrites par REUPSCH dans certains des bourgeons péri-buccaux de *Pterotrachea*. Prismatiques et plus larges que les cellules de soutien, ces mucocytes sont pourvus de noyaux toujours basaux, assez riches en chromatine, les nucléoles n'étant nets qu'après coloration par le vert de méthyle-pyronine ou par la galloxyanine. La majeure partie du corps cellulaire de ces éléments se montre cyanophile après coloration par les trichromes usuels; on y décèle, assez rarement, des boules d'un produit de sécrétion; dans la plupart des cas, toute la région supranucléaire est occupée par une volumineuse flaque homogène, dont toutes les affinités tinctoriales et caractères histochimiques illustrent la richesse en mucopolysaccharides très acides. En effet, ce produit de sécrétion est doué d'une forte affinité pour les laques aluminiques d'hématoxyline; il prend énergiquement le mucicarmin de Mayer et le bleu alcian, reste incolore après mise en œuvre de la réaction à l'APS; la réaction métachromatique au bleu de toluidine lui confère la teinte rouge intense correspondant à la métachromotopie γ . Il y a lieu de signaler que le produit de sécrétion riche en mucopolysaccharides acides remplit toute la partie apicale des cellules; c'est à sa présence qu'est due la mise en évidence très nette, par toutes les méthodes de détection des sulfomucopolysaccharides, d'un prolongement cellulaire qui traverse la cuticule (fig. 12) et par l'intermédiaire duquel le produit de sécrétion est déversé à l'extérieur. Les images de mucocytes « vidés » sont exceptionnelles sur mes préparations et l'hypothèse d'un fonctionnement continu de ces éléments ne peut pas être exclue.

L'interprétation histophysiologique des bourgeons épidermiques péri-buccaux correspondant à la première catégorie, c'est-à-dire pourvus de cellules sensorielles, paraît aisée; conformément aux données de REUPSCH, ces structures sont à considérer comme étant des récepteurs sensoriels. Seule l'étude physiologique permettrait de décider s'il s'agit de récepteurs tactiles ou d'organes d'un sens chimique, mais cette deuxième hypothèse paraît de loin la plus probable. Il y a lieu d'ajouter que l'étude détaillée des cellules sensorielles et de leurs prolongements apicaux bénéficierait grandement de l'application des techniques de la cytologie infra-structurale.

Quant aux bourgeons péri-buccaux pourvus de mucocytes, leur interprétation est rendue difficile du fait que les techniques mises en œuvre dans ce travail n'ont pas permis d'identifier d'authentiques cellules sensorielles. Le caractère tout provisoire de cette

donnée négative va de soi; seule l'application, à un matériel abondant et correctement fixé, des techniques à proprement parler neurohistologiques permettrait d'affirmer, le cas échéant, l'absence, dans les bourgeons péribuccaux pourvus de mucocytes, de récepteurs sensoriels. Il faut noter, à ce sujet, que REUPSCH (1912), dont le travail comporte la description de préparations obtenues par imprégnation neurofibrillaire, n'a pas réussi à mettre en évidence des cellules sensorielles ou des terminaisons nerveuses dans les bourgeons péribuccaux à mucocytes de *Pterotrachea*; cet auteur estime, en conséquence, que seuls les bourgeons contenant des cellules sensorielles décelables après coloration topographique représentent véritablement des organes sensoriels; il n'en est pas moins vrai que la reprise de cette étude au moyen des techniques actuelles paraît très opportune.

B. Osphradium

L'osphradium des Hétéropodes a été identifié dès les travaux d'ensemble de GEGENBAUR (1855) et de LEUCKART (1855), mais son interprétation correcte et son homologation à l'organe correspondant des autres Gastéropodes Prosobranches sont dues à SPENGLER (1881). Toutes les descriptions de la morphologie externe des Hétéropodes en font état et des figures indiquant son emplacement existent dans la plupart des travaux consacrés à *Firoloida desmaresti*, fussent-ils d'orientation faunistique. Mais l'étude histologique de l'osphradium de *Firoloida* semble avoir été délaissée par les auteurs dont les travaux m'ont été accessibles et même les études de cet organe chez les autres Hétéropodes sont anciennes et sommaires. WARLOMONT (1886) décrit de façon très succincte l'osphradium de *Pterotrachea*. Aucun Hétéropode ne figure parmi les espèces étudiées par BERNARD (1890), si bien que les notions relatives à l'un des principaux chémorécepteurs de ces animaux, mentionnées dans les Traités classiques (LANG, 1900; SIMROTH, 1907) reposent sur le travail de WARLOMONT. Le mémoire plus récent de DEMAL (1955) ne comble pas cette lacune de nos connaissances.

L'emplacement de l'osphradium de *Firoloida desmaresti* correspond strictement à celui qui a décrit chez *Pterotrachea*. De type sessile, cet organe siège près du sommet du *nucleus*, en avant de l'anús, dont le séparent les saillies tégumentaires considérées par certains auteurs comme étant des branchies rudimentaires. Sa forme générale est celle d'un disque, le centre étant marqué d'une très légère dépression, due à une moindre hauteur des cellules.

Les coupes perpendiculaires à la surface montrent que l'organe est formé, dans la partie périphérique, plus haute que le centre, d'une seule rangée de cellules prismatiques; la partie centrale,

déprimée, comporte des cellules nettement plus petites, à disposition moins régulière que celle des éléments périphériques; l'allure générale de cette partie centrale est celle d'un épithélium pseudostratifié au sens de l'anatomie microscopique des Vertébrés, les noyaux étant situés à des hauteurs variables.

Deux catégories cellulaires nettement distinctes forment la partie périphérique de l'organe, à savoir des cellules ciliées et des éléments que leurs caractères morphologiques généraux incitent à qualifier de sensoriels.

Les cellules ciliées, nettement majoritaires dans le bourrelet annulaire qui forme la périphérie de l'organe, mesurent en moyenne $23\ \mu$ de haut; leurs noyaux occupent un emplacement assez proche du pôle basal et sont ovoïdes à grand axe parallèle à la hauteur des cellules; la plus grande dimension des noyaux atteint ou dépasse $6\ \mu$. La chromatine y est disposée en mottes assez volumineuses, écartées les unes des autres, d'où l'aspect clair sur coupes traitées par les méthodes histologiques dites générales. Les nucléoles sont petits, sphériques, difficiles à identifier après coloration topographique. Homogènes ou finement grenus, les cytoplasmes contiennent des chondriocontes assez rares, mais volumineux, disposés dans le sens de la hauteur des cellules. La limite apicale de ces éléments est bordée d'une rangée régulière de corpuscules ciliaires très nets, bien conservés par tous les fixateurs usuels. Ces corpuscules sont en relation avec une abondante ciliation, longue de $10\ \mu$ environ. Du point de vue histochimique, il y a lieu de signaler l'absence de toute accumulation particulière de glucides ou de protides au sein des cytoplasmes, la pauvreté en acide ribonucléique cytoplasmique, allant de pair avec l'acidophilie nette après coloration par les trichromes usuels, l'absence de lipides figurés et le résultat négatif de la recherche des activités phosphomonoestérasiques alcalines.

Entre ces cellules ciliées se trouvent des éléments de même hauteur, mais beaucoup plus étroits, qui attirent l'attention dès l'examen sommaire des préparations en raison de la teinte plus sombre de leurs cytoplasmes. Dans la partie moyenne des corps cellulaires, où siègent les noyaux, le diamètre transversal de ces cellules atteint $4\ \mu$, alors que celui des cellules ciliées est de $10\ \mu$ environ. Les parties basales et apicales de ces éléments sont effilées. Les noyaux sont, dans la plupart de cas, nettement plus riches en chromatine que ceux des cellules ciliées; leurs contours montrent parfois de petites indentations. La partie basale des cytoplasmes, qui apparaît homogène après fixation topographique, est douée d'une nette basophilie, d'où la teinte sombre après mise en œuvre des trichromes usuels; les ribonucléines y sont nettement plus abondantes que dans les cellules ciliées. Le chondriome est repré-

senté par de rares chondricontes, beaucoup plus fins et plus difficiles à mettre en évidence que ceux des cellules ciliées. La partie supranucléaire du corps cellulaire, encore plus grêle que la partie basale, s'insinue entre les pôles apicaux des cellules ciliées avoisinantes et se termine, à la surface de l'osphradium, par des structures de très petite taille, dont le profil évoque les bâtonnets terminaux si fréquents dans les cellules sensorielles des chémorécepteurs, mais dont l'étude détaillée nécessiterait évidemment la mise en œuvre des techniques de la cytologie infrastructurale. Mise à part la plus grande richesse en ribonucléines, les caractères histo-chimiques de ces cellules sensorielles ne diffèrent pas de ceux qui ont été décrits à propos des cellules ciliées. Il y a lieu de signaler que l'examen méthodique des préparations incite à admettre l'existence d'un prolongement basal des cellules sensorielles, mais seule l'étude après imprégnation neurofibrillaire pourrait apporter la certitude à cet égard.

La partie centrale de l'osphradium est constituée de cellules prismatiques dont la hauteur est un peu moindre que celle des éléments ciliés qui forment le bourrelet périphérique. Dans l'ensemble, la disposition des cellules centrales est moins régulière que celle des cellules ciliées et cette impression d'irrégularité est encore accrue par les différences d'emplacement des noyaux, signalées ci-dessus. De taille un peu moindre que dans le cas des cellules ciliées, les noyaux des cellules centrales ne diffèrent pas de ceux-ci par leurs caractères morphologiques généraux. Les cytoplasmes sont homogènes ou finement grenus suivant la fixation mise en œuvre; ils contiennent un chondriome fait de chondriocontes assez rares, rectilignes et disposés dans le sens de la hauteur des cellules. Le pôle apical de ces éléments ne porte aucune différenciation particulière. Il n'existe pas de différence histo-chimique entre ces éléments et les cellules ciliées du bourrelet périphérique. Aucune des méthodes mises en œuvre dans ce travail ne fait apparaître d'hétérogénéité dans la constitution cellulaire de la partie centrale de l'osphradium de *Firoloida desmaresti*. La recherche de cellules sensorielles est restée entièrement négative dans cette région, mais seules les techniques neurofibrillaires et celles de la cytologie infrastructurale pourraient apporter la certitude en la matière.

L'épithélium osphradial repose sur une membrane basale assez épaisse, homogène dans les conditions d'examen de la microscopie photonique; les affinités tinctoriales et les caractères histo-chimiques de cette membrane ne présentent aucune particularité par rapport aux autres membranes basales du corps de *Firoloida*, déjà mentionnées. La membrane basale se continue, au bord de l'organe, par celle de l'épiderme; elle se réfléchit sur l'épînèvre au niveau de deux fentes qui livrent passage aux fibres nerveuses faisant communiquer l'osphradium et le ganglion osphradial, globuleux,

situé à proximité immédiate de la membrane basale sous-osphradiale et au contact du sac rénal.

Il résulte des données qui viennent d'être exposées que l'osphradium de *Firoloida desmaresti* est pourvu des caractères morphologiques habituels de cet organe chez les Gastéropodes Prosobranches; les catégories cellulaires de la zone périphérique correspondent à ceux qui ont été retrouvés chez tous les Gastéropodes étudiés à cet égard (voir DEMAL, 1955 pour la bibliographie). Il y a lieu d'insister sur l'absence de cellules glandulaires, notamment de mucocytes, dans le revêtement épithélial de l'organe, alors que des éléments de ce type sont fréquents chez d'autres Gastéropodes, notamment chez les espèces pourvues d'un osphradium cténidiforme. L'interprétation de la région centrale est plus délicate et ne pourra être donnée de façon définitive que lorsque l'absence de cellules sensorielles aura été vérifiée au moyen des techniques à proprement parler neurohistologiques et de celles de la microscopie électronique.

C. Statocyste

Le statocyste de *Firoloida desmaresti* est connu depuis les premières descriptions anatomiques de cet animal et sa structure, qui ne présente aucune particularité par rapport à celle de l'organe statique de *Pterotrachea*, a été soigneusement décrite à plusieurs reprises. L'excellent mémoire de TSCHACHOTIN (1908) apporte, à côté d'une revue exhaustive des publications antérieures à cette date, l'énoncé d'importants résultats personnels, anatomiques et physiologiques. C'est sur le travail qui vient d'être mentionné que reposent les descriptions de l'organe en question, qui figurent dans les Traités de Zoologie, ainsi que dans les monographies consacrées au système nerveux des Invertébrés. L'examen de mes préparations n'apporte, en ce qui concerne le statocyste, que la confirmation de la description de TSCHACHOTIN et un petit nombre de précision d'ordre histochimique.

Pair et symétrique, le statocyste de *Firoloida* est situé un peu en arrière des ganglions cérébroïdes, auxquels le relie un tractus fibreux. Il s'agit d'une formation sphérique, facile à voir par transparence et dont la taille est variable suivant celle des individus examinés. Le nerf statique, dont l'origine a été mentionnée à propos de l'énumération des troncs nerveux issus du ganglion cérébroïde, aborde l'organe par sa face médioventrale et se divise en une quinzaine de branches qui parcourent des méridiens et rejoignent la *macula statica*, située dorsalement; comme le font remarquer tous les auteurs classiques, cette position particulière est à mettre en rapport avec la posture particulière des Hétéropodes lors de

leurs déplacements. En effet, le pôle morphologiquement dorsal du statocyste est physiologiquement ventral, puisque les Hétéropodes nagent sur le dos. Le secteur de cercle qui sépare le centre de la *macula* et le point où le nerf statique aborde l'organe est d'environ 140°. Au niveau de la *macula*, les fibres terminales du nerf statique se mettent en rapport avec les cellules sensorielles.

Du point de vue de l'anatomie microscopique, la paroi du statocyste comporte une capsule, une couche discontinue de fibres nerveuses et un épithélium au sein duquel existent six types cellulaires (fig. 46 et 47).

La capsule est considérée par les auteurs classiques comme étant acellulaire; TSCHACHOTIN en souligne, à juste titre, l'aspect homogène et estime qu'il pourrait s'agir d'une structure élaborée par les cellules épithéliales du statocyste. En réalité, toutes les particularités morphologiques et tous les caractères histochimiques de cette capsule sont ceux d'une membrane basale; quant à son mode d'élaboration, il paraît difficile de retenir l'hypothèse de TSCHACHOTIN, peu conforme aux données actuellement admises en matière de genèse des membranes basales; l'exploration des préparations montre effectivement de rares noyaux conjonctifs, aplatis et riches en chromatine, donc très différents de ceux des cellules épithéliales de l'organe, qui sont appliqués contre la face externe de la membrane homogène; les caractères morphologiques de ces noyaux correspondent à ceux des rares cellules conjonctives incluses dans les tractus qui réunissent le statocyste au ganglion cérébroïde et à la paroi du corps. Il semble donc légitime d'admettre, dans l'état actuel de nos informations, que la capsule du statocyste représente une structure d'origine conjonctive et que son mode de formation ne diffère pas de celui des autres membranes basales du corps de l'animal.

La couche de fibres nerveuses, nettement individualisée par TSCHACHOTIN, est, comme le signale cet auteur, discontinue; elle est représentée par les fibres « méridiennes » mentionnées ci-dessus et par des fibres plus grêles qui les relient entre elles. Il y a lieu de signaler dès maintenant que la véritable étude neurohistologique du statocyste de *Firoloïda desmaresti* reste à faire, l'examen de mes préparations n'apportant, de ce point de vue, aucune donnée nouvelle par rapport aux travaux classiques.

L'épithélium du statocyste comporte deux régions nettement distinctes, à savoir la *macula statica*, dont l'emplacement a été décrit ci-dessus, ainsi que le reste de revêtement intérieur de l'organe; le nom d'*antimacula*, proposé par TSCHACHOTIN, est conservé ici pour désigner cette deuxième région, qui représente approximativement les deux tiers de l'épithélium.

Quatre types cellulaires existent dans la *macula statica*, à savoir la cellule centrale, les cellules de soutien péricentrales, les petites cellules sensorielles et les petites cellules de soutien.

La *cellule centrale*, volumineuse, mesure environ $15\ \mu$ de haut, ses autres dimensions atteignent ou dépassant couramment $15\ \mu$. Son noyau siège à mi-hauteur du corps cellulaire; il est légèrement déplacé dans le sens latéral. Sa forme générale est celle d'un disque aplati dans le sens de la hauteur de la cellule. Le contour est généralement très régulier. La chromatine se présente, après toutes les fixations mises en œuvre en vue de ce travail, sous forme de mottes anguleuses, assez volumineuses, mais peu nombreuses, d'où l'aspect « clair » déjà signalé par TSCHACHOTIN. Comme l'a fait remarquer ce dernier auteur, le nucléole, sphérique, volumineux et homogène, est facile à reconnaître même après coloration topographique. Le pôle basal du cytoplasme contient une très petite quantité de ribonucléines, d'où sa faible basophilie; les techniques mitochondriales y montrent d'assez rares chondriocotes. La partie apicale du cytoplasme est faiblement acidophile; les techniques mitochondriales y font apparaître de rares chondriocotes courts, ainsi que des mitochondries. L'ensemble du chondriome n'est pas orienté. L'élément structural dominant de cette partie du corps cellulaire est représenté par une ciliature très nette, chacun des volumineux cils étant relié à un gros corpuscule basal. Des racines ciliaires d'une netteté toute particulière, douées d'une forte affinité pour la fuchsine basique du trichrome de Ramon y Cajal lorsque les coupes proviennent de matériel fixé par un liquide chromo-osmique relient les corpuscules ciliaires à un point situé à peu près à la même hauteur que le noyau. Cet ensemble, également décelable par l'hématoxyline au fer, a été décrit de façon précise par TSCHACHOTIN et comparé par lui à un cône à sommet intracellulaire. Les cils, fortement colorables par la fuchsine basique dans les conditions techniques qui viennent d'être définies, son peu nombreux, mais volumineux et longs.

Les *cellules de soutien péricentrales*, au nombre de quatre, entourent la cellule centrale. Ce sont des éléments dont la taille correspond en gros à celle de la cellule centrale, mais dont les autres caractères morphologiques sont très particuliers. En effet, les noyaux, sphériques, sont plus proches du pôle apical que dans le cas de la cellule centrale; les cytoplasmes ont une structure grossièrement aréolaire, de volumineuses « vacuoles » étant entourées de travées cytoplasmiques où siègent des chondriocotes très courts et des mitochondries. Conformément aux données de TSCHACHOTIN, la recherche des lipides osmiophiles donne des résultats entièrement négatifs dans les « vacuoles » qui viennent d'être mentionnées. Le pôle apical des éléments en question porte une bor-

de dure cuticulaire assez épaisse, nettement APS-positive et il n'existe pas trace d'appareil ciliaire.

Les *petites cellules sensorielles* de la *macula* sont disposées en quatre ou cinq cercles concentriques autour de l'ensemble formé par la cellule centrale et ses quatre cellules de soutien. Leur taille est nettement moindre que celle de la cellule centrale, mais les autres caractères morphologiques sont comparables dans les deux cas; il existe, comme dans la cellule centrale, un bouquet de cils longs et épais, dont les corpuscules basaux sont très nets; les racines ciliaires dessinent un cône à sommet intracellulaire.

