

HISTOLOGIE, HISTOCHIMIE, CYTOLOGIE DE QUELQUES FORMATIONS GLANDULAIRES DU TÉGUMENT D'*ONCIDIELLA CELTICA* (CUV.) (GASTÉROPODE PULMONÉ).

par

Danièle Binot

Laboratoire d'Anatomie et Histologie Comparées de la Faculté des Sciences, Paris
et Station Biologique de Roscoff.

Résumé

Ce travail, consacré à l'étude des glandes tégumentaires d'*Oncidiella celtica* (Cuv.) apporte les précisions suivantes :

— Les glandes répulsives comportent cinq catégories cellulaires dont la sécrétion est déterminée histochimiquement.

— La glande pédieuse présente différentes régions, au niveau desquelles l'étude histochimique met en évidence deux types de mucocytes dont la localisation est en relation avec l'existence de ces régions.

— La sole pédieuse possède deux catégories de mucocytes dont les caractères histochimiques permettent un rapprochement avec les cellules muqueuses de la glande pédieuse. La régénération de la sole pédieuse permet de retrouver les stades évolutifs du cycle sécrétoire des mucocytes.

I. - INTRODUCTION

Les glandes tégumentaires des Oncidiidées ont été l'objet de diverses publications.

Cuvier (1830) introduit l'espèce *Oncidium celticum*, appelée plus tard *Oncidiella celtica* (Cuv.); il ne signale pas l'existence de la glande pédieuse ni celle des glandes répulsives dans le manteau. Fischer, Cross et Vaillant (1871) parlent de glandes dans le manteau de la même espèce, mais leur description est inexacte. Vaillant (1871), sans voir de glande pédieuse entre la tête et le pied, remarque seulement un orifice extérieur. Joyeux-Laffuie (1882) est le premier à étudier l'anatomie microscopique des glandes répulsives du manteau et de la glande pédieuse. Arey et Barrick (1942) décrivent la structure des glandes répulsives d'*Onchidium floridanum*, où ils dénombrent 7 types cellulaires. Gabe et Prenant (1950), examinant l'histologie des glandes répulsives d'*O. celtica*, n'y retrouvent que cinq des catégories cellulaires d'*O. floridanum* et comptent dans cette espèce 10 paires de glandes répulsives. Gabe, Prenant et Sourie (1951) constatent qu'*Oncidiella monodi* possède des glandes à plusieurs catégories cellulaires, comme celles d'*O. celtica* et comme les glandes jaunes d'*Oncidiella accrensis*. Cette dernière espèce possède à la fois dans le manteau

des glandes jaunes et des glandes violettes. Ces trois auteurs sont d'accord pour déceler dans la glande pédieuse d'*O. monodi* une abondance particulière des mucocytes qui en occupent le plancher. Gabe et Prenant (1955), à propos d'une nouvelle espèce *Oncidiella souriei* du Cap Blanc, décrivent dans le manteau 12 paires de glandes semblables à celles connues chez *O. monodi* ; mais ils n'ont pas trouvé les glandes violacées propres à *O. accrensis*. La glande pédieuse d'*O. souriei* est riche en mucocytes.

Cette brève revue bibliographique montre que l'anatomie et l'histologie des glandes tégumentaires des Oncidiidées ont jusqu'ici retenu l'attention. Les données histochimiques sont, par contre, très fragmentaires. Aussi a-t-il paru intéressant de reprendre l'étude des glandes tégumentaires du pied et du manteau grâce à la cytologie et aux techniques modernes de l'histochimie. La sole pédieuse riche en mucocytes était intéressante à prospecter par les mêmes méthodes et, de plus, en y pratiquant des sections, j'ai pu suivre les étapes de la régénération des tissus en insistant sur l'histogenèse de ses cellules à mucus.

II. - MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Oncidiella celtica (Cuv.) a été récolté sur les côtes bretonnes, près de Morgat et à la Roche Rouge (Saint-Efflam). Ce Gastéropode Pulmoné marin, dépourvu de coquille externe ou interne, suit le rythme des marées, sort des anfractuosités rocheuses à marée basse et peut, en outre, supporter une immersion prolongée. 80 sujets environ ont été mis en élevage dans l'aquarium marin du Laboratoire de Paris pendant quelques mois, à une température de 15° et nourris uniquement d'Ulves. Les Oncidielles ont été recueillies à plusieurs périodes de l'année (excepté en hiver, car elles s'enfoncent alors dans les crevasses des rochers). La taille des individus varie de 5 à 20 mm ; ils ont été fixés par les liquides de Bouin, Flemming, Carnoy, Formol à 10 p. 100 neutralisé, Gendre 0°, Champy (48 heures), Regaud suivi d'une postchromisation de 5 à 6 jours et Champy-Kolatchev. Ces liquides ont été régulièrement injectés dans la cavité générale, à l'aide d'une seringue hypodermique. Des coupes de 5 μ et 2,5 μ ont été pratiquées dans les directions transversales, sagittales et frontales.

- 1°) *Anatomie microscopique* : coloration à l'Azan, trichromes de Prenant et de Cajal, rouge solide picroindigo-carmin.
- 2°) *Acides désoxyribonucléiques* : réaction de Feulgen-Rossenbeck avec test sans hydrolyse.
- 3°) *Acides ribonucléiques* : technique de Unna au vert de méthyle-pyronine avec test à la ribonucléase et test chlorhydrique.
- 4°) *Glucides* : réaction de Hotchkiss-Mac Manus et coloration au carmin de Best ; coupes témoins soumises à la digestion salivaire pour éliminer le glycogène. *Mucopolysaccharides* : coloration au bleu alcyan, réaction de Müller, réaction de Lison au bleu de toluidine avec gamme de pH allant de 3 à 5,32. *Mucus* : colorés par la fuchsine paraldéhyde et le mucicarnin de Mayer. La

métachromasie conférée par l'hémalun, le bleu de toluidine et la pyronine à certains glucides, notamment aux mucopolysaccharides acides, a donné des indications utiles.

- 5°) *Coupes à congélation* (10 à 15 μ), réalisées après fixation au formol-calcium selon Baker pour la recherche des lipides monophasiques. Pour les lipides hétérophasiques : méthode de Ciaccio utilisant soit le noir soudan soit le soudan III.
- 6°) *Protéines* : technique de Salazar (protéines tannophiles) réaction du biuret (protéines en général), celle de Glenner (protéines aromatiques contenant du tryptophane), celle de Millon (histones) et celle de Barnett et Seligman (groupements SH).

III. - RÉSULTATS

A. Localisation des formations glandulaires du manteau et du pied.

1) *Glandes répulsives* : le manteau porte des papilles sur toute sa surface ; sur son bord alternent de grosses et de petites papilles.

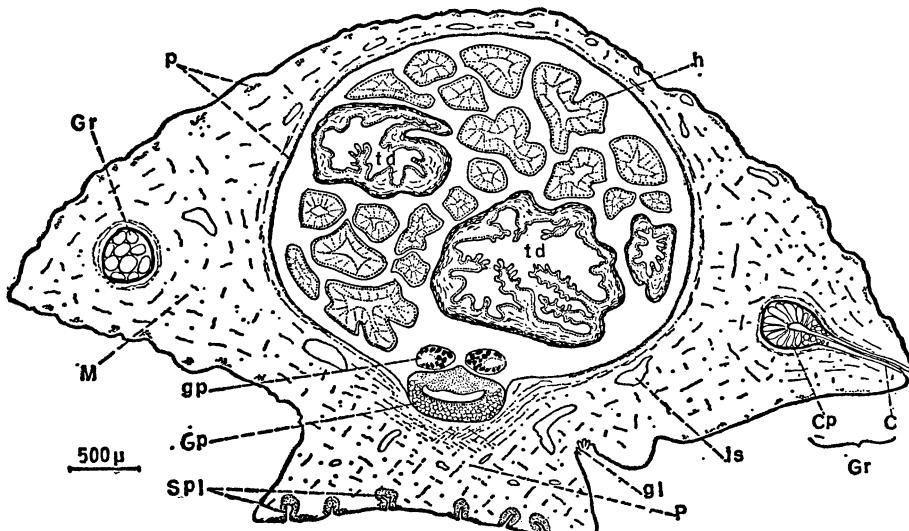


FIG. 1
Coupe transversale d'*Oncidiella celtica*

C : col - Cp : corps - gl : gouttière latérale - Gp : glande pédieuse - gp : ganglions pédieus - Gr : glande répulsive - h : hépatopanréas - ls : lacune sanguine - M : manteau - P : pied - p : pigments - Spl : sillon pédieux longitudinal - td : tube digestif.

Sous l'épiderme unistratifié du manteau, la couche dermo-musculaire, constituée par des fibres musculaires et conjonctives, comprend aussi une zone de pigments et des lacunes sanguines. L'étude de coupes séries confirme l'existence de 10 paires de glandes répulsives, situées latéralement dans l'épaisseur de la couche dermo-musculaire et débouchant au sommet des grosses papilles (Fig. 1).

