

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15

Roxoff. le 8-VI-28

de laune
a.

148761

**SUR QUELQUES PROBLÈMES HISTOLOGIQUES
RELATIFS À LA RADULA**

**SUR QUELQUES PROBLÈMES HISTOLOGIQUES
RELATIFS À LA RADULA,**

PAR

Marcel PRENANT

Dans son mémoire récent sur la radula des Mollusques, Mme PRUVOT-FOL me fait l'honneur de discuter longuement la note, parue ici-même, dans laquelle je me prononçais, d'après des préparations de *Doris* et de *Berthella*, en faveur de la permanence des odontoblastes ou, plus précisément, des « odontophytes ». Il me faut donc expliquer pourquoi, malgré la haute compétence de Mme PRUVOT-FOL en cette matière, je ne peux que maintenir mon opinion. Je profiterai en outre de l'occasion pour donner quelques détails sur le rôle que jouent les diverses cellules épithéliales de la gaine dans la production de la radula.

Il existe partout (et Mme PRUVOT-FOL l'a constaté comme moi) deux foyers de mitoses encadrant le coussinet d'odontoblastes ou d'odontophytes. Dans mon interprétation, l'un d'eux, antérieur à ce coussinet, fournit par prolifération l'épithélium externe (ou inférieur) de la gaine, tandis que l'autre, postérieur, fournit l'épithélium interne (ou supérieur); les odontoblastes, permanents, restent entre les deux foyers à une sorte de point neutre. Pour Mme PRUVOT-FOL, au contraire, le foyer postérieur, seul essentiel, fournit d'une part l'épithélium interne, et d'autre part les odontoblastes d'abord, et ensuite l'épithélium externe, le foyer antérieur ne jouant, semble-t-il, qu'une sorte de rôle adjuvant.

1° A mon interprétation, Mme PRUVOT-FOL objecte que les deux foyers doivent s'entendre « pour produire un nombre de cellules concordant s'équilibrant pendant toute la vie de l'animal », et cela lui paraît inconcevable. Je ferai remarquer que

l'hypothèse de Mme PRUVOT-FOL n'échappe pas à la même nécessité : il faut que le foyer postérieur envoie dans les deux directions, compte tenu des cellules produites par le foyer antérieur, « un nombre de cellules concordant s'équilibrant pendant toute la vie de l'animal ». La difficulté est bien la même dans les deux cas : elle n'est d'ailleurs pas insurmontable, si l'on songe que tous les phénomènes de croissance exigent des processus de régulation souvent plus complexes.

2° Dans ma théorie il est nécessaire, comme l'indique Mme PRUVOT-FOL, que l'adhésion du ruban de la radula à l'épithélium externe ne soit réalisée qu'à une certaine distance des odontoblastes, en avant de la zone où se produisent les mitoses, de façon que la radula s'allonge en même temps que l'épithélium sous-jacent. Il n'y a pas là de difficulté sérieuse : les parties les plus jeunes de la radula ont certainement une fluidité assez grande, que Mme PRUVOT-FOL leur reconnaît d'ailleurs ; jusqu'à leur solidification il ne peut donc pas y avoir d'adhésion immuable entre elles et le substratum. Je verrais volontiers dans ce fait, de façon quelque peu hypothétique, le mécanisme lui-même de la régulation des mitoses, dont il était question plus haut : par l'intermédiaire de la radula, dont les dents sont engagées dans l'épithélium interne, l'allongement de celui-ci exercerait une traction sur l'épithélium externe, et cette traction serait transmise jusqu'au point où la radula est fluide ; cette traction serait l'excitant qui déterminerait en ce point précis l'apparition de mitoses, et dont les variations régleraient l'activité mitotique du foyer antérieur.

3° A toute conception qui suppose la permanence des odontoblastes, Mme PRUVOT-FOL oppose une objection plus générale : la formation de la radula, comme celle des mâchoires et d'autres phanères cuticulaires que l'auteur énumère chez les Mollusques, est l'effet, non d'une sécrétion, mais d'une chitini-sation ; or, il est inconcevable qu'un corps résultant de chitini-sation perde sa solidarité avec les éléments qui l'ont formé. On pourrait répondre que cela est inconcevable, jusqu'au moment où il aura été montré que cela est. On pourrait répondre encore que, Mme PRUVOT-FOL admettant l'intervention des « cellules folliculaires » dans la formation de la radula, la solidarité avec ces cellules est cependant perdue au sortir de la gaine, et ainsi Mme PRUVOT-FOL nous donne elle-même un exemple

de chitinisisation qui n'entraîne pas la solidarité définitive (1).

