

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DU TUBE DIGESTIF DE QUELQUES TURRIDAE (MOLLUSCA - GASTROPODA - PROSOBRANCHIA - TOXOGLOSSA) DE LA RÉGION DE ROSCOFF.

par

Richard Sheridan, Jean-Jacques Van Mol

et

Jean Bouillon

Collectif de Bio-écologie, unité d'Histophysiologie,
Université Libre de Bruxelles

Résumé

Le système digestif de sept espèces de Turridae (*Lora rufa*, *Mangelia costulata*, *M. coarctata*, *M. nebula*, *Philbertia linearis*, *P. purpurea*, *Haedropleura septangularis*) est étudié au point de vue morphologique, histologique et histochimique. Il montre une grande simplicité de structure comparé à celui des Sténoglosses (Muricoidea, Buccinoidea, Volutoidea).

Les glandes salivaires et l'estomac sont réduits, ce dernier ne comportant plus que les typhlosolis comme structure ancestrale. La glande à venin, semblable à celle des Conidae et des Terebridae, disparaît chez *Philbertia linearis*, ainsi que la radula et les glandes salivaires.

L'accent a principalement été mis sur la partie antérieure du tube digestif et un schéma évolutif de la trompe chez les Toxoglosses est proposé. Il semble que les Toxoglosses soient issus d'un groupe à trompe acrembolique indépendamment de la lignée des Sténoglosses.

I. INTRODUCTION

Les Gastéropodes Prosobranches se sont adaptés à un grand nombre de biotopes et de modes de nutrition. Certains sont microphages, d'autres phytophages, d'autres encore — les plus évolués — se sont adaptés à un régime carnivore. Cette évolution s'est accompagnée de spécialisations anatomiques variées, en relation directe avec le type de prédation.

Parmi les groupes évolués de carnivores, les Toxoglosses se singularisent par leur mode de capture des proies, corrélatif aux transformations et à l'utilisation de la partie antérieure du tube digestif : acquisition d'une trompe exsertile particulière et modification progressive de la radula en un harpon.

Ces Toxoglosses, regroupant un nombre considérable d'espèces actuelles, sont traditionnellement subdivisés en trois familles : les Conidae, les Terebridae et les Turridae. Si la première constitue un ensemble homogène, comme en témoignent les travaux anatomiques relativement nombreux qui

lui ont été consacrés (Bouvier 1887, Bergh 1895, Shaw 1915, Alpers 1931, Clench 1946, Hermitte 1946, Risbec 1955, Hinegardner 1958, Martoja M. 1960, Endean-Duchemin 1966), il n'en va pas de même des Turridae et des Terebridae qui montrent, au contraire, un polymorphisme assez marqué touchant principalement la structure de la trompe, connu depuis longtemps chez les Terebridae (Bouvier 1887, Risbec 1953 et 1955, Marcus et Marcus 1960, Rudman 1969) et observé plus récemment chez les Turridae (Franc 1952, Robinson 1960, Smith E.H. 1967).

Ce sont les travaux d'Amaudrut (1898), Robinson (1960) et, plus particulièrement, ceux de Smith (1967) qui ont mis en évidence les différences fondamentales existant entre la trompe pleurembolique des Sténoglosses (Fig. 1, B) et les trompes des Toxoglosses (Fig. 1, C-D), différences résidant essentiellement dans la position du bulbe buccal (BB), situé au sommet de la trompe chez les Sténoglosses et à la base chez les Toxoglosses. Cette situation serait due, selon Amaudrut, au fait que le développement de la

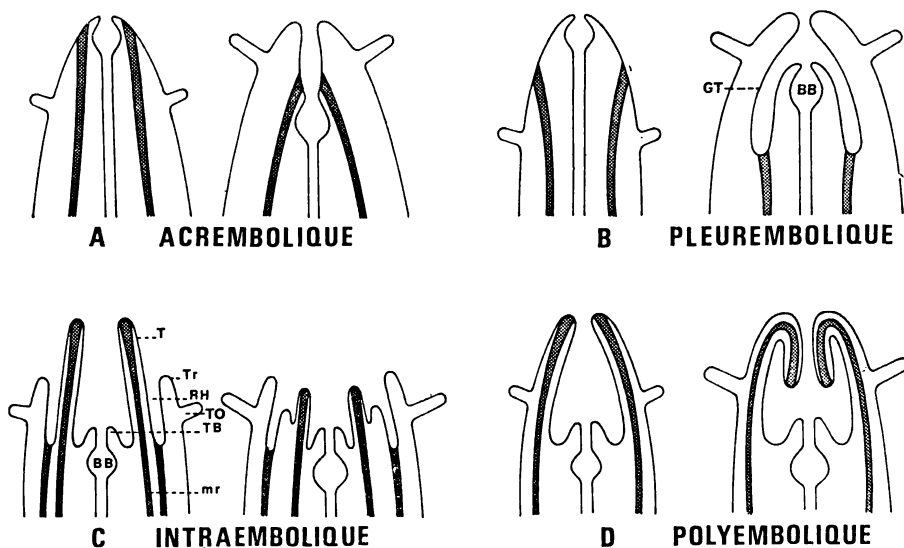


FIG. 1

Représentation schématique des divers types de trompes en extension et en rétraction.

BB : bulbe buccal ; GT : gaine de la trompe ; RH : rhynchodaeum ; T : trompe ; TB : tube buccal ; TO : tentacule oculaire ; Tr : trocart ; mr : muscles rétracteurs.

trompe des Toxoglosses ne s'est pas accompagné d'un allongement de l'œsophage mais bien de la formation d'un tube buccal prolongeant la cavité buccale vers l'avant. L'étude de divers Turridae (Smith 1967) a montré que la situation est, en fait, complexe puisque toutes les espèces qu'il a envisagées possèdent, contrairement aux Conidae (Amaudrut 1898), une structure tubuleuse courte et libre située dans la lumière de la trompe. Smith distingue chez les Turridae deux types de trompes. La trompe qui a reçu le nom de trompe intraembolique (Smith) (Fig. 1, C) est caractérisée par un rhynchodaeum permanent (RH), un bulbe buccal (BB) attaché à la base de la trompe (T) et non plus au sommet comme pour la trompe pleurembolique, et par des muscles rétracteurs (MR), insérés au sommet de l'organe exsertile.

Cet auteur décrit également une autre trompe qu'il appelle trompe polyembolique (Fig. 1, D), caractérisée par un introvert formé par l'extension des parois rhynchodéales, un bulbe buccal basal et indépendant de la trompe et des muscles rétracteurs attachés à la paroi rhynchodéale.

Cette trompe polyembolique dériverait, par conséquent, du développement et de l'invagination du trocart (Tr), décrit par Amaudrut chez *Conus*, trocart résultant de la soudure des téguments du corps avec la partie antérieure de la gaine de la trompe (GT).

Nous avons jugé intéressant de reprendre l'étude de quelques Turridae européens, afin de mieux comprendre le polymorphisme proboscidien et de voir dans quelle mesure l'étude de cet organe peut nous éclairer sur le schéma de l'évolution des Toxoglosses, compte tenu du fait que c'est de la famille des Turridae que sont issus les Conidae et les Terebridae (Bouvier 1887, Powell 1966 et Rudman 1969).

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel étudié provient de la Manche (Roscoff, Finistère Nord) Sur les huit espèces faisant partie de la faune de Roscoff, sept ont pu être étudiées ; il s'agit de : *Lora rufa* (Montagu) = *Mangelia rufa* (Montagu) (in Forbes and Hanley), *Mangelia costulata* Risso = *Mangelia striolata* (Scacchi) (in Forbes and Hanley), *Mangelia nebula* (Montagu), *Mangelia coarcta* (Forbes) = *Mangelia costata* (Donovan) (in Forbes and Hanley), *Philbertia linearis* (Montagu), *Philbertia purpurea* (Montagu) et *Haedropleura septangularis* (Montagu) = *Mangelia septangularis* (Montagu) (in Forbes and Hanley). Tous les spécimens ont été pris en dragage, exception faite de *Philbertia purpurea* récolté dans le chenal de l'île Verte (herbiers, sous les pierres).

TABLEAU 1

Nombre de spécimens récoltés aux différentes stations.

| | St. 1 | St. 2 | St. 3 | St. 4 | St. 5 | Total |
|-------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| <i>Lora rufa</i> | 20 | — | — | — | — | 20 |
| <i>Mangelia costulata</i> | 10 | — | — | — | — | 10 |
| <i>Mangelia nebula</i> | 28 | — | 43 | — | — | 71 |
| <i>Mangelia coarctata</i> | 2 | 4 | 1 | 2 | — | 9 |
| <i>Philbertia linearis</i> | 3 | — | 1 | — | — | 4 |
| <i>Philbertia purpurea</i> | — | 1 | — | — | 5 | 6 |
| <i>Haedropleura septangularis</i> . | — | — | — | 1 | — | 1 |

St. 1 : Bisayers ; St. 2 : Château du Taureau ; St. 3 : Pierres Noires ; St. 4 : Baie de Morlaix ; St. 5 : Ile Verte.

Le tableau I indique le nombre d'individus trouvés à chaque station.

Les animaux ont été fixés au Bouin acétique.

Les pièces, enrobées à la paraffine, ont été débitées à 7 μ .

Colorations

A. Colorations topographiques :

- Hématoxyline - Phloxine - Vert lumière
- Hémalum - Picro-indigocarmin.
- Bleu alcian oxydé à pH 0,5.

B. Colorations histochimiques :

Mucopolysaccharides :

Bleu alcian non oxydé (BANO) à pH 0,5 et 3.

Bleu alcian pH 0,5 - Jaune alcian pH 2,5.
 Bleu de toluidine pH 4,1.
 Extinction de l'Azur A à pH variant de 0,5 à 5.
 Méthylation - BANO pH 3,3.
 Méthylation - saponification - BANO pH 3,3
 P.A.S.
 Acétylation - P.A.S.
 Acétylation - saponification - P.A.S.
 P.A.S. - Dimedon.
 Fuchisine paralaldéhyde oxydée.

Protéines :

Chloramine T Schiff.
 Tetrazonium.
 Tetrazonium après benzoïlation.
 Ehrlich (tryptophane).
 D.D.D. après réduction des SS.

Elastine et collagène :

Picrofuchisine (Van Gieson).
 Orcéine picro-indigocarmin.
 Fuchisine paralaldéhyde non oxydée.

III. RÉSULTATS

A. Anatomie, histologie, histochimie du tube digestif de *Mangelia nebula*.

De tous les Turridae rencontrés à Roscoff, *Mangelia nebula* est, sans conteste, l'espèce la plus commune (Tableau 1). C'est pour cette raison que nous l'avons choisie pour réaliser une étude histologique et histochimique relativement poussée et que nous l'avons prise comme référence, indépendamment de toute considération morphologique ou phylogénétique.

Dans cette première partie, nous étudierons le tube digestif de *Mangelia nebula* de façon détaillée; pour les autres Turridae, dont nous parlerons dans la deuxième partie, nous ne décrirons plus que les différences observées par rapport à cette espèce type.

En première analyse, le tube digestif de *Mangelia nebula* est conforme au schéma des Néogastéropodes; il est constitué par une trompe, un œsophage, un estomac et un intestin qui se jette dans la cavité palléale par l'intermédiaire de l'anus.

Deux glandes paires et deux glandes impaires débouchent dans ce conduit : il s'agit des glandes salivaires et de la glande à venin aboutissant dans la cavité buccale, des glandes digestives (hépatopancréas) et de la glande rectale qui déversent leurs sécrétions, respectivement, dans l'estomac et au niveau du rectum.

Les structures proboscidiennes de *Mangelia nebula* seront décrites dans la deuxième partie de ce travail qui sera basée plus particulièrement sur l'aspect évolutif découlant de l'étude morphologique de la trompe des Turridae.

Oesophage

Il se compose de deux parties. L'oesophage antérieur qui fait suite au pharynx (= bulbe buccal) se prolonge dans toute la partie antérieure du corps; son diamètre est faible et il différencie sur sa face interne un grand nombre de crêtes longitudinales simples.

L'oesophage postérieur se situe dans la masse viscérale hélicoïdale et se termine au niveau de l'estomac. Nous l'appellerons oesophage viscéral. Son diamètre est plus grand, les crêtes internes sont plus importantes et plus ou moins digitées. Si ces deux régions sont morphologiquement distinctes, elles montrent, par contre, la même structure histologique, à savoir un épithélium interne monostratifié et une gaine musculaire peu développée, formée de fibres longitudinales internes (Fig. 2, ml) et de fibres circulaires externes (Fig. 2, mc).

L'épithélium se compose de deux types cellulaires, des cellules banales et des cellules glandulaires.

Cellules banales (Fig. 2).

De forme cylindrique, ces cellules (cb) reposent sur une membrane basale (b) fortement plissée. Le noyau (n), assez gros, de forme allongée, est central. Le cytoplasme est dense et finement granuleux dans la partie apicale, il contient fréquemment une grande vacuole supranucléaire et est traversé par un grand nombre de tonofibrilles.

La membrane cellulaire apicale sécrète une cuticule épaisse (c).

