

D'après MARTOJA M. et THIRIOT-QUIEVREUX C. (1975)
Malacologia, 15 (1), pp. 1-27

DONNÉES HISTOLOGIQUES SUR L'APPAREIL DIGESTIF ET LA DIGESTION DES ATLANTIDAE (PROSOBRANCHIA: HETEROPODA)¹

Micheline Martoja² et Catherine Thiriot-Quiévreux^{3,4}

RÉSUMÉ

— La structure histologique de l'appareil digestif et ses modifications histophysiques au cours de la digestion sont décrits dans 6 espèces d'Atlantidae adultes. Les résultats sont interprétés sur le plan fonctionnel et discutés du point de vue de la systématique.

Le tractus digestif des Atlantidae comporte un oesophage faisant fonction de jabot, un estomac de volume réduit et un court intestin. Une paire de glandes salivaires tubulaires et une glande digestive (hépatopancréas) lui sont associées mais il est dépourvu de glandes oesophagiennes et rectales. L'appareil radulaire présente les caractères habituels connus chez les autres prosobranches.

Le tube digestif est totalement dépourvu de mucocytes. Quelques glandes unicellulaires sont réparties dans la paroi buccale et la partie antérieure de l'oesophage. Le jabot est le siège d'une sécrétion apocrine. L'activité glandulaire est minime dans l'estomac et nulle dans l'intestin.

Une glande salivaire est constituée d'un sac terminal, d'un tube glandulaire et d'un long canal collecteur. Le tube glandulaire est formé de cellules ciliées et de 3 types de cellules sécrétrices: cellules à sécrétion protéique, cellules à concrétions et mucocytes. Le canal collecteur se termine, au voisinage de la bouche, par un court segment muqueux.

Le parenchyme de la glande digestive rassemble des cellules principales, des cellules à ergastoplasme et des cellules à inclusions minérales dont l'autonomie en tant que lignées cellulaires est attestée par des données topographiques (emplacements distincts) et cytophysiques (cycles d'activité indépendants). La répartition des cellules à inclusions minérales représente un caractère spécifique et l'évolution se traduit par un groupement de plus en plus marqué de ces éléments.

Pour les cellules à sécrétion protéique des glandes salivaires, pour les cellules du jabot et pour les cellules à ergastoplasme de la glande digestive, la synthèse intracellulaire des sécrétions précède le repas. L'extrusion paraît déclenchée par l'arrivée du bol alimentaire dans les 2 premiers cas, par des facteurs internes, dans le dernier cas. Toutes ces cellules sécrètent probablement des enzymes digestives. Les cellules principales de la glande digestive ont un rythme inverse et leur fonction essentielle paraît être l'accumulation de lipides et glycoprotéines.

La structure de l'appareil digestif des Atlantidae présente un certain nombre de points communs avec celles des opisthobranches. Les caractères histologiques des glandes salivaires, qui sont très proches avec celles des Pyramidellidae, pourraient offrir un certain intérêt sur le plan de leurs affinités systématiques.

INTRODUCTION

Les Atlantidae présentent successivement, au cours de leur vie, 2 types de régimes alimentaires différents. Alors que les larves sont microphages, les adultes sont des carnassiers très souvent cannibales qui avalent, entières, d'énormes proies. Un changement aussi fondamental dans la

biologie alimentaire est de nature à entraîner des modifications de l'appareil digestif. Or l'étude topographique des larves d'*Oxygyrus* et d'*Atlanta*, puis l'analyse des phénomènes survenant au cours de la métamorphose (Thiriot-Quiévreux, 1969, 1971) ont bien mis en évidence de telles modifications. Toutefois, leur aboutissement reste inconnu puisque, à l'exception de quelques indications sur l'anatomie

¹ Contribution n° 122M du Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne, Brest, France.

² Institut Océanographique, 195 Rue Saint-Jacques, Paris 5^e, France.

³ Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29 N—Brest. Nouvelle adresse: Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-mer, France.

⁴ Manuscrit reçu le 20 août 1972, accepté le 31 octobre 1972. RÉD.

microscopique (Furnestin, 1961) et d'une comparaison très succincte avec les Pterotracheidae (Gabe, 1962, 1966), il n'existe aucune donnée relative à l'histologie de l'appareil digestif des Atlantidae adultes.

En effet, les travaux anciens consacrés aux Heteropoda (Gegenbaur, 1855; Leuckart, 1855; Krasucki, 1911; Reupsch, 1912) comportent soit des descriptions anatomiques d'ailleurs très précises, soit des descriptions histologiques d'espèces n'appartenant pas à la famille des Atlantidae. Quant aux recherches récentes, elles concernent exclusivement deux genres de Pterotracheidae, *Pterotrachea* et *Firoloida* (Gabe, 1952, 1966).

Il nous a donc paru intéressant d'entreprendre l'étude histologique de l'appareil digestif et l'étude histophysiologique de la digestion dans le but de comparer l'organisation de l'adulte à celle de la larve et de dégager les caractères propres à ce groupe.

Les 6 espèces que nous avons examinées, *Oxygyrus keraudreni* Lesueur, *Protatlanta souleyeti* (Smith), *Atlanta fusca* Souleyet, *A. inflata* Souleyet (= *A. quoyana*), *A. peroni* Lesueur et *A. lesueuri* Souleyet, représentent les principales étapes phylogéniques de la famille des Atlantidae, étapes que des recherches récentes ont bien établies (Richter, 1961, 1969).

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Tous les animaux que nous avons étudiés proviennent de la Méditerranée. La majeure partie des représentants d'*Atlanta inflata* et d'*A. lesueuri* ont été obtenus dans le plancton de Banyuls-sur-mer (Thiriote-Quévieux, 1971). Quelques individus d'*A. lesueuri* sont originaires du plancton de Villefranche-sur-mer. Les spécimens d'*Oxygyrus keraudreni*, *Protatlanta souleyeti*, *Atlanta fusca* et *A. peroni* ont été récoltés au cours d'une campagne océanographique en Méditerranée Orientale à bord de l'*Atlantis II* (Woods Hole Oceanographic Institution).

Les animaux vivants ont d'abord été triés puis isolés du plancton; l'état du tube digestif et notamment sa réplétion ou sa vacuité, a été noté pour chaque individu. Certains ont été mis en élevage en vue d'une étude histophysiologique. D'autres ont été fixés immédiatement.

Nous avons utilisé, pour la fixation, les

mélanges de Bouin, Halmi, Carnoy et Baker. La plupart des pièces ont été incluses à la paraffine. Les coupes de 5 μ m d'épaisseur ont été, dans tous les cas, étalées et montées en séries complètes. En raison de la petite taille des animaux (1 à 3 mm) et de la difficulté qui en résulte de réunir un grand nombre de coupes analogues nécessaires à la réalisation d'épreuves convenables, nous n'avons pas abordé d'étude à proprement parler, histo-chimique. Seules les quelques méthodes suivantes ont été appliquées:

Étude topographique: méthode à l'azan (Heidenhain) et coloration par la fuchsine paraldéhyde après oxydation permanganique suivie de coloration par l'hématoxyline-picro-indigocarmin (Gabe).

Caractérisation des composés "APS-positifs" et notamment des glucides: réaction à l'APS (Hotchkiss-McManus) suivie de coloration soit à l'hématoxyline, soit au bleu de toluidine à pH 4,5.

Caractérisation des mucopolysaccharides acides: réaction métachromatique au bleu de toluidine ou coloration au bleu alcian à pH 3,2 suivie de réaction à l'APS et d'une coloration à l'hématoxyline (Mowry).

Caractérisation des protéines: réaction à l'alloxane-Schiff sans coloration de fond (Yasuma & Ichicawa).

Caractérisation des protéines à groupements SH et SS: réaction au D.D.D. précédée ou non d'une réduction par le sulfure d'ammonium et sans coloration de fond (Barnet & Seligman).

Caractérisation des anions: réaction de substitution à l'argent (Von Kossa).

Caractérisation des lipides hétérophasiques: coloration au noir Soudan de matériel formolé et post-chromé (Baker).

Caractérisation des chromolipoides: coloration au bleu de Nil suivie d'un traitement par l'eau oxygénée (Hueck).

Quelques individus d'*Atlanta inflata*, destinés à l'étude spectrographique, ont été fixés par le mélange de Carnoy. Devant être coupés avec leur coquille, sans décalcification préalable, ils ont été inclus non dans la paraffine, mais dans le mélange araldite-épon et débitées en coupes semi-fines à l'ultra-microtome. L'analyse a été faite à la microsonde électronique C.A.M.E.C.A. MS 46; nous renvoyons au mémoire de Galle (1965) pour l'exposé théorique et pratique de cette méthode.

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE

Ont été recherchés par ce moyen, les éléments: Ca, K, Mn, Fe, S, P, Si, V, Zn, Cu, Na, Mg. Seules les données positives sont mentionnées au chapitre "Résultats."

Enfin, quelques radulas ont été examinées, après dissection, nettoyage et métallisation, au microscope électronique à balayage (type Cambridge S 4).

RÉSULTATS

DONNÉES ANATOMIQUES

Le tube digestif des Atlantidae s'étend depuis la bouche, située à l'extrémité du mufler, jusqu'à l'anus logé à l'avant de la cavité palléale (Fig. 1). La bouche s'ouvre sur la cavité buccale où débouchent, dorsalement l'oesophage, latéralement les 2 canaux salivaires et ventralement, l'appareil radulaire très développé qui se dévagine lors de la capture des proies.

Le tube digestif proprement dit peut être divisé en 3 segments. L'oesophage, très long, traverse tout le céphalopodium puis s'engage dans la partie ventrale de la masse viscérale, en longeant le muscle columellaire. Quand l'animal est en extension et à jeun, l'oesophage forme un mince tuyau presque droit, entre la bouche et la masse viscérale. Il se replie sur lui-même et décrit 2 ou 3 sinuosités au voisinage de cette dernière, si l'animal rentre dans sa coquille. Lorsqu'une proie est avalée, la partie antérieure de l'oesophage se dilate considérablement lors de son passage, mais retrouve aussitôt son diamètre initial. C'est alors la zone comprise entre le collier nerveux péri-oesophagien et la masse viscérale, qui s'élargit à son tour. Elle reste, quant à elle, dilatée pendant plusieurs heures (Richter, 1969; Thiriou-Quiéveux, 1969) et fait fonction de jabot. Le second segment du tube digestif, court et globuleux, est inclus tout entier dans la masse viscérale, au con-

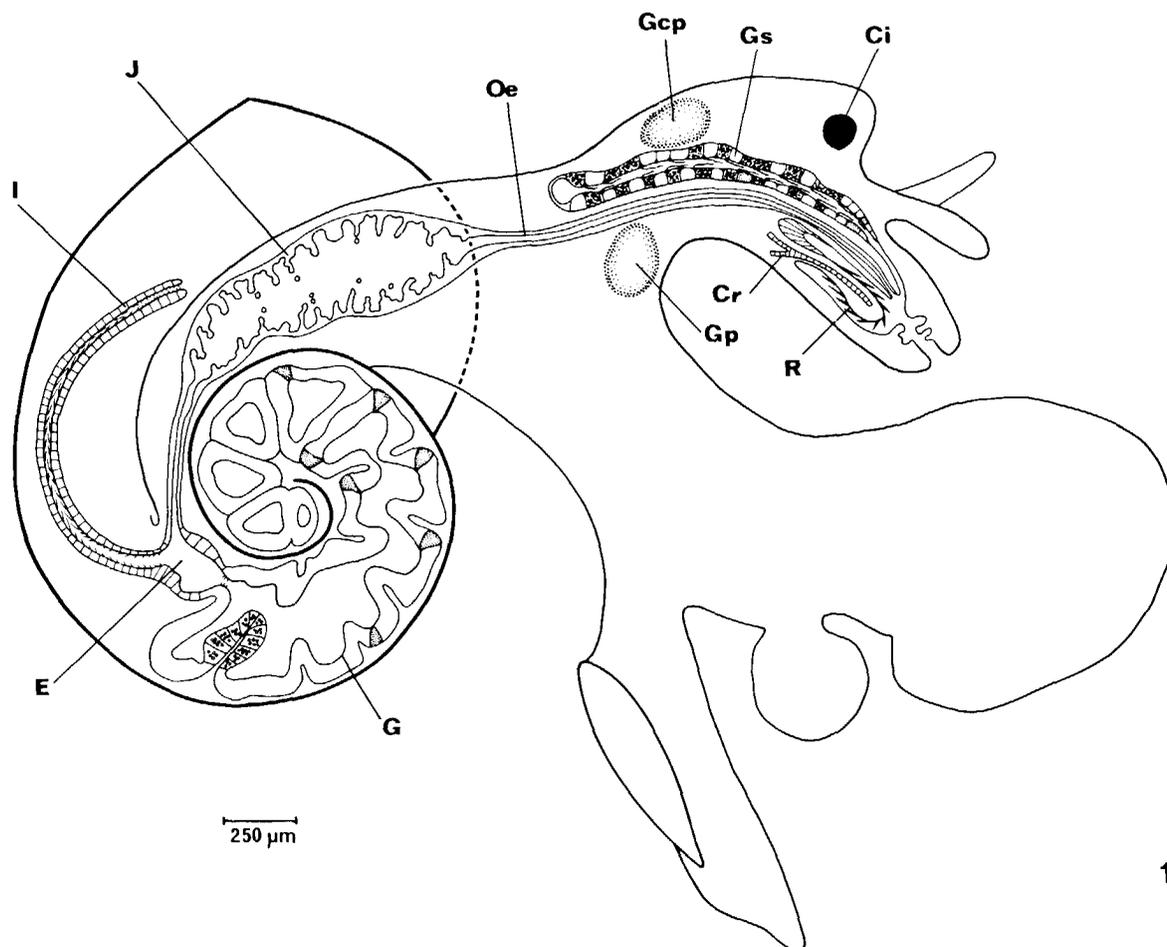


FIG. 1. Schéma de l'organisation de l'appareil digestif d'*Atlanta lesueuri* (les différents organes sont arbitrairement supposés dans un même plan). Ci: cristallin; Cr: cartilage radulaire; E: estomac; G: glande digestive; Gcp: ganglions cérébro-pleuraux; Gp: ganglions pédieux; Gs: glande salivaire; I: intestin; J: jabot; Oe: oesophage; R: radula.

MARTOJA ET THIRIOT-QUIÉVREUX

tact de la gonade et de la glande digestive (hépatopancréas) avec laquelle il est en communication. De tels rapports anatomiques désignent ce second segment comme étant l'estomac. A partir de là, la direction générale du tube digestif se trouve ramenée vers l'avant. C'est au voisinage immédiat de l'orifice oesophagien que le troisième segment ou intestin émerge de l'estomac. Il est rectiligne, de calibre réduit, assez court et dorsal par rapport à l'oesophage. Sa zone orale, accolée à la face ventrale du rein, est intraviscérale tandis que sa région aborale est intrapalléale.

