



HAL
open science

**ÉTUDE HISTOLOGIQUE DU COMPLEXE
GLANDULAIRE PÉDIEUX DE DYAKIA STRIATA
Godwin et Austen GASTÉROPODE PULMONÉ.
DONNÉES SUR L'ORGANE LUMINEUX**

Micheline Martoja, Jean-Marie Bassot

► **To cite this version:**

Micheline Martoja, Jean-Marie Bassot. ÉTUDE HISTOLOGIQUE DU COMPLEXE GLANDULAIRE PÉDIEUX DE DYAKIA STRIATA Godwin et Austen GASTÉROPODE PULMONÉ. DONNÉES SUR L'ORGANE LUMINEUX. *Vie et Milieu*, 1970, 21 (2), pp.396-451. hal-02959442

HAL Id: hal-02959442

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02959442>

Submitted on 6 Oct 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.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE
DU COMPLEXE GLANDULAIRE PÉDIEUX
DE *DYAKIA STRIATA*

Godwin et Austen

GASTÉROPODE PULMONÉ.

DONNÉES SUR L'ORGANE LUMINEUX

par Micheline MARTOJA et Jean-Marie BASSOT

Institut Océanographique, 195, rue Saint-Jacques, Paris 5^e

SOMMAIRE

Introduction	396
Techniques	397
Rappel anatomique et terminologie	399
1. Les glandes pédieuses des Stylommatophores	399
2. Les glandes pédieuses de <i>Dyakia</i>	400
Histologie du complexe glandulaire pédieux. Données histochemi- ques sur les différentes sécrétions.....	403
1. La glande pédieuse <i>sensu stricto</i>	403
2. Le canal de la glande pédieuse	406
3. La glande dorsale	409
4. La glande du plancher	410
5. La glande intermédiaire et la glande antérieure	412
6. Les amibocytes	414
Histologie de l'organe lumineux. Données sur son évolution	415
Résorption de l'organe lumineux	418

Discussion	419
Conclusion	426
Résumés	427
Bibliographie	430

INTRODUCTION

En novembre 1965, au cours d'une promenade nocturne en forêt, près des temples d'Angkor Tom (Cambodge), l'attention de l'un d'entre nous (J.M.B.) fut attirée par des lueurs intermittentes provenant de gros Gastéropodes. Si l'un des buts de l'excursion n'avait précisément été la recherche d'animaux lumineux, cette émission serait sans doute passée inaperçue tant elle était discrète. Elle illuminait une zone ovalaire située à la partie antérieure du pied; mais aucun caractère de la morphologie externe ou de la pigmentation ne permettrait de mieux définir cet emplacement. L'émission lumineuse durait deux à trois secondes, s'arrêtait pendant le même temps, puis réapparaissait de nouveau, ce rythme persistant pendant plusieurs minutes avant que l'intensité de la lumière ne décroisse jusqu'à devenir imperceptible. Des excitations suffisantes pour provoquer la rétraction de l'animal dans sa coquille n'avaient apparemment aucune influence sur l'émission, non plus qu'un éclairage continu ou intermittent à la lampe électrique. La lumière était émise de la même manière par les individus immobiles et par ceux en reptation.

Tous les animaux récoltés furent repérés grâce à cette bioluminescence; certains furent fixés sur place, quelques heures au plus après leur capture, tandis que d'autres étaient envoyés en France et là, gardés vivants pendant plus d'un mois avant d'être sacrifiés. Dans ce dernier lot d'animaux, en dépit d'observations répétées et attentives, il fut impossible de détecter à nouveau la moindre luminescence. L'étude histologique nous montra que l'organe lumineux, dont nous avons pu déterminer l'emplacement sur les échantillons fixés à Angkor, avait subi une résorption complète (BASSOT et MARTOJA, 1968).

Les animaux se sont avérés être des *Dyakia striata*, Godwin-Austen, Pulmonés Stylommatophores de la famille des Hélicarionidés. Ils sont répandus au Cambodge, dans la péninsule malaise et à Singapour où HANEDA découvrit leur bioluminescence en 1946. Lors des études consacrées à l'organe photogène, ils ont été désignés tour à tour sous les noms de *Dyakia striata* (HANEDA, 1946), de *Quantula striata* (Gray) (HANEDA, 1963) et d'*Hemiplecta weinkauffiana* (Crosse et Fischer) (BASSOT et MARTOJA, 1968).

Il revient donc à HANEDA d'avoir découvert la luminescence de *Dyakia* (1946) puis d'avoir précisé la position anatomique de

l'organe lumineux et sa forte fluorescence sous un éclairage ultraviolet (1963). Ces raisons nous ont incités à proposer que l'organe lumineux soit nommé « organe de HANEDA » (1968) (1).

L'organe de Haneda s'intègre anatomiquement au complexe désigné sous le nom général de « glandes pédieuses » et, malgré son incontestable originalité cytologique, ses caractères histologiques le rattachent à ce complexe. Son étude peut d'autant moins en être séparée qu'il importe de préciser si d'autres parmi les glandes pédieuses subissent une évolution parallèle à la sienne, ou si son originalité se manifeste également dans son développement.

Ces faits joints au caractère fragmentaire des données bibliographiques, nous ont conduits à entreprendre la description détaillée des glandes incluses dans le pied avant d'aborder l'étude de l'organe lumineux lui-même; car, à l'inverse des glandes tégumentaires bien étudiées, en particulier par CAMPION (1961), ARCADI (1963, 1967), VONDRAK (1967), les glandes pédieuses, découvertes depuis fort longtemps par KLEEBERG (1830), n'ont fait l'objet que d'un nombre restreint de travaux chez les Pulmonés. A l'exception des données apportées récemment par GHOSE (1963), par BINOT (1965), puis par CHÉTAIL et BINOT (1967), l'essentiel des connaissances relatives aux glandes pédieuses des Stylommatophores est dû à SEMPER (1857), SARASIN (1883), BROCK (1886), ANDRÉ (1894), PLATE (1898), MEISENHEIMER (1897 à 1917), BURCKARDT (1916). Leurs conclusions qui ont été résumées par SIMROTH et HOFFMANN dans le traité de BRONN et par BAEKER (1932) dans sa monographie sur l'Escargot, seront discutées par rapport à nos propres résultats.

TECHNIQUES

Tous les animaux ont été préparés en vue d'examen histologiques. Certains ont été fixés sur place et d'autres en France.

Les animaux fixés au Cambodge ont été débarrassés de leur coquille, largement incisés sur le côté et immergés dans du liquide de Bouin. Après 24 heures de fixation, ils ont été déshydratés à l'éthanol et conservés pendant plusieurs semaines dans le butanol avant d'être inclus à la paraffine.

Les autres individus ont été envoyés en France par avion, le lendemain de leur capture. Ils ont été maintenus à 22 °C environ, en atmosphère humide et nourris de feuilles de laitue. Autopsiés au bout d'un mois, ils ont été fixés par divers mélanges (Bouin, Carnoy, Helly et Zenker) et soumis à l'inclusion mixte celloïdine-paraffine. Etant donnée l'atrophie subie par l'organe lumineux, les pièces ainsi fixées n'ont pu être utilisées pour l'étude de l'organe en question. Ainsi, contrairement à notre intention première, sa description ne repose que sur l'examen de pièces fixées au Bouin.

(1) Voir la note placée à la fin de l'article.

La diversité des catégories cellulaires du complexe pédieux nous a incités à multiplier les colorations topographiques : la triple coloration de Prenant (variante Gabe), l'hématoxyline picro-indigocarmin, l'azan de Heidenhain, le trichrome en un temps de Gabe et Martoja parfois précédé d'une coloration à l'hémalun, ainsi que la coloration de Mann-Dominici ont été appliquées. La méthode à la fuchsine-paraldéhyde, avec ou sans oxydation, a été associée sur d'autres préparations, à l'azan et au trichrome en un temps.

La fluorescence aux ultra-violetes a été recherchée sur coupes à la paraffine de matériel fixé au Bouin (pour la raison précédemment indiquée), avec un équipement Zeiss comprenant une lampe à vapeur de mercure Osram HBO 200. Les meilleures images ont été obtenues en utilisant un filtre d'excitation Schott BG 12 (transmission maximum à 410 m μ) et un filtre barrière Zeiss n° 50 (transmission au-delà de 500 m μ).

Les réactions à l'APS et au bismuthate de sodium-Schiff ont été appliquées. Les données de la première ont été contrôlées par l'acétylation-réversible. Le glycogène a été identifié par la réaction à l'APS avec contrôle enzymatique. Par suite de l'abondance des composés APS-positifs autres que le glycogène, nous avons eu également recours à la coloration par le carmin de Best, moins sensible mais plus sélective. Les divers polysaccharides azotés ont été mis en évidence par le bleu alcian à pH 3 et pH 0,5, la fuchsine-paraldéhyde sur coupes non oxydées et la réaction métachromatique au bleu de toluidine à pH 4,2, suivie ou non de déshydratation.

Outre la méthode signalétique de Hartig-Zacharias choisie surtout pour la qualité des images qu'elle donne, les protéines ont été recherchées par les réactions à l'alloxane-Schiff, au dinitrofluorobenzène et par la tétrazoréaction. Les résultats de celle-ci ont été précisés par blocages au dinitrofluorobenzène et chlorure de benzoyle. La tyrosine a été plus spécialement recherchée par la méthode de Morel et Sisley et le groupement indol par la réaction de Ehrlich (technique de Lison et Pinheiro). Les groupements SH et S-S ont été mis en évidence par la réaction au DDD précédée ou non d'une réduction. La méthode au ferricyanure ferrique suivant les modes opératoires de Schmori ou de Chèvremont et Frédéric, a également été appliquée pour la recherche des groupements réducteurs.

La réaction de Feulgen et la coloration à la gallocyanine ont été utilisées en vue d'une étude des acides nucléiques, étude restée nécessairement sommaire sur l'organe de HANEDA, en raison des insuffisances de la fixation au Bouin.

La micro-incinération nous ayant convaincus de l'absence de matières minérales dans les glandes pédieuses, aucune réaction de détection spécifique n'a été pratiquée. Pour des motifs liés aux fixations dont nous disposions, les activités enzymatiques et les lipides n'ont pas été recherchés.

Les protocoles techniques suivis sont ceux qui ont été indiqués dans le manuel d'initiation aux techniques de l'histologie animale (R. MARTOJA et M. MARTOJA, 1967).

RAPPEL ANATOMIQUE ET TERMINOLOGIE

1. LES GLANDES PÉDIEUSES DES STYLOMMATOPHORES.

L'application de techniques purement topographiques a permis aux anciens auteurs de reconnaître au moins deux formations distinctes parmi les massifs glandulaires inclus dans le pied des Stylommatophores. Bien que leur terminologie diffère, la distinction entre masses supérieures et glande pédieuse proprement dite est toujours établie. Les principales synonymies peuvent se résumer ainsi :

SIMROTH, 1881 : glande suprapédieuse; glande pédieuse.

ANDRÉ, 1894 : masses supérieures; glande pédieuse.

BURCKARDT, 1916 : glandes dorsales; glande ventrale.

Une description très claire de l'ensemble de ces glandes est due à ANDRÉ dont nous reprenons ici les termes : « La glande pédieuse est formée d'une masse glandulaire se déversant dans un canal commun qui vient s'ouvrir dans l'intervalle existant entre le pied et la lèvre inférieure, intervalle que nous appellerons avec LACAZE-DUTHIERS, sillon pré-buccal. Cette glande s'étend à la partie supérieure du pied dont elle occupe une longueur variant des $\frac{2}{3}$ aux $\frac{4}{5}$... Elle est englobée dans la masse musculo-conjonctive du pied ou flotte dans le coelome, retenue seulement par quelques tractus conjonctifs et des vaisseaux sanguins... Dans la partie tout à fait antérieure de la glande, on remarque, au-dessus du canal excréteur, une masse de cellules également glandulaires qui débouchent au plafond du canal... Ces éléments présentent des différences de constitution avec le reste de la glande. Nous avons appelé ces amas glandulaires, les masses supérieures ». Le même auteur note que la glande pédieuse est irriguée par des ramifications de l'artère pédieuse qui lui est parallèle et qu'elle est innervée par des nerfs provenant des ganglions pédieux.

Le canal excréteur a longuement retenu l'attention des anciens auteurs, ce qui s'explique d'ailleurs par l'étonnante diversité et l'agencement des cellules qu'on y rencontre. Les différences profondes qui existent entre le plafond et le plancher sont soulignées par tous : alors que le plancher est creusé d'un seul sillon encadré de deux bourrelets longitudinaux, le plafond est muni de replis parfois très marqués et irrigués par des rameaux artériels. La limite entre ce canal et le sillon pré-buccal, dans lequel il débouche, apparaît au contraire très mal dans toutes ces descriptions. Ainsi, ANDRÉ note qu'au voisinage de l'ouverture, le canal a une section elliptique plus ou moins aplatie, qu'il conserve cette forme sur une certaine longueur mais qu'au-delà, le plancher se creuse d'un sillon. Pour d'autres auteurs, cette portion du canal à section elliptique représente encore le sillon pré-buccal et, selon cette option, les masses dorsales sont intégrées au sillon pré-buccal.

C'est également ANDRÉ qui a analysé le développement embryonnaire de la glande pédieuse et montré son origine double. Le canal dérive

d'une invagination ectodermique précoce. Chez *Arion empiricorum*, il occupe, 23 jours après la ponte, les 5/8 de la longueur du pied et présente déjà des ébauches de bourrelets longitudinaux et de sillon. Seulement alors, les éléments mésodermiques qui donneront le parenchyme glandulaire commencent à acquérir leurs premiers caractères d'adénocytes. Sept jours plus tard, soit environ 5 jours avant l'éclosion, la glande pédieuse est totalement différenciée et apte à fonctionner.

2. LES GLANDES PÉDIEUSES DE *Dyakia striata*.

Le complexe pédieux chez *D. striata* apparaît, d'emblée, plus volumineux et plus complexe que chez les autres Stylommatophores étudiés à cet égard, et la nomenclature qui vient d'être rappelée s'avère insuffisante. En effet, à côté d'une formation interprétable sans ambiguïté comme glande pédieuse et d'un massif qui correspond à la glande dorsale, il existe quatre autres formations glandulaires bien individualisées (pl. I a et b). L'élément le plus volumineux est une glande qui s'étend sur presque toute la longueur du pied et qui est traversée par le canal s'ouvrant dans le sillon pré-buccal. L'extrémité postérieure du canal atteint ou même dépasse celle de la glande, fait explicable puisque le canal se forme avant le parenchyme glandulaire lors de l'organogenèse. La périphérie de la glande est intriquée dans la musculature du pied et il n'existe, entre les deux tissus, aucun plan de clivage net. Toutefois, la région antérieure de la glande n'est pas recouverte de muscles sur la face dorsale, mais vient au contact de la cavité du céphalopodium. Elle en est séparée par un épithélium parfois ténu mais toujours visible. Son volume, sa position anatomique et les caractères très spéciaux de son canal, montrent que cette formation correspond à la glande pédieuse *sensu stricto* des autres Stylommatophores ou glande ventrale selon BURCKARDT.

Chez les *Dyakia*, la distinction entre le sillon pré-buccal et le canal de la glande pédieuse est facile à établir : le sillon pré-buccal se présente comme une vaste cavité aplatie dorso-ventralement, tapissée d'un revêtement qui prolonge simplement le tégument externe et en possède tous les caractères. Il est donc très différent du canal glandulaire dont la description histologique sera envisagée ultérieurement. *La limite ainsi établie se situe à un niveau tel qu'il devient possible d'affirmer que le canal collecteur dessert la glande pédieuse et elle seule, tandis que toutes les autres glandes bordent le sillon pré-buccal.*

Au plafond du sillon pré-buccal, nettement séparée de la glande pédieuse, s'étend une seconde formation qui semble paire et symétrique lorsque l'animal est rétracté (voir schéma de la coupe transversale, Fig. 2). Elle ne peut être que l'homologue des glandes

dorsales ou supra-pédieuses ou encore masses supérieures selon la terminologie adoptée. Nous l'appellerons *glande dorsale* comme BURCKARDT.

