

ÉTUDE HISTOLOGIQUE DU TUBE DIGESTIF DE DEUX CÉPHALOPODES, *ELEDONE CIRROSA* (OCTOPODA) ET *ILLEX ILLECEBROSUS* (TEUTHOIDEA) AU COURS DE LA DIGESTION.

par

Renata Boucher-Rodoni

Station biologique de Roscoff.

Résumé

Cette étude du tube digestif a permis de préciser la structure histologique des différents organes et leurs modifications au cours de la digestion, chez deux espèces de Céphalopodes : *Eledone cirrosa* et *Illex illecebrosus*.

La partie antérieure du tube digestif, dotée d'un revêtement cuticulaire, est passive en ce qui concerne la digestion. Son rôle se limite au stockage (jabot), et au convoyage (œsophage). L'estomac est, de plus, un site où se déroule la digestion des aliments mais grâce à des enzymes d'origine hépatique. Les substances de nature mucopolysaccharidique (cæcum et intestin) et protéinique (boules du foie) sont sécrétées de façon rythmique. Le foie d'*Eledone* passe par deux phases de sécrétion pendant la digestion et garde probablement les boules, supports des enzymes digestives, dans ses cellules entre les repas, lorsque l'animal se nourrit régulièrement. Le foie d'*Illex* sécrète des boules seulement après la première heure de digestion et semble stocker ses enzymes, entre les repas, dans l'estomac et le cæcum.

Introduction

La structure du tube digestif des Céphalopodes et la fonction de ses différentes parties ont été étudiées par plusieurs auteurs, notamment Enriques (1902), Cuénot (1907), Bidder (1950, 1957, 1966), Capurro (1961), Boucaud-Camou (1967, 1968, 1969, 1971, 1972 a et b, 1973, 1974). Les espèces étudiées présentent entre elles des analogies mais également des différences qui sont parfois considérables ; aussi, toute généralisation a priori à l'ensemble du groupe, des résultats obtenus pour une espèce donnée est à éviter, comme le remarquent Bidder (1957) et Erspamer (1952). Bidder signale, en outre, que l'aspect de certains organes peut être modifié en cours d'activité digestive. J'ai donc essayé de suivre histologiquement l'évolution des épithéliums des différents organes du tube digestif au cours de la digestion chez *Eledone cirrosa* (1), espèce benthique et *Illex illecebrosus* (2), espèce pélagique.

(1) Etude expérimentale réalisée au Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, France.

(2) Etude expérimentale réalisée au Marine Sciences Research Laboratory, Memorial University, St-John's Newfoundland, Canada.

Méthodes

Après capture, les animaux ont subi un certain temps de jeûne (3 à 4 jours pour *Eledone*, 1 à 2 jours pour *Illex*) afin de vider totalement leur tractus digestif. Un individu de chaque espèce à jeun a servi de témoin. Les animaux ont ensuite été nourris (un crabe *Carcinus maenas* pour *Eledone*, un poisson *Mallotus villosus* pour *Illex*) puis sacrifiés à des temps croissants après la capture de la proie : 1 à 24 heures avec des intervalles de 3 ou 4 heures pour *Eledone* ; de 1 à 7 heures avec des intervalles de 1 heure pour *Illex*. Les différents organes, prélevés rapidement, ont été fixés au Bouin et au Carnoy, puis inclus à la paraffine. Les coupes, d'une épaisseur de 4 à 7 μ , ont été traitées suivant différentes techniques de coloration :

- Trichrome de Masson, variante de Goldner et parfois également Mallory (topographie générale) ;
- P.A.S. (Hotchkiss-Mc Manus), (mucopolysaccharides neutres) ;
- Bleu Alcian (mucopolysaccharides acides) ;
- P.A.S. et Bleu Alcian combinés ;
- Alloxane-Schiff et parfois aussi Deitsch et Bleu de bromophénol mercurique (protéines).

Quelques fragments de foie (*Eledone* ont fait l'objet de coupes semi-fines après fixation au tétroxyde d'Osmium et enrobage à l'Epon. Elles ont été colorées au Noir Soudan B ; Noir Soudan B et Picrofuchsine ; Azur II et Bleu de Méthylène.

En ce qui concerne *Eledone cirrosa*, deux séries de prélèvements ont été réalisées : une première série en janvier-février 1970 à température ambiante (10-12 °C) et une deuxième série à la même époque de l'année suivante en chambre à température constante, à 15 °C.

Illex illecebrosus a été étudié uniquement à température ambiante (8-13 °C) et une seule série de fixations histologiques (pas toujours satisfaisantes) a été réalisée. Il me paraît néanmoins souhaitable de prendre également ces résultats en considération. Cette espèce pélagique étant assez difficile à étudier expérimentalement, les données, aussi fragmentaires qu'elles soient, ne peuvent qu'aider à la compréhension de la dynamique de sa digestion.

RÉSULTATS

Le tube digestif d'*Eledone cirrosa* et *Illex illecebrosus* diffère anatomiquement essentiellement par :

- la présence d'un jabot chez *Eledone*, absent chez *Illex* ;
- un estomac de taille plus importante chez *Illex* que chez *Eledone*, présentant deux épaississements latéraux chez l'Octopode mais pas chez le Teuthoïdé ;
- la présence d'un sac cæcal chez *Illex*, augmentant considérablement la capacité de cet organe. Chez l'Octopode, le caecum se limite à la partie spiralée ;
- un foie (1) arrondi englobant le pancréas et la poche de l'encre chez *Eledone*, alors que le pancréas est une élaboration spongieuse des canaux hépatiques et que la poche de l'encre est posée sur le foie oblong d'*Illex* ;

1) Bien qu'incorrecte, la terminologie «foie» et «pancréas» est conservée pour des raisons de clarté (voir Boucaud-Camou, Boucher-Rodoni et Mangold, sous presse).

- des glandes salivaires antérieures incluses dans le bulbe buccal chez *Illex*, posées sur le bulbe buccal dont elles peuvent aisément être détachées, chez *Eledone* ;
- un intestin formant postérieurement une boucle chez *Eledone*, alors que cet organe est un tube droit chez *Illex*.

Œsophage

La nourriture ingérée, après passage dans la cavité orale, est convoyée par mouvements musculaires de l'œsophage et du jabot (*Eledone*) vers l'estomac. La musculature de l'œsophage se compose d'une couche externe de muscles circulaires et de bandes internes de muscles longitudinaux (Bidder, 1966).