2) *Glande pédieuse* : antérieurement, là où s'opère la jonction des tissus du manteau et du pied, se situe le large orifice de la glande pédieuse, cul-de-sac invaginé dans la cavité générale. Deux ganglions pédieux innervent le fond de la glande (Fig. 2).

3) *La sole pédieuse* : elle porte des sillons transversaux et longi-

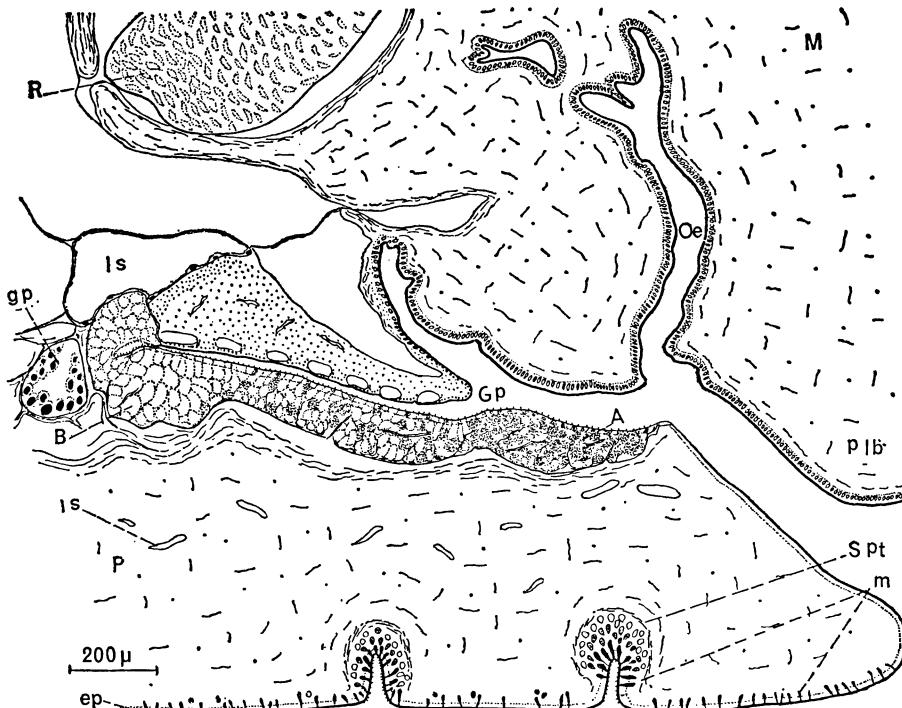


FIG. 2

Coupe sagittale de la région antérieure d'*Oncidiella celtica* (mantleau et pied).
Région de la glande pédieuse.

A : cellules de type A de la glande pédieuse - B : cellules de type B de la glande pédieuse - ep : épithélium pied - Gp : glande pédieuse - gp : ganglions pédieux - ls : lacune sanguine - M : manteau - m : mucocytes - Oe : replis de l'œsophage - P : pied - Plb : palpe labial - R : cartilage de la radula - Spt : sillon pédieux transversal.

tudinaux autour desquels se groupent de nombreux mucocytes. Les espaces entre les sillons sont occupés par des mucocytes équivalents plus clairsemés (Fig. 1 et 2).

B. Étude des formations glandulaires.

1) GLANDES RÉPULSIVES. La classification des Oncidiidées est basée sur la répartition et la structure des glandes répulsives. Chaque glande a un corps, un col et un canal (Fig. 3).

a) *Le corps* : zone interne de la glande, il a pour un animal moyen (8 mm de large) un diamètre de 550 à 600 μ . Globuleux, non

soudé aux tissus du manteau, il est emballé dans une gaine musculaire à fibres orientées en tous sens. Il comporte plusieurs catégories cellulaires, elles-mêmes entourées de fines fibres musculaires. Les cellules présentent un pôle basal, nucléé, reposant contre l'enveloppe musculaire de la glande et un pôle apical bordé par l'épithélium du canal.

b) *Le col* : le col, de 700 à 750 μ de long, est soudé aux tissus du manteau et limité extérieurement par l'épithélium du canal ; il est garni d'un seul type de cellules nombreuses à la base, progressivement raréfiées jusqu'au sommet de la papille et sans polarisation particulière.

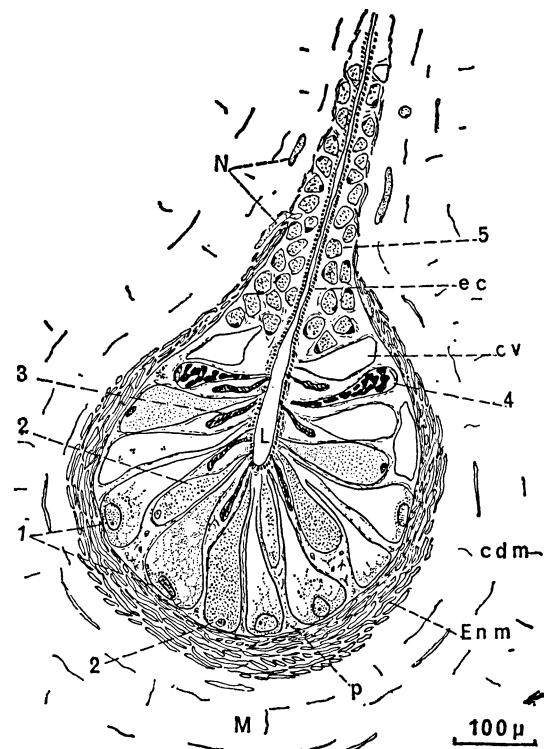


FIG. 3
Coupe sagittale
d'une glande répulsive
d'Oncidiella celtica.
1 : cellule de type 1 - 2 : cellule de type 2 - 3 : cellule de type 3 - 4 : cellule de type 4 - 5 : cellule de type 5 ou cellule du col - cdm : couche dermo-musculaire - cv : cellule vide - ec : épithélium du canal - En m : enveloppe musculaire - M : manteau - N : nerf - p : pigments.

c) *Le canal* : le canal de la glande répulsive possède un épithélium unistratifié en continuité avec l'épiderme. Il pénètre jusqu'au centre du corps glandulaire où il présente une différenciation en « aigrettes ». Par l'histologie et l'histochimie, j'ai pu distinguer 5 catégories cellulaires dans la glande répulsive d'*O. celtica*.

a) *Cellules du corps glandulaire.*

Cellule de type 1. La partie médiane de la glande est occupée par 4 ou 5 cellules en forme de poire allongée (150 μ) ; leur base, de 80 μ de large environ, est aplatie au voisinage de l'enveloppe musculaire. Dans le cytoplasme basal, se loge un gros noyau, à chromatine granuleuse et gros nucléole pyroninophile. Tout le reste de la cellule est occupé par une sécrétion de texture homogène ou finement granuleuse après fixation de Flemming et apparaissant en trame plus ou

moins serrée après fixation de Bouin, de Gendre ou de Carnoy. Les techniques histochimiques et cytologiques révèlent l'activité sécrétoire de la cellule de type 1.

— Dans les éléments très jeunes, le noyau est énorme (35 à 40 μ) avec une chromatine granuleuse en motte et un ou deux nucléoles importants présentant une inclusion nucléolaire. Le cytoplasme basal est pyroninophile. La colorabilité disparaît après test chlorhydrique, ce qui indique la richesse en ergastoplasme. Dans cette même zone, la méthode de Hotchkiss contrôlée par le test salivaire met en évidence quelques grains de glycogène (Planche I, A); à ce stade, les autres réactions tentées ont été négatives.

— Au stade suivant, le noyau présente les mêmes caractères ; l'ergastoplasme basal, témoin d'une activité synthétisante, est présent, tandis que le glycogène a disparu. La méthode de Ciaccio au noir soudan révèle des grains périnucléaires vivement colorés et des flaques de lipides complexes teintés en gris plus ou moins foncé. En même temps, la trame est métachromatique au bleu de toluidine à pH 5, prouvant que la cellule de type 1 recèle une certaine quantité de mucopolysaccharides acides simples.

Le chondriome en petits grains fuchsinophiles, est logé dans le cytoplasme basal et autour des flaques de sécrétion en cours d'élaboration (Fig. 4, A). Les dictyosomes golgiens occupent le cytoplasme périnucléaire à la base de la cellule.

Les cellules de type 1 élaborent des lipides complexes et des mucopolysaccharides acides simples.

Cellules de type 2 (Planche I, B). Des cellules, alternant avec les précédentes et à contenu granuleux, envahissent le fond et les parties latérales de la glande et débouchent dans la lumière du canal. Parmi ces cellules, certaines contiennent de gros granules, d'autres des granules si fins qu'ils sont à la limite de la visibilité. Sur une même coupe, l'examen de la taille des granules et la variation de leur colorabilité (Azan), permet de distinguer trois étapes évolutives dans la cellule de type 2.

