

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DE LA GLANDE DIGESTIVE DE DEUX CÉPHALOPODES *ELEDONE CIRRHOSA ET SEPIA OFFICINALIS*

par

Renata Boucher-Rodoni (1)

Station biologique de Roscoff

Résumé

L'étude histologique de la glande digestive des deux Céphalopodes *Eledone cirrhosa* et *Sepia officinalis*, a permis de distinguer plusieurs types cellulaires et leurs fonctions : sécrétion d'enzymes, absorption, excretion, accumulation d'inclusions lipidiques. Les suivis histologiques de la glande digestive, au cours de la digestion, ont montré que la richesse en inclusions protéiniques ou « boules » (enzymes protéolytiques) est fonction du stade digestif, le début de la digestion se caractérisant toujours par une absence quasi totale de « boules » (sécrétion), la fin de la digestion correspondant à une accumulation de ces enzymes protéolytiques dans les cellules.

La structure fine de la glande digestive d'*Eledone* a pu être précisée et comparée à celle déjà connue de *Sepia*. La présence de vésicules de pinocytose illustre le rôle absorbant des cellules à « boules » des deux espèces. Cette fonction absorbante de la glande digestive a été confirmée par des expériences de marquage avec la ferritiné. Une richesse remarquable en vacuoles à certains stades de digestion caractérise la glande digestive d'*Eledone*, certaines de ces vacuoles contenant de la ferritiné. De plus, certaines « boules » se colorent également par le bleu de Prusse, à certains stades, chez les deux espèces. Ces observations constituent des présomptions sérieuses en faveur de l'existence d'une digestion intracellulaire chez l'Octopode. Une telle digestion intracellulaire existe chez *Sepia* (Boucaud-Camou et Yim, 1980).

Les trois types cellulaires présents dans les tubules de la glande digestive semblent, en fait, être différentes représentations correspondant à des stades différents de la même cellule. En réalité, n'existe qu'un seul type cellulaire actif chez les deux espèces : la cellule à « boules » ou cellule digestive, cumulant toutes les fonctions attribuées à la glande digestive.

Introduction

Dès la fin du XIX^e siècle, la glande digestive des Céphalopodes a retenu l'intérêt de plusieurs histologistes, notamment Vigelius (1881); Frenzel (1886); Enriques (1902); Falloise (1906). Ces auteurs ont décrit les types cellulaires de l'épithélium glandulaire de cet organe. Ils ont montré l'existence d'un grand nombre de cellules comportant beaucoup de globules incolores et une grande vacuole contenant un agglomérat englobant souvent des cristaux incolores en forme d'aiguille. Des cellules comportant des vacuoles à contenu

(1) Avec la collaboration technique de Claudette Faidy.

granulaire sont également signalées, de même que des cellules à grains réfringents incolores, collées contre la basale et n'atteignant pas la surface épithéliale. Les deux premiers types étaient interprétés comme des « cellules à diastases » ; les cellules à grains réfringents tantôt comme des « cellules à calcaire » (Vigelius, 1881; Frenzel, 1886), tantôt comme des « cellules sphéruleuses » à inclusions constituées par un hydrate de carbone mis en réserve (Enriques, 1902). Cuénot (1907) reprend ces études et montre que le « foie » de *Sepia*, d'*Octopus* et d'*Eledone* a une fonction absorbante, excrétrice, sécrète et d'accumulation de réserves. Il établit une nomenclature des cellules de la glande digestive encore utilisée de nos jours : cellules à « boules » pour les cellules à diastases, cellules vacuolaires pour les cellules à vacuoles. Il ne s'est pas intéressé aux cellules à grains réfringents. Cet auteur distingue la fonction excrétrice des cellules vacuolaires qui rejettent des déchets d'origine sanguine et la fonction de rejet des résidus de l'activité propre des cellules hépatiques (corps bruns) de la cellule à « boules ». Cuénot confère aux cellules vacuolaires surtout, et probablement aussi aux cellules à « boules », un rôle d'absorption grâce à des expériences avec des aliments colorés. Il signale également la présence de « sphères de cytoplasme à noyau dégénéré ». Parmi d'autres auteurs, Bidder (1957), Capurro (1961) chez *Octopus*, Boucaud-Camou (1973, 1974, 1976) et Yim (1978) chez *Sepia*, ont particulièrement contribué à une meilleure connaissance histologique, histochimique et ultrastructurale de la glande digestive et de la digestion en général chez les Céphalopodes.

Bidder (1957) confirme que la cellule à « boules » de la glande digestive d'*Octopus* et de *Sepia* n'a pas seulement un rôle sécréteur mais également absorbant et excréteur. Selon cet auteur, les « cellules à calcaire » pourraient constituer soit des cellules de réserve ou plutôt des stades de formation d'une des multiples phases d'activité de la cellule à « boules », comme cela est le cas chez *Loligo* (Bidder, 1950). Il signale, en outre, un autre type de cellules à vocation excrétrice chez *Octopus* : les cellules à corps gris (« grey body cells »). Boucaud-Camou (1973) confirme la prédominance des cellules à « boules » et l'existence de cellules vacuolaires dans la glande digestive de *Sepia*, mais ne retrouve pas de « cellules à calcaire », les grains réfringents se localisant dans la cellule à « boules » elle-même. Cet auteur nous apporte en outre de nombreuses données sur l'ultrastructure de la glande digestive. Chez la même espèce, Yim (1978) a pu suivre la mise en route des fonctions cellulaires de la cellule à « boules » en étudiant l'ultrastructure de la glande digestive pendant le premier mois suivant l'éclosion.

Dans de nombreux domaines, les différentes espèces étudiées par les auteurs présentent à la fois 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 n'est à envisager qu'avec prudence comme le remarquent Erspamer (1952) et Bidder (1957). En ce qui concerne la glande digestive et son histologie, il ne semble pas, à première vue, exister de différences fondamentales entre les espèces, bien que Bidder (1950) signale, par exemple, que la glande digestive de

Loligo n'a pas de fonction absorbante. De plus, nous avons vu que les cellules vacuolaires n'existent que chez *Sepia* (Boucaud-Camou, 1973); les cellules à corps gris n'ont été signalées que chez *Octopus* (Bidder, 1957) et Boucaud-Camou (1973) ne retrouve pas de cellules à grains réfringents chez *Sepia*. Il paraissait donc intéressant d'approfondir les analogies et les différences entre les structures histologique et ultrastructurale de la glande digestive d'une espèce benthique, *Eledone cirrhosa* et d'une espèce necto-benthique, *Sepia officinalis*.

Matériel et méthodes

La glande digestive a été prélevée chez des animaux à jeun et chez d'autres animaux en cours de digestion, à différents stades de leur cycle de vie adulte.

Pour la microscopie optique, les fixateurs de routine étaient le Bouin aqueux et le formol à 10 p. 100 dans l'eau de mer. Les coupes, d'une épaisseur de 4-5 µm, ont été colorées par :

- Trichome de Masson, variante de Goldner, ou Azan, pour la topographie générale,
- P.A.S. (Hotchkiss-Mc Manus), pour les mucopolysaccharides neutres,
- Bleu Alcian (pH 3,5), pour les mucopolysaccharides acides,
- P.A.S. et Bleu Alcian combinés,
- Alloxane Schiff, ou Deitsch, ou Bleu de Bromophénol (Mazia *et al.*, 1953), pour les protéines.

Dans certains cas, certaines colorations particulières ont été réalisées :

- Feulgen, pour les noyaux,
- Cuivre (méthode à l'acide rubéanique, d'Okamoto et Utamura, d'après Ganter et Jollès, 1969),
- Calcium (réaction au ferrocyanure ferrique de Johnston et réaction de Von Kossa (d'après Ganter et Jollès, 1969),
- Bleu de Prusse, et parfois réaction de Tirman et Schmelzer et méthode de Macallum, pour le Fer, (d'après Ganter et Jollès, 1969),
- Lipopigments, pigments acido-résistants et lipofuchsines, (d'après Ganter et Jollès, 1969).

Pour la microscopie électronique, les fragments de glande digestive des deux espèces ont été fixés au glutaraldéhyde à 3 p. 100 dans du tampon cacodylate de sodium (pH 7,4) et du chlorure de sodium, pendant 1 heure à 4°C. Après rinçage, les pièces étaient post-fixées pendant une heure à 4°C par de l'acide osmique à 1 p. 100 dans du mélange tampon — NaCl, rincées à nouveau, puis progressivement déshydratées à l'éthanol et incluses dans l'Epon.

Les coupes semi-fines et fines ont été réalisées à l'aide d'un Ultramicrotome L.K.B. 8800 A. Les coupes semi-fines étaient colorées en routine par le mélange à 1 p. 100 de Bleu de Méthylène et Azur II (Richardson *et al.*, 1960). Certaines coupes ont été colorées par le Noir Soudan et la picrofuchsine.

Les coupes fines étaient traitées par l'acétate d'uranyle puis par le citrate de plomb (Reynolds, 1963).

RÉSULTATS

1 - Description des types cellulaires

Chez les deux espèces, les tubules de la glande digestive sont tapissés par un épithelium simple dont les cellules reposent sur une membrane basale. Les tubules sont séparés par des parois conjonctives fines, bien vascularisées, comportant de nombreuses fibres collagénées et des cellules musculaires (Boucaud-Camou, 1973).

La très grande majorité des cellules de la glande digestive est constituée par des cellules à « boules ». Leur nom est à imputer à des inclusions en forme de gouttelettes, pouvant atteindre une taille assez importante, nommées « boules » par Cuénot (1907). Cependant, outre les « boules », ces cellules se caractérisent aussi par une grande richesse en inclusions diverses. Cela confère aux cellules des aspects extrêmement variés, puisque tous les types d'inclusions ne sont pas forcément constamment présents et que leurs abondances relatives sont également très variables.

Bien qu'en nombre nettement moindre, des types cellulaires autres que les cellules à « boules » sont également à noter chez les deux espèces.

A - *Eledone cirrhosa*

Trois types cellulaires tapissent les tubules de la glande digestive d'*Eledone* :

- les cellules à « boules » ;
- les cellules à grains jaunes réfringents ;
- les cellules à corps gris.

a) Les cellules à « boules ».

