



Recherches sur les glandes des mollusques terrestres

<https://hdl.handle.net/1874/311662>

4. dec. 192, 1933.

RECHERCHES SUR LES GLANDES DES MOLLUSQUES TERRESTRES

W. ADAM

A. qu.
192

RECHERCHES SUR LES GLANDES DES MOLLUSQUES TERRESTRES

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE
AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT
OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS
Dr. C. G. N. DE VOOYS, HOOGLEERAAR
IN DE FACULTEIT DER LETTEREN EN
WIJSBEGEERTE, VOLGENS BESLUIT VAN
DEN SENAAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN
DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER
WIS- EN NATUURKUNDE TE VERDEDIGEN
OP MAANDAG 29 MEI 1933 DES NAMIDDAGS
TE VIER UUR DOOR

WILLIAM ADAM

GEBOREN TE 'S-GRAVENHAGE

GOEMAERE, IMPRIMEUR DU ROI — BRUXELLES

BIBLIOTHEEK DER
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT.

RECHERCHES SUR LES GLANDES DES MOLLUSQUES TERRESTRES

PAR

W. ADAM (Bruxelles)

I. Introduction.

« Les gastéropodes Pulmonés ont déjà été l'objet de tant de recherches qu'il peut sembler difficile d'y trouver encore du nouveau. »

C'était avec ces mots que CUÉNOT (1892) commençait une publication il y a plus de 40 ans.

A l'heure actuelle, on peut employer les mêmes termes et il en sera probablement toujours ainsi.

Depuis les recherches de SWAMMERDAM (1737), les glandes des mollusques ont fait le sujet d'un grand nombre de publications. Dans ces publications, on a surtout discuté : *a)* sur l'unicellularité ou la multicellularité des glandes; *b)* sur l'origine des glandes; *c)* sur la structure du produit de sécrétion et sur son développement.

a) On est arrivé, dans les publications récentes, à la conclusion que les glandes de la peau des Gastéropodes terrestres sont unicellulaires. En dehors de ces glandes unicellulaires on a décrit plusieurs masses de cellules glandulaires; on les a considérées comme des glandes uniques et on leur a donné des noms spéciaux.

Comme mon interprétation de la nature des glandes unicellulaires ne concorde pas avec celles des autres auteurs, je traiterai à nouveau ces glandes; ensuite, je discuterai la question de sa-

voir si les différentes glandes multicellulaires qu'on a décrites sont réellement des glandes uniques.

b) On a beaucoup discuté sur la question de l'origine des glandes. Est-ce que ce sont des cellules épithéliales ou bien des cellules mésodermiques qui se transforment en glandes? Pour les glandes unicellulaires d'*Helix pomatia* Linné, cette question a été résolue par ROTH (1929) qui a étudié le développement embryonnaire de ces glandes. J'ai examiné dans mes propres recherches le développement embryonnaire des glandes unicellulaires chez deux autres Gastéropodes terrestres : *Milax gagates* Draparnaud et *Agriolimax agrestis* L.; et, en plus, j'ai étudié l'origine des soi-disant glandes multicellulaires.

c) On a beaucoup écrit sur la structure du produit de sécrétion et sur sa formation. La plupart de ces recherches ont été faites d'après un matériel fixé sans avoir étudié au préalable les transformations que subit ce produit sous l'action du liquide fixateur.

Comme je le montrerai dans mes recherches personnelles, il est absolument nécessaire de comparer la structure vivante et la structure fixée avant d'émettre des hypothèses sur la véritable structure et sur le développement du produit de la sécrétion.

L'étude de ces trois points forme le but principal de ma publication.

J'ai étudié les glandes qu'on trouve chez la plupart (peut-être, chez tous) des Gastéropodes terrestres, excepté celles du tube digestif et des organes génitaux. Je n'ai donc pas fait des recherches sur des glandes qui ne se trouvent que chez une seule espèce de Gastéropode, comme par exemple la glande du manteau (« Manteldrüse ») que MATTHES (1914) a trouvée chez *Helix lactea* Michaud, ou comme les glandes pigmentaires (« Pigmentdrüsen ») qu'on a décrites chez *Helix pomatia* L. (ZILL, 1924).

J'ai commencé mes recherches par l'étude de l'influence de la fixation sur la structure du produit de la sécrétion.

Ensuite, j'ai recherché quelles sortes de glandes on peut distinguer, leur répartition et leur fonction.

Enfin, j'ai examiné le développement embryonnaire des glandes.

Avant de commencer l'étude proprement dite, il faut faire quelques remarques sur des termes qu'on emploie ordinairement en parlant de la substance sécrétée par les mollusques. Ce sont les termes : mucus, muqueux, mucine, etc. Comme nous le verrons plus loin, il existe chez les mollusques terrestres deux sortes de glandes différentes, dont on a toujours parlé comme des glandes muqueuses.

ROTH (1929) remarque au sujet de la composition chimique du produit de ces glandes muqueuses : « Für uns steht wenigstens bei der Weinbergschnecke fest, dass die Schleimdrüsen in Manteldrüsen mit Mucinogen als Sekret und Sohlendrüsen mit einem typischen Mucin zerfallen ». A mon avis, cela n'est pas du tout certain.

Il est vrai qu'on a fait des recherches chimiques sur les substances sécrétées par le manteau et par le pied (HAMMARSTEN, 1885; LEVENE, 1925), mais la méthode qu'on a employée ne me semble pas très adéquate. On peut très facilement récolter la substance sécrétée par les glandes de la sole ventrale du pied, mais non celles des glandes muqueuses du manteau. En effet, dans le manteau, il existe au moins trois sortes de glandes différentes, dont une est identique aux glandes du pied. Pour leurs recherches sur la composition chimique, les auteurs mentionnés ont employé la substance sécrétée par le manteau tout entier sans considérer que cette substance contient les produits de la sécrétion de différentes sortes de glandes.

Il est donc possible que le produit de la sécrétion du pied soit de la mucine. Cependant HAMMARSTEN lui-même remarque que la définition de la « mucine » n'est pas bien établie; en effet, il a constaté que la mucine du pied d'*Helix pomatia* L. diffère de la mucine de la glande submaxillaire. Quant au produit des glandes muqueuses du manteau, il ne me semble pas du tout démontré que c'est un « mucigène »; en tout cas, il est préférable de ne pas employer un tel terme, avant d'avoir la preuve que cette substance soit un « mucigène » proprement dit.

Il faut donc prendre note du fait qu'en employant dans ma publication les termes « mucus », muqueux », etc., pour la substance sécrétée, je ne veux rien signaler au sujet de sa composition chimique. Je les emploie seulement pour désigner la substance qu'on décrit ordinairement avec ces termes.

Enfin, il faut remarquer que les résultats auxquels je suis arrivé s'appliquent pour toutes les espèces de Gastéropodes étudiées. Je peux donc parler en général et je mentionnerai seulement le nom de l'animal si cela est nécessaire pour la clarté du texte.

II. Matériel et technique.

Matériel. — Le matériel employé provient d'une part des environs d'Utrecht (Pays-Bas), d'autre part des environs de Bruxelles. Pour notre étude il n'est pas important de donner pour chaque espèce la localité d'origine.

J'ai employé les espèces suivantes :

Arion rufus L., *Arion subfuscus* Draparnaud, *Limax maximus* L., *Malacolimax tenellus* Nilsson, *Agriolimax agrestis* L., *Milax gagates* Draparnaud, *Goniodiscus rotundatus* Müller, *Oxychilus lucidus* Draparnaud, *Helicodonta obvoluta* Müller, *Eulota fruticum* Müller, *Helix pomatia* L., *Helix aspersa* Müller, *Cepaea nemoralis* L., *Cepaea hortensis* Müller, *Succinea putris* L.

Technique. — a) L'EXAMEN DU MATÉRIEL VIVANT.

Pour examiner les glandes dans le tissu vivant j'ai employé soit l'animal entier, s'il s'agissait de jeunes exemplaires très petits, soit un petit morceau de la peau que je coupais très rapidement (pour éviter l'expulsion du produit de la sécrétion) avec des petits ciseaux ou bien avec un rasoir.

L'animal ou le petit morceau de la peau furent montés sur une lame dans l'eau ou bien dans une solution physiologique, couverts prudemment avec une lamelle, et ensuite examinés sous le microscope avec des agrandissements différents allant jusqu'à 900 \times .

b) L'EXAMEN DU MATÉRIEL FIXÉ.

1. *La fixation.* — Comme dans l'examen du matériel frais, j'ai employé soit des animaux entiers, soit de petits morceaux. Pour fixer des embryons, je les ai toujours débarrassés de leur enveloppe et du vitellus.

Les liquides fixateurs suivants furent employés avec un résultat satisfaisant (voir : LANGERON, 1925; ROMEIS, 1932) :

Picroformol de Bouin, le sublimé en solution aqueuse saturée, le sublimé alcoolique de Schaudinn (avec quelques gouttes d'acide acétique cristallisable), le « Subtrie », le mélange de Carnoy, le mélange de Champy (modification de Kolatschew de la méthode osmique de Kopsch).

Les liquides fixateurs, sauf le dernier, furent le plus souvent employés à chaud.

Pour le traitement consécutif, j'ai adopté aussi le « dioxan » (diaéthylendioxyde) qui m'a donné des résultats tout à fait égaux au traitement ordinairement employé (les alcools, le benzol ou xylol, etc.) L'emploi du « dioxan » nous permet une économie importante de temps.

L'épaisseur des coupes varie de 2,5 — 10 μ , mais j'ai employé le plus souvent des coupes de 5 μ .

2. *Les colorations.* — Pour colorer les noyaux, j'ai toujours employé l'hémalum de Mayer.

Comme colorants de protoplasme et des glandes acidophiles, j'ai employé : l'éosine, le vert lumière et le rouge Congo (solution aqueuse).

Les glandes muqueuses se coloraient très bien avec les colorations suivantes : l'hémalum, l'hématoxyline de Delafield, le crésyl violet, le bleu de toluidine, le brun de Bismarck, le thionine (ce dernier est peu tenable).

Le bleu coelestine et le mucicarmin qui sont, d'après ROMÉIS (1932), des colorants excellents pour le mucus, ne me donnaient pas de résultats satisfaisants.

Pour colorer les granules calcaires, j'ai employé le purpurine, d'après la méthode de ZILL (1924).

Pour obtenir une coloration totale, j'ai employé avec le meilleur résultat les combinaisons suivantes : l'hématoxyline de Delafield - rouge Congo, l'hémalum - éosine - brun de Bismarck, l'hémalum - vert lumière - brun de Bismarck, l'hémalum - purpurine - thionine, l'hémalum - éosine - thionine, l'éosine - bleu de toluidine, l'orange - éosine - bleu de toluidine (coloration de Dominici), le rouge Congo - bleu de toluidine.

L'hématoxyline de Delafield et le crésyl violet employé seul donnent de très bonnes colorations totales de la coupe.

3. — Les figures furent toujours dessinées avec une « chambre claire » de Reichert.

III. Aperçu général sur l'histoire des glandes.

A. — Glandes unicellulaires.

Quand on donne un résumé de la littérature des glandes des mollusques, il faut commencer par les recherches remarquables de SWAMMERDAM (1) sur l'anatomie de l'escargot des vignes.

(1) SWAMMERDAM a vécu de 1637 à 1680, mais la « Biblia Natural » n'a publiée qu'en 1737.

Il n'est pas exact de penser que SWAMMERDAM prenait pour des glandes les tubercules de la peau, comme le prétendent notamment LEYDIG (1876), HERFS (1922) et ROTH (1929). Il est vrai qu'il a dit, en parlant de la face dorsale du pied : « van booven is sy met peukelkens, of kleene klieragtige wratkens, die ongelyk van maaksel syn verdeelt » (elle est subdivisée en petits tubercules glandulaires de structures variées), mais un peu plus loin, lorsqu'il examine les tubercules des tentacules avec une loupe, il en déduit : « waar door heen eenige kleene witagtige stippelkens schynen, die ik voor de Klierkens neem, waar uyt de Slak syn lym of slym komt te scheyden » (au travers de ces tubercules apparaissent quelques petits points blanchâtres, que je considère comme les glandes d'où l'escargot sécrète son mucus). Il mentionne également qu'après avoir séché la peau, il a vu sortir le mucus des pores muqueux.

Après ces recherches de SWAMMERDAM, il ne paraît plus rien sur les glandes pendant un temps assez long.

En 1837, GRAY décrit des glandes chromogènes dans le bord du manteau.

En 1846, MECKEL parle de glandes calcaires multicellulaires.

SEMPER (1857) distingue déjà deux sortes de glandes : a) les glandes muqueuses, qu'il identifie avec les glandes calcaires de MECKEL (ce qui est certainement inexact) et dans lesquelles il croit voir un grand nombre de noyaux ; b) les glandes chromogènes unicellulaires qui possèdent quelquefois deux canaux abducteurs et qui se trouvent, par exemple, dans le bord du pied d'*Arion rufus* L.

En 1867, SCHULTZE décrit dans la peau de *Limax* de grandes glandes ; mais, d'après ses recherches, elles sont toutes les deux unicellulaires.

FLEMMING (1870) donne une interprétation tout à fait différente sur la nature des glandes ; d'après lui, il s'agit d'un système réticulaire subépithélial d'espaces mésodermiques qui contiennent le mucus et qui s'ouvrent à l'extérieur par des cellules caliciformes (« Becherzellen »).

LEYDIG (1876) considère de nouveau les glandes comme des formations bien définies et il distingue déjà trois sortes de glandes : les glandes muqueuses, chromogènes et calcaires. Les glandes muqueuses, dont il décrit quatre formes différentes, sont unicellulaires ; tandis que les glandes chromogènes et les glandes calcaires, qui se ressemblent beaucoup, sont multicellulaires et débouchent à l'extérieur par des espaces intercellulaires.

La même année (1876), SIMROTH conteste l'unicellularité des glandes muqueuses et se rallie à l'interprétation de FLEMMING (1870).

Mais, déjà en 1877, FLEMMING lui-même désavoue cette interprétation et considère les glandes comme des cellules épithéliales agrandies; ce qu'un grand nombre d'auteurs (PRENANT [1924], par exemple) n'ont pas mentionné.

En 1878, SIMROTH décrit des glandes ramifiées dans la sole ventrale du pied et, en 1879, il observe que la partie locomotrice (la bande médiane) de la face ventrale du pied est dépourvue de glandes chez *Arion* et *Limax*.

En 1881, le même auteur mentionne dans la sole ventrale de *Cyclostoma elegans* Müller et d'*Helix*, des glandes unicellulaires qui ne se trouvent pas chez *Limax cinereoniger* Wolf.

CARRIÈRE (1883) ne distingue que deux sortes de glandes : des glandes avec un contenu granuleux et des glandes muqueuses.

NALEPA (1883) confirme l'unicellularité des glandes.

En 1886, BROCK trouve deux masses de cellules calcaires mésodermiques chez *Agriolimax agrestis* L. : l'une, autour de l'orifice respiratoire et l'autre dans la sole ventrale. On ne comprend pas pourquoi il parle de cellules calcaires; car, avant de faire ses préparations histologiques, il a décalcifié le matériel.

PLATE (1891) distingue chez *Daudebardia* et *Testacella* deux sortes de glandes muqueuses. Il ne trouve pas les glandes calcaires et les glandes chromogènes multicellulaires qu'avait décrites LEYDIG (1876), et, alors, il en conclut que les deux sortes de glandes qu'il trouve sont des glandes muqueuses.

En 1902, SCHNEIDER distingue, outre les glandes muqueuses, des glandes à albumine qui se trouvent surtout dans le bord du manteau. Ses glandes à albumine sont les glandes chromogènes ou les glandes calcaires des autres auteurs.

TECHOW (1911), de nouveau, prétend que les glandes du pied, et surtout celles de la sole ventrale, sont le plus souvent multicellulaires.

BECK (1912) et, après lui, MATTHES (1914-1915) et WILLE (1914-1915), distinguent trois sortes de glandes unicellulaires : les glandes muqueuses, les glandes à albumine et les glandes calcaires.

MEISENHEIMER (1912) ne mentionne que des glandes calcaires et des glandes muqueuses, mais il dit que le mucus du manteau diffère de celui de la face ventrale du pied et il distingue alors deux sortes de glandes muqueuses.

ECKARDT (1914) reconnaît des glandes à albumine, des glandes calcaires et deux sortes de glandes muqueuses.

BURKHARDT (1916) décrit des glandes muqueuses et des glandes calcaires. Il y ajoute des cellules sensorielles, qui, d'après ses figures, sont probablement des glandes muqueuses, comme on les trouve surtout dans la partie ventrale du pied.