Deux types de glandes anatomiquement individualisées, les glandes salivaires et la glande digestive, sont annexées au tube digestif. Les glandes salivaires sont paires et asymétriques, la gauche étant de taille inférieure à la droite. Elles se présentent comme des tubes effilés à l'extrémité antérieure. Elles traversent le collier péri-oesophagien et s'ouvrent dans la cavité buccale par l'intermédiaire de fins canaux. Transparentes, très mobiles, elles peuvent, selon les mouvements de l'animal, s'allonger notablement jusqu'à atteindre une longueur double de celle du mufler. La glande digestive, formée de 2 lobes dissymétriques, constitue à elle seule, la majeure partie du tortillon. Elle communique avec l'estomac par un seul et très large orifice, sans qu'il existe de canaux différenciés. Au cours de la digestion, des mouvements de va-et-vient du bol alimentaire peuvent être observés entre l'estomac et la glande digestive; de tels mouvements n'ont lieu que chez les individus en extension.

Il apparaît donc que l'appareil digestif des Atlantidae présente une structure anatomique simple. La netteté des connexions ne laisse aucun doute quant à l'interprétation de ses différents éléments. L'absence de glandes oesophagiennes et rectales, si fréquentes dans d'autres groupes de prosobranches, mérite d'être soulignée.

DONNEES HISTOLOGIQUES

I. LE TUBE DIGESTIF

1. Cavité buccale

Le volume compris entre l'orifice buccal et le point où se rejoignent l'appareil radulaire et l'oesophage, correspond à la cavité

buccale dans laquelle débouchent aussi les 2 canaux salivaires.

La paroi de la cavité buccale prolonge le tégument du mufler et les caractères histologiques de ce dernier y sont conservés en majeure partie. Elle comporte une musculature importante faite de fibres entrecroisées, une lame basale et un épithélium constitué de cellules assez hautes et dépourvues, pour la plupart, d'activité sécrétoire. Les différences les plus importantes par rapport au tégument concernent l'épaisseur de la lame basale et le nombre des cellules glandulaires incluses dans l'épithélium. La lame basale, très épaisse dans le tégument, devient beaucoup plus fine et moins plissée à l'intérieur de la bouche. Les cellules glandulaires deviennent très rares mais sont identiques aux glandes unicellulaires du tégument. Les unes sont des mucocytes typiques sécrétant des mucopolysaccharides acides. Les autres sont des cellules caliciformes à noyau basal et apex ouvert, remplies de gros grains APS-positifs, non métachromatiques, réagissant positivement à l'alloxane-Schiff et au D.D.D.; leur sécrétion est donc de nature protéique.

L'apex des cellules épithéliales, comme dans bien d'autres segments de l'appareil digestif, d'ailleurs, mériterait une étude ultra-structurale. Il est, en effet, recouvert d'une épaisse formation parfois épineuse d'aspect cuticulaire, qui va s'amincissant d'avant en arrière; elle est colorable par la fuchsine paraldéhyde et APS-positive. Chez certains individus cependant, la présence dans la cavité buccale, de structures filiformes à allure de cils, est nettement visible. Les rapports aussi bien que la nature exacte de cette "cuticule" et de ces "cils" ne peuvent être précisés au microscope photonique.

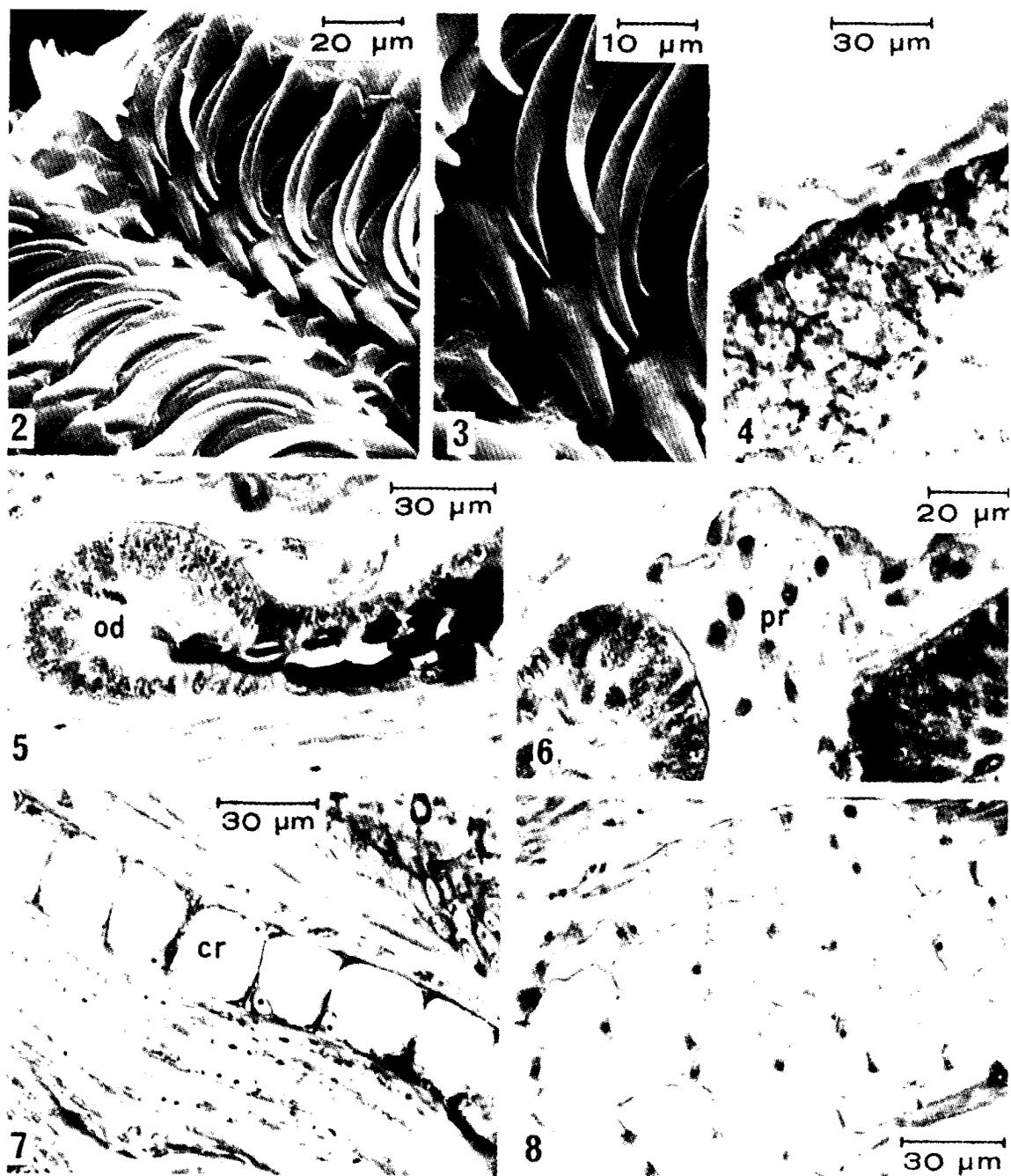
La cavité buccale ne présente, selon les genres ou les espèces étudiés, aucune différence notable. Chez *Oxygyrus* toutefois, les cellules épithéliales renferment de nombreux petits grains de pigment noir. Dans ce même genre, les évaginations de la cavité buccale où débouchent les canaux salivaires, sont bordées de quelques très grosses cellules remplies de grains ocres atteignant 1 μ m de diamètre et rappelant d'assez près ceux de la glande digestive (cellules du type III) (Fig. 18).

Une mention particulière doit être faite au sujet du diverticule ventral de la cavité buccale qui s'enfonce sous le segment ré-

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE

fléchi de la radula lorsque celle-ci est au repos. Son épithélium se place en regard des dents fonctionnelles et pourrait être qualifié de sub-lingual. Il est caractérisé par une intense activité glandulaire. Chez *Oxygyrus*, où ce caractère apparaît avec le plus de netteté, l'épithélium sub-lingual

comporte, en alternance régulière, de grosses cellules sphériques à noyau basal remplies de grains de sécrétion et des cellules comblant les interstices, c'est-à-dire rétrécies dans leur zone médiane, à noyau apical et cytoplasme parsemé de granules de pigment noir, (Fig. 4). L'ensemble est



FIGS. 2-8. Appareil radulaire.

- 2-3. *Atlanta peroni*. Radula photographiée au microscope électronique à balayage.
 4. *Oxygyrus keraudreni* (APS-bleu alcian-hématoxyline). Détail de l'épithélium sub-lingual avec ses cellules glandulaires et ses cellules à pigments.
 5. *Atlanta lesueuri* (Azan). Les odontoblastes (od) et les premières dents radulaires.
 6. *Oxygyrus keraudreni* (APS-bleu alcian-hématoxyline). La papille radulaire (pr).
 7. *Atlanta lesueuri* (APS-bleu de toluidine). Coupe sagittale du cartilage radulaire (cr).
 8. *Atlanta lesueuri* (Azan). Coupe frontale du cartilage radulaire.

recouvert d'une cuticule épaisse. Les cellules glandulaires élaborent une sécrétion protéique comme les cellules caliciformes de la cavité buccale déjà mentionnées. Elles se raréfient au fur et à mesure que l'on progresse vers l'orifice buccal. Chez *Protatlanta*, l'alternance n'est pas aussi régulière et l'épithélium sub-lingual renferme moins de cellules glandulaires; il s'y mêle, par contre, des mucocytes. Dans le genre *Atlanta*, l'équipement glandulaire se réduit à une vingtaine de cellules et il n'y a pas de mucocytes.

2. Appareil radulaire

Outre la radula proprement dite, l'appareil radulaire comprend d'une part, la gaine radulaire, diverticule épithélial où sont élaborés les dents et le ruban qui les porte, d'autre part, un système de muscles, cartilage et conjonctif assurant le soutien et la mobilité de l'ensemble (Buchmann, 1924; Tesch, 1949). La radula, de type taenioglosse, comporte de part et d'autre de la dent médiane, une dent latérale et 2 marginales. Elle subit, au cours de l'ontogénie et de la phylogénie des Atlantidae, une évolution que Richter (1961) put établir en analysant les caractères spécifiques de la dent latérale. Nos examens de radula, au microscope à balayage (Figs. 2-3), confirment entièrement les descriptions de cet auteur. Par ailleurs, les caractères histologiques du système radulaire et leurs variations à travers le phylum des mollusques, ont été longuement étudiés par Gabe & Prenant dont les conclusions ont été résumées dans une publication datée de 1958. Nous croyons donc superflu de donner à nouveau une description détaillée de l'organe et nous nous bornerons à dégager quelques traits caractéristiques de son organisation dans la famille des Atlantidae, non étudiée par Gabe & Prenant dans leur travail consacré aux Heteropoda (1950).

L'appareil radulaire atteint un développement considérable chez *Oxygyrus*. Son volume est encore très important chez *Protatlanta*. Il est, au contraire, relativement réduit dans *Atlanta*. Cette réduction de l'appareil radulaire affecte tous les éléments qu'il s'agisse du volume de la masse musculo-cartilagineuse, des dimensions des dents ou de la longueur de la gaine radulaire.

Dans tous les cas, les odontoblastes qui tapissent le fond de la gaine sont des cellules hautes et étroites, sans ergastoplasme visible, dépourvues aussi bien de glycogène que de sécrétions figurées ou d'inclusions minérales (Fig. 5). Ils sont reliés aux dents en voie d'élaboration par de fins tractus filiformes. L'épithélium inférieur est régulièrement aplati tandis que l'épithélium supérieur est plus haut et forme des franges qui s'intercalent entre les dents. Les caractères généraux de ces 2 épithéliums sont les mêmes que chez les autres Heteropoda. Les caractères histo-chimiques sont eux aussi très voisins; toutefois, les composés APS-positifs qui y ont été décrits par Gabe & Prenant (1958) n'apparaissent nettement chez aucun des Atlantidae examinés.

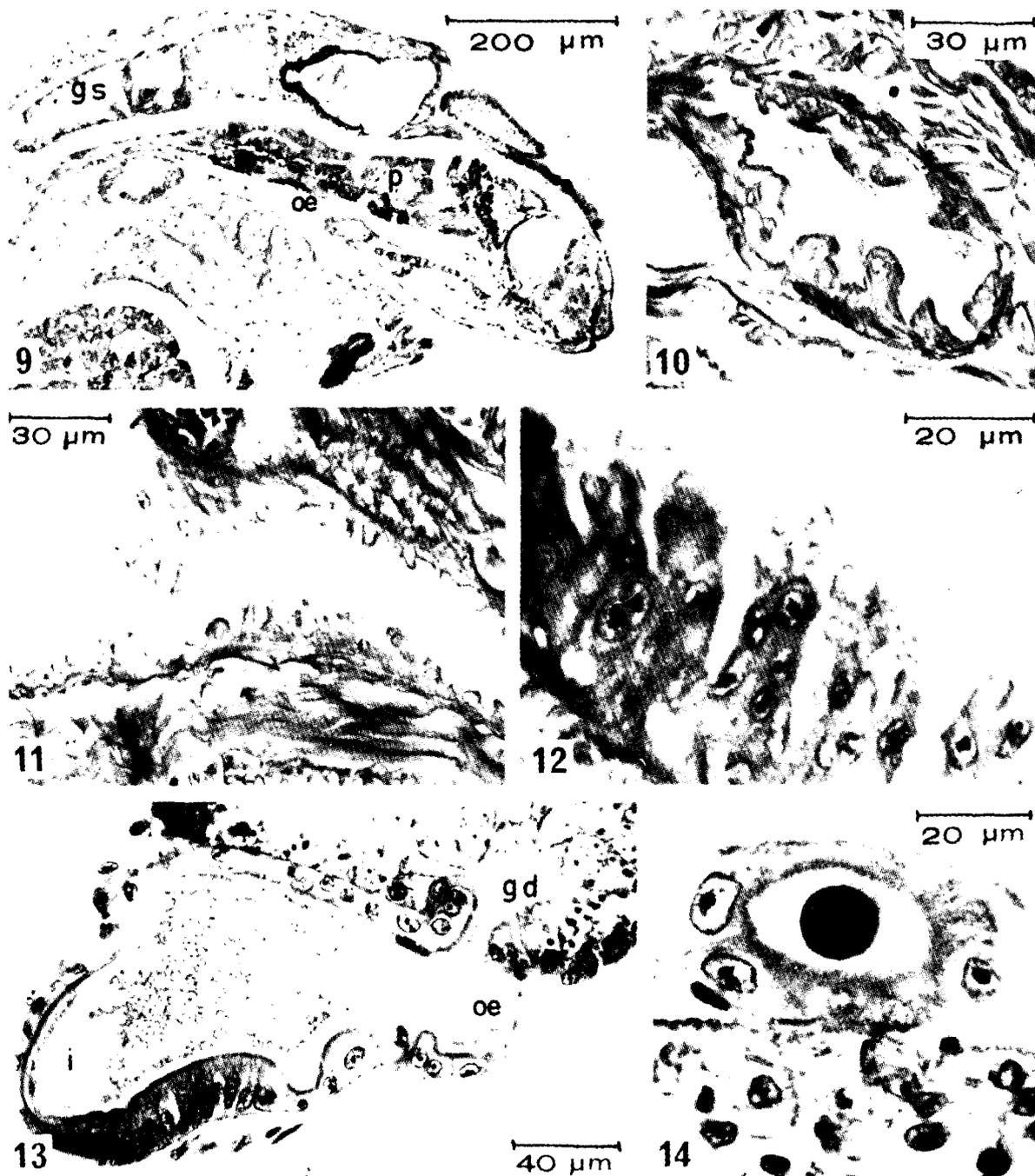
Les affinités tinctoriales des dents et leurs modifications sont comparables à celles des autres gastéropodes. Les dents les plus récentes sont cyanophiles, faiblement APS-positives et métachromatiques, c'est à dire colorables en violet par le bleu de toluidine. Elles deviennent ensuite érythrophiles et fortement APS-positives; des protéines riches en groupements SH et SS, décelables par les réactions à l'alloxane-Schiff et au D.D.D., s'y accumulent. Le bleu de toluidine les colore à ce niveau en bleu-vert, ce que nous considérons comme l'indice d'une minéralisation. Les dents achevées et fonctionnelles sont transparentes et chromophobes. Elle réagissent de façon positive à la méthode de Von Kossa mais l'intensité de la réaction est bien moindre que celle obtenue au niveau d'autres structures minéralisées telles que la coquille.