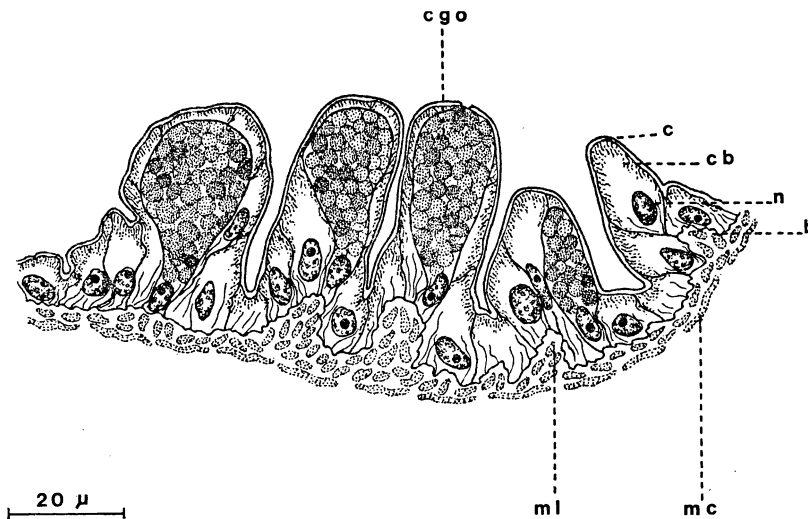


FIG. 2

Mangelia nebula : oesophage.

b : membrane basale ; c : cuticule ; cb : cellules banales ; cgo : cellule glandulaire oesophagienne ; mc : muscles circulaires ; ml : muscles longitudinaux ; n : noyau.

Les tests histochimiques (Tableau 2) montrent qu'elle est constituée de mucopolysaccharides acides (tests 1, 2, 3) dont l'acidité est due à des radicaux carboxylés (6, 7). La réactivité au PAS et à l'acétylation réversible (8, 9, 10) démontre également la présence de mucopolysaccharides neutres.

TABLEAU 2
Mangelia nebula : résultats des tests histochimiques

| | cgr | cgo | cgs | mi | cgi | GS | GV. | cut. |
|---|-----|-----|-----|---------------|-----|----|--------|------|
| 1 BANO 3,3 | ++ | — | — | ++ | | — | — | + |
| 2 BANO 0,5 | + | — | — | ++ | — | — | — | + |
| 3 Bleu alcian pH 0,5 Jaune alcian pH 2,5 | BV | — | — | BV | — | — | — | JV |
| 4 Bleu de toluidine pH 4,1 | P | B | VB | P | B | B | | |
| 5 Extinction de l'Azur A de pH 0,5 à 5 | | — | — | met. 0,5-5 | — | — | | |
| 6 Méthylation-BANO 3,3 | | — | — | — | — | — | | — |
| 7 Met. -saponification- BANO 3,3 | | — | — | — | — | — | | + |
| 8 PAS | + | + | — | — | + | + | + | + |
| 9 Acétylation-PAS | ± | ± | — | — | + | ± | -/+ | — |
| 10 Acét.-saponification-PAS | ± | + | — | — | + | + | + | + |
| 11 PAS-Dimedon | | — | — | — | — | — | ± | — |
| 12 Sulfatation-BANO 3,3 | | — | — | | — | — | + / ± | |
| 13 BAO 0,5 | + | + | + | + | (+) | + | - / ++ | + |
| 14 Chloramine T. Schiff | — | + | + | — | + | + | ± | — |
| 15 Tetrazonium | — | + | + | — | + | + | - / ++ | + |
| 16 Tetrazonium après Benzoïlation | — | — | — | — | — | — | — | — |
| 17 Tryptophane | — | + | — | — | ++ | + | - / ++ | — |
| 18 Réduction SS-DDD | — | + | + | — | + | + | ± | — |
| 19 Van Gieson | | | | — | | | | ± R |
| 20 Orcéine Picro-indigocarmin | | J | JV | RBr | BVJ | JV | | B |
| 21 Fuchs. Paral. non oxydée | | — | — | P | — | — | | ± P |
| 22 Fuchs. Paral. oxydée | | P | P | ± P | ? | P | P | |
| 23 Hémalun Picro-indigocarmin | | | | | | | | B |

cgr : cellules glandulaires rhynchodéales; cgo : cellules glandulaires œsophagiennes; cgs : cellules glandulaires stomacales; mi : mucocytes intestinaux; cgi : cellules glandulaires intestinales; GS : glandes salivaires; GV : glande à venin; cut. : cuticule de l'œsophage.

B : bleu - Br : brun - J : jaune - P : pourpre - R : rouge - V : vert - mét. : métachromatique.

L'affinité pour le picro-indigocarmin (2) et la picro-fuchsine (20) fait supposer la présence de collagène, ce qui explique la réactivité de la cuticule uniquement au tétrazonium (15) et pas aux autres tests caractérisant les protéines que nous avons utilisés (14, 16, 17, 18). Cette cuticule est donc constituée par des mucopolysaccharides acides et neutres, peut-être associés à du collagène.

Cellules glandulaires (Fig. 2).

Ce type cellulaire (cgo) n'est pas très fréquent et se rencontre tout le long de l'œsophage avec la même densité.

De forme ovoïde, ces cellules sont bourrées d'une sécrétion granuleuse qui repousse le noyau au pôle basal. Comme le font supposer les tests de mise en évidence des acides aminés (tests 14, 15), ces granules sont constitués essentiellement de protéines riches en tryptophane (17); ils ne renferment ni mucopolysaccharides acides (1 à 7), ni mucopolysaccharides neutres (8 à 12).

L'existence de tryptophane au sein des granules de sécrétion peut laisser supposer la présence de protéases de type trypsique; la sécrétion aurait, en ce cas, une action enzymatique sur le bol alimentaire.

Estomac

L'estomac est un organe en forme de U, marquant la transition entre l'œsophage et l'intestin; il forme la boucle terminale du tube digestif dans le tortillon viscéral. Comme l'œsophage, il peut être divisé en deux parties, une région antérieure, dans le prolongement de l'œsophage, et une région postérieure plus courte placée dans l'axe de l'intestin.

L'estomac antérieur ressemble assez bien à l'œsophage; il s'en distingue par l'absence de cellules glandulaires et la présence d'une ciliature à la place de la cuticule (Planche III, 2). Son diamètre est légèrement inférieur à celui de l'œsophage viscéral et un léger étranglement marque la limite de ces deux parties.

L'estomac postérieur est caractérisé par la présence de deux crêtes plus importantes — les typhlosolis — qui se prolongent dans l'intestin (Planche III, 1).

L'orifice des glandes digestives, unique chez *Mangelia nebula*, se situe peu après l'origine du typhlosolis majeur. L'épithélium de cette région de l'estomac est également cilié; au niveau des typhlosolis, les cellules banales, plus hautes, alternent avec de grandes cellules glandulaires (Fig. 3, cgs) dont la sécrétion granuleuse emplit toute la cellule. Ces granules ne contiennent pas de mucopolysaccharides acides (1 à 7) et ne réagissent pas aux colorants des mucopolysaccharides neutres (8 à 12). Leur forte réactivité aux tests de mise en évidence des acides aminés (14, 15) montre qu'ils sont uniquement constitués de protéines. Contrairement aux granules des cellules glandulaires œsophagiennes, ils ne renferment pas de tryptophane (17). Les cellules glandulaires se vident complètement de leur contenu sécrétoire lors de la digestion.

Remarquons encore que la couche musculaire de fibres circulaires est plus importante au niveau de l'estomac qu'au niveau des autres parties du tube digestif.

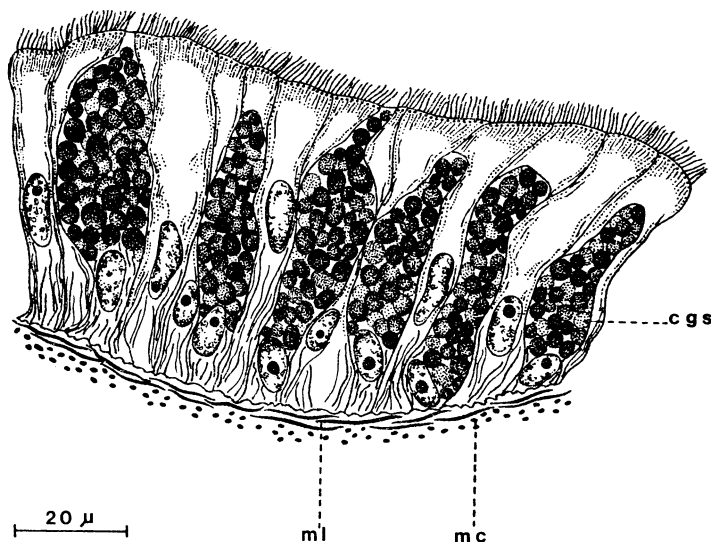


FIG. 3

Mangelia nebula : estomac (structure du typhlosolis).

cgs : cellule glandulaire stomacale ; mc : muscles circulaires ; ml : muscles longitudinaux.

Intestin

L'intestin peut être divisé en un intestin antérieur ou viscéral qui longe le rein et un intestin postérieur ou palléal qui parcourt le plafond de la cavité palléale. Les crêtes longitudinales que l'on peut observer dans l'œsophage et l'estomac sont faiblement développées dans l'intestin viscéral; elles disparaissent complètement dans la partie palléale. Le typhlosolis majeur se prolonge dans la région la plus antérieure de l'intestin.

Les cellules épithéliales qui tapissent le conduit intestinal sont pourvues de très longs cils et possèdent en plus une bordure en brosse (Fig. 4 et 5, heb).

Outre les cellules glandulaires du typhlosolis que l'on retrouve dans la partie la plus antérieure de l'intestin, on peut en décrire dans cet organe deux nouveaux types : des mucocytes spumeux et des cellules granuleuses.

Mucocytes spumeux (Fig. 4, ms).

Les cellules spumeuses déversent dans la lumière de l'intestin une sécrétion riche en mucopolysaccharides acides (1 à 7). La réactivité au BANO disparaît après méthylation et n'est pas rétablie au cours de la saponification; l'acidité de cette substance serait donc due à des groupements sulfatés. Les cellules ne renferment ni mucopolysaccha-

rides neutres (8 à 11) ni protéines (14 à 18). On les rencontre uniquement aux extrémités de l'intestin : dans la région antérieure, elles se placent du côté opposé aux typhlosolis et, dans la région postérieure, sur tout le pourtour du conduit qui précède l'anus (Planche II, 2).

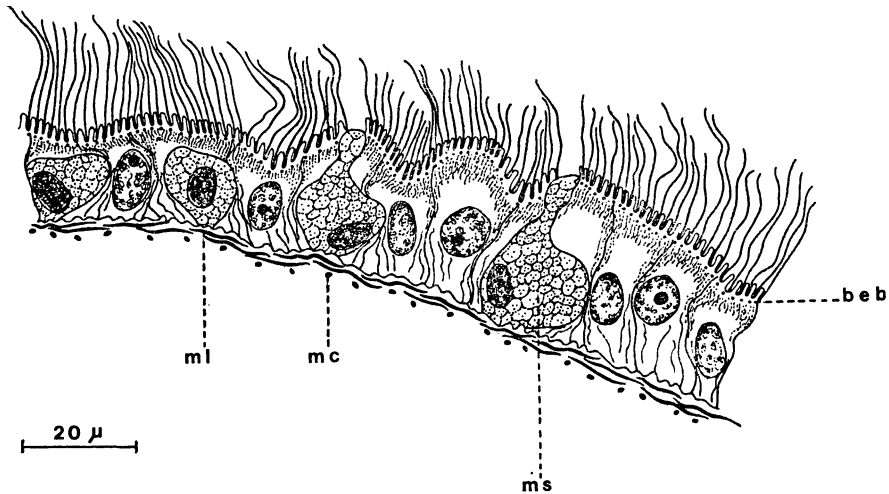


FIG. 4

Mangelia nebula : intestin antérieur.

beb : bordure en brosse ; mc : muscles circulaires ; ml : muscles longitudinaux ; ms : mucocyte spumeux.

Cellules granuleuses (Fig. 5, cgi).

Les cellules granuleuses se localisent dans la zone terminale de l'intestin viscéral et la partie antérieure de l'intestin palléal. Les grains de sécrétion repoussent le noyau vers le pôle basal de la cellule. Ils

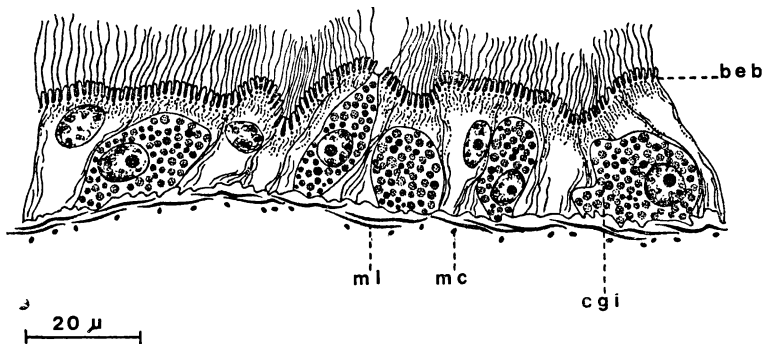


FIG. 5

Mangelia nebula : intestin postérieur.

beb : bordure en brosse ; cgi : cellule glandulaire intestinale ; mc : muscles circulaires ; ml : muscles longitudinaux.

ne réagissent pas aux colorants des mucopolysaccharides acides (1 à 7) mais sont positifs aux tests de mise en évidence des acides aminés (13 à 18), particulièrement au test d'Ehrlich (17).