Mais cette question (chitinisisation ou sécrétion) est loin d'être aussi claire qu'il semble. On sait les flots d'encre qu'elle a fait couler dans d'autres groupes animaux. Il m'a été donné, ici, de constater chez l'Escargot, dans l'épithélium sous-jacent aux mâchoires (fig. 1), l'existence de flaques colorables par le vert lumière, exactement comme la mâchoire elle-même : certaines de ces flaques sont sous-jacentes au noyau et ne peu-

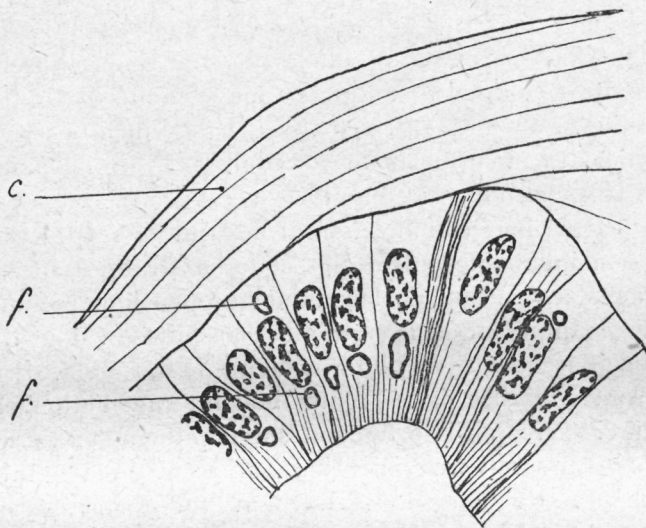


FIG. 1 — *Helix pomatia* L. Un groupe de cellules épithéliales sous-jacentes à la mâchoire, montrant des flaques de sécrétion, *f.* ; *c.*, cuticule de la mâchoire. Bouin. Hématoxyline, éosine, vert lumière. $\times 750$.

vent donc marquer en aucune façon une métamorphose cellulaire superficielle. On doit conclure, au minimum, que les mâchoires, et avec elles probablement toute la cuticule du bulbe buccal, ne sont pas le produit d'une chitinisisation pure.

En ce qui concerne les odontoblastes, et tout d'abord les gros odontophytes d'*Helix* ou de *Doris*, je n'y vois aucune trace de cette chitinisisation générale dont parle M^{me} PRUVOT-FOL. La

(1) Chez l'Escargot on peut facilement définir le point où cette solidarité est perdue ; en ce point apparaît, à la surface des cellules de l'épithélium interne, le début de la chitine générale du bulbe, colorable au vert lumière. Cela se passe au point précis où j'ai signalé précédemment la régression des cellules différenciées sécrétrices de l'épithélium interne.

colorabilité du protoplasme est à peu près exactement celle de toutes les cellules voisines, et très différente, après plusieurs colorations, de celle de la radula, même à son état initial ; on n'éprouve jamais aucune difficulté à distinguer la substance radulaire et le cytoplasme des odontophytes. Les noyaux, quoique volumineux, ont une structure normale, qui ne trahit en rien une dégénérescence quelconque, et si parfois leur membrane peut paraître incomplète, et leur chromatine peut sembler se répandre au dehors, il y a tout lieu de croire que c'est un effet mécanique, dû au rasoir, sur ces noyaux volumineux et fragiles ; je ne puis y voir des « cimetières de noyaux » isolés