Entre ces petites cellules sensorielles se trouvent d'assez rares *cellules de soutien*, à noyaux ovoïdes, orientés parallèlement à la hauteur du corps cellulaire. Les cytoplasmes sont aussi vacuolisés que ceux des cellules de soutien péricentrales; le pôle apical ne porte évidemment pas de ciliature et la bordure cuticulaire est beaucoup moins nette que dans le cas des quatre cellules de soutien péricentrales.

La partie du revêtement épithélial du statocyste située en dehors de la *macula* (*antimacula* de Tschachotin) est composée de deux types cellulaires, à savoir les cellules sensorielles, ciliées et les cellules de soutien.

Les *cellules ciliées de l'antimacula* (cellules à cils en soies des auteurs classiques) sont plates et étoilées; leurs cytoplasmes tranchent sur ceux des cellules de soutien avoisinantes par une plus forte chromaticité, déjà signalée par tous les anciens auteurs. Leurs prolongements arrivent au contact de ceux des cellules sensorielles voisines; Tschachotin décrit, d'après des préparations vitales au bleu de méthylène, leur innervation par des fibres venues du nerf statique. Les noyaux des cellules en question sont basaux, ovoïdes, assez clairs, les nucléoles étant moins nets que dans le cas de la cellule centrale de la *macula*. La partie supranucléaire des cytoplasmes est basophile, cette affinité tinctoriale étant due à une certaine richesse en acide ribonucléique; la netteté de la zone cytoplasmique en question sur préparations colorées par l'héματοxyline au fer est à l'origine de l'appellation « cellules à coussinet », parfois utilisée pour désigner les cellules sensorielles de l'*antimacula*. Au-dessus de la zone basophile se trouvent des corpuscules ciliaires aussi nets que ceux des cellules sensorielles de la *macula*. Les cils qui leur correspondent sont nombreux et volumineux; leur longueur est variable suivant les régions. Il résulte du travail minutieux de Tschachotin que le maximum de cette longueur correspond aux cellules diamétralement opposées à la *macula*; à partir de ce point, la longueur des cils décroît régulièrement vers la *macula*, si bien que le statolithe est maintenu près de cette der-

nière lorsque tous les cils de l'*antimacula* sont dressés. Les racines ciliaires sont nettes, mais n'affectent pas la disposition conique décrite à propos des cellules sensorielles de la *macula*. Il y a lieu de signaler que les cytoplasmes des cellules en question prennent, après réaction à l'APS une teinte rose diffuse et qu'ils sont dépourvus de glycogène ainsi que de mucopolysaccharides acides; on ne rencontre ni accumulation particulière de protides, ni lipides figurés.

Entre ces cellules sensorielles se trouvent des cellules de soutien, plates et moins colorables qu'elles, dont les noyaux sont aplatis en galette, les limites des corps cellulaires étant difficiles à tracer avec précision. Ces cellules de soutien ne portent pas de ciliature et leur pôle apical ne montre pas la bordure cuticulaire si nette des cellules péricentrales de la *macula*. Mise à part l'absence de ribonucléines cytoplasmiques décelables dans les conditions techniques de ce travail, les caractères histochimiques des cellules de soutien ne diffèrent pas de ceux des cellules sensorielles avoisinantes.

La statolithe, dont la morphologie a été décrite avec soin par TSCHACHOTIN, est pourvu d'une cavité centrale, autour de laquelle sont disposées des lamelles concentriques plus ou moins nombreuses suivant les individus. Les constituants minéraux ont été identifiés par l'auteur russe, qui a pu y déceler du calcium, du magnésium, de l'acide phosphorique, de l'acide carbonique, des traces d'acide sulfurique. Le constituant minéral majeur est du carbonate de calcium, la forme minéralogique correspondant à la calcite. Quant au stroma organique, il s'agirait, d'après TSCHACHOTIN, de protides, solubles dans les alcalis concentrés et chimiquement proches de ceux qui constituent le cristallin de l'œil des Hétéropodes. Ces dernières notions sont à réviser en fonction des résultats que donnent les techniques histochimiques. En effet, la tétrazoréaction de Danielli et celle à l'alloxane-Schiff confirment la notion d'une accumulation de protides dans la matrice organique du statolithe, mais les méthodes de détection des glucides y donnent également des résultats positifs. La matrice organique du statolithe est fortement APS-positive, perd cette réactivité après acétylation et la recouvre entièrement après saponification des coupes acétylées; l'épreuve de la diastase du malt ne modifie pas la réactivité à l'APS. L'affinité pour le bleu alcian est nulle et la coloration au bleu de toluidine aboutit à une teinte orthochromatique; après sulfonation, la matrice organique du statolithe devient, au contraire, le siège d'une métachromotropie intense. Jointes à l'absence de toute affinité pour le mucicarmin et à l'affinité assez forte pour les laques aluminiques d'hématoxyline, ces caractères histochimiques sont signalétiques de la présence de mucopolysaccharides neutres ou de glycoprotéines au sens large du terme.

L'examen de mes préparations ne fournit aucune donnée concernant le mode d'élaboration du statolith, question qui ne semble pas avoir été envisagée par les auteurs classiques. La sécrétion de la matrice organique par les cellules épithéliales du statocyste représente évidemment la seule interprétation possible; on est également forcé d'admettre que les composés qui assurent la minéralisation de cette matrice traversent les cellules épithéliales, mais l'étude du matériel dont je disposais n'a pas permis de saisir la moindre traduction morphologique du processus de sécrétion en question. De nouvelles recherches orientées dans ce sens seraient donc très opportunes.

La structure des cordons de soutien qui rattachent le statocyste au ganglion cérébroïde et à la paroi du corps a été précisée par TSCHACHOTIN dont je suis en mesure de confirmer entièrement la description. Le cordon médian, qui rattache l'organe au ganglion cérébroïde contient de très rares fibres musculaires lisses, ce qui explique sa contractilité, observée *in vivo* par TSCHACHOTIN. Les cordons latéraux, non contractiles, ne contiennent que des fibres collagènes et de rares cellules conjonctives, dont la morphologie ne présente rien de particulier.

Du point de vue histophysiologique, les quelques données personnelles rapportées ci-dessus n'ajoutent rien à l'interprétation classique du statocyste, interprétation étayée d'un ensemble d'expériences physiologiques indiscutables (TSCHACHOTIN, 1908; POLIMANTI, 1911; FRIEDRICH, 1932). L'exposé des protocoles expérimentaux et des résultats obtenus, résultats qui illustrent non seulement le rôle du statocyste dans l'équilibration, mais également la possibilité de réactions compensatrices mettant en jeu un mécanisme central, serait évidemment déplacé ici.

D. Œil

L'œil représente, selon toute probabilité, le plus étudié parmi les organes des Hétéropodes. Ses particularités par rapport à l'organe visuel des autres Gastéropodes Prosobranches sont telles que l'attention des investigateurs devait nécessairement être mise en éveil, dès les premières études anatomiques de cet organe dont l'examen est, par ailleurs, grandement facilité du fait de la transparence du corps. Aussi, les descriptions sont-elles nombreuses et détaillées; la mise au point de SIMROTH (1907) comporte un relevé exhaustif des travaux antérieurs à cette date. Il y a lieu de signaler ici les publications de KEFERSTEIN (1864/66) et de HENSEN (1876) qui, à la suite du travail princeps de GEGENBAUR (1855), décrivent l'œil de *Firoloida desmaresti*.

Le manque d'observations vitales et le fait que les techniques à proprement parler neurohistologiques n'ont pas été mises en œuvre rendent particulièrement fragmentaires mes données personnelles concernant l'appareil visuel de *Firoloida desmaresti*; des précisions d'ordre histochimique, concernant notamment les milieux réfringents de l'œil résument entièrement l'apport de ce travail à la connaissance des organes photorécepteurs de cet animal. C'est pour faciliter la compréhension que les notions histochimiques mentionnées ci-dessus sont intégrées dans une description d'ensemble dont la partie à proprement parler morphologique ne représente que la confirmation des travaux classiques.

L'œil de *Firoloida desmaresti* est, comme celui des autres Hétéropodes, entièrement isolé du tégument; très mobile, il est contenu à l'intérieur d'un sinus sanguin (capsule oculaire des auteurs classiques); une musculature très compliquée, minutieusement étudiée par HESSE (1900) chez *Pterotrachea mutica* et dont l'étude détaillée reste à faire chez *Firoloida*, le relie à la paroi du corps et en assure les mouvements. La forme générale de l'organe correspond à celle qui est bien connue chez *Pterotrachea*. Un segment antérieur, hémisphérique, se continue par un segment moyen, tronconique et un segment postérieur, aplati en carène dans le sens dorso-ventral. C'est à la partie postérieure de ce dernier segment qu'émergent les fibres du nerf optique, se rendant au lobe optique, dont le développement important chez tous les Hétéropodes est bien connu (voir à ce sujet HANSTRÖM, 1928; BULLOCK et HORRIDGE, 1965).

Conformément aux descriptions classiques, la paroi oculaire comporte deux couches, dont l'externe est conjonctive, l'interne étant épithéliale. La couche conjonctive est de la plus extrême minceur au niveau du segment antérieur, où elle est faite de cellules très plates, à noyaux largement écartés les uns des autres et difficiles à apercevoir; dans les parties correspondant au segment postérieur, son épaisseur augmente notablement et des fibres collagènes se trouvent mêlées aux cellules conjonctives, dont la disposition est moins régulière qu'au niveau des autres segments. Les structures fibreuses dominent dans la carène qui marque le pôle postérieur de l'œil; elles entourent les fibres du nerf optique et les petits amas de cellules nerveuses situés sur le trajet de celles-ci.

La paroi épithéliale, engainée par cette couche conjonctive, offre à considérer trois régions nettement distinctes, à savoir le segment cornéen, la couche pigmentaire et la rétine.

Le segment cornéen est fait de cellules dont la hauteur augmente considérablement depuis la jonction avec la couche pigmentaire jusqu'aux régions centrales de la cornée, où elle atteint son

maximum. La forme générale des cellules qui composent ce segment de la paroi épithéliale est prismatique dans les zones périphériques; elle devient très rapidement conique, les sommets des cônes étant tournés vers le cristallin. Pourvues de noyaux très denses, ovoïdes ou aplatis et toujours basaux, c'est-à-dire proches de l'enveloppe conjonctive et éloignés de la cavité centrale de l'œil, ces cellules ont des cytoplasmes granuleux, dont les caractères morphologiques varient notablement en fonction de l'emplacement par rapport à l'axe optique de l'œil. En effet, les cellules des zones périphériques comportent des cytoplasmes entièrement remplis de grains de sécrétion très nombreux, doués d'une forte affinité pour les laques aluminiques d'hématoxyline, basophiles après fixation chromosomique et APS-positifs, mais dépourvus de toute affinité pour le bleu alcian et ne donnant pas la réaction métachromatique. Dans les régions proches du centre de la cornée, les grains de sécrétion, qui conservent l'ensemble de leurs affinités tinctoriales et caractères histochimiques, sont beaucoup plus clairsemés; au centre même, les cytoplasmes paraissent vides et seule l'exploration méthodique des préparations avec des combinaisons optiques puissantes fait apparaître de très rares grains doués des mêmes caractères que ceux des zones périphériques.

Les caractères histochimiques du produit de sécrétion des cellules cornéennes correspondent en gros à ceux du cristallin. Cette dernière structure (lentille des auteurs allemands et anglo-saxons) est une sphère assez volumineuse, séparée de l'épithélium cornéen par un espace pré-lenticulaire dont la réalité est attestée par les observations vitales de HESSE (1900). Les coupes montrent une stratification concentrique; acellulaire, le cristallin représente, comme l'a affirmé HESSE, un produit de sécrétion. Les données histochimiques en illustrent l'hétérogénéité. En effet, la tétrazoréaction de Danielli et celle à l'alloxane-Schiff confèrent à l'ensemble du cristallin une teinte assez intense et diffuse, seule une coque périphérique restant incolore; la réactivité à l'APS est diffuse et globale; seule la couche périphérique, qui ne semble pas contenir d'accumulation particulière de protides, prend le bleu alcian, se montre métachromotrope et se colore par le mucicarmin de Mayer. L'interprétation consistant à rattacher les caractères de la coque périphérique à la présence de mucopolysaccharides acides, alors que le reste du cristallin semble être riche en glycoprotéines au sens large du terme souligne une différence du cristallin par rapport au statolithe, dont la matrice organique ne contient pas de mucopolysaccharides acides.

La partie moyenne, tronconique de l'œil est entourée d'un épithélium qualifié, depuis HESSE (1900), de pigmentaire; ce terme est justifié par la présence, au pôle apical des cellules, de grains d'un pigment brun ou noir qui a tous les caractères histochimiques

des mélanines. C'est entre les cellules de cet épithélium que se trouvent des cellules nerveuses uni- et multipolaires, ainsi que de volumineuses cellules à noyaux clairs et basaux, le pôle apical portant une différenciation en forme de bâtonnet (cellules visuelles accessoires de HESSE); les cellules de ce type sont groupées dans les zones qui font face aux solutions de continuité dorsale et ventrale (fenêtres) de la couche de pigment mélanique. L'emplacement de ces solutions de continuité ne montre aucune différence notable par rapport à *Pterotrachea mutica* et *coronata*, espèces soigneusement étudiées par HESSE. L'exploration de cette partie de l'épithélium oculaire de *Firoloida* ne m'a pas permis de retrouver une autre catégorie cellulaire, bien décrite pour *Pterotrachea coronata* (GRENACHER, 1896; HESSE, 1900), mais absente chez *Pt. mutica*, à savoir les cellules costales, caractérisées par une volumineuse inclusion réfringente.

La hauteur des cellules épithéliales de la couche pigmentaire augmente progressivement dans la moitié postérieure de l'œil; de 5 μ environ dans les zones proches de la cornée, elle passe à 15, voire 20 μ . Ces cellules prismatiques présentent, après coloration topographique, un état de vacuolisation marquée du pôle apical, le contenu de ces « vacuoles » étant cyanophile. Le produit de sécrétion en question est APS-positif, doué d'une faible affinité pour le bleu alcian et dépourvu de métachromotropie résistant à la différenciation par l'éthonal. Ces caractères histochimiques sont identiques à ceux du corps vitré, qui remplit la partie rétrolenticulaire du globe oculaire et dont l'élaboration est probablement due à l'activité sécrétrice des cellules qui viennent d'être mentionnées. Au pôle postérieur de la cavité oculaire, le corps vitré est séparé de la rétine par une « limitante » acellulaire et hyaline, simple condensation douée des mêmes affinités tinctoriales et caractères histochimiques que le reste du corps vitré, mais plus dense que lui.

Les cellules rétinienne de *Firoloida desmaresti* ne présentent pas de particularité morphologique par rapport à celles de *Pterotrachea coronata* et *mutica*, magistralement décrites par GRENACHER (1892) et par HESSE (1900). Disposées dans le fond de la cavité oculaire, déprimée en carène, elles sont intercalées en rangées parallèles entre les cellules épithéliales qui tapissent la gouttière que dessine, en raison de l'aplatissement du pôle postérieur de l'œil, le revêtement épithélial interne. Le nombre de ces rangées est de cinq chez *Pterotrachea mutica*, de six chez *Pterotrachea coronata*. Chez *Firoloida*, le dénombrement sur coupes montre trois rangées dorsales et deux rangées ventrales. Chaque cellule rétinienne comporte un corps, allant depuis la membrane basale jusqu'à la hauteur de la limitante très fine que dessine le bord cuticulaire des cellules épithéliales pigmentées, un prolongement qui dépasse ce niveau (socle des auteurs classiques) et une diffé-

renciation apicale faite, comme l'ont montré GRENACHER et HESSE, d'une série de disques empilés. Ce prolongement apical, incurvé de manière à se trouver dans l'axe optique de l'œil, correspondrait, d'après HESSE, au rhabdome des ommatidies d'Arthropodes. Il va de soi que son étude au moyen des techniques de la cytologie infra-structurale serait des plus opportunes. Du point de vue histochimique il y a lieu de signaler que les cellules rétiniennes sont assez pauvres en ribonucléines; seule la partie basale des cytoplasmes, comprise entre la membrane basale et le volumineux noyau situé au tiers inférieur du corps cellulaire, en contient une petite quantité. Les produits APS-positifs sont également assez rares; cette réaction confère à l'ensemble des cellules rétiniennes une teinte rose assez pâle, qui ne traduit pas la présence de glycogène; la recherche des mucopolysaccharides acides donne des résultats entièrement négatifs. Le prolongement en bâtonnet est nettement APS-positif et donne la réaction à l'alloxane-Schiff ainsi que la tétrazoréaction de Danielli; il contient une quantité modérée de protides sulfhydrilés. Comme les cellules épithéliales qui tapissent le segment moyen de l'œil, les cellules rétiniennes contiennent un pigment doué de tous les caractères histochimiques des mélanines et disposé en grains; ces derniers sont étroitement localisés au « socle » et à la base de bâtonnets. La recherche des lipides figurés donne des résultats entièrement négatifs.

L'examen histologique sommaire de l'œil de *Firoloida desmaresti* ne montre, en somme, aucune différence essentielle par rapport à *Pterotrachea*; de ce fait, toutes les déductions concernant le mécanisme de la vision des Hétéropodes en général sont applicables à l'espèce étudiée ici. Il va de soi que l'exposé de la conception formulée par HESSE (1900) et développée par HESS et GEWERZHAGEN (1914) sortirait du cadre de ce travail.

VIII. — APPAREIL GÉNITAL MÂLE

L'appareil génital mâle de *Firoloida desmaresti* ne semble pas avoir été étudié par les auteurs classiques et les seules données qui se dégagent des travaux anciens concernent la morphologie de l'organe copulateur (HUXLEY, 1853) et la présence de caractères sexuels secondaires, à savoir la ventouse et les tentacules. Même les données bibliographiques concernant les autres Hétéropodes ne sont pas très nombreuses. Mis à part le mémoire princeps de GEGENBAUR (1855), seules les voies génitales de *Pterotrachea* semblent avoir été étudiées au moyen des techniques histologiques (LEUCKART, 1855; KRASUCKI, 1911; REUPSCH, 1912). Ce n'est que très récemment que cette lacune de nos informations a été com-

blée grâce à une étude comparée de l'appareil génital mâle des Hétéropodes, portant sur des représentants des trois familles qui composent la tribu (GABE, 1965c). *Firoloida desmaresti* fait partie des espèces étudiées dans le travail qui vient d'être cité et il suffirait peut-être d'y renvoyer, mais il paraît néanmoins opportun, afin de ne pas rompre l'unité de la description, d'exposer succinctement les principales données relatives aux organes génitaux mâles de l'espèce étudiée ici.

Du point de vue anatomique, l'appareil génital mâle de *Firoloida* comporte les mêmes segments que chez les autres Hétéropodes à savoir le testicule, le canal déférent, la vésicule séminale et le segment prostatique, situés à l'intérieur du *nucleus*, ainsi que la gouttière ciliée et l'appareil copulateur, placés sur le flanc droit de l'animal.