Ils prennent le PAS, mais l'acétylation réversible nous permet d'éliminer la présence possible de mucopolysaccharides neutres. Les granules sont donc constitués de protéines riches en tryptophane, ce qui indique peut-être, ainsi que nous l'avons déjà signalé, la présence de protéases alcalines.

Glandes annexes

a) Glande salivaire (Fig. 7).

Chez *Mangelia nebula*, cette glande est paire; les deux conduits débouchent à la base du sac radulaire, entre le sac des ligaments (SL) (Fig. 7) et le petit bras du sac radulaire (pSR). La glande salivaire droite (GSd) passe au-dessus de l'œsophage, la gauche (GSg) au-dessous. Ce sont des glandes tubuleuses simples, formées de cellules glandulaires granuleuses et de cellules banales ciliées.

La région proximale correspondant au conduit salivaire ne renferme plus que des cellules de soutien. Les cellules glandulaires contiennent des sécrétats donnant avec les tests histochimiques exactement les mêmes résultats que les cellules glandulaires œsophagiennes. Les grains sont donc également formés de protéines riches en tryptophane.

b) Glande à venin (Fig. 7; Planche II, 1).

La glande à venin débouche dans la cavité buccale, légèrement en arrière de la radula. Elle est constituée par une poire musculaire terminale, un conduit long formant des circonvolutions, et débouche dans le pharynx par l'intermédiaire d'un petit conduit.

Une coupe longitudinale pratiquée dans la poire montre qu'elle est formée d'une double couche de fibres musculaires longitudinales et obliques, séparées par une lame conjonctive (lc), la couche externe étant beaucoup plus mince que la couche interne. La poire montre en son milieu une cavité (L), en continuité avec la lumière du conduit; cette cavité est tapissée par un épithélium pavimenteux (epv).

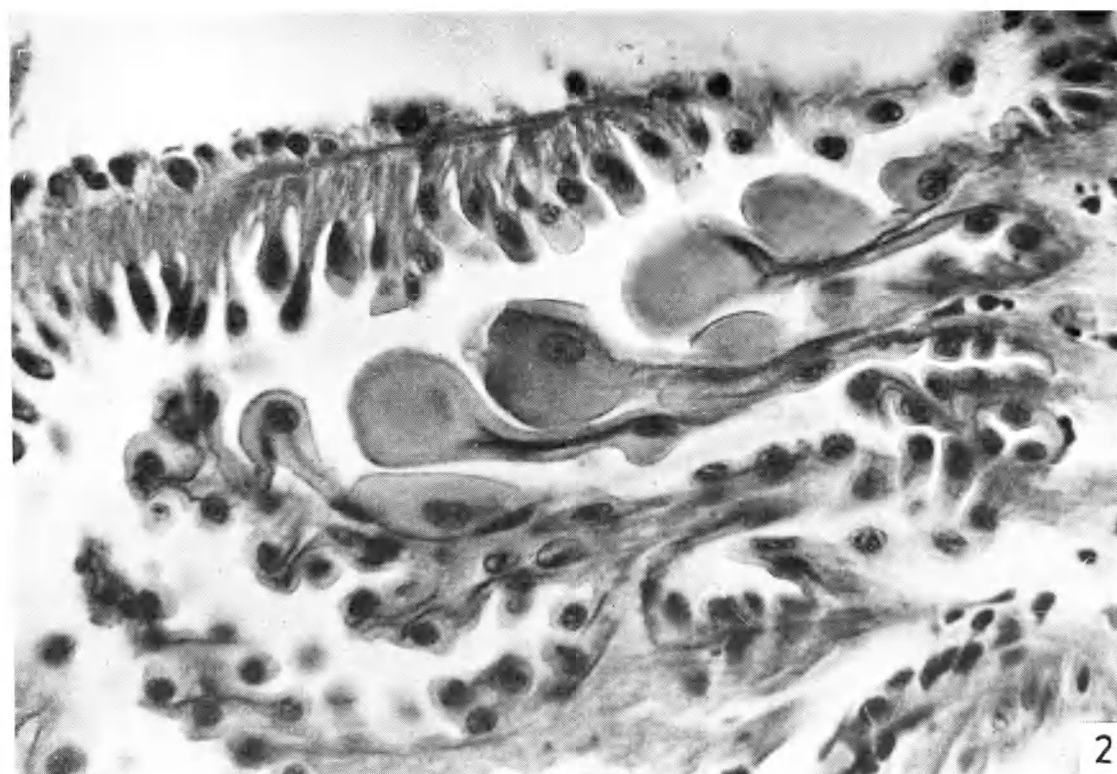
Le conduit constitue en fait la partie sécrétrice de la glande : sa paroi épaisse est formée de hautes cellules glandulaires alternant avec quelques rares cellules de soutien, visibles seulement par leur noyau long et mince.

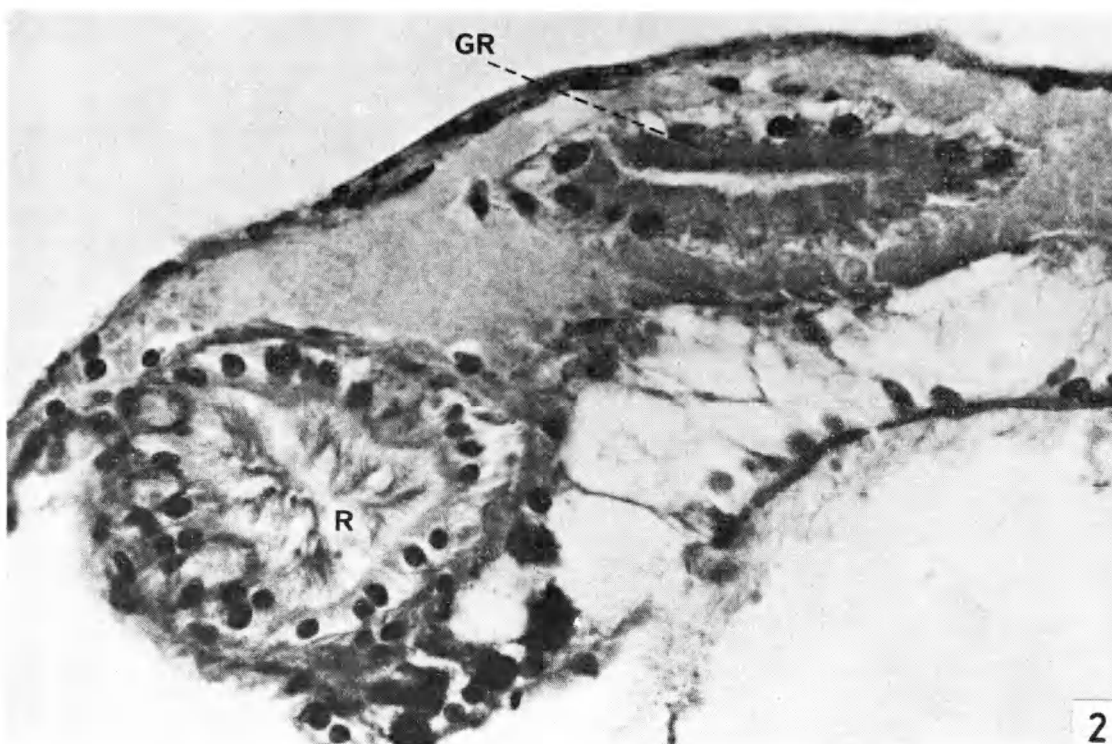
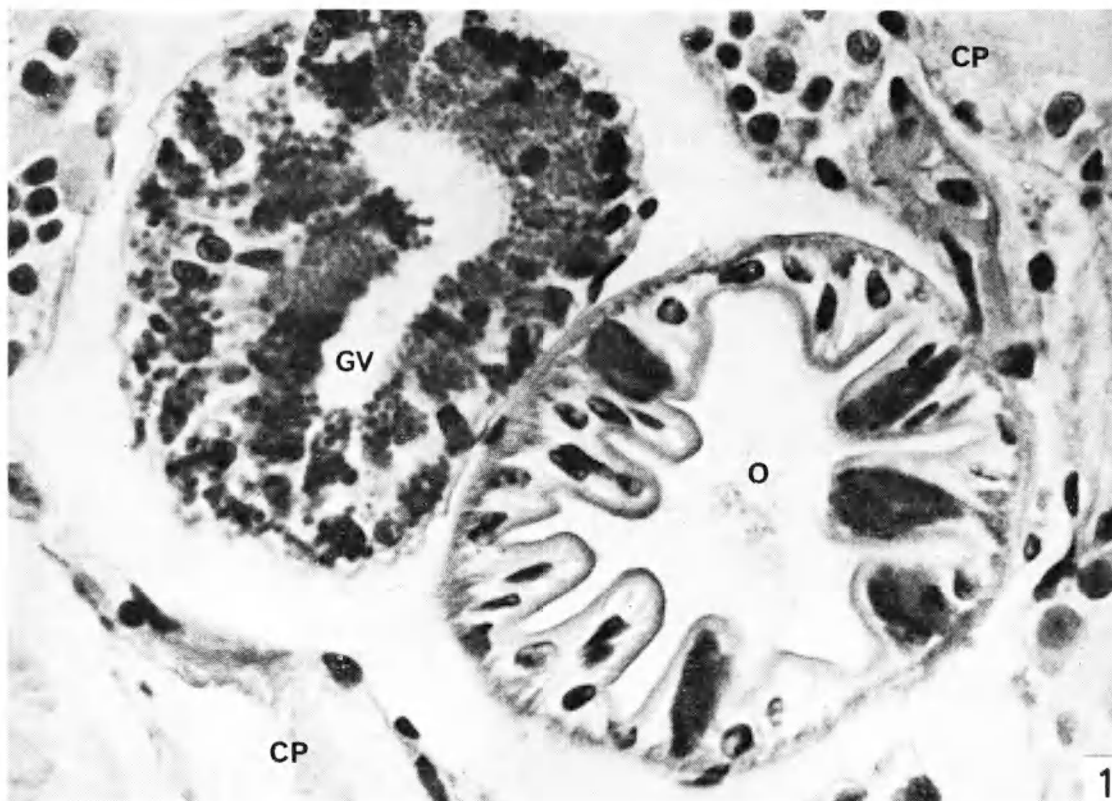
Le cytoplasme et le noyau des cellules sécrétrices sont refoulés vers le pôle basal ; le reste de la cellule est envahi par des grains de sécrétion de nature chimique complexe, renfermant notamment, du moins pour certains granules, des protéines riches en tryptophane et

PLANCHE I

Mangelia nebula

- 1 : Coupe longitudinale de la trompe (gros. $\times 25$).
 CB : cavité buccale; cg : cellules en grappe; CP : collier nerveux péri-œsophagien; GS : glande salivaire; GV : glande à venin; O : œsophage; PM : poire musculaire; RH : rhynchodaeum; T : trompe; TB : tube buccal.
 2 : Détail des cellules en grappe (cg) (gros. $\times 400$).





R. SHERIDAN, J.-J. VAN MOL et J. BOUILLON

PLANCHE II
Mangelia nebula

- 1 : Coupe transversale au niveau du collier péri-œsophagien (gros. $\times 400$).
GV : glande à venin ; O : œsophage ; CP : collier nerveux péri-œsophagien.
2 : Coupe transversale du manteau au niveau de la cavité palléale (gros. $\times 400$).
R : rectum ; GR : glande rectale.

des mucopolysaccharides neutres. Il est, en effet, difficile de pouvoir déterminer plus précisément la nature des granules, leur affinité aux colorants variant au sein d'une même cellule et d'une cellule à l'autre.

Le pôle apical de la cellule présente quelques cils. Le conduit intermédiaire, enfin, est petit et relie la partie active de la glande au pharynx. Il est constitué par un épithélium cubique cilié semblable à celui de la cavité buccale.

c) *Glandes digestives.*

Les glandes digestives paires s'ouvrent dans l'estomac au niveau du sillon bordé par les deux typhlosolis. Leurs conduits confluent en un canal unique de structure histologique semblable à celle des typhlosolis, c'est-à-dire composé de cellules banales ciliées et de cellules glandulaires granuleuses.

Les glandes digestives sont du type tubuleux-ramifié, les tubules étant formés d'une assise de grosses cellules appartenant à deux catégories distinctes : des cellules triangulaires dites calcaires, peu abondantes et de grosses cellules renfermant un grand nombre d'inclusions polyédriques. On peut observer, dans la lumière de la glande, quelques longs cils.

Nous n'avons pas poussé plus loin l'étude histologique de cet organe qui ne semble pas, en effet, présenter de différences importantes avec la glande digestive des autres Prosobranches.

D'autre part, la complexité des cellules ne peut être valablement décrite qu'en tenant compte de leur évolution cyclique, liée à la digestion. Nous n'avons pas pu établir ce cycle car il nous a été impossible d'élever ces animaux.

d) *Glande rectale* (Planche II, 2).