Selon KÜNKEL (1916), la couleur rouge des Arions ne se trouve pas dans les glandes chromogènes, comme l'a déjà décrit SEMPER (1857), mais dans les cellules de l'épiderme; cette interprétation n'est pas basée sur des recherches microscopiques.

HERFS (1922) émet encore une autre conception des glandes; il réunit les glandes muqueuses et les glandes calcaires dans une sorte de glandes qu'il appelle « Kalkschleimdrüsen ». Il y ajoute les glandes chromogènes et les véritables glandes muqueuses, qui se trouvent surtout dans la partie ventrale du pied et près de l'orifice respiratoire.

Les Gastéropodes nus possèdent en plus de ces trois sortes de glandes des glandes à structure filamenteuse (« fädige Drüsen ») dont il n'est pas certain qu'elles ne soient pas des glandes muqueuses.

ZILL (1924) enfin, distingue cinq sortes de glandes : *a*) deux sortes de glandes muqueuses : les glandes du manteau (« Mantel-drüsen ») et les glandes de la sole ventrale (« Sohlendrüsen »); *b*) les glandes à albumine (« Eiweißdrüsen »); *c*) les glandes calcaires (« Kalkdrüsen ») et *d*) les glandes pigmentaires (« Pigmentdrüsen »).

Les glandes de la sole ventrale se trouvent non seulement dans le pied mais aussi dans le manteau et dans les tentacules. Dans un tableau sommaire, il commet une petite inexactitude quand il prétend que les glandes calcaires de BROCK (1886) correspondent à ses glandes calcaires; les glandes calcaires de BROCK constituent les glandes de la partie ventrale du pied.

BARR (1928) emploie d'autres dénominations pour les glandes. Comme cet auteur ne connaît pas la littérature, il ne me semble pas nécessaire de les mentionner ici. D'après lui, les glandes muqueuses s'ouvrent soit directement à la surface de la peau, soit indirectement par l'intermédiaire d'espaces intercellulaires.

WAECHTLER (1929) décrit pour *Caecilioides* des glandes calcaires, muqueuses et à albumine, mais d'après ses figures et ses explications, il me semble que ses glandes calcaires représentent les glandes du manteau de ZILL et ses glandes muqueuses, les glandes de la face ventrale du pied. D'après cet auteur, ces

glandes muqueuses se trouvent seulement sur la partie centrale du pied, partie qui porte également les cils vibratils.

ROTH (1929) enfin reconnaît les mêmes sortes de glandes que ZILL, mais il ne croit pas qu'il existe une grande différence entre les glandes à albumine et les glandes calcaires, comme le prétend ZILL. D'après lui, les glandes à albumine se transforment en glandes calcaires par adduction de calcaire.

Conclusion : On a décrit dans la peau des Gastéropodes terrestres différentes sortes de glandes unicellulaires :

1. Des glandes muqueuses, qu'on a divisées en deux espèces :
a) les glandes du manteau ; b) les glandes de la face ventrale du pied.

2. Des glandes à albumine (glandes chromogènes).

3. Des glandes calcaires. Comme nous le verrons plus loin, il est probable qu'une grande partie des soi-disant glandes calcaires ne constituent pas de véritables cellules glandulaires.

4. Des glandes pigmentaires.

Il faut se montrer très prudent au sujet des dénominations, car les noms attribués aux différents éléments glandulaires ne correspondent pas chez tous les auteurs.

La division la plus rationnelle me semble celle de ZILL (1924) ; mais les noms qu'il a employés ne me donnent pas toute satisfaction ; il emploie, d'une part, des noms rappelant le lieu de distribution des glandes (« Manteldrüsen » et « Sohlendrüsen »), d'autre part, des noms mentionnant le contenu des glandes (« Eiweissdrüsen », « Kalkdrüsen » et « Pigmentdrüsen »).

Une bonne division doit être basée sur un seul principe.

Plus loin, nous verrons à quel point mes recherches personnelles s'accordent avec celles des autres auteurs.

B. — Glandes multicellulaires.

1. *La glande pédieuse*. — Cette glande se compose d'un canal qui s'ouvre entre la bouche et le bord antérieur du pied et d'une masse glandulaire.

Elle fut découverte par KLEEBOERG (1830) chez *Bulimus ovatus* Brug. et ensuite chez des *Helix* et des *Limax*.

LEIDY (1846) en donne une description superficielle et conclut que cet organe nouveau est l'organe de l'odorat, interprétation adoptée par DESHAYES (1850^a).

SEMPER (1857) s'oppose à cette idée et considère cette glande avec VON SIEBOLD (1848) comme un organe muqueux. Il décrit

que chaque follicule glandulaire est entouré d'une membrane de tissu conjonctif qui forme le canal abducteur; les canaux abducteurs des différents follicules se réunissent et constituent des canaux ciliés qui s'ouvrent dans le canal principal.

CLAPARÈDE (1858) qui décrit le même organe chez *Cyclostoma* le prend pour un organe sécréteur ou plutôt excréteur.

D'après DE LACAZE-DUTHIERS (1860) le canal de l'organe s'ouvre postérieurement, formant ainsi une communication entre la cavité du corps et l'extérieur.

LEYDIG (1876) ajoute que seulement une partie du canal est ciliée.

SOCHACZEWER (1881) nie l'existence des canaux secondaires que SEMPER avait décrits et, d'après lui, la partie supérieure du canal serait ouverte. Il reprend l'interprétation de LEIDY (1846) et considère les grands cils qui se trouvent dans le sillon ventral du canal comme des cils sensoriels. Il n'a pas étudié ces cils chez l'animal vivant et, dans ce cas, il ne peut rien dire sur le mouvement de ces cils (1882).

NALEPA (1883) n'accepte pas cette interprétation et prend l'organe pour un organe muqueux qui ressemble aux glandes salivaires.

SARASIN (1883) distingue avec exactitude les ouvertures des glandes entre les cellules de l'épithélium du canal.

HOUSSAY (1884) parle d'une glande supra-pédieuse. Il lui attribue plusieurs fonctions; ce serait un organe excréteur en cas de fonctionnement normal et un organe sécréteur quand la sécrétion est anormale; ce qui provoque une confusion dans la définition de la fonction de cette glande. En ce qui concerne le canal, il dit : « Par la partie supérieure de son canal et par les villosités qui s'en détachent, cet appareil se rapporte aux organes que nous connaissons comme organes absorbants ». Evidemment cet auteur n'a pas observé qu'il n'y a rien à absorber dans le canal, d'autant plus lorsque, comme lui, on considère cette glande comme un organe excréteur. Enfin il remarque que les cellules glandulaires ne ressemblent pas du tout à celles de la face ventrale du pied.

SIMROTH (1885) donne des descriptions de la glande chez quelques espèces de Gastéropodes.

Selon BROCK (1886), qui a fait l'étude de la glande chez *Agriolimax agrestis* L., les cellules glandulaires s'ouvrent dans trois endroits différents : a) dans la gouttière ventrale ciliée du canal; b) quelques-unes dans la partie supérieure du canal;

c) quelques-unes dans les sillons du bord du pied. Comme nous verrons plus loin, ces dernières cellules n'appartiennent pas du tout à la glande pédieuse.

CUÉNOT (1892) conclut de ses recherches effectuées au moyen d'injections de différents colorants que la partie supérieure du canal sert à l'excrétion chez les Limacides : « Il n'est pas douteux que ce soit un nouvel appareil d'excrétion, particulier aux Limacides. »

ANDRÉ (1894) confirme cette excrétion par la partie supérieure du canal. Il pense que les ouvertures entre les cellules du sillon du canal sont des méats intercellulaires par où sort le mucus. Il ajoute qu'un petit nombre de cellules glandulaires, les soi-disant « masses supérieures », s'ouvrent dans la partie supérieure du canal, chacune par son propre canal abducteur. La fonction de la glande sera de « sécréter un mucus lubrifiant sur le chemin que doit parcourir l'animal et peut être aidant la trituration des matières alimentaires ».

PLATE (1891 et 1894) donne des descriptions de l'organe chez *Daudebardia*, *Testacella* et les *Oncidiidae*.

BECK (1912) n'observe pas chez *Buliminus* les « masses supérieures » d'ANDRÉ (1894).

ÉCKARDT (1914) donne une bonne description de l'organe chez *Vitrina*.

WILLE (1914-1915) remarque la ressemblance entre les cellules glandulaires de l'organe et celles de la face ventrale du pied.

BURKHARDT (1916) confirme la présence des « masses supérieures » chez *Helix pomatia* L.

ZILL (1924) remarque de nouveau que les cellules glandulaires de la face ventrale du pied ressemblent à celles de la glande pédieuse de *Milax* dont je parlerai en détail dans le chapitre sur le développement embryonnaire de la glande.

ROTH (1929) a également son attention attirée par la ressemblance de l'organe avec les glandes de la face ventrale du pied.

Conclusion : La conception qui ressort de cet exposé est celle d'un organe muqueux, dont les cellules glandulaires ressemblent beaucoup à celles de la face ventrale du pied. Un certain nombre d'auteurs y reconnaissent en plus la fonction d'un organe excréteur.

2. *L'organe de Semper*. — C'est SEMPER (1857) qui a vu pour la première fois l'organe qu'on a appelé par la suite « l'organe de SEMPER ».

Il se compose d'un certain nombre de petites masses cellu-

lares qui entourent la partie antérieure du pharynx. La structure des cellules qui composent les petites masses ressemble un peu à celle des glandes salivaires. Mais SEMPER n'a pas observé de canaux abducteurs qui indiqueraient la nature glandulaire de ces cellules. L'organe est muni de nerfs épais et SEMPER soupçonne que c'est l'organe de l'odorat.

SIMROTH (1876) ne croit pas que c'est un organe spécial. D'après lui, les glandes qu'on trouve dans l'organe sont des glandes ordinaires de la peau.

LEYDIG (1876) décrit une glande qui se trouve dans chacun des lobes labiaux et qui se réunirait à la glande pédieuse. D'ailleurs, elle y ressemble par sa structure histologique. Il me semble que cet auteur parle d'une partie de l'organe de SEMPER.

BABOR (1895) parle de « glandes pharyngiennes », dénomination peu exacte.

Selon THIELE (1897), la glande labiale (« Lippendrüse ») est formée par les cellules glandulaires de la face ventrale du pied.

D'après les recherches d'ECKARDT (1914), nous n'avons pas affaire à un organe unique : d'une part, il s'agit des ganglions des lèvres avec leurs nerfs, d'autre part, il existe un certain nombre de cellules glandulaires qui s'ouvrent dans les lèvres, mais il n'est pas certain que toutes les cellules glandulaires possèdent un canal abducteur. De plus, on y trouve des paquets de glandes sans canaux abducteurs qui n'ont rien à voir avec l'organe de SEMPER. ECKARDT supprime le nom « organe de SEMPER » et parle, d'une part, des ganglions des lobes labiaux et de la lèvre supérieure, d'autre part, de la glande des lobes labiaux (« Mundlappendrüse »).

ROTARIDES (1927) parle de nouveau des organes de SEMPER et distingue chez *Limax flavus* L. à chaque côté du pharynx quatre groupes d'éléments glandulaires : deux dans les tentacules et deux dans les lèvres. Les glandes qui se trouvent dans les lèvres débouchent à l'extérieur.

En 1930, cet auteur remarque que ces glandes ne sont pas des glandes pharyngiennes proprement dites (BABOR, 1895). Leurs cellules glandulaires ressemblent à celles de la glande pédieuse.

Conclusion : On a décrit sous différents noms quelques groupes de cellules glandulaires qui se trouvent autour du pharynx et dont une partie débouche à l'extérieur dans les lèvres. D'après les recherches mentionnées, il est probable qu'il ne s'agit pas d'un organe unique et il me semble alors très judicieux de

supprimer le nom « d'organe (ou organes) de SEMPER (ECKARDT, 1914).

3. *Les cellules glandulaires dans les tentacules.* — KEFERSTEIN (1862-1866) est le premier auteur qui a vu des cellules glandulaires dans les tentacules postérieurs; il signale que le tentacule contient des glandes muqueuses « de la structure connue ».

FLEMMING (1870) considère comme « glandes muqueuses de la structure connue », les glandes de GRAY et SEMPER. Il n'a pas trouvé de telles cellules glandulaires dans les tentacules.

JOBERT (1871) de nouveau parle de ces cellules glandulaires dans les tentacules, de même que SIMROTH (1876).

YUNG (1911) pense que ces glandes sécrètent à l'intérieur du tentacule une substance qui diminue le frottement pendant l'invagination du tentacule.

Cette conception est admise par BECK (1912) à propos de *Buliminus*, où l'auteur croit avoir vu les orifices internes des glandes.

ECKARDT (1914) trouve ces mêmes cellules chez *Vitrina*, non seulement dans les tentacules, mais aussi dans les lèvres, la partie antérieure du pied, le bord du pied et autour du spiraculum. Dans ces endroits, elles sont toujours accompagnées de cellules sensorielles de la peau. Il les prend aussi pour des glandes, mais il n'a pas trouvé de canaux abducteurs.

WILLE (1914-1915) confirme cette dernière hypothèse à propos de *Stenogyra*.

ZILL (1924) remarque que les glandes de la face ventrale du pied se trouvent aussi dans les tentacules.

HOFFMANN (1925) qui trouve les mêmes cellules chez les *Vaginulidae* parle de « Spindelzellen », et il ne croit pas du tout que ce sont des glandes, car on n'a jamais fait la preuve qu'elles possèdent des orifices. Il ne croit pas qu'on réussira jamais à trouver des ouvertures pour la seule raison que celles-ci n'existent pas. Il les prend pour des cellules mésodermiques qui fonctionneraient comme réservoirs ou bien comme cellules excrétrices.

ROTARIDES (1927) les comprend dans les organes de SEMPER, tandis que WAECHTLER (1929a) parle de « cellules géantes », ce que ROTARIDES (1931, 1932) approuve. Dans sa dernière publication, ROTARIDES (1932) remarque qu'on trouve les cellules géantes partout sous la peau, entre autres dans l'organe de SEMPER avec lequel elles n'ont rien à voir. Pourtant, il incline à croire que ce sont des cellules glandulaires et qu'elles prennent

leur origine dans l'ectoderme. Il est possible qu'elles ont perdu leur canal abducteur.

Conclusion : On a décrit dans les tentacules des masses de cellules géantes, que la plupart des auteurs considèrent comme des cellules glandulaires qui ne possèdent pas de canal abducteur. Quelques auteurs ont signalé la ressemblance entre les cellules glandulaires des tentacules et d'autres groupes de glandes.

4. *Les cellules glandulaires qui entourent le pneumostome.* — C'est BROCK (1886) qui, pour la première fois, parle de ces glandes. Il signale deux masses de cellules calcaires mésodermiques, dont une se trouve autour de l'orifice respiratoire et l'autre dans la partie ventrale du pied. J'ai déjà fait remarquer que cet auteur faisait ses recherches sur un matériel décalcifié et on ne comprend pas pourquoi il parle de cellules calcaires.

ECKARDT (1914) parle d'une masse glandulaire qui existe autour du spiraculum. Selon lui, les cellules glandulaires sont des glandes à albumine comme dans ce qu'on appelle « la glande du cou ».

WILLE (1914-1915) décrit chez *Stenogyra* une masse de glandes unicellulaires qui s'ouvrent à la surface du manteau et dans le canal respiratoire. Il parle de « l'organe du manteau » et il y distingue deux sortes de cellules glandulaires que HOFFMANN (1925) prend pour des glandes muqueuses et des glandes à albumine, quand ce ne sont pas deux stades différents d'une même sorte de glandes.

HERFS (1922) mentionne que les véritables glandes muqueuses se trouvent aussi au-dessous du canal respiratoire, fait qui est confirmé par ZILL (1924) (qui parle des glandes de la sole ventrale) et ensuite par ROTH (1929).

HOFFMANN (1925) parle de la « glande spiraculaire ».

Conclusion : Autour du pneumostome, on trouve une masse de cellules glandulaires qui sont probablement identiques à celles de la sole ventrale.

5. *La glande du cou.* — C'est à l'endroit de soudure du manteau avec le cou que BECK (1912) signale chez *Buliminus* une masse de glandes unicellulaires. Cette masse est aussi constatée par ECKARDT (1914) chez *Limax*, *Agriolimax* et les *Vitrinidae*.

Comme les descriptions des deux auteurs de cette glande sont tout à fait différentes, je les donnerai plus loin après avoir décrit mes recherches personnelles.

Conclusion : On a décrit sous le terme « glande du cou » (« Nackendrüse ») une masse de cellules glandulaires, dont les

descriptions données par BECK et ECKARDT sont tout à fait différentes.

6. *La glande caudale.* — C'est SWAMMERDAM qui a, le premier, noté la présence d'un organe muqueux à l'extrémité postérieure d'*Arion*.