1° De jeunes cellules à granulations orange clair, possèdent un noyau avec un nucléole bien visible ; elles ne répondent pas aux réactions histochimiques tentées et sont d'ailleurs très rares.

2° Des cellules plus évoluées, piriformes (45 μ de large), offrent un noyau à chromatine plus granuleuse et dense. Elles n'atteignent pas toujours le fond de la glande par leur pôle basal et sont parfois privées par endroits de grains de sécrétion ; leur contenu est un mélange de grains de sécrétion orange et rouges après Azan, en quantité respective très variable. Une telle modification de colorabilité fait présager une variation histochimique : les réactions des polysaccharides, des mucopolysaccharides et des lipides sont négatives pour tous les grains. Les grains orange sont insensibles aux réactions spécifiques des groupements protidiques ; par contre, les grains rouges répondent à la réaction de Glenner.

3° Enfin, d'autres cellules de 50 à 70 μ de large, contiennent uniquement des granulations rouges après Azan ; les unes sont garnies uniquement de grosses granulations vivement colorées en bleu après

réaction de Glenner, les autres, situées plus latéralement, ont un contenu très finement granuleux, d'apparence souvent homogène et teinté en mauve par le Glenner. Ce sont là les seules réactions positives constatées. Le noyau, à ce stade, devient pycnotique.

De ces observations, il résulte que les cellules granuleuses de type 2 produisent une substance protéique ; au sein des grains orange naît une protéine spécifique de type aromatique contenant du tryptophane. La transformation des grains orange en grains rouges semble s'opérer d'abord dans la région basale périnucléaire de la cellule et sur ses flancs.

Les cellules de type 2 élaborent une protéine de type aromatique contenant du tryptophane.

Cellules de type 3 (Fig. 3). Au fond du canal débouchent de petites cellules en larmes, longues de 60 μ environ et larges de 20 μ . Leur pôle basal est distant de l'enveloppe musculaire du corps de la glande. Le noyau, riche en chromatine dense et à nucléole indiscernable, est aplati à la base. Le contenu cellulaire acidophile prend une teinte bleu vif piquetée de points rouges après Azan. Le cycle évolutif de ces cellules n'est pas évident ; on remarque parfois dans la partie profonde du corps, de jeunes cellules bleu clair (après Azan) ne débouchant pas dans la lumière du canal, alors que d'autres, plus évoluées, émettent entre les cellules épithéliales du canal un produit de sécrétion répondant fortement à la réaction de Hotchkiss, même après test salivaire. Le contenu est métachromatique au bleu de toluidine depuis le pH le plus bas. Les techniques au bleu alcyan, mucicarmin, Salazar, donnent des résultats positifs. La recherche des protides et des lipides demeure négative.

Les cellules de type 3秘ètent un mucoprotide dont la partie muqueuse est un mucopolysaccharide acide complexe.

Cellule de type 4 (Planche I, C). Trois ou quatre cellules situées latéralement et débouchant dans la lumière du canal ont un noyau basal aplati à chromatine dense. Elles sont larges de 40 μ environ. Leur contenu, très vulnérable après les techniques courantes, est préservé intégralement par le procédé de Ciaccio, après coloration par un soudan ; de grosses granulations ou des flaques de lipides complexes sont ainsi mises en relief. Les autres méthodes tentées sont restées sans résultat.

Les cellules de type 4秘ètent uniquement des lipides complexes.

b) *Cellules du col.*

Cellules de type 5 (Fig. 3). Tout au long du col et depuis sa base, existent des cellules arrondies (20 à 25 μ), dont le nombre décroît au fur et à mesure que l'on s'éloigne du corps.

— Parmi ces cellules, un petit nombre de celles-ci, situées au début du col, prennent uniformément le bleu d'aniline et possèdent un noyau à nucléole bien visible ; elles ne débouchent pas dans le canal, aussi s'agit-il sans doute d'éléments jeunes.

— Des cellules plus nombreuses, occupant toute la longueur du col, ont un noyau à chromatine dense. Le contenu granuleux, conservé

TABLEAU I

	Cellule de type 1	Cellule de type 2	Cellule de type 3	Cellule de type 4	Cellule de type 5	
Trichrome de Prenant . Azan	gris vert bleu avec quelques grains orangés	rose + noir orange, rouge pourpre grosses granulations petites granulations	vert vif bleu vif piqué rouge vert	orange	noir rouge orange	histologie
Trichrome de Cajal ...	rougeâtre	vert			rouge	
A.P.S. Digestion salivaire + A.P.S.	+ (pour un stade) —	— — —	+	—	—	
Lison pH 3 5,32	+ (pour un stade) — bleu lilas	bleu vert	+ métachromasie	—	basophile non métachro- matique	
Blocage méthylation et Lison	—	— — —	—			histo- chimie des glucides
Déblocage saponification et Lison	+	— — —	—			
Alcyan	—	— — —	—			
Müller	—	— — —	—			
Mucicarmine	—	— — —	—			
Fuchsine paraldéhyde sans oxydation	—	— — —	+			
Fuchsine paraldéhyde avec oxydation	—	— — —	+			
Salazar	—	± ±	+		+ et ±	
Biuret	—	± ±	?			protides
Glenner	—	++ +	—			
Barnett et Seligman	—	— — —	—			
Ciaccio	+	— — —	—	++	+ et ±	lipides
Résultats	glycogène et lipides complexes	protide aromatique	mucro- protides	lipides complexes	lipo- protéines	

par tous les fixateurs, est sidérophile. L'Azan lui confère une teinte allant du rouge à l'orangé.

La réaction de Hotchkiss est négative ; celle de Lison donne une teinte bleu ciel à pH bas et bleu normal à partir de pH 5. La réaction de Salazar est légèrement positive. Certains grains possèdent des lipides complexes (Ciaccio).

Les cellules de type 5 élaborent une sécrétion protidique à laquelle s'associent quelques lipides complexes.

Le tableau ci-contre résume les caractères histochimiques des cinq types cellulaires de la glande répulsive d'*O. celtica*.

c) *Canal.*

Il est constitué par une invagination de l'épiderme du manteau dont il a la structure bien qu'il soit moins haut et dépourvu de « cuticule ». L'épithélium du canal, banal à l'entrée de la glande, présente des différenciations vers le fond du corps glandulaire ; il se partage donc en 2 régions :

1° *La région du col.* Les cellules épithéliales ne sont bordées vers leur base que par quelques fibres musculaires longitudinales et des fibres conjonctives. L'assise est plus ou moins haute suivant le degré de l'activité sécrétoire. A l'état de repos, le noyau est aplati. La cellule active a un noyau assez gros avec nucléole net. Le chondriome de l'épiderme général est punctiforme, mais celui de l'épithélium du canal est en bâtonnets. Des grains de sécrétion fuchsinophiles se situent à l'apex des cellules (Fig. 4, B). Les corps de Golgi en fins dictyosomes sont périnucléaires ou au sommet de la cellule.

Il existe une faible dose de glycogène. Les lipides monophasiques forment quelques grains. La cellule se renfle à l'apex et des gouttes se détachent et tombent dans la lumière. Les prolongements des cellules de type 5 s'insinuent entre les cellules épithéliales de cette région du col (Planche I, D).

2° *La région du corps* (Planche I, E). Au fond de la glande, l'épithélium du canal devient plus haut (25 à 27 μ) et les cellules formant des « aigrettes » reposent sur une épaisse couche de fibres musculaires. Les noyaux allongés (7 à 8 μ) sont très chromatiques. La région supranucléaire est très fuchsinophile (Altmann) ; un glycogène abondant s'ébauche en grains, dans la région basale ; les grains vont converger dans la zone apicale étirée qui se décapite dans la lumière (Fig. 4, C). Au repos, l'épithélium se surbaisse, les « aigrettes » disparaissent et le noyau est plus petit. Entre ces cellules épithéliales débouchent les quatre types cellulaires du corps de la glande.

2) GLANDE PÉDIEUSE.

A) *Anatomie microscopique* (Fig. 2).