Le tissu musculaire n'offre aucune particularité. Le cartilage, au contraire, nous semble mériter quelque attention. Comme chez les autres Heteropoda, "son aspect rappelle à certains égards, celui d'un parenchyme végétal avec des parois assez minces" (Gabe & Prenant, 1950). Il n'est entouré, ici, d'aucune gaine fibreuse visible dans nos conditions d'observation. Lorsque le plan de coupe coïncide avec le plan sagittal de la lame cartilagineuse, le tissu apparaît formé d'une seule couche de volumineuses cellules cubiques et jointives (Fig. 7). Leur cytoplasme est pariétal et le noyau occupe l'un des angles; le centre est optiquement vide (Fig. 8). Chez *Atlanta*, ces cellules renferment un composé APS-

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE

positif réparti en très petits grains. Bien que l'épreuve à la maltase n'ait pas été pratiquée, l'aspect morphologique de ce composé permet de supposer qu'il s'agit de glycogène. Le cartilage des individus d'*Oxy-*

gyrus et de *Protatlanta*, que nous avons examinés, ne comportait ni glycogène ni inclusion figurée d'aucune sorte. Les espaces intercellulaires remplis d'un matériel cyanophile, APS-positif et métachroma-



FIGS. 9-14. Tube digestif.

9. *Atlanta inflata* (APS-bleu alcian-hématoxyline). Coupe sagittale d'un animal venant d'ingérer une proie (p); remarquer l'oesophage distendu (oe) et la glande salivaire (gs).
10. *Protatlanta souleyeti* (Azan). Zone antérieure de l'oesophage précédant les ganglions buccaux.
11. *Protatlanta souleyeti* (Azan). Zone moyenne de l'oesophage située entre les ganglions buccaux et le collier péri-oesophagien.
12. *Atlanta lesueuri* (Azan). Images de sécrétion apocrine dans le jabot.
13. *Atlanta lesueuri* (APS-hématoxyline). Coupe de l'estomac intéressant l'arrivée de l'oesophage (oe), le départ de l'intestin (i) et l'orifice de la glande digestive (gd).
14. *Atlanta lesueuri* (APS-hématoxyline). Coupe transversale de l'intestin.

MARTOJA ET THIRIOT-QUIÉVREUX

tique, n'atteignent pas $0,5 \mu\text{m}$ de large et cette largeur est constante; leur développement est minime par rapport au volume cellulaire.

Chez *Oxygyrus* et *Protatlanta*, le segment aboral de la gaine est entouré d'un tissu conjonctif particulier comportant un feutrage de fibres métachromatiques et colorables par le bleu alcian. Quelques petites cellules ovoïdes sont disséminées entre les fibres (Fig. 6). Cette formation, par ses caractères histologiques, correspond à la papille radulaire décrite par Gabe & Prenant. Dans le genre *Atlanta*, la papille est réduite à quelques cellules emprisonnées dans une substance fondamentale plus homogène où les fibres apparaissent mal. Elle forme un cône dont le sommet s'étire en un fin filament rattachant l'extrémité de la gaine à l'apex de la masse musculo-cartilagineuse.

3. Oesophage

La limite antérieure de l'oesophage apparaît sans ambiguïté puisqu'elle s'établit d'après des connexions anatomiques et correspond au carrefour où se rejoignent le tube digestif et l'appareil radulaire. Sa limite postérieure est beaucoup moins précise et ne repose que sur des caractères histologiques (Fig. 9). La paroi oesophagienne est toujours constituée d'une musculature, d'une basale et d'un épithélium. Chacun de ces éléments est susceptible de varier, soit en fonction du niveau considéré, soit selon l'espèce.

Chez *Oxygyrus* et *Protatlanta*, l'oesophage peut être divisé en 3 segments. Le très court segment initial s'étend de la bouche jusqu'aux ganglions buccaux. Le segment moyen va des ganglions buccaux au collier nerveux péri-oesophagien qu'il traverse. Le segment postérieur débute immédiatement en arrière du collier et se prolonge jusqu'à l'estomac; c'est lui qui fait fonction de jabot.

Dans le segment initial (Fig. 10), la musculature, faite de fibres entrecroisées, est bien développée. Les cellules épithéliales sont assez larges, irrégulièrement hautes et portent une ciliature longue et flexueuse. Elles sont pourvues d'un gros noyau central, très pauvre en chromatine. Leur cytoplasme ne montre aucune basophilie et elles n'ont, sans doute, pas d'ergastoplasme. Elles ne renferment aucune sécrétion figurée. Au voisinage immédiat de la cavité

buccale, quelques éléments glandulaires caliciformes sont inclus dans l'épithélium. Leur noyau et leur ergastoplasme occupent la base de la cellule; la sécrétion, de nature protéique, présente les mêmes caractères que dans la cavité buccale proprement dite. Le segment moyen diffère du précédent par une musculature un peu moins importante mais surtout par son épithélium. Celui-ci est formé de cellules plus hautes, plus étroites, n'adhérant entre elles qu'à la base et s'étirant librement vers la lumière. Leur noyau est souvent apical. Leur cytoplasme est acidophile et granuleux. Elles sont recouvertes d'un fin liseré épineux et cyanophile. Ces particularités donnent à l'ensemble un aspect dentelé (Fig. 11). Au niveau du segment postérieur, la musculature devient très réduite et discontinue. Elle est formée de fibres circulaires ou obliques non jointives. L'épithélium est fait de cellules plus volumineuses que dans le segment moyen. Ces cellules sont normalement bombées à l'apex. Elles s'étirent et s'aplatissent quand l'organe est en état de réplétion. Elles ont un gros noyau à chromatine lâche où le nucléole est bien visible. Des mitoses, rares d'ailleurs, peuvent être observées dans ce segment. Le cytoplasme granulaire est dépourvu de toute basophilie signalétique d'un ergastoplasme. L'immense majorité de ces cellules porte un revêtement APS-positif montrant une striation dans quelques cas favorables. A la différence de la "cuticule" de la cavité buccale, ce revêtement n'a que peu d'affinité pour la fuchsine paraldéhyde. Quelques cellules, pourvues de cils longs et grêles, sont groupées en une bande qui parcourt toute la longueur du jabot jusqu'à l'estomac.

Chez *Atlanta*, il n'est pas possible de distinguer trois segments oesophagiens. Il existe, comme chez *Protatlanta* ou *Oxygyrus*, un court segment initial cilié mais, au delà des ganglions buccaux, l'oesophage présente un aspect uniforme. La musculature, relativement importante dans la zone antérieure, se réduit progressivement. La lame basale, épaisse et sinueuse, traduit bien, par sa morphologie, les possibilités de distension de cet oesophage-jabot. L'épithélium est formé de cellules jointives jusqu'à mi-hauteur. Leur zone supérieure est, au contraire, libre de tout contact avec les cellules voisines et il en résulte que la surface épithéliale est fortement bour-

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE

soufflée. Le noyau se situe dans la moitié inférieure de la cellule. Le cytoplasme basal est érythrophile, dense, fibrillaire alors que dans la région apicale, il est clair et spongieux. Le revêtement apical apparaît d'autant mieux que la zone supérieure est moins dilatée.

Aucune des espèces examinées ne possède de glandes oesophagiennes unicellulaires, à l'exception des quelques éléments qui marquent la limite de la cavité buccale et qui ont déjà été mentionnés. L'oesophage ne comporte pas davantage de mucocytes. Il serait toutefois abusif de lui dénier toute fonction sécrétrice. En effet, chez certains individus, le renflement qui surmonte d'ordinaire les cellules et qui est pourvu d'un cytoplasme clair, se dilate et va jusqu'à former une bulle reliée seulement au corps cellulaire par un mince pédicule. Chez d'autres, la lumière oesophagienne contient de très nombreuses sphères cytoplasmiques isolées des cellules-mères tandis que l'épithélium, hérissé de pédicules rompus, présente une allure déchiquetée. Ces aspects autorisent à considérer que le jabot est le siège d'une sécrétion apocrine (Fig. 12).

4. Estomac

Lorsqu'il est vide, l'estomac n'est guère qu'un carrefour où se rejoignent l'oesophage, la glande digestive et l'intestin. En état de réplétion, son individualité est plus marquée et il forme une poche dilatée (Fig. 13). Sa structure histologique est simple. En effet, la musculature, déjà réduite autour de la région postérieure du jabot, semble inexistante. Le tissu conjonctif n'est représenté que par quelques fibrocytes; la basale est fine. La paroi gastrique est donc constituée presque exclusivement par un épithélium.

Dans les 3 genres, l'élément essentiel de cet épithélium est une cellule cubique, à cytoplasme acidophile et granuleux, sans ergastoplasme. Lorsque l'espèce est très pigmentée (*Atlanta fusca*, par exemple), le cytoplasme contient de minuscules grains de pigments probablement mélaniques. L'examen ultra-structural de l'apex de ces cellules présenterait certainement quelque intérêt, son étude précise dépassant les possibilités de la microscopie photonique. Dans certaines zones de l'estomac, il est représenté par un bordure APS-positive ne montrant aucune striation dans nos conditions

d'observation. Dans d'autres zones, au contraire, il forme de longs filaments disposés sans orientation précise. L'extension et la répartition de ces zones varient d'un individu à l'autre ce qui pourrait être l'indice de leur caractère temporaire. Sous réserve de confirmation ultérieure, nous pensons que les cellules gastriques pourraient porter des microvillosités susceptibles de s'étirer ou de se rétracter en fonction du cycle digestif. Elles ne manifestent aucun signe d'activité glandulaire, n'accumulent aucune inclusion et ne montrent aucune image de sécrétion apocrine.

Quelques cellules appartenant à un second type forment une étroite bande dans la zone d'émergence de l'intestin. Elles sont 2 à 3 fois plus hautes que les précédentes. Les noyaux sont allongés parallèlement au grand axe cellulaire. Le cytoplasme supra-nucléaire, qui est spongieux, contient de petits granules ronds, APS-positifs, clairsemés au voisinage du noyau mais devenant de plus en plus nombreux vers l'apex. Ce dernier pose les mêmes problèmes d'interprétation que précédemment. Les grains de sécrétion sont plus nets chez *Oxygyrus* et *Protatlanta* que chez *Atlanta*.

Chez certains individus, de nombreuses cellules libres ovoïdes ou piriformes, à rapport nucléo-plasmique élevé, entourent l'estomac. Leur cytoplasme contient souvent des inclusions figurées dont les affinités tinctoriales sont identiques à celles du contenu stomacal. Certaines d'entre elles se rencontrent aussi, mais plus rarement, intercalées entre les cellules épithéliales de l'estomac. Ces cellules libres ont été observées dans toutes les espèces étudiées mais c'est chez *Protatlanta* qu'elles apparaissent avec le plus de netteté. En l'absence d'expérimentation, leur signification apparaît mal. Il nous paraît toutefois plausible de les rapprocher des amibocytes qui traversent la paroi de l'estomac et dont le rôle dans la digestion a été expérimentalement démontré chez un néogastropode (Martoja, 1964).

5. Intestin

Le segment terminal du tube digestif atteint un degré de réduction et simplification extrême qui concerne à la fois sa longueur, son diamètre et ses caractères histologiques. Il présente, en outre, une

MARTOJA ET THIRIOT-QUIÉVREUX

structure uniforme et ne donne lieu à aucune subdivision.

La section de l'intestin est régulièrement circulaire sauf au voisinage de l'estomac où la paroi peut former un pli faisant saillie à l'intérieur de la lumière. La musculature paraissant absente, la paroi intestinale se réduit à une tunique conjonctive et un épithélium. Celui-ci est formé de cellules cubiques toutes identiques, à noyaux relativement gros et cytoplasme acidophile dépourvu d'inclusions. Elles portent à l'apex une ciliature très développée (Fig. 14).

L'intestin ne comporte ni cellules glandulaires, ni mucocytes à aucun niveau. Il se raccorde à la cavité palléale en formant une papille nettement marquée.

En conclusion, le tube digestif des Atlantidae montre, par rapport à celui des autres prosobranches, plusieurs particularités qui méritent de retenir l'attention. Il est, dans son ensemble, dépourvu de mucocytes; les quelques glandes unicellulaires incluses dans la région toute à fait antérieure élaborent des sécrétions protéiques. L'essentiel de son activité glandulaire est représenté par une sécrétion apocrine située au niveau de l'oesophage. Les apex cellulaires ont probablement une structure complexe.

II. LES GLANDES ASSOCIÉES AU TUBE DIGESTIF

1. Glandes salivaires

Les glandes salivaires sont des organes pairs ne montrant pas du point de vue de l'histologie, la dissymétrie qui se manifeste sur le plan anatomique. Leur importance varie selon l'espèce: c'est chez *Atlanta fusca* qu'elles sont le plus volumineuses et chez *Protatlanta souleyeti* qu'elles sont le plus réduites.

À l'extrémité borgne et postérieure correspond une sorte d'ampoule à paroi très fine que nous appellerons le "sac terminal" (Fig. 15). Un long segment à paroi épaisse, qui constitue la glande proprement dite, lui fait suite. Enfin, prolongeant cette zone glandulaire, vient un long canal salivaire, au calibre réduit (Fig. 16).