Accolés au plancher du sillon, quatre massifs glandulaires se succèdent. Ce sont la glande du plancher, l'organe lumineux ou organe de Haneda, la glande intermédiaire et la glande antérieure. Nous appelons *glande du plancher*, un massif long et étroit appliqué à la partie antéro-ventrale de la glande pédieuse, qui s'allonge sous le sillon pré-buccal et vient buter contre l'*organe de Haneda*. Ce dernier qui occupe donc une position médiane, est précédé de deux petits amas qui seront désignés sous les noms de *glande intermédiaire* et de *glande antérieure*. La glande antérieure s'achève au niveau de l'orifice externe du sillon pré-buccal qui marque topographiquement le début des glandes de la sole. Elle forme une transition aussi bien anatomique qu'histologique entre ces dernières et les glandes pédieuses.

Il y a lieu de signaler enfin qu'une importante concentration de grands amibocytes se tient immédiatement sous l'organe de Haneda, sous la glande intermédiaire et sous la glande antérieure.

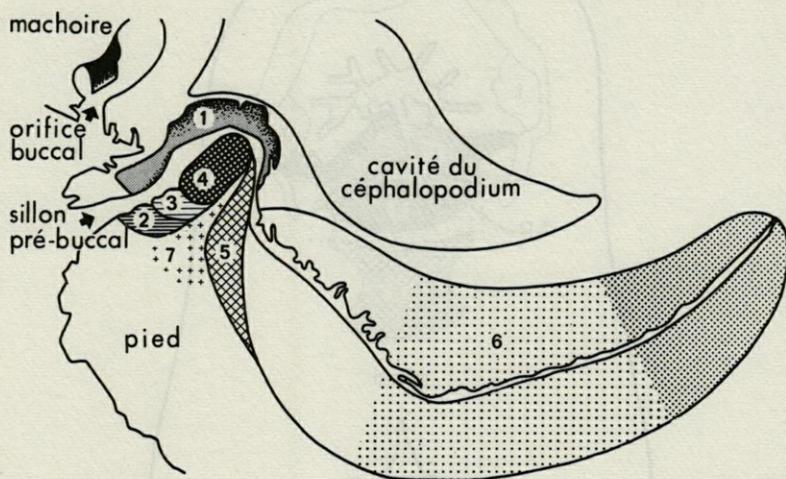


FIG. 1. — Disposition topographique des différentes formations du complexe glandulaire pédieux de *Dyakia striata* (coupe sagittale). (Le tégument est marqué par un trait épais).

1. glande dorsale
2. glande antérieure
3. glande intermédiaire
4. organe photogène ou « organe de Haneda »
5. glande du plancher
6. glande pédieuse
7. amibocytes.

En résumé, six groupes glandulaires histologiquement distincts constituent le complexe pédieux chez *Dyakia*. Ce sont :

- la glande pédieuse
- la glande dorsale
- la glande du plancher
- l'organe lumineux ou organe de Haneda
- la glande intermédiaire
- la glande antérieure.

La glande pédieuse, la plus importante en volume, possède son canal propre. Les cinq autres tapissent le pourtour du sillon pré-buccal. Les figures de texte 1 et 2 ainsi que la planche I montrent leur répartition observée en coupes sagittale et transversale chez des animaux légèrement rétractés.

Ces diverses formations seront maintenant envisagées plus en détail; en raison de son originalité, l'organe de Haneda sera étudié après les autres groupes glandulaires.

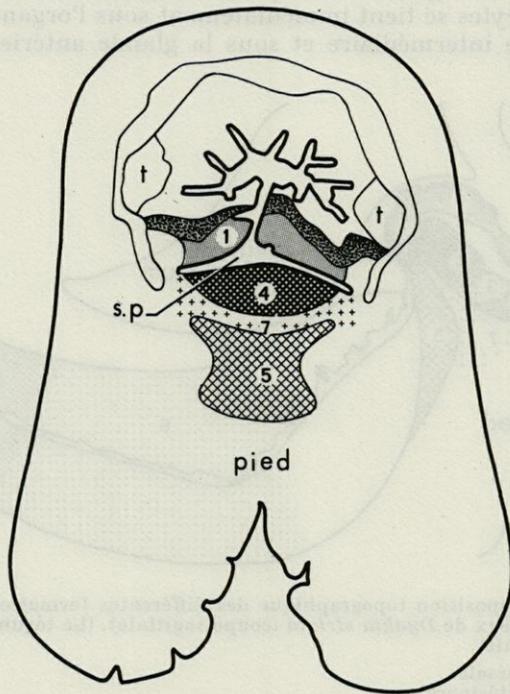


FIG. 2. — Disposition des formations glandulaires pédieuses de *Dyakia striata* (coupe transversale, animal rétracté).

Pour la signification des chiffres, voir Fig. 1.
T, tentacule invaginé; s.p., sillon pré-buccal.

HISTOLOGIE DU COMPLEXE GLANDULAIRE PÉDIEUX

DONNÉES HISTOCHIMIQUES SUR LES DIFFÉRENTES SÉCRÉTIONS

1. LA GLANDE PÉDIEUSE *sensu stricto*.

La glande pédieuse est constituée de cellules glandulaires, de très nombreuses fibres musculaires et de fibres conjonctives plus rares. Ces fibres musculaires et conjonctives ne diffèrent ni par leur direction, ni par leurs caractères, de celles qui existent dans l'ensemble du pied; seule la densité de leur répartition est moindre. Tout se passe en quelque sorte, comme si la zone centrale du pied était colonisée par des files de cellules glandulaires insérées entre des éléments musculaires et conjonctifs pré-existants. Aucun vaisseau de gros calibre ne traverse l'organe mais les lacunes ménagées entre les mailles du tissu conjonctif sont importantes surtout à la périphérie et dans la région médio-dorsale. La glande est pauvrement innervée.

Le canal collecteur représente l'axe autour duquel s'organise l'architecture de la glande. Il est sensiblement décentré vers la face supérieure de cette dernière. Sa paroi dorsale présente des villosités irrégulières et multifides, tout à fait indépendantes du parenchyme glandulaire. A ce niveau, de vastes lacunes s'étendent entre le canal et la glande. Cette particularité de structure s'explique par la disposition très spéciale des cellules glandulaires : réparties en éventail, toutes débouchent dans le sillon ventral, même celles qui sont dorsales par rapport au canal. Chaque cellule glandulaire entre en communication avec la lumière au moyen d'un long et fin collet. Le parenchyme périphérique ne comporte que des corps cellulaires; dans la zone moyenne, les collets se rassemblent en faisceaux qui cheminent entre les groupes de cellules et, immédiatement sous le sillon ventral, il n'y a plus que des collets, à l'exclusion de corps cellulaires (pl. II, d).

La morphologie des cellules du parenchyme et surtout les caractères histochemiques du produit de sécrétion permettent de distinguer trois types d'adénocytes répartis en trois régions successives au long de la glande. Leur disposition est identique chez tous les individus examinés. Il ne s'agit donc pas des différentes étapes d'un cycle de sécrétion mais bien de catégories cellulaires

distinctes élaborant chacune une fraction de la sécrétion globale de la glande en question. Les trois régions, antérieure, moyenne et postérieure, ne sont pas strictement délimitées mais passent progressivement de l'une à l'autre si bien que sur une certaine longueur formant zone de transition, deux catégories cellulaires peuvent se rencontrer.

Toutes les cellules glandulaires ont la forme d'une bouteille au col d'autant plus étiré qu'elles sont plus éloignées du canal. Le noyau est situé au centre du corps cellulaire. Pour une cellule ellipsoïde de $20\ \mu$ sur 40 environ, le noyau mesure $5\ \mu$ sur 10 . Après fixation au Bouin, la chromatine se présente comme un semis compact de petits grains ronds. Un ergastoplasme très réduit entoure le noyau; rarement, des régions basophiles sont aussi décelables dans les quelques travées laissées libres par le produit de sécrétion. Les cellules des régions antérieure et postérieure montrent, autour de l'ensemble noyau-ergastoplasme, un épais réseau qui représente leur produit de sécrétion; cet aspect en réseau résulte probablement d'une précipitation au moment de la fixation. Au contraire, dans la plupart des cellules de la région moyenne, la sécrétion s'accumule sous forme de petits grains ronds de 1 à $2\ \mu$ de diamètre, indépendants les uns des autres. Dans les zones de transition, déjà mentionnées, grains et réseau peuvent coexister dans la même cellule.

Les principaux résultats histochimiques obtenus pour les différentes catégories cellulaires figurent dans le tableau I. Dans ce tableau, nous mentionnons des résultats positifs pour certaines réactions de protides, au niveau des cellules de la région antérieure et de la région postérieure; en fait, ces résultats sont superposables à ceux des réactions de détection de l'ARN. Ils traduisent donc la présence tout à fait banale d'acides aminés dans le cytoplasme et non dans la sécrétion; nous avons cependant cru utile de les rapporter.

L'élaboration de glucides et de protides par les cellules de la glande pédieuse apparaît nettement; nous rappellerons que les lipides n'ont pas été recherchés et qu'aucun dépôt de matières minérales n'a été décelé à l'examen des spodogrammes. Des glucides non azotés sont sécrétés par la région antérieure tandis que des sulfo-mucopolysaccharides sont sécrétés par la région postérieure. Les cellules de la région moyenne fournissent une sécrétion particulièrement riche en protéines; les différents groupements mis en évidence par méthodes histochimiques permettent de supposer que de la cystéine, de la cystine et du tryptophane entrent largement dans la composition de ces protéines. Toutefois, le tryptophane semble se trouver en quantité insuffisante pour que la réaction de Ehrlich, peu sensible, donne des résultats positifs.

TABEAU I

Résultats de quelques réactions histochimiques au niveau de la glande pédieuse.

	région antérieure	région moyenne	région postérieure
Réaction à l'APS	++	++	++
Acétylation + APS	+	-	+
Acétylation + saponification + APS	++	++	++
Réaction au bismuthate-Schiff	+	+	+
Coloration au carmin de Best	-	-	-
Maltase + carmin de Best	-	-	-
Métachromasie, bleu de toluidine pH 4,6	-	-	+++
Coloration au bleu alcian pH 3	-	traces	+++
Coloration au bleu alcian pH 0,5	-	traces	+++
Coloration à la fuschine paraldéhyde	-	±	++
Oxydation + fuschine paraldéhyde	+	++	++
Méthode de Hartig-Zacharias	-	-	-
Réaction à l'alloxane-Schiff	-	+	-
Tétrazoréaction	±	+	±
Benzoylation + tétrazoréaction	±	-	±
Dinitrophénylation + tétrazoréaction	±	+	±
Réaction au DNFB	-	±	-
Réaction au DDD	±	++	±
Réduction + DDD	±	+++	±
Réaction au ferricyanure ferrique (Schmorl)	±	-	±
	(cellules granuleuses dispersées dans les trois régions, +++)		
Réaction de Ehrlich (Lison et Pinheiro)	-	-	-
	(cellules granuleuses dispersées dans les trois régions, +++)		
Méthode de Morel et Sisley	-	-	-
Test de Sakaguchi	-	-	-

Epars entre les cellules glandulaires, il existe un nombre important de grands noyaux clairs à réseau de chromatine lâche; chacun d'eux possède un grand nucléole. La mince pellicule cytoplasmique qui les entoure se prête mal à l'examen ce qui rend difficile leur interprétation. Toutefois, leur rapport nucléo-plasmique élevé laisse supposer qu'il s'agit d'éléments jeunes peut-être

destinés à remplacer les cellules glandulaires usées. En outre, il faut signaler, dans le parenchyme, un certain nombre de cellules interstitielles granuleuses chargées de grosses inclusions sphéroïdes (Pl. II, d). Nous n'insisterons pas sur elles parce que, loin d'être limitée à la glande pédieuse, leur présence est constante dans tous les organes qui comportent des muscles et du tissu conjonctif. Ce sont les méthodes de Schmorl et de Lison et Pinheiro qui les mettent en évidence de la façon la plus élective. Elles passent plus ou moins inaperçues avec toutes les autres colorations ou réactions.

2. LE CANAL DE LA GLANDE PÉDIEUSE.

La complexité du canal apparaît dès l'examen le plus sommaire. Outre les différences déjà signalées entre le plafond et le plancher, d'autres différences apparaissent entre la région antérieure et la région postérieure (Pl. III, a, b, c). Les villosités de la paroi supérieure du canal sont constituées d'un épithélium cubique reposant sur une membrane conjonctive épaisse. Les deux feuillets de la villosité sont pratiquement collés l'un à l'autre et, entre les deux, les cellules sont rares. L'axe des villosités communique avec une vaste lacune et les cellules épithéliales sont indépendantes du parenchyme glandulaire (Pl. IV, a). Ces cellules épithéliales portent à l'apex, une différenciation basse et compacte dont l'aspect et le caractère APS-positif incitent à croire qu'il s'agit d'une bordure en brosse. Leur cytoplasme présente une striation perpendiculaire à leur surface libre; mise en évidence par les colorants acides, non basophile, cette striation qui n'est certainement pas un ergastoplasme, représente sans doute un système d'invaginations de la membrane cytoplasmique. Les noyaux sont petits mais le rapport nucléo-plasmique est normal; leur forme est assez variable et beaucoup sont étirés en virgule. Les grains de chromatine sont nets et un nucléole est parfois visible. Les résultats des réactions histochimiques montrent que le cytoplasme est riche en glycogène et cystéine. Certaines d'entre elles accumulent immédiatement sous la ciliature, des composés riches en tryptophane.

Dans la partie antérieure du canal, un second type cellulaire apparaît (Pl. IV, b). Intercalées entre les cellules à bordure en brosse, ces cellules parfois largement majoritaires, se distinguent des précédentes par une énorme « vacuole » ovoïde, qui, à maturité, s'ouvre dans la lumière du canal. Le noyau très compact et le cytoplasme intensément basophile sont refoulés au contact de la basale. La sécrétion contenue dans la vacuole est très riche en protéines. La tyrosine, la cystéine et la cystine y sont identifiables. Les résultats des différents tests semblent indiquer également la

présence d'arginine bien que le test de SAKAGUCHI, fort peu sensible, n'ait donné que des résultats négatifs.

L'épithélium inférieur diffère essentiellement du précédent (Pl. IV, c). Au niveau du sillon, on ne distingue guère que sa longue ciliature et une ligne continue de noyaux disposés à 30 μ environ de la surface. Les collets des cellules glandulaires qui traversent cet épithélium sont en effet, si nombreux et si chromophiles qu'ils rendent difficile l'examen des cytoplasmes. Il n'en va plus de même au niveau des bourrelets qui encadrent ce sillon : l'épithélium de surface apparaît là formé de cellules hautes, étroites, toujours ciliées. Des composés métachromatiques sont accumulés sur tout l'épithélium, à la base des cils. Les bourrelets eux-mêmes sont remplis d'un tissu conjonctif assez lâche avec trois ou quatre mucocytes et, au plus, une cellule à « vacuole » pour chaque coupe transversale. Avec leur noyau central et leur sécrétion précipitée sous forme d'un réseau, les mucocytes rappellent les cellules de la partie postérieure de la glande pédieuse. Dans les deux cas, la sécrétion est un sulfomucopolysaccharide.

Les cellules à vacuoles du bourrelet ressemblent beaucoup, du point de vue morphologique, à celles de l'épithélium supérieur. Toutefois, leur taille est très supérieure et la nature histochimique de leur sécrétion est sensiblement différente (voir tableau II). En particulier, les cellules à vacuoles des bourrelets se colorent uniformément par le carmin de Best. L'aspect du composé ainsi coloré aussi bien que la persistance de la teinte rose lorsque la coloration est précédée d'une digestion enzymatique, montrent qu'il ne s'agit pas de glycogène. Les cellules à vacuoles de l'épithélium supérieur ne se colorent pas par le carmin de Best, mais deviennent légèrement mauves lorsqu'elles sont traitées par la fuchsine-paraldéhyde sans oxydation préalable contrairement aux cellules des bourrelets. Les réactions de protides donnent aussi des résultats assez différents. La tétrazoréaction est beaucoup plus positive au niveau de l'épithélium supérieur qu'au niveau des bourrelets et le blocage au DNFB (dinitrofluorobenzène) reste sans effet. La réaction de Morel et Sisley, considérée comme très spécifique de la tyrosine est beaucoup moins intense pour les cellules des bourrelets et rien n'y indique la présence d'arginine. Les deux types de sécrétion sont également riches en cystéine et cystine.