DE SAINT-SIMON (1852) en a donné de nouveau une description et l'a nommé « glande caudale ». Il remarque que CUVIER pensait que l'animal s'en sert pour se suspendre aux divers corps.

La sécrétion est très abondante au moment de la reproduction et BOUCHARD-CHANTEREAUX a déjà observé qu'avant de s'accoupler, les *Arion* tournent l'un autour de l'autre, saisissent le globe de mucus et l'avalent.

SEMPER (1857) a vérifié la description de DE SAINT-SIMON et prétend que la glande caudale n'est pas une glande proprement dite avec un pore muqueux, mais un approfondissement des sillons du corps dans lesquelles se rassemble le mucus.

Selon LEYDIG (1876), la glande caudale n'est qu'une accumulation de cellules glandulaires.

SIMROTH (1885) n'est pas certain que cet organe joue un rôle dans la fonction sexuelle.

ANDRÉ (1897-1898) confirme que la glande caudale n'est pas une glande proprement dite; il parle de « la fossette triangulaire caudale ». Il prétend que ce sont les glandes calcaires qui forment la plupart des cellules glandulaires dont se compose l'organe. Il commet la même erreur que BROCK (1886) en considérant des glandes de la partie ventrale du pied, qui sont identiques à celles de la fossette triangulaire, comme des glandes calcaires. Je parlerai encore de cette confusion plus tard.

HERFS (1922a) confirme que ce sont les véritables glandes muqueuses que nous trouvons dans la glande caudale, de même que dans les sillons du bord du pied.

BARR (1928) enfin, prétend que l'organe se compose de glandes muqueuses et de glandes calcaires, parce que le mucus contient beaucoup de calcaire. Nous verrons encore si cela est exact.

Conclusion : A l'extrémité postérieure des *Arion* se trouve une accumulation de glandes unicellulaires, à laquelle on a donné différents noms et à laquelle on a attribué des fonctions diverses.

7. *La glande péripodiale.* — C'est BARR (1928) qui a parlé de la glande péripodiale pour désigner les glandes qui se trouvent, chez *Arion*, autour du sillon péripodial.

C. — Conclusion générale.

On a décrit chez les Gastéropodes terrestres un certain nombre de glandes unicellulaires et quelques glandes multicellulaires.

Quelques auteurs prétendent que certaines glandes multicellulaires ne sont pas des glandes multicellulaires proprement dites, mais seulement des accumulations de glandes unicellulaires.

Je traiterai dans mes recherches personnelles toutes les glandes mentionnées dans l'exposé précédent et ensuite nous verrons quelles glandes méritent de porter le nom d'une glande spéciale.

IV. Recherches personnelles.

Introduction. — Quand nous donnons le nom de « glande » à une cellule, à un tissu ou à un organe, il faut que nous fassions la preuve que cette cellule, ce tissu ou cet organe soit capable de donner naissance à une sécrétion, soit interne, soit externe.

Etant donné que j'ai seulement étudié les glandes, dont la sécrétion s'effectue à l'extérieur de l'animal, il est pratique de commencer les recherches par l'étude de la substance sécrétée même.

La première question qui se pose alors est : « Quel est le produit sécrété? » ; sa solution implique en même temps la notion de la structure de ce produit.

Cette question résolue, il faut passer à la deuxième question : « Quelles cellules, quel tissu ou quels organes produisent la substance sécrétée? ».

Après avoir résolu ces deux questions, je traiterai la subdivision, la répartition et enfin la fonction des glandes.

A. — Le produit sécrété.

1. — Observons d'abord le produit sécrété sur le bord du manteau ou sur toute autre partie du corps, excepté la sole ventrale, d'un Gastéropode terrestre quelconque (fig. 1, A).

Dans une substance fondamentale plus ou moins liquide, nous voyons un nombre énorme de granules qu'on peut, selon leur forme, diviser en deux groupes : *a*) des petits granules arrondis de dimensions variées. Les plus grands atteignent un diamètre d'environ 3 μ ; ils ont une couleur jaunâtre, plus foncée à la périphérie. On ne peut pas y distinguer une structure spéciale ; *b*) des granules réfringents fusiformes beaucoup plus grands que les granules arrondis et dont les dimensions et la forme diffèrent légèrement selon l'animal considéré.

Dans la littérature, nous trouvons quelques observations sur les granules fusiformes.

C'est SEMPER (1857) qui, pour la première fois, les trouve dans les glandes muqueuses. Il les prend, au début, pour des parasites, mais ensuite il pense que ce sont les noyaux des glandes muqueuses.

LEYDIG (1876) désapprouve cette interprétation, mais, par contre, il ne dit rien de leur nature.

Ensuite BUCHNER (1890) les observe chez *Planorbis*, et BURKHARDT (1916) chez *Helix pomatia* L.

ECKARDT (1914) les prend pour des corpuscules calcaires.

KÜNKELE (1916) les prend également, au début, pour des parasites (il remarque que BETHE les prit pour des protozoaires), mais, plus tard, il leur donne le nom de « corpuscules muqueux » (« Schleimkörperchen ») parce qu'il observe que, sous l'action

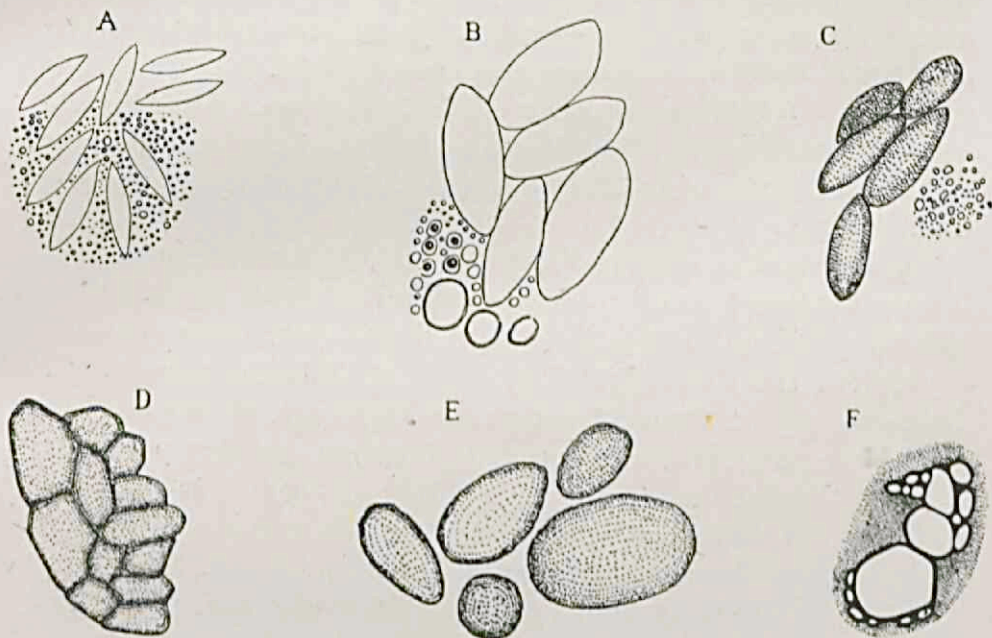


Fig. 1. — *Helix pomatia* L.
Produit de la sécrétion du manteau, $\times 840$.

- A. Le produit fraîchement expulsé.
- B. Idem, après l'action de l'acide acétique.
- C. Idem, après une fixation au sublimé saturé. Coloration : thionine.
- D. Idem, après une fixation par chauffage. Coloration : thionine.
- E. Idem, après une fixation au liquide de Bouin. Coloration : thionine.
- F. Le produit dans une coupe microscopique. Fixation : Bouin. Coloration : éosine-bleu de toluidine.

de l'air ou de l'eau, ces corpuscules explosent et forment une substance muqueuse qui gonfle dans l'eau. Il prétend que ces granules se trouvent aussi dans le mucus de la glande pédieuse, mais cela n'est pas exact, comme nous le verrons plus tard.

HERFS (1922) les trouve également dans une partie des glandes muqueuses et il dit que les glandes avec les « Spitzzweckchen » semblent être un stade de formation des glandes muqueuses-calcaires (« Kalkschleimdrüsen »).

PRENANT (1924) les prend pour « des cristaux d'un mucigène, qui se transforme en mucus ».

ZILL (1924) a vu aussi les « wetzsteinförmige Körperchen » et a observé qu'ils se dissolvent très vite. Il ne les a jamais trouvés dans ses préparations fixées.

ROTH (1929) n'y attache pas une grande importance : « In neuerer Zeit hat sich die Ansicht durchgesetzt, dass man den spindelförmigen Körperchen keine grosse Bedeutung zuzusprechen braucht, sondern, dass es sich um einfache sehr leicht veränderliche Modifikationen des Schleims handelt. » Il me semble que cette affirmation est basée sur le fait qu'on n'a jamais observé ces corpuscules dans le matériel fixé. Nous verrons plus loin s'il est juste, pour cette raison, de ne leur attribuer que peu d'importance.

Comme l'a déjà observé KÜNKEL (1916), les corpuscules fusiformes explosent à l'air libre, c'est-à-dire qu'ils perdent leur contour parce qu'ils sont devenus déliquescents. Dans l'eau, ils se dilatent très fortement (fig. 4, C) et finissent par devenir déliquescents, en formant une masse visqueuse, le mucus. Une partie des petits granules arrondis, à savoir, les plus petits, se dissolvent aussi, mais sans se gonfler; on peut très bien observer ce fait dans la substance sécrétée par *Arion rufus* L., où les petits granules sont porteurs de la couleur rouge.

Quand on ajoute un acide, comme l'acide acétique, par exemple (fig 1, B), les corpuscules fusiformes se dilatent et, après un certain temps, se dissolvent. Quant aux granules arrondis, ils sont le siège d'une très forte effervescence : mais il ne se comportent pas tous de la même manière. Les plus petits disparaissent sans laisser de trace. Les granules les plus grands, avec leur périphérie foncée se gonflent : à l'intérieur de quelques-uns on peut observer une bulle de gaz, puis, l'enveloppe se déchire, le contenu s'échappe et disparaît; l'enveloppe déformée subsiste quelque temps et puis disparaît à son tour.

Avec l'acide sulfurique, les granules arrondis forment des cristaux de gypse.

Il faut remarquer qu'on observe une différence selon que l'on emploie un acide concentré ou bien un acide étendu. Dans le dernier cas, le gonflement est très marqué, tandis que lorsqu'on emploie un acide concentré, il semble que la périphérie du granule se fixe très rapidement, ce qui empêche sa dilatation : de cette façon, les granules restent petits.

Quand on fixe le produit sécrété dans une solution de sublimé à saturation et quand on le colore ensuite avec le thionine (fig. 1, C), les corpuscules fusiformes se renflent également. Ils présentent un contenu finement granuleux et se colorent plus fortement sur les bords. Une partie des petits granules arrondis restent intacts, mais deviennent quelque peu ridés.

Quand on fixe la substance sécrétée fraîche en la chauffant, une partie des corpuscules muqueux n'éclatent pas (fig. 1, D), bien qu'ils grossissent et après une coloration avec la thionine, la périphérie est également colorée en plus foncé. Les petits granules ronds se comportent tout à fait de la même façon qu'avec la fixation au sublimé à saturation.

Enfin, je les ai fixés dans le liquide de Bouin (fig. 1, E). Les petits granules arrondis disparaissent sans laisser de trace après effervescence. Les corpuscules fusiformes, au contraire, se gonflent très fortement; une partie se reconnaît encore, du moins quand on finit très rapidement les diverses manipulations.

Quand, au contraire, on observe le même produit dans une coupe faite sur matériel qui a séjourné normalement, les différents liquides intermédiaires (les alcools, le benzol et la paraffine), on voit une image tout à fait différente. La substance des corpuscules muqueux forme une masse homogène, qui se colore très fortement avec les colorants du mucus; dans cette masse on observe un grand nombre de vacuoles qui semblent être vides (fig. 1, F). Cette substance est mélangée aux résidus des petits granules arrondis, qui se présentent comme une masse homogène ou finement granuleuse qui se colore avec l'éosine, le vert lumière, etc. La même transformation des corpuscules muqueux se produit avec tous les liquides fixateurs qu'on emploie ordinairement (le sublimé à saturation, le liquide de Bouin, le liquide de Carnoy, le « subtrie », etc.).

Je peux conclure des observations précédentes que le produit sécrété fraîchement par la peau (excepté sur la face ventrale du pied) des Gastéropodes terrestres contient un grand nombre de granules, qui, par leur forme, se divisent en deux groupes; les

uns comprennent une substance acidophile et du carbonate de calcium, les autres contiennent une substance basophile qu'on désigne ordinairement sous le nom de « mucus ». Du reste, nous avons vu que les corpuscules muqueux ont une forme instable : ils la perdent à l'air libre, dans l'eau et dans tous les liquides fixateurs qu'on emploie ordinairement.

2. — Quant au produit sécrété par la sole ventrale et par la glande pédieuse, il est difficile d'en donner une description. Il se présente également comme une substance muqueuse, mais il n'est pas possible d'y trouver des granules ou d'autres substances solides.

Quand on fixe la trace muqueuse, laissée par le Gastéropode sur le substratum, en le chauffant par exemple, on obtient soit une masse homogène avec des vacuoles (fig. 2, A), comme nous l'avons vu dans la sécrétion du reste du corps (fig. 1, F), soit une structure plus ou moins filamenteuse (fig. 2, B). Il faut remarquer qu'on obtient cette dernière structure surtout quand le mucus contient peu d'eau.

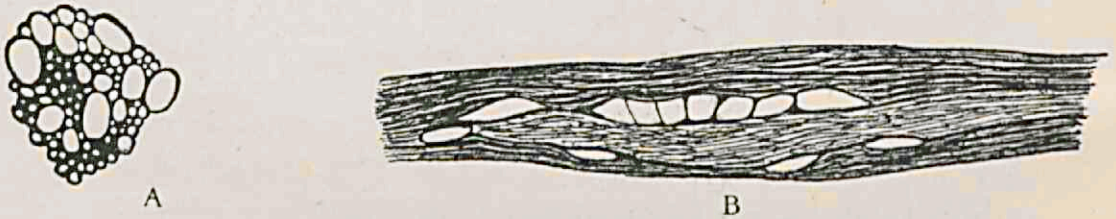


Fig. 2.

- A. La trace muqueuse de *Cepaea nemoralis* L., $\times 1120$. Fixation : chauffage. Coloration : hémalun.
 B. Idem, de *Helix aspersa* Müller, $\times 470$. Fixation : chauffage. Coloration : hémalun.

En faisant agir sur une telle préparation des colorants du mucus, on observe que la substance sécrétée par la sole ventrale du pied se comporte exactement de la même manière que le produit muqueux du reste du corps.

Les deux substances se colorent également avec l'hémalun, le brun de Bismarck, le mucicarmin, le bleu de toluidine, la thionine, etc. Mais, cependant, il existe une différence qui ne se montre qu'en employant la coloration double : hémalun-brun de Bismarck. En commençant avec l'hémalun seul, les deux substances se colorent en bleu, mais quand on colore ensuite avec le brun de Bismarck, la différence suivante apparaît : la sub-

stance sécrétée par la sole ventrale reste bleue, tandis que le mucus du reste du corps prend une couleur mordorée.

3. — Nous avons donc trouvé du moins trois produits de sécrétion différents et il faut maintenant chercher les glandes qui produisent ces substances.

B. — Les glandes et la structure de leur contenu.

Introduction. — Comme j'ai montré que les corpuscules fusiformes subissent une transformation dans tous les liquides fixateurs que nous employons ordinairement, il s'ensuit qu'il est inutile de les chercher dans des préparations fixées; il nous reste alors comme moyen efficace d'étudier leur origine, d'observer les glandes vivantes.

Avant de parler des glandes et de la structure de leur contenu, il est nécessaire de donner une définition du terme « structure ».

PETERSEN (1922) a donné la définition suivante : « Struktur nennen wir dabei zunächst alles das, was wir als Verschiedenheit in der materiellen Beschaffenheit nachweisen können. » Cette définition convient quand elle s'applique à une substance stable; seulement, en biologie, nous n'avons pas à faire à des systèmes stables. Les systèmes vivants qui forment un organisme vivant, changent constamment et il est nécessaire de faire intervenir la notion de temps dans la définition que nous admettons. C'est la définition de HIRSCH (1929) qui satisfait à cette condition. Il a dit : « Structuur is de rangschikking der deelen op een bepaalden tijd » (la structure, c'est le groupement des parties à un moment donné).

Il est donc nécessaire dans nos recherches de bien noter le moment où nous avons fait une observation.