Les cellules à « boules » qui sont donc, et de loin, le type cellulaire le plus abondant dans les tubules de la glande digestive, sont des cellules de grande taille (60 à 350 µm) à un noyau basai, présentant des gouttelettes (« boules ») dans leur cytoplasme (planche I, 1, 2, 5). Leur extrémité apicale est munie d'une bordure en brosse à certains stades de leur fonctionnement. En plus des « boules », d'autres types d'inclusions peuvent être également présents : des vacuoles à corps bruns, des vacuoles à contenu granuleux clair ou foncé, des grains réfringents et des lipides. Mais les « boules » constituent le type d'inclusions le plus remarquable. Leur taille peut être très variable à l'intérieur d'une même cellule (2 à 25 µm), de même que leur position. Les grosses « boules » s'observent le plus souvent en position apicale, parfois médiane, rarement basale. Ces inclusions

ont un aspect compact, parfois granuleux, surtout sur les coupes semi-fines (planche I, 3). A certains stades, et notamment chez la plupart des animaux à jeun, les « boules » sont pratiquement absentes du cytoplasme de la cellule (planche I, 7; planche II, 3). Dans ce cas, les inclusions vacuolaires prédominent, bien que leur présence soit également fréquente dans les stades où les « boules » sont abondantes.

Parmi les inclusions vacuolaires de la cellule à « boules », il n'est pas rare de rencontrer des vacuoles contenant un amalgame de granules comprenant une ou plusieurs formations cristallines, des grains jaunes réfringents et des substances de nature lipidique. Ces structures ont été nommées corps bruns ("brown bodies") par Bidder (1957) du fait de leur coloration brune, frappante surtout lorsque l'on observe du tissu frais. La taille, la localisation dans la cellule et la densité des corps bruns sont variables (planche I, 2, 4, 6).

Dans la cellule à « boules », on note également, à certains stades, la présence d'autres vacuoles contenant des granules, certaines étant claires (surtout en position médiane et apicale), d'autres se colorant plus intensément et se localisant plutôt en position médiane et basale. Ces vacuoles ne comportent pas de cristaux. Il est assez malaisé de distinguer, d'une part, certaines vacuoles à contenu granuleux clair des « boules granuleuses » et, d'autre part, les vacuoles à contenu granuleux foncé des corps bruns si ce n'est par l'absence de cristaux. Boucaud-Camou et Yim (1980) réservent le terme de corps bruns uniquement aux inclusions comportant des formations cristallines. Ces images correspondent peut-être à ce que Cuénot (1907) nomme cellules vacuolaires chez *Eledone* et *Octopus* et qu'il décrit comme des cellules présentant un nombre considérable de très petites vacuoles (par opposition à la grande vacuole unique des cellules vacuolaires de *Sepia*) avec un grain solide brunâtre en suspension dans le liquide intérieur. La présence de ces vacuoles à contenu granuleux est surtout frappante sur les coupes semi-fines (planche I, 3). Sur coupe histologique à la paraffine, les vacuoles paraissent souvent avoir perdu leur contenu et les stades très vacuolisés peuvent donner des images de tissu très lacunaire (planche I, 7).

Autres inclusions remarquables de la cellule à « boules » : des lipides en grande abondance. Ils se localisent en position plutôt basale et se présentent sous forme de gouttelettes de taille variable avec des bords parfois mal délimités (planche I, 3).

Des grains jaunes réfringents peuvent également être observés dans le cytoplasme de certaines cellules à « boules », soit isolés, soit groupés par îlots de 4 ou 5 grains. On les rencontre le plus souvent dans le tiers basai de la cellule (planche I, 3).

b) Les cellules à grains réfringents.

Comme l'ont signalé les auteurs, les cellules à grains réfringents, de forme plutôt triangulaire, s'observent en position basale, entre les cellules à « boules ». Leur noyau est gros, rond, clair, avec un ou plusieurs nucléoles bien visibles. Leur cytoplasme contient de nombreux grains réfringents. Leur abondance est variable, mais elles ne

se rencontrent jamais en très grand nombre. Elles sont assez difficiles à identifier sur des coupes à la paraffine et n'ont pu être effectivement reconnues dans un premier temps que sur les coupes semi-fines (planche II, 1, 2).

c) Les cellules à corps gris.

L'existence de ces cellules a d'abord été signalée chez *Octopus* par Bidder (1957) et confirmée ensuite chez la même espèce par Boucher-Rodoni et Mangold (1977). Chez *Eledone*, comme chez *Octopus*, ces cellules ont un noyau basai, un corps cellulaire étroit, comprimé entre les cellules à « boules », une partie apicale renflée, souvent émergeant dans la lumière (planche II, 3). Le cytoplasme est rempli d'une trame de fins granules. L'abondance de ces cellules se remarque essentiellement par leur partie apicale faisant saillie dans la lumière du tube.

B - *Sepia officinalis*

Une vision superficielle de la glande digestive de *Sepia* pourrait amener à conclure à une identité avec la glande digestive d'*Eledone*. Cependant, plusieurs différences cytologiques sont à relever. Boucaud-Camou (1973) signale trois types cellulaires chez *Sepia* :

- les cellules à « boules » ;
- les cellules vacuolaires ;
- les cellules de remplacement.

a) Les cellules à « boules ».

Comme chez *Eledone*, les cellules à « boules » sont, de loin, les cellules les plus abondantes dans la glande digestive de *Sepia* (planche III, 1,2). C'est ce qui confère à la glande digestive des deux espèces et à bien d'autres, un air de parenté. La taille de ces cellules et leur aspect général sont semblables à ceux d'*Eledone*. Cependant, la bordure en brosse, lorsqu'elle est présente, est plus nettement visible chez *Sepia*.

Les inclusions des cellules à « boules » de *Sepia* sont les mêmes que celles d'*Eledone*. Il faut cependant noter une moins forte concentration en lipides. La vacuolisation des cellules paraît moins importante que chez *Eledone* (planche III, 3, 6).

b) Les cellules vacuolaires.

Les cellules vacuolaires sont des cellules hautes, étroites, à sommet très élargi présentant une grosse vacuole contenant un amas de granules (planche III, 4). Ces cellules sont difficiles à reconnaître avec certitude sur du matériel fixé, mais assez bien visibles sur du matériel frais.

c) Les cellules de remplacement.

Comme les cellules à grains réfringents d'*Eledone*, ces cellules se situent à la base de l'épithélium, entre les cellules à « boules », et présentent une section triangulaire. Boucaud-Camou (1973) pense que ces cellules non différenciées, à cytoplasme basophile, en se divisant, vont assurer le renouvellement de l'épithélium.

2 - Histologie et histo chimie des inclusions cytoplasmiques

Différentes techniques histologiques et histo chimiques ont été appliquées afin d'essayer d'élucider la nature des différentes inclusions cellulaires.

— Boules.

Leur affinité pour les colorants utilisés est assez variable. Les colorations de routine les teintent en rouge avec l'Azan et de façon hétérogène avec le Trichome de Masson, à dominante rouge en position basale, jaune-orangé en position médiane et gris-vert en position apicale.

Certaines « boules » se colorent légèrement avec le PAS, mais la majorité est PAS négative. Toutes les « boules » réagissent bien et de façon constante aux colorants spécifiques des protéines (Alloxane, Deitsch, bleu de Bromophénol). C'est cette homogénéité de coloration par les colorants des protéines qui m'a induite à assimiler sous le terme de « boules » les inclusions compactes aussi bien que la plupart des vacuoles granuleuses claires. Les limites entre les deux types de « boules » sont souvent difficiles à établir. Elles correspondent sans doute à différents stades d'élaboration ou d'autolyse (Boucaud-Camou, 1973).

— Corps bruns.

Ils sont formés par un amalgame hétérogène de substances à réactivités différentes. Les corps bruns se colorent en vert avec le Trichome, et avec l'Azan ils restent généralement jaune-brun pâle.

Certaines inclusions des corps bruns sont PAS positives (muco-polysaccharides neutres) d'autres Soudan positives (lipides), d'autres encore Bleu de Prusse positives (fer). Il existe souvent une réactivité importante au bleu Alcian (mucopolysaccharides acides). Cette acidité serait due à des groupements carboxyles (Boucaud-Camou, 1973). La réactivité aux colorants spécifiques des protéines est rare. Ils contiennent souvent des grains réfringents. Les cristaux ne se colorent avec aucun des réactifs utilisés.

— Grains jaunes réfringents.

Ainsi qu'il a été déjà noté, ils sont présents dans les cellules à « boules » des deux espèces et, en plus, dans des cellules particulières, les cellules à grains réfringents chez *Eledone*. Dans tous les cas, la réactivité est comparable. Avec les colorants topographiques de routine, ils ne se colorent pas et apparaissent donc jaunes. Par contre, certains se colorent avec le PAS (mucopolysaccharides), d'autres sont Soudan positifs (chromolipoïdes), d'autres enfin sont bleu de Prusse positifs (fer). Boucaud-Camou (1973) note l'absence de calcium et identifie également des chromolipoïdes et des dépôts d'hémosidérine. Ghiretti (1958) et Nardi *et al.* (1971) signalent aussi du fer dans la glande digestive des Céphalopodes.

— Lipides.

Le matériel lipidique est plus abondant dans les cellules à « boules » de la glande digestive *d'Eledone* que dans celles de *Sepia*. Les

fixations à l'osmium suivies de déshydratation rapide montrent l'aspect variable de ces inclusions. Les gouttelettes lipidiques généralement petites, peuvent cependant parfois atteindre des tailles comparables à celles des « boules » protéïniques assez grosses chez *Eledone* (planche I, 3). 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 même enveloppe et présentent un aspect de scission ou fusion. Boucaud-Camou (1973) indique que les gouttelettes lipidiques sont toujours entourées de nombreux ribosomes. Certains grains réfringents semblent liés au métabolisme de ces lipides. Du matériel lipidique se trouve également dans certains corps bruns.

— Corps gris des cellules à corps gris *d'Eledone*.

Du fait de la structure réticulée du cytoplasme de ces cellules, les affinités tinctoriales sont difficiles à apprécier. Avec les colorations de routine, ils ne se colorent pas et paraissent plutôt jaune bruns. Les traitements histochimiques laissent soupçonner une certaine réactivité au PAS.

— Vacuoles des cellules vacuolaires de *Sepia*.

Les vacuoles contiennent *in vivo* des granules bruns ou parfois rouges (Boucaud-Camou, 1973). Aucune réactivité n'a été constatée ici avec les différents colorants histochimiques.