Il est très probable que les cellules à vacuoles ont une durée de vie limitée et qu'elles sont constamment remplacées. L'hypothèse est suggérée par le nombre élevé d'éléments en voie de différenciation qui parsèment le conjonctif des bourrelets. Ces éléments se distinguent d'abord des cellules voisines par une taille plus élevée. Plus tard, un espace clair apparaît autour du noyau qu'un pont de cytoplasme relie à la membrane. Ultérieurement, la chromatine

TABLEAU II

Résultats de quelques réactions histochimiques au niveau du canal de la glande pédieuse.

	épithélium supérieur		épithélium inférieur	bourrelets	
	cellules épithéliales	cellules à vacuole		cellules à vacuole	mucocytes
Réaction à l'APS	++	±	+	+	++
Acétylation + APS	-	-	-	-	++
Acétylation + saponification + APS	++	+	++	+	++
Réaction au bismuthate-Schiff	++	±	++	+	?
Coloration au carmin de Best	+	-	++	+	- à ++
Maltase + carmin de Best	-	-	-	+	-
Métachromasie, bleu de toluidine pH 4,6	-	-	-	-	+
Coloration au bleu alcian pH 3	-	-	-	-	+
Coloration au bleu alcian pH 0,5	-	-	-	-	+ à +++
Coloration à la fuschine paraldéhyde	-	-	-	-	+
Oxydation + fuschine paraldéhyde	±	±	-	-	+
Méthode de Hartig-Zacharias	+	++	-	++	-
Réaction à l'alloxane-Schiff	+	±	-	±	-
Tétrazoréaction	++	+++	-	±	-
Benzoylation + tétrazoréaction	-	-	-	-	-
Dinitrophénylation + tétrazoréaction	+	+++	-	-	-
Réaction au DNFB	++	+	-	+	-
Réaction au DDD	+++	+++	-	+++	-
Réduction + DDD	+++	+++	-	+++	-
Réaction au ferricyanure ferrique (Schmorl)	+	+++	-	+++	-
Réaction de Ehrlich (Lison et Pinheiro)	+	+	-	-	-
Méthode de Morel et Sisley	-	+++	-	-	-
Test de Sakaguchi	-	-	-	-	-

se condense fortement et le noyau devient pariétal. L'espace clair s'agrandit encore et le cytoplasme, toujours basophile, tapisse d'une frange la membrane cellulaire. Lorsque le produit de sécrétion commence à s'accumuler, le noyau devient pycnotique et le cytoplasme forme une mince pellicule acidophile autour de la vacuole.

Les caractères histochimiques des différents types cellulaires du canal de la glande pédieuse sont résumés dans le tableau II.

3. LA GLANDE DORSALE.

La glande dorsale est à la fois plus simple, plus homogène et de dimensions beaucoup plus réduites que la glande pédieuse. Elle présente un aspect très compact. Les fibres musculaires ne dépassent pas sa périphérie et elles sont peu nombreuses; quant aux lacunes conjonctives, elles sont inexistantes (Pl. V, a, b, c).

Les cellules glandulaires sont ici encore, des cellules en bouteilles à long collets. Ceux-ci ne se groupent pas en faisceaux mais débouchent séparément dans le sillon pré-buccal en s'intercalant entre les cellules épithéliales. Les noyaux, de dimension très uniforme (3 à 4 μ), occupent dans les corps cellulaires, une position quelconque. La chromatine se présente sous forme de grains denses mais bien séparés et le nucléole est gros. Les cytoplasmes sont masqués par les grains de sécrétion qui sont très nombreux et dont la forme est curieusement polygonale.

La plupart des colorations et réactions mettent en évidence, de façon identique, l'ensemble des grains de sécrétion de la glande dorsale. Toutefois, dans certaines cellules localisées pour la plupart à la périphérie, les grains sont plus petits, entourés d'une coque riche en sulfomucopolysaccharides; dans les autres cellules, les grains de sécrétion, au contraire, ne sont ni métachromatiques, ni colorables par le bleu alcian. Les deux types de sécrétion arrivent jusqu'à la lumière du sillon pré-buccal et il ne s'agit donc pas des étapes d'un cycle sécrétoire. Parvenus à proximité immédiate de l'épithélium, les grains non métachromatiques, toujours dans les collets, fusionnent en une flaque homogène et c'est sous cette forme qu'ils passent dans le sillon. Les autres gardent leur individualité; ils sont visibles entre les cellules épithéliales et parfois dans la lumière (Pl. V, c). Malgré ces différences d'ordre morphologique et histochimique, les deux types de sécrétion sont révélés de façon identique par les réactions des protéines; elles renferment de la cystéine, de la cystine et peut-être de l'arginine, bien que le test de SAKAGUCHI soit resté négatif.

L'épithélium dorsal du sillon pré-buccal porte une différenciation apicale qui pourrait être une ciliature ou une bordure en brosse; en raison de sa taille réduite, il est difficile de se prononcer sur la nature exacte de cette formation. Le cytoplasme présente la particularité d'être très chargé en groupements réducteurs mis en évidence par les réactions au DDD et au ferricyanure ferrique selon la technique de Schmorl, sans donner pour autant de fortes réactions de protides.

TABLEAU III
*Résultats de quelques réactions histochimiques au niveau
 de la glande dorsale.*

	cellules périphériques	autres cellules
Réaction à l'APS	+++	+++
Acétylation + APS	++	-
Acétylation + saponification + APS	+++	+++
Réaction au bismuthate-Schiff	+++	+++
Coloration au carmin de Best	-	-
Maltase + carmin de Best	-	-
Métachromasie, bleu de toluidine pH 4,6	+	-
Coloration au bleu alcian pH 3	+	-
Coloration au bleu alcian pH 0,5	-	-
Coloration à la fuschine paralaldéhyde	+	-
Oxydation + fuschine paralaldéhyde	++	+
Méthode de Hartig-Zacharias	±	±
Réaction à l'alloxane-Schiff	++	++
Tétrazoréaction	+++	+++
Benzoylation + tétrazoréaction	-	-
Dinitrophénylation + tétrazoréaction	+++	+++
Réaction au DNFB	+++	+++
Réaction au DDD	++	+++
Réduction + DDD	++	+++
Réaction au ferricyanure ferrique (Schmorl)	-	-
Réaction de Ehrlich (Lison et Pinheiro)	-	-
Méthode de Morel et Sisley	-	-
Test de Sakaguchi	-	-

Les affinités histochimiques des sécrétions élaborées par la glande dorsale sont résumées dans le tableau III.

4. LA GLANDE DU PLANCHER.

La structure histologique de la glande du plancher est très voisine de celle de la glande pédieuse puisqu'on y retrouve les

abondantes fibres musculaires et les lacunes intercellulaires qui font complètement défaut dans la glande dorsale. La plupart des cellules évoquent les cellules à réseau de la glande pédieuse; leurs collets, toutefois, restent indépendants et non groupés en faisceaux. Au voisinage du sillon pré-buccal, il existe en outre, quelques cellules à vacuoles en tous points identiques à celles qui ont été décrites dans les bourrelets ventraux du canal de la glande pédieuse (Pl. VI, a). Topographiquement, toutes les cellules à vacuoles forment une ligne continue et il n'est pas douteux qu'elles représentent un seul type cellulaire. Leur présence dans la glande du plancher

TABLEAU IV
*Résultats de quelques réactions histochimiques au niveau
 de la glande du plancher.*

	mucocytes	cellules à vacuoles
Réaction à l'APS	+	+
Acétylation + APS	+	-
Acétylation + saponification + APS	+	+
Réaction au bismuthate-Schiff	+	-
Coloration au carmin de Best	-	+
Maltase + carmin de Best	-	+
Métachromasie, bleu de toluidine pH 4,6	+	-
Coloration au bleu alcian pH 3	+++	-
Coloration au bleu alcian pH 0,5	+++	-
Coloration à la fuchsine paraldéhyde	+++	-
Oxydation + fuchsine paraldéhyde	+	-
Méthode de Hartig-Zacharias	-	++
Réaction à l'alloxane-Schiff	-	±
Tétrazoréaction	-	±
Benzoylation + tétrazoréaction	-	-
Dinitrophénylation + tétrazoréaction	-	-
Réaction au DNFB	-	+
Réaction au DDD	-	+++
Réduction + DDD	-	+++
Réaction au ferricyanure ferrique (Schmorl)	-	+++
Réaction de Ehrlich (Lison et Pinheiro)	-	-
Méthode de Morel et Sisley	-	-
Test de Sakaguchi	-	-

traduit simplement une certaine intrication avec la glande pédieuse. Mais le fait que les cellules glandulaires débouchent dans le sillon et non dans le canal collecteur, impose de séparer la glande du plancher de la glande pédieuse proprement dite. Qui plus est, les sécrétions sont bien individualisées.

Les cellules à vacuoles élaborent une sécrétion très riche en protéines (voir tableau II, cellules à vacuoles des bourrelets). Toutes les autres cellules de la glande du plancher sécrètent un mucopolysaccharide acide différent de celui de la glande pédieuse (région postérieure). La sécrétion présente au moins deux particularités qui méritent d'être soulignées : elle est métachromatique lorsqu'elle est colorée par le bleu de toluidine à pH 4,6, que les coupes soient déshydratées ou non avant montage, mais aucune métachromasie n'apparaît dans les conditions techniques de la coloration de Mann-Dominici, c'est-à-dire dès que les coupes ont subi une légère oxydation. Elle se colore fortement par le bleu alcian à pH 3 ou à pH 0,5 mais dans ce dernier cas, elle est d'une teinte bleu cobalt très différente du bleu turquoise qui caractérise, à ce pH, tous les autres mucocytes, qu'ils soient situés dans le complexe pédieux, dans la sole ou dans le bourrelet palléal. Par ailleurs, après réaction combinée APS-bleu alcian, aux groupements sulfatés seuls décelables dans la cellule, s'ajoutent des groupements oxydables par l'acide periodique dès que le produit atteint l'épithélium de surface. Les protides sont peu abondants dans les cellules glandulaires; seule la tétrazoréaction met en évidence un fin réseau qui correspond au cytoplasme et non au produit de sécrétion.

L'épithélium de revêtement est muni de longs cils; il accumule une forte quantité de glycogène.

Les caractères histochimiques des sécrétions de la glande du plancher sont rapportés dans le tableau IV.

5. LA GLANDE INTERMÉDIAIRE ET LA GLANDE ANTÉRIEURE.

La glande intermédiaire et la glande antérieure constituent chacune un massif distinct. Toutefois, leur étendue, leurs volumes respectifs et leurs rapports topographiques précis sont sujets à une certaine variabilité selon les individus. De telles fluctuations ne s'observent jamais pour la glande pédieuse, la glande du plancher ou la glande dorsale. La glande intermédiaire et la glande antérieure sont plus innervées que les autres glandes du complexe pédieux.

Les cellules de la glande intermédiaire sont tout à fait comparables aux mucocytes tégumentaires (Pl. VI, c). De forme ovale,

beaucoup plus petites que les cellules de la glande pédieuse, elles ne dépassent pas 25 μ de grand axe. Les noyaux, situés au centre de la cellule, sont entourés d'un fin réseau cytoplasmique qui apparaît bien après coloration à la galloxyanine ou réactions de détection des protéines. Les réactions des glucides mettent en évidence un réseau beaucoup plus épais formé de sulfo-mucopolysaccharides. Le caractère métachromatique présente la même particularité dans la glande du plancher lorsqu'on compare les colorations au bleu de toluidine employé seul ou employé en association

TABLEAU V

Résultats de quelques réactions histochimiques au niveau de la glande intermédiaire et de la glande antérieure.

	glande intermédiaire	glande antérieure
Réaction à l'APS	++	+++
Acétylation + APS	±	-
Acétylation + saponification + APS	++	+++
Réaction au bismuthate-Schiff	++	+++
Coloration au carmin de Best	-	-
Maltase + carmin de Best	-	-
Métachromasie, bleu de toluidine pH 4,6	+	-
Coloration au bleu alcian pH 3	+++	-
Coloration au bleu alcian pH 0,5	+	-
Coloration à la fuchsine paraldéhyde	+	-
Oxydation + fuchsine paraldéhyde	++	+++
Méthode de Hartig-Zacharias	-	-
Réaction à l'alloxane-Schiff	-	±
Tétrazoréaction	-	++
Benzoylation + tétrazoréaction	-	-
Dinitrophénylation + tétrazoréaction	-	++
Réaction au DNFB	-	±
Réaction au DDD	-	+
Réduction + DDD	-	+
Réaction au ferricyanure ferrique (Schmorl)	-	±
Réaction de Ehrlich (Lison et Pinheiro)	-	-
Méthode de Morel et Sisley	-	±
Test de Sakaguchi	-	-

polychrome sur coupes légèrement oxydées, selon la méthode de Mann-Dominici, par contre, la teinte obtenue par le bleu alcian à pH 0,5 est normale. Sans doute à cause de leur taille réduite, les collets ne sont bien visibles qu'entre les cellules épithéliales. Comme précédemment, celles-ci sont dotées d'une ciliature et accumulent du glycogène.

La glande antérieure est constituée de cellules à vacuoles, très allongées, à noyau pariétal (Pl. VI. c). Entre elles, on note une proportion assez élevée de cellules plus petites, rondes, à noyau central. Le produit de sécrétion a les mêmes affinités dans les deux cas et les cellules rondes représentent probablement un stade plus précoce de l'évolution fonctionnelle. Cette sécrétion, très riche en protéines, renferme de la cystéine, de la cystine et une faible quantité d'arginine. En regard des cellules à vacuoles, l'épithélium de surface ne contient plus de glycogène, contrairement à celui qui borde la glande du plancher et la glande intermédiaire.

Histochimiquement, les sécrétions de ces glandes présentent les caractères indiqués dans le tableau V.

6. LES AMIBOCYTES.

Bien que n'appartenant pas exactement au complexe glandulaire tel que nous l'avons délimité, les amibocytes doivent cependant être signalés; leur description restera très sommaire. Certains, dispersés dans le parenchyme de la glande pédieuse, ont déjà été mentionnés sous le nom de « cellules interstitielles granuleuses ». D'autres, différents par leurs caractères morphologiques et histochimiques, forment une accumulation inhabituelle au voisinage de l'organe de Haneda et des glandes intermédiaire et antérieure.

Les amibocytes groupés à proximité de l'organe photogène, sont de grandes cellules de 15 à 20 μ , au contour irrégulier; leur noyau est très dense (Pl. VI, b). Les affinités tinctoriales et les caractères histochimiques de leur cytoplasme permettent de les classer en deux catégories que nous appellerons acidophiles et basophiles.

L'APS, la tétrazoréaction, les réactions de détection des groupements SH et S-S, la fuchsine-paraldéhyde sur coupes oxydées, font apparaître, dans le cytoplasme des amibocytes basophiles, de très nombreux granules. Les mêmes caractères se retrouvent associés au niveau de certaines cellules tégumentaires. Morphologiquement, il existe des formes intermédiaires entre ces deux types cellulaires. L'évolution des « basophiles » en glandes tégumentaires, paraît donc probable et un certain nombre d'entre eux figurent d'ailleurs entre les mucocytes de la glande intermédiaire.

Les caractères histochimiques des « éosinophiles » sont beaucoup moins nets et le plus souvent, négatifs. Il est également plus difficile de se prononcer sur leur rôle et leur destinée éventuelle. L'examen morphologique ne permet pas de saisir leur transformation en un autre type cellulaire mais l'hypothèse selon laquelle ils représenteraient les premiers stades de l'évolution des amibocytes basophiles, ne peut pas être exclue *a priori*.

HISTOLOGIE DE L'ORGANE LUMINEUX

DONNÉES SUR SON ÉVOLUTION

L'organe lumineux, pour lequel nous avons proposé l'appellation d'organe de Haneda est, rappelons-le, intercalé entre la glande du plancher et la glande intermédiaire (Pl. I). En coupe sagittale, il apparaît sous forme d'un ovale très arrondi tandis qu'en coupe transversale, ses bords sont étirés. Les moyennes des mesures que nous avons effectuées sur coupes, nous permettent d'indiquer approximativement ses dimensions :

- axe sagittal, 0,75 mm,
- axe transversal, 1 mm,
- épaisseur, 0,5 mm.