La glande rectale se présente, chez *Mangelia nebula*, comme un petit tube simple, en communication avec le tube digestif au niveau de l'anus. Elle est constituée par un épithélium cubique monostratifié à bordure en brosse. Les cellules possèdent un noyau sphérique central à un ou deux nucléoles. Le cytoplasme apical phloxinophile est riche en structure à bâtonnets (mitochondries ?) ; la zone supranucléaire renferme des corpuscules prenant le Bleu alcian après oxydation. La partie basale, enfin, est traversée par un grand nombre de structures fibrillaires (bâtonnets de Heidenhain ?).

B. *Etude comparative de la trompe.*

Dans cette deuxième partie, nous envisagerons essentiellement l'étude de la trompe de divers Turridae en ne mentionnant, pour le tube digestif, que les différences observées par rapport à ce que nous avons décrit pour *Mangelia nebula*. Nous commencerons par l'espèce qui nous a semblé être la plus primitive, *Haedropleura septangularis*.

Haedropleura septangularis (Fig. 6)

Avant d'entreprendre la description de cette espèce, nous estimons nécessaire de préciser notre position concernant la taxonomie du spécimen que nous identifions comme *Haedropleura septangularis*. En effet, la description anatomique que nous allons donner de cette espèce ne correspond absolument pas aux observations faites par Smith (1967) sur *Haedropleura septangularis*. D'une part, il n'est pas possible qu'il s'agisse d'une erreur d'interprétation; d'autre part, les caractères taxonomiques de cette espèce sont clairs et rendent par conséquent peu probable toute erreur d'identification. Il est donc possible que la dénomination « *Haedropleura septangularis* » désigne, en fait, deux espèces semblables extérieurement mais différentes par leur anatomie interne. Afin d'éviter toute confusion lors de la discussion, nous ferons suivre le nom de cette espèce par (S) ou (SVB), selon que nous parlerons des observations faites par Smith (1967) ou des nôtres.

La trompe (T) de *Haedropleura septangularis* (SVB), représentée à l'état rétracté dans la figure 6, se présente comme un organe protractile logé dans le rhynchodaeum (RH). Sa structure est intermédiaire entre celle de la trompe pleurembolique des Sténoglosses et la trompe intraembolique. Elle se distingue de la première par un bulbe buccal situé à la base et non plus au sommet de la trompe (Fig. 1, B: BB) et de la seconde par l'absence de tube buccal interne libre, logé dans la lumière de la trompe (Fig. 1, C: TB).

La paroi externe de la trompe et la paroi rhynchodéale sont formées d'un épithélium cubique surmontant une assise musculaire constituée par de fines fibres circulaires externes et longitudinales internes. Les cellules épithéliales deviennent ciliées et présentent des granules protéiniques apicaux, dans la région proche du rhynchostome (RS). A ce niveau, les fibres musculaires circulaires se condensent en un sphincter (S1). On distingue également, sur les bords du rhynchostome, de grosses cellules épithéliales glandulaires (cgr) sécrétant des mucopolysaccharides acides (Tableau 3).

La paroi interne de la trompe est formée d'un tube de petite section (TB) qui s'élargit, tout à fait à l'avant, en une petite poche où vient se loger la dent radulaire. Cette poche peut être fermée postérieurement par un sphincter (S2) qui a vraisemblablement pour fonction de maintenir la dent en place lors du harponnage de la proie.

Le tube buccal ainsi que cette poche sont formés d'un épithélium pavimenteux. La poche est entourée d'un amas de cellules (cg) sécré-

FIG. 6

Haedropleura septangularis : schéma de la trompe en coupe sagittale.

B : bouche ; CB : cavité buccale ; GS : glandes salivaires ; GV : glande à venin ; O : œsophage ; PM : poire musculaire ; RH : rhynchodaeum ; RS : rhynchostome ; S1,2 : sphincters musculaires ; SL : sac des ligaments ; SR : sac radulaire ; T : trompe ; TB : tube buccal ; cg : cellules glandulaires ; cgr : cellules glandulaires rhynchodéales ; csr : cartilages sous-radulaires ; mc : muscle columellaire ; mrl : muscles rétracteurs longitudinaux.

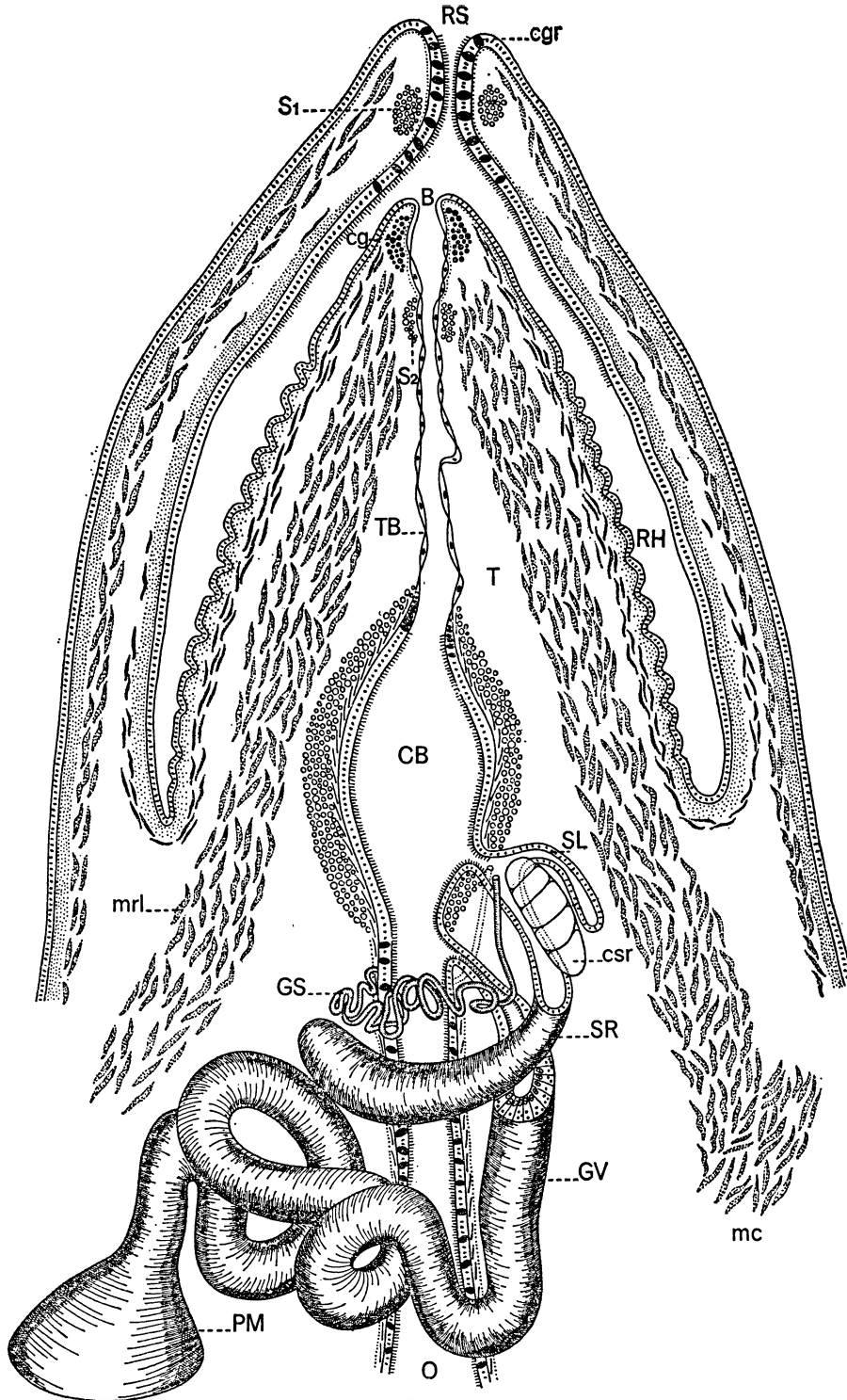


FIG. 6

tant des mucopolysaccharides acides. A la jonction du tube et de la cavité buccale (CB), on note la présence d'un grand nombre de cellules épithéliales glandulaires, semblables aux cellules glandulaires œsophagiennes de *Mangelia nebula*.

La rétraction de la trompe est assurée par des faisceaux de grosses fibres musculaires longitudinales (mrl), se rattachant à la paroi du corps. Ces muscles, très développés, envahissent tout l'espace compris entre la paroi externe et la paroi interne de la trompe.

Le tube buccal débouche postérieurement dans une cavité buccale (CB), entourée d'une épaisse gaine musculaire constituée essentiellement de grosses fibres circulaires surmontant une mince assise de fibres longitudinales.

La cavité est tapissée par un épithélium de hautes cellules ciliées, au pôle apical recouvert d'une cuticule.

La glande à venin (GV) et la radula (SR) débouchent dans la région postérieure ventrale de la cavité buccale qui se prolonge par l'œsophage (O). C'est là que réside, à notre avis, une des particularités anatomiques les plus importantes de cette espèce. En effet, contrairement aux autres Toxoglosses, *Haedropleura septangularis* (SVB) possède encore deux cartilages sous-radulaires bien développés (csr) et un sac radulaire (SR) débouchant directement dans le pharynx; il n'y a donc pas encore le petit bras du sac radulaire, présent chez les autres Toxoglosses.

De même, le sac des ligaments (SL) se trouve encore chez cette espèce sous sa forme initiale : une inflexion du sac radulaire sous les cartilages. Le système radulaire de *Haedropleura septangularis* ressemble donc à celui des Sténoglosses, mis à part le fait que les dents sont déjà typiquement toxoglosses.

La paire de glandes salivaires (GS) débouche dans le sac radulaire juste en avant des cartilages ; remontant de part et d'autre du tube digestif, elles deviennent jointives sur sa face dorsale. Plus développées que chez *Mangelia nebula*, elles sont du type tubuleux et sont peut-être ramifiées. Leur sécrétion est semblable à celle décrite chez *Mangelia nebula*.

La glande à venin débouche exactement à la limite de l'œsophage et de la cavité buccale ; elle ne présente de particularités qu'au niveau de la poire musculaire (PM) qui montre une couche musculaire interne deux fois plus épaisse que la couche externe. La sécrétion de la glande à venin se présente ici sous forme de grains allongés et non pas sphériques.

Le tube digestif proprement dit, de l'œsophage à l'anus, se distingue également par quelques différences d'ordre anatomique ou histologique dont certaines peuvent être considérées comme des caractères primitifs.

Les cellules épithéliales de l'œsophage n'ont pas de cuticule mais une ciliature bien développée, formée de longs cils. Les cellules glandulaires œsophagiennes nombreuses sont semblables à celles décrites chez *Mangelia nebula* ; la différence réside dans leur localisation. En effet, chez *Haedropleura septangularis*, on les retrouve jusque dans l'estomac antérieur, à l'origine des typhlosolis. La séparation entre

l'œsophage et l'estomac n'est pas bien tranchée, elle est seulement rendue visible par un léger étranglement.

L'estomac possède deux orifices le mettant en communication avec les glandes digestives, et situés aux extrémités du typhlosolis mineur. On peut considérer ce caractère comme primitif puisque *Mangelia nebula* est pourvu d'un estomac à orifice unique provenant de la fusion des deux conduits de l'hépatopancréas. Les typhlosolis sont bien marqués et renferment un grand nombre de cellules glandulaires stomacales typiques. Il faut noter également, à ce niveau, la présence d'une deuxième catégorie de cellules glandulaires de forme plus élancée, situées dans la région terminale des typhlosolis.

La sécrétion de ce type cellulaire se situe principalement dans la partie basale infranucléaire. L'apex de la cellule, plus mince renferme aussi quelques grains de sécrétion qui semblent constitués par des mucoprotéines neutres (test, Tableau 3).

L'intestin n'a rien de particulier si ce n'est la répartition des cellules glandulaires intestinales (Fig. 5, cgi) qui, chez cette espèce, s'étendent dans la région postérieure de l'intestin viscéral. Leur contenu cellulaire se colore par le Bleu alcian avec ou sans oxydation, ce qui n'est pas le cas pour les grains de sécrétion proprement dits qui ont la même réactivité que chez les autres espèces (Tableau 3). Les cellules glandulaires intestinales renferment donc des granules protéiniques enrobés de mucopolysaccharides acides.

En résumé, nous pouvons dire que le tube digestif de *Haedropleura septangularis* se caractérise par une ciliature présente depuis l'œsophage, par sa richesse en éléments glandulaires et la présence de deux orifices de communication des glandes digestives avec l'estomac.

Mangelia nebula

Trompe (Fig. 7 ; Planche I, 1).

Elle se présente comme un tube libre à son extrémité antérieure et dont la base est en continuité avec la paroi rhynchodéale. La lumière de cette trompe peut être oblitérée postérieurement par l'action d'un sphincter musculaire (S1) et elle s'élargit antérieurement en une petite poche sphérique. Cette dernière est limitée, en avant, par un sphincter musculaire (S2) et, en arrière, par une lamelle ciliée édifant une sorte de valvule (V). Cette poche est tapissée par un épithélium cubique cuticularisé. Les cellules ont un cytoplasme basophile finement granuleux. Certaines d'entre elles, de plus grande taille, sont associées en grappe (cg) et montrent un axe intracellulaire issu de la basale (Planche I, 2).