3 - infrastructure des cellules à « boules » de la glande digestive

Les tubules de la glande digestive sont donc tapissés par un épithelium simple constitué essentiellement de cellules à « boules ». De grande taille, ces dernières présentent un noyau basai entouré d'une région souvent riche en ergastoplasme, en lipides, avec des grains jaunes réfringents et parfois des « boules » et des vacuoles. La région distale est souvent remplie de « boules » et/ou de vacuoles, avec une bordure apicale à microvillosités plus ou moins développées. Ainsi que l'a montré Boucaud-Camou (1977), les modes de liaison des cellules entre elles sont de type : interdigitations basales, jonctions septées et desmosomes annulaires (planche IV, 6).

A - *Eledone cirrhosa*

Le matériel utilisé pour cette étude provient de deux animaux à jeun et d'un animal sacrifié cinq heures après ingestion d'un crabe ayant reçu une injection de ferritine. Seules, les cellules à « boules » seront traitées ici, les autres types cellulaires n'ayant pas été reconnus en microscopie électronique.

a) Région apicale.

Le cytoplasme distal de la cellule à « boules » est donc rempli essentiellement de « boules » et/ou d'inclusions vacuolaires (planche IV, 1). La bordure distale de la cellule à « boules » présente des microvillosités plus ou moins prononcées. Chez *Eledone*, ces microvillosités ont pu être mises nettement en évidence grâce à la microscopie électronique (planche IV, 1, 4). La base des microvillosités

est souvent le siège d'une pinocytose intense pendant les phases d'absorption. Il se peut que ce soit la fusion de ces vésicules de pinocytose qui donnera naissance aux grosses vacuoles présentes à certains stades de la digestion.

b) Région basale.

Le noyau basai des cellules à « boules » est de forme variable, souvent ovoïde, avec un ou plusieurs nucléoles auxquels sont accolés des amas de chromatine. De tels amas existent aussi dispersés dans le nucléoplasme et surtout accolés à l'enveloppe nucléaire (planche IV, 3).

Cette région de la cellule est très riche en réticulum endoplasmique rugueux, souvent dilaté, et en mitochondries. Les « boules », lorsqu'elles sont présentes, sont généralement de petite taille. Il faut noter également dans cette région la présence de gouttelettes lipidiques (inclusions plus claires que les « boules »). La membrane basale sur laquelle repose l'épithélium de la glande digestive, plus épaisse chez *Eledone* que chez *Sepia*, présente de nombreuses indentations chez les deux espèces.

L'appareil de Golgi observé dans ces cellules à « boules » est proche de celui décrit par Boucaud-Camou (1973) chez *Sepia* et par Owen (1970) chez le Lamellibranche *Cardium edule* (planche IV, fig. 2). Il se compose en effet de saccules aplatis dans leur partie centrale, dilatés et très électrodenses dans leur région distale. Bunt (1968) et Loizzi (1971) décrivent des images assez comparables chez les Crustacés. Bunt (1968) suggère que les vésicules golgiennes pourraient contenir des enzymes digestives de nature protéinique dans les cellules sécrétrices (F-cells) des Crustacés. Selon Boucaud-Camou et Yim (1980), chez la seiche, les dictyosomes seraient à l'origine des lysosomes qui interviennent dans la digestion intracellulaire. L'appareil de Golgi a, en effet, un rôle de condensation des substances protéiniques synthétisées au niveau de l'ergastoplasme, cette fonction se doublant d'un rôle élaborateur, de mucopolysaccharides par exemple.

Au cours de son cycle d'activité, la cellule digestive subit des modifications si importantes qu'à certains stades, le noyau est comprimé entre les différentes inclusions présentes dans le cytoplasme cellulaire (planche IV, 9). Ce phénomène avait été également décrit par Owen (1970) dans les cellules digestives des tubules digestifs du Bivalve *Cardium edule* et a été constaté également en microscopie optique, chez *Sepia* (planche III, 5).

c) Inclusions cellulaires.

Boules.

En microscopie photonique, les « boules » ont donc été définies comme des structures montrant une affinité constante pour les colorants des protéines. En microscopie électronique, Boucaud-Camou (op. cit.) les décrit chez *Sepia*, comme des inclusions d'origine golgienne, plus ou moins denses, délimitées par une membrane unitaire. Yim (1978) leur attribue trois destinées possibles : elles sont rejetées telles quelles, ou bien elles subissent une autolyse progressive et seront à l'origine de corps bruns, ou bien l'autolyse aboutira

à la formation de petits granules sphériques se répandant dans le cytoplasme et qui seront rejetés par la cellule.

De même, chez *Eledone*, les « boules » sont représentées par des inclusions plus ou moins denses, délimitées parfois par une membrane unitaire, semblant pouvoir subir également une autolyse progressive (planche IV, 5, 8). Boucaud-Camou (1973) décrit la formation de petites « boules » dans la région basale de la cellule, leur fusion en gouttelettes de taille de plus en plus importante et leur migration vers la région apicale.

Inclusions vacuolaires.

Corps bruns.

Bidder définit les corps bruns par leur pigmentation *in vivo*. De ce fait, leur identification sur coupe histologique pose quelques problèmes. Toutes les vacuoles à contenu plus ou moins hétérogène ont été appelées jusqu'ici vacuoles à corps bruns. Cependant, Boucaud-Camou réserve l'appellation « corps bruns » aux vacuoles ou inclusions comportant un ou plusieurs cristaux. Cet auteur pense que les vacuoles sans cristaux sont plutôt liées à la digestion et les corps bruns fréquents surtout pendant le jeûne. Leur apparition dans les cellules à « boules » a été suivie par Yim (1978). Leur origine peut être double : certains corps bruns ou, tout au moins, leur partie cristalline, se forment directement au sein du cytoplasme avant d'être inclus dans une vacuole issue de la fusion de plusieurs vacuoles; d'autres corps bruns paraissent avoir pour origine l'autolyse des « boules ». L'origine des corps bruns chez *Eledone* paraît être semblable puisque, si en microscopie optique ils apparaissent essentiellement contenus dans une vacuole claire, en microscopie électronique, il est fréquent d'en rencontrer libres dans le cytoplasme (planche IV, 7).

Vacuoles à contenu granuleux clair ou foncé.

Ces vacuoles, abondantes au cours de la digestion, rappellent, en partie, les vacuoles digestives des cellules digestives du Bivalve *Cardium edule* (Owen, 1970). Elles se présentent comme des plages claires à granules périphériques, souvent entourées d'une membrane (planche IV, 1). Leur abondance est beaucoup plus grande chez *Eledone* que chez *Sepia*. Elles peuvent atteindre une taille considérable. Etant particulièrement abondantes pendant la digestion, il paraît possible de les considérer comme des figures des phases d'absorption ou de digestion intracellulaire.

B - *Sepia officinalis*

L'ultrastructure de la glande digestive de *Sepia officinalis* est à présent bien connue grâce aux travaux de Boucaud-Camou. Yim (1978) a suivi l'évolution ultrastructurale de la glande digestive de *Sepia* au cours du premier mois après l'éclosion. Cet auteur a ainsi pu suivre la mise en œuvre des différentes fonctions cellulaires, à partir de cellules « inactives ». Ce matériel n'a donc pas été étudié ici.

4 - Fonctions cellulaires

Les fonctions ont été suivies au cours d'un cycle digestif. Il est à présent bien admis par tous les auteurs que la glande digestive de la plupart des Céphalopodes cumule des fonctions absorbantes, sécrétives, excrétrices et d'accumulation de réserves, essentiellement lipidiques. La cellule à « boules » est le siège principal de ces activités. Bidder (1966) indique que chez *Octopus* et *Sepia* la présence de gouttelettes témoigne de la fonction sécrétive, la bordure en brosse ou « ciliée », de la fonction absorbante et la présence de corps bruns, de la fonction excrétrice. Boucaud-Camou confirme et complète ces résultats chez *Sepia*.

1 - Sécrétion

Morishita (1972 a, b, c) signale également une activité protéolytique importante de la glande digestive d'*Octopus*. Boucaud-Camou (1974) montre que les « boules », principal type de sécrétion, sont des supports d'enzymes protéolytiques. L'activité sécrétrice d'enzymes protéolytiques est donc attestée histologiquement par les variations d'abondance des « boules » dans les cellules de la glande digestive au cours de la digestion d'un repas.

Chez *Sepia officinalis*, les changements histologiques remarquables au cours de la digestion concernent surtout les « boules » et les vacuoles. Boucaud-Camou (1973), par technique de comptage de « boules », a montré une chute brutale de leur nombre au début de la digestion, suivie d'une apparition de petites « boules », localisées surtout dans la partie médiane de la cellule et qui vont fusionner pour former les grandes « boules », dont le nombre est assez élevé en fin de digestion.

Ces résultats ont été confirmés ici. Jusqu'à trois heures de digestion, il n'y a que très peu de « boules » dans la glande digestive. L'état de granulation est ensuite variable. Ce n'est qu'en début de digestion que le nombre de « boules » par unité de surface est régulièrement très faible. A la fin du processus digestif, les cellules sont remplies de grosses « boules ». Les individus se nourrissant régulièrement ont donc à leur disposition des enzymes (« boules ») stockées dans la glande digestive, alors que les animaux ayant jeûné n'ont pas forcément la possibilité d'un tel apport immédiat. En effet, la glande digestive d'animaux soumis à un jeûne plus ou moins prolongé présente une granulation variable.

La durée moyenne de la digestion, à une température de 15°C, est d'environ 18-20 heures et de 15 heures à 20°C (Boucaud-Camou, 1973). Il est certain que l'état de la glande digestive au moment de la capture de la proie conditionne tout le déroulement ultérieur de la digestion.

La répartition des « boules » dans la glande digestive n'est pas aussi homogène chez *Sepia* que chez *Eledone* et *Octopus*. Ce fait a été montré par des comptages réalisés sur des échantillons du même organe prélevés à des niveaux différents. Si, au début de la digestion, pratiquement toute la glande digestive semble se vider de ses

« boules », l'état de granulation est ensuite suffisamment variable pour rendre difficile l'interprétation des images histologiques.

La digestion, chez *Eledone cirrhosa*, a déjà été suivie quantitative-ment (Boucher-Rodoni, 1975) et histologiquement dans tout le tractus digestif (Boucher-Rodoni, 1976). Les aliments sont digérés rapidement au début du cycle digestif, puis la digestion subit un ralentissement progressif. Chez cette espèce aussi, la durée totale de la digestion d'un repas est fonction de la température.