La glande pédieuse est située antérieurement à la jonction des tissus du manteau et du pied. Les premiers, formés d'un conjonctif

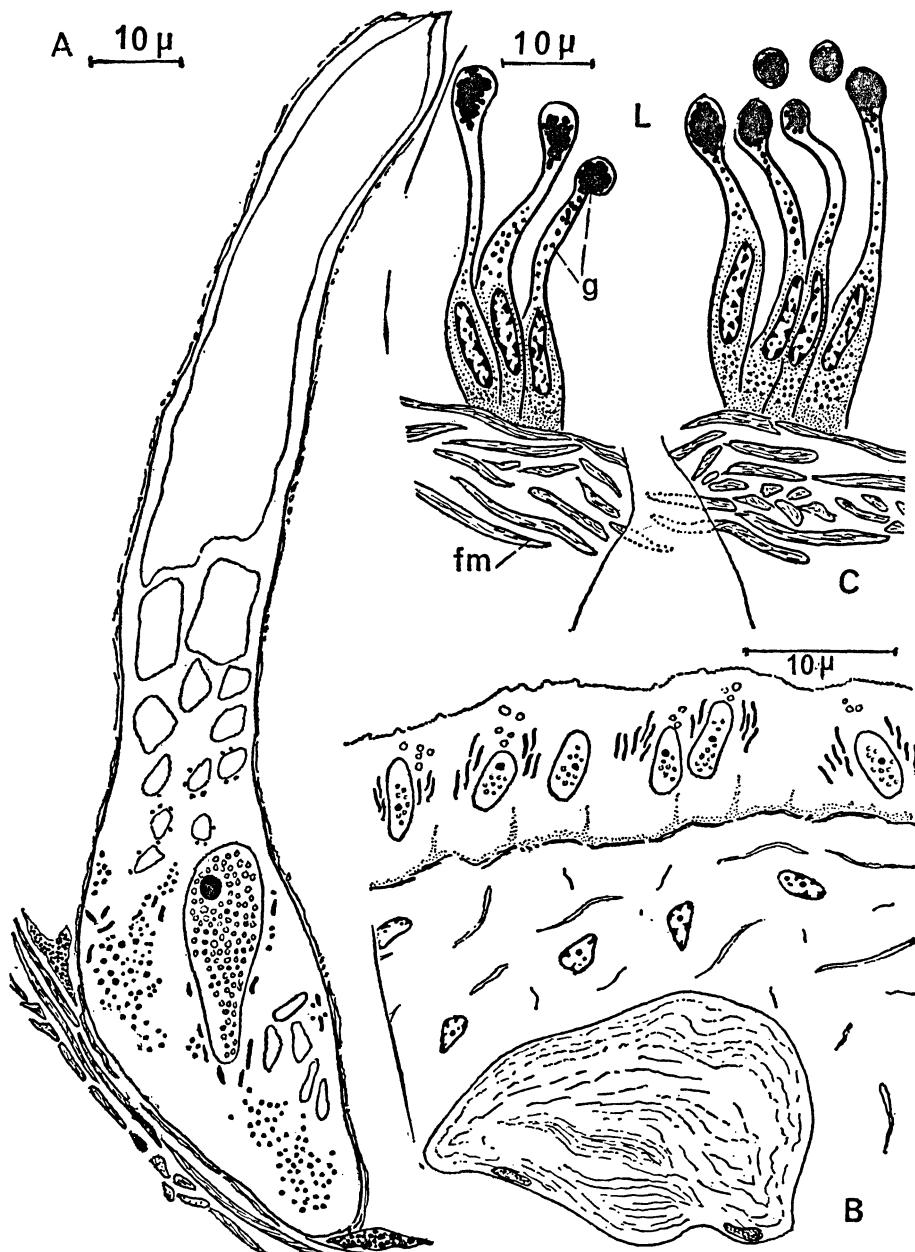


FIG. 4

A : cellule de type 1 : chondriome, Reg. 5 j., Altmann Cowdry - B : épithélium du canal de la glande répulsive (région du col), chondriome (Champy 48 h., Altmann Cowdry) - C : schéma des aigrettes, épithélium du canal de la glande répulsive (région du corps) - g : glycogène - L : lumière - fm : fibres musculaires.

richement vascularisé, sont revêtus d'un épiderme banal ; les seconds, constitués par la glande pédieuse proprement dite, sont tapissés par un épithélium simple cilié, caractéristique du pied.

La glande pédieuse en coupe sagittale (Fig. 3) a une forme de canne, cela conduit à distinguer :

— la crosse qui forme la région postérieure courte et recourbée en une sorte de *plafond* et se compose de cellules glandulaires allongées ;

— la hampe, longue et droite, qui constitue le *plancher* et représente la majeure partie de la glande. Les cellules glandulaires y sont arrondies et groupées en îlots, emballées dans du conjonctif. Au-delà du premier tiers, les cellules du plancher s'étalent latéralement ; de plus en plus nombreuses et effilées, elles finissent par entourer complètement la lumière de la glande et constituent la partie postérieure et glandulaire du plafond.

B) *Résultats.*

La glande pédieuse offre 2 catégories de cellules désignées par A et B. Ces 2 catégories existent dans le plancher alors que seules les cellules B se rencontrent latéralement et dans le plafond postérieur ; à l'entrée de la glande, s'observent seulement des cellules A. Les deux catégories sont tranchées et ne représentent pas des états sécrétoires d'une seule ; les deux produits élaborés sont émis chacun pour leur compte.

a) *Catégorie cellulaire A* (Planche II, A).

Elle représente la totalité du plancher dans la partie la plus antérieure de la glande, alors que dans la partie moyenne les cellules A et B sont à peu près en proportions égales ; dans la région la plus profonde de la glande, elles deviennent rares. Les cellules A arrondies (10 μ), sont cernées d'une membrane mince ; le noyau central est subsphérique pour les cellules antérieures et étoilé à chromatine serrée pour celles de la région moyenne ; le cytoplasme a un aspect spongieux.

Le produit sécrété n'est pas du glycogène ; légèrement métachromatique au bleu de toluidine, il prend le bleu alcyan, la fuchsine paraldéhyde. Il est très rouge après le mucicarmine. Les lipides sont absents. Il s'agit d'un mucoprotide émis dans la lumière de la glande entre les cellules ciliées de l'épithélium.

b) *Catégorie cellulaire B* (Planche II, B).

Les cellules B, mélangées aux cellules A dans le plancher, sont rondes (10 μ), à noyau central, alors que latéralement et au fond de la glande, elles adoptent une forme plus allongée ; leur cytoplasme se remplit d'un produit de sécrétion faiblement Hotchkiss positif et résistant à la digestion salivaire, fortement métachromatique après la réaction de Lison, il prend bleu alcyan et fuchsine paraldéhyde. Métachromatique après l'hémalun et la pyronine, il refuse le mucicarmine et contient en outre des lipides complexes (Planche I, F).

La sécrétion des cellules B est une association de mucopolysaccharides acides complexes et de lipides complexes. Elle est émise

comme celle des cellules A. Les caractères histochimiques de ces cellules sont consignés dans le tableau II et sont illustrés par les schémas 1, 2 et 3 (Fig. 5).

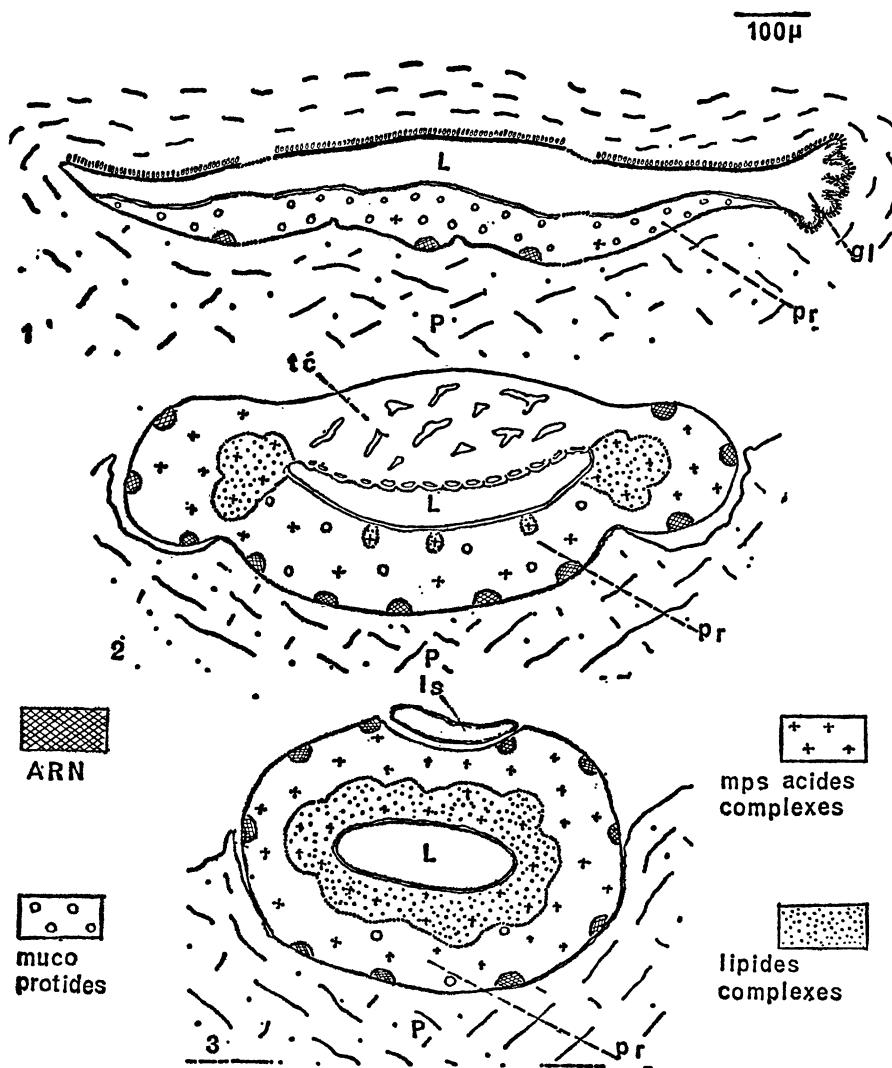


FIG. 5
Coupes transversales de la glande pédieuse à trois niveaux différents, répartition histochimique.