Ces couches musculaires et le revêtement cuticulaire de l'épithélium sont très extensibles. La cavité orale, l'œsophage des deux espèces et le jabot d'*Eledone*, sont tapissés par un épithélium, simple, bathyprismatique, à noyau ovoïde médio-inférieur, sécrétant une cuticule d'épaisseur variable (Planche I, 1). Celle-ci se colore avec le PAS et avec l'Alloxane, mais ne réagit pas au Bleu Alcian. Elle serait donc de nature glycoprotéinique neutre, comme chez *Sepia* (Boucaud-Camou, 1967). La membrane basale des cellules épithéliales est PAS positive. Capurro (1961) note, chez *Octopus vulgaris*, la présence, à l'extrémité apicale de ces cellules épithéliales, de stéréocils correspondant sans doute à la zone fibrillaire formative décrite par Bidder (1950) chez *Loligo*. Boucaud-Camou (1968) signale, chez *Sepia officinalis*, une telle bordure apicale fibrillaire. Une structure analogue est également présente chez *Eledone* et *Illex* (Planche I, 1). Chez ce dernier, les cellules de l'œsophage sont plus basses que celles de la cavité buccale.

Les épithéliums de la cavité buccale, du jabot (*Eledone*) et de l'œsophage ne subissent pas de modifications histologiques au cours de la digestion.

Estomac

L'estomac est le siège de la digestion gastrique préliminaire. Par mouvements musculaires, il mélange la nourriture et la convoie vers le caecum et l'intestin. Sa musculature est composée d'une couche externe circulaire, d'une couche interne longitudinale et d'une couche interne de paquets de muscles qui sont entremêlés (Graziadei, 1960). Ces couches musculaires, surtout lorsque l'estomac est contracté, sont beaucoup plus épaisses que celles de l'œsophage ou de l'intestin.

L'épithélium stomacal est comparable par son aspect à celui de la cavité buccale, du jabot (*Eledone*) et de l'œsophage, présentant également une cuticule qui est cependant nettement plus épaisse et une zone fibrillaire entre l'extrémité apicale des cellules et la cuticule (Planche I, 2 a).

La diminution de taille des cellules épithéliales, déjà notée dans l'œsophage, s'accroît encore dans l'estomac d'*Illex* et la zone fibrillaire est environ trois fois plus épaisse que dans l'œsophage et la cavité buccale (Planche 1, 2a et b). Chez *Eledone*, la taille des cel-

lules et l'épaisseur de la zone fibrillaire ne varient pas notablement entre les différents organes.

Les cellules épithéliales de l'estomac d'*Illex* diffèrent donc de celles d'*Eledone*, par une taille nettement inférieure, par une zone fibrillaire beaucoup plus haute et une cuticule PAS négative, alors qu'elle est PAS positive chez l'Octopode. Seules la membrane basale et la zone fibrillaire sont PAS positives chez *Illex*.

Chez les deux espèces, aucune modification notable de l'épithélium stomacal ne paraît intervenir en cours d'activité digestive. L'estomac est donc un organe passif en ce qui concerne la digestion, ainsi que l'avait noté Bidder (op. cit.).

Caecum

Chez les deux espèces, la paroi du caecum est mince. Il est tapissé par un épithélium cilié, comportant un certain nombre de cellules sécrétrices. Capurro (1961) et Bidder (1966) ont donné des descriptions détaillées de cet organe fort complexe. Il se compose de plusieurs régions distinctes dont l'anatomie et les fonctions sont différentes. Mon but étant de suivre les modifications temporelles, j'ai essentiellement pris en considération les glandes des feuillets et les feuillets ciliés, régions présentes sur toutes les coupes.

Les glandes, en grappes, tubuleuses, se rencontrent surtout au sommet des feuillets primaires (Planche I, 3). Leur sécrétion est à dominance PAS positive et cette réactivité ne varie pas au cours de la digestion. L'épithélium des feuillets comprend des cellules ciliées, hautes, à noyau allongé médio-inférieur. La ciliation est plus importante dans les creux des feuillets qu'à leur sommet. L'extrémité apicale des cellules est riche en granulations mucopolysaccharides acides (PAS et Bleu Alcian positives). Des grains de mucopolysaccharides neutres sont également présents, dispersés dans le cytoplasme (Planche I, 4). En fin de digestion, on note des inclusions vides, surtout au sommet des feuillets et correspondant probablement aux lipides absorbés (Planche I, 5). Parmi ces cellules ciliées, se trouvent des cellules sécrétrices de mucopolysaccharides [PAS et (ou) Alcian positives], à noyau basai. Ainsi que les décrit Boucaud-Camou (1973) chez *Sepia*, ces cellules ont « la forme d'un flacon allongé, au col long et mince, au corps élargi dans sa partie médiane et rétréci dans sa partie basale ». Leur abondance est particulièrement forte près des glandes et dans le creux des feuillets.

Chez *Eledone cirrosa*, le caecum paraît synthétiser et sécréter essentiellement des mucopolysaccharides neutres. Chez l'animal à jeun observé, ils sont prépondérants. Au cours de la digestion, il y a une alternance de dominance neutre et acide en ce qui concerne ces mucopolysaccharides dans les cellules sécrétrices. Quelques heures (4-5 h) après la capture de la proie, ces cellules ont diminué en nombre et sont à dominance mucopolysaccharidique acide, alors que le sécrétat dans le lumen est PAS positif. Puis, la vacuolisation et la réactivité au PAS augmentent à nouveau. Mais, vers le milieu de la digestion, la réactivité au Bleu Alcian est à nouveau prédominante dans les cel-

lules. A la fin de la digestion, la réactivité est identique à celle du témoin.

Chez *Illex illecebrosus*, les glandes sont nombreuses mais plus petites que chez *Eledone*. De tels complexes glandulaires n'existent pas chez *Loligo* (Bidder, 1950). Le secrétat dans le lumen est constitué de mucopolysaccharides neutres et acides mélangés. On ne constate aucune variation d'affinité tinctorielle dans les cellules sécrétrices des feuillettes au cours de la digestion ; la réactivité positive au PAS est toujours dominante.

Intestin

L'intestin compte de nombreux plis. Sa musculature se compose d'une couche externe de muscles circulaires et de bandes internes de muscles longitudinaux, très extensibles (Kawaguti, 1964 ; Bidder, 1966). Parmi les cellules épithéliales de revêtement, cylindriques, hautes et étroites, à noyau généralement médian, ciliées, on trouve un certain nombre de cellules sécrétrices, à noyau basai (Planche I, 6). Le secrétat de ces cellules a un aspect réticulé ou compact. Il est de nature mucopolysaccharidique. La membrane basale des cellules épithéliales est positive au PAS et à l'Alloxane. La région apicale des cellules contient des granulations PAS positives, plus abondantes chez *Eledone* que chez *Illex*. Cette région présente également une réactivité positive à l'Alloxane.