En ce qui concerne la glande digestive et son histologie, les « boules » ne se rencontrent qu'en très petit nombre pendant les heures qui suivent la capture de la proie, puis leur nombre et leur taille augmentent progressivement dans les heures suivantes. Vers le milieu de la digestion, il y a une nouvelle diminution du nombre de « boules » suivie d'une nouvelle augmentation de leur nombre et de leur taille. Cela témoigne d'une activité rythmique de synthèse et de sécrétion de « boules ».

L'état de granulation de la glande digestive des deux espèces évolue parallèlement à la teneur totale en protéines de l'organe. Cela a été vérifié par le calcul du coefficient de corrélation de rang de Spearman entre les deux paramètres, qui est significatif avec une probabilité de 95 p. 100. Le nombre de boules par unité de surface et la teneur totale en protéines évoluent au cours de la digestion, en relation inverse avec les variations de l'activité protéolytique totale mesurée par des techniques biochimiques (Boucher-Rodoni, 1982).

2 - Absorption

En ce qui concerne *Sepia officinalis*, Boucaud-Camou et Péquignat (1973) ont suivi l'absorption transmembranaire d'aliments marqués (^{14}C et ^3H), entre autres dans la glande digestive. Boucaud-Camou et Yim (1980) ont confirmé ces résultats en microscopie électronique à l'aide de marquages avec la ferritine. Ces auteurs ont mis en évidence une activité endocytosique de grosses protéines et une digestion intra-cellulaire de ces molécules.

Chez *Octopus vulgaris*, l'utilisation d'un traceur radioactif a montré que, du fait de sa masse, la glande digestive est responsable de l'absorption d'une grande partie du matériel marqué (Boucaud-Camou *et al.*, 1976). En termes d'activité spécifique, cependant, c'est le caecum qui participe le plus activement à l'absorption des éléments marqués. Ce fait constitue une différence notable entre *Sepia* et *Octopus* et s'explique peut-être par des processus digestifs quelque peu dissemblables chez les deux espèces. En effet, chez *Sepia*, la nourriture partiellement digérée peut être stockée dans les deux grands lumens de la glande digestive en attendant d'être absorbée (Bidder, 1957). Par contre, chez *Octopus*, un tel stockage se fait dans le caecum en attendant le transfert vers la glande digestive, de sorte que le caecum peut remplir sa fonction d'absorption pendant tout le processus digestif. De plus, Ledrut et Ungar (1937) ont provoqué une hypersécrétion de l'hépatopancréas chez *Octopus vulgaris* perfusé avec de l'extrait de caecum. Ces auteurs ont aussi mis en évidence la présence de sécrétine ou d'une substance analogue dans le caecum de cet Octopode.

Les résultats trouvés lors de l'analyse expérimentale de l'absorption avec *Eledone cirrhosa*, montrent que, chez les témoins à jeun, le fer se rencontre essentiellement dans les corps bruns (planche II, 4, 6). Par contre, pendant la digestion, on trouve du fer en beaucoup plus grande abondance. Il se localise dans des vacuoles dont le nombre au cours de la digestion est plus important que chez *Sepia*. Chez les deux espèces, on reconnaît également de la ferritine sous forme de petites « boules » se colorant par le bleu de Prusse (planche II, 5, 7).

En microscopie électronique, des vésicules de pinocytose ont par ailleurs été observées chez *Eledone* (planche IV, 4). Cependant, ainsi que le notent Boucaud-Camou et Yim (1980) pour *Sepia*, il est difficile, sur une base uniquement structurale, de distinguer s'il s'agit d'endocytose ou d'exocytose. Le marquage à la ferritine n'était pas suffisant pour permettre de résoudre ce problème sur les électrographies d'*Eledone*. Néanmoins, le stade auquel elles sont observées (5 h de digestion) et la structure, par ailleurs caractéristique, des phases d'absorption (vacuolisatation très importante) donnent à penser qu'il s'agit, dans ce cas précis, plutôt d'endocytose.

Au cours de la digestion d'un repas, les résultats histologiques suggèrent l'existence d'au moins deux phases principales d'absorption chez *Eledone cirrhosa*. La première est très précoce (1-5 h après le début du repas, selon la température), la deuxième se produit après la 10^e ou la 15^e heure. En fin de digestion, la glande digestive contient de nombreuses inclusions se colorant par le bleu de Prusse.

Chez *Sepia*, une absorption importante a été notée entre la première et la deuxième heure de digestion, en accord avec les résultats obtenus par Boucaud-Camou et Yim (1980) chez cette espèce.

3 - Excrétion

Les cellules à « boules » des deux espèces, les cellules à corps gris d'*Eledone* et les cellules vacuolaires de *Sepia* sont concernées par cette fonction. En effet, des corps bruns issus de cellules à « boules », des corps gris provenant de cellules à corps gris et des vacuoles provenant de cellules vacuolaires ont été retrouvés dans les rubans muqueux intestinaux, aussi bien chez *Eledone* que chez *Octopus* (Bidder, 1966; Boucher-Bodoni, 1973; Boucher-Rodoni et Mangold, 1977), pour ce qui est des corps bruns et des corps gris et chez *Sepia* pour ce qui est des corps bruns et des vacuoles (Boucaud-Camou, 1973).

4 - Accumulation de réserves

Cette fonction concerne essentiellement la cellule à « boules ». Si de nombreuses granulations PAS positives sont présentes apicalement, les résultats biochimiques ne laissent aucun doute sur la pauvreté des réserves glucidiques de la glande digestive ainsi que cela a été montré par les différents auteurs (Chaigne, 1933, 1934; Boucaud-Camou, 1967; 1973; Suryanarayanan et Alexander, 1971; Boucher-Rodoni, 1973; Boucher-Rodoni et Mangold, 1977). Par contre, les inclusions lipidiques sont très abondantes et peuvent être figurées par des gouttelettes qui atteignent parfois des tailles assez impor-

tantes chez *Eledone* (planche I, 3). La nature des réserves de la glande digestive d'*Eledone cirrhosa* et de *Sepia officinalis* est donc essentiellement lipidique.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Chez les deux espèces étudiées ici, les tubules de la glande digestive sont tapissés essentiellement par des cellules à « boules », ce qui pourrait faire conclure, après une vision superficielle, à l'identité de structure entre les deux organes. Cependant, il s'avère que les autres types cellulaires diffèrent d'une espèce à l'autre. En effet, les cellules à grains réfringents et les cellules à corps gris n'existent que chez *Eledone* alors que les cellules de remplacement et les cellules vacuolaires n'existent que chez *Sepia*. Les grains jaunes réfringents ne sont détectables que dans les cellules à « boules » chez *Sepia* ainsi que l'avait remarqué Boucaud-Camou (1973). De même, chez *Eledone*, les grains réfringents ne sont pas limités aux cellules à grains réfringents, mais également présents dans le cytoplasme des cellules à « boules ».

En ultrastructure, quelques différences existent également, la plus frappante étant l'abondance nettement supérieure en vacuoles digestives dans les cellules d'*Eledone* à certains stades de digestion. D'autres différences moins évidentes sont l'épaisseur de la membrane basale, plus fine chez *Sepia*. Il faut ajouter, en plus, que la taille des inclusions lipidiques est variable chez *Eledone*, alors qu'elle est assez constante chez *Sepia* (1 µm) selon Boucaud-Camou (1973).

Chez les deux espèces, au cours d'un cycle digestif, la glande digestive subit des modifications histologiques remarquables. L'interprétation de son évolution dynamique au cours de la digestion est cependant délicate car elle se heurte à différents problèmes : l'état de la glande digestive au moment du début du repas est inconnu, la température expérimentale influence la durée du cycle digestif. Les modifications intervenant pendant les premières heures de la digestion sont évidemment liées à l'état de l'organe avant la prise de nourriture. L'influence de la température se répercute principalement sur les heures suivantes (Boucher-Rodoni, 1975). Ainsi, aussi bien les temps longs que les temps courts de digestion sont soumis à des variations qui font que, seules, les tendances générales peuvent être dégagées avec netteté. Chez des animaux se nourrissant régulièrement, il y a une décharge massive d'enzymes protéolytiques dès le début du repas et une accumulation en fin de digestion (Boucher-Rodoni, 1982). Pendant le déroulement de la digestion, il semble y avoir une certaine rythmicité de synthèse et sécrétion, comme cela est également le cas chez certains Crustacés (Van Weel, 1960; Pillai, 1960; Van Wormhoudt *et al.*, 1972; Barker et Gibson, 1977, 1978) et chez certains Mollusques (Hirsch, 1925, 1931; Krijgsman, 1925, 1928; Van Weel, 1949, 1950).

La densité des « boules » dans la glande digestive des deux espèces est très variable, certains spécimens en étant pratiquement

dépourvus. Ces variations de l'état de granulation de la glande digestive sont liées à l'activité digestive et, plus précisément, à l'activité sécrétrice d'enzymes protéolytiques (Boucaud-Camou, 1974).

Les observations du déroulement de la digestion dans tout le tractus digestif ont permis de retrouver des corps bruns dans les filaments muqueux intestinaux des Octopodes et des Sépiidés (Bidder, 1966; Boucaud-Camou, 1973; Boucher-Rodoni, 1975). Les cellules à « boules » ont donc également une fonction excrétrice.

La présence d'une bordure en brosse permettait de supposer un rôle d'absorption des cellules à « boules ». Cette fonction a été confirmée par une étude autoradiographique chez *Sepia* (Boucaud-Camou et Péquignat, 1973) et chez *Octopus* (Boucaud-Camou *et al.*, 1976). Il était logique de penser que *Eledone* se conformerait à ces résultats. Les images de pinocytose observées en microscopie électronique et les résultats obtenus avec les expériences de marquage à la ferritine confirment la fonction absorbante de la glande digestive chez *Eledone* comme chez *Sepia*. Boucaud-Camou et Yim (1980) ont montré, par une étude détaillée et exhaustive de l'ultrastructure de la glande digestive de *Sepia*, que contrairement à ce qui paraissait bien établi jusqu'ici, une digestion intracellulaire comparable à ce qui se passe chez d'autres Mollusques, avait lieu dans les cellules à « boules ». Les images de cette digestion intracellulaire sont difficiles à reconnaître. Ces auteurs considèrent que si certaines « boules » sont l'image de la synthèse d'enzymes, d'autres sont l'image de la digestion intracellulaire. Aucune conclusion aussi probante n'a pu être obtenue chez *Eledone*. Cependant, il existe chez cette espèce des stades de digestion où les cellules à « boules » présentent une vacuolisation considérable. Il faut noter la présence de ferritine dans ces vacuoles, qui rappellent les images des vacuoles digestives du Bivalve *Cardium edule* (Owen, 1970), de même que, à certains stades de digestion, dans des « boules » rappelant les images de la digestion intracellulaire des protéines chez *Sepia* (Boucaud-Camou et Yim, 1980). Il est donc possible de conclure à la probabilité de l'existence d'une telle digestion intracellulaire également chez *Eledone*.