Schémas 1, 2 et 3. gl : gouttière latérale droite - L : lumière de la glande - ls : lacune sanguine - P : pied - Pr : plancher - tc : tissu conjonctif.

c) *Cytologie et cycle sécrétoire.*

L'appareil de Golgi des cellules A ou B du plancher est fait de dictyosomes entourant le noyau. Dans certaines cellules de la base, les plus jeunes, il est compact autour du noyau et dans les cellules

TABLEAU II

	Catégorie cellulaire A	Catégorie cellulaire B
Rouge solide picro-indigo-carmen	rose ++	bleuté rose
A.P.S.	non métachromatique à l'hémalun	métachromatique à l'hémalun
Hémalun picro-indigo-carmen	basophile + légèrement métachromatique	métachromatique ++ très métachromatique
Vert de méthyle-pyro-nine	+	++
Lison pH 3		
5,32		
Alcyan	+	+
Fuchsine paraldéhyde sans oxydation	+	+
Fuchsine paraldéhyde avec oxydation	+	+
Mucicarmen	++	—
Salazar	+	—
Ciaccio	—	+
Résultats	mucoprotides	M.P.S. acides complexes + lipides complexes

les plus évoluées, les dictyosomes, minces, se répartissent en étoile (Fig. 6, I, a et b). Il n'y a pas de polarité sensible de ces corps. Le chondriome se distingue mal dans les cellules A et B. En effet, bourrées de sécrétion, elles ont un cytoplasme réduit.

Un cycle sécrétoire touche les cellules B (celui des cellules A est moins net). En profondeur, se logent des cellules à gros noyau et nucléoles appréciable. En direction de la lumière de la glande, les cellules se chargent de grains de sécrétion métachromatique à l'hémalun. Puis ce contenu se fluidifie et est émis dans la lumière de la glande pédieuse. Dans le fond de la glande et latéralement, les cellules B se chargent progressivement de lipides complexes.

3) LA SOLE PÉDIEUSE ET SA RÉGÉNÉRATION.

La surface du pied est pourvue de sillons transversaux importants peu discrets. L'épithélium de revêtement est simple et garni d'une ciliature très visible dans les sillons. La sole pédieuse est riche en mucocytes. Groupés principalement autour de ces sillons (Planche II, C) et plus espacés entre ceux-ci (Fig. 2), ces mucocytes ont tous le même aspect après les techniques banales (Tableau III) :

— les uns, peu nombreux, produisent une sécrétion très positive à l'A.P.S. qui n'est pas du glycogène ; de plus, elle est teintée par le mucicarmen et après le test de Salazar et se range parmi les mucoprotides. Ces cellules se forment dans la région profonde du pied : rondes à l'état jeune, leur cytoplasme, riche en ergastoplasme, a un noyau central à chromatine granuleuse. A l'état adulte, la forme

TABLEAU III
Caractères histochimiques des mucocytes de la sole pédieuse

	Mucocytes de type I	Mucocytes de type II
Hémalun picro-indigo carmin	non métachromatique	métachromatique
A.P.S.	++	rose
Digestion salivaire + A.P.S.	++	rose
Lison pH 3 5,32		métachromatique
Alcoolorésistance		+
Alcyan	?	+
Mucicarmine	++	rose ?
Fuchsine paraldéhyde sans oxydation		+
Fuchsine paraldéhyde avec oxydation		+
Salazar	+	—
Giaccio	—	+
Résultats	mucoprotides	mucopolysaccharides acides complexes et lipides complexes

s'allonge, le noyau plus riche en chromatine est rejeté à la base et le produit de sécrétion est émis entre les cellules épithéliales du pied :

— les mucocytes de deuxième type, beaucoup plus nombreux, ont une structure analogue à celle des mucocytes du premier type mais leur sécrétion, colorée par le bleu d'aniline, est rose après l'A.P.S. et métachromatique au bleu de toluidine. Le bleu alcyane et la fuchsine paraldéhyde la mettent en évidence mais pas le mucicarmine. Il faut ajouter une sensibilité métachromatique envers l'hémalun et la pyronine. Des lipides complexes sont présents. Ces cellules en bouteille, très nombreuses, ont un cycle sécrétoire plus facile à suivre que dans le cas précédent. Elles affectent trois formes successives (Fig. 6, II, a, b, c) :

— la cellule jeune est ronde, a un noyau sphérique doté de chromatine granuleuse et d'un nucléole important. L'ergastoplasme occupe la majeure partie du cytoplasme et les corps de Golgi sont disposés en réseau dense de dictyosomes périnucléaires (Fig. 7, 1) ;

— puis la cellule jeune s'allonge, le noyau s'étire, est plus riche en chromatine, le nucléole est bien visible ; l'ergastoplasme s'est effacé et la pyronine révèle seulement un contenu métachromatique résistant à la ribonucléase. La substance de Golgi commence à se polariser en dictyosomes apicaux (Fig. 7, 2) dessinant des anneaux ou des boucles (Fig. 7, 3 et 4) ;

— la cellule bourrée de mucopolysaccharides acides complexes et de lipides complexes, ne possède plus que des résidus golgiens basaux (Fig. 7, 5). La sécrétion est émise entre les cellules épithéliales du pied : pourvues d'un noyau clair à nucléole bien visible, elles possèdent un chondriome supranucléaire figuré par des points ou de

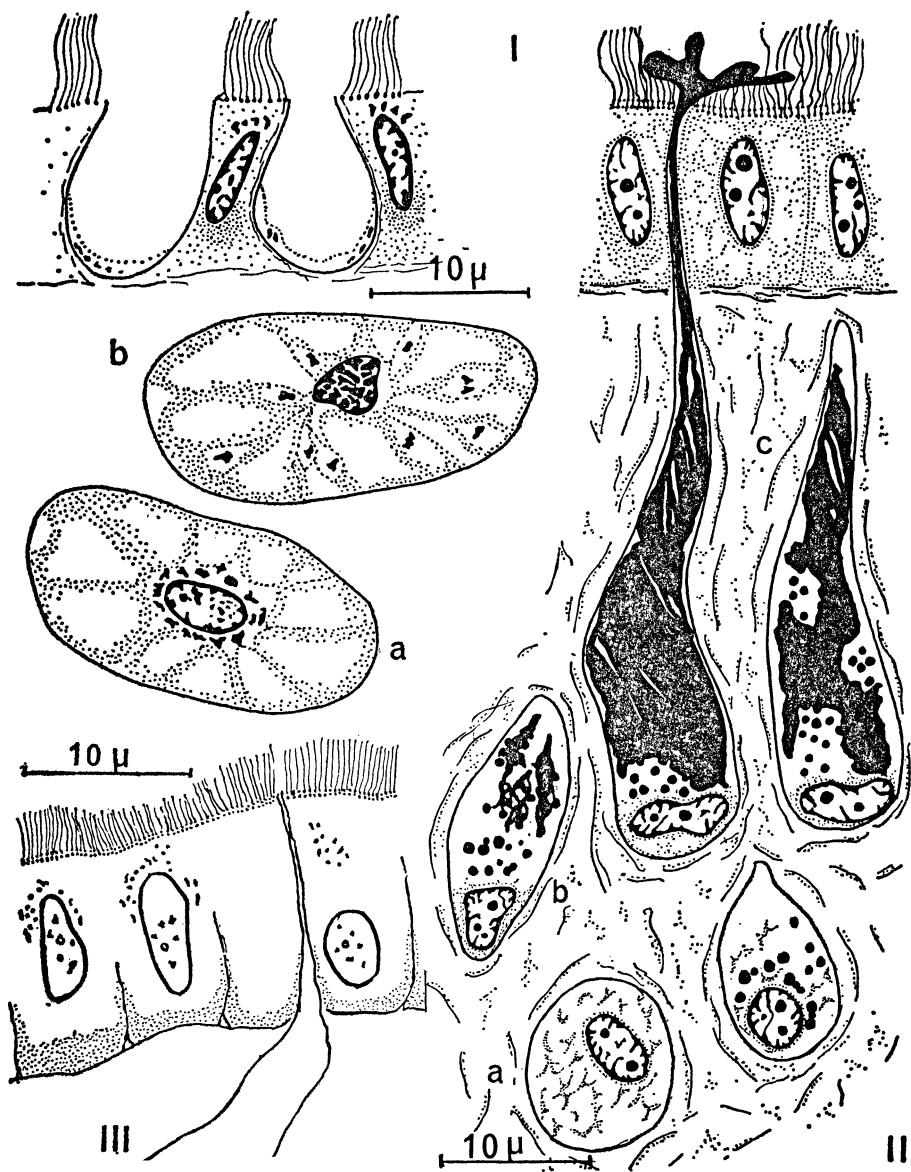


FIG. 6

- I. — Glande pédieuse : épithélium et cellules glandulaires. Appareil de Golgi (Champy Kolatchev 6 j.).
a : cellule jeune - b : cellule évoluée.
- II. — Section du pied : stades évolutifs des mucocytes (Bouin alcool, fuchsine paraldéhyde sans oxydation, hématoxyline).
a : cellule jeune - b : cellule se chargeant de produits de sécrétion - c : cellule émettrice.
- III. — Epithélium de la sole pédieuse avec chondriome (Champy 48 h., Altmann Cowdry).

courts bâtonnets (Fig. 6, III). Les corps de Golgi en fins dictyosomes sont également logés dans cette région (Fig. 7).