La paroi interne de la trompe est formée d'un épithélium cubique. La paroi externe, en plus d'un épithélium cubique cuticularisé (ect) comprend une couche musculaire sous-jacente complexe composée de fines fibres circulaires externes et de fibres longitudinales internes. La rétraction de la trompe est assurée par deux faisceaux de fibres longitudinales (mrl). Le faisceau externe, plus important, relie l'extré-

TABLEAU 3
Résultats des tests histochimiques

| | cgr | gs | cgo | cgs | mi | cgi |
|-----------------------------------|--------|----|----------|------------------|-------|-----|
| <i>Haedropleura septangularis</i> | | | | type I : type II | | |
| BAO pH 0,5 | + | + | + | ++ : ± | + | + |
| BANO-PAS | B | R | ±R | ±R : R | B | B/R |
| Tetrazonium | — | + | + | + | — | + |
| <i>Mangelia costulata</i> | | | | | | |
| BAO pH 0,5 | ++ : + | — | + | + | + | — |
| BANO-PAS | B : R | R | ±R | R | B | R |
| Tetrazonium | — : + | + | + | + | — | + |
| <i>Mangelia coarctata</i> | | | | | | |
| BAO pH 0,5 | + | + | + | + | + | — |
| BANO-PAS | B : R | R | ±R | ±R | B | R |
| Tetrazonium | + | + | + | + | — | + |
| <i>Lora rufa</i> | | | cgo:mo | | | |
| BAO pH 0,5 | + | + | + | + | + | — |
| BANO-PAS | B | R | ±R : ±BR | ±R | B ± R | R |
| Tetrazonium | ± | + | + | ± | — | ±/- |
| <i>Philbertia purpurea</i> | | | | | | |
| BAO pH 0,5 | + | ± | + | | + | — |
| BANO-PAS | R | ±R | ±R | | B | R |
| Tetrazonium | + | ± | + | | — | + |
| <i>Philbertia linearis</i> | | | | | | |
| BAO pH 0,5 | + | | | | + | — |
| BANO-PAS | B | | | | ? | R |
| Tetrazonium | — | | | | ? | + |

cgr : cellules glandulaires rhynchodéales ; gs : glandes salivaires ; cgo : cellules glandulaires œsophagiennes ; cgs : cellules glandulaires stomacales ; mi : mucocytes intestinaux ; cgi : cellules glandulaires intestinales.

mo : mucocytes œsophagiens.

B : Bleu.

R : Rouge.

mité antérieure de la trompe à la paroi du corps ; le faisceau interne, par contre, se rattache au pharynx (CB).

Les mouvements de la trompe (évagination et invagination) sont probablement facilités par la sécrétion de cellules glandulaires épithéliales (cgr), situées dans la paroi du rhynchodaeum et alternant avec des cellules banales ciliées. La sécrétion des cellules glandulaires rhynchodéales est, en effet, composée de mucopolysaccharides acides (tests, Tableau 2).

FIG. 7

Mangelia nebula : structure schématique de la trompe en coupe frontale.

B : bouche ; CB : cavité buccale ; GSd : glande salivaire droite ; GSg : glande salivaire gauche ; GV : glande à venin ; L : lumière de la glande ; O : œsophage ; RH : rhynchodaeum ; RS : rhynchostome ; SL : sac des ligaments ; S1,2,3 : sphincters musculaires ; gSR : grand bras du sac radulaire ; pSR : petit bras du sac radulaire ; T : trompe ; TB : tube buccal ; TO : tentacule oculaire ; V : valvule ; cg : cellules en grappe ; cgr : cellules glandulaires rhynchodéales ; ect : épithélium cuticularisé ; epv : épithélium pavimenteux ; lc : lame conjonctive ; mrl : muscles rétracteurs longitudinaux.

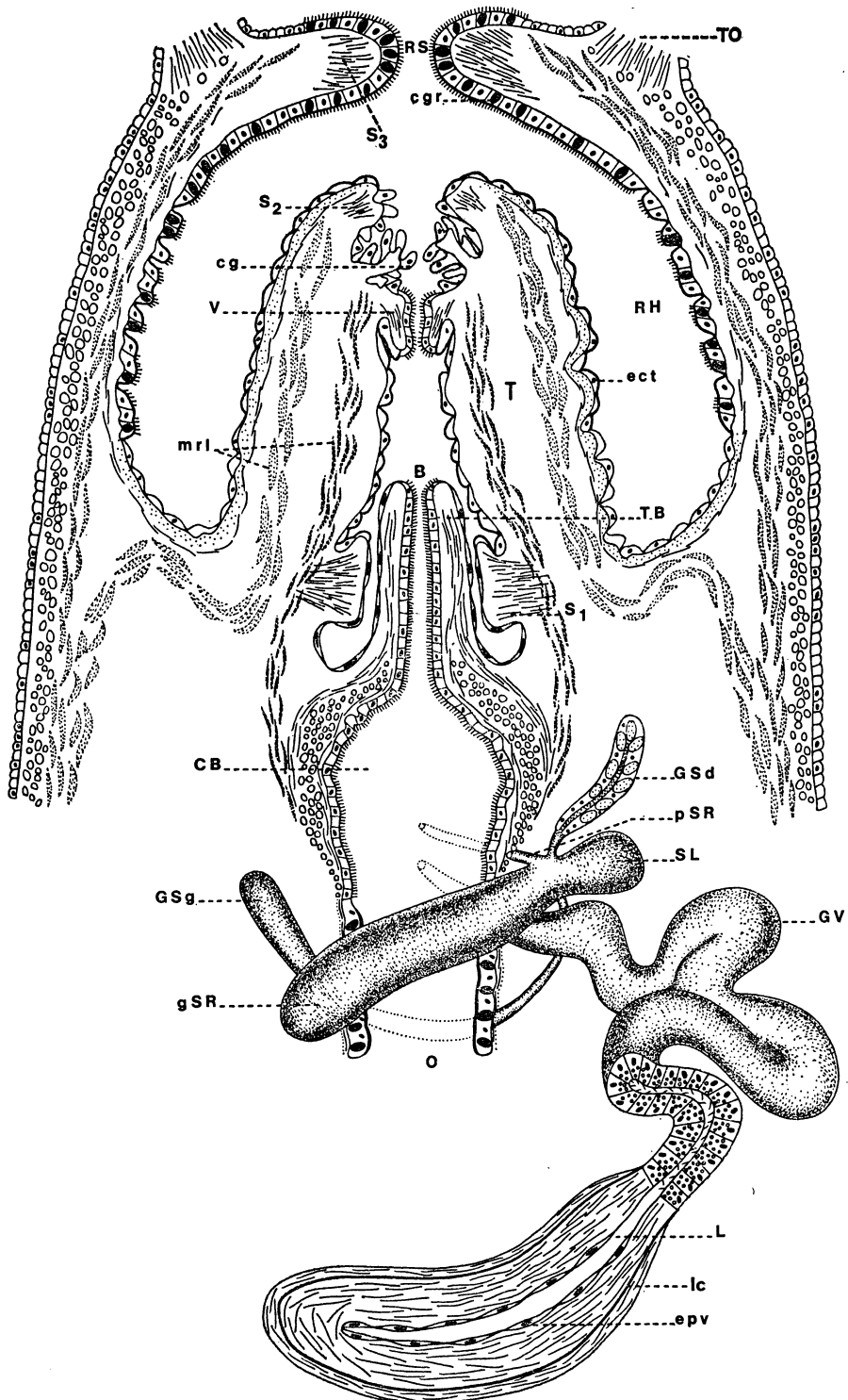


FIG. 7

La troisième partie de cet appareil proboscidien correspond au tube buccal (TB). Il s'agit d'un tube à parois minces, bordé extérieurement d'un épithélium pavimenteux et intérieurement d'un épithélium cilié semblable à celui qui tapisse la paroi ventrale de la cavité buccale (CB) ou pharynx. Dorsalement, l'épithélium de ce dernier est cuticularisé. Les parois pharyngiennes sont musculeuses, la musculature étant formée principalement de fibres circulaires, bordées de part et d'autre par des fibres longitudinales fines. Ces dernières se poursuivent dans le tube buccal et assurent sa contraction.

Deux conduits débouchent ventralement dans le pharynx, celui du sac radulaire (pSR) et celui de la glande à venin (GV). Le pharynx se poursuit dans l'œsophage.

Chez *Mangelia nebula* le grand bras du sac radulaire (gSR) passe au-dessus de l'œsophage (Fig. 7) et il est orienté de gauche à droite. En l'ouvrant, on peut voir les dents alignées en deux rangées, la pointe dirigée vers l'arrière. Elles sont acheminées dans le sac des ligaments (SL) et sont amenées ensuite dans la cavité buccale par le petit bras du sac radulaire (pSR), conduit ténu formé par un épithélium cubique cilié semblable à celui du plancher pharyngien.

Mangelia costulata

Le tube digestif de *Mangelia costulata* est fort semblable à celui de *Mangelia nebula*, seules quelques petites différences permettent de reconnaître les deux espèces lors d'une étude microscopique.

L'œsophage de *Mangelia costulata* présente une ciliature, en plus de la cuticule qui est plus mince chez cette espèce. Les affinités tinctoriales des divers types de cellules glandulaires correspondent également, dans une large mesure, à celles de *Mangelia nebula* (Tableau 3).

Mangelia coarctata

Le tube digestif est également semblable à celui de *Mangelia nebula* bien que, comme chez *Mangelia costulata*, l'œsophage présente une ciliature en plus de la cuticule et que la lumière de la glande à venin montre un plus grand nombre de cils. Signalons encore que *Mangelia costulata* et *Mangelia coarctata* possèdent un tube buccal libre identique à celui de *Mangelia nebula* mais que leur trompe est dépourvue de différenciations particulières à son extrémité.

Lora rufa

Chez cette espèce, également, nous n'avons pas observé de grandes différences. L'œsophage est cuticularisé sans ciliature et renferme deux types de cellules sécrétrices, des cellules glandulaires comme chez *Mangelia nebula* plus un grand nombre de mucocytes de même forme que les cellules précédentes, et contenant des mucopolysaccharides acides (Tableau 3). Au niveau de l'intestin, signalons également la présence d'un grand nombre de cellules glandulaires intestinales

et l'absence de mucocytes dans la région antérieure. Il n'y a qu'un seul conduit pour la glande digestive. Les glandes salivaires sont plus développées que chez *Mangelia nebula*.

Philbertia purpurea (Fig. 8).

La trompe (T) proprement dite de *Philbertia purpurea* n'a rien de particulier ; notons cependant le très faible développement de la cavité pharyngienne (CB) et la présence d'un tube buccal (TB) libre, réfléchi vers l'arrière et s'enfonçant dans l'œsophage (O).

En plus de la trompe classique, le rhynchodaeum (RH) renferme un organe volumineux, sorte de pseudotrompe (PT), provenant du développement des lèvres du rhynchostome. Elle est tapissée intérieurement et extérieurement par un épithélium cubique cilié, surmontant une mince couche de fines fibres musculaires circulaires entourant elle-même une couche de fibres longitudinales.

La rétraction de l'organe est assurée par le jeu de deux groupes de muscles rétracteurs longitudinaux externes et internes (mrl) ; des muscles transversaux (mt) assurent son aplatissement éventuel. Notons la présence d'un sphincter (S), bien développé à son extrémité libre. La lubrification du rhynchodaeum est assurée par la sécrétion de mucocytes granuleux, placés entre les fibres musculaires de la pseudotrompe et localisés principalement à l'extrémité libre de cet organe. Ils débouchent à l'extérieur par un long conduit excréteur, passant entre les cellules épithéliales.

La poire musculaire (PM) de la glande à venin (GV) est formée ici d'une seule couche de grosses fibres circulaires et non plus de fibres longitudinales et obliques comme chez les autres espèces. Cette glande renferme des grains de sécrétion de très grande taille composés d'un ensemble de petits granules.

Les glandes salivaires (GS) sont très longues et forment des circonvolutions. Les tubules sont constitués par un seul type cellulaire cilié dont la sécrétion ne présente pas d'organisation visible. Elle a la même affinité que les cellules des glandes salivaires des espèces décrites jusqu'ici, quoique la réactivité observée soit plus faible.

Le tube digestif proprement dit diffère peu de celui de *Mangelia nebula*. L'œsophage est cilié et ne possède de cuticule que dans sa région la plus antérieure. Il débouche dans un estomac de structure classique mais dépourvu de cellules glandulaires stomacales et caractérisé par la présence de deux orifices des glandes digestives. L'un d'eux se situe au niveau de la boucle terminale du tube digestif, l'autre étant plus antérieur.

Les mucocytes intestinaux, rares dans l'intestin viscéral, sont nombreux au niveau de l'anus. Les cellules glandulaires intestinales extrêmement nombreuses constituent la presque totalité des cellules de l'épithélium intestinal. Leur localisation au sein du tube digestif est semblable à celle observée chez *Mangelia nebula*.

Philbertia purpurea se caractérise donc par la présence d'une deuxième trompe — la pseudotrompe ou trompe rhynchodéale —

d'un tube buccal réfléchi, d'une cavité buccale très réduite, de deux orifices aux glandes digestives et par l'absence de cellules glandulaires stomacales.

Philbertia linearis (Fig. 9, Planche IV).