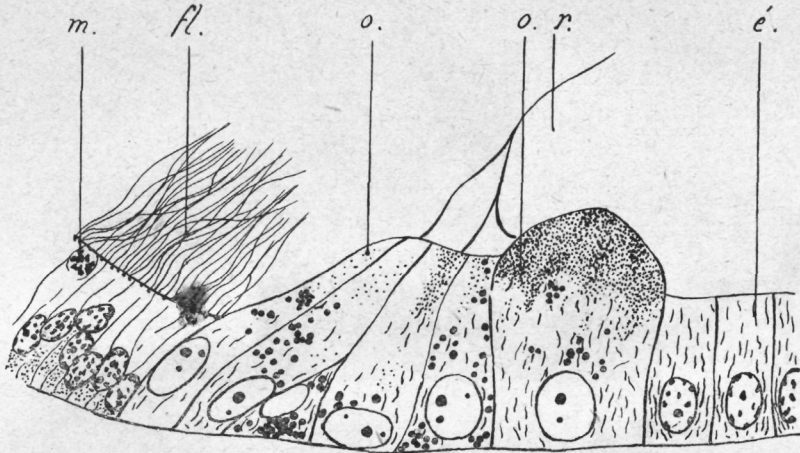


FIG. 2. — *Helix pomatia* L. Le groupe des odontophytes, *o.*, montrant le chondriome et les globules de graisse ; *m.*, mitose du foyer postérieur ; *fl.*, flagellums plongeant dans l'espace initial de la gaine ; *r.*, radula ; *é.*, épithélium externe. Benoit ; Altmann. $\times 750$.

dans une masse chitineuse morte. Le cytoplasme des odontophytes (fig. 2) renferme, outre les globules gras, souvent très abondants, qu'a signalés Mme PRUVOT-FOL, un chondriome très développé, et qui n'évoque pas l'idée d'une dégénérescence quelconque : ce chondriome est formé, à la base de la cellule, de chondriocotes, et vers l'apex d'une masse compacte de mitochondries très fines, résultant de la fragmentation des chondriocotes ; c'est l'image habituelle d'une cellule sécrétrice. Je ne vois cependant aucun rapport direct entre le chondriome et certaines masses intracellulaires, rappelant celles que je viens de signaler dans l'épithélium sous-jacent aux mâchoires :

elles se colorent comme la jeune radula, au vert lumière notamment, et contribuent probablement à la former, quand elles sont expulsées de la cellule. Dans les petits odontoblastes d'*Acanthochites fascicularis* L., d'autre part, si les caractères cytologiques sont insuffisants pour conclure à une sécrétion, on doit constater du moins la délimitation extrêmement nette à tous égards, et même brutale, du cytoplasma et de la dent formée, et la différence de leurs affinités chromatiques.

Ainsi, l'argument *a priori* de Mme PRUVOT-FOL me semble caduc pour deux raisons : d'une part, il n'est pas prouvé que la formation de la radula soit l'effet d'une chitïnisation ; d'autre part, le serait-elle, que la liaison entre ce fait et la permanence des odontoblastes ne paraît pas objectivement nécessaire.

4° L'interprétation de Mme PRUVOT-FOL se heurte, à son tour, à quelques difficultés histologiques, que je rappellerai brièvement, puisque ma note précédente leur était déjà consacrée. Elles portent sur le cas des Mollusques à odontophytes, et concernent le prétendu passage des petites cellules postérieures aux odontophytes, et des odontophytes aux petites cellules antérieures. L'un et l'autre me semblent inadmissibles. Il est impossible d'admettre que chez *Doris* et *Berthella* les très petits noyaux du foyer mitotique postérieur se fusionnent pour donner les énormes noyaux des odontophytes ; nous n'avons aucune raison cytologique de le supposer. De même, je n'ai jamais vu aucune image de dégénérescence ou de fragmentation de l'odontophyte le plus antérieur (odontophyte δ) qui doit, selon Mme PRUVOT-FOL, être transformé en petites cellules ou disparaître chaque fois qu'une dent est formée. Je renvoie à ce sujet à la figure 1 de la note précédente.

5° Une autre divergence entre Mme PRUVOT-FOL et moi concerne le rôle des cellules folliculaires, situées au-dessus des odontoblastes. Pour Mme PRUVOT-FOL, elles jouent dans la formation de la radula un rôle symétrique de celui des odontoblastes, et la sécrétion par l'épithélium interne ou supérieur n'est que la suite de l'activité des cellules folliculaires. Pour moi, les cellules folliculaires me semblent être, au contraire, avec certains éléments de l'épithélium interne, les seules de la gaine (ou du moins des portions relativement jeunes de la gaine) dont l'activité formatrice soit nulle, d'après les carac-

tères cytologiques : c'est du moins certain chez les Mollusques à odontophytes.