Si l'on compare les résultats histochimiques réunis dans le tableau III avec ceux du tableau II, on constate que les mucocytes du premier type rappellent les cellules A de la glande pédieuse, alors que les mucocytes du deuxième type se rapprochent des cellules B de cette même glande.

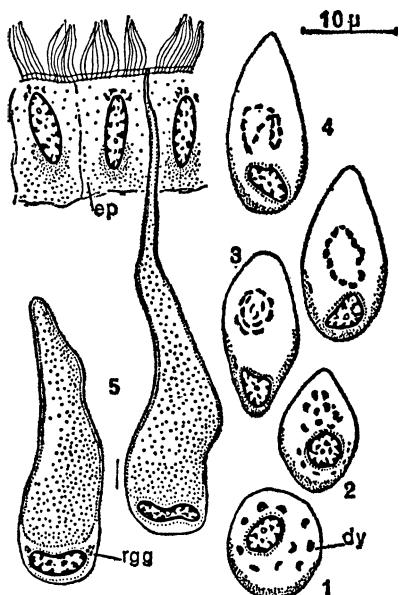


FIG. 7
 1, 2, 3, 4, 5 : stades évolutifs de l'appareil de Golgi des mucocytes de la sole pédieuse (Champy Kolatchev).
 dy : dictyosomes - ep : épithélium pédieux - rg : résidus golgiens.

L'évolution des mucocytes du pied a donc été reconstituée mais en pratiquant des ablutions de sole pédieuse susceptible de régénération ; la dynamique des faits a été analysée. Les régénérats ont été fixés à divers stades, jusqu'au 58^e jour après ablation :

Premier stade : du 1^{er} au 5^e jour.

Au niveau de la section les tissus lésés subissent une histolyse. Latéralement, l'épiderme commence à s'étaler à ce niveau, des cellules venant de la couche dermomusculaire sous-jacente se condensent, bien que les deux bords de la cicatrice ne se soient pas encore rejoints.

Deuxième stade : à partir du 5^e jour (Planche II, D).

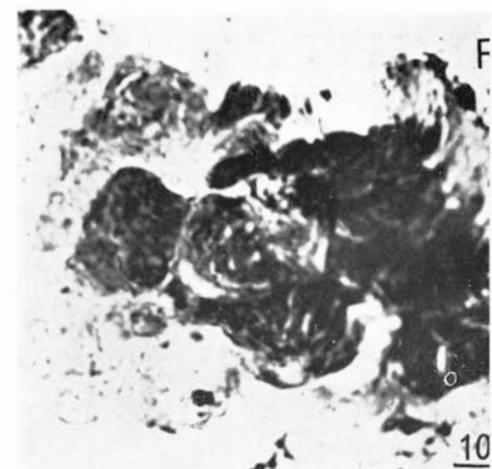
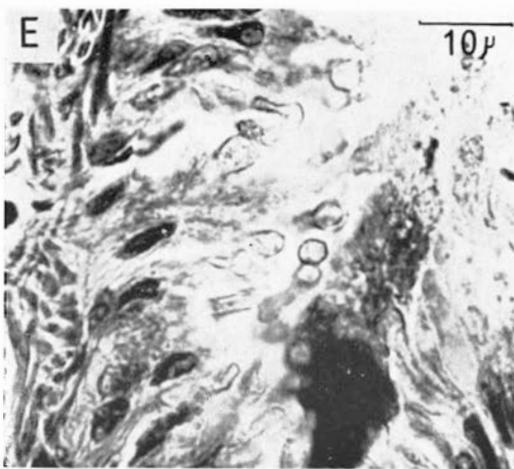
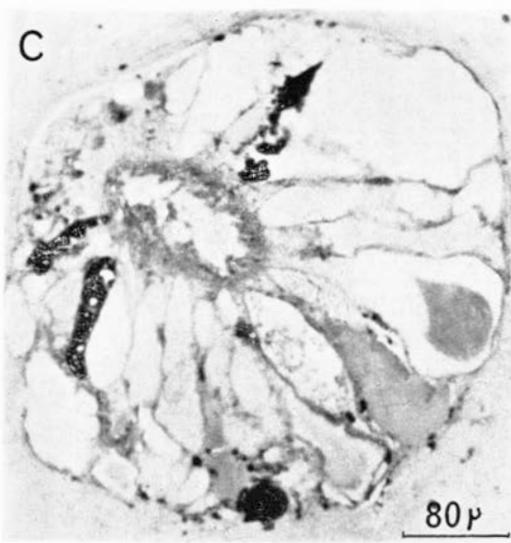
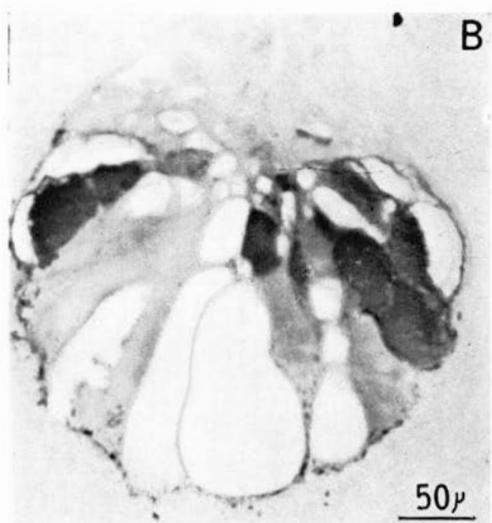
L'épiderme cicatriciel s'étale en un mince épithélium d'allure pavimenteuse, le blastème de régénération est encore indifférencié.

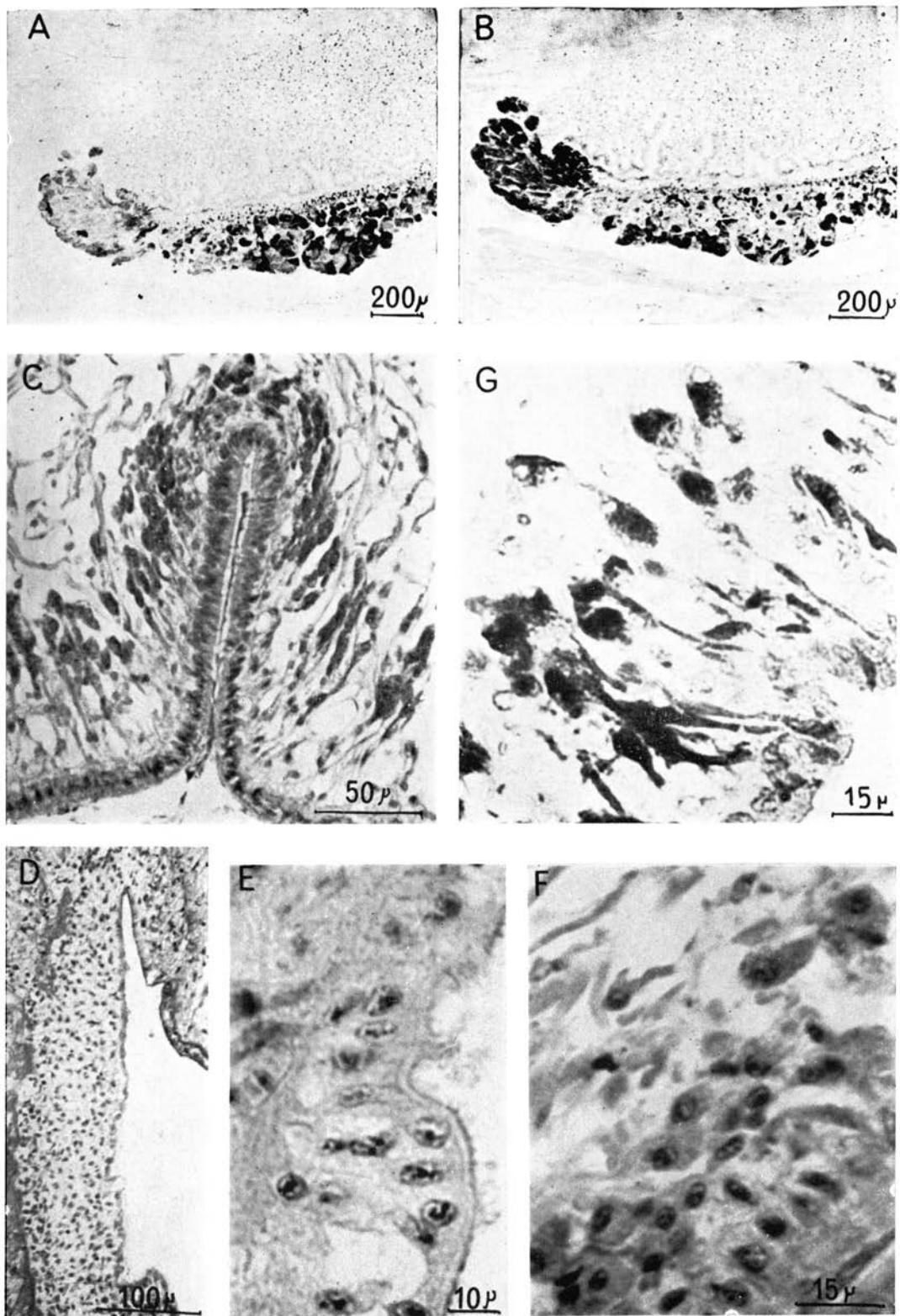
Troisième stade : à partir du 7^e jour (Planche II, E).