L'existence d'une digestion intracellulaire des protéines chez les Céphalopodes n'est pas nécessairement un caractère de type Invertébré. En effet, les cellules intestinales de différents poissons présentent une activité pinocytosique concernant les protéines (Bergot, 1976; Noaillac-Depeyre et Gas, 1979). Les deux derniers auteurs suggèrent la possibilité d'une digestion intracellulaire de ces molécules.

Les cellules à corps gris des Octopodes et les cellules vacuolaires de *Sepia* ont un rôle excréteur, attesté par la présence de corps gris et de vacuoles dans les filaments muqueux intestinaux (Bidder, 1966; Boucaud-Camou, 1973; Boucher-Rodoni et Mangold, 1977).

Les grains réfringents ont des affinités histochimiques variables et leur signification pose encore un problème d'interprétation. On peut supposer qu'il s'agit de produits d'excrétion, liés au métabolisme des lipides et des sucres (réactivité histochimique) puisqu'ils sont rejetés par les cellules, soit dans des vacuoles à corps bruns, soit par groupes isolés. Dans l'hépatopancréas de certains Crustacés, Bar-

ker et Gibson (1977) décrivent des granules brun-jaunes apicaux dans les cellules de stockage des lipides (R-cells) et suggèrent que ces granules représentent probablement des sites de dépôt de résidus de l'oxydation des lipides qui seront éliminés ultérieurement.

En conclusion, il paraît évident que la cellule à « boules » représente le type cellulaire actif essentiel, cumulant des fonctions très variées (sécrétion, absorption, digestion intracellulaire, mise en réserves de lipides, excrétion), les autres types cellulaires ne la secondeant que dans ses fonctions excrétrices. On peut donc se demander s'il n'existe pas, en définitive, qu'un seul type cellulaire, la cellule à « boules », les autres types n'étant que des stades de transition au cours desquels son aspect microscopique est tellement modifié que l'on ne la reconnaît plus. Cette hypothèse s'appuie sur les observations concernant les cellules à corps gris d'*Eledone*, d'*Octopus* (Boucher-Rodoni et Mangold, 1977) et d'*Illex*, (Boucher-Rodoni, 1975) et sur les affinités histochimiques des grains réfringents d'*Eledone* et de *Sepia*. En effet, d'une part, certains grains réfringents se colorent par les colorants des lipides, d'autres, par le PAS. Ils sont présents dans le cytoplasme des cellules à « boules », dans les corps bruns et, chez *Eledone*, dans les cellules à grains réfringents. On les rencontre associés au métabolisme des lipides de la cellule à « boules ». D'autre part, les cellules à corps gris d'*Eledone* semblent présenter une certaine affinité pour le PAS.

Cuénnot, lors de ses expériences de digestion d'aliments colorés, sacrifiait ses animaux 24 heures après le repas et retrouvait le colorant dans les cellules vacuolaires. Or, la durée de la digestion est inférieure à 24 heures chez les deux espèces, donc l'absorption était terminée et ce qu'il constatait, c'était, en fait, des stades d'excration. Comme il a été montré par différentes techniques que ce sont les cellules à « boules » qui sont les cellules absorbantes, il semble donc possible de conclure à l'identité entre les cellules à « boules » et les cellules vacuolaires, les deux types n'étant que deux configurations transitoires, liées à deux types d'activité distincts de la même cellule.

Enfin, Bidder (1957) pense que les cellules à grains réfringents d'*Octopus* pourraient être un stade de formation pour l'une des activités multiples de la cellule hépatique (cellule à « boules ») comparable aux cellules basales (stades de formation) dans la glande digestive de *Loligo* (Bidder, 1950). Il semble donc possible d'assimiler de même les cellules à grains réfringents d'*Eledone* aux cellules de remplacement de *Sepia*.

Les différences histologiques entre les deux espèces, dans ce cas, se limiteraient donc aux phases de transition de la cellule à « boules », les cellules à grains réfringents et les cellules à corps gris d'*Eledone* étant équivalentes, respectivement, aux cellules de remplacement et aux cellules vacuolaires de *Sepia*.

Nous tenons à exprimer toute notre gratitude à Mme K. Mangold pour son intérêt constant et stimulant et pour ses conseils avisés. Tous nos remerciements vont également à Mme L. Aroles pour les collectes et fixations des glandes digestives d'*Eledone*.

Summary

Cytological study of the digestive gland of two cephalopods, *Eledone cirrhosa* and *Sepia officinalis*.

The histological study of the digestive gland of the two cephalopods, *Eledone cirrhosa* and *Sepia officinalis*, has allowed to distinguish the different cellular types and their functions : enzymes secretion, absorption, excretion, lipid storage. During digestion, the abundance in proteinaceous inclusions or "boules" (proteolytic enzymes) undergoes variations. The beginning of the digestive process is characterized by an almost total absence (meaning secretion), the end by an accumulation of such "boules".

Some information about the fine structure of the digestive gland of *Eledone* are given, and compared with the ultra structure of the digestive gland of *Sepia*. Pinocytosis exists in the cells of both species.

The absorptive function of the digestive gland is confirmed by the results of experiments using ferritin as a tracer. At some stages of digestion, the cells of the digestive gland of *Eledone* are highly vacuolated, some vacuoles containing ferritin. This tracer is also occasionnally found in small "boules", in both species. These observations constitute arguments in favour of the existence of intracellular digestion in the Octopod. Such is already known to be the case in *Sepia* (Boucaud-Camou and Yim, 1980).

The three different cellular types present in the tubules might be in fact different figures corresponding to different stages of the same cell, the "cellule à boules". This digestive cell is actually the only active cellular type and cumulates all the functions imputed to the digestive gland.

Riassunto

Studio citologico della ghiandola digestiva di due cefalopodi *Eledone cirrhosa* e *Sepia officinalis*.

Lo studio istologico della ghiandola digestiva di due Cefalopodi, *Eledone cirrhosa* e *Sepia officinalis*, ha permesso di distinguere i diversi tipi cellulari presenti e le loro funzioni: secrezione di enzimi digestivi, assorzione, escrezione, accumulazione di riserve lipidiche.

Durante la digestione, l'abbondanza in inclusioni proteiniche o "boules" (enzimi proteolitici) subisce variazioni. Il principio della digestione è caratterizzato da un'assenza quasi totale di "boules" (cioè secrezione), la fine da una accumulazione di tali inclusioni.

L'ultrastruttura della ghiandola digestiva di *Eledone* ha potuto essere precisata e paragonata a quella già conosciuta, di *Sepia*. La presenza di vesicole di pinocitosi illustra il ruolo d'assorbimento delle cellule digestive nelle due specie. Tale funzione è stata confermata dai risultati di esperienze di marchaggio con la ferritina. Una grande ricchezza in vacuole è da notare a certi stadi della digestione in *Eledone*, e alcune vacuole contengono ferritina. Certe "boules" si colorano anch'esse con la reazione di Perls, a certi stadi nelle due specie. Queste osservazioni costituiscono serie presunzioni in favore dell'esistenza di una digestione intracellulare in *Eledone*. Una tale digestione intracellulare esiste in *Sepia* (Boucaud-Camou e Yim, 1980).

I tre tipi cellulari presenti nei tubuli della ghiandola digestiva sembrano in realtà essere differenti rappresentazioni che corrispondono a stadi differenti della stessa cellula. In verità, esiste un solo tipo cellulare attivo nelle due specie: la "cellule à boules" o cellula digestiva, che cumula tutte le funzioni attribuite alla ghiandola digestiva.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BARKER, P.L. and GIBSON, R., 1977. — Observations on the feeding mechanism, structure of the gut, and digestive physiology of the European Lobster *Homarus cammarus* (L.) Decapoda : Nephropsidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 26, pp. 297-324.
- BARKER, P.L. and GIBSON, R., 1978. — Observations on the structure of the mouth-parts, histology of the alimentary tract and digestive physiology of the mud crab *Scylla serrata* (Forskal) (Decapoda : Portunidae) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 32, pp. 177-196.

- BERGOT, p., 1976. — Démonstration par le rouge de ruthénium, d'invaginations profondes de la membrane plasmique apicale des entérocytes dans l'intestin postérieur chez la Truite Arc-en-ciel. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, 16, pp. 37-42.
- BIDDER, A.M., 1950. — The digestive mechanism of the European squids *Loligo vulgaris*, *Loligo forbesii*, *Alloteuthis media* and *Alloteuthis subulata*. *Quart. J. Microsc. Sci. 3rd series*, 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*. Ed. Wilbur and Yonge, Acad. Press. New York and London, II, pp. 97-124.
- BOUCAUD-CAMOU, E., 1967. — Les mucopolysaccharides dans le tube digestif de *Sepiola atlantica* d'Orbigny. *Arch. Zool. exp. gén.*, 108 (2), pp. 333-346.
- BOUCAUD-CAMOU, E., 1973. — Etude de l'appareil digestif de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). Essai d'analyse expérimentale des phénomènes digestifs. Thèse *Doct. Univ. Caen*.
- BOUCAUD-CAMOU, E., 1974. — Localisation d'activités enzymatiques impliquées dans la digestion chez *Sepia officinalis* L. *Arch. Zool. exp. gén.*, 115 (1), pp. 5-27.
- BOUCAUD-CAMOU, E., 1976. — Absorption par pinocytose dans la glande digestive de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). *J. Microsc. Biol. Cell.*, 26, 5 a.
- BOUCAUD-CAMOU, E., 1977. — Jonctions intercellulaires observées dans la glande digestive et le caecum de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode) *Biol. Cell.*, 29, (1), 29 a.
- BOUCAUD-CAMOU, E., et PÉQUIGNAT, E., 1973. — Etude expérimentale de l'absorption digestive chez *Sepia officinalis* L. *Forma et Functio*, 6, pp. 93-112.
- BOUCAUD-CAMOU, E., BOUCHER-RODONI, R. and MANGOLD, K., 1976. — Digestive absorption in *Octopus vulgaris* (Cephalopoda : Octopoda). *J. Zool. Lond.*, 179, pp. 261-271.
- BOUCAUD-CAMOU, E. and YIM, M., 1980. — Fine structure and function of the digestive cell of *Sepia officinalis* (Mollusca Cephalopoda). *J. Zool. London* 191, pp. 89-105.
- BOUCHER-RODONI, R., 1973. — Nutrition, digestion et transfert énergétique chez les Céphalopodes *Eledone cirrosa* (Lamarck) et *Illex illecebrosus* (Lesueur). *Thèse Doct. Univ. Genève*, 96 pp.
- 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., 1976. — Etude histologique du tube digestif de deux Céphalopodes, *Eledone cirrosa* (Octopoda) et *Illex illecebrosus* (Teuthoidea) au cours de la digestion. *Cah. Biol. Mar.*, 17, pp. 245-260.
- BOUCHER-RODONI, 1982. — La glande digestive des Céphalopodes organe de synthèse et de sécrétion d'enzymes digestives. *Cah. Biol. Mar.*, 23, pp. 299-318.
- BOUCHER-RODONI, R., and MANGOLD, K., 1977. — Experimental study of digestion in *Octopus vulgaris* (Cephalopoda : Octopoda). *J. Zool. London*, 183, pp. 505-515.
- BUNT, A.H., 1968. — An ultrastructural study of the hepatopancreas of *Procambarus clarkii* (Girard) (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana*, 15, pp. 282-288.
- CAPURHO, s., 1961. — Ricerche istochimiche sui mucopolisaccaridi degli epitelii del canale alimentare di *Octopus vulgaris* Lam. *Ann. Mus. Stor. Nat. Genova*, 72.
- CHAIGNE, M., 1933. — Sur la répartition du glycogène dans les organes de la Seiche. *C.R. Séanc. Soc. Biol.*, 114, pp. 1103-1105.
- CHAIGNE, M., 1934. — Recherches biochimiques sur le glycogène des Invertébrés. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, 31, pp. 1-79.
- 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. Richerche 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.
- FALLOISE, A., 1906. — Contribution à la physiologie comparée de la digestion. La digestion chez les Céphalopodes. *Arch. Intern. Physiol.*, 3, pp. 282-296.