A cette question se joint celle de l'espace initial de la gaine. Je suis entièrement d'accord avec Mme PRUVOT-FOL sur l'agrandissement artificiel fréquent, par les traitements histologiques, de l'espace initial, mais je ne peux admettre que cet espace soit, en lui-même et dans tous les cas, un produit artificiel. Chez l'Escargot, en effet, j'ai déjà indiqué que les petites cellules du foyer mitotique postérieur sont surmontées de longs flagellums pourvus de très beaux corpuscules basaux ; ces fouets plongent dans l'espace initial (fig. 2), et celui-ci ne peut donc pas être considéré, ici, comme purement artificiel. Dès lors, si l'on admet, avec Mme PRUVOT-FOL, que les cellules de l'épithélium interne ne perdent à aucun moment le contact avec les dents correspondantes, il faut, chez l'Escargot, que ce contact soit établi, initialement, par l'intermédiaire des flagellums seuls, et qu'ensuite les cellules reviennent réellement s'appliquer sur les dents par toute leur surface.

C'est évidemment, d'ailleurs, cette adhésion secondaire qui détermine l'apparition dans l'épithélium interne, vers la 12^e ou 13^e dent seulement, des caractères cytologiques très particuliers (amitoses et modifications du chondriome) que j'ai décrits, ainsi que le déclenchement des phénomènes cytologiques de sécrétion. Or, ce fait n'est pas spécial à l'Escargot : chez les Chitons, par exemple, c'est aussi vers la 12^e ou 13^e dent que commence dans l'épithélium interne une sécrétion de composés ferriques que je décrirai ailleurs. A supposer même que dans ce cas, où l'espace initial est particulièrement réduit ou virtuel, les rapports topographiques entre les dents et les éléments de l'épithélium interne restent les mêmes à partir du fond de la gaine, il n'en est pas moins vrai que physiologiquement il se produit une modification très importante : on ne peut admettre que la sécrétion (au sens strict du mot) de l'épithélium interne soit purement et simplement la continuation de celle, d'ailleurs hypothétique, du follicule dentaire.

6^e En faveur de la continuité de sécrétion que je viens de réfuter, Mme PRUVOT-FOL fait valoir que l'on ne trouve pas sur les dents de couche d'émail distincte provenant de l'activité de l'épithélium interne. Le fait est parfaitement exact, mais doit être interprété autrement : il y a diffusion du produit sécrété

dans toute la dent, qui en est comme totalement imprégnée : les colorations ordinaires le montrent, mais surtout chez les Chitons la réaction du bleu de Prusse ne laisse aucun doute à cet égard.

A partir du moment où les odontoblastes ont cessé d'agir, le perfectionnement de la radula par les autres éléments de la gaine semble d'ailleurs se faire essentiellement par imprégnation diffuse. C'est ce que l'on observe aussi pour la sécrétion de l'épithélium externe.

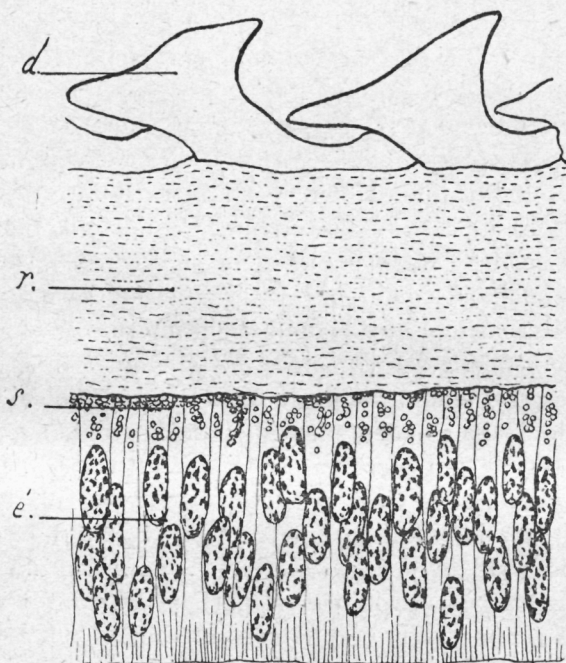


FIG. 3. — *Helix pomatia* L. L'épithélium externe *e'*, au niveau de la 17^e dent *d.*; *r.*, ruban de la radula; *s.*, produits de sécrétion de l'épithélium. Bouin. Hématoxyline, éosine, vert lumière. $\times 750$.