Contrairement à ce qui se passe chez les espèces de *Pterotrachea* examinées de ce point de vue, le testicule de *Firoloida desmaresti* occupe, au sein de la masse viscérale, un emplacement aboral. Il siège dans la partie dorsale et postérieure du *nucleus*, en s'étendant depuis un plan correspondant approximativement aux orifices d'abouchement de la glande digestive jusqu'à proximité de l'anus. Les tubes séminifères qui composent l'organe ne sont pas nombreux; chez les plus grands parmi les mâles examinés en vue de ce travail, leur nombre n'atteint pas la dizaine. L'extrémité borgne des tubes en question est effilée, les extrémités terminales des différents tubes s'unissant pour former le canal déférent; cette extrémité distale de chaque tube montre également une certaine réduction du diamètre.

Les caractères histologiques des tubes séminifères sont très proches de ceux qui ont été minutieusement décrits chez *Pterotrachea* par REUPSCH (fig. 50 à 54). Chaque tube est entouré d'une membrane basale dont les affinités tinctoriales et caractères histochimiques ne présentent rien de particulier; contre cette membrane sont appliquées, du côté externe, de rares cellules conjonctives à noyaux très petits et denses, les cytoplasmes étant difficiles à délimiter. A l'intérieur de cette membrane, homogène dans les conditions techniques de la microscopie photonique, se trouve la classique masse basale du testicule de tous les Gastéropodes Prosobranches, c'est-à-dire une masse cytoplasmique assez plate, dont la nature syncytiale est admise par certains auteurs, alors que d'autres estiment y avoir mis en évidence des limites cellulaires. Au sein de cette masse cytoplasmique se trouvent des noyaux volumineux, aplatis dans le sens du rayon des tubes, pourvus de grosses mottes de chromatine, écartées les unes des autres, ainsi que de volumineux nucléoles. Les cytoplasmes contiennent un chondriome fait de chondriocontes courts et de mitochondries, l'ensemble n'étant

pas orienté, si bien que même les techniques mitochondriales ne facilitent pas le tracé de limites cellulaires. Parmi les particularités histochimiques il y a lieu de signaler la présence de rares inclusions lipidiques, osmiophiles, celle d'une petite quantité de glycogène et d'inclusions glycoprotidiques assez peu abondantes. Contrairement à d'autres Hétéropodes, les cytoplasmes de la masse basale du testicule de *Firoloida* ne contiennent ni lipufuscines ni mélanines.

La masse basale sert de support aux cellules de la lignée séminale dont l'étude cytologique reste à faire, puisque l'ensemble du matériel dont je disposais a été fixé immédiatement après la capture, d'où l'impossibilité de l'examen sur frottis, temps nécessaire lors de l'étude de la spermatogenèse de tout Gastéropode. Il y a juste lieu de signaler que les spermatogonies contiennent une certaine quantité de ribonucléines cytoplasmiques, l'abondance de ces composés diminuant notablement au cours de la spermatogenèse. L'acrosome est faiblement APS-positif. La morphologie des spermatozoïdes ne présente aucune particularité par rapport à la description de REUPSCH, donnée d'après l'étude de deux espèces de *Pterotrachea*.

Le problème de la spermatogenèse atypique des Hétéropodes ne saurait être abordé ici; les principaux éléments du débat ont été exposés dans un travail précédent (GABE, 1965c). Il y a juste lieu de rappeler que l'examen des coupes de testicule de *Firoloida* montre, comme chez tous les autres Hétéropodes étudiés de ce point de vue, des corps résiduels hyperpyrènes et des microspermatides oligopyrènes signalétiques d'une spermatogenèse atypique se rapprochant de celle qui a été décrite par ANKEL (1924, 1933) chez *Bythinia tentaculata*. *Firoloida desmaresti* semble, au contraire,

PLANCHE VIII. — Appareil génital mâle

FIG. 50. — Testicule d'un mâle en pleine spermatogenèse. Bouin, trichrome de Ramon y Cajal, 375 diamètres. Remarquer les différents stades de la spermatogenèse et l'abondance des mitoses.

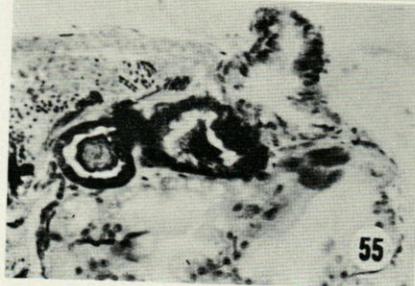
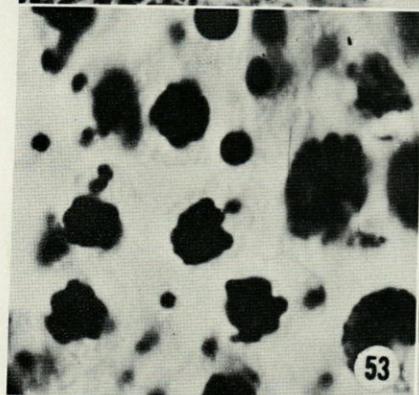
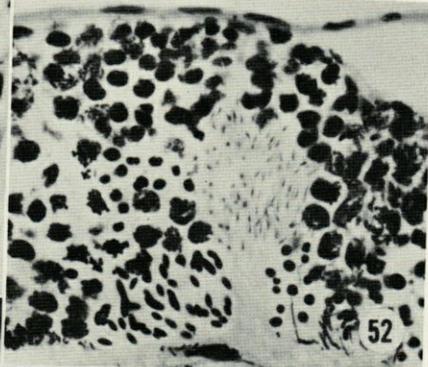
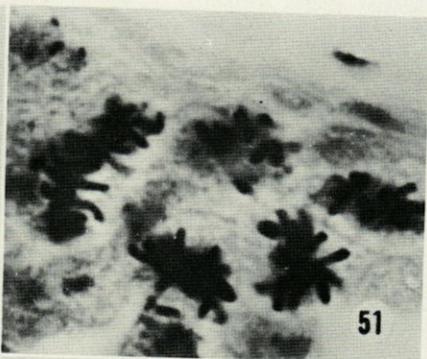
FIG. 51. — Détail de la même préparation. 1 500 diamètres.

FIG. 52. — Testicule d'un animal en pleine spermatogenèse. Bouin, Azan, 375 diamètres. Remarquer les corps résiduels et les microspermatides oligopyrènes.

FIG. 53 et 54. — Détails de la même préparation. 1 500 diamètres.

FIG. 55. — Vésicule séminale (centre de la figure) et début de la gouttière ciliée (partie supérieure du cliché) d'un mâle en pleine spermatogenèse. Bouin, Azan, 150 diamètres. Remarquer la mélanisation de l'épithélium de la vésicule séminale, les spermatozoïdes dans la lumière et la hauteur des cellules de la partie initiale de la gouttière ciliée.

FIG. 56. — Détail d'une coupe transversale du *nucleus* d'un animal en pleine spermatogenèse, faisant apparaître le testicule et la vésicule séminale (bord gauche du cliché), le segment prostatique coupé transversalement (bord inférieur) et l'excroissance glandulaire de l'appareil copulateur (partie droite du cliché). Même technique et même grossissement que fig. 55.



être dépourvue de spermatides oligopyrènes de grande taille comparables à celles qui existent chez *Carinaria lamarcki* (TUZET, 1936; GABE, 1965c).

Le canal déférent prend naissance, par confluence des tubes testiculaires, dans la région centrale du *nucleus*. Sa membrane basale est en tous points comparable à celle des tubes en question. L'épithélium qui borde une lumière relativement étroite (30 à 35 μ de diamètre) est composé de cellules cubiques, hautes de 10 μ en moyenne et pourvues de noyaux centraux, sphériques ou ovoïdes, assez pauvres en chromatine. Les cytoplasmes, homogènes ou finement grenus, contiennent un chondriome fait de chondriocotes très courts et fins, ainsi que de rares mitochondries. A peu près dépourvus de ribonucléines histochimiquement décelables, ces cytoplasmes contiennent une petite quantité de glycogène. Le pôle apical des cellules porte une ciliature assez courte. Le conduit dont les caractères histologiques viennent d'être définis décrit deux circonvolutions avant qu'apparaissent les modifications de structure qui annoncent le segment suivant des voies génitales, à savoir l'augmentation du diamètre intérieur et de la hauteur des cellules ainsi que la présence, dans celles-ci, de grains de mélanine. Il y a lieu de préciser que le canal déférent ne contient, chez aucun des mâles de *Firoloida desmaresti* examinés en vue de ce travail, la moindre accumulation de spermatozoïdes; cette particularité, commune à *Firoloida* et aux autres Hétéropodes étudiés, incite à admettre qu'il s'agit d'un segment à transit rapide, où le sperme ne stagne pas.

La vésicule séminale (fig. 55) est facile à distinguer du canal déférent auquel elle fait suite; son calibre est nettement plus grand (75 à 90 μ de diamètre), ses cellules sont plus hautes et contiennent toutes des grains de mélanine, localisés surtout dans les régions apicales des cytoplasmes. Les autres caractères morphologiques des cellules épithéliales correspondent à ceux qui ont été décrits à propos du canal déférent, à ceci près qu'il n'existe pas de ciliature apicale. La lumière de la vésicule séminale est occupée, chez tous les mâles fixés au moment de la période de reproduction, par de très nombreux spermatozoïdes, souvent groupés en paquets. Comme chez les autres Hétéropodes, il n'existe aucune traduction morphologique d'une phagocytose de spermatozoïdes par les cellules de l'épithélium. Nettement plus courte que celle de *Pterotrachea mutica* et *coronata*, la vésicule séminale de *Firoloida desmaresti* ne décrit, au sein du *nucleus*, que deux tours de spire assez serrés avant de se continuer par le segment suivant des voies génitales mâles; la transition est marquée par un très court passage rétréci.

Le segment prostatique (fig. 56), nettement moins développée que celui de *Pterotrachea*, forme un tube pelotonné sur lui-même,

qui décrit deux ou trois tours de spire à l'intérieur du *nucleus*, en se rapprochant du flanc droit de l'animal. Comme chez les autres Hétéropodes, son diamètre extérieur est égal ou légèrement inférieur à celui de la vésicule séminale, mais la lumière est beaucoup plus réduite, du fait de la hauteur des cellules épithéliales, qui dépasse souvent 70 μ . Deux types cellulaires concourent à former cet épithélium. Certaines cellules sont prismatiques, pourvues de noyaux ovoïdes, situés au tiers basal du corps cellulaire et surmontant une zone cytoplasmique fortement basophile, striée dans le sens de la hauteur, riche en chondriocontes assez longs qui remontent latéralement par rapport aux noyaux. Au pôle apical de ceux-ci se trouve une région cytoplasmique claire, image « négative » d'une « zone de Golgi ». Toute la partie apicale des cytoplasmes est remplie de grains de sécrétion fortement acidophiles, APS-positifs, mais dépourvus de mucopolysaccharides acides. Le pôle apical lui-même ne porte, comme chez les autres Hétéropodes, aucune différenciation particulière. Entre ces cellules prismatiques siègent des cellules coniques à sommet tourné vers la membrane basale, les noyaux étant proches de la partie apicale, élargie du corps cellulaire. Ces noyaux sont fusiformes, pauvres en chromatine, les nucléoles étant très petits. Les cytoplasmes, pauvres en ribonucléines, ne contiennent que de rares chondriocontes courts, non orientés et ne sont le siège d'aucune accumulation particulière de glucides ou de protéides décelables par les méthodes utilisées ici. On y rencontre d'assez rares grains de mélanine. Le pôle apical est doublé d'une rangée de corpuscules ciliaires dont part une ciliature assez longue.

C'est le segment des voies génitales dont les caractères histologiques viennent d'être sommairement évoqués qui s'ouvre sur le flanc droit du corps de l'animal, à la hauteur du ganglion intestinal, pour se continuer par la gouttière ciliée. A la vérité, le passage de la prostate à cette gouttière est progressif du point de vue de la constitution cellulaire de l'épithélium, puisque des cellules prismatiques dépourvues de grains de sécrétion acidophiles et riches en mucopolysaccharides acides apparaissent entre les cellules caractéristiques de la prostate avant l'ouverture à la surface du corps.

La *gouttière ciliée* (fig. 56) accomplit, à la surface du corps, un trajet dorso-ventral proche de la verticale et assez court; elle rejoint l'appareil copulateur. Sa partie initiale est composée de mucocytes et de cellules ciliées, coniques à sommet tourné vers la membrane basale, si bien que l'aspect de l'épithélium rappelle, à certains égards, celui du segment prostatique. Mais la hauteur des cellules diminue très rapidement, l'abondance des mucocytes décroît et les cellules ciliées prennent une forme prismatique; ce sont elles qui forment la majeure partie de l'épithélium de la gouttière ciliée dans la partie proche de l'appareil copulateur.

L'appareil copulateur (fig. 57 à 61) des Hétéropodes présente une complexité anatomique que l'on ne rencontre pas chez les autres Gastéropodes Prosobranches et qui rend très difficile son interprétation histophysologique. Comme je l'ai signalé dans un travail précédent (GABE, 1965c), l'étude histologique impose le retour à la conception classique et le rejet des hypothèses formulées, à l'occasion de recherches portant sur *Pterotrachea*, par REUPSCH (1912). Seule la morphologie externe de cet organe semble avoir été étudiée chez *Firoloida*; des descriptions en figurent dans la plupart des publications d'orientation faunistique. Les données histologiques classiques se résument à quelques remarques formulées incidemment par LEUCKART (1853) et par GEGENBAUR (1855).

Du point de vue anatomique, l'appareil copulateur de *Firoloida desmaresti* comporte, comme celui des autres Hétéropodes, un sac basal porteur d'une excroissance glandulaire, ainsi que deux appendices dont l'un représente, pour les auteurs classiques, le pénis. L'autre est désigné sous le nom de *flagellum* et sa signification fonctionnelle reste à élucider.

Le *sac basal* représente une saillie de la paroi du corps et on y retrouve toutes les couches de celle-ci; l'épithélium ne présente, en dehors de l'excroissance glandulaire, aucune différenciation particulière et les couches sous-jacentes ne se signalent à l'attention par aucun caractère spécial. La lumière de ce sac contient la partie proximale, invaginée du *flagellum*; elle est parcourue par quelques tractus conjonctifs et communique librement avec la cavité générale du corps et avec la lumière de l'excroissance glandulaire, qui n'en est qu'une dépendance.

L'*excroissance glandulaire*, dont la paroi ne diffère de celle du sac basal que par les caractères de l'épithélium, porte deux franges dont l'une, orale, est tapissée de cellules hautes de 20 μ en moyenne, à noyaux basaux et à cytoplasmes riches en un produit de sécrétion acidophile, APS-positif et dépourvu de mucopolysaccharides acides, mais contenant des protides, dont la nature glycoprotidique est donc probable; l'autre frange, aborale, porte des cellules légèrement plus hautes, à noyaux également basaux, les cytoplasmes étant littéralement remplis d'un produit de sécrétion doué de tous les caractères histochimiques des mucopolysaccharides acides. Entre ces mucocytes se trouvent, par places, des cellules dont les caractères morphologiques correspondent à tous égards à ceux des éléments qui recouvrent la frange orale de l'excroissance glandulaire.

La forme générale du *pénis* est celle d'une languette dont les bords peuvent s'enrouler en gouttière. La face convexe est revêtue d'un épithélium dont les caractères histologiques ne diffèrent de ceux de l'épiderme banal que par la plus grande hauteur des cel-

lules. Toute la face concave porte un épithélium cilié et des différences de hauteur des cellules indiquent clairement la continuation, sur cette face concave, de la gouttière ciliée. Les couches sous-jacentes de la paroi correspondent point par point à celles du sac basal.

Le *flagellum* diffère de celui des autres Hétéropodes par sa forme globuleuse, mais ses constituants sont les mêmes que chez les autres espèces étudiées de ce point de vue. La partie basale, invaginée à l'intérieur du sac basal, est notablement plus courte que chez les autres Hétéropodes et peut même se trouver entièrement hors de ce sac chez les animaux fixés en extension. L'extrémité distale est effilée en pointe. La lumière de l'organe a la forme d'une poire à pointe distale; elle est tapissée, dans les deux tiers basaux, d'un épithélium plat, les cellules contenant une très petite quantité de mélanine; dans le tiers distal, cet épithélium fait place à des cellules glandulaires assez hautes (15 à 20 μ . de grand diamètre), pourvues de noyaux basaux et de cytoplasmes riches en un produit de sécrétion granuleux, acidophile et APS-positif, mais dépourvu de mucopolysaccharides acides et assez riche en amino-acides aromatiques. Les cellules glandulaires se continuent, dans le collet assez court qui relie la lumière du flagellum au milieu extérieur, par des cellules cubiques comparables, à la hauteur près, à celles de l'épiderme.

Autour de cet épithélium se trouve une musculature, doublée extérieurement d'une couche glandulaire très particulière. Il s'agit de rosettes composées de cellules pyramidales ou coniques, à sommet dirigé vers la lumière centrale. Leurs noyaux sont volumineux, situés près de la base, à la périphérie des rosettes. Une zone cytoplasmique douée de tous les caractères cytologiques et histochi-

PLANCHE IX. — Appareil génital mâle

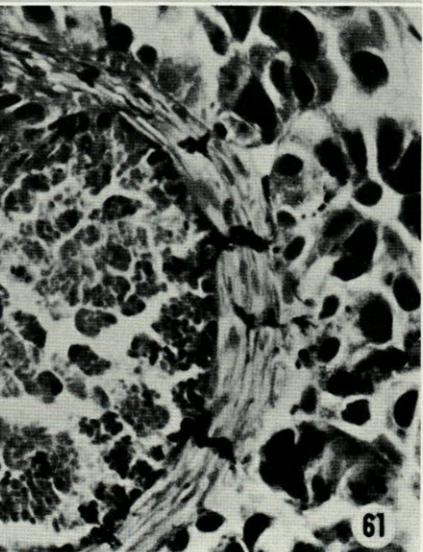
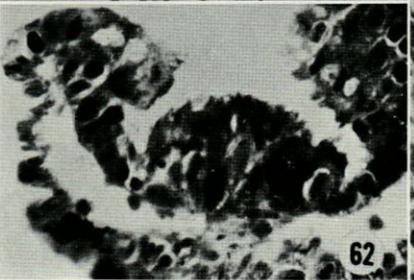
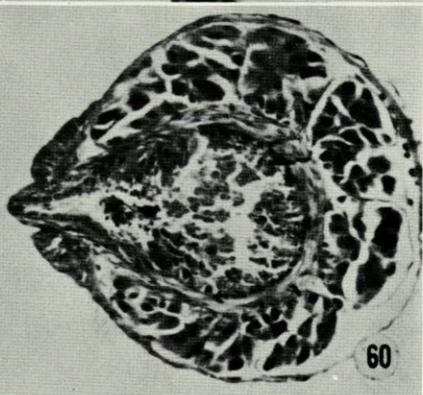
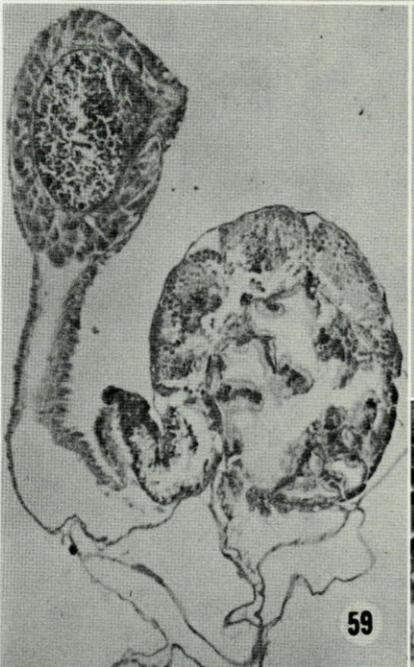
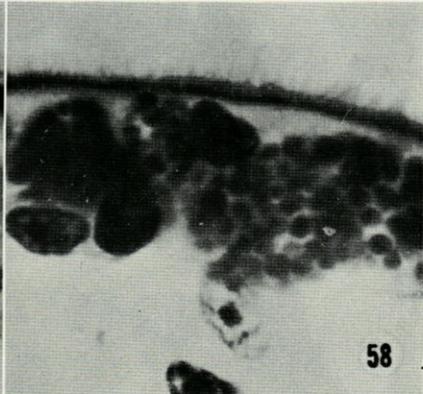
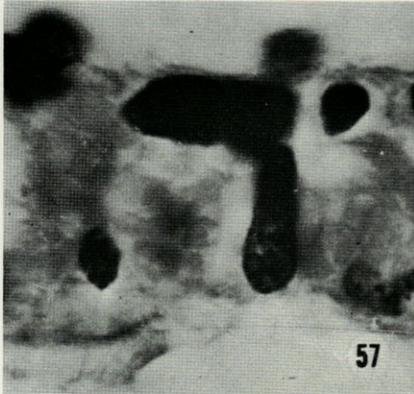
FIG. 57 et 58. — Versants « muqueux » (fig. 57) et « séreux » (fig. 58) de l'excroissance glandulaire du sac basal de l'appareil copulateur. Bouin, Azan, 1 500 diamètres. Remarquer les flaques cyanophiles (en bleu sur la préparation) des cellules « muqueuses » et les grains de sécrétion des cellules « séreuses ».