Quand nous prenons comme base de nos recherches sur la structure la définition de HIRSCH (1929), il est nécessaire de comparer la structure examinée sur le vivant avec la structure observée après la fixation; car la plupart des recherches que nous trouvons dans la littérature sur la structure des glandes et de leur produit se sont toujours faites sur un matériel fixé.

Il faut encore remarquer que, quand je parlerai de la structure, c'est toujours la structure visible.

D'abord, j'exposerai mes recherches personnelles et ensuite je ferai la comparaison avec les résultats des autres auteurs.

1. — LES CORPUSCULES FUSIFORMES ET LEUR ORIGINE.

a) *Observations personnelles.*

Les glandes observées dans le tissu vivant. — Quand nous observons sous le microscope un petit morceau du pied ou bien du manteau d'un Gastéropode terrestre quelconque, nous voyons tout de suite de grandes cellules glandulaires qui débouchent entre les cellules de l'épiderme et qui sont tout à fait remplies par les corpuscules fusiformes que nous avons déjà observés dans le produit sécrété frais sur la peau de l'animal (fig. 3, 4 A, 5 C, 8 A, 8 B).

Dans le fond d'une telle cellule glandulaire, nous observons parfois un peu de protoplasme finement granuleux et un noyau très grand, qui semble dégénérer dans les vieilles glandes, mais dans la plupart des glandes nous ne pouvons distinguer qu'une masse énorme de corpuscules fusiformes.

Dans un animal très jeune, les glandes possèdent encore une quantité de protoplasmes relativement importante (fig. 3) ; les corpuscules ne sont pas nombreux. Mais, en se développant, la glande perd de plus en plus de son protoplasme et le nombre des corpuscules s'accroît énormément.

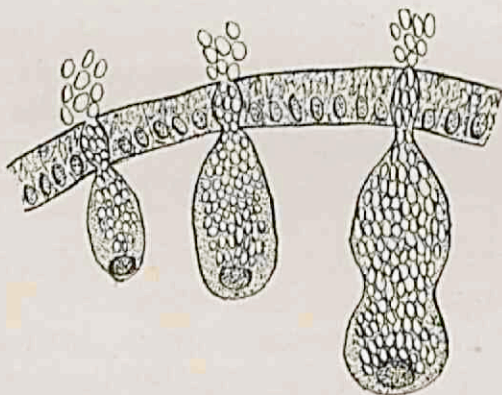


Fig. 3. — *Agriolimax agrestis* L.

Glandes à corpuscules fusiformes d'un animal au moment de son éclosion, $\times 670$.

On trouve les glandes pendant toute l'année, mais on peut surtout les observer chez des animaux pendant leur sommeil d'hiver. Pendant l'été, on les trouve également. Mais, dans la plupart des cas, on en constate seulement un nombre relativement restreint ; à leur place, on observe des cellules glandulaires avec un contenu homogène réfringent. Au début, j'ai pris ces der-

nières glandes pour des glandes à albumine à cause de leur contenu homogène, mais le hasard m'a fait connaître leur véritable nature.

En observant dans l'eau un même morceau de peau, pendant quelques heures sous le microscope, j'ai vu que le nombre des glandes à corpuscules fusiformes diminuait pour finir par disparaître complètement. A leur place se montraient les glandes à contenu homogène.

J'ai répété ces observations sur une seule glande (fig. 4, A) et le résultat est très remarquable. Les corpuscules commençaient à gonfler sous l'action de l'eau. Après deux heures, il n'y avait plus aucun corpuscule et à leur place se montrait alors une magnifique structure alvéolaire (fig. 4, B).

Les corpuscules qui se trouvaient hors des glandes s'étaient gonflés davantage et s'étaient fusionnés en grandes masses (fig. 4, C). Ensuite, la structure alvéolaire commençait à disparaître et, après quelque temps, la glande à corpuscules fusiformes s'était transformée en une glande en contenu homogène.

Dans la fig. 5, A, nous voyons différents stades de cette transformation chez *Helix pomatia* L.

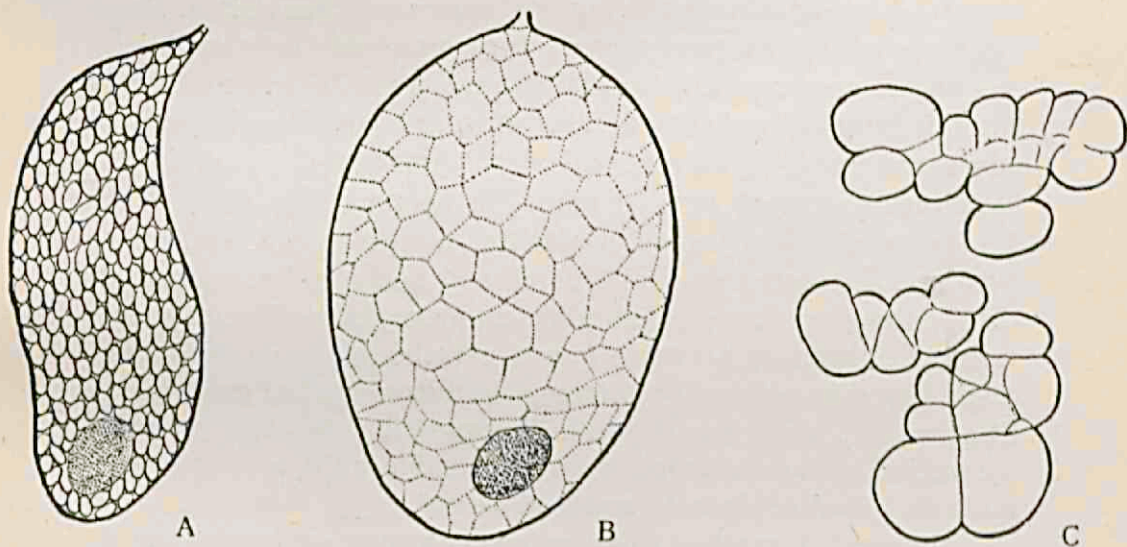


Fig. 4. — *Limax maximus* L.

- A. Une glande, à corpuscules fusiformes d'un exemplaire très jeune (longueur : 1 cm.), $\times 1120$.
- B. La même glande, après avoir séjourné dans l'eau pendant deux heures, $\times 1120$.
- C. Les corpuscules fusiformes après avoir séjourné dans l'eau hors de la glande pendant deux heures, $\times 1120$.

Ces observations paraissent d'autant plus remarquables lorsque nous tenons compte du fait qu'un grand nombre d'auteurs ont mis leurs objets pendant quelques heures jusqu'à deux jours même dans l'eau ou dans une solution d'un anesthésique pour empêcher la contraction de l'animal lors de la fixation. De cette façon la véritable structure des glandes muqueuses est déjà disparue avant le moment de la fixation.

Maintenant, on comprend la raison pour laquelle on trouve les glandes à corpuscules fusiformes, surtout pendant l'hibernation. En effet, pendant le sommeil d'hiver, la proportion d'eau contenue dans l'animal est de beaucoup inférieure à celle qu'il renferme pendant les autres saisons. D'autre part, dans la *Lymnaea auricularia* L., qui possède les mêmes sortes de glandes que les pulmonés terrestres, je n'ai jamais observé les corpuscules fusiformes; on y trouve seulement les glandes à contenu homogène.

J'ai donc pu montrer que les corpuscules fusiformes ne sont pas des formations dépourvues d'intérêt comme on l'a souvent pensé, car ils représentent la véritable structure du produit final de la sécrétion. Sous l'action de l'eau, ils peuvent subir une transformation et donner naissance à une structure alvéolaire, ensuite à une substance réfringente, sans structure visible. Entre ces trois stades, on peut trouver tous les stades intermédiaires.

Puisque nous connaissons maintenant la véritable structure du produit final de la sécrétion, il serait intéressant d'avoir quelques renseignements sur les stades de développement de ce produit.

Malheureusement, sur ce point, je ne puis rien dire. Dans toutes les glandes, jeunes et vieilles, petites et grandes, on ne peut que distinguer un grand nombre de corpuscules, souvent de différentes grandeurs, et, en plus, un protoplasme finement granuleux. Il est fort probable que le premier stade de développement des corpuscules ne diffère des autres stades que par les dimensions; mais, sur le mode d'apparition de cette première formation, je ne sais rien, et il me semble qu'il n'est pas possible de l'étudier dans le matériel vivant.

J'ai essayé d'appliquer des colorants vitaux comme le vert de Janus. Mais, même dans une solution physiologique, les corpuscules muqueux se gonflent et forment une masse homogène. Il est vrai qu'on peut distinguer, surtout autour du noyau, un nombre de très petits granules ronds; ils se colorent en vert et représentent peut-être les mitochondries. Seulement, au moment où on observe cette coloration, toute autre structure était déjà disparue et on ne sait pas tirer de conclusion.

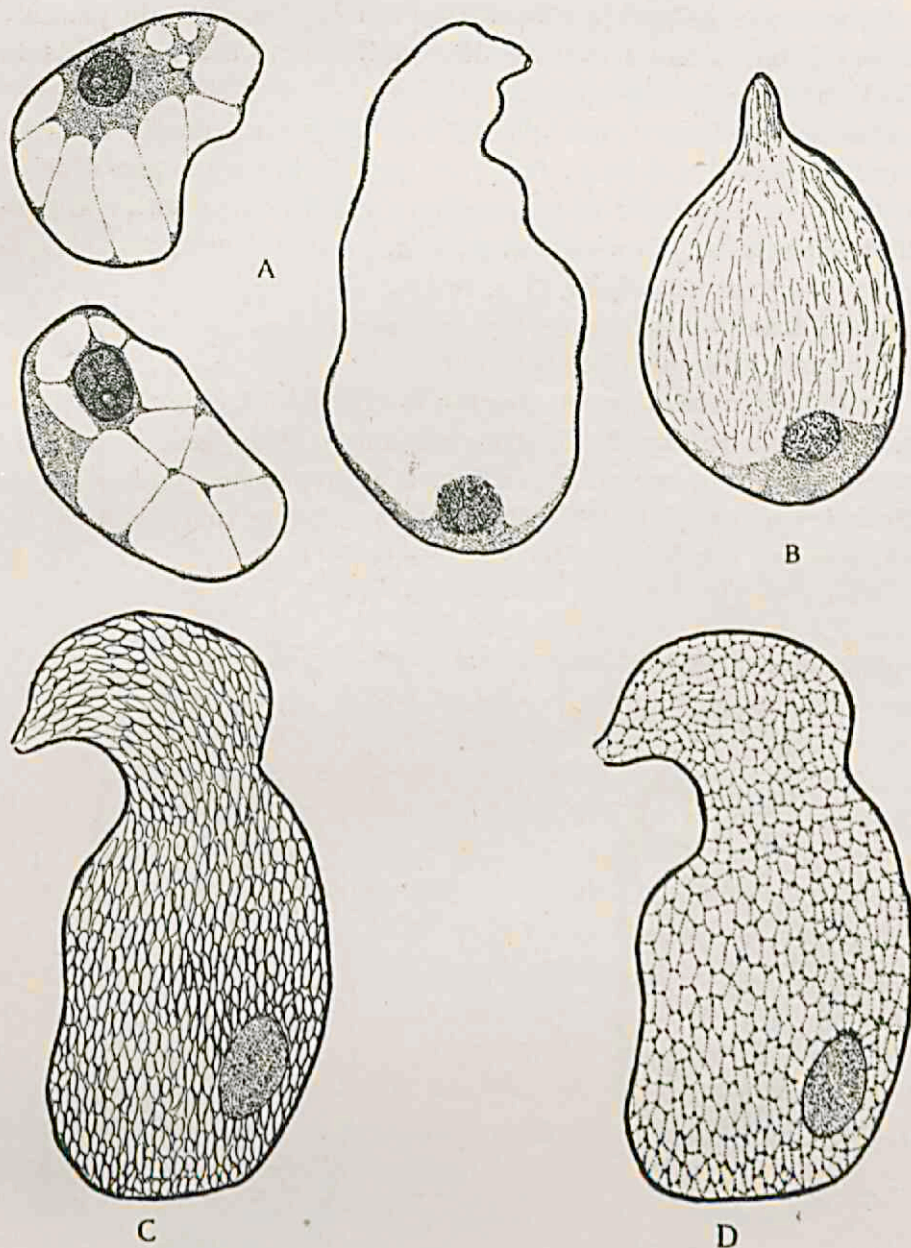


Fig. 5.

- A. Glandes à corpuscules fusiformes, après avoir séjourné dans l'eau pendant quelques heures, chez *Helix pomatia* L., $\times 840$.
 B. Une glande à corpuscules fusiformes, dont le contenu est devenu déliquescent, après l'action de l'acide acétique, chez *Helix pomatia* L., $\times 400$.
 C. Une glande à corpuscules fusiformes d'*Helix aspersa* Müller, $\times 640$.
 D. La même glande après l'action de l'acide acétique, $\times 640$.

Après avoir fait cette observation sur la structure du produit de sécrétion, il nous faut étudier maintenant l'influence de la fixation sur cette structure.

Quand on observe une glande complètement remplie de corpuscules fusiformes (fig. 5, C) et qu'on ajoute un peu d'acide acétique, on peut voir très nettement que les corpuscules se gonflent légèrement, ils viennent en contact et forment une magnifiqu structure alvéolaire (fig. 5, D).

Cette transformation se produit avec tous les liquides fixateurs que j'ai employés.

Quand, au contraire, on observe l'action de l'acide acétique ou bien d'un autre liquide fixateur sur une glande dont le contenu est devenu déliquescant et ne forme qu'une masse homogène, le résultat est tout à fait différent : il en résulte une structure filamenteuse, représentée dans la figure 5, B.

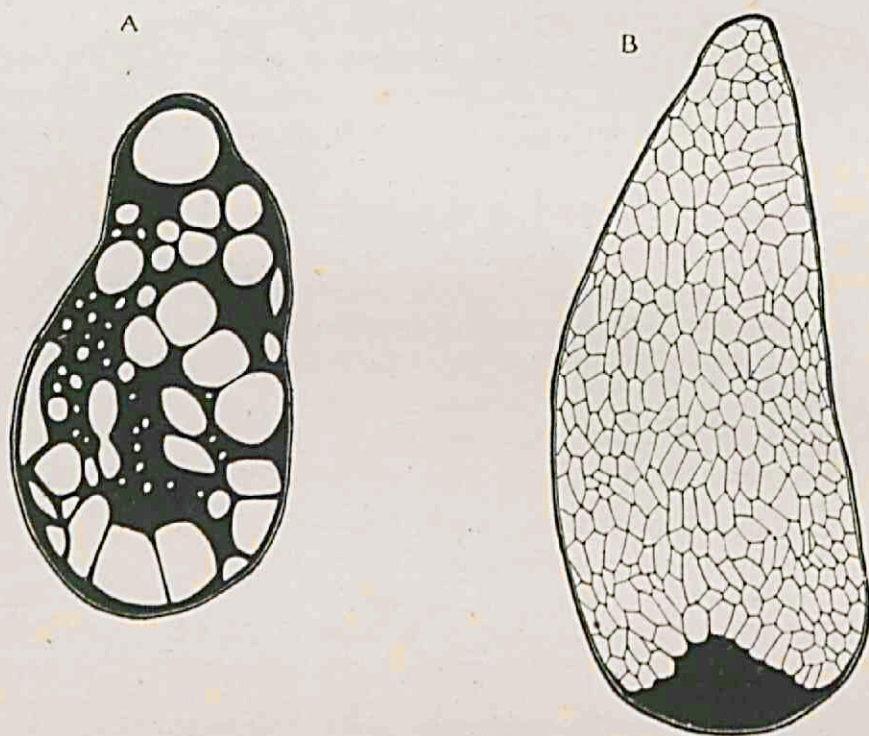


Fig. 6.

- A. Une glande basophile à corpuscules fusiformes, vue dans une coupe faite à travers la peau d'un *Arion rufus* L., qui a été injecté avec une solution à 1 % de bleu de trypane, 7 heures avant la fixation. Fixation : Carnoy, $\times 840$.
- B. Une glande basophile à corpuscules fusiformes de *Helix pomatia* L., Fixation : Champy, $\times 840$.

Les glandes observées dans les coupes microscopiques.— Quand nous comparons les résultats des observations précédentes avec celles qui résultent de l'examen des coupes réalisées à travers la peau d'un Gastéropode terrestre, nous observons la même différence que j'ai déjà signalée au sujet de la substance sécrétée.

Le produit de la sécrétion forme ordinairement une masse homogène basophile avec un grand nombre de vacuoles, qui semblent être vides (fig. 6, A).

Outre cette structure, on peut observer aussi des structures filamenteuses et des structures intermédiaires entre les structures vacuolaires et filamenteuses.