Le sac terminal occupe, par rapport au tube glandulaire, un volume minime. Il est constitué d'un épithélium pavimenteux reposant sur une lame basale bien visible, sans fibres musculaires sous-jacentes. Une coupe sagittale de ce sac intéresse environ

une dizaine de cellules épithéliales dont la hauteur se situe autour de $3,5\ \mu\text{m}$. Les limites cellulaires n'apparaissent guère. Les noyaux sont bien développés et le cytoplasme est acidophile. Ces cellules ne semblent pas être le siège de phénomènes sécrétoires. Leur apex ne porte pas de ciliature visible en microscopie photonique.

Le tube glandulaire, comme le sac terminal, est entouré d'une lame basale et semble dépourvu de fibres musculaires. Sa lumière est tapissée, d'une part, d'éléments remplissant indiscutablement une fonction sécrétrice et, d'autre part, de cellules paraissant dépourvues d'une telle fonction. Le cytoplasme de ces dernières échappe souvent à l'examen mais leur présence est toujours attestée par une série de noyaux intercalés entre les apex des cellules glandulaires et comparables à ceux du sac terminal. Cette série se poursuit depuis le sac terminal jusqu'à l'émergence du canal salivaire. Il nous faut insister sur le fait que, si nous sommes en mesure d'affirmer l'existence de telles cellules dans toutes les espèces examinées, il nous est plus difficile d'en donner une description précise. Toutefois, dans les cas les plus favorables, il est visible que chacune d'entre elles envoie un fin processus cytoplasmique atteignant la lame basale (Fig. 19). Par ailleurs, la lumière des tubes renferme, à certains niveaux, de très longs cils et c'est à ces cellules qu'il convient de les rapporter. L'absence de ciliature à d'autres niveaux pourrait n'être qu'apparente, une ciliature très courte ou très fine étant susceptible de passer inaperçue.

Les cellules sécrétrices sont disposées en une seule couche régulière. Leur taille varie quelque peu d'une espèce à l'autre ou même selon les individus mais, pour un animal donné, toutes ont un volume équivalent. Les moins bien représentées sur le plan numérique, surtout chez *Oxygyrus* et *Protatlanta*, sont des mucocytes. C'est généralement à proximité de l'émergence du canal qu'ils sont les plus nombreux. Ce sont des cellules en forme d'outre dont le noyau, très volumineux se tient au voisinage de la lame basale. Il n'y a pas d'ergoplaste visible et tout le corps cellulaire contient une substance disposée en réseau après les fixations que nous avons utilisées. Le réseau est cyanophile et colorable par le bleu alcian à pH 3,2. Il s'agit donc de mucopolysaccharides acides. Les autres

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE

cellules sont prismatiques. A leur uniformité structurale évidente, s'oppose la dualité des inclusions qu'elles renferment.

Elles sont pourvues d'un très gros noyau où la chromatine se présente en épais bâtonnets. La partie basale de la cellule est



FIGS. 15-20. Glandes salivaires.

15. *Atlanta peroni* (Fuchsine paraldéhyde-trichrome en un temps). Extrémité postérieure de la glande salivaire; remarquer le sac terminal (st), la ciliature (c) et un mucocyte (m).
16. *Atlanta lesueuri* (APS-bleu alcian-hématoxyline). Extrémité antérieure de la glande salivaire.
17. *Atlanta peroni* (APS-hématoxyline). Glande salivaire d'un animal à jeun; remarquer la coalescence des inclusions protéiques (flèche).
18. *Oxygyrus keraudreni* (APS-bleu alcian-hématoxyline). Le segment muqueux du canal salivaire (cs) et à droite les cellules à pigment ocre de la paroi buccale.
19. *Atlanta lesueuri* (Trichrome de Masson-Goldner). Détail de la glande salivaire; remarquer les cellules ciliées (flèche) intercalées entre les cellules glandulaires.
20. *Atlanta lesueuri* (Réaction au D.D.D., sans coloration de fond). Détail de la glande salivaire montrant les concrétions (cn), un mucocyte (m) et les grains de sécrétion protéique (p).

MARTOJA ET THIRIOT-QUIÉVREUX

occupée par un ergastoplasme important dont le développement varie en fonction du cycle sécrétoire et dont la hauteur peut atteindre les 2/3 de la cellule. Dans la zone apicale, s'accumulent les inclusions figurées, semblables pour une même cellule mais très différentes d'une cellule à l'autre. Pour les unes, il s'agit de plaques plus ou moins étendues, parfois coalescentes, cyanophiles et colorables par la fuchsine paraldéhyde après oxydation permanganique. Elles réagissent de façon très positive à l'APS, à l'alloxane-Schiff, au D.D.D. avec ou sans réduction préalable, et sont donc de nature protéique (Fig. 20). Pour les autres, il s'agit de concrétions sphériques très réfringentes, voire biréfringentes dans certains cas. Des strates concentriques y deviennent visibles lorsqu'elles atteignent leur maximum de taille (2 à 3 μm). Les plus petites sont érythrophiles et faiblement APS-positives mais les plus grosses perdent ces caractères. Elles ne réagissent jamais à l'alloxane-Schiff ni au D.D.D. (Fig. 20). La réaction de Von Kossa, signalétique de la présence d'anions, y est négative, résultat qui peut être dû à une teneur trop faible pour être décelée.

L'allure morphologique des concrétions devait inciter à la recherche d'accumulations minérales par méthodes spectrographiques. L'analyse, faite sur les glandes salivaires d'*Atlanta inflata*, met en évidence l'existence d'une quantité très importante de phosphore et d'une certaine quantité de soufre. Le calcium est présent mais peu abondant: pour un même volume analysé, sa teneur est environ 6 fois moins élevée que dans les cellules à ergastoplasme ou les cellules à inclusions minérales de la glande digestive. On note, enfin, des traces de magnésium. Ces résultats n'ont, dans le cas particulier de la glande salivaire, qu'une valeur globale et concernent l'ensemble du tissu. La taille de l'organe et la dispersion des types cellulaires ne nous ont pas permis de situer exactement les points analysés en nous référant à une coupe colorée et adjacente. Il paraît toutefois plausible de rapporter l'excédent de phosphore à l'ergastoplasme, les quantités relatives de phosphore et de calcium ne pouvant s'expliquer par la seule présence de phosphate de calcium. Ce dernier est sans doute accumulé dans les concrétions. Quant à l'accumulation de soufre, nous sommes d'autant moins en mesure de l'interpréter que sa localisation se superpose à celle du

calcium et ne semble donc pas correspondre aux sulfomucopolysaccharides des mucocytes. Une partie pourrait être engagée dans la trame organique des concrétions.

Les cellules à sécrétion protéique et les cellules à concrétion n'ont aucun emplacement fixe et se côtoient de façon quelconque le long du tube glandulaire. Leurs caractères nucléaires et cytoplasmiques sont identiques. Néanmoins, les différences très importantes existant entre les inclusions qu'elles élaborent portent à croire qu'elles appartiennent à deux lignées distinctes. Les données recueillies sur leur cycle d'activité, qui seront exposées plus loin, viennent à l'appui de cette hypothèse.

Le canal salivaire présente une section transversale circulaire dont le diamètre ne dépasse pas 12 μm . La lame basale est assez épaisse et il n'y a pas de musculature. L'épithélium simple est formé de cellules cubiques portant une ciliature dense et très développée. Il ne renferme aucune cellule glandulaire. Toutefois, entre le canal salivaire ainsi défini et la cavité buccale, s'interpose un segment muqueux long d'une dizaine de cellules environ. Les cellules ciliées y font place à des mucocytes typiques dont la sécrétion est constituée de mucopolysaccharides acides (Fig. 18).

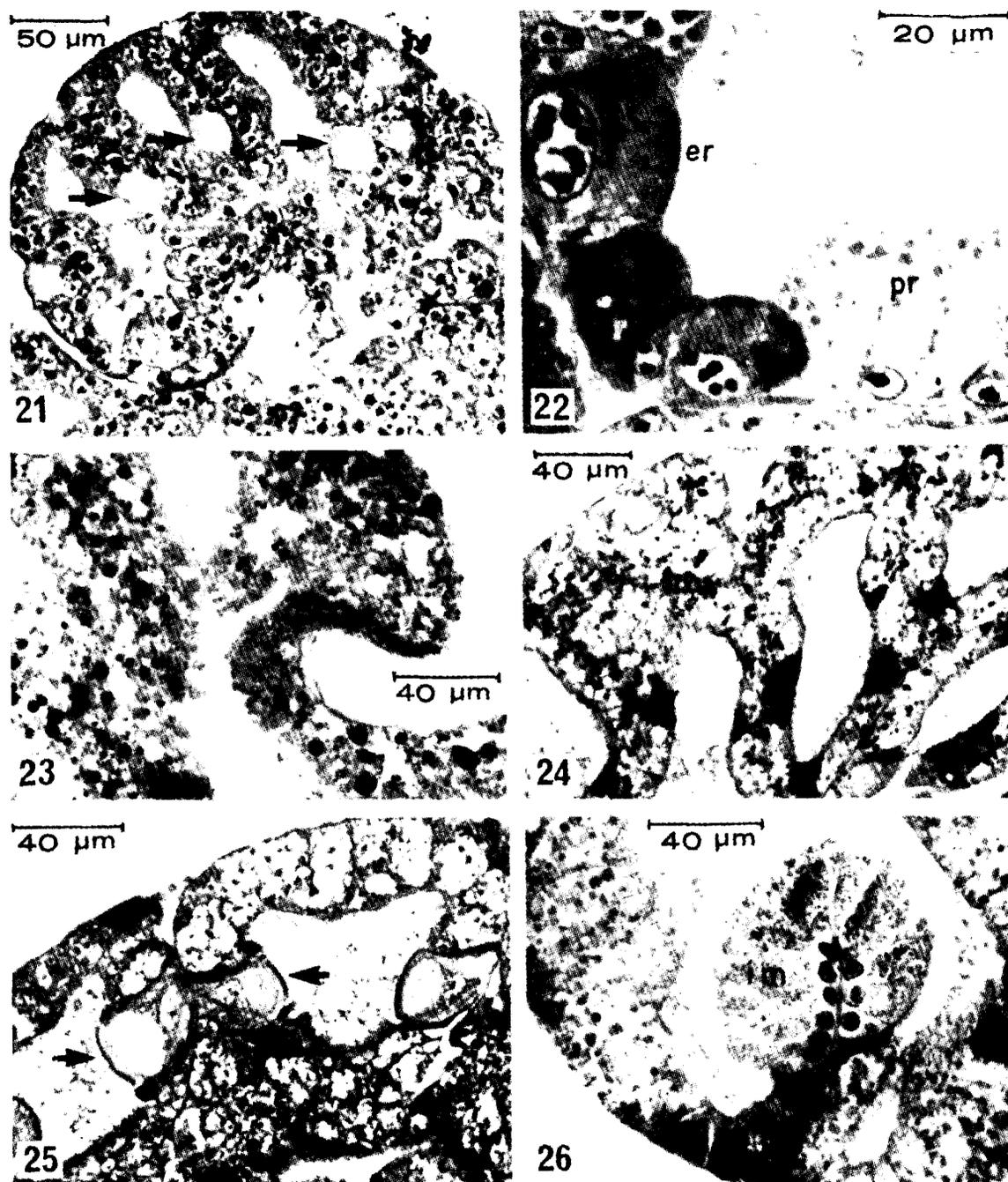
2. Glande digestive (= hépatopancréas)

La glande digestive est une vaste poche débouchant dans l'estomac par un seul orifice cilié; elle est dépourvue de canaux collecteurs histologiquement différenciés. Au voisinage de l'estomac, elle n'est que partiellement cloisonnée par des replis de la paroi. Dans la zone postérieure, c'est à dire vers l'apex du tortillon, les cloisons se rejoignent pour délimiter des tubes.

Chaque tube est formé d'une seule assise de cellules assez hautes (30 μm environ), reposant sur une fine lame basale. La lumière des tubes est large si bien que les cavités représentent une fraction importante du volume de l'organe. Elles contiennent, en période de digestion, un matériel granuleux ou filamenteux et sont vides quand l'animal est à jeun. Le tissu conjonctif est aussi peu développé autour de la glande qu'entre les tubes. Aucune fibre musculaire n'a été détectée.

Trois types cellulaires constituent le parenchyme de la glande digestive. Nous les définirons avant d'envisager leur répartition

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE



FIGS. 21-26. Glande digestive.

21. *Protatlanta souleyeti* (Azan). Vue générale de la glande digestive; remarquer les volumineuses cellules à inclusions minérales dispersées au sein du parenchyme (flèches).
22. *Atlanta lesueuri* (Azan). Détail de la glande digestive avec ses cellules principales (pr) et ses cellules à ergastoplasme (er).
23. *Atlanta inflata* (coloration au noir Soudan). Remarquer que les réserves lipidiques (en noir) sont incluses dans les cellules principales.
24. *Oxygyrus keraudreni* (APS-hématoxyline). Remarquer que les chromolipoides (en noir) se trouvent, au contraire, dans les cellules à inclusions minérales.
25. *Atlanta peroni* (APS-hématoxyline). Coupe sagittale de la glande digestive montrant les cellules à inclusions minérales de grande taille, disposées le long des cloisons intertubulaires (flèches). (Noter pour les chromolipoides, la différence par rapport à *Oxygyrus*).
26. *Atlanta lesueuri* (Azan). Coupe intéressant les cellules à inclusions minérales (im), de petite taille et groupées en un massif.

MARTOJA ET THIRIOT-QUIÉVREUX

et leurs variations dans les 6 espèces étudiées.

2a. Les types cellulaires

Les cellules du premier type sont, et de très loin, les plus nombreuses (Fig. 22). Leur hauteur varie selon les phases de la digestion; elles deviennent très plates chez l'animal à jeun. Elles sont essentiellement caractérisées par une certaine pauvreté en acides nucléiques qu'il s'agisse d'ADN ou d'ARN. Les inclusions qu'elles renferment sont également très caractéristiques mais leur abondance est sujette à d'importantes fluctuations.

Le noyau est situé à la base de la cellule. Il est de dimensions modestes et ce n'est qu'à certains stades du cycle d'activité cellulaire, quand les inclusions sont peu nombreuses, qu'il est facile de l'observer. Son contour est irrégulier et la chromatine est répartie en petits grains. Un nucléole est souvent visible. Le cytoplasme, tout aussi réduit que le noyau, n'apparaît bien qu'après mise en oeuvre de colorants basiques comme le bleu de toluidine; il forme une pellicule au contact des membranes cellulaires latérales et quelques petits amas entre les inclusions. A l'apex de la cellule, les colorants acides ou la réaction à l'APS montrent une bande soit spongieuse, soit striée perpendiculairement à la lumière du tube. Il est probable que cette structure correspond, non à un second type de cytoplasme, mais à un système membranaire. Les deux aspects, striés ou spongieux, traduiraient alors des différences dans l'agencement des microvillosités, liées à leur activité.