L'épiderme cicatriciel est nanti de gros noyaux à chromatine claire et nucléole important. La ciliature commence à se différencier

PLANCHE I

A : Cellule de type 1 (Gendre 0° APS) g : glycogène. - B : Glande répulsive, cellules de type 2 (Carnoy, Glenner) - C : Glande répulsive, cellules de type 4 (Ciaccio noir soudan B) - D : Glande répulsive, région du col, cellules de type 5 et épithélium du canal. Coupe transversale (Flemming trichrome de Cajal) - E : Glande répulsive, région du corps, épithélium du canal (Gendre 0°, Azan) - F : Glande pédieuse, région latérale, cellules de type B (Ciaccio noir soudan B).





et la ligne des corpuscules basaux est visible ; cependant la naissance des cils, généralement réelle au bout du 7^e jour, peut être beaucoup plus tardive. Le blastème est encore indifférencié et quelques pycnoses persistent toujours.

Quatrième stade : du 36^e jour au 42^e jour (Planche II, F).

L'épiderme cicatriciel offre maintenant les caractères normaux de l'épithélium pédieux et s'invagine dans le pied en cours de régénération. En profondeur apparaissent des cellules arrondies à gros noyau et nucléole net, à cytoplasme riche en ergastoplasme témoin d'une activité synthétisante : il s'agit de jeunes mucocytes.

Cinquième stade : à partir du 42^e jour (Planche II, G).

Dans la partie régénérée du pied on observe :

- des cellules arrondies, jeunes, riches en ergastoplasme,
- des cellules plus allongées se chargeant de grains de sécrétion,
- des cellules dont s'échappe du mucus fluide entre les cellules épithéliales du pied.

Le tableau IV retrace les grandes lignes de la régénération du pied et des mucocytes.

TABLEAU IV

	du 1 ^{er} au 5 ^e jour	à partir du 5 ^e jour	à partir du 7 ^e jour	à partir du 36 ^e jour	à partir du 42 ^e jour
Nécrose	++	+	+	—	—
Epithélium	étalement sur les côtés seulement	étalement complet	début de différenciation de la ciliature	formation des sillons pédieux	
Blastème sous épidermique	début de condensation cellulaire. Pas de différenciation	recrutement intense du blastème. Pas de différenciation	recrutement intense du blastème. Pas de différenciation	apparition de jeunes mucocytes	3 stades évolutifs des mucocytes

PLANCHE II

A : Moitié de glande pédieuse (coupe transversale) cellules A (Gendre 0°, muci-carmin) - B : Moitié de glande pédieuse (coupe transversale) cellules B (Gendre 0°; hémalun, picro-indigo-carmin) - C : Sillon pédieux (Bouin alcool, fuchsine paraldehyde sans oxydation, hématoxyline de Groat, PIC) - D : Blastème de régénération de la sole pédieuse, second stade (Bouin alcool, APS) - E : Blastème de régénération de la sole pédieuse. Détail de l'épithélium, différenciation de la ciliature au 7^e jour (Bouin alcool, trichrome de Cajal) - F : Régénération de la sole pédieuse : 4^e stade (Bouin alcool, fuchsine paraldehyde sans oxydation, hématoxyline de Groat) - G : Régénération de la sole pédieuse ; 5^e stade (Bouin alcool, fuchsine paraldehyde sans oxydation).

IV. - DISCUSSION DES RÉSULTATS

1^o) Glande répulsive.

Arey et Barrick (1942) ont trouvé dans la glande répulsive d'*O. floridanum* sept catégories cellulaires dans le corps, nommées de A à G, et une catégorie située dans le conduit et appelée par eux « glandes du conduit ». Gabe et Prenant (1950) ne reconnaissent pas les catégories C et D dans la glande répulsive d'*O. celtica*. J'ai pu classer les cellules de la glande répulsive en cinq catégories numérotées de 1 à 5, résultats que l'on va comparer avec ceux de Arey et Barrick.

— *Les cellules A et les cellules 1.*

Les cellules A se rencontrent selon l'axe médian longitudinal de la glande ; de 4 à 7, elles mesurent de 220 à 320 μ de long sur 85 à 120 μ de large. Elles ont la forme d'une poire allongée à base plate avec un noyau plus développé que dans les autres types cellulaires. La cellule fixée possède pour ces auteurs un matériel sans structure, parfois métachromatique à la thionine. Après fixation osmique, le noircissement est dû à une substance lipoïde.

Les cellules de type 1 occupent la même position que les cellules A, sont en nombre comparable mais plus petites ; leur forme est semblable. Les fixations courantes conservent un matériel plus ou moins vacuolaire métachromatique au bleu de toluidine ; des mucopolysaccharides acides simples existent en quantité variable, ainsi que quelques lipides complexes.

La cellule de type 1 est assimilable à la cellule A.

— *Les cellules B et les cellules 2.*

Les cellules B occupent la même situation que les cellules A ; elles sont larges, à contenu finement granuleux et dense, figurant un pointillage homogène. Cependant, certaines cellules montrent des variations dans la taille des granules. Le contenu, vert à la thionine, ne noircit pas après fixation osmique.

Les cellules de type 2 appellent les remarques suivantes :

— occupant le même lieu que les cellules B, elles semblent gagner davantage sur les côtés ; la comparaison exacte est forcément limitée par la forme générale de la glande, allongée chez *O. floridanum* et plus trapue chez *O. celtica*. Les cellules 2 sont plus petites que les cellules B ;

— le contenu granuleux présente une teinte bleu-vert après bleu de toluidine, la taille et la colorabilité des granulations varie de cellule à cellule et aussi dans un même élément. Une protéine de type aromatique contenant du tryptophane garnit les cellules 2.

Ces constatations autorisent un rapprochement entre les cellules 2 et les cellules B.

— *Les cellules E et les cellules 3.*

Les cellules E (3 à 6), plus petites que les précédentes, ont 35 à 85 μ de long sur 20 μ de large ; violettes à la thionine, elles sont rouges au mucicarmin, elles contiennent donc du mucigène.

Les cellules 3 occupent la même position que les cellules E ; au nombre de 7 environ, leur taille équivaut à celle des cellules E. La forme est identique dans les deux cas et les sécrétions ont les mêmes affinités tinctoriales. En outre, les cellules 3 contiennent un mucoprotide dont la partie muqueuse est un mucopolysaccharide acide complexe. Elles sont tout à fait assimilables aux cellules E.

— *Les cellules F et les cellules 4.*

Les cellules F contiennent un produit orange au Mallory et sombre à l'acide osmique. Les renseignements donnés sur ces cellules sont si sommaires qu'il est difficile de les rapprocher d'une catégorie précise de cellules de la glande répulsive d'*O. celtica* ; toutefois, elles rappellent les cellules de type 4 par leur teneur en lipides complexes.

Les cellules G, toujours vides et situées latéralement dans la glande répulsive d'*O. floridanum*, sont considérées par Arey et Barrick comme une catégorie distincte. Chez *O. celtica*, on observe également toujours quelques cellules vides latérales. Elles évoquent les cellules G. Les caractères négatifs de ces cellules rendent malaisée leur définition.

— *Les cellules du col ou glandes du conduit et les cellules 5.*

Arey et Barrick décrivent des glandes unicellulaires le long du conduit extra-glandulaire ; leurs granulations sidérophiles sont rouges après le Mallory et contiennent un produit acide.

Le col de la glande répulsive d'*O. celtica* contient des cellules du type 5 dont les granulations sidérophiles comme celles des glandes du conduit, se colorent en rouge ou orange après l'Azan et recèlent des lipoprotéines.

Par leur situation et leurs affinités tinctoriales, les cellules 5 d'*O. celtica* semblent homologues des glandes du conduit d'*O. floridanum*.