Je n'ai pas pu constater une différence entre les glandes qui ont subi l'action de liquides fixateurs différents, sauf lors de la fixation de Champy (modification de Kolatschew de la méthode osmique de Kopsch). Dans ce dernier cas, on observe exactement la même structure alvéolaire que celle qu'on voit sur une glande vivante traitée à l'acide acétique (fig. 6, B).

Conclusion : Après ces observations sur la structure du produit des glandes, soit fraîches, soit fixées, je puis conclure qu'avec aucun des moyens de fixation ordinairement employés la véritable structure se maintient. Il est alors impossible d'étudier ni le produit de la sécrétion ni son origine sur un matériel fixé.

Le liquide fixateur qui transforme le moins la véritable structure est celui de Champy, mais même en employant cette fixation, il en résulte une structure alvéolaire au lieu de la structure corpusculaire.

Les glandes décrites sont les soi-disant « Manteldrüsen » (« glandes du manteau ») des autres auteurs.

b) *Renseignements bibliographiques sur la structure des glandes à corpuscules fusiformes.*

Après avoir étudié les transformations que subit la « glande du manteau » pendant la fixation, il est intéressant de voir ce que les autres auteurs ont remarqué sur la structure du produit de la sécrétion de ces glandes.

LEYDIG (1876) distingue quatre sortes de glandes muqueuses :

— Des glandes qui produisent les corpuscules en forme de navette et qu'il a observées vivantes. LEYDIG mentionne que, chez les diverses espèces de *Limax*, le contenu de ces glandes se présente souvent comme une masse homogène, mais il ne dit rien à propos d'une transformation de la première forme en la dernière.

— Des glandes avec un contenu homogène à la périphérie et une masse granuleuse au centre. Il me semble possible que cette forme n'a rien à voir avec une glande muqueuse, comme je l'établirai plus loin.

— Des glandes qui produisent une substance qui ressemble aux fils de byssus des mollusques acéphales. LEYDIG a observé cette structure après la fixation et il me semble que cette forme représente une glande à contenu homogène, donc une glande à corpuscules transformés.

— Des glandes qui sont réunies aux terminaisons nerveuses.

Je n'ai jamais observé une telle liaison entre les nerfs et les glandes ; mais il ne me semble pas exact de créer une forme spéciale pour de telles glandes.

SCHULTZE (1867) décrit dans les glandes vivantes un contenu hyalin avec des granules pâles.

BOLL (1869), qui décrit la substance sécrétée comme une masse claire filamenteuse, dit que les glandes fixées ont une apparence spumeuse.

BIEDERMANN (1886), dans ses recherches sur les cellules muqueuses de la membrane nictitante de *Rana*, parle de la fixation du mucus. Il en dit : « Keines der gebräuchlichen Härtungsmit tel vermag die Schleimzellen auch nur annähernd in einem ihren natürlichen Zustande entsprechenden Weise zu fixieren. » Il remarque qu'on trouve dans toutes les glandes muqueuses observées « in vivo » à un certain stade de leur développement, des granules plus ou moins réfringents. Avec chaque fixation, ces granules se gonflent et ainsi on ne trouve jamais de stades différents de développement. Dans la membrane nictitante de *Rana*, les granules se transforment sous l'action de l'eau en une masse homogène. Ses recherches concordent tout à fait avec mes résultats chez les Gastéropodes terrestres. Malheureusement, les auteurs qui, après lui, ont travaillé sur les glandes muqueuses, n'ont pas remarqué les observations de BIEDERMANN sur l'influence de la fixation.

LIST (1887) parle d'une masse filamenteuse qui forme une structure réticulaire qui renferme une masse homogène.

Selon PLATE (1898) le mucus possède une structure vacuolaire.

ECKARDT (1914) parle d'une structure vésiculaire-spumeuse.

BURKHARDT (1916) observe que le mucus présente souvent une structure filamenteuse.

HERFS (1922), qui a vu les corpuscules muqueux, en dit : « Die Drüsen mit den Spitzzwecken scheinen lediglich ein Stadium der

Kalkschleimdrüsen zu sein. » Dans ses figures, il dessine une structure alvéolaire. Chez les Gastéropodes nus, il a observé d'ailleurs des glandes avec un contenu filamenteux qui, selon lui, semble être formé par une dilatation des corpuscules muqueux. Mais il n'a pas essayé de prouver cette hypothèse et parle de glandes à contenu filamenteux (« fädige Drüsen »). Il a surtout observé les corpuscules fusiformes chez les mollusques xérophiles, ce qui est rendu très compréhensible d'après mes recherches personnelles.

PETERSEN (1922) de nouveau parle de la nécessité de toujours comparer les structures de la fixation avec la structure vivante : « Das mikroskopische Präparat der Zelle ist ein Kunstprodukt und es bedarf eingehender Kritik, um daraus auf dem lebenden Zustand sich beziehende Dinge zu entnehmen », et un peu plus loin : « Wenn man genau wüsste, wie die Fixationsmittel auf die in Betracht kommenden dispersen Zustände, der in der Zelle vorhandenen Stoffe und auf die Architektur, die sie aufbauen, einwirken so könnte man aus dem Fixationsbild, das sicher ein sehr grobes Zerrbild, des vorhandenen Gewesenen ist, sehr vieles auf die Architektur der lebenden Zelle schliessen. » En parlant des cellules muqueuses du corps humain, il dit : So ist auch der Schleim, ein weitverbreitetes Drüsenprodukt, das die meisten inneren Oberflächen unseres Körpers in dünner schlüpfriger Schicht überkleidet, nicht als die bekannte homogene fadenziehende Masse in den Drüsenzellen vorhanden, sondern in der Form von Granulis. Diese verquellen erst, wenn sie ausgestossen werden bei der Berührung mit Wasser, und dasselbe geschieht, wenn sie mit der Mehrzahl der Reagenzien in Berührung kommen, die gewöhnlich als Fixierungsmittel angewendet werden. »

Je suis parfaitement d'accord avec les conceptions de PETERSEN.

Malheureusement, la plupart des autres auteurs ne semblent pas faire attention à des publications comme celles de BIEDERMANN (1886) et PETERSEN (1922) : aussi, ils n'ont fait des recherches que sur un matériel fixé sans étudier l'influence de la fixation sur ce matériel.

VON HAFNER (1924) par exemple, parle de nouveau d'une structure alvéolaire. Il remarque que, selon GURWITSCH (1904), cette structure se produit par une dissolution de granules à mucine qui forment ainsi des vacuoles remplies de mucus. VON HAFNER lui-même décrit la cellule muqueuse ainsi : « Die Zelle zeigt hiernach an ihrem distalen Ende zahlreichen schleimgefüllte Va-

cuolen, zwischen denen Plasmafäden und-stränge erhalten bleiben. » Cette interprétation, tout comme celle de GURWITSCH, n'est pas tout à fait exacte, car dans les vacuoles on ne peut rien distinguer. C'est la substance comprise entre les vacuoles, qu'il considère comme le protoplasme, qui représente le mucus.

PRENANT (1924) donne une longue description du développement de la substance sécrétée : « Après un accroissement énorme le protoplasme se métamorphose entièrement, par l'intermédiaire de son chondriome, en une masse hyaline. Dans celle-ci apparaissent des cristaux d'un mucigène, qui se transforme en mucus. »

Autre part, il dit « qu'il apparaît soit un réticulum, soit une floculation de fines granulations volumineuses et souvent allongées, toujours acidophiles et prenant les colorants mitochondriaux. Ensuite les aiguilles de mucigène apparaissent et forment le mucus ». D'après ses figures, on peut n'en tirer qu'une vague conclusion, mais il est clair que ses descriptions sont faites d'après des artefacts de la fixation.

ZILL (1924) commence très bien sa publication avec les mots suivants : « Erstrecken sich die Untersuchungen auf das strukturelle aussehen des Drüseninhaltes und die Vorgänge der Sekretion so ist ganz allgemein zu bedenken, dass die Art der Konservierung starken Einfluss ausübt, dass man demnach schwer mit unumstösslicher Bestimmtheit sagen kann, dass bestimmte Beobachtungen sich nun auch wirklich mit den tatsächlichen Vorgängen decken. » Mais plus loin, il semble avoir oublié ces observations, car il décrit de cette façon le stade mûr (« Reifestadium ») des glandes d'après un matériel fixé sans le comparer avec la structure vivante : « Den Höhepunkt der Sekretion weisen die Drüsen im Sommer unter günstigen Lebensbedingungen auf. Zu dieser Zeit zeigt die überwiegende Mehrzahl in ihrem innern eine wasserklare Flüssigkeit mit zartem fädigen Gerüst und mehr oder weniger zahlreichen stark lichtbrechenden, rundlichen Körperchen über des ganze Lumen verteilt. »

Il est clair qu'il s'agit d'une glande dont le contenu est devenu déliquescant, mais il reste à expliquer les petits granules ronds fortement réfringents. J'ai souvent trouvé dans mes préparations de tels granules : ils ne se trouvaient jamais dans les glandes, mais au-dessus des glandes, et je les prends pour des granules calcaires qui se trouvent en grand nombre partout dans l'animal. Quand on n'a pas décalcifié le matériel, les granules calcaires se répandent sur les coupes lors des manipulations.

Le stade que ZILL trouve pendant l'hiver est tout à fait différent : « Die Drüse ist erfüllt von scharf umrissenen Vakuolen deren Grösse äusserst verschieden ist, verstreuten stark basophilen Körnchen und vereinzelt, meist stärkeren Fäden. »

Ce stade se trouve également au cours du développement normal de la substance sécrétée. Au sujet de ce développement, il dit : « Es ist etwa so zu denken, dass beginnender Sekretion einer entleerten Drüse Vakuolen auftreten die dann eine allmähliche Auflösung erfahren, wir kommen zu einer fädigen Struktur und durch hinzutreten der hellen rundlichen Körperchen schliesslich zu dem Stadium, dasz ich als Reifestadium bezeichne. »

Il s'imagine qu'après la formation de l'épiphragme, l'animal a utilisé tout son mucus et que la réformation du produit de la sécrétion reste, pendant l'hiver, au stade vacuolaire : « Eine Neubildung wird dann in diesem vakuolären Stadium sistiert. »

D'après mes recherches personnelles, il est clair que les deux formes (la forme d'hiver et celle d'été) et la transformation de l'une dans l'autre n'ont rien à faire avec le développement du mucus. Le stade d'hiver est celui d'un animal qui contient peu d'eau et dont les corpuscules muqueux sont bien visibles avant la fixation. Le stade d'été, au contraire, est le stade typique pour un animal dont la proportion d'eau est importante et dans lequel les corpuscules s'étaient déjà transformés en une masse homogène avant la fixation.

ROTH (1929) ne peut pas admettre l'interprétation de R. ZILL sur le développement du produit sécrété.

Je suis parfaitement d'accord avec ROTH, quand il dit : « Wenn auch sicherlich die natürliche Struktur des Sekrets durch die angewandten Reagenzien mehr oder weniger verändert wird, so zeigt doch das Auftreten immer derselben Bildungen auch bei den verschiedensten Behandlungsmethoden, dass diesen Erscheinungsformen eine tatsächlich vorhandene Differenzierung zugrunde liegen muss. » C'est tout à fait exact, mais ce ne sont pas les « formes d'apparition » qui sont importantes, mais la « véritable différenciation » qui représente la base de ces formes d'apparition. Seulement quand on connaît la relation entre cette différenciation et les formes dans lesquelles elle se montre, il peut être utile de les étudier ; ROTH ne l'a pas fait.

ROTH aussi donne une description du développement du mucus d'après un matériel fixé : « D'abord des vacuoles remplies de mucus se montrent dans le protoplasme et forment ainsi une

structure alvéolaire à cause des fils de protoplasme qui restent entre les vacuoles. » (Cela n'est pas exact, car le protoplasme ne participe pas à la formation de la structure alvéolaire.) « Ensuite dans les alvéoles se montrent des granules. Après dilatation, il se développe alors des fils, des granules et des parties claires qui représentent les corpuscules muqueux. »

Il est évident que toutes les structures décrites par ROTH sont des produits artificiels de la fixation et il n'est pas permis de considérer les différentes structures qu'on trouve comme des stades successifs de développement, quand on n'a pas prouvé que ce sont de véritables stades.

Selon HOFFMANN (1931) enfin, la structure du produit de la sécrétion est filamenteuse. Il considère la structure alvéolaire comme un produit de la fixation, ce qui est tout à fait exact ; mais je ne comprends pas pourquoi il pense que la structure filamenteuse qu'il trouve n'est pas un produit de la fixation.

c) *Conclusion générale sur les glandes basophiles à corpuscules fusiformes.*

J'ai montré que les glandes, qu'on appelle dans la littérature récente : « glandes du manteau » (« Manteldrüsen ») se laissent diviser par leur contenu en deux groupes, un dont les glandes ont un contenu de corpuscules fusiformes et l'autre dont le produit de la sécrétion se présente comme une masse homogène. Cette dernière forme dérive de la première, simplement par une introduction d'eau qui fait gonfler les corpuscules et les fait devenir déliquescents. Entre ces deux formes, on trouve toute une série de formes intermédiaires.

Les formes qu'on trouve alors n'ont rien à faire avec des stades de développement et elles ne dépendent que de la proportion d'eau que l'animal contient.

Après avoir étudié les transformations que subissent les glandes pendant la fixation, il est très facile d'expliquer les différentes formes de glandes et les différentes structures du produit de la sécrétion qu'on a décrit dans la littérature.

Il ne me semble pas exact de parler des « glandes du manteau », car on les trouve non seulement dans le manteau, mais aussi sur la partie dorsale et parfois même dans la partie ventrale du pied. En plus, on trouve encore dans le manteau d'autres sortes de glandes et le nom « glande du manteau » ne peut alors être employé. Je les définis comme : glandes basophiles à corpuscules fusiformes qui se colorent en brun avec la coloration double hémalun-brun de Bismarck.

D'une part, il est nécessaire d'ajouter dans notre définition : « à corpuscules fusiformes » parce que nous trouvons aussi des glandes basophiles qui possèdent des corpuscules ronds (nous en parlerons plus loin). D'autre part, il faut ajouter qu'elles se colorent en brun avec la coloration double hémalun-brun de Bismarck, parce que les autres glandes basophiles se colorent en bleu avec cette coloration ; et, comme je l'ai déjà remarqué, cette coloration double est le seul moyen de distinguer avec certitude ces deux sortes de glandes dans un matériel fixé.

2. — LE PRODUIT DE SÉCRÉTION DU PIED ET SON ORIGINE.

a) *Observations personnelles.*

Les glandes observées dans le tissu vivant. — Comme le produit de sécrétion que nous avons trouvé sur la face ventrale du pied et à l'ouverture de la glande pédieuse ne montre pas une structure spéciale, il est nécessaire de rechercher les glandes qui le produisent pour pouvoir parler de sa structure.

Quand nous observons sous le microscope un petit morceau de la partie ventrale du pied, nous constatons, chez la plupart des Gastéropodes terrestres, une seule sorte de glandes. Elles sont ordinairement beaucoup plus petites que les glandes à corpuscules fusiformes dont nous avons parlé antérieurement. D'ailleurs, elles ont une forme tout à fait différente. Tandis que les glandes à corpuscules fusiformes se montrent en forme de sac sans canal abducteur distinct, les glandes de la partie ventrale du pied montrent un corps de cellule à peu près rond et un canal abducteur très long qui s'ouvre entre les cellules épidermiques.

Le noyau qui se trouve dans le fond de la cellule dans les glandes à corpuscules fusiformes se présente à peu près au centre du corps de la cellule dans les glandes de la partie ventrale du pied. Dans les glandes âgées, ce noyau reste intact dans la partie ventrale du pied, tandis que celui des glandes à corpuscules fusiformes semble dégénérer.

Quant au produit de la sécrétion, on trouve dans la plupart des glandes une masse énorme de petits granules ronds, réfringents comme les corpuscules fusiformes, et de différentes grandeurs. Les granules les plus grands se trouvent toujours dans le canal abducteur (fig. 7, A et B).

Tandis que les glandes à corpuscules fusiformes de l'animal adulte se présentent toujours sous un même aspect, c'est-à-dire comme une glande tout à fait remplie de corpuscules de dimen-

sions presque identiques, les glandes de la partie ventrale du pied montrent une série de formes différentes. D'une part, on trouve des glandes qui possèdent encore beaucoup de protoplasme et un nombre relativement restreint de corpuscules très petits. D'autre part, on observe des glandes presque tout à fait remplies de grands corpuscules. Entre ces deux formes, nous trouvons toutes les formes intermédiaires, c'est-à-dire qu'il semble que toutes les formes que nous observons sont des stades de développement du produit de la sécrétion.