L'organe présente un contour net et régulier. Il est entouré d'une thèque conjonctive rudimentaire et, en conséquence, aucune fibre musculaire ne pénètre entre les cellules « lumineuses » ou photocytes. Par contre, le tissu conjonctif y est bien représenté : les cellules conjonctives à cytoplasme peu apparent et noyau étiré sont nombreuses, de même que les fibres collagènes. Celles-ci se trouvent dans tous les espaces intercellulaires et elles forment un réseau continu entre les photocytes. L'irrigation est assurée par des troncs vasculaires de gros calibre. L'innervation, au contraire, paraît assez pauvre autant qu'on puisse en juger d'après les seules colorations topographiques qui ne permettent de distinguer dans l'organe, aucun nerf important.

Certains traits de la structure microscopique de l'organe de Haneda doivent être soulignés dès à présent car ils témoignent d'une individualisation plus poussée que celle des autres glandes pédieuses. Les limites de l'organe sont mieux précisées puisqu'il est encapsulé dans une sorte de thèque qui n'existe pas ailleurs. Des éléments étrangers, tels que les fibres musculaires si nombreuses dans la glande pédieuse ou la glande du plancher, ne s'y rencontrent

jamais. Enfin, la disposition des fibres conjonctives y est fonction de celle des cellules glandulaires (photocytes) et il est probable qu'elles jouent à leur égard un rôle de soutien; dans les autres glandes pédieuses, au contraire, éléments conjonctifs et glandulaires coexistent de façon plus indépendante et les premiers gardent l'agencement qui prévaut dans la région musculaire du pied. Par d'autres caractères, l'organe de Haneda s'apparente plus directement aux autres glandes pédieuses; comme elles, il est constitué de cellules à collets qui débouchent individuellement entre les cellules ciliées de l'épithélium tégumentaire. L'un des traits les plus saillants de ces cellules à collets, est leur gigantisme. Toutes débouchent dans le sillon pré-buccal, les plus périphériques atteignent en longueur, l'épaisseur même de l'organe, soit 500 μ . Leurs collets dilatés s'ouvrent largement dans la lumière du sillon (Pl. VII, a).

En l'absence de fixations qui auraient permis un examen cytologique approfondi, seuls certains caractères des photocytes peuvent être précisés. Le noyau, proportionné à la taille de la cellule, atteint 70 μ sur 40. Ses contours sont indentés, surtout en direction de l'émergence du collet glandulaire. La chromatine se présente en tout petits grains de taille uniforme, régulièrement répartis en un dense semis; il existe pourtant par place des amas de grains chromatiniens d'une taille supérieure à celle des grains prédominants (Pl. VIII, a). Les nucléoles, au nombre de trois ou quatre, sont structurés; leur zone corticale forme un anneau réfringent, autour de laquelle s'associe une couronne de grains chromatiniens régulièrement espacés. Le cytoplasme a l'aspect d'un réseau moyennement basophile, dont les mailles contiennent des flaques au contour imprécis et irrégulier que nous dénommons « vacuoles » (Pl. VII, b, c). Selon les cellules, les vacuoles sont petites et nombreuses ou, au contraire, fort grandes et en nombre réduit. Elles peuvent, à leur tour, contenir des « boules » plus denses et de nature histochimique voisine mais non identique; ainsi, par exemple, après la méthode de Mann, les flaques sont colorées en bleu-gris alors que les boules sont rouges.

Nous devons faire remarquer que cette description du photocyte correspond au seul stade que nous ayons pu observer et l'examen des différents individus nous incite à penser qu'une telle cellule est proche de sa résorption. Il est non moins certain qu'il s'agisse d'un stade encore fonctionnel puisque les animaux ont été fixés au moment où ils émettaient de la lumière. Il nous semble cependant que certains aspects morphologiques traduisent un début d'involution; en particulier, les « vacuoles » pourraient bien dériver d'une évolution des « boules », au sein de la cellule.

Les résultats des réactions histochimiques que nous avons appliquées sont résumés dans le tableau VI. Ils montrent que les

TABLEAU VI

Résultats de quelques réactions histochimiques au niveau de l'organe lumineux.

	cytoplasme	vacuoles	boules
Réaction à l'APS	+	++	+++
Acétylation + APS	-	-	-
Acétylation + saponification + APS	+	++	+++
Réaction au bismuthate-Schiff	+	++	+++
Coloration au carmin de Best	+	-	-
Maltase + carmin de Best	-	-	-
Métachromasie bleu de toluidine pH 4,6	-	-	rarès traces
Coloration au bleu alcian pH 3	-	traces	-
Coloration au bleu alcian pH 0,5	-	traces	-
Coloration à la fuchsine paralaldéhyde	-	-	-
Oxydation + fuchsine paralaldéhyde	-	+	-
Méthode de Hartig-Zacharias	-	+	+
Réaction à l'alloxane-Schiff	±	-	-
Tétrazoréaction	+	±	+++
Benzoylation + tétrazoréaction	-	±	-
Dinitrophénylation + tétrazoréaction	-	±	++
Réaction au DNFB	+++	±	++
Réaction au DDD	+++	++	+++
Réduction + DDD	+++	+++	+++
Réaction au ferricyanure ferrique (Schmorl)	++	+++	+++
Réaction de Ehrlich (Lison et Pinheiro)	traces	-	-
Méthode de Morel et Sisley	-	+++	-
Test de Sakaguchi	-	-	-

vacuoles sont d'une exceptionnelle richesse en acide aminés : de la cystéine, de la cystine, de l'arginine ont pu y être mis en évidence; la tyrosine y est particulièrement abondante. On y trouve un glucide dont l'acétylation est beaucoup plus rapide que pour les glandes avoisinantes, mais aucun mucopolysaccharide acide ou neutre. Les boules ont approximativement la même composition mais paraissent dépourvues de tyrosine. Le cytoplasme contient lui, de la cystéine, de la cystine, du tryptophane et une notable quantité de glycogène.

Le produit de sécrétion des photocytes manifeste une forte fluorescence qui le distingue de celui de toutes les autres glandes pédiées (pl. VII, b et c).

RÉSORPTION DE L'ORGANE LUMINEUX.

Le caractère le plus extraordinaire de cet organe, est sans doute son évolution au cours de la vie de l'animal. L'examen des différents individus en notre possession nous a permis de saisir trois stades de cette évolution.

Stade 1.

Une à une et sans doute avec un certain décalage dans le temps, les cellules de l'organe lumineux sont envahies par de minuscules phagocytes, sans rapport avec les amibocytes sous-jacents déjà signalés. Il s'agit en effet de très petites cellules ellipsoïdes, éosinophiles et à rapport nucléo-plasmique très élevé. La cellule géante, quant à elle, présente d'abord quelques encoches de la membrane cytoplasmique dont chacune héberge un ou deux phagocytes. Puis ceux-ci pénètrent à l'intérieur du corps cellulaire où ils finissent par former un groupe compact réunissant au moins une centaine d'éléments (Pl. VIII, b, c, d et Pl. IX, a).

A ce stade, le conjonctif n'est pas modifié par rapport à celui de l'organe fonctionnel, mais les vaisseaux sanguins sont hypertrophiés. Ce dernier fait est sans doute en relation avec le transport des phagocytes; quelques-uns sont d'ailleurs visibles à l'intérieur du système vasculaire.

L'arrivée des phagocytes s'accomplit certainement en un temps assez long. La lenteur du phénomène nous est suggérée par l'observation d'un individu dont une seule cellule était occupée par des phagocytes, deux présentant des encoches de la membrane, toutes les autres étant absolument intactes.

Stade 2.

Tous les photocytes, à l'exception de trois ou quatre lambeaux encore identifiables mais dont le noyau a perdu toute colorabilité, ont fait place à des groupes de phagocytes. La plupart des phagocytes possèdent une grosse vacuole dont le contenu présente la même texture et les mêmes affinités tinctoriales que les inclusions existant préalablement dans les cellules lumineuses. Dans d'autres

phagocytes, le contenu de la vacuole est résorbé et il n'apparaît plus, en leur centre, qu'une plage claire.

Entre les groupes de phagocytes encore bien distincts, le conjonctif est beaucoup plus développé que dans l'organe fonctionnel. Les vaisseaux sanguins sont encore dilatés.

Stade 3.

A ce stade qui nous a paru le terme de l'évolution, toute structure organisée a disparu, laissant place à un kyste de résorption. Ce dernier est constitué d'une masse fibreuse peuplée de petites cellules à contour imprécis et noyau pycnotique (Pl. IX, b).

L'irrigation semble inexistante et il ne reste plus trace des gros vaisseaux qui caractérisaient les autres stades.

Il est possible que le kyste soit ultérieurement colonisé par des adénocytes, en particulier des cellules à vacuoles provenant des massifs glandulaires voisins.

Nos observations montrent que l'organe lumineux est transitoire et que sa résorption est due à un phénomène de phagocytose. Sa disparition coïncide, chez tous les animaux examinés, avec les premières divisions de maturation des gonies : il semble donc que cet organe transitoire soit, en outre, un *organe juvénile*. Cette hypothèse mérite toutefois quelques commentaires et sera discutée ultérieurement.

Nous insisterons sur le caractère naturel du processus de résorption. Il est évident que les animaux autopsiés en France ont été soumis à un traitement un peu particulier, transport en avion, brusque changement de climat, perturbation du cycle nyctéméral, modifications probables du régime alimentaire, notamment. Nous ne pouvons évidemment pas affirmer que ces conditions n'ont pas accéléré la phagocytose, mais il est certain qu'elles ne l'ont pas déclenchée. En effet, la résorption était amorcée chez quelques individus fixés dans leur biotope même, et tous ceux qui correspondent au stade 1, sont précisément dans ce cas (Pl. VII, a).

DISCUSSION

L'anatomie comparée montre que les glandes pédieuses atteignent leur maximum de développement chez les Stylommatophores alors que chez les Basommatophores, elles sont réduites au point qu'ANDRÉ a pu nier leur existence. Or, si l'on en réfère aux

descriptions classiques ou récentes, il semble que, chez les *Dyakia*, leur importance soit exceptionnelle même parmi les Stylommatophores : elles paraissent plus volumineuses, plus nombreuses et, à certains égards, plus complexes. Il est facile de juger de leurs volumes respectifs dans les différentes espèces, puisque tous les auteurs ont donné une abondante illustration à l'appui de leurs observations. Nulle part le parenchyme n'apparaît aussi dense, ni les couches cellulaires aussi nombreuses. Il est plus difficile de se prononcer exactement sur le nombre des massifs glandulaires, certains ne nous étant apparus clairement que grâce aux méthodes de l'histo chimie, non employées évidemment par les auteurs anciens. Les données récemment obtenues sur *Arion rufus* par CHÉTAIL et BINOT ne nous permettent pas non plus d'établir un rapprochement strict puisque ces auteurs n'ont envisagé que la glande pédieuse *stricto sensu* à l'exclusion de la glande dorsale; on sait d'ailleurs, depuis ANDRÉ, que cette dernière est réduite à quelques cellules dans le genre *Arion*. La comparaison avec *Oncidiella celtica*, également étudiée au moyen des méthodes histo chimiques par BINOT, est plus aisée puisqu'un schéma d'ensemble figure dans son mémoire; il en ressort que ces formations sont beaucoup plus réduites chez *Oncidiella*, ce qui pourrait d'ailleurs être rapporté à un habitat différent. Toutefois, quelles que soient les difficultés de confrontation, nous croyons pouvoir tirer la conclusion suivante : des massifs glandulaires annexés au plancher du sillon pré-buccal ou, si l'on tient compte de l'imprécision des termes, des massifs glandulaires ventraux par rapport au « canal », autres que la glande pédieuse elle-même, ne nous semblent pas avoir été vus ailleurs que chez *Dyakia*. Ceci revient à dire, sous réserve de confirmations ultérieures, que l'organe photogène n'a pas d'équivalent morphologique chez les Stylommatophores.

La structure histologique des glandes pédieuses de *D. striata* est très comparable à celle des autres Stylommatophores. Des observations rapportées par les anciens auteurs, il se dégage en effet un certain nombre de données bien récapitulées par BAEKER : « La glande ventrale est constituée de cellules piriformes dont les collets grêles débouchent entre les cellules épithéliales du canal excréteur. Leur produit de sécrétion est une mucine typique qui se présente sous une forme de bâtonnets. La glande dorsale a une structure quelque peu différente et elle comporte deux catégories cellulaires. Certaines élaborent une mucine typique mais dont les affinités tinctoriales sont moins fortes que celles de la glande ventrale. Les autres ne contiennent pas de produit de sécrétion colorable mais des vacuoles ». Chez *Dyakia* également, les éléments glandulaires sont, ou bien des cellules dont le collet atteint jusqu'à dix fois le diamètre du corps cellulaire, ou bien des cellules sans collet individualisé. Dans le premier cas, la sécrétion prend une

allure de grains ou de réseau enchâssés dans les mailles du cytoplasme et le noyau est central; dans le second cas, la sécrétion, qui garde un aspect homogène après les fixations utilisées, s'accumule au centre de la cellule tandis que le noyau et le cytoplasme se trouvent refoulés contre la membrane.

Les cellules à grains ou à réseau sont nettement plus nombreuses que les cellules à vacuoles mais ces dernières ont néanmoins beaucoup intéressé les auteurs. Elles auraient un rôle excréteur selon CUÉNOT (1892), elles représenteraient un stade particulier du cycle sécrétoire selon BURCKARDT (1916). Pour MATTHES (1914), elles seraient des cellules « séreuses », mais cette dernière opinion a été vivement critiquée par BAEKER, puis HOFFMANN. Nous pensons que nos résultats nous permettent de trancher entre ces diverses hypothèses. Il existe plusieurs groupes de cellules à vacuoles différant entre elles par la nature de leurs sécrétions mais les différences ne sont que mineures et on peut considérer que toutes ces cellules appartiennent à un seul type. Elles ne présentent aucun des caractères de la cellule excrétrice, caractères que nous avons trouvés par contre dans d'autres cellules et qui expliquent peut-être les résultats de CUÉNOT. Les cellules à vacuoles diffèrent en tous points, et par leur morphologie et par leurs affinités tinctoriales, des autres cellules du parenchyme glandulaire; en particulier, elles n'élaborent jamais de mucopolysaccharides acides ni neutres. Elles ne peuvent donc représenter un stade de l'évolution des mucocytes. Dans tous les cas, et à quelques variations près, ces cellules élaborent des sécrétions de nature protéique. A la lumière des données histo-chimiques, c'est donc l'opinion de MATTHES qui s'avère la plus exacte et on peut s'étonner des appréciations sévères qui ont été données ultérieurement sur ses conclusions.

Aux deux types cellulaires qui constituent l'essentiel du parenchyme des diverses glandes, s'ajoutent les cellules épithéliales toujours ciliées et les cellules très particulières qui forment les villosités de la paroi supérieure du canal. Le canal de la glande pédieuse qui a suscité nombre de questions dans les travaux anciens, semble avoir perdu beaucoup de son intérêt pour les auteurs actuels. Pourtant, par l'étonnante diversité de l'agencement de ses cellules, ce canal mérite de retenir l'attention. On sait que le plafond forme de nombreux replis irrigués par des rameaux artériels et qu'il est sans rapport avec le tissu glandulaire. Il diffère donc à tous égards du plancher creusé seulement d'un profond sillon revêtu d'un épithélium cilié banal. Par la méthode des « injections physiologiques », CUÉNOT crut pouvoir montrer que le plafond du canal jouait un rôle dans l'excrétion mais il attribua cette fonction aux cellules à vacuoles. Au contraire, HOUSSAY admit que « par la paroi supérieure de son canal et par les villosités qui s'en détachent, cet

appareil se rapporte aux organes que nous connaissons comme absorbants ». Il est difficile de trancher entre ces deux hypothèses puisque les recherches de cytologie moderne ont montré que les cellules excrétrices et absorbantes présentent de grandes ressemblances. Il faut certes tenir compte des expériences de CUÉNOT, mais il semble peu plausible que les cellules à vacuoles soient impliquées dans l'excrétion, ainsi que nous l'avons précédemment discuté. Par ailleurs, il n'est pas rare que des éléments absorbants prennent place parmi des éléments sécréteurs et interviennent dans une réabsorption partielle du produit primitivement élaboré. Nous pouvons seulement préciser que les cellules du plafond possèdent les caractères des tissus impliqués dans les échanges actifs. La présence d'une vaste lacune sous-jacente vient encore à l'appui de cette hypothèse. Les caractères morphologiques que nous avons pu observer ne donnent aucune indication sur la polarité de la cellule. Toutefois, il est très vraisemblable que, soit des phénomènes d'excrétion, soit des phénomènes d'absorption se situent au niveau du plafond du canal collecteur.