FIG. 59. — Coupe transversale du *nucleus*, intéressant le testicule et la glande digestive (à droite), l'excroissance glandulaire de l'appareil copulateur (au centre) et le flagellum (à gauche). Duboscq, trichrome en un temps.

FIG. 60. — Flagellum en coupe sagittale. Bouin, hématoxyline ferrique, 150 diamètres. Remarquer la lumière, remplie d'un produit de sécrétion granuleux, la couche musculature qui double d'épithélium et les rosettes glandulaires.

FIG. 61. — Détail de la même préparation, 400 diamètres. Remarquer les prolongements des cellules glandulaires et le cheminement du produit de sécrétion vers la lumière de l'organe.

FIG. 62. — Coupe transversale du pénis. Bouin, hémalun-picro-indigocarmin, 375 diamètres. Remarquer la gouttière de la face concave.



miques de l'ergastoplasme les entoure. Dans le cytoplasme supranucléaire on rencontre, en plus ou moins grande abondance, des grains de sécrétion sphériques, bien individualisés, fortement acidophiles et sidérophiles, APS-positifs et dépourvus de mucopolysaccharides acides, mais très riches en amino-acides aromatiques et en protides sulfhydrilés. Ces grains de sécrétion cheminent dans les prolongements cellulaires qui partent des sommets des cônes que représentent les corps cellulaires et qui traversent les interstices de la musculuse ainsi que des pores que ménagent, entre elles, les cellules de l'épithélium qui tapisse la lumière du flagellum. Très facile à mettre en évidence tout le long de ce trajet, le produit de sécrétion s'accumule dans des renflements en massue, saillants dans la lumière du flagellum, qui terminent les prolongements des cellules glandulaires. Le mode d'extrusion du produit de sécrétion n'a pas pu être précisé, mais la réalité de cette extrusion est surabondamment illustrée par la présence, dans la lumière du flagellum de tous les individus ayant atteint la maturité sexuelle, d'une quantité plus ou moins grande et souvent considérable d'un produit doué des mêmes caractères morphologiques et histo-chimiques que les grains intracellulaires. La couche glandulaire qui vient d'être décrite est recouverte d'une paroi musculo-conjonctive qui ne présente rien de particulier par rapport à celle du sac basal. L'ouverture distale de cet appendice est étirée en pointe, alors qu'elle se situe, chez les autres Hétéropodes, au centre d'une surface plane et circulaire. Autour d'elle, l'épithélium tégumentaire banal est remplacé par un bourrelet de cellules glandulaires, prismatiques, moins hautes que celles de l'excroissance glandulaire du sac basal, mais doués des mêmes caractères histologiques qu'elles; des cellules à inclusions glycoprotidiques et des mucocytes se trouvent ainsi mélangés sans ordre apparent.

Parmi les caractères sexuels secondaires du mâle de *Firoloida desmaresti*, les tentacules ont été décrits à propos du tégument. La ventouse que porte le bord oral de la nageoire est connue depuis les premières descriptions des systématiciens, mais seul un travail très succinct de LEUCKART (1853) fournit quelques précisions relatives à sa structure, précisions obtenues avec les moyens de l'époque.

Il s'agit d'une formation dont le diamètre n'excède guère 250 μ et dont la face convexe est tapissée d'épithélium banal, comparable à celui de la nageoire. Quand à la face concave, l'examen des préparations fait apparaître des différences importantes par rapport à la ventouse de *Pterotrachea coronata* et *mutica*, espèces étudiées par REUPSCH (1912). En effet, ce dernier auteur signale que le bord de la ventouse est recouvert, chez les deux espèces de *Pterotrachea*, d'un épithélium prismatique haut, fait avant tout

de mucocytes. La hauteur de ces cellules diminue vers le centre de la face concave, si bien que le fond est de nouveau recouvert de cellules pavimenteuses comparables à celles du tégument. Il en est tout autrement chez *Firoloida*. La face concave de la ventouse, nettement plus évasée que chez *Pterotrachea*, est entièrement recouverte d'un épithélium prismatique, composé de trois catégories cellulaires. Certaines cellules, hautes de 20 μ environ, sont pourvues de noyaux ovoïdes, centraux, disposés dans le sens de la hauteur des cellules, assez clairs et dotés de nucléoles de petite taille. Les cytoplasmes de ces éléments sont finement grenus, le bord apical étant souligné d'une rangée de corpuscules ciliaires, en rapport avec une ciliature assez dense, mais courte, la longueur des cils ne dépassant pas 4 à 5 μ . D'autres cellules, de hauteur comparable à celle des précédentes, mais nettement plus larges, sont pourvues de noyaux basaux, ovoïdes à grand axe parallèle à la surface épithéliale, toute la partie supra-nucléaire du corps cellulaire étant remplie de grains sphériques ou ovoïdes, fortement acidophiles, APS-positifs, ne donnant aucune des réactions histo-chimiques des mucopolysaccharides acides. D'autres cellules enfin, de forme générale comparable à celle des éléments à grains acidophiles, ont des noyaux basaux, aplatis en galette et très denses, la partie supra-nucléaire des corps cellulaires étant remplie d'une volumineuse flaque d'un produit doué de tous les caractères histo-chimiques des mucopolysaccharides acides. Les deux catégories de cellules glandulaires ne portent pas de ciliature. La répartition, entre les cellules ciliées qui forment la majeure partie du revêtement de la face concave de la ventouse, des deux catégories de cellules glandulaires ne semble obéir à aucune règle définie, des mucocytes et des cellules à grains acidophiles peuvent siéger en n'importe quel point de la face concave de l'organe.

L'épithélium dont les caractères histologiques viennent d'être décrits repose sur une membrane basale assez mince. Dans l'axe de la ventouse se trouvent d'assez rares fibres musculaires lisses, dont certaines sont disposées dans le sens radiaire, d'autres rejoignant la musculature de la nageoire.

L'interprétation histophysiological des différents segments de l'appareil génital mâle des Hétéropodes en général et de *Firoloida desmaresti* en particulier a été discutée dans le travail déjà mentionné à plusieurs reprises (GABE, 1965c); seules les notions essentielles sont à reprendre ici.

Le fonctionnement du testicule de *Firoloida desmaresti* ne pose aucun problème particulier à cette espèce; l'existence d'une relation très nette entre l'état des cellules neurosécrétrices du ganglion cérébroïde et le déroulement de la spermatogenèse a été mentionnée à propos de l'étude du système nerveux; une relation de même

type existe d'ailleurs dans le cas de la gonade femelle. Quant à la spermatogenèse atypique, sa réalité paraît indiscutable et sa similitude avec celle de *Bythinia tentaculata* mérite d'être soulignée.

Les données mentionnées ci-dessus doivent inciter à considérer le canal déférent comme étant une région à transit rapide, où le sperme ne s'accumule pas, alors que la vésicule séminale sert, de toute évidence, de réservoir à spermatozoïdes. Les seules données histologiques ne permettent pas de formuler un avis quant à la signification fonctionnelle de la prostate et la même incertitude existe dans le cas des autres Hétéropodes. Il est possible que les produits de sécrétion de ce segment des voies génitales mâles jouent un rôle dans la nutrition des spermatozoïdes, mais il se peut également que ces produits ne se trouvent mélangés aux spermatozoïdes qu'au moment même de l'accouplement. Le rôle mécanique de la gouttière ciliée est trop clair pour qu'il y ait lieu de s'étendre à ce sujet.

Quant au fonctionnement de l'appareil copulateur, des arguments tirés de l'anatomie comparée et de l'histologie incitent à considérer l'appendice musculéux, recouvert, sur l'une de ses faces, d'un épithélium cilié, comme étant le véritable pénis; cette interprétation, conforme à la conception classique et contraire à celle de REUPSCH (1912) est valable pour l'ensemble des Hétéropodes et a été discutée plus longuement dans un travail précédent (GABE, 1965c). Le rôle du flagellum et des franges glandulaires que porte le sac basal est impossible à préciser à la seule lumière des données histologiques, en l'absence de toute description de l'accouplement des Hétéropodes, acte dont l'observation directe se heurte évidemment à de grandes difficultés techniques. Il en est de même du rôle de la ventouse; la structure de cette dernière incite à en faire un organe de préhension ou d'adhérence de l'animal à un objet voisin, mais seule l'observation directe pourrait confirmer cette interprétation.

IX. — APPAREIL GÉNITAL FEMELLE

Les données bibliographiques concernant l'appareil génital femelle de *Firoloida desmaresti* sont des plus sommaires. HUXLEY (1853) signale succinctement l'emplacement de l'ovaire; GEGENBAUR (1855) ne fournit aucune précision concernant l'anatomie des organes reproducteurs femelles, mais mentionne sommairement le cordon ovigère. Les figures qui accompagnent les travaux d'orientation faunistique font apparaître la place aborale de l'ovaire au sein du *nucleus* et la situation ventrale de l'orifice de ponte; TESCH

(1949) insiste sur le fait que les œufs en cours de segmentation, inclus dans le cordon ovigère, ne semblent pas avoir retenu l'attention des embryologistes. Le caractère sommaire en matière d'appareil reproducteur femelle de *Firoloida desmaresti* résulte à l'évidence du schéma rudimentaire donné par VANNUCCI (1951, pl. 1, fig. 7), schéma où n'apparaissent qu'un ovaire beaucoup plus étendu qu'en réalité et un cordon ovigère.

Cette indifférence des investigateurs est aussi difficile à comprendre que le dédain des embryologistes pour les premiers stades du développement de *Firoloida*, bien mis en lumière par TESCH. En effet, la seule connaissance de l'emplacement des orifices de ponte chez *Pterotrachea* d'une part, chez *Firoloida* d'autre part, différence qui apparaît sur tous les dessins schématiques, permet de prévoir d'importantes différences anatomiques entre les deux genres et garantit la rentabilité de l'étude histologique.

Les différences anatomiques et histologiques entre l'appareil génital femelle de *Firoloida desmaresti* et celui des deux espèces de *Pterotrachea* étudiées à cet égard sont, en effet considérables.

L'emplacement même de la gonade est différent dans les deux cas; comme le testicule, l'ovaire occupe, chez *Firoloida*, la partie aborale et gauche du *nucleus*, alors que celui de *Pterotrachea* siège dans la partie moyenne et ventrale de la masse viscérale. Tous les segments des voies génitales femelles qui ont été décrits chez *Pterotrachea* existent chez *Firoloida*, mais la tendance à la simplification, déjà soulignée à plusieurs reprises, se traduit dans leur cas par la disparition de glandes anatomiquement individualisées, les fonctions sécrétrices correspondantes étant dévolues à l'épithélium qui tapisse les conduits servant à l'évacuation des gonocytes femelles.

A. Ovaire

L'ovaire, dont la position au sein du *nucleus* vient d'être définie, s'étend depuis le sommet de la masse viscérale jusqu'à l'orifice de ponte. Il est donc notablement plus volumineux que le testicule. Etroitement appliqué contre la glande digestive et contre les voies génitales, il n'a pas le moindre contact avec l'intestin, alors que ce segment du tube digestif de *Pterotrachea* chemine entre l'ovaire et la glande digestive. Du point de vue de l'anatomie microscopique, il est, comme le testicule, un organe tubuleux composé. La membrane basale qui entoure les tubes ovariens ne diffère en rien de celle des tubes séminifères. A l'intérieur se trouve un revêtement comportant de façon à peu près exclusive des oocytes aux différents stades de leur développement. En effet, les animaux dont je disposais en vue de ce travail ont tous atteint un stade relativement

avancé de l'évolution ovarienne. Les oocytes primordiaux sont beaucoup plus rares que dans l'ovaire des femelles de *Pterotrachea* examinées lors d'un travail précédent (GABE, 1951b). Dans ces conditions, il est assez difficile de se prononcer sur l'existence, dans l'ovaire de *Firoloida*, de cellules folliculeuses ou nourricières. L'exploration méthodique des préparations montre de rares aspects rappelant la phagocytose, par l'oocyte, de cellules nourricières, telle qu'elle a été décrite récemment chez *Lamellaria perspicua* (RENAULT, 1965), mais je n'ai pas pu acquérir la certitude à cet égard, si bien que l'examen de stades moins avancés du développement ovarien et la mise en œuvre des techniques de la cytologie infra-structurale seraient des plus souhaitables.

Le déroulement de l'oogenèse ne diffère pas de celui qui a été décrit chez *Pterotrachea mutica* et *coronata* (REUPSCH, 1912; GABE, 1951b). Les cinq stades schématiques, proposés dans le travail qui vient d'être cité, sont adoptés ici pour la commodité de la description (fig. 63 à 65).

L'oocyte primordial (stade 1) est de petite taille; régulièrement arrondi sur coupes, il ne dépasse guère 10 μ de diamètre, la plus grande partie du corps cellulaire étant occupée par un volumineux noyau, sphérique et assez clair. Durant l'interphase, la chromatine y forme un réseau lâche. Les mitoses rencontrées sur mes préparations ne montrent rien de particulier et sont, de toute façon trop rares pour qu'une véritable étude caryologique des phénomènes ait pu être envisagée. Même les colorations topographiques permettent de reconnaître, dans le noyau de l'oocyte primordial, un volumineux nucléole, sphérique et fortement basophile, homogène. Le cytoplasme, également très basophile en raison de sa grande richesse en ribonucléines, ne contient, à ce stade de l'oogenèse, aucun glucide décelable par les techniques mises en œuvre ici. Les réactions des amino-acides aromatiques confèrent aux cytoplasmes des oocytes primordiaux une teinte assez pâle et diffuse. A la structure homogène de ces cytoplasmes après fixation topographique correspond l'absence de lipides osmiophiles. Les techniques mitochondriales montrent des chondriocontes assez courts et très fins, ainsi que des mitochondries, l'ensemble des chondriosomes dessinant souvent une couronne périnucléaire.

La suite du développement de l'oocyte comporte des modifications importantes des structures nucléaires et cytoplasmiques; dans l'ensemble, les phénomènes rappellent d'assez près ceux qui caractérisent l'interphase de grand accroissement de l'oocyte de *Pterotrachea*, d'où la possibilité d'une description succincte.

Le stade 2 de l'oogenèse est caractérisé par la disparition progressive de l'acide désoxyribonucléique histochimiquement décelable dans le noyau. Le volume du nucléole augmente, mais il

reste homogène et fortement basophile. Malgré l'accroissement du noyau, le rapport nucléo-cytoplasmique diminue du fait d'une augmentation encore plus importante des dimensions globales de la cellule, qui reste sphérique et dont le diamètre atteint, à la fin de ce stade, 20 à 25 μ . La teneur en ribonucléines des cytoplasmes reste élevée, la disposition du chondriome et les caractères histo-chimiques ne subissent pas de changement.

Le stade 3 correspond à une nouvelle augmentation des dimensions de la cellule, qui atteint ou dépasse 40 μ de diamètre; parmi les modifications nucléaires, il y a lieu de signaler la disparition de l'acide désoxyribonucléique, à l'exception de la classique « chromatine nucléolo-associée », représentée par deux ou trois granules Feulgen-positifs, accolés au nucléole. Ce dernier est volumineux et a perdu son homogénéité, les aspects étant différents de ceux qui ont été décrits chez *Pterotrachea* (GABE, 1951b); à la place des « vacuoles » si nettes dont se creuse, chez les deux espèces de ce genre, le nucléole de l'oocyte parvenu au stade en question, on rencontre, chez *Firoloida*, la concentration de l'ensemble des ribonucléines histo-chimiquement décelables du nucléole en un croissant fortement basophile et périphérique qui enserre le reste de l'organite, devenu fortement acidophile. Les cytoplasmes des oocytes cessent d'être homogènes à ce stade de l'oogenèse; les trichromes

PLANCHE X. — Appareil génital femelle

FIG. 63. — Ovaire au début de la vitellogenèse. Bouin, Mann-Dominici, 100 diamètres. Remarquer l'abondance des oocytes encore très riches en ribonucléines cytoplasmiques.

FIG. 64. — Ovaire en pleine vitellogenèse. Flemming, hématoxyline au fer, 150 diamètres. Remarquer les structures nucléolaires des oocytes et le nombre d'éléments à cytoplasmes riches en plaquetets vitellines.

FIG. 65. — Détail de la même préparation que fig. 64. 375 diamètres. Remarquer les structures nucléolaires des oocytes et les boudins de deutoplasmes d'attente.