Dans ce cas, c'est la même chose que pour les corpuscules fusiformes. Le premier stade que nous observons est un granule très petit et les autres stades ne diffèrent de ce granule que par la grandeur.

Malheureusement, je ne puis rien dire sur la formation de ce premier granule.

Quand les granules sortent de la glande, ils deviennent déliquescents dans l'air libre.

Dans l'eau, ils se gonflent, mais pas si fortement que les corpuscules fusiformes; ensuite, ils deviennent déliquescents; ce qui peut se produire aussi dans les glandes d'un animal qui contient beaucoup d'eau.

Dans l'acide acétique ou bien dans un autre liquide fixateur, les granules se gonflent et forment une structure alvéolaire comme on le voit très nettement dans la figure 7, D. (Comme nous le verrons plus loin, les cellules glandulaires de la glande pédieuse sont tout à fait identiques aux glandes de la sole ventrale.

En résumé, les granules ronds des glandes de la sole ventrale se comportent presque de la même manière que les corpuscules fusiformes.

Les glandes observées dans les coups microscopiques. — Tout comme dans les glandes à corpuscules fusiformes, la fixation de Champy est la fixation qui transforme le moins la véritable structure du produit de la sécrétion des glandes de la sole ventrale (fig. 7, F.). Mais, pourtant, les granules ont donné naissance à une structure alvéolaire.

Avec les autres fixations, on trouve le plus souvent une structure alvéolaire ou vacuolaire (fig. 7, E), comme nous l'avons déjà vu dans les glandes à corpuscules fusiformes. Mais, comme dans cette sorte de glandes, nous trouvons aussi d'autres formes: avec de très grandes vacuoles, une structure plus ou moins filamenteuse, etc.

Dans le matériel fixé, la substance sécrétée se colore avec les mêmes colorants du mucus que celle des glandes à corpuscules fusiformes; mais, ordinairement, on trouve de petites différences. Avec l'hémalun, par exemple, les glandes à corpuscules ronds se colorent ordinairement en plus foncé, tandis qu'avec le

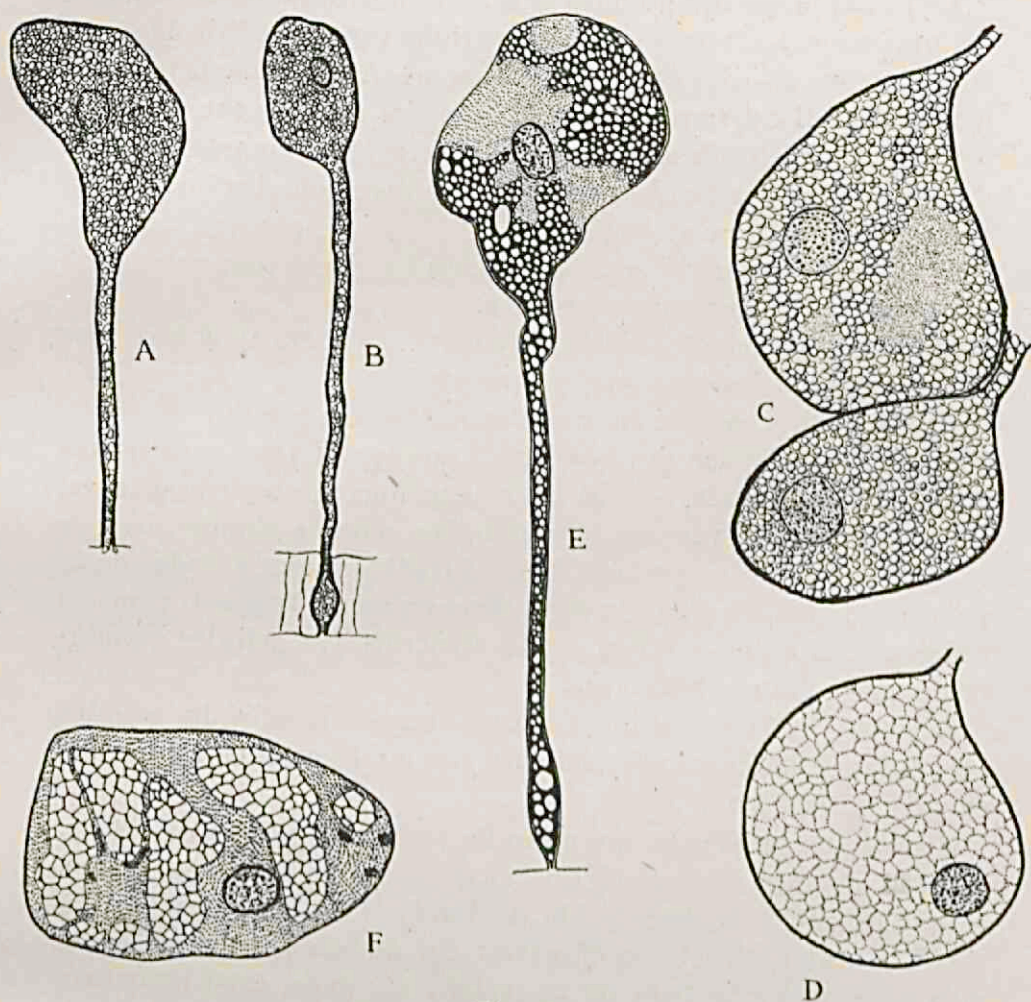


Fig. 7.

- A. Une glande basophile à corpuscules ronds d'un *Arion rufus* L., au moment de son éclosion, $\times 1120$.
 B. Une même glande chez *Milax gagates* Draparnaud, $\times 540$.
 C. Cellules glandulaires de la glande pédieuse de *Milax gagates* Draparnaud, $\times 540$.
 D. Une même cellule après l'action de l'acide acétique, $\times 540$.
 E. Une glande basophile à corpuscules ronds dans une coupe qui passe par la sole ventrale d'*Helix pomatia* L., $\times 540$. Fixation : Bouin. Coloration : mucicarmin-vert lumière.
 F. Une même glande, après la fixation de Champy, $\times 1120$.

mucicarmin, elles se colorent moins que les glandes à corpuscules fusiformes.

J'ai déjà montré que la différence entre les deux sortes de glandes se montre très nettement avec la coloration double hémalum-brun de Bismarck.

Le protoplasme des glandes basophiles est toujours acidophile.

Conclusion : D'après mes observations sur le produit de sécrétion dans les glandes de la partie ventrale du pied, nous pouvons conclure qu'il est impossible d'étudier ces glandes sur un matériel fixé. La véritable structure qui représente un nombre énorme de petits granules ronds se transforme avec tous les liquides fixateurs ordinairement employés.

Les glandes décrites sont les « glandes de la sole ventrale » (Sohlendrüsen) des autres auteurs.

b) *Renseignements bibliographiques sur la structure des glandes basophiles à corpuscules ronds.*

Après avoir constaté la transformation du produit de sécrétion sous l'influence des liquides fixateurs, il faut maintenant comparer mes résultats avec les conclusions des autres auteurs.

Comme nous le verrons plus loin, les cellules glandulaires de la glande pédieuse sont tout à fait identiques aux glandes de la partie ventrale du pied ; je peux donc en même temps traiter les observations qu'on a faites sur la structure des cellules glandulaires de la glande pédieuse.

SEMPER (1857) décrit la substance sécrétée fraîche des cellules glandulaires de la glande pédieuse comme finement granuleuse, ce qui est tout à fait exact.

SOCHACZEWER (1881), qui a étudié seulement un matériel fixé, prétend qu'avec l'hématoxyline on voit un système réticulaire, ce qui répond à la description de BROCK (1886) qui parle d'un système réticulaire basophile dont les nœuds sont renflés. Je puis confirmer cela pour un matériel fixé ; mais, cette structure est un produit artificiel.

HOYER (1890) parle pour la première fois de la structure des glandes de la partie ventrale du pied. Il remarque qu'elles ressemblent à des cellules mucoïdes (« Mastzellen »), mais qu'on n'observe pas de granules ; on voit plutôt une structure réticulaire.

ANDRÉ (1896) a trouvé aussi des granules réfringents dans les cellules vivantes de la glande pédieuse. Il les a retrouvés dans l'épiphragme membraneux et il pense que le mucus de la glande du pied concourt à la formation de cet épiphragme.

Selon ECKARDT (1914), les glandes de la partie ventrale du pied possèdent de petites vacuoles, dont le nombre est beaucoup moins élevé que dans les glandes du manteau. Dans ces vacuoles, il observe des corpuscules qui se colorent très fortement. Il me semble que ce sont les nœuds du système alvéolaire qu'il a décrits.

Selon HERFS (1922), le mucus des véritables glandes à mucus (les glandes de la partie ventrale du pied) est le plus souvent dilaté et montre une structure spumeuse-alvéolaire.

PRENANT (1924) décrit dans le manteau de petites cellules à mucus qui sont probablement identiques aux glandes dont nous parlons maintenant. Selon cet auteur, il se développe d'abord des granulations d'un mucigène qui se transforment en vésicules muqueuses. Au cours de mes recherches sur le tissu vivant, je n'ai jamais observé une telle transformation.

ZILL (1924) donne, comme pour les glandes du manteau, un aperçu du développement de la substance sécrétée. Il dit : « Als Zeichen beginnender Sekretbildung treten im Lumen der Drüse zuerst kleine helle Vakuolen auf deren Wände sich intensiv basophil färben, sodass sie scharf hervortreten. » Jusqu'ici la description est tout à fait exacte pour le matériel fixé. Mais il continue : « Im Mittelpunkt dieser Vakuolen erscheint dann nach einiger Zeit je ein kleiner dunkler Punkt, worauf die Vakuole sich auflöst und so schliesslich ein fein gekörnelter Inhalt als Endstadium der Schleimbildung die ganze Zelle dicht erfüllt. » Je n'ai jamais observé une telle transformation et il est probable que, comme pour les autres glandes, ZILL a mis dans une série de développements des structures artificielles différentes qui n'ont rien à faire avec des stades de développement.

BARR (1928), qui a étudié la glande pédieuse, dit que les cellules sont granuleuses ou bien vacuolaires. Je ne sais pas s'il a étudié la glande vivante, mais cette description est exacte.

ROTH (1929) prétend que le produit de sécrétion des glandes de la partie ventrale du pied peut se développer de deux manières différentes : a) « Die netzförmige Struktur tritt freilich als erste Sekretionsreife bei den jungen Tieren auf. Es kann sich nun dieses Sekret umwandeln, indem die Verdickungen der Knotenpunkte zu starken Granula anwachsen und anscheinend auch in den Maschen selber solche Körner erscheinen ; b) « Diese Granula entstehen in den viel später auftretenden Sohlendrüsen des Fuszrückens vorwiegend auf einem direkten abgekürzten Wege. Doch können dies sozusagen primären körnigen Elemente noch

ihrerseits durch Verquellung der Granula in ein Wabenwerk übergehen. » Nous avons ici la même confusion que dans la publication de ZILL.

HOFFMANN (1925) enfin, en parlant de la glande pédieuse, dit : « Das Sekret zeigt oft eine dichte körnige Beschaffenheit, doch ist es nicht selten auch mehr wabenförmig angeordnet. »

c) *Conclusion générale sur les glandes basophiles à corpuscules ronds.*

J'ai montré que les glandes qu'on appelle dans la littérature récente : « glandes de la sole du pied » (« Sohlendrüsen ») forment un produit de sécrétion d'une structure corpusculaire. Cette structure peut se transformer sous l'action de l'eau en une structure alvéolaire, tout comme dans les glandes à corpuscules fusiformes.

Il n'est pas possible d'étudier la structure du produit de la sécrétion sur un matériel fixé.

Vu que les glandes décrites se trouvent non seulement dans la partie ventrale du pied, mais aussi à différents autres endroits de l'animal, il est inexact de les nommer : « glandes de la sole du pied ».

Je les définis comme glandes basophiles à corpuscules ronds qui se colorent en bleu avec la coloration double hémalun-brun de Bismarck.

3. — LES PETITS GRANULES RONDS ET LEUR ORIGINE.

a) *Observations personnelles.*

Les glandes dans le tissu vivant. — Quand on place un petit morceau du bord du pied sous le microscope, on voit un grand nombre de cellules glandulaires qui ont à peu près la même forme que les glandes à corpuscules fusiformes (fig. 8, A, B, C et D).

Elles sont ordinairement plus étroites et moins grandes que ces dernières et possèdent, en lumière transmise, un contenu très foncé. En lumière réfléchie, au contraire, elles montrent différentes couleurs selon l'animal ; chez *Arion rufus* L., par exemple, elles sont rouges ; chez *Malacolimax tenellus* Nilsson, jaunes ; chez *Agriolimax agrestis* L., grises ; etc.

C'est dans ces glandes que nous retrouvons les mêmes petits granules ronds que nous avons déjà décrits dans le produit de sécrétion frais prélevé sur la peau de l'animal. Dans la glande vivante, on peut voir très nettement le mouvement brownien des granules.

On trouve dans la même glande les deux formes de granules que j'ai décrites. Il me semble que, chez des Gastéropodes à coquille comme *Helix* et *Cepaea*, les glandes possèdent des granules grands, à périphérie foncée, de plus grandes dimensions et en nombre plus important que chez les Gastéropodes nus.

Quand on ajoute un acide quelconque, les granules disparaissent avec effervescence : il reste une masse homogène.

Quand on n'a pas étudié d'abord le produit de sécrétion isolé, il n'est pas possible de voir si l'effervescence que nous observons a quelque chose à faire avec le contenu des glandes ; en effet, le tissu conjonctif des Gastéropodes terrestres et surtout des Gastéropodes nus présente une grande quantité de calcaire (Ca C O_3).

Partout dans le tissu conjonctif nous trouvons de grandes masses de granules polygonaux d'une couleur jaunâtre qui montrent souvent des couches concentriques (fig. 8, C). Ces derniers granules se distinguent des granules les plus grands des glandes par l'absence de la périphérie plus foncée.

Je les ai d'abord considérés aussi comme des glandes ; mais je n'ai jamais trouvé ni un canal abducteur, ni des granules polygonaux dans le produit de sécrétion de l'animal. Il semble alors que ce sont des cellules mésodermiques, qui fonctionnent peut-être comme des réservoirs de calcaire (voir : BARFURTH [1883] et HIRSCH [1917]). Parfois on y observe également un grand noyau ; mais le plus souvent le noyau est invisible à cause de la grande masse de granules qui remplissent la cellule.

Les glandes observées dans le tissu fixé. — Quand nous fixons le tissu vivant en l'observant sous le microscope, nous observons la même structure que dans les coupes microscopiques.

La structure qui résulte de la fixation dépend de la composition du liquide fixateur. Quand ce dernier contient un acide quelconque, le contenu acidophile des glandes se présente comme une masse homogène, dans laquelle on observe parfois des vacuoles de différentes dimensions. Il est probable que ces vacuoles sont le résultat de la disparition avec effervescence des plus grands granules sous l'action de l'acide.

Quand, au contraire, le liquide fixateur ne contient pas d'acide, nous observons dans les glandes une masse finement granuleuse ou bien une masse homogène dans laquelle on voit parfois encore les plus grands granules (qui, dans la glande vivante, montrent une périphérie foncée) ; le contenu de ceux-ci ne se colore pas avec l'éosine.

Il faut ajouter que dans chacune des deux fixations on peut

toujours observer que la masse sécrétée se détache des parois de la glande et laisse un espace libre entre la masse sécrétée et les parois cellulaires.

Bien qu'elles ne soient pas des glandes, il est nécessaire de parler des cellules de tissu conjonctif remplies de calcaire.

Dans la préparation fixée, les granules polygonaux se sont arrondis : en lumière transmise, ils ne montrent plus la couleur jaunâtre.