- FRENZEL, v., 1886. — Mikrographie der Mitteldarmdrüse (Leber) der Mollusken. I. Allgemeine Morphologie und Physiologie des Drusenpithels. *Nova Acta Kgl. Leop. Carol. Deut. Akad. Naturf.*, 48, p. 83.
- GANTER, p., et JOLLES, G., 1969. — Histo chimie normale et pathologique. Paris, éd. Gauthier Villars.
- HIRSCH, G.c., 1915. — Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gasteropoden (*Murex*, *Natica*, *Pterotrachea*, *Pleurobranchea*, *Tritonium*). I Makroskopischer Bau, Nahrungs aufnahme, Verdaungung, Sekretion. *Zool. Jb. (Zool. Physiol.)*, 35, pp. 357-504.
- HIRSCH, G.C., 1931. — The theory of fields of restitution with special reference to the phenomena of secretion. *Biol. Rev.*, 6, pp. 88-131.
- KRIJGSMA, B.J., 1925. — Arbeitsrhythms der Verdauungsdrüsen bei *Helix pomatia* I - Die natürlichen Bedingungen. *Z. vergl. Physiol.*, 2, pp. 264-296.
- KRIJGSMA, B.J., 1928. — Arbeitsrhythms der Verdauungsdrusen bei *Helix pomatia* II - Sekretion, Resorption und Phagocytose. *Z. vergl. Physiol.*, 8, pp. 187-280.
- LEDRUT, J., et UNGAR, G., 1937. — Action de la sécrétine chez *l'Octopus vulgaris*. *Arch. Int. Physiol.*, 44, pp. 205-211.
- LOIZZI, R.F., 1971. — Interpretation of crayfish hepatopancreatic function based on fine structural analysis of epithelial cell lines and muscle network. *Z. Zellforsch.*, 113, pp. 420-440.
- MAZIA, D., BREWER, P.A. and ALFERT, M., 1953. — The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromophenol blue. *Biol. Bull.*, 104, pp. 57-67.
- MORISHITA, T., 1972 a. — Studies on the distribution of proteolytic enzymes in the internal organs of *Octopus*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 38 (8), pp. 839-843.
- MORISHITA, T., 1972 b. — Studies on some properties of proteolytic enzyme from *Octopus* liver. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 38 (9), pp. 1051-1056.
- MORISHITA, T., 1972 c. — On the existence of cathepsins A, B and C in *Octopus* liver. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 38 (9), pp. 1057-1060.
- NARDI, G., MUZZI, E. and GAS, N., 1979. — Structure and function of the intestinal epithelial cells in the perch (*Perca fluviatilis* L.). *Anat. Rec.*, 195, pp. 621-640.
- OWEN, G., 1970. — The fine structure of the digestive tubules of the marine bivalve *Cardium edule*. *Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B*, 258, pp. 245-260.
- PILLAI, R.S., 1960. — Studies on the shrimp *Caridina laevis* (Heller). *J. Mar. Biol. Ass. India*, 2, pp. 57-74.
- REYNOLDS, E.S., 1963. — The use of lead citrate of high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.*, 17, pp. 208-212.
- RICHARDSON, R.C., JARRET, L. and FINKE, EM., 1960. — Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy. *Stain Technol.*, 35, pp. 313-330.
- SURYANARAYANAN, H. and ALEXANDER, K.M., 1971. — Fuel reserves of molluscan muscle. *Comp. Biochem. Physiol.*, 40 A, pp. 55-60.
- VAN WEEL, P.B., 1949. — The rhythmical production of enzymes in the *glandula media intestini* of *Achatina fulica* Fér. during the first hours of digestion. *Chronica Nat.*, 105, pp. 53-55.
- VAN WEEL, P.B., 1950. — Contribution to the physiology of the *glandula media intestini* of the African giant snail, *Achatina fulica* Fér. during the first hours of digestion. *Physiol. comp. Oecal.*, 2, pp. 1-19.
- VAN WEEL, P.B., 1960. — On the secretion of digestive enzymes by the marine crab *Thalamita crenata*. *Z. vergl. Physiol.*, 43, pp. 567-577.
- VAN WORMHOUDT, A., LEGAL, Y., et CECCALDI, H.J., 1972. — Sur l'activité des enzymes digestives au cours du cycle d'intermue chez *Palaemon serratus*. *C.R. Acad. Sci., Paris*, D 274, pp. 1337-1340.
- VIGELIUS, W.J., 1881. — Ueber des sogenannte Pankreas der Cephalopoden. *Zool. Anz.*, 4, 431-433.
- YIM, M., 1978. — Développement post-embryonnaire de la glande digestive de *Sepia officinalis* L. (Mollusque Céphalopode). *Thèse Doct. 3^e cycle Univ. Caen.*

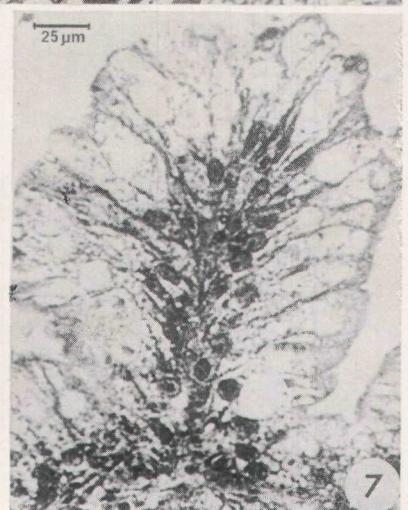
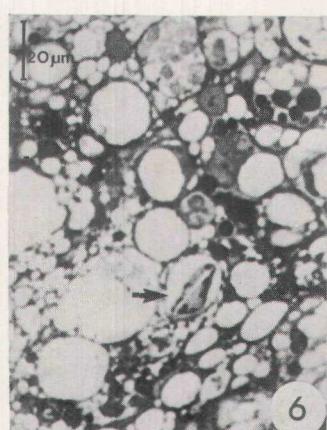
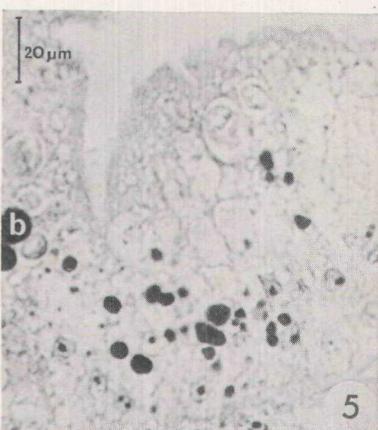
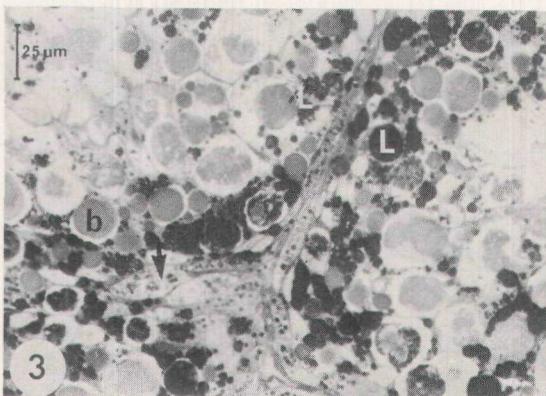
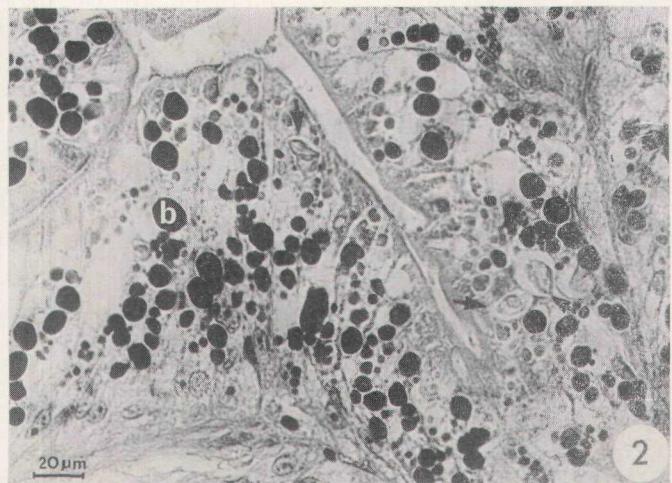
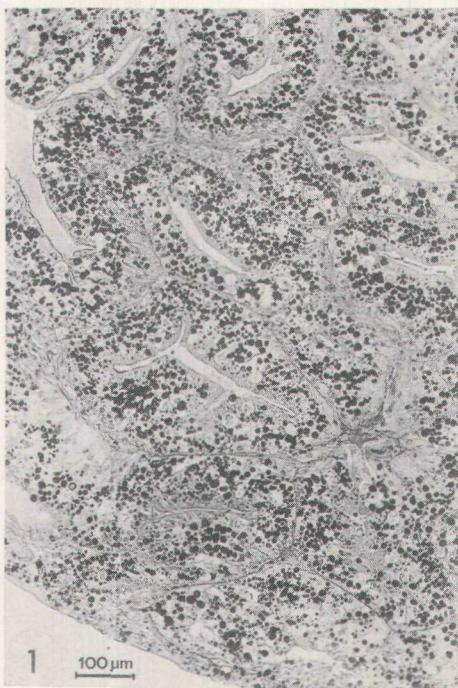
Légende des planches