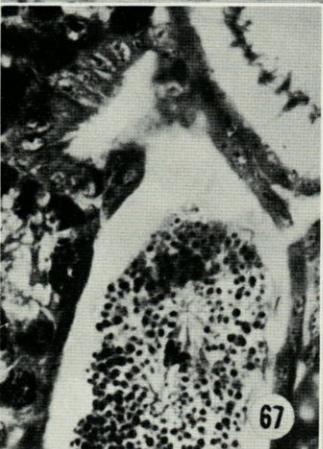
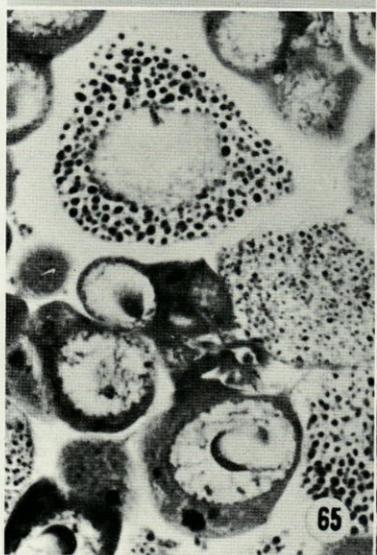
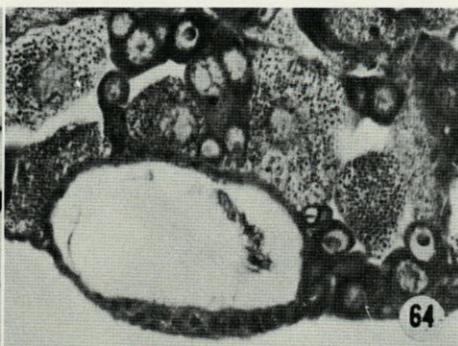
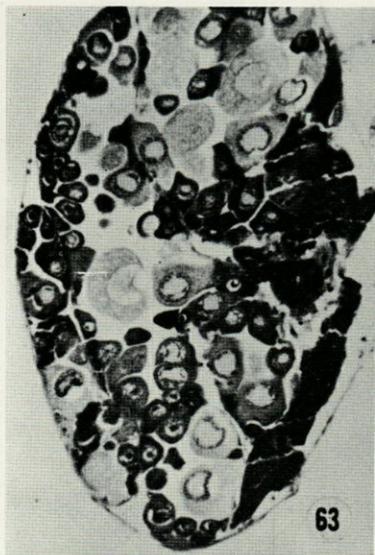
FIG. 66. — Réceptacle séminal d'une femelle en pleine ponte. Carnoy, vert de méthyle-pyronine, 375 diamètres. Remarquer la mélanisation de l'épithélium du réceptacle séminal (centre de la figure) et l'abondance des spermatozoïdes dans sa lumière.

FIG. 67. — Réceptacle séminal (en haut) et début de l'utérus du même animal que fig. 64 et 65. Même technique, 1 500 diamètres. Remarquer les spermatozoïdes dans la lumière du réceptacle séminal (angle supérieur droit) et l'œuf en segmentation dans la lumière utérine.

FIG. 68. — Épithélium du réceptacle séminal d'un animal au début de la vitellogenèse. Flemming, trichrome de Ramon y Cajal, 1 500 diamètres. Remarquer les cellules épithéliales cubiques.

FIG. 69. — Même région d'un animal en pleine ponte. Remarquer la hauteur plus grande des cellules épithéliales et les spermatozoïdes dans la lumière.

FIG. 70. — Passage de l'oviducte au réceptacle séminal d'une femelle en pleine ponte. Flemming, réaction nucléale-picro-indigocarmin, 375 diamètres. Remarquer la section transversale de l'oviducte, tapissée de cellules ciliées, invaginée dans le réceptacle séminal, dont la lumière contient de nombreux spermatozoïdes.



usuels y montrent d'une part des zones « chromophobes » irrégulières et assez peu nombreuses, ne correspondant pas à des lipides osmiophiles, d'autre part des condensations de substances rondes, ovoïdes ou en forme de boudin, à limites très nettes, douées de tous les caractères histochimiques des zones cytoplasmiques voisines, mais plus denses, d'où leur mise en évidence par toutes les techniques qui colorent le cytoplasme de l'oocyte. Comme chez *Pterotrachea*, ces structures, désignées par REUPSCH (1912) sous le nom de noyaux vitellins, correspondent donc à du deutoplasme d'attente au sens de JACQUIERT (1936). Il va de soi que la perte de l'homogénéité des cytoplasmes a pour corollaire une modification de la disposition du chondriome. Les chondriocentes très courts et les mitochondries caractéristiques de la région périnucléaire des oocytes du stade précédent se disposent autour des « vacuoles » et des condensations de deutoplasme d'attente, sans que l'exploration des préparations fournisse le moindre indice en faveur de leur participation à la constitution de ces dernières. La teneur en ribonucléines des cytoplasmes reste importante, les autres caractères histochimiques ne subissent aucun changement.

C'est au stade 4 que correspond la vitellogenèse. La taille de l'oocyte augmente considérablement sans que sa forme subisse de changement important. On ne rencontre pas, chez *Firoloida desmaresti*, les aspects classiques d'oocytes piriformes ou en massue, reliés à la paroi du tube ovarien par une zone cytoplasmique effilée, aspects si fréquents chez d'autres Gastéropodes Prosobranches. De toute manière, cet accroissement de taille a pour conséquence de réduire encore le rapport nucléo-cytoplasmique. Le noyau reste sphérique; toute trace d'acide désoxyribonucléique décelable par la réaction nucléale de Feulgen et Rossenbeck a disparu. Le nucléole, toujours unique et volumineux, conserve l'hétérogénéité de structure signalée au stade précédent, mais la pyroninophilie de la zone en croissant diminue au fur et à mesure qu'augmente l'abondance des enclaves cytoplasmiques. Ces dernières sont représentées avant tout par les grains de vitellus, dont la taille est, au départ, légèrement supérieure à celle des mitochondries et qui sont doués des affinités tinctoriales et caractères histochimiques habituels du vitellus des Prosobranches; fortement fuchsinophiles et sidérophiles, elles contiennent des amino-acides décelables par les méthodes utilisées ici, donnent la réaction à l'APS mais ne contiennent ni glycogène, ni mucopolysaccharides acides. Contrairement à ce qui se passe chez *Pterotrachea coronata* et *mutica*, elles ne contiennent pas de lipides osmiophiles. On n'y trouve ni calcium ionique ni fer figuré et la recherche des activités phosphomonoestérasiques alcalines reste négative, quel que soit le stade de l'oogenèse. Les progrès de la vitellogenèse se traduisent par l'augmentation du nombre de ces grains et par l'accroissement de leur taille; les pla-

quettes vitellines une fois achevées mesurent 1 à 2 μ . de grand diamètre. C'est dans les zones cytoplasmiques comprises entre elles que se trouvent de rares chondriocontes et mitochondries dont la mise en évidence est d'autant plus difficile que le vitellus est plus abondant. Les zones cytoplasmiques qui viennent d'être mentionnées contiennent, en outre, de rares granulations APS-positives dont la réactivité disparaît entièrement après épreuve de la diastase du malt et qui correspondent donc à du glycogène. Les modifications de structure du cytoplasme au cours de la vitellogenèse vont de pair avec la disparition progressive du deutoplasme d'attente et avec une baisse graduelle de la teneur en ribonucléines allant jusqu'à la disparition complète lorsque l'oocyte a atteint sa taille définitive. Cette diminution des ribonucléines, qui pourrait traduire en partie la « dilution » des composés en question dans une masse cytoplasmique considérablement accrue s'inscrit sur les spodogrammes par une baisse importante de la teneur de l'oocyte en matières minérales totales.

L'oocyte ayant achevé l'interphase de grand accroissement (stade 5) est donc une cellule grossièrement sphérique, dont le diamètre approche de 100 μ .; son noyau, central ou légèrement excentrique, ne montre, dans les conditions techniques de ce travail, qu'un nucléole sphérique et volumineux, redevenu homogène, mais beaucoup moins basophile qu'au début de l'oogenèse. Le cytoplasme contient un grand nombre de plaquettes vitellines, ayant conservé tous les caractères morphologiques et histochimiques signalés ci-dessus.

C'est dans cet état que l'oocyte quitte le tube ovarien pour cheminer à travers les voies génitales.

B. Oviducte

L'oviducte naît dans la région centrale du *nucleus*, par confluence des tubes ovariens; son diamètre est d'environ 100 μ . La structure est très proche de celle qui a été décrite chez *Pterotrachea* (REUPSCH, 1912; GABE, 1951b). Une membrane basale plus épaisse que celle des tubes ovariens porte un épithélium cilié, haut de 10 μ environ. Les cellules sont pourvues de noyaux sphériques ou ovoïdes, centraux, à chromatine assez clairsemée et à nucléoles nets. Les cytoplasmes, faiblement acidophiles après coloration topographique, contiennent un chondriome fait de chondriocontes courts et fins, ainsi que de mitochondries. Le pôle apical est doublé d'une rangée de corpuscules ciliaires, nets seulement après fixation par les mélanges chromo-osmiques. Il n'existe aucune traduction morphologique d'un phénomène de sécrétion dans ces cellules; faiblement APS-positifs, les cytoplasmes ne contiennent ni muco-

polysaccharides acides, ni accumulation particulière de protides. Les grains de mélanine qui existent au pôle apical des cellules de l'oviducte de *Pterotrachea coronata* et *mutica* font défaut chez *Firoloida*.

C. Réceptacle séminal

Le réceptacle séminal (fig. 66 à 70) qui fait suite à l'oviducte est relié à ce dernier segment des voies génitales femelles par un dispositif anatomique comparable à celui qui existe chez les espèces de *Pterotrachea* étudiées de ce point de vue, à savoir une invagination de la partie distale de l'oviducte dans la partie proximale du réceptacle séminal (fig. 70); cette zone rappelle, du point de vue anatomique, la valvule stomodéale de certains Insectes. La paroi du réceptacle séminal est constituée, comme celle de l'oviducte, d'une membrane basale assez épaisse et d'un épithélium cubique, à cellules ciliées, dont les caractères morphologiques rappellent de près ceux qui ont été décrits à propos de l'oviducte, à ceci près que la partie apicale des cytoplasmes montre un nombre plus ou moins grand de grains régulièrement arrondis, dont la teinte naturelle va du jaune foncé au brun et qui sont pourvus de tous les caractères histochimiques des mélanines. L'abondance de ces grains est très variable suivant les individus et il existe une relation très nette entre ces variations d'une part, le stade du cycle reproducteur d'autre part. La lumière du réceptacle séminal est traversée par les oocytes qui ont achevé l'interphase de grand accroissement; on y rencontre, en outre, des spermatozoïdes en plus ou moins grande abondance. Il existe, à cet égard, une différence très nette entre le réceptacle séminal de *Firoloida desmaresti* et celui des deux espèces de *Pterotrachea* explorées à cet égard. En effet, chez ces dernières, le réceptacle de toutes les femelles qui ont atteint la maturité sexuelle contient, quel que soit le stade du cycle ovarien, un nombre appréciable de spermatozoïdes et on rencontre de nombreuses images de phagocytose de ces éléments par les cellules épithéliales; il y a lieu de rappeler qu'il s'agit là d'une éventualité assez fréquente chez les Prosobranches Monotocardes. Or, seules les femelles de *Firoloida desmaresti* se trouvant manifestement en pleine ponte présentent des spermatozoïdes dans le réceptacle séminal et il n'existe jamais d'images de phagocytose par les cellules du revêtement épithélial. C'est lorsque le réceptacle séminal contient des spermatozoïdes et que les voies génitales dans leur ensemble véhiculent des oocytes mûrs et des œufs déjà fécondés que les cellules épithéliales du réceptacle se montrent riches en grains de mélanine; lorsque les individus ont été fixés en dehors de la période de ponte, la recherche des grains de mélanine ne permet

pas de distinguer l'épithélium de l'oviducte de celui du réceptacle séminal. Ces constatations sont assez difficiles à interpréter en l'absence de données précises sur la biologie sexuelle de *Firoloida desmaresti*, mais on peut se demander dans quelle mesure l'accouplement et la ponte ne sont pas suivis, à brève échéance, de la mort de l'animal, ce qui expliquerait de façon simple l'absence de phagocytose de spermatozoïdes dans le réceptacle séminal. Il y a lieu de rappeler, en outre, que la période de ponte coïncide chronologiquement avec la « vidange » du produit de sécrétion dans les cellules neurosécrétrices du ganglion cérébroïde.

C'est dans le réceptacle séminal que s'opère la fécondation et l'examen des animaux fixés en pleine ponte y montre souvent la première mitose de segmentation de l'œuf.

D. Utérus

Le segment des voies génitales femelles désigné sous le nom d'utérus présente, par rapport à *Pterotrachea*, des différences considérables, portant à la fois sur l'anatomie et la constitution cellulaire (fig. 71 à 74). On sait, en effet, que l'utérus de *Pterotrachea* forme un conduit aplati, situé dans la partie antérieure et dorsale du *nucleus*; les glandes annexes, au nombre de trois, l'entourent de tout côté. Dans le cas de *Firoloida*, il s'agit d'un tube dépourvu de tout rapport avec des formations glandulaires anatomiquement individualisées et dont le trajet est tout différent. Faisant suite au réceptacle séminal, dont les deux ou trois boucles se situent dans la région centrale du *nucleus*, l'utérus, dont le début est souvent marqué par une constriction légère, suivie d'un élargissement considérable du diamètre intérieur, se dirige vers le sommet de la masse viscérale, en décrivant deux ou trois coudes orientés dans le sens transversal. Parvenu au sommet du *nucleus*, l'utérus accomplit un trajet dorso-ventral, en épingles à cheveux, occupe la partie toute postérieure du *nucleus* et se continue, près de la pointe ventrale de la masse viscérale par le vagin, dernier segment des voies génitales femelles.

Non moindres sont les différences de structure chez les représentants des deux genres de *Pterotracheidae*. En effet, l'utérus de *Pterotrachea* est tapissé d'un épithélium comportant des cellules ciliées, cubiques, ainsi que des mucocytes; il y a lieu de lui rattacher l'épithélium si particulier qui tapisse les conduits excréteurs des glandes annexes, épithélium dont les caractères morphologiques, notamment l'intervention dans l'évacuation des produits de sécrétion des glandes sous-jacentes correspondent à l'éventualité normale chez les Prosobranches Monotocardes. Toute différente est la structure de l'utérus de *Firoloida*. Les éléments cellulaires qui for-

ment, chez *Pterotrachea*, les glandes anatomiquement individualisées annexées à l'utérus sont, chez *Firoloida*, incorporés à l'épithélium utérin lui-même; les glandes annexes font défaut.

L'utérus de *Firoloida desmaresti* offre donc à considérer une membrane basale, assez épaisse, doublée de rares cellules conjonctives et de quelques fibres musculaires lisses, ainsi qu'un revêtement épithélial dont les caractères varient considérablement suivant les régions.

Certaines zones, notamment le premier coude ascendant ainsi que les deux derniers coudes descendants sont tapissés d'un épithélium prismatique cilié, haut de 15 μ en moyenne, dont les caractères cytologiques et histochimiques ne présentent rien de particulier par rapport aux premiers segments des voies génitales femelles, à ceci près que les grains de mélanine y font entièrement défaut. Le premier coude ascendant comporte un épithélium fait uniquement de cellules ciliées; dans les deux derniers coudes descendants, on rencontre, en outre, de rares mucocytes dont l'abondance augmente légèrement à proximité du vagin.

Le reste de l'épithélium utérin est beaucoup plus haut (30 à 40 μ) et comporte deux catégories cellulaires, à savoir des cellules prismatiques, manifestement glandulaires et des cellules coniques à sommet dirigé vers la membrane basale, la partie élargie du corps cellulaire recouvrant partiellement les pôles apicaux des cellules glandulaires avoisinantes; cette disposition simule l'existence d'une ciliature continue.

Les *cellules ciliées* dont la forme vient d'être définie sont pourvues de noyaux situés près de la partie apicale, large des corps cellulaires. Aplatis ou coniques, ces noyaux contiennent des mottes de chromatine assez clairsemées et des nucléoles sphériques, nets même après coloration topographique. Les cytoplasmes sont homogènes ou granuleux suivant la fixation mise en œuvre; les techniques mitochondriales y font apparaître d'assez rares chondriocontes courts, non orientés, ainsi que des mitochondries. Le pôle apical est doublé d'une rangée de corpuscules ciliaires assez petits et conservés uniquement par les fixateurs cytologiques. La ciliature est assez longue (8 à 10 μ), abondante. Du point de vue histo chimique, ces cellules ne diffèrent pas des éléments ciliés qui tapissent les premiers segments des voies génitales femelles; elles ne sont le siège d'aucune accumulation de glucides ou de protides décelables par les méthodes mises en œuvre dans ce travail, ne contiennent pas de lipides osmiophiles et se montrent entièrement dépourvues de calcium, de fer figuré ainsi que d'activité phosphomonoestérasi que alcaline histo chimiquement décelable.

Les *cellules glandulaires* correspondent à deux catégories différentes et à localisation strictement définie. Leur morphologie varie

considérablement en fonction du cycle sécrétoire, ce dernier étant en rapport étroit avec le fonctionnement de la gonade. Aussi, l'état des éléments en question chez l'animal en pleine ponte est-il décrit avant l'exposé des modifications qui viennent d'être évoquées.

Les cellules glandulaires de la partie proximale de l'utérus, correspondant aux derniers lacets ascendants et aux premiers lacets descendants sont prismatiques, à noyaux proches du pôle basal, sphériques ou ovoïdes, assez riches en mottes de chromatine très nettement délimitées. Chaque noyau contient un ou deux volumineux nucléoles sphériques, homogènes et fortement basophiles. La zone cytoplasmique basale, qui entoure le noyau est douée d'une très forte affinité pour les colorants basiques et l'existence d'une striation perpendiculaire à la membrane basale lui confère l'aspect classique de l'ergastoplasme des cellules glandulaires. Les techniques mitochondriales montrent, dans les parties basales et péri-nucléaires des cellules, des chondriocontes volumineux et longs, rectilignes ou légèrement incurvés, qui remontent le long des flancs des noyaux. Les parties supra-nucléaires des cytoplasmes sont plus ou moins acidophiles et réduites à de minces travées qui entourent des grains de sécrétion volumineux, régulièrement arrondis sur coupes, fortement acidophiles et douées d'une affinité marquée pour la laque ferrique d'hématoxyline. L'abondance du produit de sécré-

PLANCHE XI. — Appareil génital femelle

FIG. 71. — Coupe parasagittale du *nucleus* d'une femelle en pleine ponte. Dubosq, réaction à l'APS-hématoxyline de Groat, 150 diamètres. Les anses descendantes de l'utérus occupent la moitié gauche de la figure. Remarquer de haut en bas la dernière anse pourvue de cellules à inclusions glycoprotidiques, les deux anses à mucocytes et le segment de transition avec le vagin.

FIG. 72. — Détail d'une coupe transversale du *nucleus* d'une femelle en pleine ponte. Bouin, réaction à l'APS-hématoxyline de Gront. 375 diamètres. Remarquer les grains de sécrétion glycoprotidiques dans la partie supra-nucléaire des corps cellulaires.