On peut distinguer différentes formes de cellules : d'une part, on voit des cellules qui possèdent un nombre restreint de petits granules. Le protoplasme est basophile, mais ne se colore pas très fortement. Les granules, au contraire, se colorent très bien avec la purpurine. D'autre part, on observe des cellules tout à

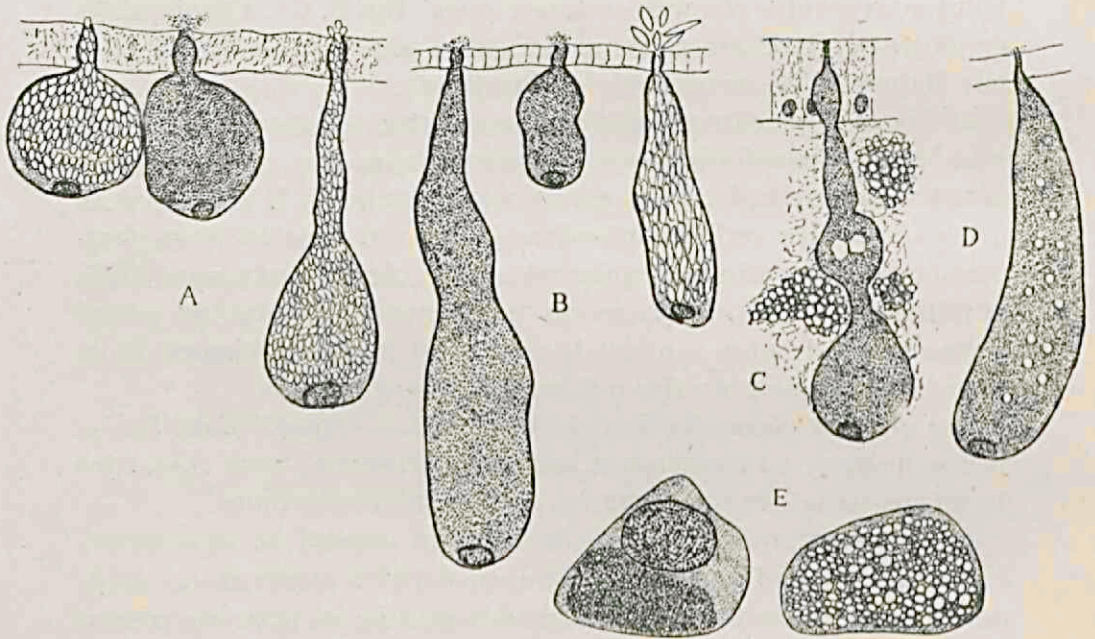


Fig. 8.

- A. Des glandes basophiles à corpuscules fusiformes et une glande acidophile dans le bouclier d'un *Malacolimax tenellus* Nilsson, au moment de l'éclosion, $\times 840$.
- B. Des glandes acidophiles et une glande basophile à corpuscules fusiformes d'*Helicodonta obvoluta* Müller, $\times 350$.
- C. Une glande acidophile et des masses calcaires chez *Arion rufus* L., au moment de l'éclosion, $\times 400$.
- D. Une glande acidophile chez *Cepaea hortensis* Müller, $\times 350$.
- E. Des cellules à calcaire dans une coupe faite à travers le bord du manteau d'*Helix pomatia* L. Fixation : sublimé. Coloration : hémalun-purpurine, $\times 400$.

fait remplies de grands granules dans lesquelles on ne peut distinguer qu'une petite quantité de protoplasme (fig. 8, E).

Entre ces deux formes, on observe tous les intermédiaires.

Dans une préparation fixée avec un liquide fixateur qui contient de l'acide, on n'observe pas ces granules à calcaire.

Il est nécessaire de traiter ces cellules à calcaire, car dans les publications sur les glandes des Gastéropodes terrestres on n'a jamais bien distingué les glandes acidophiles qui contiennent du calcaire et les cellules mésodermiques à calcaire.

Cela a été la cause d'une longue discussion sur le développement des glandes à calcaire, dont nous parlerons dans le chapitre sur le développement embryonnaire des glandes.

Conclusion : J'ai montré que les petits granules ronds prennent leur origine dans les glandes acidophiles. (les glandes à albumine des autres auteurs). Tout comme dans la substance sécrétée fraîche, on y observe deux sortes de granules.

— D'une part, les granules les plus petits qui forment la partie la plus importante de ce produit. Dans l'acide ils disparaissent, mais je ne suis pas à même d'affirmer s'ils contiennent du carbonate de calcium.

D'autre part, les granules plus grands, jaunâtres, avec leur périphérie plus foncée qui contiennent, en tout cas, du carbonate de calcium et une substance acidophile.

Malheureusement, je ne puis rien dire sur une relation éventuelle entre les deux sortes de granules.

Dans le matériel fixé avec un liquide fixateur qui ne contient pas d'acide, il peut arriver que les petits granules se dissolvent et forment une masse homogène comme cela se produit toujours quand on emploie un liquide fixateur qui contient de l'acide.

Dans ces glandes, la transformation de la substance sécrétée par la fixation ne présente pas une importance aussi grande que lorsqu'il s'agit des glandes basophiles.

b) *Renseignements bibliographiques sur les glandes acidophiles.*

MECKEL (1846) n'a pas donné des figures pour les glandes à calcaire qu'il a décrites. Mais il semble, d'après sa description, qu'il a considéré les glandes acidophiles avec les cellules calcaires qui les entourent, comme des formations uniques. En effet, il dit : « Die Kalkdrüsen sind kurze, mit sackigen Erweiterungen versehenen Schläuche, am Ende angeschwollen. Ihr Epithelium besteht aus grossen Zellen, in deren Substanz mehr oder

weniger solche Körnchen abgelagert sind, wie sie im Sekret vorkommen, oft die ganze Zelle ganz erfüllend. »

Il me semble qu'il a confondu les granules à calcaire des cellules calcaires avec les granules les plus grands des glandes acidophiles.

Je pense que les cellules qu'il prenait pour l'épithélium de la glande sont les cellules mésodermiques à calcaire. En effet, on ne trouve pas de glandes multicellulaires dans la peau des Gastéropodes terrestres.

SEMPER (1857) dit que les glandes chromogènes possèdent un contenu finement granuleux qui se dissout dans l'acide acétique sans effervescence. Dans ses figures, il dessine également des masses de granules calcaires entre les glandes.

Selon BOLL (1859), les glandes chromogènes possèdent un pigment finement granuleux.

LEYDIG (1876) décrit des cellules mésodermiques autour des glandes à mucus. Il n'est pas possible de distinguer, parmi les glandes à calcaire qu'il a décrites, quelles sont les véritables glandes.

J'ai déjà mentionné que je ne suis pas certain que la deuxième sorte de glandes muqueuses qu'il a décrites sont des glandes à mucus. D'après ses figures, il me semble possible que ce sont des glandes acidophiles.

BARFURTH (1881) observe que la peau des Gastéropodes nus contient beaucoup de calcaire, ce que je peux confirmer.

Dans une autre publication (1883), cet auteur confirme l'hypothèse de SEMPER, qui considère le calcaire de la peau comme une substance de réserve.

En 1884, BARFURTH prétend que le mucus du manteau d'*Helix* contient beaucoup de phosphate de calcium. D'ailleurs, il trouve de grands granules de carbonate de calcium dans les glandes calcaires, mais il ne les décrit pas dans la substance sécrétée; il me semble que ces glandes calcaires sont des cellules mésodermiques.

BROCK (1883) aussi décrit des cellules mésodermiques à calcaire et il prétend que ces cellules perdent leur calcaire à l'automne.

FRENZEL (1883-1884) observe dans le foie des Gastéropodes des granules. Ces granules, traités avec un acide, se gonflent; puis leur contenu disparaît et il en reste la périphérie. Il me semble que ce sont les mêmes granules qui se trouvent dans les glandes acidophiles.

Selon ECKARDT (1914), le protoplasme des cellules à calcaire du tissu conjonctif se colore en bleu avec l'hémalum, fait que je peux confirmer.

WILLE (1914-1915) confirme cette observation, mais il parle de glandes calcaires, ce qui n'est pas exact, car il est évident que ce sont les cellules mésodermiques qu'il a vues.

BURKHARDT (1916), de nouveau, dit que le protoplasme des glandes calcaires se colore en bleu avec l'hémalum; il conclut que ces glandes contiennent de la mucine, interprétation qui est certainement inexacte.

Selon HERFS (1922), les glandes chromogènes possèdent un contenu homogène ou granuleux, ce qui est tout à fait exact pour le matériel fixé. Dans ses figures, il dessine autour des jeunes glandes acidophiles un espace qui contient du liquide qui, selon lui, servirait à nourrir les glandes. Cela n'est pas exact, car, d'une part, l'espace cité ne se trouve pas à l'extérieur mais à l'intérieur de la paroi de la cellule et, d'autre part, cet espace n'est qu'un produit artificiel de la fixation.

Selon PRENANT (1924), qui a étudié les granules ronds qu'on trouve dans la substance sécrétée, « ces sphérules sont formées essentiellement d'un stroma albumineux peu dense et labile, chargé d'un carbonate de calcium amorphe et facilement soluble à l'eau distillée, auquel est mêlée une faible proportion d'un phosphate du même métal ». Il me semble, d'après mes propres recherches, que cette interprétation est exacte; seulement, je ne sais pas dire si les granules (les petits et les grands) possèdent tous la même composition chimique.

En ce qui concerne les glandes à calcaire, il n'est pas toujours possible de dire si les descriptions que donne PRENANT sont faites d'après les glandes acidophiles ou bien d'après les cellules mésodermiques. En tout cas, il donne une interprétation peu admissible sur le développement de la glande calcaire. En premier lieu, d'après lui, cette glande se développe tout à fait de la même manière que la glande muqueuse; c'est-à-dire que le protoplasme se métamorphose entièrement, par l'intermédiaire de son chondriome, en une masse hyaline. Mais, ensuite, le développement de la glande calcaire diffère de celui de la glande muqueuse. Dans la première, les sphérules calcaires se précipitent plus ou moins brusquement. Cette précipitation paraît déterminée par l'apport d'un sel de calcium. Il me semble que ce sont les cellules à calcaire dont il parle ici, mais comme il n'a pas distingué les glandes et les cellules à calcaire, il est difficile de conclure.

ZILL (1924) distingue des glandes à albumine et des glandes à calcaire. Dans les premières, il observe plusieurs formes dont il dit qu'il est difficile de les mettre en rapport les unes avec les autres. Mais pourtant, il le fait et donne une hypothèse sur le développement de la substance sécrétée.

Quelques jours après le sommeil d'hiver, le développement commence : « Wenige Tage nach dem Erwachen treten nun wieder zunächst kleine, dann immer grössere Vakuolen auf. Demnach haben wir in diesem vakuolisierten Aussehen das Anfangsstadium der Sekretbildung vor uns. Die Vakuolen stellen Einzel-laboratorien für die Sekretbildung vor und umschliessen sicher eine Flüssigkeit als Inhalt die allmählich die Neigung zeigt, sich zu feinen Körnchen zu verfestigen ; damit verbunden ist die Auflösung der Vakuolenwände. So erhalten wir freie, feine dichte Körnchen als reifes ausscheidungsfähiges Sekret. » Il est clair que les différents stades de développement qu'il décrit ici n'ont rien à faire avec le véritable développement de la substance sécrétée. D'après mes propres recherches toutes ces formes sont facilement explicables comme produits artificiels de la fixation.

D'après les descriptions et les figures que l'auteur donne des glandes calcaires, on ne sait pas dire avec certitude ce qu'il a vu. Il me semble que ce sont les cellules mésodermiques qu'il a décrites : « In Form von feinen Granulationen erfüllt der Kalk die Drüse. Die einzelnen hellen Kugeln von verschiedenster Grösze liegen eingebettet in einem feingekörnelten Untergrund. » En parlant de cette substance fondamentale (« Untergrund ») dans une préparation décalcifiée, il dit : « Er stellt ein körniges acidophiles Sekret vor, da er sich mit Eosin stark rot färbt. »

D'après cette dernière description, il semble que ZILL décrit une « glande à albumine » et je ne comprends pas comment il peut distinguer des glandes à calcaire et des glandes à albumine dans une préparation décalcifiée. Il y ajoute : « Jedoch zeigt das Sekret auch eine Neigung zu gewissen basischen Farbstoffen wie Safranin und Haematoxylin. » Dans ce dernier cas, il me semble qu'il parle des cellules mésodermiques.

ROTH (1929) décrit deux possibilités du développement du produit sécrété de la glande à albumine.

— Il se forme une grande vacuole qui finit par occuper toute la glande. Dans cette vacuole, on observe parfois des granules ou des sphérules. On peut observer cette formation surtout chez les animaux jeunes.

— Il se développe un grand nombre de petites vacuoles qui

forment une structure réticulaire. Les alvéoles peuvent se fusionner et ainsi former une structure homogène ou granuleuse. Cette formation se produit surtout dans les animaux plus âgés.

C'est, de nouveau, la même confusion que dans la publication de ZILL. On a mis dans une même série de développement différentes formes d'artéfacts qui résultent de la fixation et qui ne représentent pas du tout des stades de développement.

D'après ROTH, les glandes à albumine donnent naissance aux glandes à calcaire de la manière suivante : Les granules de la structure albumineuse se répandent dans la cellule et prennent une couleur grise. Après cette transformation primaire, il décrit le développement comme suit : « Der Kalk tritt ganz plötzlich an irgendeiner Stelle einer so vorbereiteten Drüse in Erscheinung indem sich dort eine dunkle, basophil gefärbte Masse, die sich aus einem granulierten Untergrund mit darin verstreuten Kügelchen zusammensetzt, zeigt. » Il semble que c'est la cellule mésodermique à calcaire qu'il décrit ici, tandis que le produit de la première transformation dont il parle n'est rien d'autre qu'une glande à albumine dans laquelle se montrent les grands granules qui ne se colorent pas avec l'éosine, le vert lumière, etc.

HOFFMANN (1931) enfin, décrit la structure du produit de sécrétion des glandes à albumine de cette façon : « Sekret, bald feinkörnig, bald grobkörniger, bald zu einer homogenen Masse verschmolzen, bald körnig und homogen nebeneinander in der gleichen Drüse. » Cette description est tout à fait exacte pour le matériel fixé.

c) *Conclusion générale sur les glandes acidophiles.*

D'après mes recherches personnelles et la comparaison de mes résultats avec ceux des autres auteurs, je peux conclure qu'il se trouve dans la peau des Gastéropodes terrestres des glandes acidophiles, dans lesquelles on peut distinguer deux sortes de granules.

Je ne suis pas certain que les deux sortes de granules possèdent la même composition chimique ; mais les plus grands granules contiennent en tout cas une substance acidophile et du carbonate de calcium. Les petits granules contiennent aussi la substance acidophile, mais je ne sais pas affirmer s'ils contiennent aussi le carbonate de calcium. En dehors de ces deux éléments, PRENANT (1924) et d'autres auteurs ont aussi prouvé la présence d'un phosphate de calcium, mais je ne sais pas si cette dernière substance se trouve dans les deux sortes de granules ou seulement dans une des deux.

D'autre part, on a décrit des glandes à calcaire, dont une partie est identique aux glandes acidophiles et dont le reste n'a rien à faire avec des glandes; ces dernières sont des cellules mésodermiques remplies de granules de carbonate de calcium.

Le nom qui désigne le mieux ces glandes est « glandes acidophiles », tandis que des noms comme « glandes chromogènes » (« Farbdrüsen ») et « glandes à albumine » (« Eiweisdrüsen ») ne les distinguent pas assez des autres sortes de glandes qu'on trouve dans la peau des Gastéropodes terrestres.

Il faut ajouter que souvent les glandes acidophiles sont pourvues d'un pigment qui se trouve dans les granules et qui est la cause de la coloration naturelle de l'animal; pigment rouge chez *Arion rufus* L.; pigment jaune chez *Malacolimax tenellus* Nilsson, etc.

C. — Subdivision des glandes unicellulaires de la peau chez les Gastéropodes terrestres.

Dans toutes les espèces traitées dans ce travail, j'ai trouvé les trois sortes de glandes signalées plus haut :

a) Les glandes basophiles à corpuscules fusiformes qui se colorent en brun avec la coloration double hémalun-brun de Bismarck;

b) Les glandes basophiles à corpuscules ronds qui se colorent en bleu avec la coloration double hémalun-brun de Bismarck;

c) Les glandes acidophiles à contenu finement granuleux.

En plus, on trouve chez *Helix pomatia* L. une sorte de glande que ZILL (1924) a nommé « Pigmentdrüsen ». Malheureusement, je n'ai pas réussi à les trouver dans le tissu vivant, bien que je les ai vues dans mes préparations fixées. En effet, il est très difficile d'observer le tissu vivant d'*Helix pomatia* L. à cause de son opacité. ZILL prend le contenu de ces glandes pigmentaires pour un produit d'excrétion : il n'est donc pas certain qu'il s'agit de glandes proprement dites.

D. — La répartition des glandes unicellulaires dans la peau des Gastéropodes terrestres.

1. — LES GLANDES BASOPHILES A CORPUSCULES FUSIFORMES.

Sur la répartition de ces glandes je puis confirmer les observations des autres auteurs.

Chez les Gastéropodes à coquille, elles se trouvent surtout dans

le bord du manteau, et un peu moins dans le reste du corps qui n'est pas couvert par la coquille, excepté la partie ventrale du pied. Dans cette dernière partie, on ne les trouve que par exception.

Chez les Gastéropodes nus, on en trouve le plus grand nombre dans le bouclier et surtout dans sa partie antérieure. On les trouve en grand nombre dans tout le reste du corps, excepté également dans la sole ventrale où on ne les trouve qu'accidentellement (chez *Arion*, par exemple).