Les inclusions qui remplissent la cellule sont très variables au sein d'un même élément mais l'existence de formes intermédiaires montre qu'il s'agit des stades évolutifs d'une même catégorie de grains. La variabilité se traduit par d'énormes différences de taille, de forme, de structure et d'affinités tinctoriales. Le diamètre de ces inclusions va de 1 à 6 μm . Les plus volumineuses sont arrondies, claires, hétérogènes et même granuleuses alors que les plus petites sont anguleuses, denses et plus intensément colorables. Après coloration à l'azan, il est possible d'observer une gamme de teintes allant du bleu pour les plus grosses au rouge vif pour les plus petites. Elles réagissent positivement à l'APS mais

avec plus ou moins d'intensité. Il en va de même pour la coloration à la fuchsine paraldéhyde après oxydation permanganique en milieu acide. Les résultats des réactions à l'alloxane-Schiff et au D.D.D., avec ou sans réduction préalable, sont plus homogènes; ils montrent la présence d'une quantité notable de protéines à cystéine et cystine.

Dans les conditions ordinaires de fixation, il apparaît parfois une volumineuse vacuole qui refoule les autres inclusions. Il s'agit, en réalité, d'une enclave constituée de lipides complexes conservés sur coupes à la paraffine lorsque les pièces sont fixées par le formol et traitées par une solution de bichromate de potassium selon le procédé de Baker (Fig. 23). Fortement colorable dans ces conditions, elle est dissoute après la plupart des autres modes de fixation, d'où l'aspect de vacuole.

Certaines de ces cellules, presque toujours situées sous le tégument, contiennent de minuscules grains de pigment noir. Les grains de pigment, disséminés entre les autres inclusions, facilement décolorables par oxydation, sont sans doute des mélanines. Ils se trouvent en plus ou moins grand nombre selon les espèces ou même selon les individus. Ils existent aussi bien chez les très jeunes animaux que chez les adultes sexuellement mûrs. Ainsi, ils ne semblent pas représenter un pigment d'usure mais leur abondance constitue plutôt un caractère spécifique voire individuel; l'hypothèse émise pour *Pterotrachea* (Gabe, 1952) ne peut être reprise ici.

L'interprétation fonctionnelle des cellules de ce type pose des problèmes difficiles et encore très controversés mais leurs homologues, du point de vue de l'histologie comparée, apparaissent clairement. Elles présentent, en effet, des caractères très constants et ont été décrites chez tous les prosobranches examinés à cet égard. Elles ont reçu des noms divers tels que "cellules digestives" (digestive cells), cellules absorbantes, cellules à ferments, cellules cylindriques etc. . . Eléments dominants du tissu hépatopancréatique de tous les mollusques, nous proposons pour eux, le nom de **cellules principales**. Ce terme présente l'avantage de ne pas préjuger d'un rôle physiologique qui est loin d'être connu.

Les cellules du second type diffèrent en

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE

tous points des précédentes. Elles sont peu nombreuses et, d'une manière très générale, plus volumineuses (Fig. 22). Lorsqu'elles sont intercalées entre les cellules principales, elles s'appuient largement sur la lame basale et ne prennent contact avec la lumière que par un étroit prolongement. La forme conique est moins évidente dans les espèces où elles sont groupées par trois ou quatre. Elles sont toujours pourvues de très gros noyaux situés en position centrale et certaines sont binucléées. Des mitoses ont été observées dans quelques cas. Chez *Atlanta lesueuri*, la taille des bâtonnets de chromatine suggère l'éventualité d'une polyploidie. La richesse en ARN de ces cellules se manifeste à la fois par le développement de l'appareil nucléolaire et par celui de l'ergastoplasme qui est très dense et couvre toute la cellule. La réaction à l'alloxane-Schiff et celle au D.D.D. montrent une haute teneur en protéines et notamment en protéines soufrées; cette teneur varie de façon sensible d'une cellule à l'autre. A certains stades du cycle, il se forme des petits grains de sécrétion cyanophiles, APS-positifs et colorables par la fuchsine paraldéhyde après oxydation. Par ailleurs, la méthode de Von Kossa fait apparaître une multitude de très petits grains distincts des grains de sécrétion cyanophiles. Aux anions ainsi révélés correspond une importante teneur en calcium que nous avons mise en évidence par méthode spectrographique.

Ces cellules ne contiennent jamais de pigments. Etant presque toujours localisées contre le tégument, il est fréquent qu'elles soient entourées de cellules principales fortement mélanisées; dans tous les cas, le semis de grains de mélanine qui couvre les cellules voisines, s'interrompt à leur niveau. Le fait est particulièrement net dans des espèces très pigmentées comme *Atlanta inflata*. Elles ne renferment pas davantage de lipides figurés détectables dans nos conditions techniques. L'absence totale de "vacuoles" permet de croire que cette constatation n'est pas liée au procédé de détection mais que les lipides font réellement défaut.

Les homologues entre ces éléments et d'autres types cellulaires décrits chez les prosobranches apparaissent de façon nette. De nombreux auteurs les ont mentionnés (voir Fretter & Graham, 1962, et Owen, 1966) sans leur attribuer un nom précis. En raison de leur caractère cytologique le plus

évident, nous les appellerons **cellules à ergastoplasme**.

Le troisième type cellulaire est représenté par des éléments clairs, de volume égal ou supérieur à celui des cellules principales. Contrairement aux deux catégories précédentes, ces cellules ont des caractères très différents selon l'espèce envisagée; leur trait commun est la présence constante de concrétions.

Leur noyau est, soit parfaitement ovale, soit au contraire très anguleux mais toujours pauvre en chromatine. Nous avons même observé, chez certains individus, des noyaux où la coloration au bleu de toluidine ne permettait la mise en évidence d'aucun ARN, seul apparaissant, alors, un nucléole unique. Ces divers aspects nucléaires n'ont pu être rattachés à aucune phase précise de l'évolution de la cellule. Le cytoplasme est absolument chromophile dans la plupart des espèces, quelque peu basophile et relégué au pôle basal dans d'autres (*Atlanta peroni*). Le pôle apical, strié et APS-positif, est probablement garni de microvillosités.

L'étude des concrétions justifierait un examen ultrastructural et la mise en œuvre de méthodes histochimiques variées que nous n'avons pu envisager chez ces animaux de petite taille. Quelques arguments nous permettent toutefois de croire qu'elles représentent l'association de chromolipoides et de sphérocristaux minéraux. A certains stades de leur évolution, ce sont des grains minuscules, basophiles, APS-positifs, métachromatiques et colorables par le bleu alcian. Lorsque les coupes sont traitées uniquement par des colorants acides, méthode à l'azan, par exemple, ils ne sont pas colorés mais apparaissent grâce à une réfringence particulière. A d'autres stades, ces mêmes grains vont jusqu'à atteindre 3 ou 4 μm de diamètre; ils ont perdu toute basophilie et sont naturellement colorés en ocre (Fig. 24). Ils présentent alors une zonation qui s'organise autour d'un ou plusieurs centres et, seule, une très fine coque est faiblement APS-positive. Ils ne sont pas soudanophiles mais se colorent intensément par le sulfate de bleu de Nil et la teinte obtenue résiste à un séjour de 24 heures dans l'eau oxygénée à 20 vol. (méthode de Hueck). Ces caractères pourraient être ceux de chromolipoides dont le degré d'oxydation varierait selon les cellules.

MARTOJA ET THIRIOT-QUIÉVREUX

L'analyse spectrographique des concrétions a été réalisée chez *Atlanta inflata*, sur matériel fixé au mélange de Carnoy, inclus à la résine et débité à l'ultra-microtome en coupes semi-fines. Cette analyse montre la présence de calcium, de phosphore et de soufre. Ont été recherchés également, le magnésium, le sodium, le cuivre, le zinc, le potassium, le manganèse, le fer, le silicium et le vanadium; les résultats de cette recherche ont été négatifs. L'absence de fer doit être soulignée puisque ce métal est mentionné dans les concrétions des Pterotracheidae (Gabe, 1952, 1966). La composante minérale des concrétions paraît donc être le phosphate de calcium. Le soufre pourrait être rapporté aux sulfomucopolysaccharides de la trame organique dont la présence est attestée par la métachromasie des concrétions et leur colorabilité par le bleu alcian. Il nous faut insister sur le fait que, en dépit de la présence de concrétions, la teneur en calcium de ces cellules n'est pas plus importante que celle des cellules à ergastoplasme des mêmes animaux analysées dans les mêmes conditions.

Toutes les concrétions d'une même cellule se trouvent à des phases identiques de leur évolution mais les diverses cellules d'une même glande représentent, au contraire, des stades variés, sauf chez *Atlanta lesueuri*. Il est donc certain que ces cellules évoluent encore chez l'adulte. Ce fait nous incite à croire que c'est à cette lignée qu'appartiennent certains éléments hauts, très étroits, à noyaux relativement gros et cytoplasme fibrillaire: la taille du noyau, la basophilie du cytoplasme, l'absence de sécrétion laissent supposer qu'il s'agit de cellules jeunes et indifférenciées. Elles sont dispersées chez *Atlanta fusca*, par exemple, mais se trouvent au contact des cellules à concrétions chez *A. peroni*. Cette répartition sur laquelle nous reviendrons, représente un argument supplémentaire pour les interpréter comme de jeunes cellules à concrétions. Il nous faut signaler, enfin, que nous n'avons jamais observé une éventuelle extrusion des concrétions.

Il ne semble pas que cette troisième catégorie cellulaire soit très répandue parmi les prosobranches mais elle est représentée chez les Pterotracheidae par des éléments décrits sous le nom de **cellules à inclusions minérales** (Gabe, 1952, 1966). C'est le terme que nous adopterons.

2b. La répartition des types cellulaires

Les 3 types de cellules qui viennent d'être définis existent, à l'exclusion de toute autre catégorie cellulaire, dans les 6 espèces d'Atlantidae considérées ici. Leur mode de répartition diffère selon les espèces mais il est remarquablement constant pour une espèce donnée (Fig. 27).

Les cellules principales (type I) qui constituent l'essentiel de la glande se retrouvent identiques à elles-mêmes depuis l'orifice gastrique jusqu'à l'apex du tortillon.

Les cellules à ergastoplasme (type II) se trouvent, elles aussi, depuis la chambre initiale partiellement cloisonnée jusqu'à l'extrémité borgne des tubes. Elles ne sont pas dispersées au hasard entre les cellules du type I mais sont disposées de façon privilégiée contre le tégument, dans la région pariétale des tubes glandulaires. La plupart se trouvent contre la face convexe du tortillon et quelques unes, contre la face concave. Ce n'est que lorsque l'hétopancreas est très volumineux qu'on rencontre de telles cellules à l'intérieur de l'organe et encore y sont-elles peu nombreuses. Chez *Oxygyrus keraudreni*, les coupes, intéressant la région pariétale des tubes, montrent que celle-ci comporte un groupe unique de 4 ou 5 cellules à ergastoplasme. Dans les 5 autres espèces, ce groupe est scindé en 2 massifs séparés par quelques cellules principales. Chacun des massifs occupe alors, l'angle délimité par le tégument d'une part, la cloison intertubulaire, d'autre part.

Les cellules à inclusions minérales (type III) sont, quant à elles, distribuées d'une tout autre manière. Chez *Oxygyrus keraudreni* et *Protatlanta souleyeti*, elles sont disséminées entre les cellules principales sans donner lieu à aucun groupement particulier. Par ailleurs, elles existent à tous les niveaux, depuis la chambre initiale, jusqu'à l'apex du tortillon où elles deviennent toutefois beaucoup plus rares. Une disposition analogue est réalisée chez *Atlanta fusca* qui, à cet égard, se rapproche donc davantage d'*Oxygyrus* et de *Protatlanta* que des 3 autres espèces d'*Atlanta*. En effet, chez celles-ci, les cellules à inclusions minérales se groupent selon un mode propre à chaque espèce. Chez *Atlanta inflata*, la majorité d'entre elles recouvrent le sommet des cloisons, dans la chambre initiale; elles ne s'engagent que très peu

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE

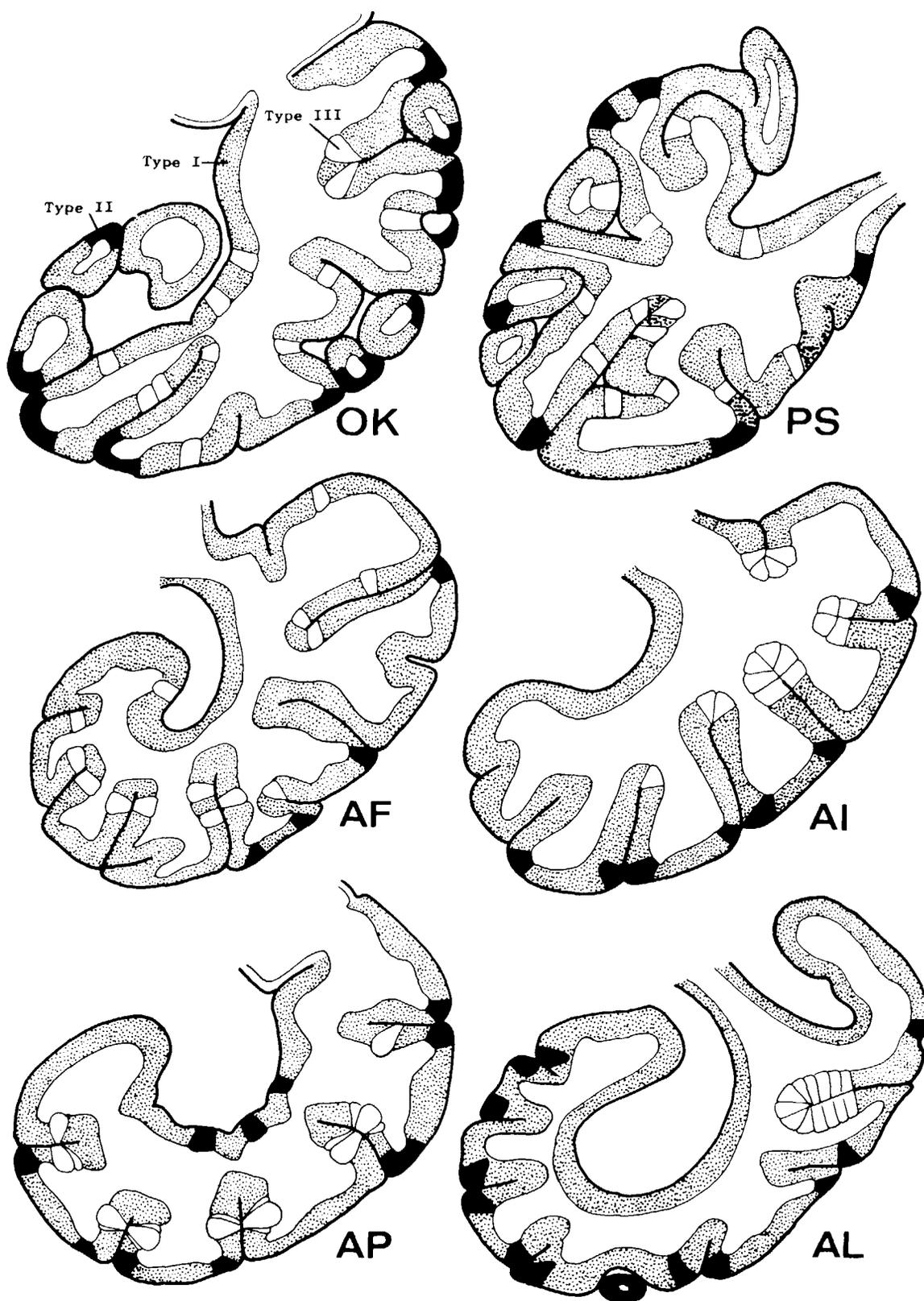


FIG. 27. Schéma de la répartition des 3 types cellulaires dans la glande digestive d'*Oxygyrus keraudreni* (OK), *Protatlanta souleyeti* (PS), *Atlanta fusca* (AF), *A. inflata* (AI), *A. peroni* (AP) et *A. lesueuri* (AL). Les cellules principales (type I) sont figurées en pointillé, les cellules à ergastoplasme (type II) en noir et les cellules à inclusions minérales (type III) en blanc.