Le parenchyme des glandes pédieuses présente une relative simplicité du point de vue des types cellulaires. A cette simplicité morphologique, s'oppose la diversité des produits élaborés mis en évidence par les méthodes de l'histochimie et il semble que les sécrétions soient particulièrement complexes dans l'espèce que nous avons étudiée. Une mise en parallèle n'est guère possible qu'avec *Oncidiella celtica* et *Arion rufus* récemment examinées. Dans ces espèces, BINOT puis CHÉTAIL et BINOT ont mis en évidence deux types seulement de mucocytes dans le parenchyme de la glande pédieuse. Cette même glande pédieuse traitée selon des méthodes assez proches, nous a montré l'existence de trois régions distinctes par la nature de leurs sécrétions, en plus des cellules à vacuoles toujours voisines du canal. En outre, les réactions de détection des protéines n'ont donné aucun résultat positif chez *Arion* sauf la réaction au tanin-fer de Salazar, dont l'interprétation en tant que méthode de recherches de protéines peut d'ailleurs prêter à discussion. Or, les mucocytes sont loin d'être les seuls éléments sécréteurs chez les *Dyakia* et les cellules élaborant des sécrétions protéiques se sont avérées à la fois nombreuses et diversifiées. Quant aux sels minéraux, ils méritent une attention particulière. ANDRÉ a signalé leur existence dans la glande pédieuse; à notre connaissance, ses résultats obtenus par analyse chimique n'ont jamais été confirmés. Dans la glande pédieuse des *Dyakia*, nous n'avons détecté aucune matière minérale par la méthode de la microincinération.

Le nombre des animaux que nous avons pu examiner se prêtait mal aux recherches d'histochimie fondamentale. Nous nous

bornerons à souligner quelques observations qui devraient, selon nous, faire l'objet de recherches complémentaires. Ainsi, nous avons constaté que la réaction au ferricyanure ferrique donnait des résultats sensiblement différents selon qu'elle était pratiquée suivant les modes opératoires de Chévremont et Frédéric ou de Schmorl. On sait que ces variantes diffèrent par le réactif qui contient, dans le premier cas, du sulfate ferrique et dans le second, du chlorure; d'autre part, la concentration en ferricyanure de potassium est moindre dans la première variante qui est considérée comme moins sensible. Les résultats de la méthode de Schmorl appliquée aux cellules granuleuses éparses dans le parenchyme glandulaire sont strictement superposables à ceux de la réaction de Ehrlich (technique de Lison et Pinheiro); il n'y a, par contre, aucun parallélisme entre ces résultats et ceux de la méthode de Chévremont et Frédéric ou ceux de la réaction au DDD (technique de Barnett et Seligman). Il nous semble donc que, pour les cellules granuleuses en question, la méthode de Schmorl pourrait être signalétique des groupements indols. Il est plus classique de considérer que la réactivité du tryptophane à l'égard du ferricyanure ferrique n'est possible que *in vitro*; dans ce cas, elle existerait également sur coupes de tissus fixés. Nous signalerons aussi, sans pouvoir l'interpréter, que nous avons obtenu, avec le bleu alcian, spécialement lorsqu'il est utilisé à bas pH, une diversité de teintes tout à fait exceptionnelle et ceci sans que la présence de sels minéraux puisse être mise en cause (il est bien connu, en effet, qu'au niveau de certaines structures minéralisées, le bleu alcian prend une teinte bleu-vert très caractéristique). Enfin, nous souhaitons attirer l'attention sur le fait que le complexe glandulaire pédiéux des *Dyakia* constitue un matériel de choix pour des recherches sur la métachromasie et les mucopolysaccharides. Certaines des particularités que nous avons observées existent, selon toute vraisemblance dans des espèces autochtones et c'est sur de telles espèces que ces problèmes devraient être repris.

L'étude des glandes tégumentaires et des cellules conjonctives interstitielles dites cellules granuleuses, n'a pas été abordée dans ce travail et nous renvoyons, pour la bibliographie, aux travaux récents de CAMPION, ARCADJ, SCHMIDT et VONDRAK. Nous nous bornerons à rappeler que, selon PRENANT (1924), « les petites cellules à mucus trouvent leur origine dans la transformation de certains leucocytes libres dans le conjonctif et non dans l'évolution des cellules de l'épiderme ». Cette assertion a quelquefois été contestée. Ce n'est que parce que de très nombreux amibocytes sont localisés au-dessous de l'organe photogène, que nous avons eu l'occasion de les examiner. Cet examen nous a néanmoins permis d'observer de nombreuses formes de passage entre les amibocytes

et les mucocytes tégumentaires si bien que nous considérons l'opinion de PRENANT comme pleinement justifiée.

Nos données morphologiques et histochimiques ne nous permettent guère d'énoncer un avis quant à la fonction des glandes pédieuses des Pulmonés. Selon une très ancienne hypothèse, elles auraient un rôle olfactif mais une confusion entre éléments glandulaires et sensoriels étaient à la base de cette interprétation qui fut rapidement abandonnée. ANDRÉ admit qu'elles complétaient l'action des glandes tégumentaires dans l'élaboration du mucus indispensable à la reptation, mais que leur rôle essentiel restait l'insalivation des aliments. Considérant leur développement relatif chez les formes terrestres et aquatiques, on croit aujourd'hui qu'elles sont surtout impliquées dans la reptation. L'exemple de *Dyakia*, montre que les formations glandulaires incluses dans le pied peuvent connaître des adaptations très particulières puisque, dans cette espèce, l'une d'entre elles constitue un organe photogène. Il y a donc lieu d'envisager une certaine plasticité fonctionnelle de ces formations, notion qui nous paraît nouvelle.

La bioluminescence est assez répandue chez les Mollusques marins (voir en particulier HARVEY 1952, NICOL 1964 pour la bibliographie). Parmi les Gastéropodes Pulmonés, au contraire, les exemples sont rares. Deux seulement sont connus : *Latia neritoïdes* (Basommatophore Ancyliidé), espèce d'eau douce dont la bioluminescence a été découverte par SUTER (1890), et *Dyakia striata*, espèce terrestre dont la bioluminescence a été découverte par HANEDA (1946). Les éléments photogènes ont une toute autre répartition chez *Latia* (BOWDEN 1950) et chez *Dyakia*. L'organe lumineux de *Dyakia* était connu par la description de HANEDA (1963) qui a donné des indications sur sa position anatomique et sa structure. HANEDA pense que, en outre, des cellules lumineuses sont dispersées dans le pied et le manteau, surtout chez les jeunes animaux; cette donnée repose sur l'observation d'animaux vivants et l'auteur n'apporte aucune indication topographique ou histologique complémentaire. Quant à l'organe photogène, HANEDA signale que ses cellules sont de très grande taille et que, au début tout au moins, elles contiennent de volumineux granules. Nous avons quant à nous, retrouvé quelques gros granules chez les animaux où l'organe était proche de la résorption. De plus, nous considérons que les flaques si particulières que nous avons observées dans les cellules photogènes dérivent de la dégénérescence de granules pré-existants. La fluorescence que présente l'organe quand il est observé en lumière ultra-violette, a également été observée par HANEDA.

Le fonctionnement de l'organe de Haneda ne peut guère être élucidé d'après les seules données histologiques. Les observations portant sur des animaux vivants, trop superficielles, n'ont pas

permis de savoir si le lieu des émissions est l'organe de Haneda lui-même, ou le sillon pré-buccal dans lequel se déversent les photocytes. Dans ce dernier cas, il faut considérer la possibilité d'une intervention, lors de la réaction biolumineuse, d'un produit sécrété par un des autres massifs glandulaires. Une telle ségrégation des produits réactifs s'avère en effet, en dépit de modalités fort diverses, un caractère assez général des organes lumineux (BASSOT 1966).

L'un des phénomènes les plus curieux qu'il nous ait été donné d'observer au cours de notre étude, est certainement la résorption de l'organe lumineux. Aucune disparition de l'organe n'est notée par HANEDA qui remarque néanmoins que plus les animaux grandissent, plus l'intervalle entre les éclairs augmente et que même, quelques individus n'émettent pas de lumière. Dans ce contexte, il n'est pas sans intérêt de noter que *Dyakia* a été décrit pour la première fois sous le nom d'*Ariophanta striata* par SEMPER (1870), sans que le grand naturaliste ait observé aucune bioluminescence. Nous basant sur la concomitance qui existe entre la résorption de l'organe et l'apparition des premières divisions de maturation des gonies, nous avons supposé que l'organe photogène était un organe juvénile. Le fait ne peut toutefois être affirmé en l'absence de données couvrant l'ensemble du cycle vital de l'animal qui est vraisemblablement pérennant. Le terme de juvénile implique, en effet, l'absence de régénération. Nous n'avons certes jamais observé à proximité de l'organe, des cellules à caractères embryonnaires susceptibles d'en assurer le remplacement mais, nous l'avons déjà souligné, les amibocytes sous-jacents sont extrêmement nombreux et il n'est pas exclu qu'ils jouent le rôle de cellules-souche. Nous avons dit précédemment que certains d'entre eux pouvaient se transformer en glandes tégumentaires. D'autres se transforment-ils en photocytes ? Seuls des élevages d'une certaine ampleur nous permettraient de conclure. Si l'organe régénérât, il faudrait envisager l'existence d'un cycle de la bioluminescence et cette hypothèse ne peut totalement être écartée en l'état actuel de nos informations.

Les organes transitoires constituent une éventualité rare chez les Gastéropodes. Un seul exemple, celui signalé par BINDER (1965) dans le genre *Gymnarion*, est parvenu à notre connaissance. Cet auteur a décrit, en effet, sous le nom d'organe sexuel frontal, une formation temporaire dont le développement est lié à la maturité sexuelle. En l'absence de toute connexion anatomique, BINDER considère qu'une corrélation endocrinienne existe entre ces deux systèmes. Nous pensons qu'une corrélation du même ordre pourrait être établie entre l'organe photogène et la gonade de *Dyakia*. Toutefois, l'endocrinologie des Gastéropodes est encore beaucoup trop mal connue pour que le schéma du mécanisme mis en jeu puisse seulement être imaginé.

La comparaison entre *Gymnarion* et *Dyakia* impose une autre remarque d'ordre systématique celle-ci, les deux genres appartenant à la même famille des Hélicarionidés. BINDER a montré, en effet, que l'organe frontal était apparu récemment dans l'évolution du groupe, qu'il n'existait que chez quelques espèces alors que d'autres, voisines, en étaient dépourvues. Comme chez les *Gymnarion*, il s'établit chez les *Dyakia* une « spécialisation locale des tissus préexistants » et une fonction nouvelle est créée sans apparition d'éléments anatomiques nouveaux. Ces deux exemples ne peuvent manquer d'attirer l'attention sur les potentialités évolutives qui se manifestent dans la famille des Hélicarionidés.

CONCLUSION

Cinq massifs glandulaires forment le complexe pédieux de *Dyakia striata*. La glande pédieuse possède son propre canal, aux caractères histologiques très particuliers. Les cinq autres glandes (glande dorsale, glande du plancher, glande intermédiaire, glande antérieure et organe photogène ou organe de Haneda) entourent le sillon pré-buccal, simple invagination du tégument. Le canal de la glande pédieuse et le sillon pré-buccal situés dans le prolongement l'un de l'autre constituent un collecteur unique pour l'ensemble des glandes. Seules la glande dorsale et la glande pédieuse sont connues chez tous les Stylommatophores. Les autres massifs glandulaires ne semblent pas avoir d'équivalents décrits.

Il existe deux types d'adénocytes morphologiquement distincts. Les uns ont un noyau central, un collet étiré et la sécrétion se présente sous forme de réseau ou de grains. Les autres n'ont pratiquement pas de collet, le noyau et le cytoplasme sont pariétaux tandis que la sécrétion s'accumule au sein d'une vacuole centrale. Tous les adénocytes débouchent individuellement entre les cellules ciliées qui tapissent le collecteur axial. Le plafond du canal de la glande pédieuse, interposé entre la lumière et un sinus sanguin, est formé de cellules dont les caractères cytologiques montrent qu'elles sont impliquées dans des échanges actifs. De nombreux amibocytes sont associés aux divers parenchymes; certains d'entre eux se transforment en cellules glandulaires.

Chaque glande élabore des sécrétions de nature diverse où les glucides et les protides sont bien représentés. Les caractères histochimiques de ces sécrétions ont été résumés dans les tableaux I à VI.

L'organe photogène est intégré au complexe pédieux. Par ses caractères histologiques, il se rapproche des autres glandes mais son individualité anatomique est plus marquée. Il est constitué de cellules géantes (500 μ) dont les sécrétions sont particulièrement riches en acides aminés et manifestent une fluorescence naturelle en lumière ultra-violette. Cet organe subit une résorption totale qui s'amorce en même temps que se produisent les premières divisions de maturation des gonies. La résorption est le fait de minuscules phagocytes apportés par voie sanguine. Au terme de l'évolution, il ne reste plus de l'organe photogène qu'un kyste fibreux.

La présence de l'organe photogène met en lumière les potentialités évolutives des Hélicarionidés. Sa régression pose le problème de corrélations endocrines encore insoupçonnées chez les Gastéropodes.

RÉSUMÉ

L'étude histologique et histochimique des glandes incluses dans le pied de *Dyakia striata* a permis la mise en évidence des faits suivants :

1°) Le complexe glandulaire est constitué de six massifs différents; l'un de ceux-ci, doué de propriétés photogènes, a été nommé organe de Haneda.

2°) La glande pédieuse proprement dite est formée de cellules à collets disposées en éventail autour du plancher du canal. Elle comporte trois zones de sécrétions différentes.

3°) Le plafond du canal forme des villosités dont l'axe communique avec une lacune sanguine. Sans rapport avec le parenchyme glandulaire, ses cellules sont soit excrétrices, soit absorbantes; dans la région antérieure, des cellules sécrétrices sont annexées aux villosités.

4°) Le plancher du canal est creusé d'un unique sillon revêtu de cellules ciliées. Des cellules à vacuoles et des mucocytes lui sont associés.

5°) La glande dorsale, la glande du plancher, la glande intermédiaire, la glande antérieure déversent leurs sécrétions dans une profonde invagination du tégument dit « sillon pré-buccal ».

6°) La glande dorsale élabore, par ses cellules à collets, deux types de sécrétions.

7°) La glande du plancher comporte des cellules à collets et des cellules à vacuoles plus ou moins mêlées. A ces deux types cellulaires, correspondent deux types de sécrétion.

8°) La glande intermédiaire est formée de mucocytes dont les caractères sont proches de ceux des glandes tégumentaires.

9°) La glande antérieure est constituée de très grandes cellules à vacuoles.

10°) Des amibocytes de plusieurs types se trouvent soit au voisinage immédiat de toutes les glandes, soit mêlés aux cellules glandulaires.

11°) L'organe de Haneda est entouré d'une thèque conjonctive rudimentaire et il est formé de très grandes cellules à collets dilatés. Ces cellules contiennent des inclusions exceptionnellement riches en composés protéiques. En lumière ultra-violette, elles présentent une fluorescence naturelle.

12°) Peu avant la maturité génitale, de minuscules phagocytes apportés par voie sanguine envahissent les cellules lumineuses, en même temps que le conjonctif de l'organe s'hypertrophie. Au terme de l'évolution, l'organe lumineux est remplacé par un kyste de résorption.

SUMMARY

An histological and histochemical study of the glands enclosed in the foot of *Dyakia striata* has enabled us to establish the following facts :

1°) The glandular complex is formed by six different masses; one of them, endowed with properties of photogenesis has been called the "organ of Haneda".

2°) The pedious gland itself is formed of cells with collars arranged in a fan around the floor of the canal. It includes three different areas of secretion.

3°) The ceiling of the canal forms some villi whose axis communicates with a blood gap. Without any connections with the glandular parenchyme, its cells are either excretory or absorbent; in the anterior region, some secretory cells are present in the villi.