Cette espèce est remarquable par la simplification du tube digestif qui a perdu la glande à venin, la radula et les glandes salivaires, la trompe elle-même ayant disparu sous sa forme classique. Seuls subsistent une pseudotrompe et un tube buccal (TB) extrêmement réduit, situé au sommet d'un petit renflement correspondant au bulbe buccal.

La pseudotrompe a une structure semblable à celle que nous avons décrite chez *Philbertia purpurea*. Remarquons cependant la présence d'un épithélium cilié, uniquement sur la face rhynchodéale et le fort développement du sphincter antérieur (S), coiffé d'un amas de grosses cellules glandulaires (cg). Celles-ci sont formées d'une région périnucléaire dilatée et d'un long conduit excréteur. Les parties dilatées sont placées entre le sphincter et l'épithélium non cilié. Les conduits passent en avant du sphincter et viennent tous déboucher en un même point situé de l'autre côté de ce dernier, au niveau de l'épithélium cilié.

Le corps cellulaire contient un reste de sécrétion très diffus dont nous n'avons pu déterminer la nature, la fixation au Bouin l'ayant peut-être dissoute.

Les mucocytes rhynchodéaux (cgr) sont semblables aux mucocytes de *Philbertia purpurea*. Ils ont la même affinité que chez les autres espèces.

Le tube digestif s'est également simplifié par la perte d'éléments glandulaires. L'œsophage (Planche IV, 2) ne renferme pas de cellules glandulaires œsophagiennes, on y trouve seulement quelques rares mucocytes en gobelet (mg) dans la partie la plus antérieure. Il est tapissé par un épithélium particulier, formé de très hautes cellules dont l'apex est envahi, dans certains cas, par de petits granules. Ces cellules ne sont ni ciliées ni cuticularisées.

L'estomac est également dépourvu de cellules glandulaires stomacales et communique avec les glandes digestives par deux orifices ayant la même position que ceux décrits chez *Philbertia purpurea*.

L'intestin ne possède plus que quelques cellules glandulaires intestinales et, au niveau de l'anus, des mucocytes qui ont disparu dans l'intestin viscéral.

Le tube digestif de *Philbertia linearis* se caractérise donc par

FIG. 8

Philbertia purpurea : représentation schématique des structures proboscidiennes (coupe sagittale).

B : bouche ; CB : cavité buccale ; GS : glandes salivaires ; GV : glande à venin ; O : œsophage ; PM : poire musculaire ; PT : pseudotrompe ; RH : rhynchodæum ; RS : rhynchostome ; S : sphincter musculaire ; SR : sac radulaire ; T : trompe ; TB : tube buccal ; cgr : cellules glandulaires rhynchodéales ; mrl : muscles rétracteurs longitudinaux ; mt : muscles transversaux.

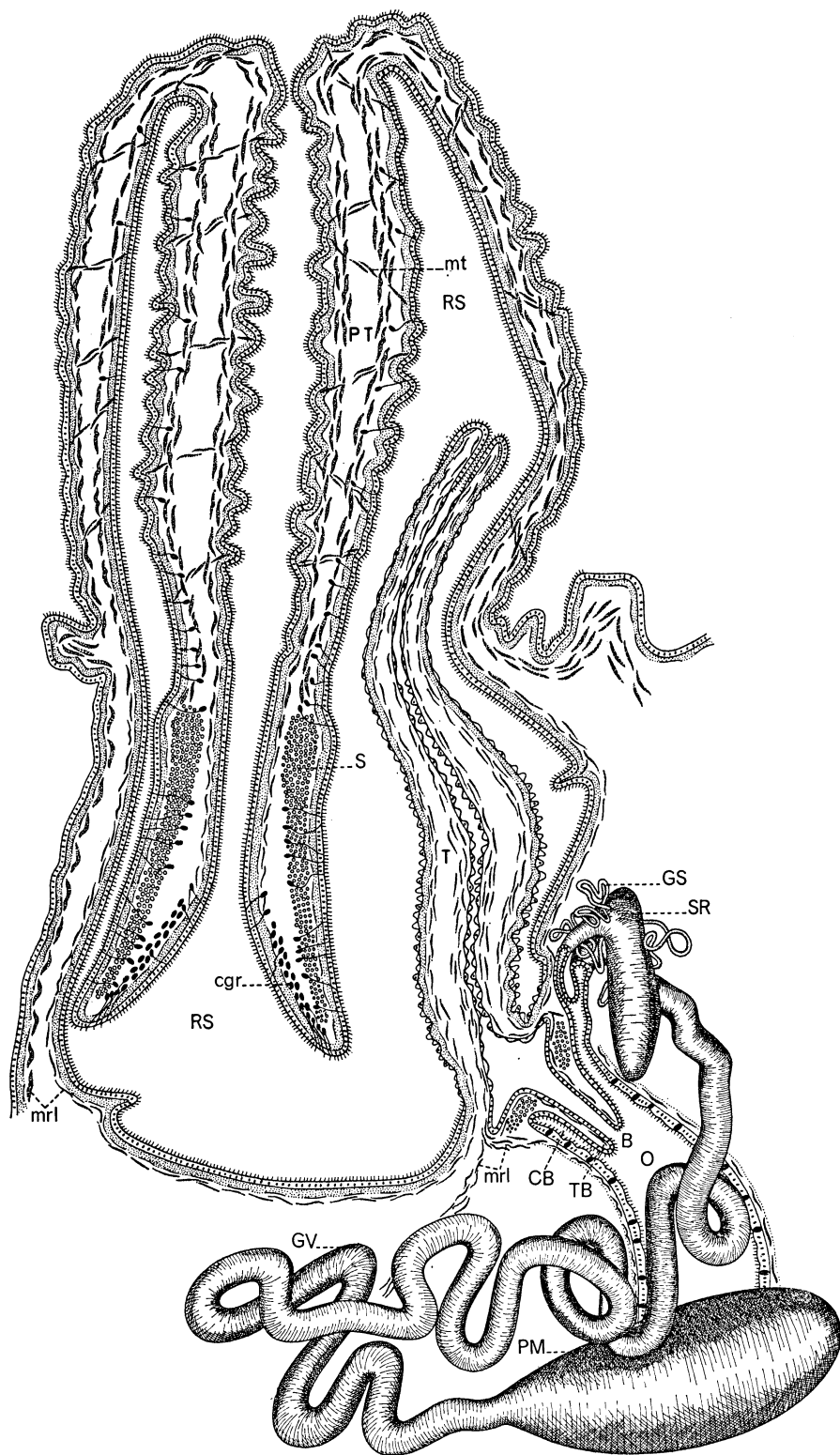
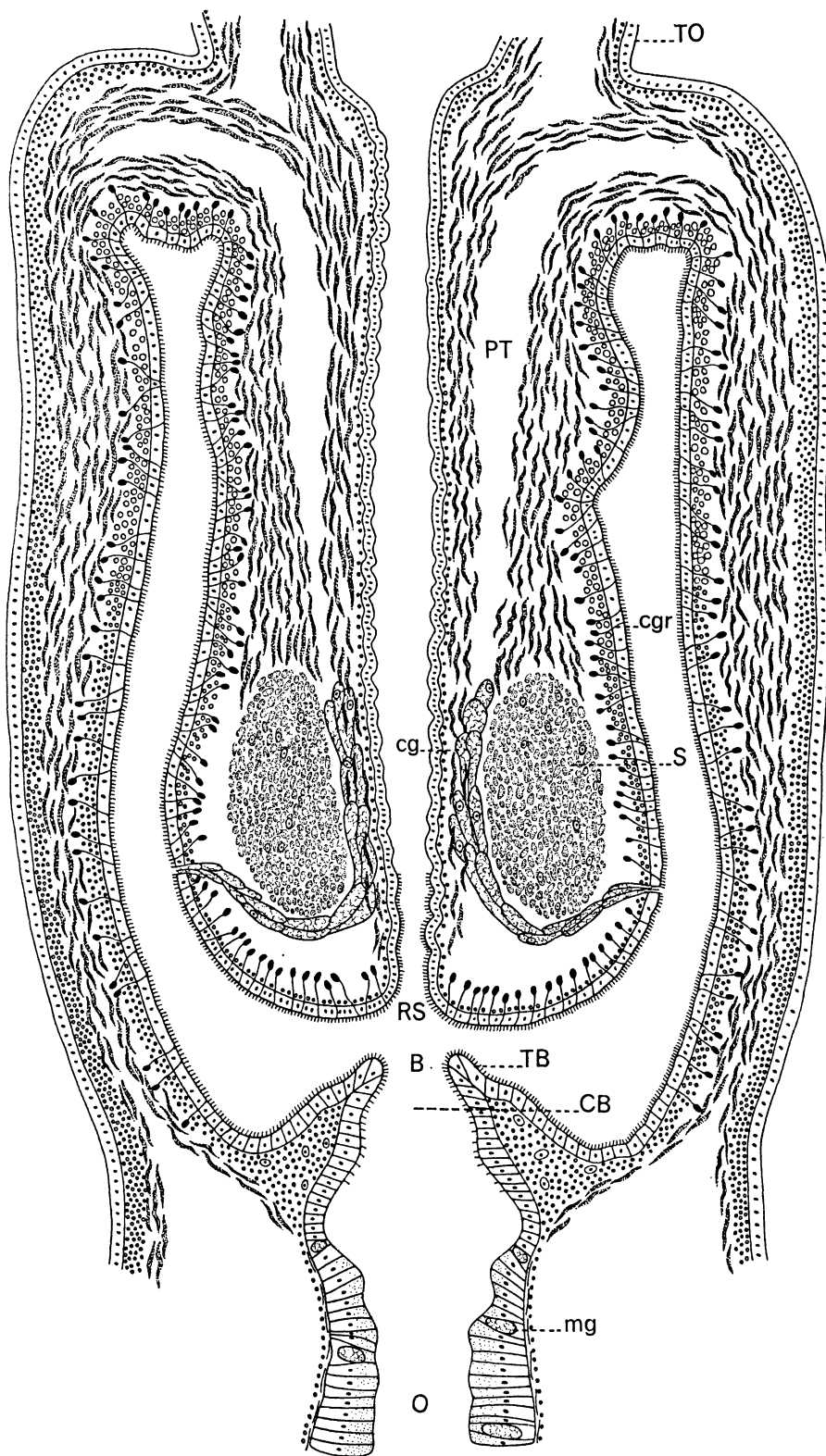


FIG. 8



une simplification extrême, sans radula, ni glande à venin, ni glandes salivaires, la trompe étant remplacée par une pseudotrompe bien développée. Il n'y a plus de cellules glandulaires œsophagiennes et stomacales et les mucocytes intestinaux ne sont présents que près de l'anus. L'estomac possède deux orifices de communication avec les glandes digestives.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

A. Tube digestif

La famille des Turridae comprend un ensemble d'espèces fort différentes, se rattachant à des groupes anatomiquement distincts, dont les bases peuvent être établies sur des caractères touchant principalement la morphologie de la trompe. En effet, le tube digestif, de l'œsophage à l'anus, n'offre que quelques variantes pouvant être considérées comme secondaires. L'absence ou la présence d'une cuticule ou d'une ciliature dans l'œsophage, l'aire de répartition d'un type de cellule glandulaire ne sont probablement que de faibles différences inter-spécifiques correspondant aux conditions écologiques propres à chaque espèce.

L'œsophage, de la cavité buccale à l'estomac, montre une paroi interne plissée longitudinalement, formée de cellules ciliées et/ou cuticularisées alternant avec des cellules glandulaires de un ou deux types. Chez *Philbertia linearis* et *Cenodagreutes* (Smith), l'œsophage est constitué par un seul type de hautes cellules montrant, chez *Cenodagreutes*, une activité sécrétrice mérocrine (Smith).

L'estomac s'est fort simplifié par rapport à celui des autres Néogastéropodes, puisqu'il ne se présente plus que sous la forme d'un simple tube replié en U, de faible diamètre. Il est dépourvu de cellules glandulaires dans la région antérieure, exception faite pour *Haedropleura septangularis* (SVB). La partie postérieure, correspondant à la région moyenne et postérieure de *Mangelia brachystoma* (Robinson), présente deux replis plus importants correspondant aux typhlosolis, se prolongeant dans la partie antérieure de l'intestin viscéral. Ils renferment de hautes cellules glandulaires de deux types chez *Haedropleura septangularis* (SVB).

Contrairement à Smith qui décrit quatre parties dans l'intestin, nous divisons arbitrairement cet organe en deux régions, un intestin antérieur ou viscéral et un intestin postérieur ou palléal. Nous estimons, en effet, que les petites différences que présente cet organe ne

FIG. 9

Philbertia linearis : schéma de la trompe en coupe frontale.

B : bouche ; CB : cavité buccale ; O : œsophage ; PT : pseudotrompe ; RS : rhynchostome ; S : sphincter musculaire ; TB : tube buccal ; TO : tentacule oculaire ; mg : mucocytes œsophagiens ; cg : cellules glandulaires ; cgr : cellules glandulaires rhynchodéales.

justifient pas de plus grandes divisions. Il est formé par un épithélium cubique cilié à bordure en brosse, les replis longitudinaux peu développés dans la région antérieure s'estompant dans la partie postérieure. Il renferme des mucocytes à ses deux extrémités, sauf chez *Lora rufa*, *Philbertia linearis* et *Mangelia brachystoma* (Robinson) et des cellules glandulaires granuleuses dans sa partie médiane.