Celui-ci manifeste en effet, lui aussi, un rôle sécréteur (fig. 3), dès le foyer mitotique qui lui est propre. Il y apparaît de nombreuses et fines granulations grasses; le chondriome, jusque-là formé de chondriocentes, montre des mitochondries fines et nombreuses; et dans la partie superficielle des cellules on voit des corps irréguliers, abondants, fortement colorables par l'éosine. Chez l'Escargot, ces phénomènes débutent vers la

3^e ou la 4^e dent. Dès la 6^e on voit apparaître, à la base du ruban radulaire, une bande éosinophile diffuse (plus visible encore par la fuchsine dans la coloration d'Altmann) qui s'élargit peu à peu, jusqu'à atteindre la surface du ruban vers la 17^e dent, et qui réduit de plus en plus la partie colorable par le vert lumière. Un fait remarquable est que les dents se colorent par l'éosine dès le début (6^e dent), bien avant que cette bande les ait atteintes, alors que cependant il y a une relation évidente entre les deux phénomènes. On est conduit à admettre que la substance éosinophile diffuse en faible quantité au delà de la bande visible, et que les dents la fixent électivement, par exemple grâce à un coefficient d'adsorption élevé.

C'est vers la 22^e dent, chez l'Escargot, que se manifeste dans la dent une sidérophilie croissante, effet probable de la sécrétion de l'épithélium interne. En même temps apparaît à la surface du ruban radulaire, partant de la dent, une nouvelle bande plus éosinophile qui s'élargit cette fois vers la base et atteint celle-ci vers la 40^e dent, lorsque la sidérophilie de cette dernière est complète. On a, cette fois, l'impression que la sécrétion de l'épithélium interne a diminué l'affinité des dents pour la substance éosinophile provenant de l'épithélium externe, de sorte que celle-ci est rejetée dans le ruban radulaire. Ultérieurement encore, la sidérophilie disparaît progressivement et fait place à un achromatisme total, caractéristique des dents adultes, et réalisé vers la 60^e dent ⁽¹⁾.

Notons enfin qu'après l'imprégnation complète du ruban radulaire par la substance éosinophile (17^e dent), celle-ci, produite en excès par l'épithélium externe, s'accumule sous le ruban et y forme une mince couche autonome.

Telles sont les modifications, surtout d'ordre chimique, que produisent dans la radula les épithéliums externe et interne.

En conclusion, j'arrive pour la formation de la radula aux résultats suivants. J'emprunte sans réserve à Mme PRAVOT-FOL la remarquable explication, par un phénomène de croissance, du cheminement de la radula, jusque-là incompréhensible : la radula, dans sa partie solidifiée, ne peut se déplacer que solidairement avec les deux épithéliums interne et externe.

(1) Les variations dans les affinités chromatiques des dents avaient été déjà décrites par MISS SOLLAS.

Par contre, je me sépare de Mme PRUVOT-FOL dans l'explication des détails de cette croissance. Pour moi, les odontoblastes, qui sont permanents, sont seuls à ébaucher la forme générale de la radula ; les cellules folliculaires, en particulier, ne sont que des éléments indifférenciés, destinés à fournir l'épithélium interne ; certains éléments de ce dernier, ainsi que l'épithélium externe, sécrètent des substances qui imprègnent totalement ou partiellement la radula, et achèvent son évolution chimique.

Il pourra paraître bien audacieux de tirer des conclusions aussi générales d'un petit nombre d'observations sur des matériaux particuliers. Mais ces matériaux sont favorables à la constatation de faits précis, et, je crois, solidement établis, dont l'ensemble ne peut, à ce qu'il me paraît, cadrer qu'avec le schéma précédent. Pour rejeter celui-ci, il me semble nécessaire de nier l'homologie d'origine de la radula chez les différents Mollusques : c'est une solution que je ne puis réfuter, mais que l'on admettra sans doute difficilement.

OUVRAGES CITÉS

1924. PRENANT (M.). — L'activité sécrétrice de l'épithélium supérieur de la gaine radulaire chez *Helix pomatia*. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, XLIX.
 1925. PRENANT (M.). — Sur la permanence des odontoblastes de la radula. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, L.
 1923. PRUVOT-FOL (A.). — Morphogenèse des odontoblastes chez les Mollusques. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, N. et R., LXIV.
 1926. PRUVOT-FOL (A.). — Le bulbe buccal et la symétrie des Mollusques. I. La radula. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, LXV.
 1907. SOLLAS (I.). — The Molluscan radula. *Quart. Journ. Micr. Sc.*, LI.