MARTOJA ET THIRIOT-QUIÉVREUX

dans les tubes. Chez *Atlanta peroni*, au contraire, elles ne se trouvent jamais au sommet des cloisons, mais seulement au flanc de celles-ci et leur aire de répartition s'enfonce profondément à l'intérieur des tubes. Elles sont disposées de telle sorte que les groupes se font face de part et d'autre de la lumière d'un tube ou de la cavité d'une crypte, dans la chambre initiale; ils sont adossés par paire de chaque côté des cloisons intertubulaires. En outre, il faut signaler que, chez *A. peroni*, et seulement dans cette espèce, chaque groupe est constitué d'éléments se trouvant à des stades différents de leur maturation. Le plus évolué et le plus volumineux étant au centre, le groupe prend une allure de bouquet. Enfin, l'étape ultime du groupement est atteinte chez *Atlanta lesueuri* où les cellules à inclusions minérales, forment un unique éperon situé face à l'orifice de l'estomac.

La répartition des différents types cellulaires telle qu'elle apparaît sur coupes, dans les 6 espèces d'Atlantidae considérées ici, est schématisée sur la Fig. 27. Dans tous les cas, la coupe affecte la chambre initiale et parfois, son orifice dans l'estomac. Les données que nous venons d'exposer seront discutées ultérieurement mais il nous paraît opportun de souligner d'ores et déjà, l'originalité de la distribution des types cellulaires dans la glande digestive des Atlantidae, leur emplacement constant qui exclut toute possibilité de transformation d'un type en un autre et enfin, la tendance au groupement des cellules à inclusions minérales.

2c. Les variations spécifiques des types cellulaires

Les cellules principales présentent des caractères très voisins dans toutes les espèces d'Atlantidae et il n'y a pas lieu d'envisager, à leur sujet, de variations spécifiques.

Les cellules à ergastoplasme sont, chez *Oxygyrus*, plus plates et beaucoup plus larges que les cellules à inclusions polyédriques. Elles bordent la lumière sur une assez grande étendue et c'est probablement à cause de cette disposition que la bordure apicale est bien visible; elle apparaît striée. Les noyaux sont toujours gros et quelques mitoses ont été observées chez des individus jeunes. Chez *Protatlanta*, les cellules à ergastoplasme sont coniques et n'atteignent la lumière que par un étroit prolongement.

Chez *Atlanta fusca*, elles sont profondément enfoncées entre les cellules à inclusions polyédriques et paraissent même très souvent, sous-épithéliales. Elles sont néanmoins reliées à la surface épithéliale par un processus filiforme. Chez *A. inflata* et *A. peroni*, elles sont plus superficielles mais toujours coniques. Chez *A. lesueuri*, l'une ou l'autre implantation peuvent se rencontrer. Les grains de sécrétion y sont plus gros que dans les autres espèces. Enfin, les noyaux sont très volumineux; la chromatine forme d'épais bâtonnets dont le développement suggère l'éventualité d'une polyploidie.

Les cellules à inclusions minérales ont, chez *Oxygyrus*, un volume comparable à celui des cellules du type I. Les éléments jeunes à petits grains et les éléments à grains plus élaborés sont répartis de façon quelconque, au sein d'une même glande. Chez *Protatlanta*, les cellules à inclusions minérales sont nettement plus volumineuses que les cellules principales (Fig. 21). Comme précédemment, les stades à petits grains côtoient les stades à gros grains, sans répartition préférentielle. Chez *A. fusca*, les aspects sont très comparables à ceux de *Protatlanta*. Les étroites cellules à cytoplasme basophile qui, pensons-nous, représentent le stade initial de cette lignée, sont particulièrement visibles dans cette espèce. Les cellules à inclusions minérales d'*A. inflata* n'offrent aucun caractère particulier par rapport à *A. fusca*, sinon qu'elles peuvent devenir plus volumineuses. L'intérêt d'*A. peroni* dans l'étude des cellules à inclusions minérales, réside ainsi que nous l'avons mentionné, dans leur mode de groupement qui permet de suivre tous les stades de leur évolution. Dans un groupe donné, les cellules latérales, encore indifférenciées, sont extrêmement étroites, très basophiles et dépourvues d'inclusions. Puis viennent des cellules dont la zone apicale, désormais élargie, renferme des inclusions APS-positives dont l'allure n'est pas sans rappeler celles des cellules principales. La zone apicale continuant à se dilater, il y apparaît une plage claire à contenu pulvérulent, délimitée par l'ergastoplasme. Les cellules parvenues à maturité, qui forment l'axe du groupe, sont piriformes et très grosses (Fig. 25). L'ergastoplasme et le noyau, avec ses nombreux nucléoles, occupent la région basale effilée tandis que les inclusions sont concentrées

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE

dans la zone renflée qui fait saillie dans la lumière. Ces inclusions ont parfois un aspect pulvérulent. Rappelons que l'ergastoplasme n'est décelable, dans les conditions d'observation de la microscopie photonique, que chez *A. peroni*. Chez *A. lesueurii*, les cellules à inclusions minérales restent de dimensions modestes, voisines de celles des cellules principales. D'aspect identique chez le même individu, il semble qu'elles soient toutes au même stade; les concrétions n'atteignent jamais un volume important (Fig. 26).

DONNÉES HISTOPHYSIOLOGIQUES ET INTERPRÉTATION FONCTIONNELLE

Une soixantaine d'individus appartenant presque tous à l'espèce *Atlanta inflata* ont été mis en élevage et fixés à des moments déterminés de leur cycle digestif, allant de quelques minutes à 5 jours après le repas. Rappelons, dans ce contexte, qu'un intervalle entre 2 repas d'environ 3 jours a pu être observé en élevage (Thiriou-Quiévreux, 1973).

La proie qui vient d'être ingérée reste pendant un certain temps suffisamment intacte à l'intérieur du jabot pour qu'il soit possible d'en effectuer la détermination sur coupes (Fig. 9). Deux à 3 heures après le repas, la proie est toujours dans le jabot mais ses tissus commencent à s'altérer puis à se dissocier en très petits fragments qui passeront dans l'estomac. La lyse se poursuit dans la cavité gastrique et le bol alimentaire y devient de plus en plus fluide ce qui se traduit sur coupes, par une texture de plus en plus uniforme. Au terme de l'évolution, le contenu de l'estomac présente un aspect filamenteux ou grenu; à ce stade, les cavités de la glande digestive contiennent un matériel identique à celui de la cavité gastrique. Dans la lumière de l'intestin, on n'observe jamais qu'un cordon dense et homogène.

L'examen de cette série d'animaux nous a montré, en outre, des modifications histologiques de l'appareil digestif survenant au cours du jeûne et des heures qui suivent le repas; les plus évidentes affectent les glandes salivaires, la glande digestive et le jabot. Nous en donnerons un aperçu succinct.

Après l'ingestion de la proie, les différences entre les 2 lignées cellulaires de la glande salivaire s'accroissent peu à peu

jusqu'à devenir extrêmement sensibles chez l'animal à jeun. En effet, au cours du jeûne, les cellules à sécrétion protéique s'enrichissent en inclusions; les inclusions elles-mêmes s'élargissent et tendent à fusionner pour former des plaques homogènes (Fig. 17). Les concrétions de l'autre lignée cellulaire perdent, au contraire, toute colorabilité. L'ergastoplasme est très réduit dans les 2 lignées. Immédiatement après le repas, les cellules du premier type apparaissent très dégranulées; l'extrusion doit donc se produire au moment de l'ingestion de la proie. Nous n'avons pas observé de dégranulation pour les cellules à concrétions, non plus que l'extrusion de celles-ci. L'ergastoplasme redevient très visible pour les cellules des 2 types.

Le jeûne se traduit, au niveau des cellules principales de la glande digestive (type I), par une diminution progressive des inclusions polyédriques menant à leur disparition totale. Chez un animal n'ayant pas mangé depuis 5 jours, ces cellules sont très plates, vides et présentent un aspect spongieux. La restitution des inclusions polyédriques suit de quelques heures l'ingestion d'un repas. L'apparition des "vacuoles" correspondant aux enclaves lipidiques est plus tardive et ne s'observe que passé un délai de 24 heures après le repas. Les cellules à ergastoplasme (type II) se chargent de sécrétion au cours du jeûne. L'extrusion commence à se produire de 3 à 5 jours après le repas, sans que le jeûne soit interrompu. Elles sont donc déjà très dégranulées au moment où une nouvelle proie est ingérée. Les cellules à inclusions minérales (type III) paraissent moins affectées par le cycle digestif. Elles semblent certes particulièrement volumineuses chez l'animal à jeun mais, compte tenu de l'aplatissement des cellules principales, le phénomène pourrait n'être qu'apparent.

En ce qui concerne le tractus digestif proprement dit, nous n'avons décelé de modifications qu'au niveau du jabot. Dès que la proie y est parvenue, l'épithélium est distendu et très plat. Les sphères cytoplasmiques que nous interprétons comme une sécrétion apocrine ont disparu; il est vraisemblable de croire qu'elles se dissolvent, au contact du bol alimentaire, en libérant la composante active de leur sécrétion. De nouvelles sphères se reforment très tôt, dès que le bol alimentaire, ayant quitté le jabot, est parvenu dans l'estomac et la

MARTOJA ET THIRIOT-QUIÉVREUX

glande digestive; elles sont surtout nombreuses dans la partie du jabot proche de l'estomac. Les cellules de l'estomac n'évoluent pas au cours du cycle digestif mais les accumulations d'amibocytes périphériques subissent certaines fluctuations. Les numérations de cellules qui auraient permis de préciser l'allure du phénomène en fonction du cycle digestif, n'ont pas été envisagées.

En conclusion, pour l'une des 2 catégories de cellules des glandes salivaires, pour les cellules du jabot et pour les cellules à ergastoplasme de la glande digestive, la synthèse intracellulaire des sécrétions se situe avant le repas. L'extrusion est conditionnée par l'arrivée du bol alimentaire pour les glandes salivaires et le jabot; elle en est indépendante et semble donc obéir à des facteurs internes pour les cellules à ergastoplasme de la glande digestive. Il est hautement probable que toutes ces cellules élaborent des enzymes digestives. Les caractères morphologiques généraux des cellules salivaires et des cellules à ergastoplasme de la glande digestive (ergastoplasme très développé, grains de sécrétion très comparables aux grains zymogènes) viennent à l'appui de cette hypothèse. Il est plus difficile de rapprocher les cellules du jabot d'un type cellulaire connu chez les vertébrés; on sait, en effet, que la sécrétion apocrine y est exceptionnelle. Les cellules principales de la glande digestive ont un rythme inverse de celui des cellules à enzymes. Il est évident que l'une de leurs fonctions consiste à accumuler des réserves. Quant au rôle des cellules à concrétions de la glande salivaire ou des cellules à inclusions minérales de la glande digestive, nos observations ne nous autorisent à formuler aucune hypothèse. Enfin, des cellules libres de type amibocytes interviennent sans doute dans les processus digestifs. Quelques aspects observés nous paraissent très suggestifs à cet égard mais la taille minuscule des animaux ne nous a pas permis de réunir des données expérimentales.

DISCUSSION

En abordant l'étude histologique de l'appareil digestif des Atlantidae, nous nous proposons de rechercher les modifications structurales et fonctionnelles corrélatives de

la métamorphose, de préciser les aspects histophysiologiques de leur digestion, de comparer leur organisation à celle des autres Heteropoda et enfin, de dégager les caractères propres à cette famille. Ces différents points seront envisagés successivement.

1. Appareil digestif et digestion chez la larve et chez l'adulte

Les données relatives à l'appareil digestif des larves d'Atlantidae précédemment acquises (Thiriot-Quévèreux, 1969, 1971) et celles que nous venons de rapporter concernant les adultes permettent de comparer les 2 types d'organisation avec une certaine précision. Ainsi, l'essentiel des modifications morphologiques qu'entraîne la métamorphose se situe au niveau du tractus digestif proprement dit; la structure des glandes associées reste inchangée. En effet, les glandes salivaires, déjà mises en place chez la larve, subsistent chez l'adulte en gardant les mêmes caractères. C'est leur raccordement à la cavité buccale qui constitue, pour elles, l'acquisition principale au moment de la métamorphose. La glande digestive est, au cours des 2 phases, un sac cloisonné dont le parenchyme comporte les 3 mêmes catégories cellulaires. La répartition caractéristique de l'espèce est déjà fixée chez la larve. Le tube digestif, au contraire, se trouve profondément modifié. L'oesophage, simple canal cilié chez la larve, devient, tout autant qu'un jabot, un important organe glandulaire. L'estomac se simplifie en perdant sa cuticule et sa plaque dentée. L'intestin, où l'on pouvait reconnaître 3 segments, se simplifie plus encore, au point de se réduire à un fin conduit cilié de structure uniforme sur toute sa longueur.