Les glandes digestives, tubuleuses et ramifiées, sont formées de cellules à corpuscules polyédriques et de quelques cellules triangulaires. Elles débouchent dans l'estomac par un ou deux orifices.

La glande rectale, enfin, qui est un petit diverticule en cul de sac, s'ouvre dans l'intestin au niveau de l'anus. Il est placé dans une lacune hémocélienne et entouré d'un grand nombre d'amœbocytes (Robinson). Cette glande jouerait un rôle dans l'excrétion (Fretter 1946).

Deux types de glandes débouchent dans la partie antérieure du tube digestif : une paire de glandes salivaires et la glande à venin.

Les glandes salivaires tubuleuses sont formées de deux types cellulaires : des cellules de soutien ciliées et des cellules glandulaires, sauf chez *Philbertia purpurea* qui n'en renferme qu'un. Leurs conduits ne traversent pas le collier nerveux ; elles débouchent dans la partie du sac radulaire appelé « sac buccal » par Robinson. L'étude de *Haedropleura septangularis* (SVB) nous a montré que ce terme était judicieusement choisi et qu'il devrait remplacer le terme de « petit bras du sac radulaire », utilisé en général par les auteurs anglo-saxons et ne traduisant pas l'origine de cette structure.

Nous avons vu que, chez *Haedropleura septangularis*, la radula débouche encore dans la cavité buccale, c'est-à-dire qu'elle occupe la position que l'on observe chez les Sténoglosses.

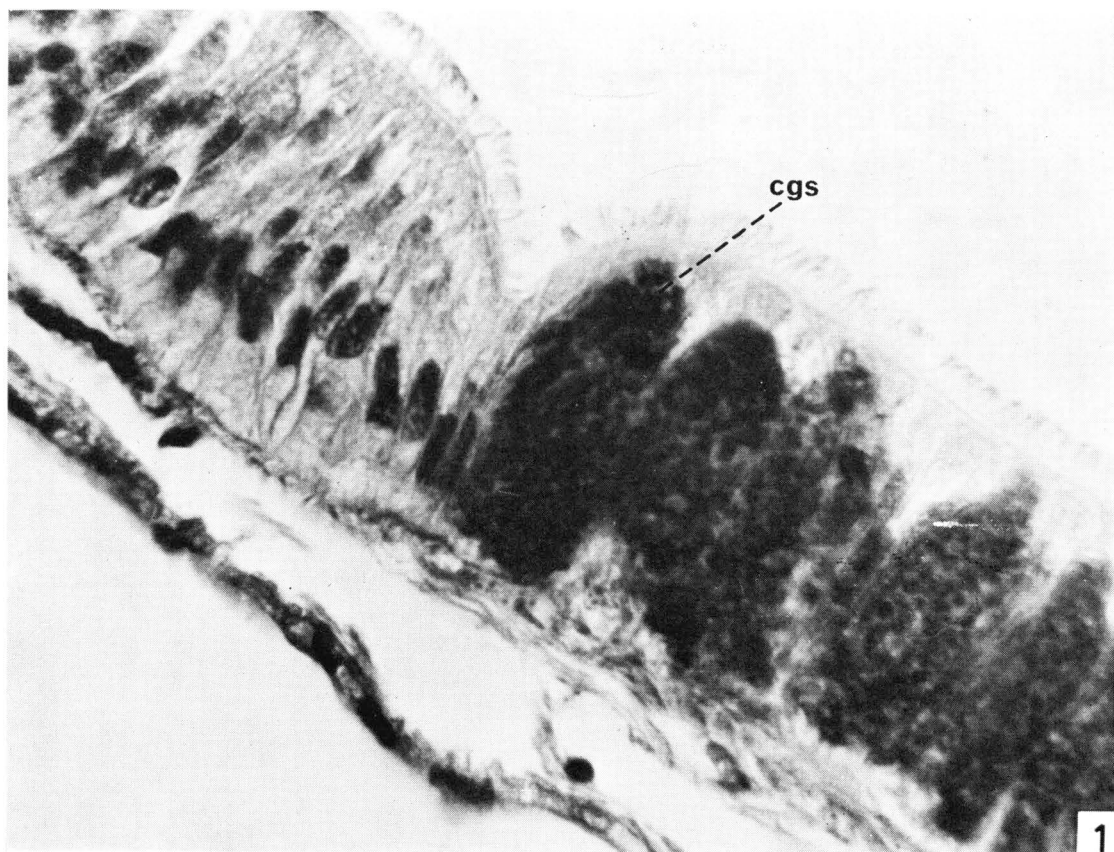
Chez les autres Toxoglosses, le sac radulaire s'est séparé de la cavité buccale par le simple enfoncement du plancher buccal avec, pour conséquence, la formation d'un petit conduit intermédiaire. Le développement de ce conduit est probablement en relation avec l'allongement des dents radulaires et est rendu nécessaire pour permettre le retournement de ces dents. Il explique également la position inhabituelle du raccord des conduits salivaires.

Dans le même ordre d'idées, il sera plus correct de remplacer le terme de sac des ligaments par celui de « caecum buccal ». La glande à venin est composée d'une poire musculaire, d'un conduit glandulaire long, formant des circonvolutions et d'un conduit sécréteur. La poire comprend deux assises musculaires, l'externe beaucoup plus mince, le rapport d'épaisseur entre ces deux couches pouvant varier d'une espèce à l'autre (les deux extrêmes étant de 1/2 chez *Haedropleura septangularis* et 1/8 chez *Mangelia nebula*). La glande elle-même a la même structure chez toutes les espèces ; elle est formée d'une assise de cellules glandulaires alternant avec quelques cellules

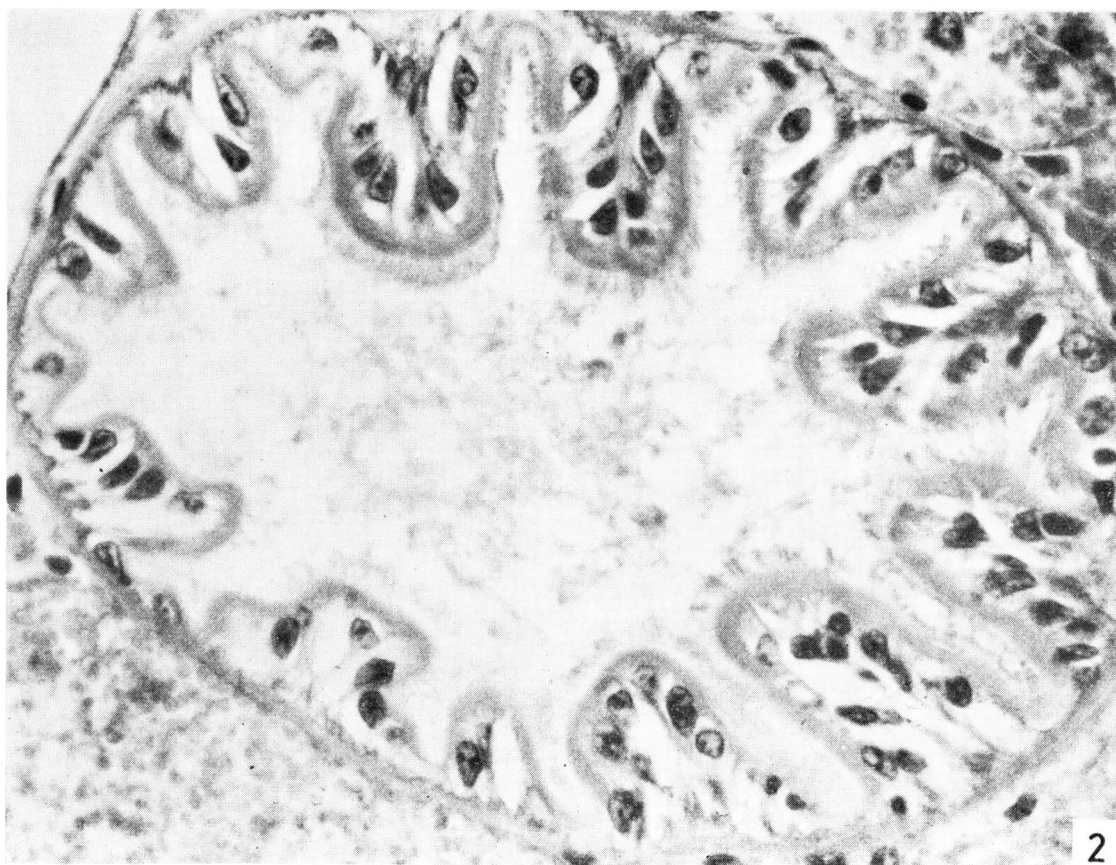
PLANCHE III

1 : *Haedropleura septangularis* : typhlosolis (gros. $\times 400$).
cgs : cellules glandulaires stomacales.

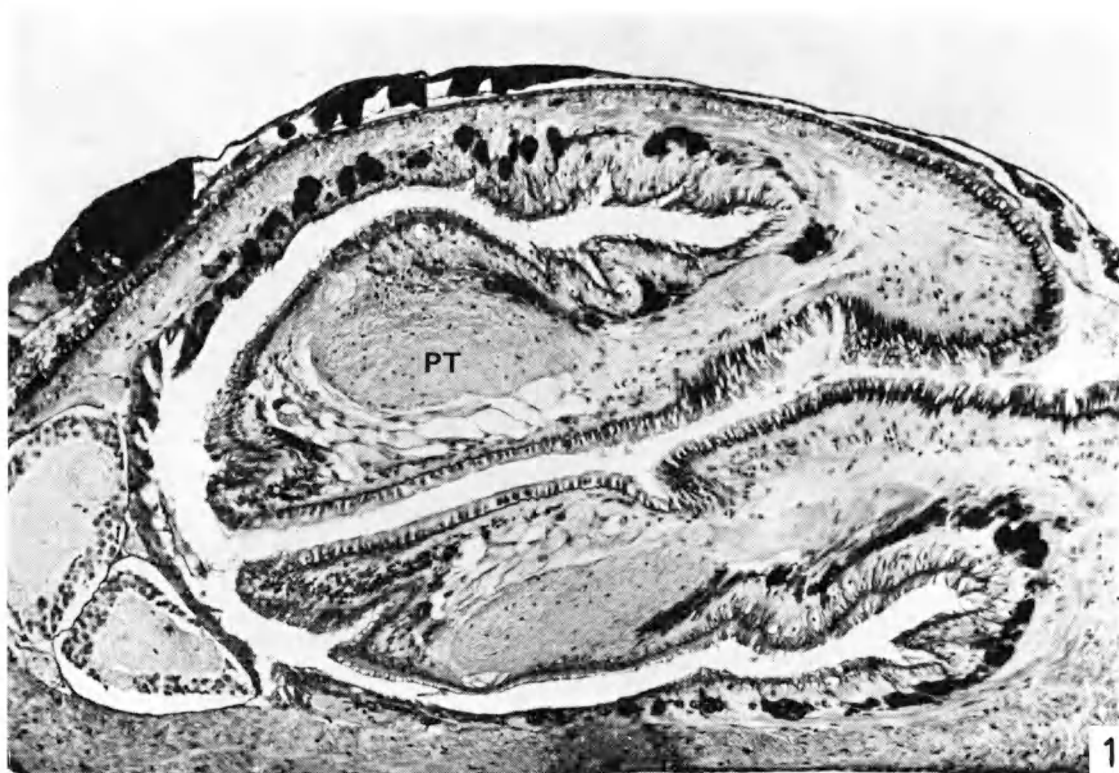
2 : *Mangelia nebula* : coupe transversale de l'estomac antérieur (gros. $\times 400$).



1



2



R. SHERIDAN, J.-J. VAN MOL et J. BOUILLON

PLANCHE IV

1 : Coupe longitudinale de la trompe (gros. $\times 100$).

PT : pseudotrompe.

2 : Œsophage (gros. $\times 600$).

de soutien et débouche dans la partie postérieure du pharynx ou légèrement en arrière de celui-ci.

En résumé, le tube digestif des Turridae se caractérise par la simplification poussée de ses structures, intéressant principalement l'estomac et la réduction des glandes annexes de l'œsophage antérieur. Ils ne possèdent plus qu'une seule paire de glandes salivaires et une glande à venin.

B. Considérations phylogénétiques.

Le mode de prédation caractéristique des Toxoglosses requiert la présence d'un ensemble d'organes volumineux, tels que la glande à venin et la radula, dont l'existence semble difficilement compatible avec la persistance d'une trompe pleurembolique. En effet, dans un tel type de structure, le complexe pharyngien se trouve toujours rattaché au sommet de la trompe et doit, par conséquent, accompagner celle-ci lors de ses déplacements.

Toutefois, l'enchevêtrement des éléments de ce complexe, ainsi que la présence de nombreuses attaches conjonctives et musculaires, rendent un tel déplacement à peu près impossible et nous estimons dès lors que le type de prédation des Toxoglosses n'a pu apparaître que corrélativement à la formation de nouvelles structures proboscidiennes ayant comme caractéristique principale l'acquisition pour la trompe d'une autonomie de mouvement par rapport au complexe pharyngien (sac radulaire, glandes salivaires, glande à venin).