Chez *Eledone cirrosa*, les cellules sécrétrices les plus nombreuses ont des vacuoles à contenu réticulé présentant une réactivité Bleu Alcian dominante. Les cellules comportant ce type de sécrétion ressemblent aux cellules sécrétrices du caecum. Elles sont étroites à leur base et présentent au-dessus du noyau une multitude de granules Alcian positifs. Dans leur partie apicale, elles s'évasent et la vacuole arrondie, d'aspect réticulé, se déverse dans le lumen (Planche I, 6). Ces cellules paraissent comparables à celles décrites par Boucaud-Camou (1973) chez *Sepia*, sous le nom de cellules de type A. Les cellules dont le secrétat est compact, correspondant aux cellules de type B chez *Sepia* (Boucaud-Camou, op. cit.), présentent des vacuoles apicales plutôt petites et rondes, PAS positives et faiblement Alloxane positives. Elles sont généralement plus abondantes dans les creux des plis. Quelques rares cellules contiennent un amalgame de gouttelettes compactes PAS positives. Dans le lumen, on trouve tous les types de sécrétion.

L'intestin a été subdivisé en trois parties : proximale (proche du caecum), moyenne (au niveau de la boucle) et distale (proche de l'anus). La réactivité au Bleu Alcian est la plus importante pendant toute la digestion. D'après nos observations, la vacuolisation des cellules intestinales paraît s'accroître à partir de la partie proximale vers la partie distale, au cours de la première moitié de la digestion. Ces vacuoles semblent se vider ensuite partiellement.

Chez *Illex illecebrosus* (Planche I, 7) les vacuoles de type réticulé, très nombreuses, se colorent avec le PAS et le Bleu Alcian. Au sommet des plis, des vacuoles plus compactes et de forme plutôt allongée réagissent positivement au PAS. Ces dernières sont de forme et posi-

tion différentes de celles d'*Eledone* et surtout beaucoup plus nombreuses. Le sécrétat des cellules intestinales est un mélange de mucopolysaccharides neutres et acides.

L'intestin a été subdivisé en deux parties : proximale (proche du caecum) et distale (proche de l'anus). La vacuolisation est importante chez le témoin et augmente encore pendant la première heure de digestion (vacuoles réticulées surtout). Puis, les vacuoles semblent se décharger partiellement, dans l'intestin proximal d'abord (avant la troisième heure), où la dominance est toujours plutôt PAS positive. Les vacuoles compactes sont plus nombreuses que dans la partie distale où la dominance est plutôt Bleu Alcian positive. Dans la région distale, les vacuoles semblent se vider partiellement pendant les quatre premières heures de digestion. Dans le lumen, on trouve un mélange de matériel Bleu Alcian et PAS positif. Dans les heures suivantes, les vacuoles paraissent de nouveau plus remplies (et plus positives au PAS). L'intestin d'*Illex*, comme celui d'*Eledone*, semble donc présenter un décalage de son activité entre la partie proximale et la partie distale.

Foie

Le foie est formé par une masse dense de tubules qui débouchent dans les canaux hépatopancréatiques par deux larges lumens. La très grande majorité des cellules qui tapissent les tubules sont des « cellules à boules » (Cuénot, 1907) contenant des boules, des corps bruns, des vacuoles à contenu granuleux et des lipides (Planche II, 1,2). Outre ces dernières, on rencontre chez *Eledone*, des cellules basales contenant des granules jaunes réfringents et des cellules hautes, présentant une trame et des granules, appelées « grey body cells » par Bidder (op. cit.) (Planche II, 1,3). Quelques cellules très étroites, à noyau basai et chromatine diffuse, constituent probablement des cellules de remplacement comme chez *Sepia* (Boucaud-Camou, op. cit.). Des « sphères de cytoplasme dense qui entourent des noyaux dégénérés » (Cuénot, op. cit.) sont présentes dans les cellules des deux espèces.

Chez *Illex*, aucun type cellulaire autre que les cellules à boules n'a été pris en considération. Certaines figures font cependant penser à l'existence de « grey body cells », pouvant contenir parfois des boules (Planche II, 4). Je n'ai pas observé de grains réfringents.

Les cellules à boules sont très hautes, cylindriques et leur extrémité apicale est parfois élargie en massue. Le noyau en position basale présente un nucléole gros et bien visible. Elles contiennent de nombreuses inclusions, les plus frappantes étant les boules (Planche II, 1,2). Ces inclusions sont plus ou moins compactes, parfois granuleuses. Leur affinité pour les colorants utilisés est assez variable. Chez *Eledone*, certaines se colorent légèrement avec le PAS, mais la majorité est PAS négative. Chez *Illex*, aucune boule ne semble réagir au PAS. Avec le trichrome, elles se teintent, chez *Eledone*, de façon hétérogène, à dominante rouge en position basale, jaune-orangé en position médiane et gris-vert en position apicale. Avec la même coloration, les boules apparaissent en grande majorité jaune-orangé chez

Illex. Cette différence est peut-être due à la fixation médiocre car les boules du foie de *Illex coindetti* (Méditerranée) se colorent de façon identique à celles de *Eledone*. De plus, chez *Eledone* comme chez *Illex*, toutes les boules réagissent bien et de façon constante aux colorants spécifiques des protéines. Etant donné leur aspect hétérogène, il aurait peut-être fallu les distinguer plus finement mais la limite entre boules compactes et boules granuleuses est souvent difficile à établir. Présumant que ces différences correspondent à différents stades d'élaboration ou d'autolyse (Boucaud-Camou, 1973), et du fait de l'homogénéité de leur coloration par les colorants spécifiques des protéines, nous les avons toutes englobées sous le nom de boules.

Outre les boules, des granulations PAS positives sont généralement présentes dans le cytoplasme apical, plus abondantes chez *Eledone* que chez *Illex*.

Chez *Eledone*, à certains stades de la digestion, de nombreuses cellules à boules présentent, en position variable, une grosse vacuole ayant un contenu granuleux (Alloxane négative) (Planche II, 6). Les corps bruns ou « brown bodies » pouvant présenter un ou plusieurs cristaux, déjà signalés par Bidder chez *Octopus* et *Sepia* et par Boucaud-Camou chez *Sepia*, sont également présents chez *Eledone* et *Illex* (Planche II, 1, 5). Les auteurs attribuent un rôle excréteur aux cellules comportant de telles vacuoles. Les corps bruns se colorent en vert avec le Trichrome et sont parfois PAS positifs et Alcian positifs.

Le matériel lipidique est abondant dans le foie des deux espèces (Boucher-Rodoni, 1973 b). Les fixations au tétroxyde d'Osmium du foie d'*Eledone* montrent l'aspect variable de ces inclusions dans les cellules à boules. Ces gouttelettes lipidiques, généralement petites, peuvent parfois atteindre des dimensions comparables à celles des boules protéiniques (Planche II, 5,6). Les inclusions d'une certaine taille, basales le plus souvent, sont entourées de matériel cytoplasmique dense ; parfois deux ou trois gouttelettes lipidiques sont englobées dans une enveloppe cytoplasmique, présentant un aspect de scission ou fusion. Certains grains réfringents semblent associés à ce métabolisme lipidique (Planche II, 7). Du matériel lipidique se trouve également dans certains corps bruns.