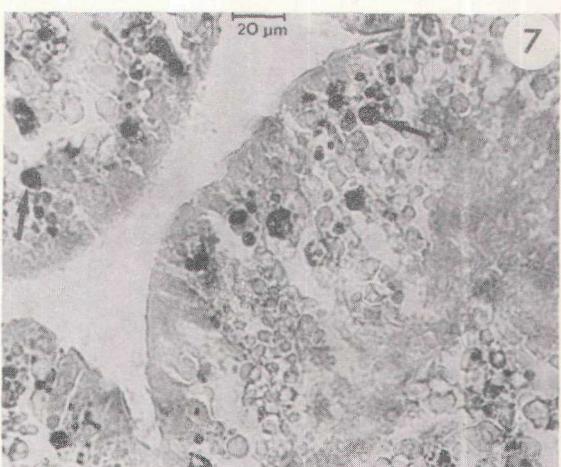
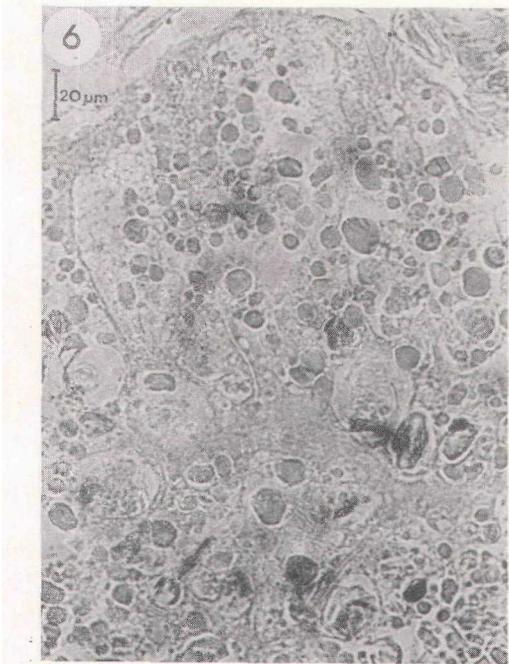
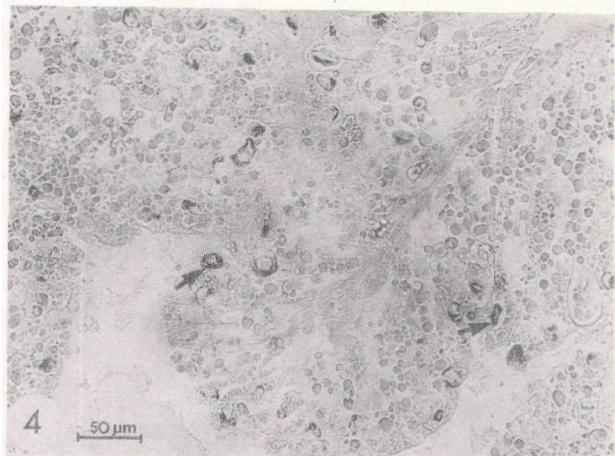
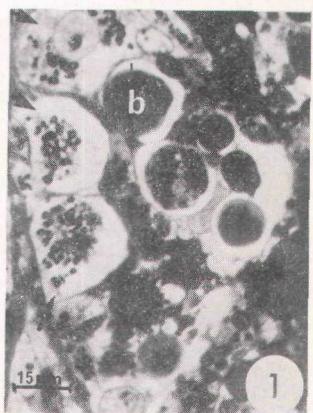
PLANCHE I *Eledone cirrhosa*

1: vue d'ensemble (x 105). Fixation au Bouin, coloration à l'Azan. Animal à jeun. Nombreuses « boules » et inclusions vacuolaires; 2: cellules à « boules » (x 420). Fixation au Bouin, coloration à l'Azan. Animal à jeun. Les « boules » (b) présentent une taille et une position variables, les noyaux sont basaux. Présence de quelques corps bruns à cristaux (flèches); 3: vue d'ensemble de la région basale (x 375). Coupe semi-fine, coloration au Noir Soudan et Picrofuchsine. Animal en fin de digestion (15 heures après la prise de nourriture). Les grains réfringents sont nombreux dans cette région (flèche). Les lipides (L) peuvent constituer des inclusions de taille assez importante, les « boules » (b) sont plus ou moins compactes; 4: vue d'ensemble (x 388). Coupe semi-fine, coloration de Richardson. Animal sacrifié 5 heures après la prise de nourriture. Cette reconstruction montre une vacuolisation très importante des cellules à « boules » dont le noyau est toujours basai. Quelques corps bruns (flèches) sont également présents; 5: cellules à « boules » (x 525). Fixation au Bouin, coloration à l'Azan. Animal à jeun. Cette image montre des cellules où il reste quelques « boules » (b), dont certaines grosses; 6: corps bruns (x 500). Coupe semi-fine, coloration de Richardson. Animal sacrifié 5 heures après la prise de nourriture. Le corps brun (flèche) est contenu dans une vacuole claire; 7: cellules à « boules » (x 375). Fixation au Bouin, coloration par le trichrome de Masson. Animal à jeun. Les cellules sont très vacuolisées et ne contiennent pas de « boules ».

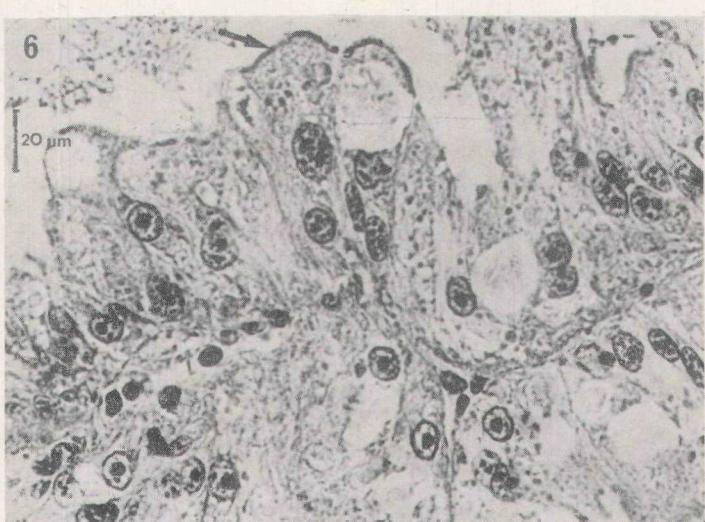
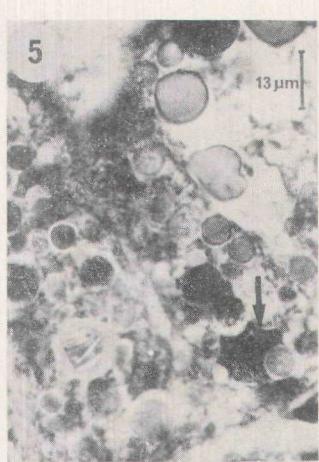
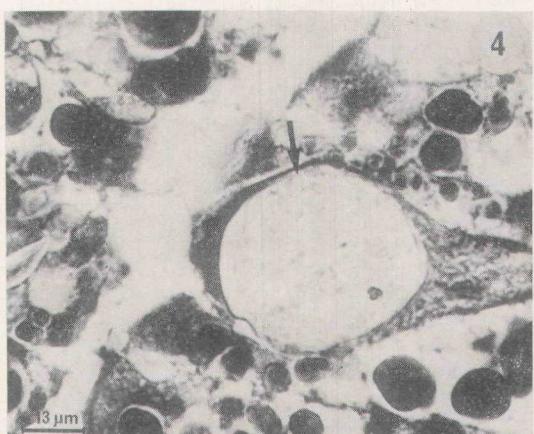
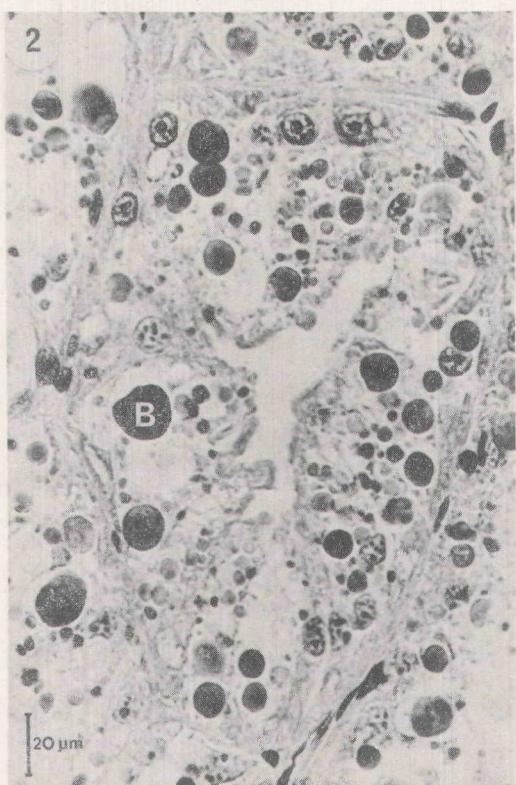
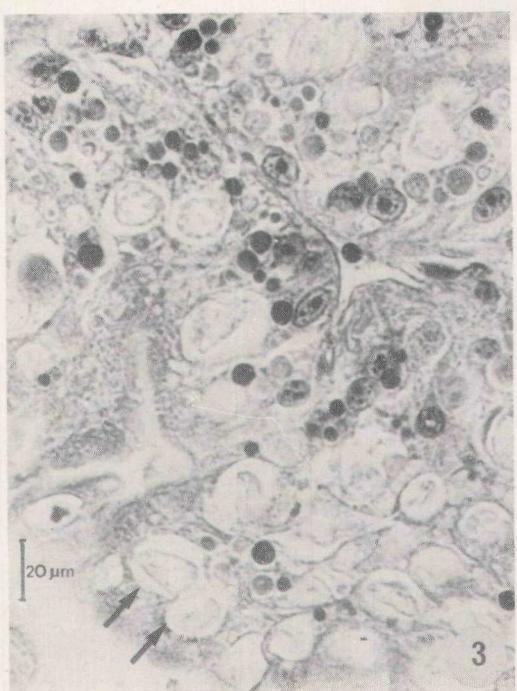
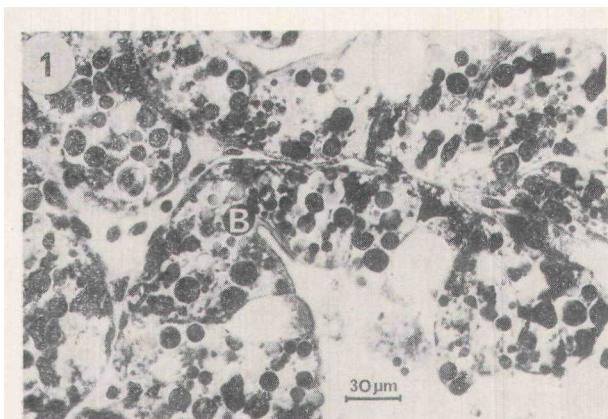
PLANCHE II *Eledone cirrhosa*