2^o) **Glande pédieuse.**

La glande pédieuse d'*O. celtica*, assez peu étudiée, ne prête pas à de sûres comparaisons : Joyeux-Laffuie (1882) a montré que cette formation tapissée d'un épithélium prismatique, muni de fins cils vibratiles, était constituée de cellules glandulaires arrondies, à noyau peu volumineux. Gabe et Prenant (1951) ont précisé que dans le plancher de la glande pédieuse, ces cellules glandulaires sont en fait des mucocytes.

Mes résultats ont permis de compléter les observations antérieures, tant au point de vue anatomie microscopique qu'histochimie.

3^o) **Sole pédieuse.**

Les cellules muqueuses de Gastéropodes ont été l'objet de nombreuses études, notamment en ce qui concerne leur origine. Félix

Bernard (1890) pense que les mucocytes ne sont en fait que des cellules épithéliales nettement différenciées. Prenant (1922 et 1924) insiste sur l'origine conjonctive de ces éléments. Roth (1929) est, comme Bernard, partisan de l'origine épithéliale de l'élément muqueux. Les observations de Froutin (1937), portant sur un grand nombre de Gastéropodes, apportent une confirmation à la thèse de Prenant.

L'histogenèse régénérative des mucocytes de la sole pédieuse d'*O. celtica* milité plutôt en faveur d'une origine conjonctive des mucocytes et non pas épithéliales comme le pensaient Bernard et Roth : en effet, l'épithélium pédieux est régénéré en premier lieu et ce n'est que beaucoup plus tard et dans la profondeur du blastème qu'apparaît le premier stade évolutif de la genèse des mucocytes.

V. - CONCLUSIONS

Ce travail, consacré à l'histologie et l'histochimie des glandes répulsives, de la glande pédieuse et des sillons pédieux d'*O. celtica*, aboutit aux conclusions suivantes.

A. Glande répulsive.

1° La glande répulsive comporte 5 catégories cellulaires :

- la cellule de type 1 secrète du glycogène, puis des lipides complexes associés à des mucopolysaccharides acides simples ;
- la cellule de type 2 synthétise des protides dont une protéine aromatique contenant du tryptophane ;
- la cellule de type 3 émet un mucoprotide dont la partie muqueuse est constituée par des mucopolysaccharides acides complexes ;
- la cellule de type 4 secrète des lipides complexes ;
- la cellule de type 5, située dans le col, contient des lipoprotéines.

2° Le canal est bordé par un épithélium dont les cellules secrétant du glycogène présentent, dans la partie profonde du corps glandulaire, une différenciation apicale en « aigrettes », celles-ci se décapsent dans la lumière ; elles n'avaient pas été observées auparavant.

B. Glande pédieuse.

Anatomiquement, cette glande présente un plancher et un plafond. Histo chimiquement, elle est constituée par des mucocytes de deux types : A et B. Les cellules A élaborent des mucoprotides, les cellules B, des mucopolysaccharides acides complexes et des lipides complexes.

C. Sole pédieuse et sa régénération.

1° Le cycle évolutif des mucocytes du pied étudié sur la sole pédieuse normale et sur celle en cours de régénération est le suivant :

- a) cellules jeunes arrondies, riches en ergastoplasme, situées en profondeur ;

b) cellules allongées se chargeant de grains de sécrétion, en position moyenne ;

c) cellules émettrices effilées, chargées de produit de sécrétion fluide, plus superficielles.

2° L'histochimie montre que ces mucocytes secrètent, pour la plupart, des mucopolysaccharides acides complexes et des lipides complexes comme les cellules B de la glande pédieuse et que d'autres assez rares élaborent des mucoprotides ainsi que les cellules A de la glande pédieuse.

Zusammenfassung

Diese Arbeit, die dem Studium der Tegumentdrüsen von *Oncidiella celtica* (Cuv.) gewidmet ist, ergibt folgende neue Daten :

— die Abschreckungsdrüsen enthalten fünf Zellsorten, deren Sekretion histochemisch untersucht worden ist.

— die Fussdrüse zeigt verschiedene Regionen, deren histochemisches Studium zwei Arten von Schleimhautzellen nachweisen lässt, deren Lokalisation im Zusammenhang steht mit diesen Regionen.

— die Fussohle besitzt zwei Arten von Schleimhautzellen, deren histochemische Merkmale zeigen ; dass sie den Schleimhautzellen der Fussdrüse nahe stehen. Die Regeneration der Fussohle ermöglicht es, die evolutiven Stadien des Sekretionszyklus der Schleimhautzellen aufzudecken.

Summary

This work devoted to the study of the tegumentary glands of *Oncidiella celtica* (Cuv.) brings forth the following details :

— The repugnatorial glands have five cellular categories the secretion of which is settled histochemically.

— The pedal gland presents various places where the histochemical study shows two types of mucocytes the localization of which is connected with the existence of these parts.

— The pedal sole shows two categories of mucocytes the histochemical characters of which allow a comparison with the mucous vesicles of the pedal gland. The reproduction of the pedal sole allows the recovering of the progressive stages of the secretory cycle of the mucocytes.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARCADI, J.A., 1963. — Some mucus producing cells of the garden slug (*Lehmania poirieri*). *Ann. New-York Acad. Sc.*, 106, 2, pp. 451-457.
- AREY, L.B., 1937. — Observations on two types of respiration in *Onchidium*. *Biol. Bull.*, 72, pp. 41-46.
- AREY, L.B., 1937. — The physiology of the repugnatorial glands of *Onchidium*. *Journ. Exp. Zool.*, 77, 2, pp. 252-286.
- AREY, L.B. et BARRICK, L.E., 1942. — The structure of the repugnatorial glands of *Onchidium floridanum*. *Ber. Biol. Sta. for Res. Inc.*, 138, pp. 493-521.
- DAUTZENBERG, PH. et FISCHER, P.H., 1925. — *Tr. St. Biol. Roscoff*, 3, pp. 1-180.
- FILHOL, J., 1934. — Zones de Golgi chez les Gastéropodes Pulmonés. *Bull. Soc. Roy. Liège*, 4, pp. 87-92.
- FISCHER-PIETTE, E., 1936. — *Oncidiella celtica* (Cuv.) aux Iles Chausey. *Bull. Lab. Dinard*, XVI, décembre 1936, pp. 30-32.
- FRETTER, V., 1943. — Studies in the functional morphology and embryology of *Oncidiella celtica* (Forbes et Hanley) and their bearing on its relationships. *J. Mar. Biol.*, 25, pp. 685-720.

- FROUTIN, G.H., 1937. — Contribution à l'étude du tissu conjonctif des Mollusques. *Pub. Lab. Hist. Montpellier*, 5, pp. 7-147, pl. I-VI.
- GABE, M. et PRENANT, M., 1950. — Particularités histologiques de la glande répulsive chez *Oncidiella celtica* (Cuv.). *Bull. Soc. Zool. France*, 76, 1-2, pp. 78-83.
- GABE, M., PRENANT, M. et SOURIE, R., 1951. — Sur une nouvelle espèce africaine d'*Oncidiella*. *Bull. Soc. Zool. France*, 76, 1-2, pp. 78-83.
- GABE, M. et PRENANT, M., 1955. — Sur une nouvelle espèce d'*Oncidiella*. *Bull. Inst. Fr. Afrique Noire*, 17, 1, pp. 84-91.
- GUARDABASSI, A. et PIACENZA, M.L., 1958. — Le manteau de l'escargot *Helix Pomatia*. Étude cytologique et histochimique. *Arch. Anat. Micr. Morph. Exp.*, 47, 1, pp. 25-46.
- JOYEUX-LAFFUIE, J., 1882. — Organisation et développement de l'ondicidie *Oncidium celticum* (Cuv.). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, pp. 1-159, pl. XIV-XXII.
- LABBE, A., 1933. — Les yeux dorsaux des silicodermés. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 77 (N. et R.), pp. 16-35.
- LABBE, A., 1933. — La genèse des yeux dorsaux chez les Oncidiadés. *C.R. Séances Soc. Biol.*, IV, p. 1002.
- LABBE, A., 1933. — La place systématique des Oncidiadés. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, IX, 51, pp. 1-3.
- LABBE, A., 1934. — Les Silicodermés du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. *Ann. Inst. Océan.*, 14, pp. 173-265.
- LABBE, A., 1934. — Les Silicodermés du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris. *Ann. Inst. Océan.*, 16, pp. 101-221.
- LESLIE, B., AREY, L.B. et CROZIER, W.J., 1921. — Natural history of *Onchidium*. *Journ. Exp. Zool.*, 3, pp. 443-502.
- LISON, L., 1960. — Histo chimie et cytochimie animales. Paris. Gauthier-Villard, éd. II.
- TUZET, O., 1940. — Sur la spermatogenèse de l'*Oncidiella celtica* (Cuv.) et la place des Oncidiidae dans la classification. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 81, 4, pp. 371-394.
- VAILLANT, L., 1871. — Sur l'habitat et les mœurs de l'*Oncidium celticum*. *Bull. Soc. Phil. Paris*, VII, p. 225.