Ces modifications morphologiques traduisent de nouvelles adaptations fonctionnelles correspondant au changement de régime alimentaire qui survient à la métamorphose. Un net déplacement des processus les plus importants de la digestion a lieu vers les régions antérieures de l'animal. La larve est dépourvue d'appareil masticateur et de glandes salivaires, ceux-ci n'étant pas fonctionnels à ce stade. Les courants ciliaires de l'oesophage conduisent les particules alimentaires directement à l'estomac où se trouve intégré, sous forme de cuticule et de plaque dentée, un dispositif de broyage. Chez l'adulte, l'appareil radulaire avec sa puissante musculature

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE

prend le relai des courants ciliaires pour assurer la progression de la proie. C'est avant d'arriver dans l'estomac que celle-ci séjourne pendant plusieurs heures au contact de la "salive" et des sécrétions du jabot, sans doute riches en enzymes. La digestion est donc déjà très avancée lorsque le bol alimentaire parvient à l'estomac, maintenant dépourvu d'appareil broyeur. Il est probable que le rôle de la glande digestive demeure inchangé comme ses caractères structuraux. Quant à l'intestin, la simplicité de son organisation incite à croire que ses fonctions sont moins diverses chez l'adulte que chez la larve.

2. Histophysiologie de la digestion chez les Atlantidae et chez d'autres prosobranches carnivores

La comparaison entre la physiologie de la digestion de la larve et celle de l'adulte ne peut guère être étendue au delà de ces quelques notions. De même, il est difficile d'établir, pour l'adulte, un schéma beaucoup plus précis que celui suggéré dans notre chapitre "Résultats". En effet, les aspects histophysiologiques du cycle digestif qui pourraient conduire à une interprétation définitive et indiscutable, sont mal connus chez les prosobranches. De nombreux travaux ont, certes, été consacrés à la digestion des mollusques (voir Owen, 1966, pour la bibliographie), mais la plupart d'entre eux procèdent de méthodes biochimiques ou portent sur des groupes autres que les prosobranches. Ceux-ci paraissent toutefois, présenter une certaine unité à cet égard et d'étroites analogies apparaissent entre les Atlantidae et d'autres prosobranches carnivores, les Nassariidae (Martoja, 1964). Les plus évidentes sont celles des cellules principales et des cellules à ergastoplasme de la glande digestive où le jeûne et la digestion entraînent des variations morphologiques identiques dans les 2 groupes. Le cycle des cellules à sécrétion protéique des glandes salivaires des Atlantidae se superpose également à celui de leurs homologues, décrit chez *Nassarius*. Il est plus curieux de constater qu'un rapprochement du même ordre peut être fait entre l'élaboration de la sécrétion du jabot des Atlantidae et celle de la glande oesophagienne (glande de Leiblein) des Nassariidae. Les glandes salivaires, la glande digestive, les cellules glandulaires à sécrétion apocrine de la région antérieure du

tube digestif, qu'elles soient intra- ou extra-oesophagiennes, paraissent donc remplir un certain nombre de fonctions communes aux 2 groupes. La présence de cellules particulières aux Atlantidae (cellules à concrétions des glandes salivaires, cellules à inclusions minérales de la glande digestive) interdit cependant d'étendre cette notion à l'ensemble de ces organes. Ces fonctions peuvent, en effet, être multiples et certaines sont encore insoupçonnées. Dans ce contexte, il nous faut citer les très récents résultats de l'école de Falkmer (Davidson et col., 1971; Boquist et col., 1971) mettant en évidence des cellules à insuline dans la muqueuse gastro-intestinale de *Buccinum undatum*.

Le rôle des amibocytes dans la digestion, démontré chez les bivalves par Yonge dès 1926, mais très discuté depuis lors (voir Owen, 1966), paraît exister chez les Atlantidae. Ce rôle est considéré comme négligeable chez les prosobranches par Fretter & Graham (1962: 239). Toutefois, dans la famille des Nassariidae, les résultats expérimentaux appuient les vues de Yonge selon lesquelles les amibocytes traversent l'épithélium digestif en direction de la cavité gastrique, se chargent de métabolites et regagnent ensuite le milieu intérieur.

3. Appareil digestif des Atlantidae et des autres Heteropoda

La connaissance de l'appareil digestif des autres Heteropoda ne repose que sur des données statiques. Parmi eux, les Carinariidae n'ayant donné lieu à aucune étude histologique, cette connaissance se limite à la famille des Pterotracheidae dont les genres *Pterotrachea* et *Firoloida* ont été décrits par Gabe (1952, 1966). La compilation des résultats obtenus par Gabe et par nous-mêmes ne permet pas encore d'énoncer les caractères généraux de l'appareil digestif des Heteropoda. Il en ressort seulement que 2 caractères essentiels, à savoir l'absence de glandes oesophagiennes et la présence d'un jabot, sont communs aux 2 familles.

Au niveau du tractus digestif, la différence majeure entre les Pterotracheidae et les Atlantidae est représentée par une plus grande uniformité structurale, c'est-à-dire par une plus grande simplicité de l'intestin chez ces derniers. En effet, les glandes unicellulaires qui permettent de subdiviser en 3 segments l'intestin de *Pterotrachea* ou

MARTOJA ET THIRIOT-QUIÉVREUX

de *Firoloida* n'ont leur équivalent dans aucune des espèces examinées. Certains caractères histologiques, comme l'absence de mucocytes, ne peuvent donner lieu à aucune généralisation à l'échelle de la superfamille puisqu'ils varient au sein même des Pterotracheidae; alors qu'ils sont abondants dans la partie antérieure du tube digestif de *Pterotrachea*, ils font défaut dans celui de *Firoloida* comme dans celui des Atlantidae. Le système radulaire est identique dans tous les cas mais on sait que, en dehors de la forme des dents, il est peu sujet à variations.

En l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de dégager les caractères des glandes salivaires des Heteropoda. En effet, Gabe (1966) insiste sur le fait qu'elles ne sont pas ciliées chez les Pterotracheidae et ne fait aucune mention d'un sac terminal; or ce sont des particularités que nous tenons pour très importantes (voir ci-dessous). Des différences concernent également le nombre des catégories de cellules glandulaires. Gabe en décrit 1 seule chez *Pterotrachea*, 2 chez *Firoloida* et souligne l'absence de mucocytes dans les 2 genres. Les glandes salivaires des 6 espèces d'Atlantidae examinées ici comportent 3 catégories de cellules glandulaires parmi lesquelles, des mucocytes typiques.

Des constatations analogues s'appliquent à la glande digestive où l'homogénéité évidente de la famille des Atlantidae s'oppose à une déconcertante variabilité des Pterotracheidae. Gabe reconnaît la présence de 4 types cellulaires chez *Pterotrachea* et de 2 seulement chez *Firoloida* alors que nous en identifions 3 chez les Atlantidae. Les cellules principales (cellules à ferment de Gabe) sont identiques dans tous les cas et ne donnent lieu à aucune discussion. De même, les cellules à inclusions minérales ont une physionomie suffisamment particulière pour que les homologues soient établies sans difficulté; elles existent chez les Pterotracheidae comme chez les Atlantidae. Le problème des cellules à ergastoplasme se pose, au contraire, de manière complexe. Pourvues de sécrétions figurées, distinctes des autres types cellulaires par leur emplacement, leurs caractères cytologiques et leur cycle d'activité, elles constituent sans aucun doute, une lignée indépendante; elles ne peuvent donc correspondre aux cellules d'attente telles que Gabe les définit chez *Pterotrachea*. Il semble donc que ces

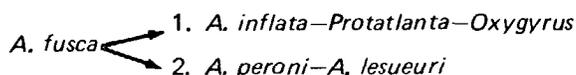
cellules à ergastoplasme n'existent ni chez *Pterotrachea*, ni chez *Firoloida*, ce dernier ne possédant, selon Gabe, que des cellules principales (ou à ferment) et des cellules à inclusions minérales. Toutefois, il est certain qu'elles ne représentent pas une particularité des Atlantidae puisque des éléments comparables par leur morphologie et par leur cycle, ont été mis en évidence dans les Nassariidae ainsi que nous l'avons déjà mentionné. Nous soulignerons enfin que les mélanines présentes dans la glande digestive des Atlantidae sont incluses dans des cellules ayant tous les caractères morphologiques des cellules principales, parcourant le même cycle qu'elles et qu'il n'y a pas lieu d'interpréter comme une lignée autonome. Chez *Pterotrachea*, au contraire, les cellules à mélanine constituent, selon Gabe, une catégorie cellulaire spéciale.

4. Structure de la glande digestive et relations phylétiques entre diverses espèces d'Atlantidae

Dans le cas des Pterotracheidae, les divers types cellulaires de la glande digestive sont répartis de façon quelconque au sein du parenchyme. Chez les Atlantidae, au contraire, nous avons montré que la répartition des cellules à ergastoplasme (type II) et celle des cellules à inclusions minérales (type III) obéissent à des règles très précises. Les cellules à ergastoplasme ne sont en aucun cas dispersées entre les cellules principales; elles se trouvent toujours sur le flanc des tubes et, pour la majorité des individus, contre la paroi de l'organe. Ce caractère observé dans les 6 espèces étudiées est certainement valable pour l'ensemble de la famille. Au contraire, la disposition des cellules à inclusions minérales diffère selon les espèces. Il paraît logique d'admettre que la tendance évolutive consiste en un groupement progressif de ces cellules et que les formes les plus primitives sont celles où elles sont dispersées. Les cellules à inclusions minérales sont réparties apparemment au hasard chez *Oxygyrus*, *Protatlanta* et *Atlanta fusca*; elles forment plusieurs massifs chez *A. inflata* et *A. peroni*; elles sont rassemblées en un groupe unique chez *A. lesueuri* qui représente donc, à cet égard, l'espèce la plus évoluée. Or les travaux de Richter (1961), consacrés à l'évolution de la radula, ont établi qu'il existait dans la famille des

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE

Atlantidae 2 lignées phylogénétiques issues d'un ancêtre commun, *A. fusca*:



Les données histologiques sont en accord avec l'existence de ces 2 lignées et les conceptions de Richter. La position d'*A. inflata*, toutefois, pourrait être discutée à la lumière de nos résultats puisque la tendance au groupement des cellules à inclusions minérales y est déjà très nette et que cette espèce pourrait s'insérer au début de la seconde lignée.

Significative sur le plan de la phylogénèse du groupe, la structure de la glande digestive l'est également sur le plan taxonomique. Son étude serait donc fructueuse dans la définition d'espèces difficiles à caractériser. On sait, et Tesch (1949) a insisté sur ce fait, que la systématique des Heteropoda présente des difficultés spéciales liées à la fragilité de leurs coquilles, à leur contractilité, etc. Certaines espèces sont encore mal définies. Par exemple, Tesch considère qu'*Atlanta gaudichaudi*, *A. peroni* et *A. inclinata* ne sont peut-être que les variétés d'une même espèce. Or la glande digestive d'*A. peroni* est si caractéristique que l'examen de cet organe dans les 2 autres formes apporterait sans doute la solution de ce problème.

L'évolution de la glande digestive à l'intérieur d'une même famille et l'intérêt taxonomique de ce tissu ne nous paraissent pas avoir été signalés dans d'autres groupes de gastéropodes.

5. Les caractères généraux de l'appareil digestif des Atlantidae ont-ils un intérêt systématique?

L'organisation de l'appareil digestif des Atlantidae retient l'attention sur le plan général de leurs affinités systématiques. La simplicité de cet appareil, qui représente son caractère le plus immédiat, pourrait être en relation avec la taille minuscule des animaux et c'est ainsi que Fretter (1948) interprète ce même caractère chez les Omalogyridae et les Rissoellidae. D'autres particularités pourraient être plus significatives. En effet, Fretter & Graham (1949), dans une monographie des Pyramidellidae, ont souligné que l'absence de glandes oesophagiennes et de gouttière oesophagienne dorsale, l'existence d'un jabot, la

réduction de l'estomac et la faible longueur de l'intestin étaient propres aux opisthobranches. Or, tous ces caractères se trouvent réunis chez les Atlantidae. D'autres, plus spécialement histologiques, sont à prendre en considération. Par exemple, les glandes salivaires sont ciliées chez les Atlantidae comme chez de nombreux opisthobranches. Les apex cellulaires, qui portent à la fois des cils et un revêtement d'allure cuticulaire, sont identiques chez les Atlantidae et chez *Aplysia punctata* (Howells, 1942) alors qu'une telle disposition ne nous paraît pas fréquente chez les prosobranches. En outre, l'examen de nos propres préparations d'*Aplysia* nous a montré, au niveau du jabot, des images de sécrétion apocrine, tout à fait comparables à celles des Atlantidae; ce type de sécrétion est courant dans les glandes oesophagiennes des prosobranches (Martoja, 1964, 1971) mais n'a pas, à notre connaissance, été signalé dans l'oesophage proprement dit.

Le système radulaire se rapproche plus de celui des prosobranches. Gabe & Prenant (1958) indiquent que chez ceux-ci les odontoblastes sont nombreux et étroits et il en va de même chez les Atlantidae, alors qu'ils sont gros et peu nombreux chez les opisthobranches. La présence d'un cartilage radulaire est également considérée comme caractéristique des prosobranches. Toutefois, la distinction entre celui-ci et les amas de cellules de Leydig reconnus dans l'odontophore des opisthobranches, peut être difficile à établir. Cette difficulté existe dans le cas des Atlantidae. Les cellules cartilagineuses des mollusques (Gabe & Prenant, 1955) et les cellules de Leydig possèdent, en effet, de nombreux points communs; en outre, la substance fondamentale qui caractérise le cartilage et oppose donc les 2 tissus, occupe, chez les Atlantidae, un volume très réduit.

L'appareil digestif est donc construit sur le modèle opisthobranché tel que le conçoivent les auteurs actuels. Au schéma anatomique s'ajoutent des particularités histologiques qui tendent à établir le même rapprochement. On sait que d'autres organes d'Heteropoda donnent lieu à des constatations identiques et dès 1906, Pelseener insistait sur le fait à plusieurs reprises. Il n'en est pas moins vrai que certains caractères sont, au contraire, de type prosobranché. Il nous paraissait nécessaire d'insister sur cette dualité qui peut

caractériser soit un "groupe-charnière", soit un groupe en pleine évolution.

Les Heteropoda ne sont pas les seuls prosobranches à manifester cette ambiguïté. A cet égard, il nous faut signaler l'extraordinaire ressemblance qui existe entre les glandes salivaires des Atlantidae et des Pyramidellidae. Le fait est d'autant plus intéressant que ces dernières, décrites et figurées par Fretter & Graham (1949), sont considérées comme très particulières (voir Fretter & Graham, 1962; Franc, 1968). Or, le sac terminal, les grandes cellules glandulaires, la couche superficielle de cellules ciliées, la rareté des mucocytes se retrouvent dans les 2 familles, en dépit de leur mode de vie et de leurs adaptations si différents. Il n'existe, en effet, aucun point commun entre la biologie des parasites de bivalves que sont les Pyramidellidae et celle de prédateurs pélagiques comme les Atlantidae. Tout phénomène de convergence paraissant dès lors exclu, est-ce dans une certaine parenté entre les 2 familles qu'il faut rechercher la cause de telles analogies? Cette éventuelle parenté s'étend-elle à d'autres familles? Il est probable que ces caractères ne sont pas l'apanage exclusif des Atlantidae et des Pyramidellidae. On sait déjà que les glandes salivaires sont également tubuleuses chez les Hydrobiidae, Rissoidae, Assimineidae, Calyptraeidae et Scalidae [Epitoniidae]. Leur étude histologique apporterait peut-être d'autres exemples de ce type de structure. Il est certes prématuré de considérer la glande salivaire comme un organe fondamental du point de vue de la systématique. On doit, toutefois, remarquer que certaines de ces familles ont quelques points communs et sont de position systématique douteuse. Quant aux Pyramidellidae, il est bien connu qu'ils cumulent eux-aussi, certains caractères des 2 sous-classes et sont considérés tantôt comme des opisthobranches (Fretter & Graham, 1949), tantôt comme des prosobranches (Franc, 1968).