Suivant les stades de la digestion, les inclusions sont plus ou moins nombreuses dans les cellules à boule. Afin de suivre cette évolution, le nombre de boules par unité de surface et leur taille ont été déterminés. Pour chaque stade de digestion, nous avons effectué six comptages à l'aide d'un tube à dessin. Les boules ont été classées par taille : grosses, moyennes, petites, et leur nombre respectif a été calculé.

Chez *Eledone cirrosa*, les boules ne se rencontrent qu'en très petit nombre pendant les deux heures qui suivent la capture de la proie puis leur nombre augmente progressivement dans les heures suivantes, de même que leur taille. Vers le milieu de la digestion, elles sont un peu moins abondantes puis leur nombre augmente à nouveau, de même que leur taille. Le foie de trois animaux ayant terminé la digestion a été étudié : 24 heures après la capture de la proie (digestion à peine terminée), 30 heures après la capture, après plusieurs jours de jeûne. Chez le premier, les boules sont assez nombreuses, elles le

sont davantage chez le deuxième et, enfin, le foie est assez nettement dégranulé chez le troisième.

Les vacuoles à contenu granuleux sont présentes en position apicale après le début de la digestion (troisième heure). Ces vacuoles sont présentes aussi à la première heure mais moins nombreuses et en position plus médiane. Elles sont souvent entourées de cytoplasme riche en granules PAS positifs. Après la troisième heure, ces vacuoles sont rares. On en retrouve vers le milieu de la digestion, en position apicale, et leur apparition semble donc faire suite à la diminution en nombre des boules dans les cellules. Des vacuoles semblables ont été signalées par Boucaud-Camou chez *Sepia*. Cet auteur signale également une relation entre les rythmes de synthèse et de sécrétion des boules et de ces vacuoles. Par contre, l'élimination des corps bruns ne semble pas associé aux phénomènes digestifs puisque des animaux à jeun en rejettent.

Les cellules basales à grains jaunes réfringents et les « grey body cells » sont plus ou moins abondantes suivant les heures considérées mais il est difficile d'attribuer ces variations aux phénomènes digestifs plutôt qu'à des variations individuelles. Leur fonction est inconnue. La nature des grains réfringents paraît diverse : certains sont soudanophiles, certains ne le sont que partiellement et d'autres, pas du tout. Certains se colorent avec le PAS. On en rencontre parfois dans les corps bruns, parfois aussi dans les cellules à boules. L'affinité des « grey body cells » pour les colorants est difficile à apprécier.

Chez *Illex illecebrosus*, l'abondance et la taille des boules varient également pendant la digestion. Très peu nombreuses chez le témoin, on les compte en grand nombre durant la première heure. Puis leur nombre diminue et elles restent assez peu nombreuses jusque vers la troisième heure de digestion. A la quatrième heure, leur nombre augmente et, à la septième heure, elles sont à nouveau très abondantes, plus abondantes même par unité de surface qu'à la première heure, leur taille étant, cependant, inférieure. Comme celui d'*Eledone*, le foie d'*Illex* se révèle donc être un organe riche en substances protéiniques, liées à l'activité digestive.

Pancréas

Le pancréas est en relation directe avec les canaux hépatiques, qu'il soit enfermé dans la capsule du foie, comme chez *Eledone*, ou extrahépatique, comme chez *Illex*. Il se compose d'un ensemble de tubules, tapissés de cellules assez basses, à noyau apical et cytoplasme d'aspect fibrillaire (Planche II, 8). Leur réactivité aux différents colorants est difficile à établir car elle est assez faible. Je n'ai pas pu déceler de modifications notables au cours de la digestion.

Chez *Eledone cirrosa*, les cellules pancréatiques semblent parfois contenir des granules PAS positifs. Chez *Illex illecebrosus*, dans la partie apicale de ces cellules, il y a également des granulations qui répondent positivement au PAS. Le lumen a un contenu granuleux ayant parfois l'aspect de débris cellulaires, également noté chez *Sepia* (Boucaud-Camou). Il comporte un liseré accolé à l'extrémité apicale des cellules, PAS positif, parfois granulaire (cinquième heure).

DISCUSSION

La digestion est plus rapide chez l'espèce pélagique, *Illex illecebrosus*, que chez l'espèce benthique, *Eledone cirrosa* (Boucher-Rodoni, 1975). La température, agissant sur la vitesse de digestion, les heures réelles n'ont qu'une valeur indicative dans l'évaluation du déroulement des phénomènes digestifs.

L'œsophage, le jabot et l'estomac sont des organes de convoyage par mouvements musculaires et de stockage de la nourriture. L'estomac est, de plus, un site où a lieu la digestion, grâce aux enzymes déversées par le foie. L'absorption y est improbable (Bidder). Le jabot constitue un réservoir qui libère périodiquement une partie du bol alimentaire, celui-ci pouvant y rester non digéré pendant plusieurs heures (Bidder ; Boucher-Rodoni). Le transfert successif de nourriture du jabot vers l'estomac serait la clé du mécanisme digestif d'*Octopus* : jabot, estomac, caecum, pouvant tous contenir de la nourriture dans divers états de digestion et absorption (Bidder). Ces organes sont tapissés par un épithélium cylindrique, sécrétant une cuticule, plus épaisse dans l'estomac. Il est généralement admis que cette cuticule est de nature mixte, protéinique et mucopolysaccharidique dans la cavité buccale, l'œsophage et le jabot. Cependant, il semble y avoir des différences selon les espèces au niveau de l'estomac. Capurro constate une cuticule uniquement mucopolysaccharidique à ce niveau chez *Octopus*, alors que, selon Boucaud-Camou, elle est également de nature mixte dans cet organe chez *Sepia*, de même que chez *Loligo* (Bidder). Chez *Eledone cirrosa*, la cuticule est mixte au niveau de l'estomac aussi alors que, chez *Illex illecebrosus*, elle est de nature essentiellement protéinique. Boucaud-Camou notait, chez *Sepioloatlantica*, une réaction PAS positive faible et parfois nulle de la cuticule stomacale. De plus, l'épithélium stomacal d'*Illex* est nettement plus bas et la zone fibrillaire plus haute que dans l'œsophage et le bulbe.