4°) The canal floor is dug in a single furrow covered with ciliated cells. Some vacuolar cells and mucocytes are associated with it.

5°) The dorsal gland, the floor gland, the intermediary gland and the anterior gland pour their secretions in a deep invagination of the tegument called the "pre-buccal furrow".

6°) The dorsal gland produces two types of secretion with its collar cells.

7°) The floor gland includes collar cells and vacuolar cells with are more or less mixed. Two types of secretion correspond to these two cellular types.

8°) The intermediary gland is formed of mucocytes whose characteristics are close to those of the tegumentary glands.

9°) The anterior gland is made up of very big vacuolar cells.

10°) Several types of amibocytes are found either in the proximity of all the glands, or mixed with the glandular cells.

11°) The organ of Haneda is surrounded by a rudimentary conjunctiva theca and formed of very big cells with dilated collars. These cells contain inclusions exceptionally rich in proteinic compounds. They show a natural fluorescence when exposed to ultra violet light.

12°) A little before genital maturity, tiny phagocytes brought by the blood way invade the luminous cells, and at the same time the connective tissue of the organ becomes enlarged. When maturity is reached, the luminous organ is replaced by a reabsorption cysts.

ZUSAMMENFASSUNG

Die histologische und histochemische Untersuchung der Fussdrüsen s. str. von *Dyakia striata* erbringt folgende Ergebnisse :

1°) Sechs verschiedene Drüsen sind am Aufbau des Drüsenkomplexes beteiligt; eine dieser Drüsen stellt ein Leuchtorgan dar, für das der Name « Haneda's Organ » vorgeschlagen wird.

2°) Die Fussdrüse s. str. besteht aus Zellen, deren Halsabschnitte fächerförmig um den Boden des Ausführanges angeordnet sind.

3°) Das Dach des Kanals bildet Zotten, deren Achsen mit einer Blutlakuone in Verbindung stehen. Dieser Abschnitt des Kanalepithels besteht aus Zellen, deren zytologische Eigentümlichkeiten resorptiver oder ausscheidender Funktion entsprechen; im oralen Teil des Kanals sind Drüsenzellen zwischen die eben erwähnten Elemente eingebaut.

4°) Der Boden des Kanals trägt eine bewimperte Rinne, beider-

seits deren sich aus Vakuolenzellen und Schleimzellen bestehende Wülste befinden.

5°) Die Sekrete der dorsalen Drüse, der Bodendrüse und der Zwischendrüse ergiessen sich in eine tiefe Eindellung des Integumentes, die praebuccale Furche.

6°) Die Halszellen der dorsalen Drüse bauen zwei verschiedene Sekrete auf.

7°) Die Bodendrüse besteht aus Halszellen und Vakuolenzellen; die Sekrete dieser zwei Zelltypen sind verschieden.

8°) Die Zwischendrüse enthält Schleimzellen, deren Morphologie der der Hautdrüsen gleicht.

9°) Die vordere Drüse besteht aus grossen Vakuolenzellen.

10°) Verschiedene Arten von Amoebozyten befinden sich sowohl in nächster Nähe aller Drüsen wie auch zwischen den Drüsenzellen.

11°) Das Haneda'sche Organ besteht aus grossen Drüsenzellen mit geblähem Hals, die durch eine dünne Bindegewebskapsel von den anderen Drüsen getrennt sind. Die Sekretmassen der Zellen sind besonders reich an histochemisch darstellbaren Proteinen und besitzen Eigenfluoreszenz.

12°) Kurz vor der Geschlechtsreife wandern sehr kleine Phagozyten durch die Blutbahn in die Haneda'sche Drüse ein, dringen in die Drüsenzellen ein und zerstückeln sie; gleichzeitig erfährt die Bindegewebskapsel eine deutliche Hypertrophie. Bei den geschlechtsreifen Tieren findet man an Stelle des Leuchtorgans eine Resorptionszyste.

BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ, E., 1894. Recherches sur la glande pédieuse des Pulmonés. *Revue suisse zool.*, 2 : 291-348.

ARCADI, J.A., 1963. Some mucus-producing cells of the garden slug (*Lehmania poirieri*). *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 106 : 451-457.

ARCADI, J.A., 1967. The two types of mucous gland cells in the integument of the slug *Lehmania poirieri* (Mabille) : a study in metaphromasy. *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 86 : 506-509.

BAEKER, R., 1932. Die Mikromorphologie von *Helix pomatia* und einigen Stylommatophoren. *Z. ges. Anat.*, 29 : 449-585.

BASSOT, J.M., 1966. On the comparative morphology of some luminous organs. In: *Bioluminescence in progress*, F.H. Johnson and Y. Haneda edit., Princeton University Press, p. 557-610.

BASSOT, J.M. et M. MARTOJA, 1968. Présence d'un organe lumineux transitoire chez le Gastéropode pulmoné *Hemiplecta weinkauffiana* (Crosse et Fischer). *C.R. hebdomadaire des séances de l'Académie des Sciences et des Lettres de Paris*, 266 : 1045-1047.

- BINDER, E., 1965. Existence d'un organe de fixation sur la tête de certains Helicarionidae (Mollusques Gastéropodes). *Archs Sc. Genève*, 18 : 89-92.
- BINDER, E., 1965. Structure de l'organe sexuel frontal des *Gymnarion* des Monts Nimba. *Revue suisse Zool.*, 72 : 584-593.
- BINOT, D., 1965. Histologie, histochimie, cytologie de quelques formations glandulaires d'*Oncidiella celtica* (Cuv.) (Gastéropode Pulmoné). *Cah. Biol. mar.*, 6 : 325-346.
- BOWDEN, B.J., 1950. Some observations on a luminescent freshwater limpet from New Zealand. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Wood's Hole*, 99 : 373-380.
- BROCK, J., 1886. Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der Stylomatophoren Pulmonaten. *Z. wiss. Zool.*, 44.
- BURCKARDT, F., 1916. Das Körperepithel von *Helix pomatia*. Inaug. Diss. Marburg.
- CAMPION, M., 1961. The structure and function of the cutaneous glands in *Helix aspersa*. *Q. Jl Microsc. Sci.*, 102 : 195-216.
- CHÉTAIL, M. et D. BINOT, 1967. Particularités histochimiques de la glande et de la sole pédieuses d'*Arion rufus* (Stylommatophora arionidae). *Malacologia*, 5 : 269-284.
- CUÉNOT, L., 1892. Etudes physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés. *Archs Biol.*, Paris 115.
- GHOSE, K.C., 1963. The pedal gland of *Achatina fulica*. *J. Anim. Morph. Physiol.*, 10 : 80-82.
- HANEDA, Y., 1946. A luminous land snail, *Dyakia striata*, found in Malaya. *Seibutsu (Living organisms)*, 1 : 294-298.
- HANEDA, Y., 1963. Further studies on a luminous land snail, *Quantula striata*, in Malaya. *Sci. Rep. Yokosuta Cy. Mus.*, 8 : 1-7.
- HARVEY, E.N., 1952. Bioluminescence. Academic Press, New York.
- HOFFMANN, H., 1926. Mollusca. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Akad. Verlags, Leipzig.
- HOUSSAY, 1884. Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes. *Archs Zool. exp. gén.*, 2° s. 2.
- KLEEBERG, 1830. Eine bisher unbekannte Drüse in verschiedenem Gastropoden *Isis* von Oken, 23.
- MARTOJA, R. et MARTOJA, M., 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson éd., Paris.
- MATTHES, 1914. Beiträge zur Anatomie von *Helix pisana*. Iéna. *Z. Naturw.*, 53.
- MEISENHEIMER, J., 1897. Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus*. *Z. Zool.*, 63.
- MEISENHEIMER, J., 1907. Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von *Helix pomatia*. *Zool. Jb., Abt. System.*, 25.
- MEISENHEIMER, J., 1912. Die Weinbergschnecke *Helix pomatia*. Leipzig Verlag. Dr. Klinkhardt.

- MEISENHEIMER, J., 1917. Entwicklungsgeschichte der Tiere. Sammlung Göschen.
- NICOL, J.A.C., 1964. Special effectors : Luminous organs, chromatophores, pigments and poison glands. In *Physiology of Mollusca*, 1, Academic Press, New York.
- PLATE, L., 1898. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. *Zool. Jb. Anat.*, 2.
- PRENANT, M., 1924. Contribution à l'étude cytologique du calcaire. *Bull. Biol.*, 58.
- SARASIN, 1883. Ueber drei sinnesorgane und die Fussdrüse einiger Gastropoden. *Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg*, 6.
- SCHMIDT, R., 1965. Struktur, topochemisches Verhalten und physiologische Bedeutung der granulierten Zellen (Sogenannten Körnchenzellen) aus dem interstitiellen Bindegewebe des Fusses von *Helix pomatia* L. und ihre Beziehungen zum Sekret eiweisshaltiger Drüsen. *Acta histochem.*, 21 : 323-354.
- SEMPER, C., 1857. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. *Z. wiss. Zool.*, 8.
- SEMPER, C., 1870. Reisen in Archipelago der Philippen. 3.
- SIMROTH, H., 1881. Die Fussdrüse der *Valvata piscinalis*. *Zool. Anz.*, 4.
- SIMROTH, H., 1908. Mollusca. In Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Akad. Verlags, Leipzig.
- SUTER, H., 1890. Miscellaneous communications on New Zealand and freshwater molluscs. *Trans. N. Z. Inst.*, 23 : 93-96.
- VONDRAK, G., 1967. Die exoepithelialen schleimdrüsenzellen von *Arion empiricorum* (Fér.). *Z. Zellforsch.*, 76 : 287-294.

Reçu le 12 septembre 1969.

ADDENDUM

Depuis l'achèvement de ce travail, l'un d'entre nous (J.M.B.) a pu, au cours d'une mission au Cambodge (août 1969) retourner en forêt d'Angkor. En pleine saison des pluies, les Gastéropodes lumineux abondaient. Plusieurs centaines d'individus ont été récoltés dans le but de poursuivre l'étude des modalités de résorption de l'organe de Haneda et d'aborder l'aspect biochimique de la réaction lumineuse. Les particularités histologiques des animaux de ce dernier lot se sont avérées rigoureusement superposables à celles des animaux étudiés ci-dessus. Il ne fait pas de doute qu'il s'agisse, dans les deux cas, de la même espèce. Or, les caractères anatomo-taxonomiques des individus du lot le plus récent correspondent sans aucun doute, d'après l'étude qu'a bien voulu en faire le Dr. VAN MOL, à ceux de *Dyakia striata* Godwin-Austen.

Ce nom diffère de celui sous lequel les animaux de nos premières observations (1965) avaient été déterminés. En comparant les coquilles

prises à sa disposition à celles des collections du Museum d'Histoire Naturelle, le Dr. GAILLARD avait conclu qu'il s'agissait de *Hemiplecta weinkauffiana* (Crosse et Fischer). Cette dénomination avait naturellement été adoptée dans une publication préliminaire (BASSOT et MARTOJA, 1968), puis dans le manuscrit du présent travail, où figuraient, en plusieurs endroits, des discussions mettant en comparaison *Dyakia* et *Hemiplecta*.

Les épreuves typographiques, parvenues en janvier 1971, ne pouvaient être profondément remaniées. Elles ont été seulement corrigées et élaguées dans le sens qui s'imposait pour ne pas prolonger la confusion taxonomique de notre première note.

PLANCHE I
TOPOGRAPHIE GÉNÉRALE

a) *Coupe parasagittale d'un individu fixé à Angkor.*

Plusieurs micrographies des planches suivantes représentent des détails de cette préparation. Certains organes, tel le jabot, ont été déplacés à la suite de l'incision pratiquée lors de la fixation.

b.p., bourrelet palléal	t, tentacule
c.a., cavité du céphalopodium	c, canal de la glande pédieuse
ou cavité antérieure	h, hépatopancréas
g.p., glande pédieuse	m, mâchoire
j, jabot	o.h., organe de Haneda
o, oesophage	r, rein
p, pied	

Bouin. Fuch sine paraldéhyde sans oxydation préalable — azan.
G = 9,25

b) *Détail de la préparation précédente.*

Les relations topographiques des diverses formations du complexe pédieux sont nettement visibles sur cette préparation. La partie droite du cliché est occupée par la région antérieure de la glande pédieuse (g.p.) et son canal (c.). Dans le sillon pré-buccal (s.p.) débouchent la glande du plancher (g.pl.), l'organe de Haneda (o.h.) dont les cellules géantes sont visibles dès ce grossissement, la glande intermédiaire (g.i.), la glande antérieure (g.a.) et la glande dorsale (g.d.). On peut voir en outre, un groupe d'amibocytes (a.) ainsi que quelques glandes tégumentaires (g.t.) de la sole.

G = 40.

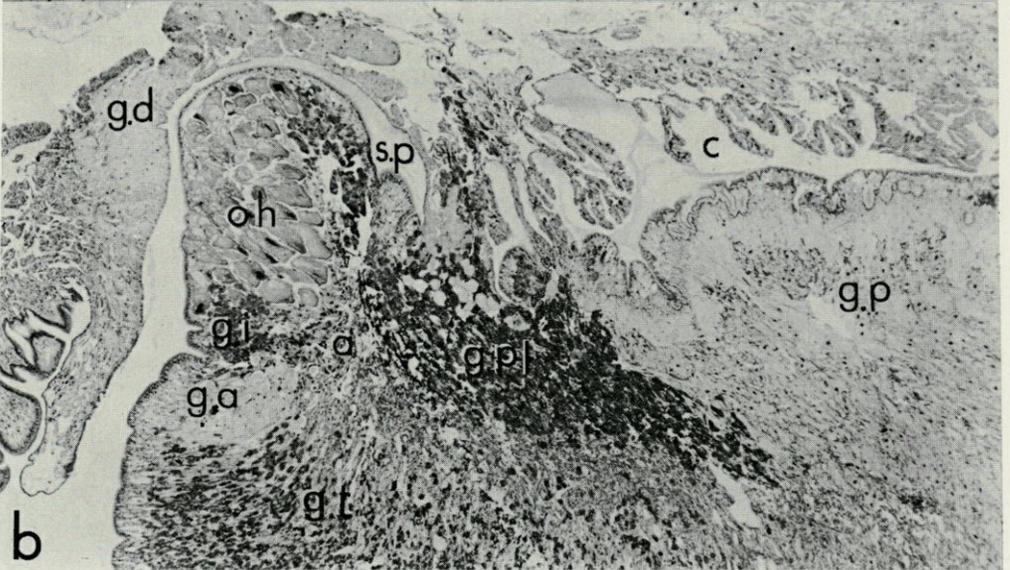
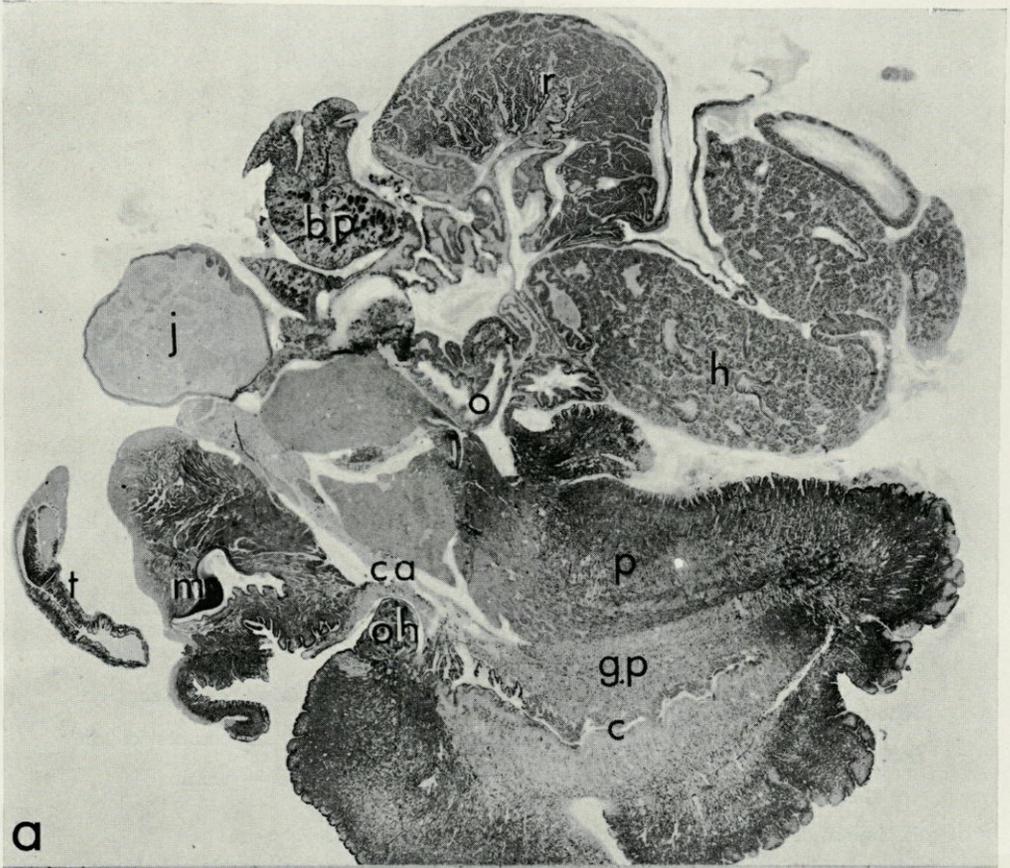


PLANCHE II
GLANDE PÉDIEUSE

a) *Région postérieure de la glande pédieuse.*

La sécrétion a l'aspect d'un réseau; elle est fortement colorée par la fuchsine paraldéhyde, sans oxydation préalable.

b) *Région moyenne de la glande pédieuse.*

Deux types de cellules coexistent, les unes à grains cyanophiles, les autres à réseau.

c) *Région antérieure de la glande pédieuse.*

Les cellules glandulaires sont plus grandes; leur sécrétion, en réseau, est dépourvue d'affinité pour la fuchsine paraldéhyde.