Aucune solution ne saurait être apportée à ces questions en l'état actuel de nos informations car elle exige la connaissance détaillée des divers systèmes anatomiques des Atlantidae, des familles dont ils sont supposés issus et de celles auxquelles il conviendrait peut-être de les rattacher.

CONCLUSIONS

La métamorphose des Atlantidae coïncide avec un déplacement, vers les régions antérieures de l'animal, des processus fondamentaux de la nutrition (capture des proies, sécrétions d'enzymes digestives). Chez l'adulte, les manifestations histophysiologiques de la digestion sont, dans une large mesure, comparables à celles d'autres prosobranches carnivores.

L'appareil digestif des Atlantidae présente une remarquable unité de structure aussi bien anatomique qu'histologique. Cette unité n'est pas synonyme d'uniformité et ceci à tel point que les caractères spécifiques du parenchyme de la glande digestive pourraient avoir une valeur taxonomique. De plus, l'évolution de ce tissu reflète la phylogénie de la famille telle qu'on a pu l'établir d'après de tout autre critère.

L'organisation générale de l'appareil digestif est étonnamment proche de celle des opisthobranches. Nos résultats montrent donc une certaine dualité dans les caractères anatomiques et histologiques des Atlantidae qui, à d'autres égards, sont des prosobranches typiques. Ils attirent aussi l'attention sur certaines particularités structurales peut-être significatives. C'est ainsi que les glandes salivaires pourraient représenter, selon nous, un organe-clé pour aborder l'étude des affinités systématiques des Heteropoda.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOQUIST, L., FALKMER, S. & MEHROTRA, B. K., 1971, Ultrastructural search for homologues of pancreatic β -cells in the intestinal mucosa of the mollusc *Buccinum undatum*. *Gen. compar. Endocrinol.*, 17: 236-239.
- BUCHMANN, W., 1924, Über den Pharynx der Heteropoden. *Z. Anat. Entw. Gesch.*, 73: 501-540.
- DAVIDSON, J. K., FALKMER, S., MEHROTRA, B. K. & WILSON, S., 1971, Insulin assays and light microscopical studies of digestive organs in prostomian and deuterostomian species and in coelenterates. *Gen. compar. Endocrinol.*, 17: 388-401.
- FRANC, A., 1968, Gastéropodes. In *Traité de Zoologie*, Grassé éd., Masson, Paris, 5(3): 2-893.
- FRETTER, V., 1948, The structure and life history of some minute prosobranchs of rock pools. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, 27: 597-632.

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE

- FRETTER, V. & GRAHAM, A., 1949, The structure and mode of life of the Pyramidellidae, parasitic opisthobranchs. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, 28: 493-532.
- FRETTER, V. & GRAHAM, A., 1962, *British Prosobranch Molluscs*, Ray Society, London, 755 p.
- FURNESTIN, M. L., 1961, Ptéropodes et hétéropodes du plancton marocain. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 25: 293-326.
- GABE, M., 1952, Contribution à l'étude histologique de l'appareil digestif des Pterotracheidae. *Cellule*, 54: 363-396.
- GABE, M., 1962, Résultats de l'histochemie des polysaccharides: Invertébrés. In *Handbuch der Histochemie*, Graumann & Neumann éd. Fischer, Stuttgart, 2(1): 95-356.
- GABE, M., 1966, Contribution à l'histologie de *Firaloïda desmaresti* Lesueur. *Vie et Milieu*, 17(2A): 845-959.
- GABE, M. & PRENANT, M., 1950, Recherches sur la gaine radulaire des mollusques. 2. L'appareil radulaire des hétéropodes. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 75: 176-184.
- GABE, M. & PRENANT, M., 1955, Particularités histologiques du cartilage chez quelques mollusques. *C. r. Assoc. Anatom.*, 42ème réun.: 533-537.
- GABE, M. & PRENANT, M., 1958, Particularités histochemiques de l'appareil radulaire chez quelques mollusques. *Ann. Histochem.*, 3: 95-112.
- GALLE, P., 1965, *Analyse chimique ponctuelle des inclusions intracellulaires par spectrographie des rayons X*. Thèse de Doctorat ès Sciences Physiques, Paris, 42 p.
- GEGENBAUR, C., 1855, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden*. Engelmann, Leipzig, vi + 228 p.
- HOWELLS, H., 1942, The structure and function of the alimentary canal of *Aplysia punctata*. *Quart. J. microsc. Sci.*, 83: 357-397.
- KRASUCKI, A., 1911, *Untersuchungen über Anatomie und Physiologie der Heteropoden*. *Bull. Internat. Acad. Krakow*, 5(B): 391-448.
- LEUCKART, C. G. F. R., 1855, *Zoologische Untersuchungen*. Hft. 3. *Beiträge zur Naturgeschichte der Cephalophoren*. Giessen, 112 p.
- MARTOJA, M., 1964, Contribution à l'étude de l'appareil digestif et de la digestion chez les gastéropodes carnivores de la famille des Nassaïdés. *Cellule*, 64: 235-334.
- MARTOJA, M., 1971, Données histologiques sur les glandes salivaires et oesophagiennes de *Thais lapillus* (L.) (= *Nucella lapillus*, prosobranchie néogastropode). *Arch. Zool. exp. gén.*, 112: 249-291.
- OWEN, G., 1966, Digestion. In *Physiology of Mollusca*, Wilbur & Yonge éd. Academic Press, New York, 2: 53-96.
- PELSENEER, P., 1906, Mollusca. In *Treatise on Zoology*, Ray Lankester éd. A. C. Black, London, 5: 1-355.
- REUPSCHE, E., 1912, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Heteropoden. *Z. wiss. Zool.*, 102: 249-376.
- RICHTER, G., 1961, Die Radula der Atlantiden (Heteropoda, Prosobranchia) und ihre Bedeutung für die Systematik und Evolution der Familie. *Z. Morphol. Ökol. Tiere*, 50: 163-238.
- RICHTER, G., 1969, Heteropoden und Heteropodenlarven im Oberflächenplankton des Golfs von Neapel. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 36: 346-400.
- TESCH, J. J., 1949, Heteropoda. *Dana-Report*, Carlsberg Found., Copenhagen, 34: 1-54.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C., 1969, Organogénèse larvaire du genre *Atlanta* (mollusque hétéropode). *Vie et Milieu*, 20(2A): 347-395.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C., 1971, Contribution à l'étude de l'organogénèse des hétéropodes (Mollusca, Prosobranchia). *Z. Morph. Ökol. Tiere*, 69: 363-384.
- THIRIOT-QUIÉVREUX, C., 1973, Heteropoda. *Oceanography and marine biology; an annual review*, 11: 237-261.
- YONGE, C. M., 1926, Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*. *J. mar. biol. Assoc. U. K.*, 14: 295-386.

MARTOJA ET THIRIOT-QUIÉVREUX

ABSTRACT

HISTOLOGY OF THE DIGESTIVE SYSTEM AND DIGESTION IN THE ATLANTIDAE (PROSOBRANCHIA: HÉTÉROPODA)

Micheline Martoja and Catherine Thiriot-Quévieux

— The histological structure of the digestive system and its histophysiological changes during digestion are described in the adults of 6 species of Atlantidae. The results are interpreted functionally and discussed from the point of view of systematics.

The digestive tract of the Atlantidae comprises an oesophagus functioning as a crop, a small stomach and a short intestine. A pair of tubular salivary glands and a digestive gland (hepatopancreas) are associated, but oesophageal and rectal glands are lacking. The radular apparatus has the usual prosobranch characters.

The digestive tract is totally devoid of mucous cells. Several unicellular glands are in the buccal wall and the anterior part of the oesophagus. There is an apocrine secretion in the crop. Glandular activity is minimal in the stomach and absent in the intestine. —

A salivary gland comprises a terminal sac, a glandular duct and a long collecting duct. The glandular duct is made up of ciliated cells and of 3 types of secretory cells: cells secreting proteinaceous material, cells with mineral inclusions and mucous cells. The collecting duct ends near the mouth in a short mucous segment.

The parenchyma of the digestive gland comprises "principal cells," cells rich in ergastoplasm and cells with mineral inclusions. The distinctness of these 3 cell types is shown by their distinct localizations and by cytophysiological data (independent cycles of activity). The distribution of the cells with mineral inclusions is a species character, and these elements become more and more clustered in the course of evolution.

In the salivary gland cells secreting proteinaceous material, in the cells of the crop and in the cells rich in ergastoplasm of the digestive gland, intracellular synthesis of secretions precedes feeding. Release seems to be correlated with the arrival of the food bolus in the first 2 cases, and by internal factors in the last case. All these cells probably secrete digestive enzymes. The "principal cells" of the digestive gland have an inverse rhythm and their main function seems to be the accumulation of lipids and glycoproteins.

The structure of the digestive system of the Atlantidae shows some features in common with those of opisthobranchs. The histological characteristics of the salivary glands are very similar to those of the Pyramidellidae, which could be interesting from the standpoint of systematics.

ZUSAMMENFASSUNG

HISTOLOGIE VOM VERDAUUNGSSYSTEM UND DIGERIERUNG VON ATLANTIDAE (PROSOBRANCHIA: HETEROPODA)

Micheline Martoja und Catherine Thiriot-Quévieux

Das Verdauungssystem der Atlantidae setzt sich zusammen aus einem Ösophagus, der als Kropf fungiert, einem kleinen Magen und einem kurzen Darm. Ein Paar schlauchförmiger Speicheldrüsen und eine Mitteldarmdrüse sind mit dem Darmkanal verbunden, der keine Ösophagus- und Rektum-Drüsen hat. Der Radula-Apparat weist die üblichen Eigenschaften auf, wie sie von anderen Prosobranchiern bekannt sind.

Der Verdauungskanal ist frei von Schleimzellen. Einzellige Drüsen sind in der Bukkalwand verstreut, wie auch in den vorderen Ösophagus-Partien. Im Kropf findet apokrine Sekretion statt. Die Drüsentätigkeit ist gering im Magen und fehlt im Darm.

Jede Speicheldrüse besteht aus einer terminalen Tasche, einem Drüsenschlauch und einem langen Sammelkanal. Der Drüsenschlauch ist aus bewimperten Zellen und 3 Typen sekretorischer Zellen aufgebaut: eiweissreiche sekretorische Zellen, solche mit mineralischen Einschlüssen und Schleimzellen. Der Sammelkanal endet in der Mundgegend mit einem kurzen schleimzellenreichen Abschnitt.

Das Parenchym der Mitteldarmdrüsen besteht aus "Hauptzellen," "ergastoplasmareichen Zellen" und "Kalkzellen." Die Autonomie dieser 3 Zell-Streifen wird anhand topographischer (getrennte Lage) und zytophysilogischer Daten (voneinander unabhängige Zell-Zyklen) aufgezeigt. Kalkzellen sind ganz spezifisch gelegen, und mit der Evolution geht deren Zusammenballung einher.

APPAREIL DIGESTIF DES ATLANTIDAE

In den eiweissreichen sekretorischen Zellen der Speicheldrüsen, in Kropfzellen und in ergastoplasmareichen Zellen der Mitteldarmdrüse findet die Sekretsynthese schon vor der Nahrungsaufnahme statt. Die Absonderung erscheint mit dem Eintreffen von Nahrung in den ersten beiden Fällen korreliert, hängt im dritten Fall jedoch von internen Faktoren ab. Höchstwahrscheinlich produzieren alle diese Zellen Verdauungsenzyme. Die wesentliche Funktion der Hauptzellen der Mitteldarmdrüse scheint die Aufnahme von Fetten und Glycoproteinen zu sein.

Die Struktur des Verdauungstrakts der Atlantidae hat Eigenschaften mit dem der Opisthobranchier gemein, und histologische Charakteristika von Speicheldrüsen sind denen von Pyramidellidae sehr ähnlich. Die phylogenetischen Schlussfolgerungen aus diesen Befunden werden diskutiert.

C.M.-B.

RESUMEN

HISTOLOGIA DEL SISTEMA DIGESTIVO Y DIGESTIÓN EN LOS ATLANTIDAE (PROSOBRANCHIA: HETEROPODA)

Micheline Martoja y Catherine Thiriot-Quiévreux

El sistema digestivo de los Atlantidae se compone de un esófago funcionando como un buche, un estómago pequeño y corto intestino. No hay glándulas esofágicas ni rectales pero, asociado al canal hay un par de glándulas salivares tubulares. El aparato radular tiene el mismo carácter de otros prosobranquios.

Células mucosas están ausentes pero glándulas unicelulares están esparcidas en la pared bucal y en la porción anterior del esófago. En el buche se produce una secreción apocrina. La actividad glandular es baja en el estómago y ausente en el intestino.

Cada glándula salivar consiste de un saco terminal, un tubo glandular y un ducto colector largo. El tubo está formado por células ciliadas y 3 tipos de células secretoras: células proteináceas, células con inclusiones minerales y células mucosas. El ducto colector termina cerca de la boca por un segmento mucoso corto.

El parénquima de la glándula digestiva consiste de "células maestras," "células ricas en ergastoplasma" y "células calcáreas." La autonomía de estos 3 grupos se demuestra por la topografía (localización distinta) y comprobaciones citofisiológicas (ciclos celulares independientes). Las células de calcio están distribuidas específicamente y su agrupamiento es causado por evolución.

En las células proteináceas secretoras de las glándulas salivares, en células del esófago, y en aquellas ricas en ergastoplasma de la glándula digestiva, la síntesis de secreción tiene lugar antes del paso de alimento. La descarga parece estar correlacionada con la llegada del alimento en los 2 primeros casos, pero en el último depende de factores internos. Con mucha probabilidad todas las células elaboran enzimas digestivas. La función esencial de las "células maestras" parece ser la de acumular reserva de lípidos y glicoproteínas.

La estructura del canal digestivo en Atlantidae tiene aspectos comunes con aquellas de los opisthobranchios e histológicamente las características de las glándulas salivares son muy similares a las de los Pyramidellidae; las implicaciones filogenéticas de esos aspectos se discuten.

J. J. P.