La structure du caecum est complexe car cet organe remplit plusieurs rôles. Chez les deux espèces étudiées, il reçoit les sécrétions hépatopancréatiques et il est le siège de la digestion finale de la suspension de particules provenant de l'estomac. Il débarrasse le fluide nutritif des particules solides qu'il réunit dans les rubans muqueux. L'absorption des graisses a été démontrée dans le caecum d'*Octopus* et *Sepia* (Enriques, 1902) et dans le caecum et l'intestin de *Loligo* (Bidder). Boucaud-Camou avait d'abord supposé que le caecum constituait un des sites de l'absorption chez *Sepia officinalis*, du fait de sa richesse en inclusions (grains de mucopolysaccharides, gouttelettes lipidiques). La présence de ces mêmes inclusions chez *Eledone* et *Illex* nous permet de tirer des conclusions identiques. La fonction absorbante du caecum a d'ailleurs été confirmée, grâce à l'utilisation de glycine tritiée chez *Sepia* et chez *Octopus* (Boucaud-Camou *et al.*).

Chez *Eledone* et *Illex*, le caecum synthétise des mucopolysaccharides, qui sont sécrétés à l'état neutre chez la première espèce et sous forme de mélange neutre et acide chez la seconde.

Octopus vulgaris présente des vacuoles de même aspect et de réactivité comparables à celles observées chez *Eledone* et également une sécrétion de mucopolysaccharides neutres (Capurro ; Boucher-Rodoni et Mangold). Les mucopolysaccharides sont sécrétés à l'état neutre chez *Sepia officinalis* et plus acide chez *Sepiolo atlantica* (Boucaud-Camou). Remarquons, en passant, une nouvelle analogie entre *Eledone* et *Sepia* et entre *Illex* et *Sepiolo*. D'après nos résultats, il semble que le caecum d'*Eledone* passe par deux phases de sécrétion au cours de la digestion d'un repas (au début et au milieu) alors que, chez *Illex*, une telle activité n'a été observée que pendant le premier tiers de la digestion. Il est cependant difficile de tenir pour acquise la fréquence observée car la sécrétion est probablement provoquée par la présence de particules et elle est susceptible de se répéter à un rythme plus accéléré, ce qui est le cas dans l'intestin de *Loligo* (Bidder). De plus, les cellules, lorsqu'elles se vident de leur sécrétat muqueux, deviennent très minces et difficiles à discerner (Bidder, comm. pers.).

L'intestin sécrète des mucopolysaccharides neutres et acides, aidant à enrober les longs rubans muqueux formés dans le caecum qu'il amène vers l'anus. Son activité semble se propager de la partie antérieure vers la partie postérieure, en fonction du temps de digestion. Comme pour le caecum, aucune conclusion définitive ne peut être tirée concernant la fréquence réelle de son rythme d'activité sans l'étude de plusieurs témoins et sans indications intermédiaires.

Dans l'intestin de *Eledone cirrosa*, on trouve les mêmes types de vacuoles que dans celui d'*Octopus vulgaris* (Capurro ; Boucher-Rodoni et Mangold).

Les différents types de sécrétion correspondraient, selon Capurro, à différentes phases d'élaboration et de maturation du sécrétat que les cellules rejettent à n'importe quel stade. Il est probable que l'intestin d'*Eledone*, comme celui d'*Octopus* (Bidder ; Boucaud-Camou *et al.*) et de *Sepia* (Boucaud-Camou et Péquignat), n'a pas de fonction absorbante importante, ce qui explique la lenteur de l'absorption intestinale trouvée par Tritar (1970) chez *Eledone moschata*. Par contre, l'intestin de *Loligo* joue un rôle important dans l'absorption des lipides (Bidder). Cette fonction paraît probable chez *Illex*.

La présence des cellules à boules dans le foie des Céphalopodes avait déjà été mentionnée par Cuénot. Les boules sont de nature protéinique et, selon Boucaud-Camou, elles correspondraient aux supports d'enzymes digestives sécrétées par le foie. Leur abondance varie en relation directe avec le déroulement de la digestion, conférant au foie d'*Eledone* une activité sécrétrice rythmique, comparable à celle d'*Octopus*.

L'augmentation assez régulière du nombre de boules et de leur taille après les phases de faible abondance nous permet de penser que le rythme d'activité observé correspond bien à la réalité. L'accroissement de taille des boules peut s'expliquer soit par fusion, soit par apport de matériel. Chez *Sepia*, il s'agirait d'un phénomène de coalescence selon Boucaud-Camou. Leur utilisation n'est pas fonction de la taille, les boules semblent être évacuées par sécrétion apocrine et associées aux vacuoles à contenu granuleux, chez *Eledone* comme chez *Sepia* (Boucaud-Camou).

Quant à la nature des enzymes hépatiques, Sawano (1935) signale que des enzymes trypsine et cathepsine ont été trouvées dans des extraits de foie et pancréas d'*Octopus vulgaris* et Romin (1935) a trouvé de l'amylase, de la maltase et de la saccharase dans le foie et le pancréas d'*Eledone cirrosa*, examinés ensemble. Boucaud-Camou signale que le foie est, chez *Sepia*, une glande très active du point de vue des activités protéasiques et amylasiques.

Les cellules hépatiques d'*Eledone* remplissent sans doute aussi une fonction absorbante, rythmique, du fait de la présence d'une bordure en brosse à certains stades de digestion, comme chez *Sepia* et *Octopus*. Il est généralement admis que le foie des Teuthoïdés n'a pas une fonction absorbante. Cependant, la présence, par endroits, d'une bordure en brosse chez *Illex* et d'autres espèces d'Ommastréphidés (Bidder, comm. pers.) nous oblige à être moins catégoriques quant à l'absence d'absorption dans le foie d'*Illex*. Les vacuoles à corps bruns, avec ou sans cristaux («brown bodies»), signalées par les auteurs chez *Octopus* et *Sepia*, illustrant la fonction excrétrice du foie, sont présentes chez *Eledone* et *Illex*. Chez *Sepia*, l'élimination des corps bruns semble se faire selon un rythme indépendant de la digestion (Boucaud-Camou).

Le foie d'*Eledone* et celui d'*Illex* sont riches en inclusions lipidiques de réserve (Boucher-Rodoni), de même que celui de *Sepia*, *Octopus* et *Loligo* (Cuénot, Bidder, Boucaud-Camou). L'aspect de ces inclusions est variable, chez *Eledone*. Le métabolisme de ces substances semble complexe, une partie des lipides absorbés étant mise en réserve, l'autre partie étant, sans doute, utilisée directement. Boucaud-Camou suggère une utilisation des lipides, par l'ergastoplasme, rappelant les images observées par Favard (1958) dans les spermatocytes d'*Ascaris*. Chez *Sepia*, cet auteur signale que les grains réfringents sont des inclusions de la cellule à boules dont une partie présente des caractéristiques de chromolipoïdes, tandis que la majorité correspond à des dépôts d'hémossidérite (forme de stockage de la ferritine). Chez *Eledone*, leur nature semble aussi assez diverse et partiellement en relation avec le métabolisme des lipides. La majorité de ces grains sont contenus dans des cellules particulières, basales, les cellules à grains réfringents.