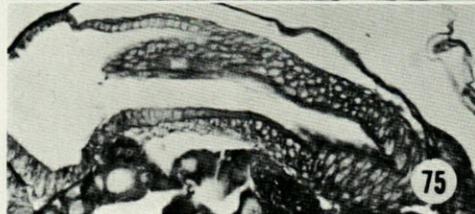
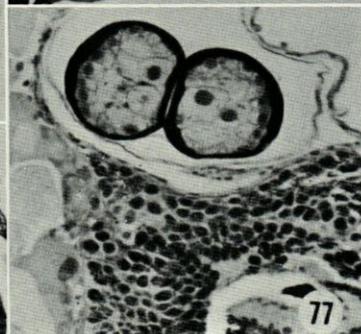
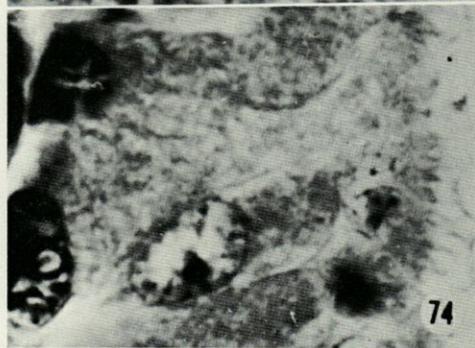
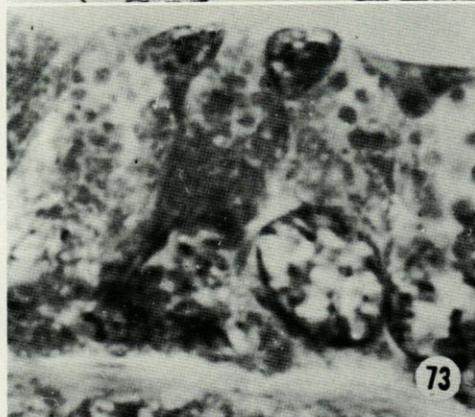
FIG. 73. — Détail de la paroi utérine d'une femelle au début de la vitellogénèse. Bouin, hémalun-picro-indigocarmin, 1500 diamètres. Remarquer les cellules prismatiques, encore pauvres en produit de sécrétion et les cellules coniques, à noyaux proches du pôle apical.

FIG. 74. — Détail de la paroi utérine d'une femelle en pleine ponte. Flemming, réaction nucléale-picro-indigocarmin. Remarquer les mucocytes prismatiques et les cellules coniques, ciliées.

FIG. 75. — Coupe du même animal que figure 71, montrant le passage de l'utérus au vagin (partie supérieure de la figure). Même technique et même grossissement que figure 75.

FIG. 76. — Détail d'une coupe transversale du *nucleus* d'une femelle fixée avant l'accouplement. Bouin, hémalun - jaune métanile - mucicarmin, 375 diamètres. Remarquer l'importance du sphincter vaginal (partie inférieure de la figure).

FIG. 77. — Coupe provenant de la même série que figure 72. 100 diamètres. Remarquer la forte réactivité de la coque des œufs en cours de segmentation, non encore réunis en cordons.



tion est telle chez les individus fixés en pleine ponte que l'étude du chondriome de la partie apicale des cellules est pratiquement impossible après emploi des techniques mitochondriales classiques. Il y a lieu de signaler que les grains de sécrétion ne montrent, au sein des cellules, aucune tendance à la confluence et restent bien individualisés jusqu'à l'extrusion. Il en est tout autrement du produit une fois rejeté dans la lumière de l'utérus. Du point de vue histochimique, la forte basophilie du pôle basal des cellules correspond évidemment à une teneur élevée en ribonucléines. La recherche des glucides par la méthode à l'APS ne montre pas d'accumulation particulière de ces composés en dehors du produit de sécrétion. Celui-ci est fortement APS-positif, perd sa réactivité après acétylation et la recouvre intégralement après saponification des coupes acétylées. Le prétraitement par la diastase du malt ne modifie pas ce caractère histochimique et la recherche des mucopolysaccharides acides donne des résultats entièrement négatifs. Les grains de sécrétion sont mis en évidence avec netteté par la réaction à l'alloxane-Schiff et par la tétrazoréaction de Danielli; leur teneur en protides sulphydrilés paraît inférieure au seuil de sensibilité des méthodes utilisées ici. Dans l'ensemble, les caractères histochimiques du produit de sécrétion sont donc signalétiques de la présence de glycoprotéines au sens large du terme ou de mucopolysaccharides neutres, une distinction tranchée entre ces deux groupes de composés ne pouvant pas être obtenue au moyen des techniques histochimiques actuelles; tout au plus la richesse des grains en amino-acides pourrait-elle représenter un indice en faveur de leur nature glycoprotidique. Il y a lieu d'ajouter à ceci que la recherche des lipides osmiophiles donne des résultats négatifs, de même que celle du calcium et du fer figuré.

L'examen des préparations ne laisse aucun doute quant au devenir du produit de sécrétion qui vient d'être décrit (fig. 77). En effet, les œufs en cours de segmentation qui remplissent la lumière de l'utérus sont entourés d'une coque épaisse, douée des mêmes affinités tinctoriales et caractères histochimiques que les grains contenus dans les cellules glandulaires. L'exploration méthodique des coupes montre des images de coalescence de grains qui viennent de subir l'extrusion et d'assez rares traînées de substance APS-positive, non encore appliquée contre les œufs. Il y a donc lieu de considérer les cellules glandulaires à grains acidophiles et APS-positifs comme représentant l'équivalent fonctionnel de la glande coquillière des autres Hétéropodes et des Prosobranches Monotocardes « normaux ».

Les cellules glandulaires qui tapissent les derniers « lacets » descendants de l'utérus sont sensiblement de la même taille que les éléments correspondant à la glande coquillière, mais leurs autres

caractères morphologiques en sont très différents. Les noyaux occupent un emplacement central, les ribonucléines du pôle basal sont beaucoup moins abondantes et la partie supra-nucléaire des cellules est occupée par une flaque d'un produit de sécrétion dépourvu de toute acidophilie particulière, faiblement APS-positif et prenant, après coloration au bleu alcian, une teinte gris-bleuâtre assez pâle. Dépourvu de métachromasie γ , ce produit prend, après coloration au bleu de toluidine une teinte violette qui vire au bleu clair lors de la déshydratation par l'éthanol. La réaction à l'alloxane-Schiff et la tétrazoréaction de Danielli n'aboutissent pas à une mise en évidence nette de ce produit de sécrétion, dont les caractères histo-chimiques correspondent, en somme, à ceux des mucopolysaccharides faiblement acides.

Des composés doués des mêmes caractères histo-chimiques que ce produit intracellulaire existent dans le cordon ovigène. Les cellules dont les particularités morphologiques viennent d'être décrites correspondent donc aux glandes mucigènes annexées aux voies génitales femelles des autres Hétéropodes et de la plupart des Prosobranches Monotocardes.

Les deux catégories de cellules glandulaires dont la signification fonctionnelle se trouve ainsi définie subissent, au cours de la maturation de l'appareil génital femelle, des modifications morphologiques dont l'ampleur a été mentionnée ci-dessus.

Dans l'ensemble, l'apparition des phénomènes de sécrétion dans les cellules glandulaires de l'utérus se fait à un stade assez tardif de la maturation de l'appareil reproducteur. En effet, les moins évoluées parmi les femelles de *Firoloida desmaresti* dont je disposais en vue de ce travail montrent un ovaire déjà assez riche en oocytes ayant nettement commencé l'interphase de grand accroissement (stades 2 et 3 de la classification adoptée ici). Et pourtant, l'utérus de ces animaux est tapissé d'un épithélium prismatique dont les cellules, hautes de $15\ \mu$ en moyenne, sont pourvues de noyaux ovoïdes à grand axe parallèle à la plus grande dimension du corps cellulaire, les cytoplasmes étant entièrement dépourvus de produit de sécrétion figuré. La zone ergastoplasmique basale des cellules à grains de sécrétion glycoprotidiques est moins nettement délimitée que chez les femelles en pleine ponte, les cellules coniques à ciliature apicale étant peu distinctes. Il en est de même pour les cellules mucigènes; aucun produit de sécrétion n'est décelable dans les cytoplasmes et les cellules compagnes ciliées sont peu apparentes. C'est chez les femelles dont l'ovaire est riche en oocytes au stade 4, c'est-à-dire lorsque la vitellogénèse atteint son apogée que les deux catégories de cellules glandulaires acquièrent leurs caractères histologiques définitifs, caractères qui persistent sans changement chez les femelles dont la gonade s'est à peu près vidée d'oocy-

tes mûrs et dont l'utérus est rempli d'œufs en pleine segmentation. Le fonctionnement des différentes cellules glandulaires d'un animal donné semble être à peu près synchrone, mais l'exploration méthodique montre dans tous les cas où le fonctionnement des glandes utérines a déjà commencé, des cellules aux différents stades du cycle sécrétoire. Cette donnée renforce l'impression que donne l'analyse des caractères cytologiques, à savoir celle d'un fonctionnement suivant le mode mérocrine.

E. Vagin

Le vagin (fig. 75 et 76), segment terminal des voies génitales femelles, fait suite à la région distale de l'utérus, tapissée d'un épithélium cilié, dont les éléments constitutifs se rapprochent de ceux qui existent dans les segments proximaux des voies génitales. Entre les cellules ciliées, se trouvent de rares mucocytes, nettement moins hauts que les cellules mucigènes de l'utérus; leur produit de sécrétion est d'ailleurs différent de celui des éléments utérins, puisqu'il se montre pourvu de tous les caractères histologiques des mucopolysaccharides très acides. Le début du vagin est facile à délimiter par rapport à l'utérus, du fait d'une augmentation importante et soudaine de la couche musculuse. A la place des rares fibres musculaires lisses, non orientées, qui doublent extérieurement la basale conjonctive sur laquelle repose l'épithélium utérin, on rencontre une musculuse épaisse, faite de fibres en majorité circulaires. La membrane basale qu'engaine cette musculuse porte un épithélium entièrement dépourvu de mucocytes, constitué de cellules dont les caractères histologiques sont très proches de ceux de l'épiderme, une bordure cuticulaire remplaçant la ciliature si caractéristique des autres segments des voies génitales femelles. La musculuse se différencie, autour de l'orifice de ponte, en un puissant sphincter. Le pourtour de l'orifice est le siège d'un épithélium haut, relativement riche en mucocytes.

F. Caractères sexuels secondaires

Parmi les caractères sexuels secondaires, certains, dont la forme générale du *nucleus*, se passent de commentaires. D'autres sont négatifs (absence de tentacules, de ventouse) et il n'y a également pas lieu de s'appesantir à leur sujet. Un important caractère anatomique, appartenant en propre aux femelles de *Firoloida demaresti* semble avoir échappé à l'attention de tous mes prédécesseurs; il s'agit d'une glande exocrine, appliquée contre le flanc droit du *nucleus*, dans sa partie centrale, glande qui n'existe pas chez les autres Hétéropodes et qui subit des modifications de

structure considérables en fonction du cycle reproducteur. A défaut de données expérimentales concernant sa signification fonctionnelle, le nom de *glande latérale* est utilisé ici pour désigner l'organe en question (fig. 78 à 84).

Encastrée dans l'épiderme, dont la membrane basale se continue avec celle qui la porte, la glande latérale est composée, chez les femelles dont l'ovaire se trouve au début de la maturation, de cellules prismatiques dont la hauteur augmente progressivement depuis la périphérie jusqu'au centre de l'organe, où elle peut atteindre 30, voire 40 μ . Entre les pôles apicaux de ces cellules prismatiques se trouvent des cellules coniques à sommet tourné vers la membrane basale, la partie apicale, élargie, portant une ciliature très courte. Les cellules prismatiques sont pourvues de noyaux volumineux, ovoïdes, orientés dans le sens de la hauteur des cellules; la chromatine de ces noyaux est disposée en mottes assez fines, nombreuses et bien individualisées; on rencontre un ou deux nucléoles sphériques et assez volumineux. La partie basale des cytoplasmes est occupée par un ergastoplasme bien développé et des chondriocotes parallèles à la hauteur des cellules. Faiblement acidophile, la partie supra-nucléaire des corps cellulaires ne contient, à ce stade du développement, aucun produit de sécrétion figuré.

Lorsque la vitellogenèse a atteint son apogée, la hauteur des cellules de la glande latérale est encore plus grande qu'au stade précédent; elle dépasse couramment 50 μ dans la partie centrale. Les autres caractères morphologiques des cellules en question sont

PLANCHE XII. — Appareil génital femelle

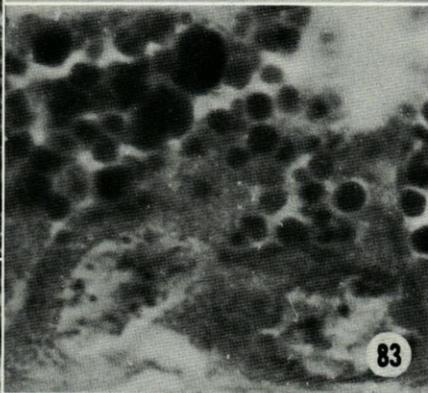
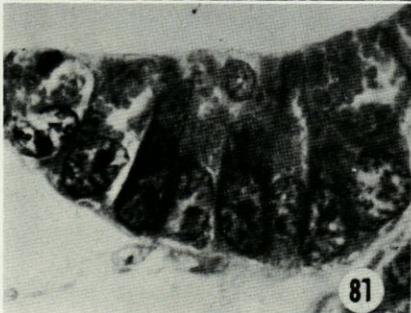
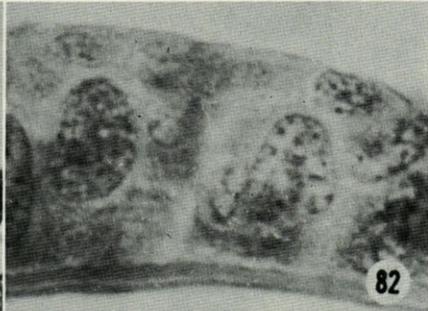
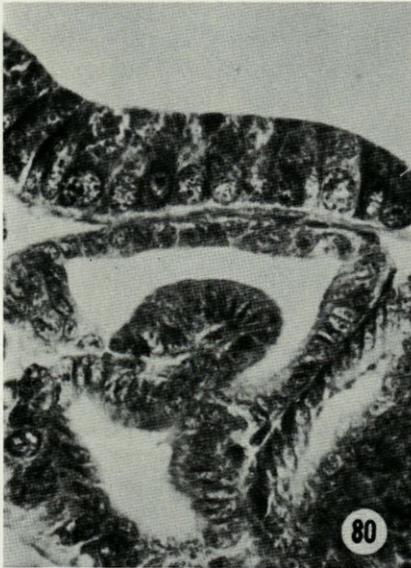
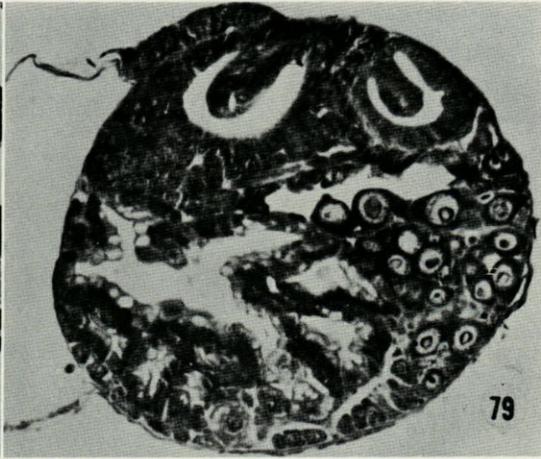
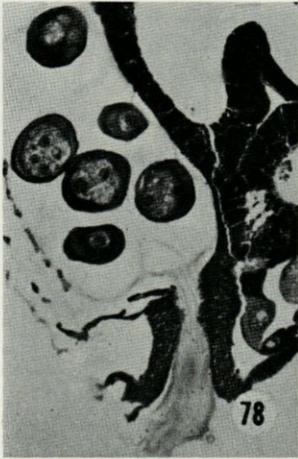
FIG. 78. — Coupe parasagittale de la partie ventrale du *nucleus* d'une femelle fixée en pleine ponte. Bouin, Mann-Dominici, 100 diamètres. Remarquer le sphincter vaginal, les œufs en cours de segmentation dans la lumière vaginale et la faible coloration du cordon ovigère.

FIG. 79. — Coupe transversale du *nucleus* d'une femelle fixée au début de la vitellogenèse. Bouin, hémalun - picro - indigocarmin, 75 diamètres. Remarquer la glande latérale, appliquée contre la paroi du *nucleus* (partie supérieure de la figure).

FIG. 80. — Glande latérale (en haut) et utérus (en bas) d'une femelle fixée en pleine vitellogenèse. Bouin, trichrome en un temps, 375 diamètres. Remarquer les cellules prismatiques et coniques de la glande latérale ainsi que le début de l'épanouissement des cellules prismatiques de l'utérus.

FIG. 81. — Détail de la glande latérale d'une femelle dont la vitellogenèse est encore plus avancée, mais non encore accouplée. Même technique et même grossissement que figure 80. Remarquer les grains de sécrétion des cellules ciliées.

FIG. 82 à 84. — Détails de la glande latérale de femelles fixées au début de la vitellogenèse (82), juste avant l'accouplement (83) et en pleine ponte (84). Bouin, trichrome en un temps, 1 500 diamètres. Remarquer la hauteur des cellules prismatiques et l'absence de produit de sécrétion chez l'animal au début de la vitellogenèse, l'accumulation importante du produit de sécrétion avant l'accouplement et la régression spectaculaire au moment de la ponte.



considérablement modifiés en raison de l'apparition, en grande abondance, d'un produit de sécrétion figuré. En effet, les noyaux occupent un emplacement basal et leur grand axe est souvent parallèle à la membrane basale; la zone ergastoplasmique a perdu sa netteté, les chondriocentes du pôle basal sont plus difficiles à mettre en évidence et toute la partie supra-nucléaire des cytoplasmes est encombrée d'un produit de sécrétion; celui-ci forme des grains sphériques ou des mottes anguleuses, les différences de taille entre inclusions contenues dans une même cellule pouvant être considérables. Conservé par tous les fixateurs utilisés en vue de ce travail, le produit de sécrétion est fortement acidophile et prend énergiquement la laque ferrique d'hématoxyline. Son affinité pour la fuchsine basique du trichrome de Ramon y Cajal égale celle de la chromatine des noyaux. Du point de vue histochimique, il y a lieu de signaler que la méthode à l'APS confère aux grains et mottes de produit de sécrétion une teinte rouge brique nettement différente du rouge violacé des grains glycoprotidiques de l'utérus. Moins intense que cette dernière coloration, celle des grains de la glande latérale disparaît lorsque la réaction à l'APS est précédée d'acétylation des coupes; elle réapparaît après saponification des coupes acétylées, mais il est difficile de se prononcer quant au rétablissement complet de la réactivité. La recherche du glycogène et celle des mucopolysaccharides acides donnent des résultats entièrement négatifs, la réaction à l'alloxane-Schiff et la tétrazoréaction de Danielli des résultats fortement positifs; les protides sulphydrilés paraissent être moyennement abondants dans ce produit qui est, par ailleurs, dépourvu de lipides osmiophiles, de calcium ionique et de fer figuré.