A tous les niveaux, les espaces intercellulaires sont importants et on remarque la présence de fibres musculaires et conjonctives.

Bouin. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation préalable — azan.
G = 650.

d) *Aspect de la glande pédieuse au voisinage du canal.*

A proximité du canal, le parenchyme ne comporte pas de corps cellulaires, mais seulement les collets des adénocytes. Les chapelets de grains de sécrétion traversent l'épithélium cilié du canal. La réaction au ferricyanure ferrique met en évidence des cellules granuleuses interstitielles (*flèches*).

Bouin. Méthode de Schmorl — rouge nucléaire solide.
G = 650.

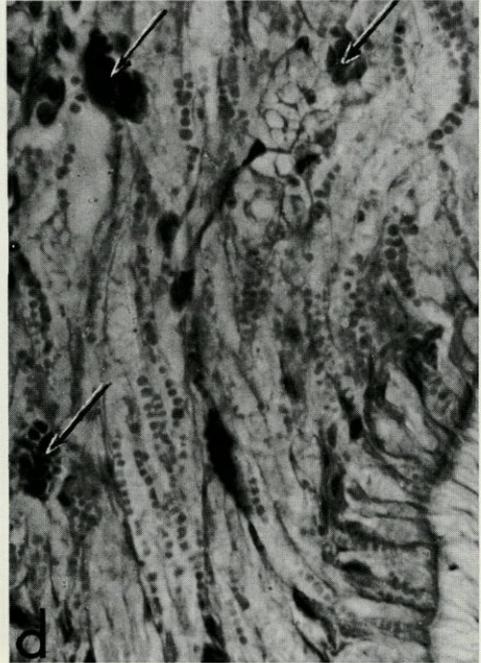
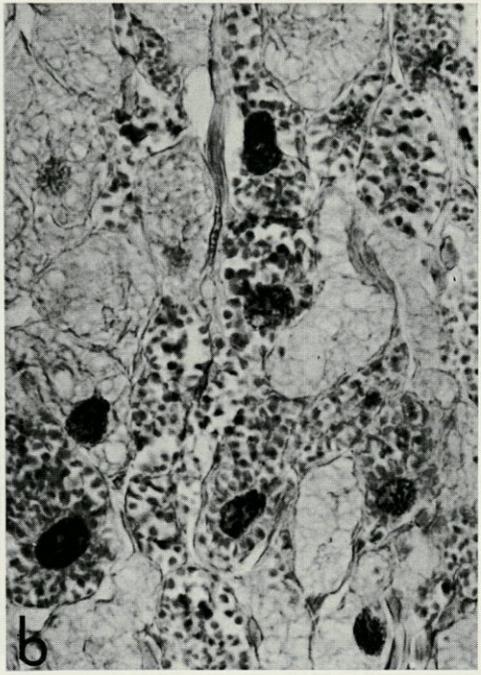
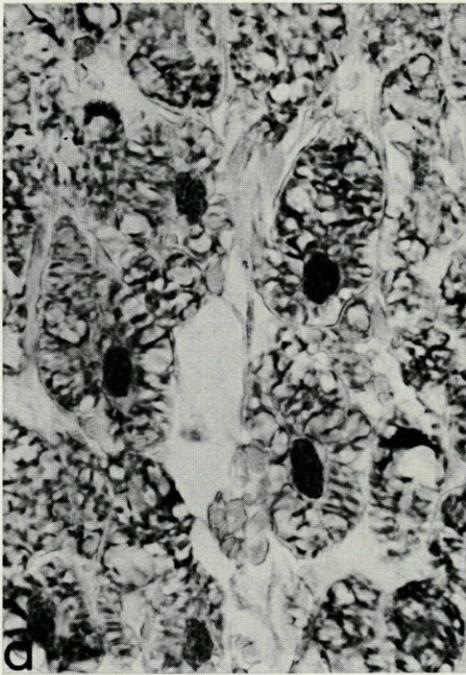


PLANCHE III
CANAL DE LA GLANDE PÉDIEUSE

a) et b) *Coupes transversales du canal.*

Le plafond du canal (p) diffère nettement entre la région postérieure (Fig. a) et la région antérieure (Fig. b). Les collets des adénocytes de la glande pédieuse débouchent exclusivement au niveau du sillon ventral (s); celui-ci est encadré par deux bourrelets glandulaires (b).

Bouin. A.P.S. — bleu alcian — hématoxyline de Groat.
G = 110.

c) *Coupe longitudinale du canal.*

Le passage de la région postérieure (à droite) à la région antérieure (à gauche) se fait sans transition, par apparition brusque de cellules à vacuoles. Les villosités du plafond du canal (v) sont au contact, non du parenchyme glandulaire, mais d'une lacune sanguine (l).

Bouin. Trichrome en un temps.
G = 150.

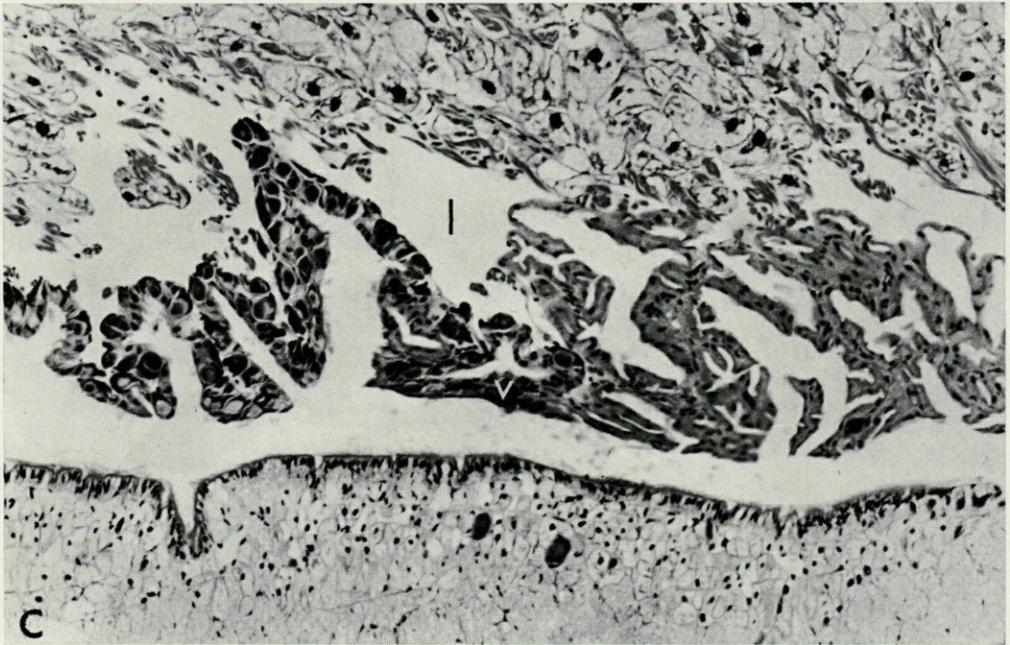
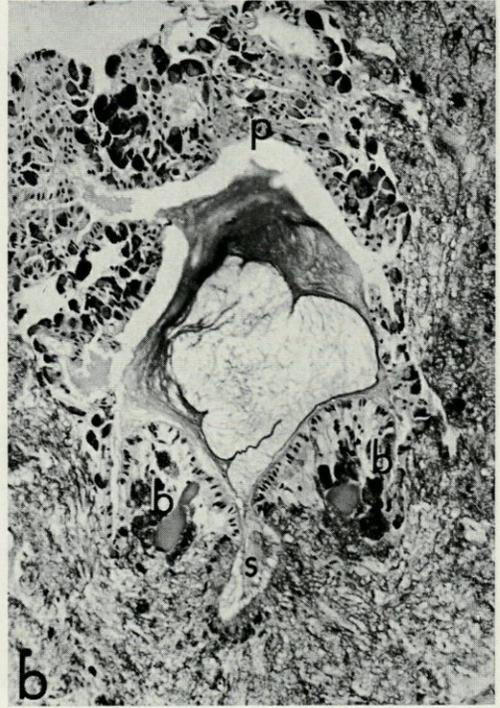
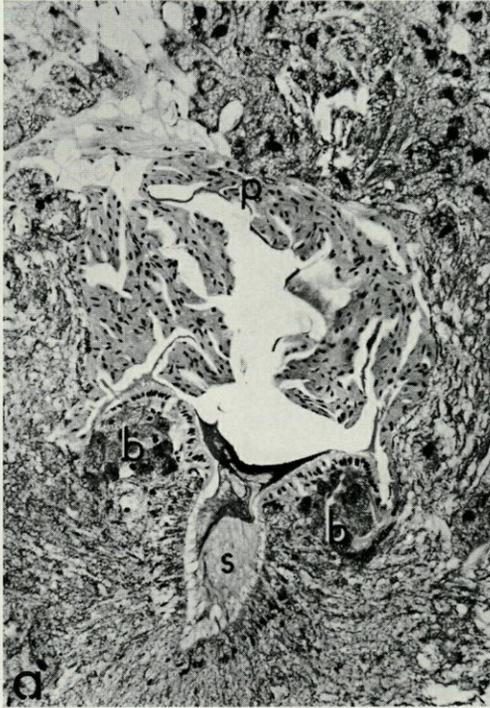


PLANCHE IV
LES DIFFÉRENTS TYPES D'ÉPITHÉLIUM DU CANAL

a) *Région postérieure du canal.*

En haut, épithélium du plafond; en bas, épithélium du plancher et son bourrelet glandulaire.

Bouin. Azan.
G = 590.

b) *Région antérieure du canal.*

Epithélium du plafond avec cellules à vacuoles.

Bouin. Azan.
G = 590.

c) *Sillon ventral.*

L'épithélium fortement cilié présente des rapports étroits avec le parenchyme glandulaire.

Bouin. Tétrazoréaction.
G = 590.

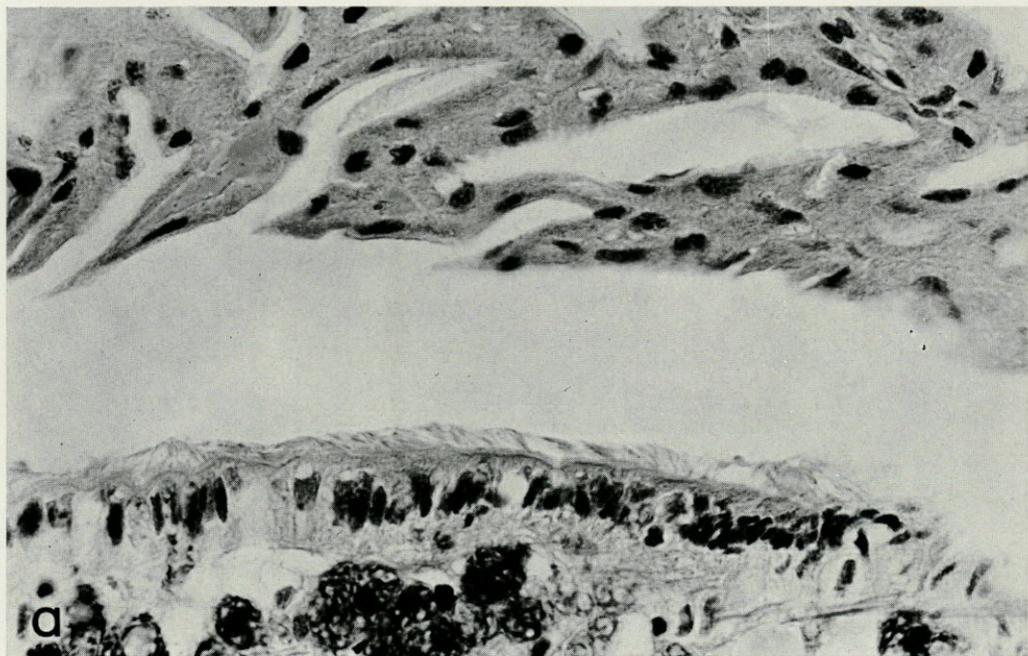


PLANCHE V

GLANDES DORSALE, INTERMÉDIAIRE ET ANTÉRIEURE

a) *Vue d'ensemble de la glande dorsale.*

g.d., glande dorsale

o.h., organe de Haneda

s.p., sillon pré-buccal

La paroi du sillon pré-buccal diffère profondément de celle du canal de la glande pédieuse (pl. III et IV).

Bouin, Tétrazoréaction.

G = 110.

b) et c) *Détails de la glande dorsale.*

Les deux types de sécrétion apparaissent nettement (Fig. b) ainsi que les chapelets de grains de sécrétion qui traversent l'épithélium du sillon pré-buccal (Fig. c).

Bouin. Fuchsine paraldéhyde — hématoxyline de Groat.

Picroindigocarmin.

G = 450.

d) *Région ventrale du sillon pré-buccal.*

g.a., glande antérieure

g.d., glande dorsale

g.i., glande intermédiaire

g.t., glandes tégumentaires

o.h., organe de Haneda.

s.p., sillon pré-buccal

Bouin. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation préalable.

Azan.

G = 150.