Bidder insiste sur la similarité de l'histologie du pancréas dans les divers groupes de Céphalopodes, en dépit de la forme et de la situation différentes. Le rôle de cet organe a été mis en relation, par la plupart des auteurs, avec l'activité digestive et parfois excrétrice. Bidder suppose que, chez *Loligo*, le pancréas doit être tenu pour responsable de la digestion gastrique alors que le foie serait responsable de la digestion caecale.

Romijn (1935), chez *Octopus*, et Takahashi (1963), chez *Todarodes*, ont décelé des activités enzymatiques digestives dans le pancréas. Ces activités ne se manifestent pas, chez les espèces étudiées ici, par des changements histologiquement notables au cours de la digestion. Boucaud-Camou pense d'ailleurs que la fonction glandulaire du pancréas de *Sepia* est sans doute moins importante qu'on ne le croyait, car son rôle sécréteur n'est pas confirmé par son infrastructure. Par contre, le pancréas joue un rôle dans les phénomènes

d'absorption, son action s'ajoutant à celle du foie et du caecum, chez *Sepia* et chez *Octopus* (Boucaud-Camou *et al.*).

Les modifications observées ici, dans les différents organes, concernent essentiellement les substances de nature mucopolysaccharidique et protéinique. Les mucopolysaccharides présentent des changements de pH dans certains organes. Il semble qu'ils sont synthétisés à l'état neutre, puis s'acidifient partiellement. Ces variations de pH sont probablement destinées à ajuster la viscosité du sécrétat. Différents organes du tube digestif d'*Eledone cirrosa* fonctionnent donc de façon rythmique. En effet, en ce qui concerne la fonction sécrétrice de mucopolysaccharides et de substances protéiniques, deux périodes d'activité sont à remarquer dans la plupart des organes ; l'une se situe au début (décharge importante, peut-être stimulée par la prise de nourriture et l'arrivée des aliments dans les organes), l'autre vers le milieu de la digestion. Il est possible que la deuxième période d'activité de ces organes corresponde au moment où l'animal pourrait se nourrir à nouveau. En effet, ce stade coïncide avec le moment où le jabot est vide (Boucher-Rodoni) et Nixon (1966) a indiqué le rôle du jabot dans la transmission de l'état du tube digestif au cerveau. Le phénomène de reprise de nourriture avant la fin de la digestion du repas précédent a été observé chez *Octopus cyanea* (Boucher-Rodoni, 1973 a). Bidder constate que les digestions gastrique et caecale peuvent se dérouler indépendamment, de sorte que la nourriture fraîchement capturée ne se mélange pas avec la nourriture du repas précédent. Les enzymes hépatopancréatiques nécessaires pour chaque phase pouvant être dirigées soit vers le caecum, soit vers l'estomac, elles peuvent donc passer dans l'estomac sans interférer avec la digestion caecale.

Dans le cas d'une alimentation régulière, le foie d'*Eledone* semble stocker ses produits de sécrétion entre les repas. Cependant, Boucaud-Camou note, chez *Sepia*, qu'un jeûne prolongé provoque une certaine dégranulation de cet organe. Cela semble être également le cas chez *Eledone*. Il existe peut-être un rythme de renouvellement chez l'animal à jeun. Ces deux espèces sont comparables également par le fait que leur digestion débute par une diminution massive du nombre de boules dans les cellules hépatiques. Chez *Illex*, les organes ne semblent passer que par une phase d'activité sécrétrice au cours de la digestion d'un repas. Le foie de *Loligo* (Bidder) stocke ses produits de sécrétion entre les repas. Chez *Illex*, l'unique témoin étudié présentait des cellules hépatiques dégranulées. Cela est peut-être un stade d'un éventuel cycle de renouvellement. Cependant, une heure après le début du repas, le foie d'*Illex* est très riche en boules et ce n'est qu'à la deuxième et troisième heures qu'il apparaît dégranulé. De plus, cette espèce présente une digestion plus rapide que les deux espèces précédentes et, pendant la première heure de digestion, 23 p. 100 de la nourriture ingérée ont déjà été digérés (Boucher-Rodoni). Il paraît donc possible qu'*Illex* stocke ses enzymes digestives dans l'estomac et (ou) le caecum entre les repas (foie dégranulé), ce qui permet une digestion pouvant débiter dès l'arrivée de la nourriture. Cependant, une vérification de l'état de granulation du foie chez de nombreux témoins à des temps de jeûne différents et contrôlés serait souhaitable chez les deux espèces.

Summary

Histological study of the digestive tract of two Cephalopods, *Eledone cirrosa* (Octopoda) and *Illex illecebrosus* (Teuthoidea), during digestion.

This study of the digestive tract allowed to precise the histological structure of the different organs and their changes during the course of digestion, in two species of Cephalopods: *Eledone cirrosa* and *Illex illecebrosus*.

The anterior part of the digestive tract, presenting a cuticular layer, is not concerned by digestion itself. Its role is one of stocking (crop) and conveying (œsophagus) of food. The stomach is also a place where the digestion takes place but with enzymes coming from the digestive gland. The mucopolysaccharidic (cæcum and intestine) and proteinic (« boules » of the liver) substances are secreted rhythmically. *Eledone* digestive gland passes through two secretion phases during digestion and keeps probably the « boules » (digestive enzymes) in its cells between meals, when the animal feeds regularly. *Illex* digestive gland secretes its « boules » only after the first hour of digestion and seems to store its enzymes, between meals, in the stomach and the cæcum.

Riassunto

Istologia del canale alimentare di due Cefalopodi, *Eledone cirrosa* (Octopoda) e *Illex illecebrosus* (Teuthoidea), durante la digestione.

Questo studio del canale alimentare ha permesso di precisare la struttura istologica dei differenti organi e le loro modificazioni durante la digestione, in due specie di Cefalopodi: *Eledone cirrosa* e *Illex illecebrosus*.

La parte anteriore del canale alimentare, dotata di un rivestimento cuticolare, è passiva in quanto concerne la digestione. Il suo ruolo si limita a immagazzinare (ingluvie) e convogliare (esofago) gli alimenti. Lo stomaco è in più un luogo dove si svolge la digestione, ma con enzimi di origine epatica. Le sostanze di natura mucopolisaccharidica (cieco e intestino) e proteinica (« boules » del fegato) sono espulse in modo ritmico. Il fegato di *Eledone* passa per due fasi di secrezione durante la digestione e conserva probabilmente le « boules », ossia gli enzimi della digestione, nelle sue cellule tra i pasti, quando l'animale si nutre regolarmente. Il fegato di *Illex* secerne delle « boules » solo dopo la prima ora di digestione e sembra conservi gli enzimi, tra i pasti, nello stomaco e nel cieco.