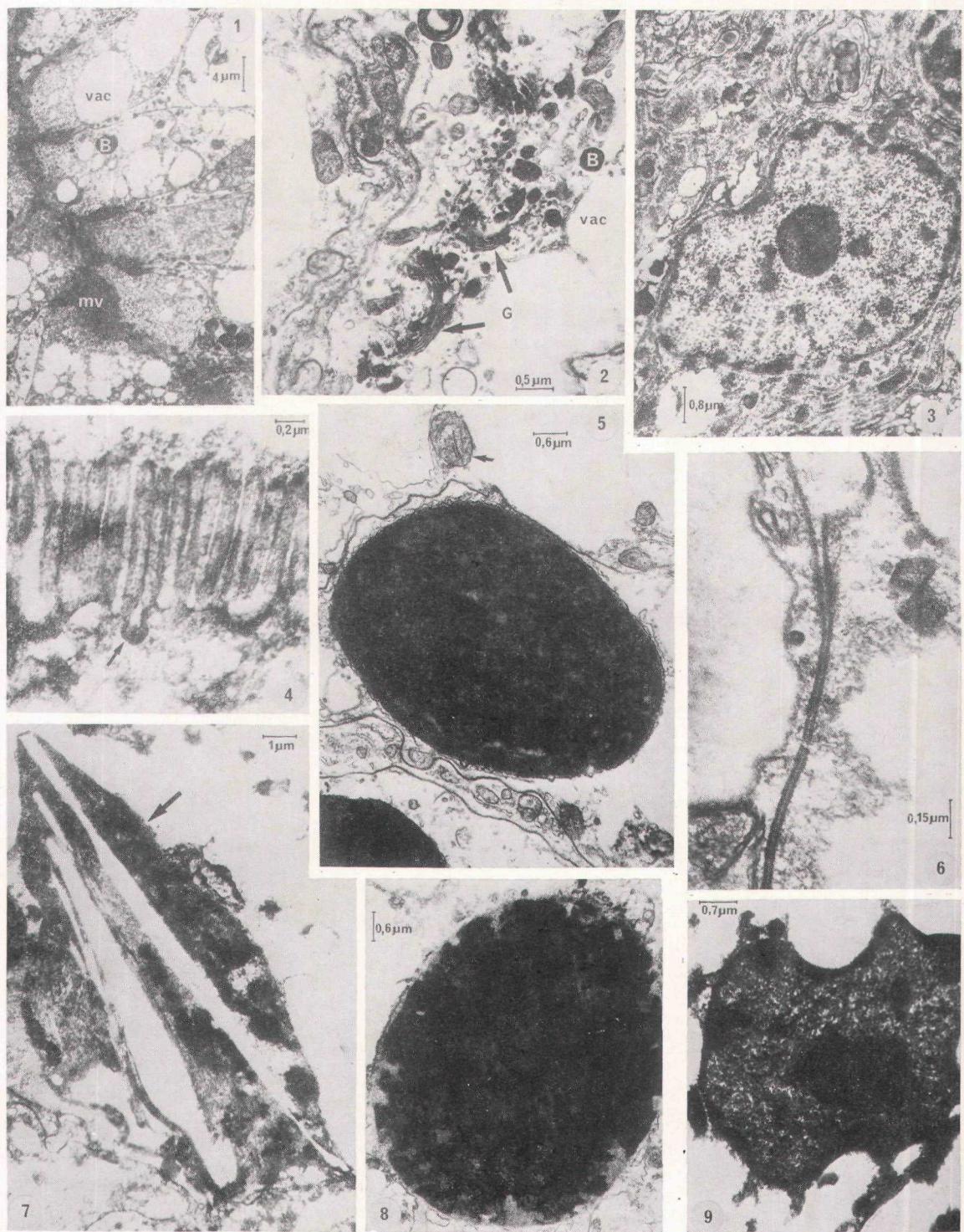
1: cellules à grains réfringents (x 640). Coupe semi-fine, coloration de Richardson. Animal en fin de digestion (15 heures après la prise de nourriture). Les cellules à grains réfringents, basales (flèches) sont entourées de cellules à « boules » (b); 2: cellules à grains réfringents (x 600). Coupe semi-fine, coloration de Richardson. Animal sacrifié 5 heures après la prise de nourriture. Cette cellule ne contient pas uniquement des grains réfringents, mais aussi des inclusions vacuolaires claires (flèche), qui sont probablement des lipides dissous; 3: vue d'ensemble (x 600). Fixation au Bouin, coloration avec le trichrome de Masson. Animal à jeun. Les cellules à « boules » sont dégranulées et vacuolisées. La partie apicale d'une cellule à corps gris fait saillie dans la lumière du tubule (flèche); 4: vue d'ensemble (x 210). Fixation au formol, coloration au bleu de Prusse. Animal à jeun. Les réactions positives, apparaissant en noir sur ces photos prises avec un filtre orange sur le trajet optique (flèches), se localisent essentiellement au niveau des corps bruns; 5: vue d'ensemble (x 210). Fixation au formol, coloration au bleu de Prusse. Animal sacrifié 3 heures après ingestion d'un crabe auquel avaient été injectés 2 ml de ferritine. Les réactions positives (flèches) sont beaucoup plus abondantes que chez le témoin à jeun, indiquant une absorption de ferritine au niveau des cellules à « boules »; 6: vue d'ensemble (x 420). Fixation au formol, coloration au bleu de Prusse. Animal à jeun. Les résultats rappellent ceux de la figure 4; 7: vue d'ensemble (x 420). Fixation au formol, coloration au bleu de Prusse. Animal sacrifié 3 heures après l'ingestion d'une proie marquée. Les résultats rappellent ceux de la figure 5. Certaines des inclusions se colorant par le bleu de Prusse ressemblent à des « boules » de petite taille (flèches).





RENATA BOUCHER-RODONI





RENATA BOUCHER-RODGNI

PLANCHE III
Sepia officinalis

1: vue d'ensemble ($\times 300$). Fixation au formol, coloration au trichrome de Masson Goldner. Animal à jeun. « Boules » (B) de grande taille et nombreuses; 2: vue d'ensemble d'un tubule ($\times 488$). Fixation au formol, coloration à l'Azan. Animal sacrifié 20 heures après la prise de nourriture. « Boules » (B) assez nombreuses, dont certaines de très grande taille; 3: cellules à « boules » ($\times 488$). Fixation au formol, coloration à l'Azan. Animal sacrifié 1 heure après la prise de nourriture. Les « boules » sont limitées essentiellement à la région basale, la région cellulaire apicale présente de nombreuses vacuoles à corps bruns (flèches); 4: cellule vacuolaire ($\times 775$). Fixation au formol, coloration à l'Azan. Animal à jeun. Cette image montre, parmi les cellules à « boules », une cellule vacuolaire à grosse vacuole apicale (flèche); 5: cellule à « boules » ($\times 750$). Fixation au formol, coloration au PAS. Animal à jeun. Cette image montre un noyau basai, déformé par les inclusions environnantes (flèche); 6: vue d'ensemble ($\times 488$). Fixation au formol, coloration au bleu de Prusse. Animal sacrifié 4 heures après la prise de nourriture. Aspect des cellules dépourvues de « boules », avec une bordure en brosse apicale (flèche).

PLANCHE IV
Eledone cirrhosa

1: région apicale d'un tubule ($\times 2\,500$). Animal sacrifié 5 heures après la prise de nourriture. Du côté de la lumière, les cellules sont ornées de microvillosités (mv). La vacuolisation est importante (vac) et quelques « boules » (B) de taille variable sont présentes; 2: région basale ($\times 22\,000$). Animal sacrifié 24 heures après la prise de nourriture. Des vacuoles (vac) et des « boules » (B) sont présentes dans cette région, et le Golgi (G) est actif; 3: région basale ($\times 13\,000$). Animal sacrifié 5 heures après la prise de nourriture. Noyau caractéristique d'une cellule à « boules », avec un gros nucléole et des amas de chromatine, dispersés dans le nucléoplasme et accolés à la membrane nucléaire; 4: région apicale ($\times 45\,000$). Animal sacrifié 5 heures après la prise de nourriture. Présence d'une vésicule de pinocytose (flèche), à la base des microvillosités; 5: détail d'une « boule » ($\times 17\,200$). Animal sacrifié 24 heures après la prise de nourriture. Aspect caractéristique d'une « boule », entourée d'une membrane unitaire, qui côtoie des vacuoles et des mitochondries (flèche); 6: région apicale ($\times 80\,000$). Animal sacrifié 24 heures après la prise de nourriture. Détail d'une liaison entre deux cellules, de type desmosome zonaire; 7: corps brun ($\times 10\,500$). Animal sacrifié 5 heures après la prise de nourriture. Exemple de corps brun à cristaux (flèche) non contenu dans une vacuole mais libre dans le cytoplasme cellulaire; 8: détail d'une « boule » ($\times 17\,200$). Animal sacrifié 24 heures après la prise de nourriture. « Boule » en début d'autolyse. La membrane a tendance à disparaître; 9: région basale ($\times 16\,000$). Animal sacrifié 5 heures après la prise de nourriture. Noyau déformé par les inclusions qui l'entourent.