Non moindres sont les modifications de structure que l'on constate chez les femelles accouplées, dont les ovaires ne contiennent plus d'oocytes mûrs, les réceptacles séminaux étant pourvus de spermatozoïdes et les voies génitales encombrées d'œufs en cours de segmentation. La hauteur des cellules de la glande latérale a subi une diminution spectaculaire; elle est généralement inférieure à 10 μ , les noyaux, redevenus sphériques ou ovoïdes, occupant à peu près toute cette hauteur. La basophilie cytoplasmique a entièrement disparu de même que le produit de sécrétion. Les cellules sont devenues semblables à celles de l'épiderme avoisinant et seules leurs dimensions transversales plus grandes attirent l'attention lors de l'examen des coupes au faible grossissement. Cette involution profonde rend l'organe à peu près méconnaissable.

La comparaison de l'appareil génital femelle de *Firoloida desmaresti* avec celui des espèces de *Pterotrachea* qui ont fait l'objet d'études histologiques amène donc à constater des différences importantes. Même l'emplacement des organes au sein du *nucleus*

diffère dans les deux genres, cette différence étant prévisible d'après les emplacements respectifs des orifices de ponte. Si la maturation des oocytes et la vitellogenèse donnent lieu à des traductions morphologiques à peu près identiques, des différences non négligeables existent, du point de vue histochimique, entre les réserves vitellines de *Firoloida* et celles de *Pterotrachea*; en effet, le glycogène et les lipides figurés sont beaucoup plus abondants dans l'oocyte de *Pterotrachea*, alors que les glycoprotéines semblent prédominer dans celui de *Firoloida*.

Encore plus importantes sont les différences concernant les voies génitales femelles. Du point de vue anatomique, toute glande individualisée a disparu chez *Firoloida*, les fonctions glandulaires correspondant à la sécrétion de la coque des œufs et à celle du cordon ovigère étant assumées par des cellules encastrées dans l'épithélium utérin. Du point de vue histochimique, les sécrétions riches en mucopolysaccharides acides sont beaucoup plus rares dans les voies génitales de *Firoloida* que dans celles de *Pterotrachea*, *mutica* et *coronata*, espèces caractérisées par une volumineuse glande mucigène annexée à l'utérus, le cordon ovigère lui-même étant riche en mucopolysaccharides acides, fortement métachromotropes et colorables par le bleu alcian. Chez *Firoloida*, les mucopolysaccharides neutres et les glycoprotéines dominent, au contraire, aussi bien dans la coque des œufs que dans le cordon ovigère.

La notion d'ordre général qui se dégage de cette comparaison correspond à celle qui a été énoncée, dans le corps de ce travail, à propos d'autres appareils, à savoir une forte tendance à la simplification des structures chez *Firoloida*. Les différences en question ne peuvent pas être expliquées par la petite taille de cette dernière espèce, puisque les Atlantidae nous offrent l'exemple d'animaux dont la masse viscérale n'est guère plus volumineuse que celle de *Firoloida* et qui présentent pourtant, dans le cas de l'appareil génital femelle, les glandes annexes anatomiquement individualisées qui ont disparu chez *Firoloida*.

Quant à l'interprétation histophysiologique de l'appareil génital femelle de *Firoloida desmaresti*, certains de ses segments n'appellent aucun commentaire particulier. Il en est ainsi de l'ovaire, dont l'évolution correspond, à des différences mineures près, à celle qui est bien connue chez deux espèces de *Pterotrachea*. De même, la fonction mécanique des cellules ciliées qui tapissent les voies génitales s'explique facilement et le rôle vecteur de ces éléments paraît évident. Les caractères histochimiques des produits de sécrétion des cellules prismatiques qui tapissent la partie glandulaire de l'utérus indiquent clairement l'intervention de ces éléments dans l'élaboration de la coque des œufs et dans celle du cordon ovigère. Quant au

vagin, il s'agit, de toute évidence, d'un segment des voies génitales doué uniquement d'une fonction mécanique.

Certaines particularités histophysiologiques de l'appareil génital femelle de *Firoloida* posent, toutefois, des problèmes difficiles à résoudre dans l'état actuel de nos connaissances. C'est ainsi que la présence de spermatozoïdes dans le réceptacle séminal des seules femelles dont la vitellogenèse est achevée et l'absence de toute image de phagocytose de gonocytes mâles par les cellules épithéliales de ce segment des voies génitales femelles pourraient être signalétiques d'une différence nette du cycle reproducteur par rapport à *Pterotrachea*. En effet, le réceptacle séminal de toutes les femelles de *Pterotrachea mutica* et *coronata* ayant atteint la maturité sexuelle contient des spermatozoïdes en grand nombre, quel que soit l'état de l'ovaire. De nombreuses images de phagocytose de spermatozoïdes provient que les gonocytes mâles séjournent dans le réceptacle séminal des femelles pendant des délais assez longs. Dans l'ensemble, la comparaison fournit donc des données qui incitent à se demander dans quelle mesure *Firoloida desmaresti* connaît plusieurs périodes de ponte. Il est, certes, possible que les spermatozoïdes de *Firoloida* ne puissent survivre dans le réceptacle séminal que pendant un temps notablement plus court que chez *Pterotrachea*, mais aucune donnée ne permet d'écarter, dans l'état actuel des connaissances, l'hypothèse consistant à admettre que la ponte précède de peu la mort de l'animal.

C'est la glande latérale qui pose probablement, en matière d'appareil génital femelle de *Firoloida*, les problèmes histophysiologiques les plus difficiles à résoudre. Son cycle sécrétoire correspond, certes, au schéma habituel du fonctionnement de la cellule glandulaire dite séreuse, mais la signification fonctionnelle du produit de sécrétion, manifestement déversé dans le milieu ambiant paraît impossible à préciser. La corrélation si nette du fonctionnement de l'organe avec l'état de l'appareil génital femelle doit faire admettre que l'extrusion du produit de sécrétion a lieu au moment de l'accouplement. La surcharge considérable des cellules glandulaires des femelles se trouvant en pleine vitellogenèse, mais non encore accouplées, ainsi que la vidange non moins spectaculaire de la glande latérale des femelles dont le réceptacle séminal contient des spermatozoïdes sont des plus significatives à cet égard. Mais le rôle qui revient, lors de l'accouplement, au produit de sécrétion en question ne peut pas être défini à la lumière des seules données histologiques. Il n'existe aucun argument permettant de trancher entre deux hypothèses dont l'une consiste à admettre que ce produit joue, au moment de l'accouplement, un rôle mécanique, l'autre à lui attribuer une fonction hédonique. Seule l'observation directe de l'accouplement, combinée avec des examens histologiques d'ani-

maux fixés aux stades voulus, permettrait une interprétation définitive en la matière. De même, les données actuellement acquises ne permettent pas de se prononcer sur l'évolution ultérieure de la glande latérale profondément involuée des femelles accouplées; une nouvelle poussée d'activité lors d'une période de ponte ultérieure est parfaitement concevable, mais il se peut également, comme je l'ai signalé ci-dessus, que la ponte soit suivie, à brève échéance, de la mort de l'animal. Il y a lieu de signaler que la comparaison avec les autres Hétéropodes n'apporte aucune précision concernant la signification de la glande latérale, organe qui n'existe que chez *Firoloida desmaresti*.

DISCUSSION GÉNÉRALE ET CONCLUSION

Les quelques points de cytologie générale que soulèvent les résultats mentionnés dans les chapitres précédents ainsi que les problèmes histophysiologiques particuliers à chacun des organes envisagés ici ont été discutés chemin faisant. La discussion ci-dessous est donc réservée aux questions que pose l'organisation générale du corps de *Firoloida desmaresti* et à une comparaison synthétique avec les autres Hétéropodes dont les organes ont fait l'objet de recherches histologiques. A côté des données bibliographiques, des résultats personnels et encore inédits concernant *Carinaria lamarcki* et les *Atlantidae* sont utilisés en vue de cette discussion.

Du point de vue de l'organisation générale, la partie antérieure du corps de *Firoloida* ne présente, par rapport à *Pterotrachea*, aucune particularité saillante et on comprend sans peine que les anciens auteurs aient opéré un rapprochement entre les deux genres, en les rangeant dans une même famille. La disposition d'ensemble des organes du bulbe buccal, des ganglions cérébroïdes et du statocyste est comparable dans les deux cas. Seul l'examen histologique fait apparaître, pour certains des organes mentionnés, des différences dont l'ampleur ne dépasse pas celle des différences intergénériques rencontrées dans d'autres familles de Gastéropodes Prosobranches. Il en est tout autrement lorsque la comparaison porte sur la masse viscérale. En effet, les différences entre le *nucleus* de *Firoloida* et celui de *Pterotrachea* sont considérables, certaines des dissemblances en question étant d'ailleurs prévisibles d'après le seul examen *in toto*.

C'est ainsi que les différences d'emplacement des orifices de ponte des femelles appartenant aux deux genres laissent prévoir

les emplacements très différents de la gonade dans les deux cas, emplacements qui ont été décrits ci-dessus. Les pores génitaux mâles occupent, au contraire, une position très comparable, qu'il s'agisse de *Firoloida* ou de *Pterotrachea*, si bien que seul l'examen histologique montre une différence importante dans l'emplacement du testicule au sein de la masse viscérale.

Non moindre est la différence intergénérique concernant l'emplacement de l'intestin; appliqué simplement contre le *nucleus* de *Firoloida* il le traverse de part en part et en forme l'axe chez *Pterotrachea*.

On peut donc se demander dans quelle mesure ces différences anatomiques trouvent une expression suffisante dans la position systématique actuellement assignée à *Firoloida desmaresti*.

Lorsque la comparaison est faite à l'échelle histologique, des différences aussi importantes que celles qui viennent d'être envisagées surgissent à propos de certains organes. Fait essentiel, toutes ces différences vont dans le sens d'une simplification chez *Firoloida*, donnée qui n'est que partiellement expliquée par la taille plus petite de cet animal.

La plupart des organes offrent des exemples de cette simplification. Les différenciations tégumentaires de *Firoloida* sont moins variées que celles de *Pterotrachea*; il en est de même des catégories cellulaires du tissu conjonctif. Les cellules à grains de sécrétion acidophiles, si nombreuses dans l'épithélium du bulbe buccal de *Pterotrachea*, font défaut chez *Firoloida*. Le polymorphisme cellulaire du revêtement épithélial des premiers segments du tube digestif est nettement moindre chez *Firoloida* que chez *Pterotrachea*; même dans l'intestin et dans la glande digestive, ce polymorphisme est moins apparent. La réduction du nombre des canalicules rénaux et la longueur moindre du canal réno-péricardique de *Firoloida* peuvent s'expliquer par la petite taille de la masse viscérale de cet animal, mais une explication de ce type ne rend évidemment pas compte de la simplification considérable des voies génitales femelles, simplification qui va jusqu'à la disparition de toute glande annexe anatomiquement individualisée; il résulte des faits exposés dans le chapitre correspondant que les fonctions de ces glandes sont assumées par des cellules glandulaires qui siègent dans l'épithélium de revêtement des voies génitales elles-mêmes.

Cette confrontation avec *Pterotrachea* fait toutefois apparaître, pour d'autres appareils, une similitude remarquable. Il n'existe, en effet, aucune différence essentielle entre les organes des sens dans les deux genres; les bourgeons sensoriels péri-buccaux et l'osphradium sont strictement comparables et seules des différences de taille, ne soulevant aucun problème particulier, sont à mentionner

dans le cas du statocyste ainsi que dans celui de l'œil. La même considération est valable pour le système nerveux; celui-ci présente, certes, des différences anatomiques non négligeables par rapport à *Pterotrachea*, différences qui vont de pair avec une grande variabilité individuelle de certains connectifs (voir BRÜEL, 1921), mais la structure des ganglions eux-mêmes et les caractères histologiques des cellules nerveuses sont identiques dans les deux genres de *Pterotracheidae*. La même identité existe quant aux caractères histologiques des cellules neurosécrétrices. Des constatations du même ordre découlent de la comparaison de l'appareil génital mâle des deux genres. En dépit de la différence anatomique importante concernant l'emplacement du testicule, l'étude histologique fait apparaître une ressemblance frappante des différents segments de cet appareil chez *Pterotrachea* et chez *Firoloida*.

Certaines particularités histologiques de *Firoloida* par rapport à *Pterotrachea* existent dans le cas d'appareils divers. C'est ainsi que l'abondance du pigment mélanique est moindre chez la première aussi bien dans l'appareil digestif que dans l'appareil génital. La différence de taille de *Firoloida* par rapport à *Pterotrachea* ne peut évidemment pas être invoquée en guise d'explication, puisqu'il n'existe pas de relation directe entre les dimensions somatiques d'un animal et l'abondance de pigment mélanique dans ses organes. Une différence de régime alimentaire pourrait, au contraire, être en cause. Il y a lieu de signaler, à cet égard, qu'il existe, dans le cas des autres Hétéropodes, des différences aussi importantes quant à la teneur de certains organes en pigment mélanique. Dans l'ensemble, les mélanines sont plus abondantes chez *Oxygyrus* que chez *Atlanta*, chez *Carinaria* que chez *Pterotrachea*. Une autre particularité histologique de *Firoloida* par rapport à *Pterotrachea* est la rareté relative, chez la première, des produits de sécrétion riches en mucopolysaccharides acides. L'abondance bien moindre des mucocytes dans les segments proximaux du tube digestif est frappante à cet égard et pourrait être signalétique d'une différence de régime alimentaire. Mais cette explication ne saurait être retenue dans le cas des glandes annexes de l'appareil génital femelle, où la différence entre les deux genres est encore beaucoup plus grande. De tous les Hétéropodes que j'ai pu examiner, c'est *Firoloida desmaresti* dont l'appareil génital femelle est le moins bien doté de glandes uni- ou multicellulaires, élaborant des produits riches en mucopolysaccharides acides. Cette différence se solde évidemment par la rareté des mucopolysaccharides acides dans le cordon ovigère, ainsi que dans la coque des œufs, alors que le cordon ovigère des autres Hétéropodes est riche en « mucines » au sens de la terminologie classique.

La comparaison de *Firoloida* avec les autres Hétéropodes fait apparaître, en somme, un grand nombre de caractères spécialisés.

Il est classique de considérer ce genre comme étant le plus éloigné du schéma primitif de l'Hétéropode, tel qu'il est représenté, dans la faune actuelle, par *Oxygyrus keraudreni*. Mais des différences non négligeables existent même par rapport au deuxième genre de la famille des Pterotracheidae, différences qui ont été signalées dans les chapitres consacrés aux divers appareils. A certains égards, il est donc possible de souscrire à l'assertion de BRÜEL (1921), fondée sur l'étude minutieuse de la variation anatomique des troncs nerveux issus du ganglion pédieux et consistant à admettre que *Firoloida* représente un genre en pleine évolution, pourvu d'une forte tendance à se spécialiser et à s'écarter des autres Hétéropodes.

Ces considérations ne doivent, toutefois, pas faire oublier l'unité fondamentale du type morphologique « Hétéropode », unité largement illustrée par les résultats histologiques concernant *Firoloida desmaresti*. En effet, chacun des organes étudiés ici offre des exemples de caractères très spécialisés d'une part, de structures strictement comparables à celles des moins « évolués » parmi les Hétéropodes d'autre part.

C'est l'évolution du système nerveux qui est généralement prise comme exemple lorsqu'il s'agit d'illustrer l'ampleur de l'évolution des structures au sein de la tribu des Hétéropodes. Il est classique d'opposer, dans cet ordre d'idées, le système nerveux d'*Oxygyrus keraudreni*, doué de tous les caractères communs aux Prosobranches Taenioglosses de la classification ancienne (Mésogastropodes des auteurs actuels) (ganglions pleuraux anatomiquement individualisés, streptoneurie, boucle viscérale pourvue de trois ganglions) et celui de *Firoloida desmaresti*, où même la streptoneurie est pratiquement effacée. Fait remarquable, l'anatomie des centres nerveux d'*Atlanta*, de *Carinaria* et de *Pterotrachea* montre les termes intermédiaires de cette évolution. Mais à cette diversité anatomique des centres nerveux s'oppose un caractère histologique commun à tous les Hétéropodes et entièrement ignoré des auteurs classiques, à savoir la morphologie très particulière des cellules neurosécrétrices. Localisées dans le ganglion cérébroïde chez toutes les espèces étudiées à cet égard (voir GABE, 1953, 1965a, 1965c), les éléments en question présentent des caractères histologiques qui n'existent chez aucun autre Prosobranché étudié à ce jour, à savoir l'existence, à certains stades du cycle sécrétoire, d'une coalescence des grains de sécrétion allant jusqu'à la constitution de cellules en « châton de bague » ; un autre stade de ce cycle est caractérisé par la redissolution intracytoplasmique de cette volumineuse inclusion. Les centres nerveux des Hétéropodes nous offrent ainsi un exemple net de modification profonde de certains caractères morphologiques à travers les membres de la tribu, d'autres caractères morphologiques présentant, au contraire, une remarquable stabilité.

Des considérations du même ordre sont valables pour l'appareil génital mâle. L'emplacement de la gonade est très variable suivant les familles d'Hétéropodes et même suivant les genres. Identique, dans le cas des Atlantidae, à celui que l'on connaît chez les Prosobranches Monotocardes « normaux », cet emplacement devient franchement dorsal au sein de la masse viscérale chez *Carinaria lamarcki*; il est oral chez *Pterotrachea*, nettement aboral chez *Firoloida*. Mais à cette différence importante correspond une homogénéité de structure des voies génitales mâles qui mérite d'être soulignée; les particularités morphologiques de l'appareil copulateur, particularités qui n'ont jamais été signalées, à ce jour, chez aucun autre Gastéropode Prosobranch, sont les mêmes chez tous les Hétéropodes, la similitude allant jusqu'aux détails cytologiques de l'élaboration de certains produits de sécrétion.

Il est donc légitime d'admettre, avec les auteurs classiques, que la diversification des formes atteint, dans le cas des Hétéropodes, un degré rarement réalisé au sein d'une tribu de Gastéropodes, mais ce fait ne doit pas conduire à l'oubli de l'extraordinaire uniformité de certains caractères morphologiques, uniformité qui souligne clairement l'homogénéité du groupe et l'ancienneté phylétique de son individualisation.

RÉSUMÉ

L'examen histologique des principaux organes de *Firoloida desmaresti* Lesueur apporte, à côté d'un certain nombre de précisions d'ordre cytologique et histochimique, les résultats suivants :

1°) Comparable à celui de *Pterotrachea* quant à son organisation générale, le tégument comporte des différences régionales moins tranchées que chez celle-ci; les principales zones particulières sont le pourtour de l'orifice buccal, les tentacules du mâle, les « branchies » rudimentaires, le pourtour de l'orifice de ponte et le filament caudal.

2°) La substance fondamentale du tissu de soutien, moins abondante que chez *Pterotrachea*, est riche en sulfomucopolysaccharides; sa répartition est décrite. Les catégories cellulaires du tissu conjonctif sont moins nombreuses et moins différenciées que chez les autres Hétéropodes.

3°) Composé des mêmes segments que celui de *Pterotrachea*, l'appareil digestif de *Firoloida* en diffère par une nette simplification des segments proximaux. D'importantes différences anatomiques entre les deux genres concernent l'anatomie de l'intestin, mais les caractères histologiques concordent et conduisent à faire de ce

segment du tube digestif le lieu de l'absorption. La diversité des catégories cellulaires de la glande digestive est moindre chez *Firoloida* que chez *Pterotrachea*.