Je tiens à exprimer ici toute ma reconnaissance à Mme K. Mangold pour son soutien et ses conseils. Je remercie également très vivement Mmes M. Albert et C. Faïdy pour leur collaboration technique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BIDDER, A.M., 1950. — The digestive mechanism of the European squids, *Loligo Dolgaris*, *Loligo forbesi*, *Alloteuthis media* and *Alloteuthis subulata*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 91, pp. 1-43.
- BIDDER, A.M., 1957. — Evidence for an absorptive function in the « liver » of *Octopus vulgaris* Lam. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 29, pp. 139-150.
- BIDDER, A.M., 1966. — Feeding and digestion in Cephalopods. In: *Physiology of Mollusca*, Vol. 2, pp. 97-124. Ed. K.M. Wilbur and C. Yonge. New York: Acad. Press.
- BOUCAUD-CAMOU, E., 1967. — Les mucopolysaccharides dans le tube digestif de *Sepioida atlantica* d'Orbigny. *Arch. Zool. exp. gén.*, 108 (2), pp. 333-346.
- BOUCAUD-CAMOU, 1968. — Etude histologique et histochimique de l'appareil digestif de *Sepioida atlantica* d'Orbigny et *Sepia officinalis* L. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 2 (10^e série), pp. 220-243.
- BOUCAUD-CAMOU, E., 1969. — Localisation d'activités amylasiques et protéasiques dans l'appareil digestif de *Sepia officinalis* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 269, pp. 2564-2566.

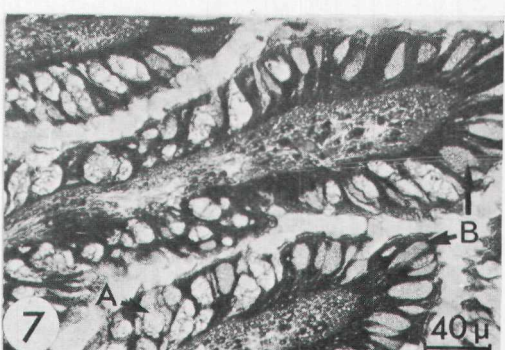
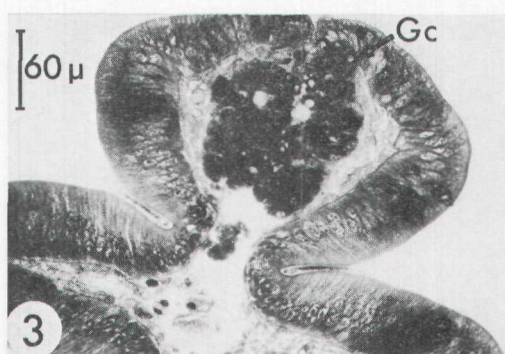
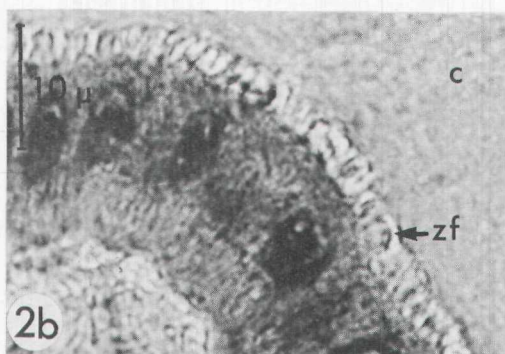
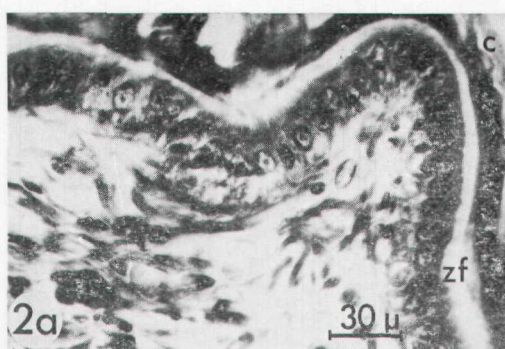
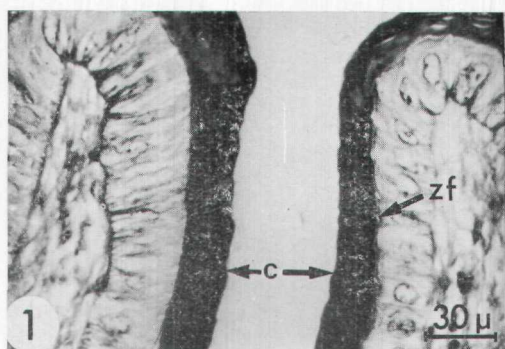
- BOUCAUDCAMOU, E., 1971. — Les cellules « à boules » du foie de *Sepia officinalis* L. *Haliotis*, 1, pp. 3-4.
- BOUCAUDCAMOU, E., 1972 a. — Premières données sur l'infrastructure du foie de *Sepia officinalis* L. *Bull. Soc. zool. France*, 97 (2), pp. 149-157.
- BOUCAUDCAMOU, E., 1972 b. — Etude infrastructurale du pancréas de *Sepia officinalis* L. *Bull. Soc. zool. France*, 97 (2), pp. 197-205.
- BOUCAUDCAMOU, E., 1973. — Etude de l'appareil digestif de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Essai d'analyse expérimentale des phénomènes digestifs. Thèse Doct. Univ. Caen.
- BOUCAUDCAMOU, E., 1974. — Localisation d'activités enzymatiques impliquées dans la digestion chez *Sepia officinalis* L. *Arch. Zool. exp. gén.*, 115 (1), pp. 5-27.
- BOUCAUDCAMOU, E. et PEQUIGNAT, E., 1973. — Etude expérimentale de l'absorption digestive chez *Sepia officinalis* L. *Forma et Functio*, 6, pp. 93-112.
- BOUCAUDCAMOU, E., BOUCHER-RODONI, R. et MANGOLD, K., 1976. — Digestive absorption in *Octopus vulgaris* (Cephalopoda : Octopoda). *J. Zool. London* (sous presse).
- BOUCHER-RODONI, R., 1973 a. — Vitesse de digestion d'*Octopus cyanea* (Cephalopoda : Octopoda). *Mar. Biol.*, 18, pp. 237-242.
- BOUCHER-RODONI, R., 1973 b. — Nutrition, digestion et transfert énergétique chez les Céphalopodes *Eledone cirrosa* (Lamarck) et *Illex illecebrosus* (Lesueur). Thèse Doct. Univ. Genève.
- BOUCHER-RODONI, R., 1975. — Vitesse de digestion chez les Céphalopodes *Eledone cirrosa* (Lamarck) et *Illex illecebrosus* (Lesueur). *Cah. Biol. Mar.*, 16, pp. 159-175.
- BOUCHER-RODONI, R. et MANGOLD, K., 1976. — Experimental study of digestion in *Octopus vulgaris* (Cephalopoda : Octopoda) (sous presse).
- CAPURRO, s., 1961. — Ricerche istochimiche sui mucopolisaccaridi degli epiteli del canale alimentare di *Octopus vulgaris* Lam. *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova*, 72, pp. 249-284.
- CUÉNOT, L., 1907. — Fonctions absorbante et excrétrice du foie des Céphalopodes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 7 (4), pp. 227-245.
- ENRIQUES, P., 1902. — Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni. Ricerche prevalentemente microscopiche. *Mitt. Zool. Sta. Neapel*, 15, pp. 281-406.
- ERSPAMER, v., 1952. — Wirksame Stoffe der hinteren Speicheldrüsen der Octopoden und der Hypobranchialdrüse der Purpurschnecken. *Arzneimittel-Forsch.*, 2, pp. 253-258.
- FAVARD, p., 1958. — L'origine ergastoplasmique des granules protéiques dans les spermatocytes d'*Ascaris*. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 247, pp. 531-533.
- GRAZIADEI, P., 1960. — Ricerche sulla innervazione del canale alimentare di *Sepia officinalis*. *Arch. Ital. Anat. Embriol.*, 65, pp. 169-177.
- KAWAGUTI, s., 1964. — Electron microscope study on the intestinal wall of the cuttlefish with special reference to the muscles and the mucous cells. *Biol. J. Okayama Univ.*, 10, pp. 93-103.
- NIXON, M., 1966. — Changes in body weight and intake of food by *Octopus vulgaris*. *J. Zool. London*, 38, pp. 529-540.
- ROMIJN, c., 1935. — Die Verdauungsenzyme bei einigen Cephalopoden. *Arch. Neerl. Zool.*, 1, pp. 373-431.
- SAWANO, E., 1935. — Proteolytic enzymes in *Polypus vulgaris* Lam. *Sci. Rept. Zool. Inst. Tokyo*, 34, pp. 101-126.
- TAKAHASHI, T., 1963. — Studies on the visceral enzymes of cuttle-fish *Ommastrephes sloani pacificus*. *J. Fac. Fish. Pref. Univ. Mie-Tsu*, 5, pp. 384-411.
- TRITAR, B., 1970. — L'absorption du glyco-colle par l'intestin de l'*Eledone* (*Eledone moschata* Lamarck). Effets de la durée et de la concentration. *J. Physiol. Paris*, 62 (suppl. 1), p. 223.