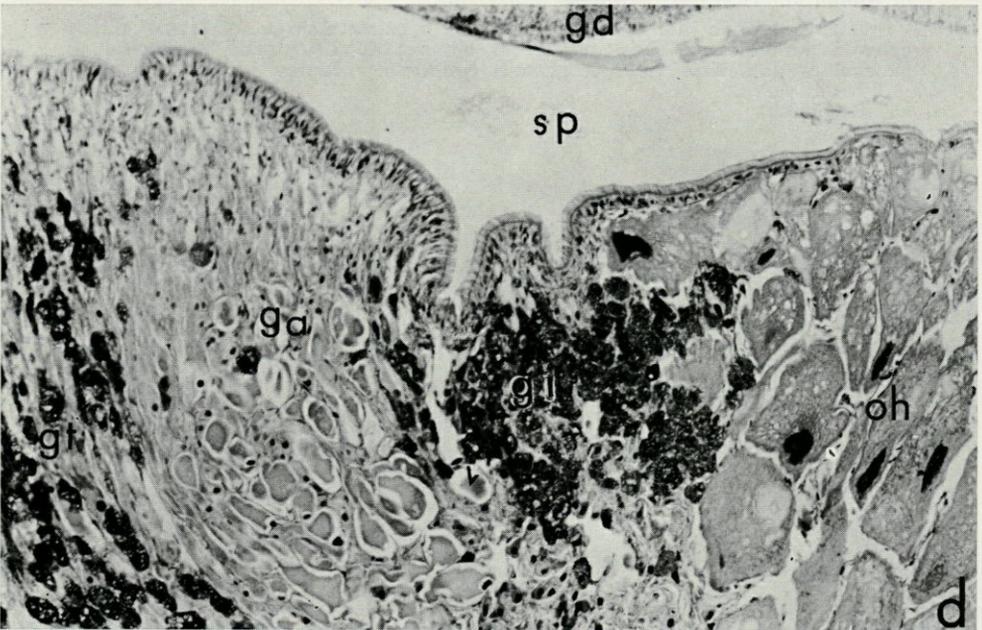
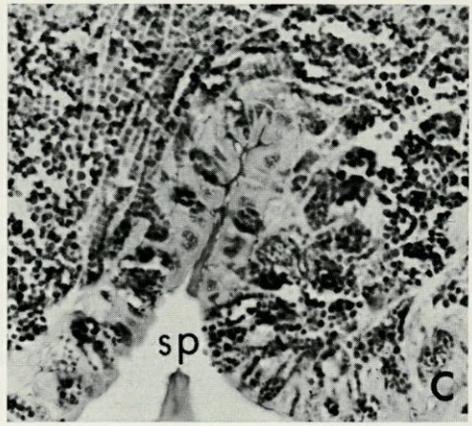
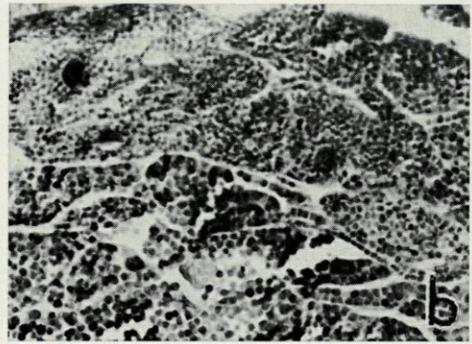
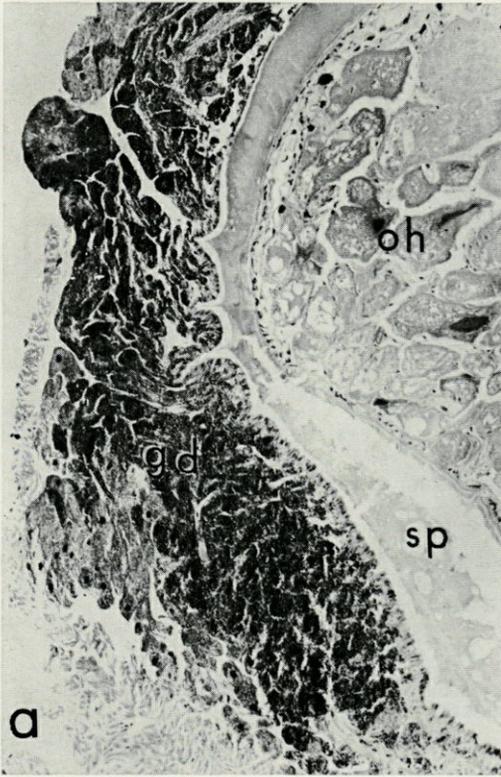


PLANCHE VI

DÉTAILS DES FORMATIONS PROCHES DU SILLON PRÉ-BUCCAL

a) *Glande du plancher.*

Cellules à vacuoles et mucocytes. Ces derniers sont fortement colorés par la fuchsine paraldéhyde sans oxydation préalable.

Bouin. Fuchsine paraldéhyde sans oxydation — azan.
G = 590.

b) *Amibocytes.*

Dans la région immédiatement sous-jacente à l'organe de Haneda, il existe une importante concentration d'amibocytes.

Bouin. Trichrome de Prenant.
G = 590.

c) *Glande intermédiaire et glande antérieure.*

Dans la glande intermédiaire (à droite), il existe d'assez nombreux amibocytes éosinophiles (flèches) parmi les adénocytes. La glande antérieure (à gauche) est caractérisée par de grandes cellules à vacuoles.

Bouin. Azan.
G = 590.

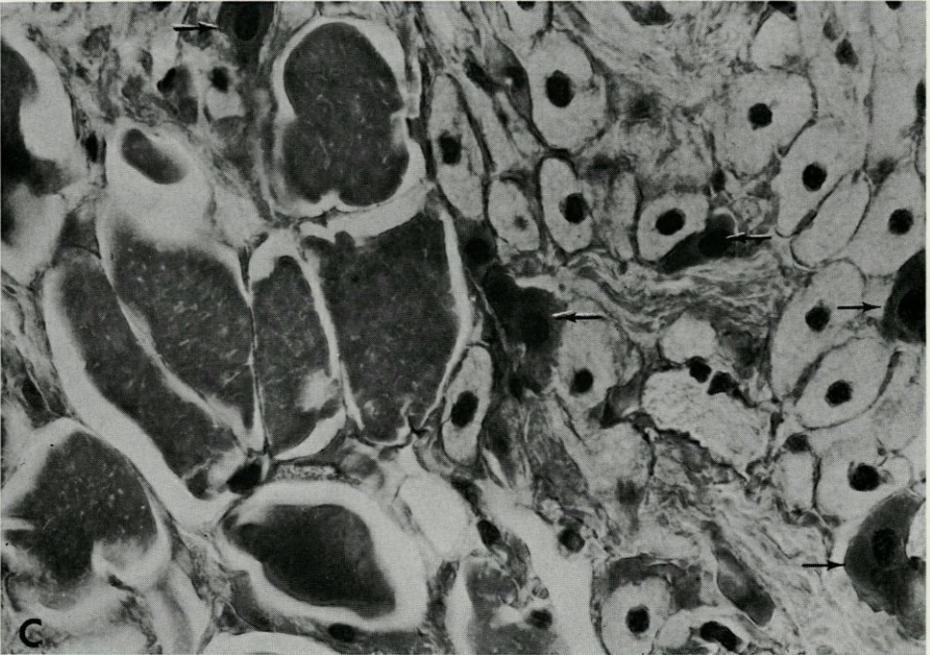
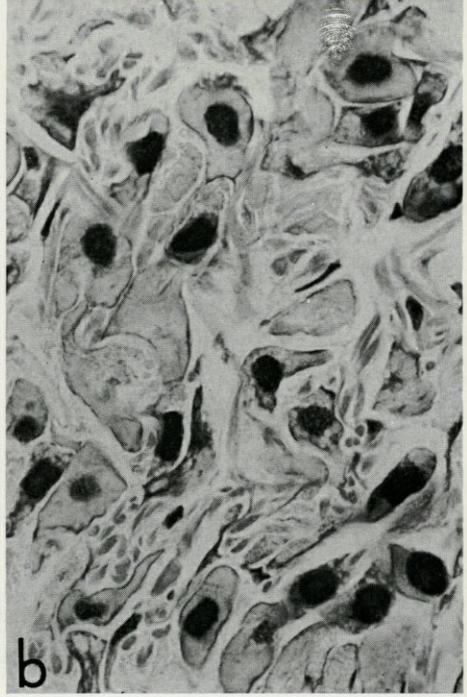
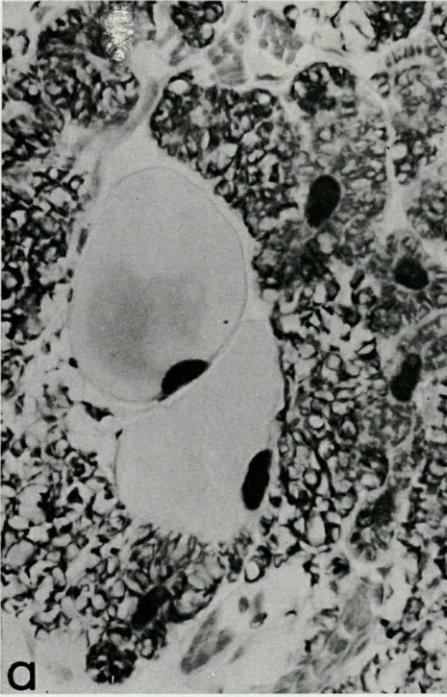


PLANCHE VII
ORGANE DE HANEDA

a) *Coupe transversale de l'organe.*

Les photocytes déversent leur sécrétion dans le sillon pré-buccal (s.p.). Chez cet animal, fixé à Angkor, des phagocytes commencent à envahir l'organe. Une des cellules photogènes (flèche) a été entièrement phagocytée.

Bouin. Hémalun — trichrome en un temps.
G = 235.

b) et c) *Deux aspects d'un même photocyte.*

Un même photocyte a été photographié sur préparation non colorée en lumière ultraviolette (410 m μ) (Fig. c), puis après réaction à l'A.P.S. (Fig. b).

Il existe une étroite corrélation entre l'intensité de la fluorescence et de la réaction à l'A.P.S.

G = 590.

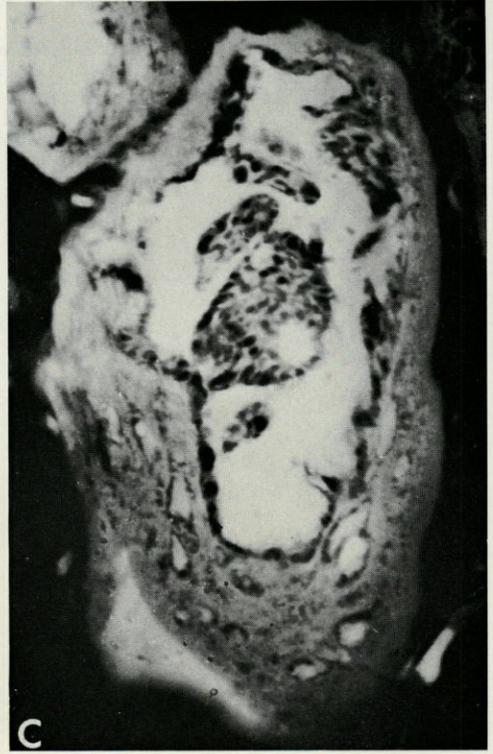
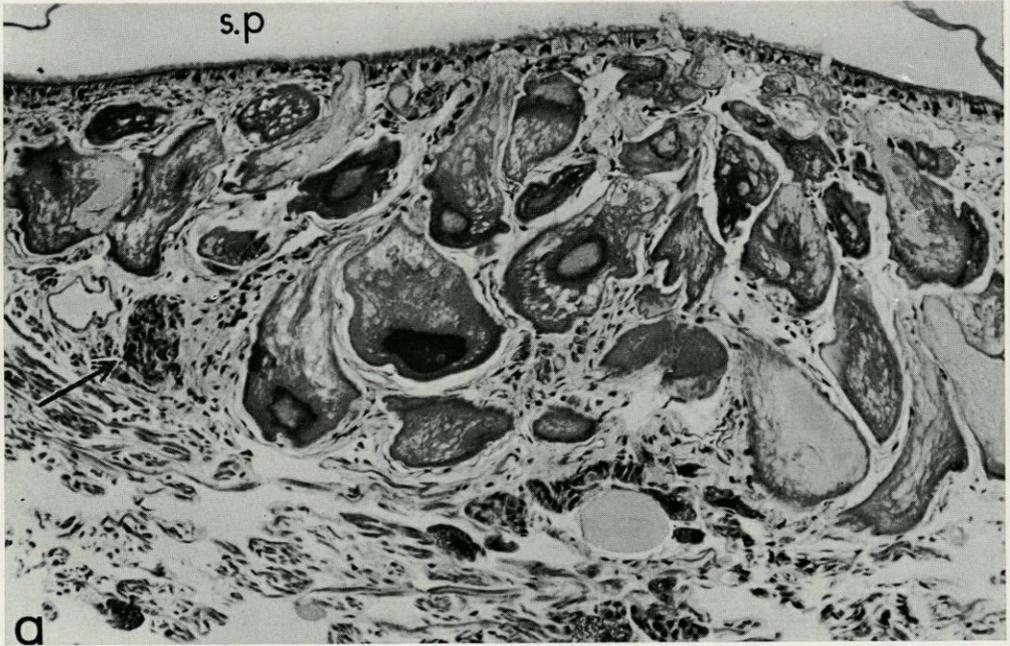


PLANCHE VIII
CARYOLOGIE ET ÉVOLUTION DES PHOTOCYTES

a) *Noyau d'un photocyte.*

La chromatine forme un semis dense de granules dont le calibre est sensiblement uniforme; par places, on note quelques amas de taille plus grande (*flèches*). Quatre nucléoles (n) sont visibles; ils sont entourés d'une frange chromatinienne et leur zone centrale est structurée.

Bouin. Réaction nucléale de Feulgen et Rossenbeck.

G = 2 000.

b) à d) *Premiers stades de l'involution des photocytes.*

Ces images ont été observées sur des coupes voisines de celle qui est figurée pl. VII, a. Les phagocytes creusent des dépressions dans la cellule photogène (*flèches*, Fig. b et c), puis l'envahissent et fragmentent son cytoplasme (Fig. d).

Bouin. Hémalum - trichrome en un temps (Fig. b et d).

Bouin. Galloxyanine (Fig. c).

G = 590.

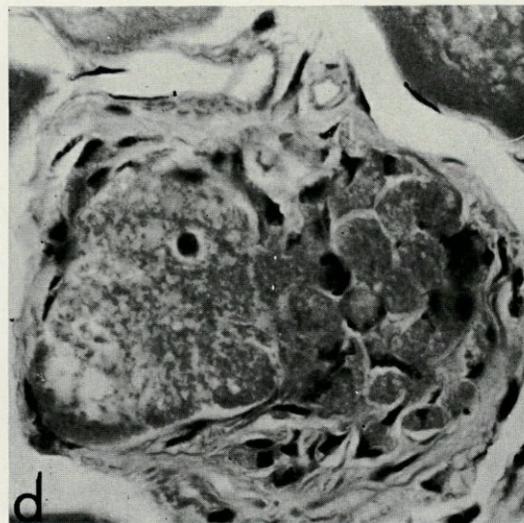
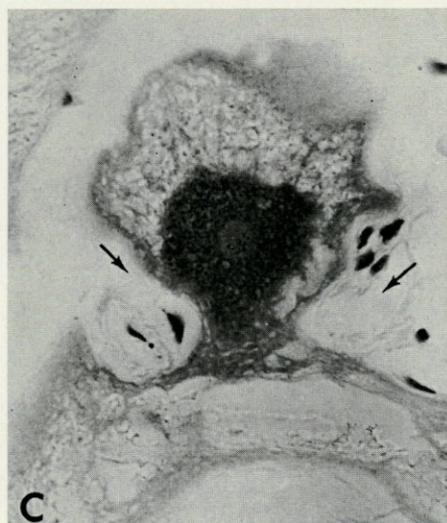
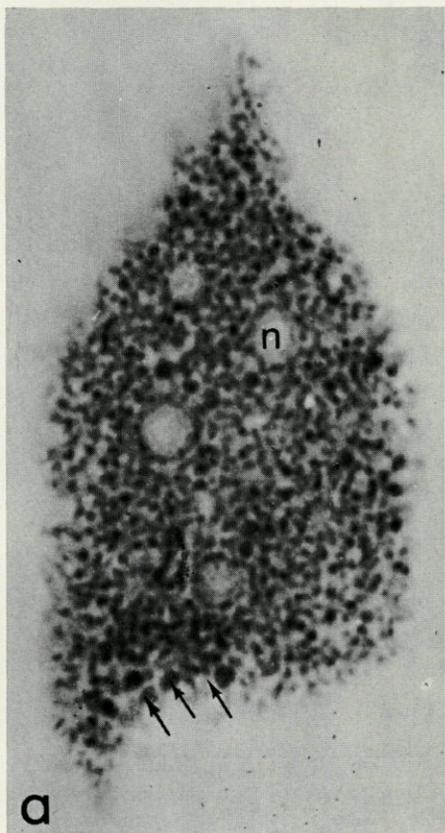


PLANCHE IX
RÉSORPTION DE L'ORGANE DE HANEDA

a) *Phagocytes.*

Détail de la planche VII, a. Ce groupe de phagocytes a entièrement envahi une cellule photogène dont la forme générale est conservée. Les photocytes voisins (ph) sont encore intacts. Remarquer les vaisseaux sanguins (v).

Bouin. Hémalun - trichrome en un temps.

G = 590.

b) *Kyste de résorption.*

On reconnaît à droite du kyste (k), la glande du plancher (g.pl.) et à gauche, la glande intermédiaire (g.i.). Les quelques cellules à vacuoles présentes dans le kyste pourraient traduire une colonisation progressive de celui-ci par les adénocytes des massifs glandulaires voisins.

Individu fixé à Paris. Bouin. Azan.

G = 160.