Les travaux de Robinson, Smith, ainsi que nos propres observations montrent que cette condition a été réalisée chez les Turridae par l'apparition de quatre nouveaux types de trompes, tous caractérisés par la présence d'un bulbe buccal à la base de la trompe, mais différant entre eux par l'origine et la structure de la trompe elle-même.

Le premier type de trompe a été décrit chez *Haedropleura septangularis* (SVB) (Fig. 6 et 10, C). Il est défini par la présence d'un bulbe basal communiquant avec l'extérieur par l'intermédiaire d'un tube buccal qui limite la trompe du côté interne. Cette trompe dérive probablement d'un type acrembolique. En effet, rappelons qu'Amaudrut explique le passage de la trompe acrembolique à la trompe pleurembolique par la simple croissance de la partie antérieure de la trompe acrembolique située en avant des muscles rétracteurs, ce qui a amené la formation d'une partie non invaginable, enclose dans le rhynchodaeum (Fig. 1 et 6, A, B).

Il est probable qu'un mécanisme semblable soit à l'origine de la trompe de *Haedropleura septangularis* avec cette différence importante que, chez les Sténoglosses, la croissance de la trompe s'est accompagnée d'un allongement de l'œsophage alors que chez les Toxoglosses ce n'est pas l'œsophage mais le tube buccal qui s'est développé.

De cette différence importante, a résulté la présence d'un bulbe buccal au sommet de la trompe, chez les Sténoglosses à trompe pleurembolique et, à la base, chez les Toxoglosses.

En conséquence, nous considérerons la trompe de *Haedropleura septangularis* (SVB) comme le type fondamental des Toxoglosses duquel nous ferons dériver tous les autres types décrits chez les Turridae.

La trompe de *Mangelia brachystoma* (Fig. 10, E), décrite par Robinson, est formée de deux tubes emboîtés, le tube externe étant, comme le suppose Robinson et comme le prouve sa structure histologique, un simple repli de la paroi de la trompe ayant acquis une structure permanente par la formation de « ponts » musculaires et conjonctifs reliant les deux parois. On peut considérer ce repli comme conséquence de l'allongement de la trompe : il correspondrait simplement à un état de contraction de la paroi de celle-ci lors de sa rétraction dans le rhynchodaeum. Initialement transitoire (Fig. 6, D), il serait devenu permanent au cours de l'évolution par la formation de « ponts » unissant ses deux parois.

Le tube interne, lui, correspond à la trompe de *Haedropleura septangularis* ou, du moins, à sa partie antérieure. Il est, en effet, parcouru dans toute sa longueur, par le tube buccal.

Nous supposons que cette trompe a donné naissance à la trompe intraembolique, décrite par Smith et que nous avons observée chez *Mangelia nebula*, *M. costulata*, *M. coarctata* et *Lora rufa* (Fig. 10, F), par spécialisation du tube externe et réduction du tube interne (= tube buccal). Nous ne voyons pas, en effet, de différences importantes entre le tube externe et la trompe intraembolique, si ce n'est au niveau des muscles circulaires internes, condensés en un ou plusieurs sphincters chez les Turridae à trompe intraembolique.

On peut donc considérer la trompe de *Mangelia brachystoma* comme un stade intermédiaire d'une lignée évolutive menant de la trompe de *Haedropleura septangularis* à la trompe intraembolique avec, comme conséquence principale, la formation d'un organe exsertile, totalement indépendant du bulbe buccal, et d'un tube buccal réduit ne limitant plus la trompe du côté interne mais libre et indépendant dans la lumière de la trompe néoformée.

Avec le quatrième type de trompe, appelé polyembolique par Smith (Fig. 10, H) nous voyons apparaître une structure tout à fait nouvelle provenant du développement du trocart, c'est-à-dire de la partie du corps située en avant des tentacules, limitée extérieurement par les téguments du corps et, intérieurement, par la paroi rhynchodéale. Nous observons, en fait, les divers stades évolutifs intermédiaires entre la trompe intraembolique et la trompe polyembolique. C'est ainsi que *Philbertia purpurea* possède les deux (Fig. 10, G), que *Cenodagreutes* montre déjà une régression très nette de la trompe intraembolique (Fig. 10, H) alors que *Philbertia linearis* en est tout

FIG. 10

Schéma évolutif de la trompe des Toxoglosses (pas à l'échelle).

A2, B2, C2 : trompes en extension ; A1, B1, C1, D à L : trompes en contraction :
C : *Haedropleura septangularis* (SVB) ; D : intermédiaire hypothétique ; E : *Mangelia brachystoma* ; F : *Mangelia nebula* ; G : *Philbertia purpurea* ; H : *Cenodagreutes* sp. ; I : *Philbertia linearis* ; J : *Hastula cinerea* ; K : *Terebra dimidiata* ; L : *Conus* sp.

à fait dépourvu (Fig. 10, I). Parallèlement à cette évolution touchant la trompe, nous observons une régression du complexe pharyngien s'amorçant déjà chez *Philbertia purpurea* par la réduction du bulbe buccal pour aboutir chez *Philbertia linearis* à la disparition complète du bulbe ainsi que de la glande à venin, de la radula et des glandes salivaires, seul subsistant un petit tube buccal dont la lumière peut être fermée par un sphincter musculueux.

L'évolution vers l'acquisition d'une trompe polyembolique est assez surprenante puisqu'elle mène finalement à la disparition de tous les organes caractéristiques des Toxoglosses. Il est vraisemblable qu'elle correspond en réalité à l'adaptation à un régime alimentaire et à un mode de nutrition très particuliers à ces Toxoglosses spécialisés, qu'il serait heureux de pouvoir déterminer.

Il est extrêmement intéressant de constater que les Terebridae ont évolué de façon analogue, comme le montrent les travaux de Bouvier 1887, Amaudrut 1898, Marcus et Marcus 1960 et Rudman 1969. On observe en effet, chez les formes les plus spécialisées d'entre eux, l'apparition d'une trompe polyembolique dont le développement s'est accompagné de la régression de la trompe initiale et de la disparition de la radula et de la glande à venin (Fig. 10, J, K). Signalons que, dans cette famille, la trompe initiale est semblable à celle que nous avons décrite chez *Haedropleura septangularis* (SVB). Comme dans le cas de la lignée décrite chez les Turridae, il existe, chez les Terebridae, tous les stades régressifs intermédiaires. Ainsi, certains Terebridae possèdent encore une radula et une glande à venin (*Terebra babylonica*, Rudman ; *Hastula cinerea*, Marcus et Marcus), alors que d'autres ont perdu la radula (genre *Terebra* décrit par Troschel), la glande à venin (*Terebra duplicata* Lam., Bouvier), ou encore les deux (*Terebra dimidiata* Lam., Bouvier). Chez les premiers, la pseudo-trompe est encore petite (*Hastula cinerea*) alors que, chez les derniers, elle est très développée (*Terebra dimidiata* Lam.).

Nous sommes donc en présence d'une convergence adaptative puisque les Turridae à trompe polyembolique ont évolué à partir de formes possédant une trompe de type intraembolique, alors que les Terebridae primitifs en ont une dont la structure se rattache au type décrit chez *Haedropleura septangularis* (SVB), c'est-à-dire limitée intérieurement par le tube buccal. Les Terebridae auraient donc évolué à partir de Turridae possédant une trompe du type décrit chez *Haedropleura septangularis* (SVB).

De même, les travaux de Hermitte, Shaw, Hinegardner, Endean-Duchemin et Martoja nous font supposer que c'est également à partir de ces formes qu'auraient évolué les Conidae. En effet, leur trompe est toujours limitée intérieurement par un tube buccal (Fig. 10, L). Une étude plus poussée des deux dernières familles sera cependant nécessaire pour confirmer cette hypothèse.

En conclusion, il nous semble que la forme ancestrale des Toxoglosses se situe parmi les Mésogastéropodes proboscifères, cette évolution étant selon nous indépendante de celle qui mène aux Néogastéropodes Sténoglosses. En effet, chez les Sténoglosses, le bulbe buccal se trouve toujours attaché au sommet de la trompe alors que chez les Toxoglosses, il se situe à la base.

La forme la plus primitive décrite par nous se trouve présente chez *Haedropleura septangularis* (SVB). Il est possible que ce soit à partir de Turridae possédant un tel type de trompe qu'aient apparus les Conidae et les Terebridae mais une étude plus détaillée des deux familles sera nécessaire pour confirmer cette hypothèse.

Nous supposons également que ce type de trompe a donné naissance, au cours de l'évolution, à un organe exsertile dérivant d'un repli de la paroi de la trompe et qui a reçu le nom de trompe intra-embolique. De ce dernier groupe de Turridae, seraient issues les formes à trompe polyembolique. Cette transformation étant accompagnée de la régression du complexe pharyngien, c'est-à-dire de la glande à venin, des glandes salivaires et de la radula, nous estimons qu'elle correspond à une adaptation à un nouveau mode de nutrition qu'il serait intéressant d'étudier plus particulièrement, d'autant plus que l'on retrouve par convergence des structures identiques chez les Terebridae les plus spécialisés.

Il est évident que nos conclusions devraient trouver dans l'avenir une vérification s'étayant sur l'étude d'un plus grand nombre de genres de Turridae.

Summary

The digestive tract of seven species of Turridae (*Lora rufa*, *Mangelia costulata*, *M. coarctata*, *M. nebula*, *Philbertia linearis*, *Ph. purpurea*, *Haedropleura septangularis*) has been the object of morphological, histological and histochemical studies. Its structure, compared to Stenoglossa (Muricoidea, Buccinoidea, Volutoidea), appears much simpler.

There is a strong reduction of the salivary glands and of the stomach which has only retained the typhlosolis as ancestral structure. The poison gland is similar to that found in Conidae and Terebridae. It disappears in *Philbertia linearis* where the radula and the salivary glands are also missing.

Attention has been focused on the anterior part of the digestive tract and an evolutive scheme of the proboscis of Toxoglossa is proposed. It appears that Toxoglossa originated independently of Stenoglossa, from a group possessing an acrembolic proboscis.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALPERS, F., 1931 b. — Zur Kenntnis der Anatomie von *Conus lividus* Brug. besonders des Darmkanals. *Jena Z. Naturw.* 65, pp. 587-658.
- AMAUDRUT, A., 1898. — La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, série 8, 7, pp. 1-291.
- BERGH, R., 1895. — Beiträge zur Kenntnis der Coniden. *N. Acta. d. Ksl. Leop. Carol. Deutsche Akademie der Naturfor.* LXV 2.
- BOUVIER, E.L., 1887. — Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches. *Ann. Soc. Nat. Zool.*, série 7, 3, pp. 1-510.
- CLENCH, W.J., 1946. — The poison cone shell. *Occ. pap. Mollusks Haw.* 1, pp. 49-80.
- ENDEAN, R., DUCHEMIN, C., 1967. — The venom apparatus of *Conus magus*. *Toxicon* 4, 4, pp. 275-284.
- FRANC, A., 1952. — Notes écologiques et anatomiques sur *Philbertia purpurea* (Montagu). *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* 24, pp. 302-305.
- FRETTER, V., 1946. — The pedal sucker and anal gland of some British Stenoglossa. *Proc. Malac. Soc. Lond.* 27, pp. 126-130.
- HERMITTE, L.C.P., 1946. — Venomous marine molluscs of the genus *Conus*. *Trans. Soc. Trop. Med. Hyg. Lond.* 396, pp. 485-512.

- HINEGARDNER, R.T., 1958. — The venom apparatus of the cone shell. *Hawai Med. Jour.* 17, pp. 533-536.
- MARCUS, E. and MARCUS, E., 1960. — On *Hastula cinerea*. *Zoologia* 23, pp. 25-66.
- MARTOJA, M., 1960. — Données histologiques sur l'appareil venimeux de *Conus mediterraneus* Brug. *Ann. Sc. Nat. Zool. sér.* 12, 2, pp. 513-523.
- RISBEC, J., 1953. — Observations sur l'anatomie des Terebridae néocalédoniens. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* 25, pp. 576-583.
- RISBEC, J., 1955. — Considérations sur l'anatomie comparée et la classification des Gastéropodes Prosobranches. *J. Conchylol.* 95, pp. 45-82.
- ROBINSON, E., 1960. — Observations on the Toxoglossan Gastropod *Mangelia brachystoma* Phil. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 135, pp. 319-338.
- RUDDMAN, W.B., 1969. — Observations on *Pervicacia tristis* (Deshayes 1859) and a comparison with other Toxoglossan gastropods. *Veliger USA* 12, 1, pp. 53-64.
- SHAW, H.O.N., 1915. — On the anatomy of *Conus tulipa* L. and *Conus textile* L. *Quart. J. Micros. Sc.* 60, pp. 1-60.
- SMITH, E.H., 1967. — The proboscis and oesophagus of some British Turrids. *Trans. roy. Soc. Edinburgh* 67, 1.
- SMITH, E.H., 1967. — The Neogastropod stomach, with notes on the digestive diverticula and intestine. *Trans. roy. Soc. Edinburgh*, 67, 2, pp. 23-42.
- SMITH, E.H., 1967. — Two new species of British Turrids. *Veliger* 10 (1), pp. 1-4.
- TROSCHEL, 1866. — Das Gebiss der Schnecken. 2.