PLANCHE 1

1. *Illex illecebrosus*. Œsophage (témoin) ; Bouin ; P.A.S. et Bleu Alcian combinés. (X 435).
Épithélium tapissé d'une cuticule (c) P.A.S. positive et présentant une zone fibrillaire (zf) peu importante.
2. *Illex illecebrosus*. Estomac (3h) ; Bouin ; Trichrome de Masson, variante de Goldner.
a. (X 414). Épithélium assez bas avec une cuticule (c) épaisse et une zone fibrillaire (zf) bien marquée.
b. (X 2160). Détail de l'épithélium et de la zone fibrillaire (zf).
3. *Eledone cirrosa*. Caecum (15h) ; Carnoy ; P.A.S. et Bleu Alcian combinés. (X 225).
Glande caecale (Gc) au sommet d'un feuillet.
4. *Eledone cirrosa*. Caecum (3h) ; Carnoy ; P.A.S. et Bleu Alcian combinés. (X 450).
Granulations mucopolysaccharidiques (•) dans les cellules caecales, abondantes principalement en position apicale.
5. *Illex illecebrosus*. Cæcum (6h) ; Bouin ; Trichrome de Masson, variante de Goldner. (X 207).
Inclusions probablement dissoutes par les traitements histologiques dans les cellules apicales des crêtes (•).
6. *Eledone cirrosa*. Intestin, partie distale (1h) ; Carnoy ; P.A.S. et Bleu Alcian combinés. (X 414).
Cellules épithéliales ciliées de revêtement à noyau médian et cellules sécrétrices, de type réticulé A, à noyau basai.
7. *Illex illecebrosus*. Intestin, partie proximale (2h) ; Carnoy ; Trichrome de Masson, variante de Goldner. (X 300).
Plis de l'intestin avec des vacuoles réticulées (A), P.A.S. et Bleu Alcian positives, dans les creux, et avec des vacuoles plus compactes (B), au sommet, P.A.S. positives.

PLANCHE II

1. *Eledone cirrosa*. Foie (15h) ; tétr oxyde d'Osmium ; Azur II et Bleu de méthylène. (X 150).
Vue d'ensemble : la majorité des cellules sont des cellules à boules (B), avec parfois des corps bruns (bb), parmi lesquelles on trouve des « grey body cells » (pc) et, en position basale, des cellules à grains réfringents (gr).
2. *Eledone cirrosa*. Foie (19-24h) ; Bouin ; Trichrome de Masson, variante de Goldner. (X 450).
Cellules à boules (B) à noyau basai. Le matériel lipidique a été dissous par les traitements histologiques.
3. *Eledone cirrosa*. Foie (15h) ; tétr oxyde d'Osmium ; Noir Soudan B et Picrofuchsine. (X 450).
Détail montrant une cellule à grains réfringents (gr) et une « grey body cell » (pc).
4. *Illex illecebrosus*. Foie (6h) ; Bouin ; P.A.S. et Bleu Alcian combinés. (X 900).
Cellule ressemblant à une « grey body cell » (pc), contenant une boule (B) et un nuage de granules P.A.S. positifs apicalement (•).
5. *Eledone cirrosa*. Foie (15h) ; tétr oxyde d'Osmium ; Azur II et Bleu de méthylène. (X 900).
Détail montrant un corps brun (bb), des boules (B) et des inclusions lipidiques (L), dont certaines de taille assez importante.
6. *Eledone cirrosa*. Foie (15h) ; tétr oxyde d'Osmium ; Noir Soudan B. (X 450).
Cellules à boules comprenant des inclusions lipidiques (L) en noir, des boules (B) en gris, et des vacuoles à contenu granuleux (vg).
7. *Eledone cirrosa*. Foie (15h) ; tétr oxyde d'Osmium ; Azur II et Bleu de méthylène. (X 900).
Gouttelette lipidique (L) englobée dans une enveloppe cytoplasmique dense (cyt) dans laquelle se remarquent également des grains réfringents (gr).
8. *Eledone cirrosa*. Pancréas (2h) ; Carnoy ; Trichrome de Masson, variante de Goldner. (X 450).
Cellules pancréatiques à noyau apical et aspect fibrillaire du cytoplasme.



RENATA BOUCHER-RODONI

PLANCHE I