4°) L'anatomie de l'appareil excréteur et les caractères histologiques de ses constituants épithéliaux sont compatibles avec l'hypothèse suivant laquelle le fonctionnement rénal de *Firoloida* comporterait un phénomène de filtration, « l'urine primaire » ainsi séparée du milieu intérieur étant modifiée par l'épithélium rénal.

5°) En dépit d'importantes différences anatomiques par rapport aux autres Hétéropodes, les centres nerveux de *Firoloida* ne se singularisent par aucun caractère histologique; les particularités cytologiques et histochimiques des neurones ordinaires correspondent au schéma général, valable pour tous les Hétéropodes; il en est de même des cellules neurosécrétrices, dont le cycle sécrétoire correspond de très près à l'évolution de l'appareil reproducteur.

6°) Les organes sensoriels présentent, de toutes les parties du corps étudiées ici, la plus grande ressemblance avec les structures correspondantes de *Pterotrachea*.

7°) Anatomiquement différent de celui de *Pterotrachea* en raison d'un emplacement particulier du testicule au sein du *nucleus*, l'appareil génital mâle est, du point de vue de la structure, très proche de celui des autres Hétéropodes; l'uniformité morphologique remarquable, à travers la superfamille, de l'appareil copulateur ainsi que la complexité de cet organe sont à souligner.

8°) L'appareil génital femelle présente, par rapport aux autres Hétéropodes, des différences anatomiques considérables. L'oogenèse se déroule suivant le schéma habituel, mais l'absence de glandes annexes anatomiquement individualisées va de pair avec l'acquisition, par l'épithélium utérin, d'une fonction sécrétrice tout à fait inhabituelle chez un Hétéropode. Une glande exocrine non encore connue, particulière aux femelles de *Firoloida desmaresti*, est décrite et sa signification fonctionnelle discutée.

Ces données sont discutées à la lumière des conceptions actuelles sur les liens de parenté au sein de la tribu des Hétéropodes.

SUMMARY

A histological study of the main organs of *Firoloida desmaresti* Lesueur leads, together with a number of cytological and histochemical details, to the following statements.

1°) The general structure of the integument is comparable to that of *Pterotrachea*, but the local peculiarities of the lip, the ten-

tacles of males, the so-called gills, the caudal filament and the vaginal aperture are less conspicuous.

2°) The mucopolysaccharide-containing ground substance is less abundant than in *Pterotrachea*; its distribution is described. The connective tissue cell types are less numerous and differentiated than in other Heteropoda.

3°) The digestive apparatus consists of the same organs as in *Pterotrachea*, but each one of them exhibits a distinct tendency towards simplification. Important anatomical differences between the two genera are concerned with the anatomy of the intestine; identical histological peculiarities lead, however, to localization of digestive absorption in the same intestinal segment. The cell types of the midgut gland are less numerous than those of *Pterotrachea*.

4°) The anatomical characteristics of the excretory system and the histological features of its epithelia are consistent with the hypothesis according to which the separation, by means of filtration, of a "primary urine", followed by secretion and reabsorption are the essential steps of urine elaboration in *Firoloida*.

5°) Despite the well-known anatomical differences between the nervous systems of *Firoloida* and the other genera of Heteropoda, considerable uniformity of the histological structure of the ganglia is shown by all the representatives of the tribe. The ordinary neurons and neuroglia exhibit a similar general pattern; the same applies to the neurosecretory cells, the secretory cycle of which is strictly correlated with the stages of sexual maturation.

6°) Of all the organs studied, the sensory system shows the greatest resemblance with that of the corresponding structures in *Pterotrachea*.

7°) The male genital apparatus which, due to the aboral situation of the testis, differs anatomically from that of *Pterotrachea* is histologically similar to the latter. The morphological uniformity of the copulatory organs and their complexity in all Heteropoda are to be emphasized.

8°) Considerable anatomical differences with other Heteropoda are shown by the female reproductive tract. Ovogenesis occurs in the usual way, but anatomically differentiated accessory glands are lacking; the secretory function assumed by these glands in other Prosobranchia Monotocardia are devoted, in *Firoloida*, to the uterine epithelium. A yet unknown exocrine gland existing in females of *Firoloida* only, is described and its functional significance discussed.

These facts are considered in the light of the prevailing opinion dealing with phylogenetical links between the different genera of the tribe Heteropoda.

ZUSAMMENFASSUNG

Die histologische Untersuchung der wichtigsten Organe von *Firoloida desmaresti* Lesueur erbringt neben einer Reihe von cytologischen und histochemischen Einzelbefunden, folgende Feststellungen.

1°) Das Integument entspricht in seinem allgemeinen Aufbau dem von *Pterotrachea*, die örtlichen Unterschiede (Mundöffnung, Fühler der Männchen, sogenannte Kiemen, Schwanzfaden und Rand der Vagina) sind aber weniger ausgeprägt.

2°) Die an sauren Mukopolysacchariden reiche Grundsubstanz des Bindegewebes ist spärlicher als bei *Pterotrachea*; auch die Zelltypen des Bindegewebes sind weniger zahlreich als bei dieser und nicht so deutlich differenziert.

3°) Alle Organe des Verdauungsapparates, der aus denselben Teilen wie bei *Pterotrachea* besteht, sind durch eine ganz deutliche Neigung zur Vereinfachung ausgezeichnet. Trotz erheblicher anatomischer Unterschiede in der Lage des Darmes beider Genera sind die histologischen Merkmale recht einförmig und gestatten die Annahme von Resorption in homologen Segmenten. Die Zelltypen der Mitteldarmdrüse sind weniger zahlreich als bei *Pterotrachea*.

4°) Der anatomische Aufbau des Exkretionsapparates und die histologischen Eigentümlichkeiten seiner epithelialen Anteile stimmen mit der Annahme von Druckfiltration im Perikard, Sekretion und Resorption im Nierensack und in den Harnkanälchen überein.

5°) Ungeachtet der wohlbekanntenen anatomischen Unterschiede des Nervensystems der diesbezüglich untersuchten Vertreter der Sippe sind die histologischen Merkmale der Neurone und der Neuroglia sehr einförmig; das gleiche gilt für die neurosekretorischen Zellen, deren Zyklus streng der Reifung der Geschlechtorgane entspricht.

6°) Die Sinnesorgane weisen keine oder nur geringfügige Unterschiede gegenüber *Pterotrachea* auf.

7°) Der Hoden unterscheidet sich von den entsprechenden Organen bei *Pterotrachea* durch die aborale Lage im Nukleus, seine Struktur und die der männlichen Geschlechtswege weisen aber keinen wesentlichen Unterschied im Verhältnis zu dieser Gattung auf. Die Einförmigkeit der höchst verwickelten Begattungsorgane aller Vertreter der Sippe ist nachdrücklich zu unterstreichen.

8°) Erhebliche Unterschiede bestehen dagegen im Aufbau der weiblichen Fortpflanzungsorgane. Der Eierstock liegt aboral im Nukleus und die Oogenese verläuft in der bei Prosobranchiern üblichen Art und Weise, anatomisch differenzierte Anhangsdrüsen

der Geschlechtswege fehlen aber und deren Funktion ist durch das Uterusepithel übernommen worden. Eine bisher unbekannte, nur bei Weibchen vorhandene exokrine Drüse wird beschrieben und ihre funktionelle Bedeutung in Erwägung gezogen.

Diese Befunde werden im Rahmen der heute gültigen Auffassung über Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Sippe erörtert.

BIBLIOGRAPHIE

- ANKEL, W.E., 1924. Der Spermatozoendimorphismus bei *Bythinia tentaculata* L. und *Viviparus viviparus* L. *Z. Zellenlehre*, 1 : 85-166.
- ANKEL, W.E., 1933. Untersuchungen über Keimzellenbildung und Befruchtung bei *Bythinia tentaculata* L. *Z. Zellforsch.*, 17 : 160-198.
- ARVY, L. et M. GABE, 1949. Mise en évidence simultanée du fer figuré et de la phosphatase alcaline sur coupes à la paraffine. *Bull. Histol. appl.*, 26 : 99-102.
- BERNARD, F., 1890. Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 9 (7) : 89-404.
- BLACKBURN, M., 1956. Sonic scattering layers of heteropods. *Nature*, 177 : 374-375.
- BRÜEL, L., 1921. Artbildungs- und Variationstudien am Nervensystem von *Firoloida kovalewskyi* Vayss. (*desmaresti*). *Zool. Jhb. Allg. Zool.*, 38 : 517-564.
- BUCHMANN, W., 1924. Über den Pharynx der Heteropoden. *Z. Anat. Entw.-Gesch.*, 73 : 501-540.
- BULLOCK, T.H. et G.A. HORRIDGE, 1965. *Structure and function in the nervous system of Invertebrates*. Freeman & C^o, San Francisco.
- DALES, R.P., 1957. Heteropoda. *Fich. Ident. Zooplanc. Sheet*, 66 : 1-4.
- DELLE CHIAJE, P., 1841. Dei Molluschi Pteropodi a Eteropodi. *Rendic. Accad. Borb. Sci. Napoli*, 2 : 106-148.
- DEMAL, J., 1955. Essai d'Histologie comparée des organes chémorécepteurs des Gastéropodes. *Mém. Acad. Roy. Belg., Cl. Sci.*, 39 : 1-82.
- FLORKIN, M. et Gh. DUCHATEAU, 1948. Sur l'osmorégulation de l'Anodonte (*Anodonta cygnea* L.). *Physiol. comp. Oecol.*, 1 : 29-45.
- FORTUYN, Ae., B.D., 1920. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems. I. Die Leitungsbahnen im Nervensystem der wirbellosen Tiere*. Bohn, Haarlem.
- FRANC, A., 1949a. Hétéropodes et autres Gastropodes planctoniques de Méditerranée occidentale. *J. Conchyliol.*, 89 : 209-230.
- FRANC, A., 1949b. Notes histologiques sur la métamorphose de *Firoloida desmaresti* Lesueur. *Bull. Soc. zool. France*, 74 : 141-146.
- FRANC, A. et M. GABE, 1951. Anomalie de la gonade chez *Pterotrachea coronata*. *Bull. biol. France Belgique*, 85 : 340-346.
- FRIEDRICH, H., 1932. Studien über die Gleichgewichtserhaltung und Bewegungsphysiologie bei *Pterotrachea*. *Z. vergl. Physiol.*, 16 : 346-361.

- GABE, M., 1951a. Données histologiques sur la neurosécrétion chez les Pterotracheidae (Hétéropodes). *Rev. canad. Biol.*, 10 : 391-410.
- GABE, M., 1951b. Données histologiques sur l'appareil génital femelle de *Pterotrachea mutica* Lesueur. *La Cellule*, 54 : 1-38.
- GABE, M., 1952. Contribution à l'étude histologique de l'appareil digestif des Pterotracheidae. *La Cellule*, 54 : 363-396.
- GABE, M., 1953. Particularités histologiques des cellules neurosécrétrices chez quelques Prosobranches Monotocardes. *C.R. Acad. Sc.*, 236 : 333-336.
- GABE, M., 1962. *Résultats de l'histochemie des polysaccharides : Invertébrés*. *Hdbch. Histochemie*, 2/1 : 95-356. G. Fischer, Stuttgart.
- GABE, M., 1965a. La neurosécrétion chez les Mollusques et ses rapports avec la reproduction. *Arch. Anat. micr.*, 54 : 371-385.
- GABE, M., 1965b. *Neurosecretion*. Pergamon Press, Oxford.
- GABE, M., 1965c. Données morphologiques et histologiques sur l'appareil génital mâle des Hétéropodes (Gastéropodes Prosobranches). *Z. Morphol. Oekol. Tiere*, 55 : 1024-1079.
- GABE, M. et M. MARTOJA, 1956. Rôle du facteur temps dans l'acétylation réversible suivant McManus et Cason. *Ann. Histochemie*, 1 : 180-190.
- GABE, M. et M. MARTOJA, 1957. Une coloration trichrome en un temps sans différenciation. *Bull. Micro. appl.*, 7 : 60-63.
- GABE, M. et M. PRENANT, 1949. Contribution à l'histologie de l'ovogénèse chez les Polyplacophores. *La Cellule*, 53 : 99-116.
- GABE, M. et M. PRENANT, 1950. Recherches sur la gaine radulaire des Mollusques. II. Données histologiques sur l'appareil radulaire des Hétéropodes. *Bull. Soc. zool. France*, 75 : 176-184.
- GEGENBAUR, C., 1855. *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden*. Engelmann, Leipzig.
- GREINACHER, H., 1892. Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. II. Das Auge der Heteropoden geschildert an *Pterotrachea coronata* Forsk. *Abh. naturforsch. Ges. Halle*, 17 : 1-64.
- HANSTRÖM, B., 1928. *Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere*. Springer, Berlin.
- HARRISON, F.M., 1962. Some excretory processes in the Abalone, *Haliotis rufescens*. *J. exp. Biol.*, 39 : 179-192.
- HENSEN, V., 1876. Über den Bau des Schneckenauges. *Arch. mikr. Anat.*, 2 (cité d'après HESSE, 1900).
- HESS, C. et A. GEWERZHAGEN, 1914. Die Akkomodation bei *Pterotrachea*. *Arch. vergl. Ophthalmologie*, 4 : 300-304.
- HESSE, R., 1900. Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VI. Die Augen einiger Mollusken. *Z. wiss. Zool.*, 68 : 397-477.
- HIRSCH, G.C., 1915. Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden. I. *Zool. Jhb., Physiol.*, 35 : 357-504.
- HIRSCH, G.C., 1924. Der Weg des resorbierten Eisens und des phagozytierten Carmins bei *Murex trunculus*. *Z. vergl. Physiol.*, 2 : 1-22.
- HUXLEY, Th., 1853. Upon the morphology of the cephalous Mollusca as illustrated by the anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, part II for 1852* : 29-53.
- JACQUIERT, Cl., 1936. *Recherches sur l'ovogénèse des Aranéides et sur les corps vitellins de Balbiani*. Thèse Doct. Sc., Paris.

- KALKSCHMIDT, J., 1912. Adriatische Heteropoden. *Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien*, 121 (Abt. I) : 999-1013.
- KEFERSTEIN, H., 1862-66. *Mollusca cephalophora. Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs*, III/2. Akad. Verlagsges., Leipzig.
- KRASUCKI, A., 1911. Untersuchungen über Anatomie und Physiologie der Heteropoden. *Bull. Internat. Acad. Krakow*, 5B : 391-448.
- KÜMMEL, G., 1965. *Druckfiltration als ein Mechanismus der Stoffausscheidung bei Wirbellosen. Sekretion und Exkretion*, 203-227. Springer, Berlin.
- LESUEUR, A., 1817. *Bull. Soc. Philomat.* (cité d'après TESCH, 1949).
- LECKART, R., 1853. Ueber den Bauchsaugnapf und die Copulationsorgane bei *Firola* und *Firoloides*. *Arch. Naturgesch.*, 19 : 253-254.
- LEUCKART, R., 1855. *Zoologische Untersuchungen*, 3. Giessen.
- MACDONALD, J.D., 1862. On the anatomy and classification of the Heteropoda. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, 4 : 524-525.
- MARTOJA, M., 1964. Contribution à l'étude de l'appareil digestif et de la digestion chez les Gastéropodes carnivores de la famille des Nasseridés. *La Cellule*, 64 : 235-334.
- MOWRY, R.W., 1956. Alcian blue technics for the histochemical study of acidic carbohydrates. *J. Histochem.*, 4 : 407-408.
- PERSON, Ph. et D.E. PHILPOTT, 1963. Invertebrate cartilage. *Ann. New York Acad. Sci.*, 109 : 113-126.
- PICKEN, E.R., 1937. The mechanism of urine formation in Invertebrates. 2. The excretory mechanism in certain Mollusca. *J. exp. Biol.*, 14 : 20-34.
- POLIMANTI, O., 1911. Contributo alla fisiologia del movimento e del sistema nervoso degli animali inferiori. III. *Z. allg. Physiol.*, 12 : 379-405.
- RENAULT, L., 1965. Observations sur l'oogenèse et sur les cellules nourricières chez *Lamellaria perspicua* (L.). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, (2), 37 : 282-284.
- REUPSCH, E., 1912. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Heteropoden. *Z. wiss. Zool.*, 102 : 249-376.
- RÖSSLER, R., 1885. Die Neubildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. *Z. wiss. Zool.*, 41 : 447-482.
- SCHAFFER, J., 1930. *Die Stützgewebe. Möllendorff's Hdbch. mikr. Anat.*, 2/2 : 1-390. Springer, Berlin.
- SIMROTH, H., 1907. *Gastropoda Prosobranchia. Bronn's Kl. Ordn. Tierreichs*, 3/2 : 1-1056. Akad. Verlagsges., Leipzig.
- SPENGLER, J.W., 1881. Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. *Z. wiss. Zool.*, 35 : 333-383.
- TESCH, J.J., 1906. *Die Heteropoden der Siboga-Expedition. Siboga-Exped.*, 51 : 1-112.
- TESCH, J.J., 1913. Das Nervensystem der Heteropoden. *Z. wiss. Zool.*, 105 : 243-279.
- TESCH, J.J., 1949. *Heteropoda. Dana-Rep. n° 34*, 1-54. Carlsberg Found, Copenhagen.
- THIELE, J., 1925. *Gastropoda. Kükenthal's Hdbch. Zool.*, 5 : 33-155.
- TROSCHEL, F.H., 1856. *Das Gebiss der Schnecken zur Begründung einer natürlichen Klassifikation untersucht*. Springer, Berlin.

- TSCHACHOTIN, S., 1908. Die Statocyste der Heteropoden. *Z. wiss. Zool.*, 90 : 343-435.
- TUZET, O., 1936. Sur la spermatogenèse de *Carinaria lamarcki* Per. *Les. Arch. Zool. exp. gén.*, 78, N.R. : 68-78.
- URICH, K., 1961. Mitteldarmdrüsen und Insektenfettkörper als Zentralorgane des Stoffwechsels. *Ergebn. Biologie*, 24 : 155-190.
- VANNUCCI, M., 1951. Resultados científicos do cruzeiro do "Baependi" e do "Vega" à ilha da Trindade. O genero *Firoloida*, Prosobranchia Heteropoda. *Bol. Inst. paulista Oceanografia*, 2 : 73-93.
- VAYSSIÈRE, A., 1904. *Mollusques Hétéropodes provenant des campagnes des yachts Hirondelle et Princesse Alice. Camp. sci. Albert I^{er}, Prince de Monaco*, 26 : 3-65. Imprim. Monaco.
- VAYSSIÈRE, A., 1927. *Mollusques Hétéropodes provenant des campagnes des yachts Hirondelle et Princesse Alice. Res. Camp. sci. Albert I^{er}, Prince de Monaco*, 71 : 3-30. Imprim. Monaco.
- WARLOMONT, R., 1886. Etude sur quelques points de structure des Firoles. *J. Anat. Physiol.*, 22 : 331-350.

Manuscrit reçu le 4 janvier 1966.