2. — LES GLANDES ACIDOPHILES.

Bien qu'elles ne soient pas si nombreuses que les glandes basophiles à corpuscules fusiformes, la distribution est à peu près la même.

Au sujet de ces glandes, je suis aussi d'accord avec les autres auteurs.

3. — LES GLANDES BASOPHILES A CORPUSCULES RONDS.

Pour ces glandes on trouve des renseignements chez un grand nombre d'auteurs (voir : *Aperçu général sur l'histoire des glandes*, p. 5), mais on n'a jamais résumé tous ces renseignements.

Ces glandes sont assemblées presque toujours en grand nombre; aussi donnent-elles souvent l'impression de former un organe unique et on leur a donné différents noms.

On les trouve :

a) *Dans la partie ventrale du pied.* — Elles se trouvent ici en grand nombre. Dans la plupart des cas on peut observer qu'elles sont surtout accumulées le long des bords du pied.

b) *Autour du sillon péripodial* qu'on trouve par exemple chez *Arion*, *Limax*, etc., dorsalement le long du bord du pied. BARR (1928) leur a donné le nom de « glande péripodiale ». Cela n'est pas exact, car toutes les cellules glandulaires qui composent cette soi-disant glande gardent leur individualité et chaque cellule glandulaire s'ouvre à l'extérieur par son propre canal abducteur.

Il faut donc supprimer ce nom « glande péripodiale » (« peripodial gland »).

c) *Dans la soi-disant glande caudale* des *Arionidae*, on les trouve en grand nombre. Je suis parfaitement d'accord avec ANDRÉ (1897-1898) qui a affirmé que cette soi-disant glande n'est pas du tout une glande, fait que SEMPER (1857) avait déjà prétendu avant ANDRÉ.

ANDRÉ a parlé de la fossette triangulaire caudale, nom qui est tout à fait exact. Mais quant à la sorte de glandes qui composent la plus grande partie de la masse glandulaire, il a commis une erreur. Il pense que ce sont des glandes calcaires ainsi que BARR (1928).

Il est très compréhensible que ces deux auteurs se soient trompés, car le globule de mucus qu'on trouve ordinairement dans la fossette contient beaucoup de calcaire, mais ce mucus n'est pas sécrété par les glandes de la fossette.

SEMPER (1857) a déjà observé que la glande caudale n'est rien autre chose qu'un approfondissement des sillons du corps dans lesquels se rassemble le mucus. Cela est tout à fait exact. Le produit de la sécrétion du corps se rassemble d'abord dans les sillons dorsaux; ceux-ci le dirigent dans le sillon péripodial, où les cils vibratils le dirigent postérieurement vers la fossette triangulaire; là se forme le globule de mucus bien connu. Nous parlerons plus loin de la fonction de la fossette et de son rapport avec la copulation de l'animal.

d) *Dans la glande pédieuse.* — Dans cette glande nous trouvons une espèce de cellules glandulaires qui sont tout à fait identiques aux glandes basophiles à corpuscules ronds.

A première vue, il semble que la glande se compose de deux sortes de cellules : l'une qui est basophile et l'autre qui est acidophile; mais une recherche plus approfondie m'a appris que ce sont différents stades de la même sorte de glandes.

Dans la cellule acidophile, le protoplasme remplit presque toute la cellule; tandis que dans les cellules basophiles, on observe seulement un peu de protoplasme et le produit de la sécrétion occupe la plus grande partie.

THIELE (1897) a observé la même chose dans la glande labiale (« Lippendrüse ») des Prosobranches et il a dit que des glandes homologues peuvent se colorer de différentes manières.

Il n'a pas observé que ce sont des stades différents d'une même sorte de glandes, qui se colorent d'une manière différente.

Je peux confirmer, en général, la description qu'ANDRÉ a donnée de la glande. J'ai aussi observé les « masses supérieures » de cellules glandulaires, mais je ne crois pas que ces cellules glandulaires diffèrent du reste de la glande. Il est vrai qu'on observe parfois qu'elles se colorent plus fortement que la plupart des autres cellules glandulaires de la glande pédieuse; mais, dans ce cas, on peut toujours observer des cellules de la même couleur dans toute la glande.

D'après l'examen de mon matériel fixé, il me semble que la plupart des cellules de la masse supérieure sont toujours remplies du produit de sécrétion, tandis que dans le reste de la glande on observe toujours un grand nombre de cellules qui ont déjà vidé leur contenu ou qui sont en train de former la substance sécrétée.

Il me semble possible que les cellules de la masse inférieure se vident beaucoup plus facilement à cause des contractions des muscles du pied, tandis que les masses supérieures se trouvent tout à fait libres dans la cavité du corps.

Une autre différence que désigne ANDRÉ entre les deux masses est la différence entre les cellules glandulaires après l'expulsion de leurs granulations. Tandis que les cols des cellules des masses supérieures subsistent, les cols des masses inférieures seraient résorbés. Nous verrons plus loin, dans le chapitre sur le développement embryonnaire que cela n'est probablement pas exact. Je les considère comme tout à fait identiques.

Il faut remarquer ici que les glandes que BROCK (1886) considérait comme une partie de la glande pédieuse et qui s'ouvrent dans le sillon péripodial n'ont rien à faire avec la glande pédieuse. Il est vrai que ce sont les mêmes cellules glandulaires, mais elles n'appartiennent pas à la glande pédieuse proprement dite.

Ici la question se pose de savoir si la glande pédieuse est une véritable glande. Quand le canal n'a pas d'autre fonction que de permettre le transport du produit de la sécrétion des cellules glandulaires nombreuses, nous pouvons considérer le canal avec la masse glandulaire comme formant une glande unique.

Quand, au contraire, le canal est un appareil d'excrétion, ce qui est possible d'après les recherches de CUÉNOT, nous ne pouvons pas désigner l'ensemble du canal et de la masse glandulaire comme une glande unique. Enfin il est possible que le canal ait une double fonction.

En tout cas, il me semble préférable d'employer le terme « glande pédieuse » tant qu'on n'a pas prouvé que ce n'est pas un organe unique.

e) *Dans l'organe de Semper.* — Nous trouvons autour de la partie antérieure du pharynx quatre masses de glandes unicellulaires dont deux s'ouvrent dans la lèvre supérieure et deux dans les lobes labiaux. Ces cellules glandulaires ont les canaux abducteurs très longs.

En dehors de ces masses, un grand nombre de glandes baso-

philes à corpuscules ronds débouchent à l'extérieur dans toute la partie antérieure de l'animal. Les cellules glandulaires des masses sont tout à fait identiques. Vu qu'elles présentent toutes un canal abducteur propre (fait qu'on peut prouver très difficilement chez l'animal adulte), il ne convient pas de donner des noms spéciaux à ces masses de glandes. Il faut donc supprimer les noms comme « organe de SEMPER », « glandes labiales », etc., qu'on a donnés à ces masses de glandes unicellulaires.

f) *Dans les tentacules.* — Dans chacun des tentacules nous trouvons un paquet de glandes basophiles à corpuscules ronds. Comme les canaux abducteurs des cellules glandulaires sont très longs et très fins, il est extrêmement difficile de trouver la communication des cellules glandulaires avec l'extérieur. Il est possible de les trouver cependant chez les exemplaires très jeunes ou bien chez les embryons. Elles s'ouvrent principalement à l'extrémité supérieure du tentacule. Il n'est donc pas exact que ces glandes sécrètent à l'intérieur du tentacule une substance qui diminue le frottement pendant l'invagination du tentacule, comme le pensent YUNG (1911) et BECK (1912). On ne trouve jamais la substance sécrétée à l'intérieur du tentacule, sauf naturellement dans les cellules glandulaires.

Tout comme dans la glande pédieuse, dans l'organe de SEMPER, etc., nous trouvons souvent entre les cellules glandulaires des cellules de la même forme qui sont acidophiles. C'est surtout près du noyau que les cellules glandulaires se colorent avec l'éosine, le vert lumière, etc. C'est le protoplasme qui se colore. Ce sont les cellules que ROTARIDES nomme « cellules géantes » et dont il pense qu'elles ne possèdent pas de canaux abducteurs. En réalité, elles ne diffèrent pas des autres cellules glandulaires et elles possèdent des canaux abducteurs, bien qu'il soit presque impossible de les trouver chez l'animal adulte.

Il faut donc supprimer les noms comme « Spindelzellen » (HOFFMAN, 1925) et « cellules géantes » (« Riesenzellen »).

g) *Autour de l'orifice respiratoire,* nous trouvons une masse de glandes basophiles à corpuscules ronds; certains s'ouvrent dans le canal respiratoire, d'autres dans le rectum et le reste sur la surface du manteau, où on observe une partie ciliée bien limitée dans laquelle ne débouchent que les glandes basophiles à corpuscules ronds.

Tout comme dans les autres soi-disant glandes, cette masse de cellules glandulaires n'est pas du tout une glande unique et il faut donc supprimer les noms « organe du manteau » (WILLE, 1914-1915) et « glande spiraculaire » (HOFFMANN, 1925).

Il faut remarquer que les deux sortes de glandes que WILLE croit voir dans l'organe et dont HOFFMANN (1925) pense que ce sont des glandes muqueuses et des glandes à albumine, sont les deux sortes différentes que nous trouvons toujours dans les glandes basophiles à corpuscules ronds.

Ce sont, d'une part, les cellules avec peu de protoplasme et beaucoup de substance sécrétée et, d'autre part, les cellules avec beaucoup de protoplasme et peu de produit de sécrétion.

h) Enfin il faut remarquer que nous trouvons les mêmes glandes, ça et là, dans toute la peau, non couverte par la coquille et dans deux organes dont je n'ai pas fait une étude spéciale. Ces derniers sont l'*organe génital* et les *glandes salivaires*.

Au sujet de ce dernier organe, j'ai fait quelques observations dont il est très intéressant de parler. Je n'ai pas étudié toute la littérature sur ces glandes et je traiterai ici seulement les deux publications de KRIJGSMAN (1925 et 1928).

On avait déjà observé que les glandes salivaires ressemblent à « l'organe de SEMPER » (SEMPER, 1857) et à « la glande pédieuse » (NALEPA, 1883). Après avoir constaté que ces deux organes se composent de la même espèce de cellules glandulaires, il était intéressant d'observer les glandes salivaires sur le vivant et ensuite d'étudier la transformation de la structure par la fixation.

Quand on prend d'abord la glande salivaire d'un *Helix pomatia* L. en hibernation et qui, dans ce cas, contient peu d'eau, on y observe différentes cellules. La première impression est tout à fait la même qu'avec la glande pédieuse.

On constate, d'une part, des cellules qui ne contiennent que du protoplasme et, d'autre part, des cellules tout à fait remplies de corpuscules réfringents ronds (fig. 9, A). Entre ces deux sortes de cellules on trouve toutes les formes intermédiaires, mais les cellules remplies de corpuscules sont les plus nombreuses.

Parfois on observe des cellules à corpuscules qui possèdent une vacuole plus ou moins importante; mais dans l'animal en hibernation on ne les trouve que par exception.

Les cellules glandulaires ressemblent tout à fait aux glandes basophiles à corpuscules ronds. Dans l'eau, les granules deviennent déliquescents et forment une vacuole (fig. 9, B).

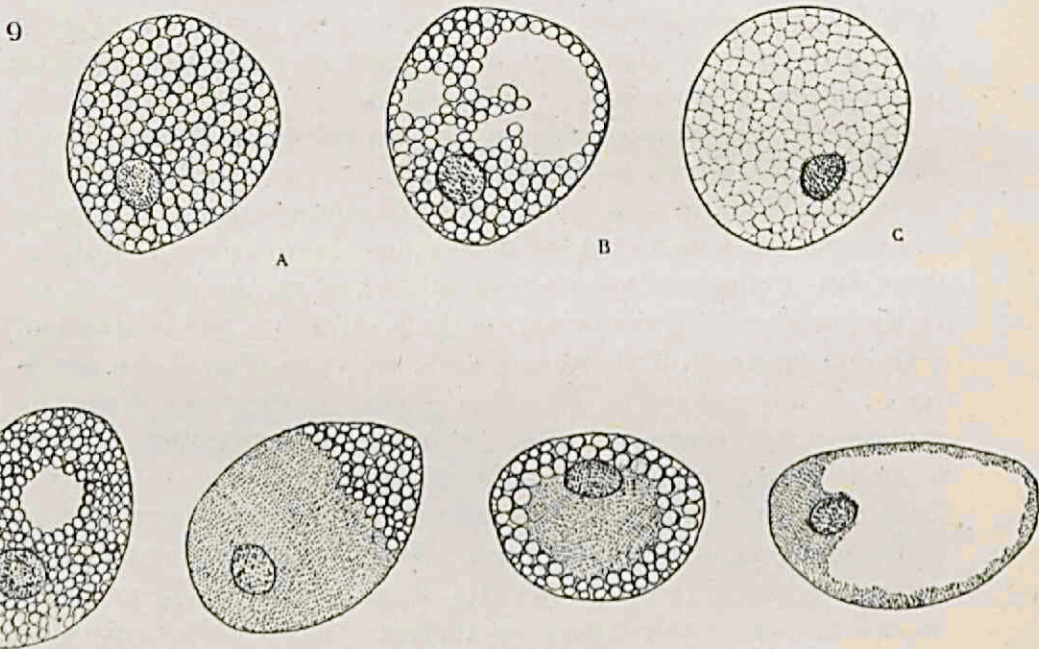
Traités avec l'acide acétique, les granules se gonflent et forment une magnifique structure alvéolaire (fig. 9, C).

Quand, au contraire, nous observons la glande salivaire d'un animal que nous avons mis dans un terrarium humide où il est sorti de son sommeil d'hiver et où il a pu absorber de l'eau, soit

par la bouche, soit par la peau, nous observons un grand nombre de cellules à corpuscules qui montrent une vacuole plus ou moins importante.

Quand, enfin, nous étudions la glande d'un animal, quelques jours après qu'il a commencé à manger, le nombre de cellules remplies de corpuscules est beaucoup plus restreint et d'ailleurs, on constate un certain nombre de cellules qui ne contiennent qu'un noyau et peu de protoplasme à la périphérie et qui semblent avoir expulsé leur produit de sécrétion (fig. 10).

Dans la préparation fixée, nous pouvons retrouver les mêmes formes, mais les granules sont toujours transformés en une structure alvéolaire ou vacuolaire, tout comme dans les autres glandes basophiles à corpuscules ronds.



Helix pomatia L.

Fig. 9. — Cellules glandulaires de la glande salivaire d'un animal en hibernation, $\times 540$.

- A. La cellule fraîche.
- B. La même cellule après avoir séjourné quelque temps dans l'eau.
- C. Une même cellule après l'action de l'acide acétique.

Fig. 10. — Formes différentes des cellules glandulaires de la glande salivaire, quatre jours après le commencement de la nutrition, $\times 540$.

Dans mes préparations vivantes et fixées de la glande salivaire d'*Helix pomatia* L., je n'ai trouvé que des stades diffé-

rents de ces cellules glandulaires basophiles; mais dans mon matériel fixé de *Milax gagates* Draparnaud, dont je n'ai pas étudié la glande salivaire vivante, j'ai observé une autre sorte de cellules. Ces cellules étaient remplies de grands granules ronds réfringents, qui ne se coloraient pas avec l'hémalun ou avec l'éosine. Il n'est pas possible que ces granules soient identiques aux granules des cellules glandulaires basophiles, car ceux-ci se transforment toujours dans le matériel fixé.

Il est possible que ces granules ne se trouvent pas chez l'animal en hibernation et que cela soit la cause pour laquelle je ne les ai pas trouvés chez *Helix pomatia* L.; car je n'ai observé que les glandes salivaires d'animaux en sommeil d'hiver.

J'espère les étudier plus tard. Pour le moment, je ne parlerai que des cellules glandulaires muqueuses.

Je puis conclure, d'après les observations précédentes, qu'il n'est pas possible d'étudier la structure du produit de sécrétion des cellules glandulaires basophiles de la glande salivaire sur un matériel fixé. Après avoir constaté cela, il est intéressant d'étudier les publications de KRIJGSMAN, dans lesquelles cet auteur a établi des cycles différents dans l'activité des cellules glandulaires des glandes salivaires.

KRIJGSMAN (1925) commence, dans sa première publication, par distinguer dans la glande salivaire d'un *Helix pomatia* L. affamé, huit types de cellules qu'il range dans une série de développement (voir les figures 10-17 de KRIJGSMAN).

Dans le stade 1, il décrit une cellule qui ne possède que du protoplasme et un grand noyau rond, riche en chromatine.

Dans le stade 2, une partie de la membrane du noyau seulement a disparu. Je n'ai jamais observé ce phénomène dans mes préparations vivantes, mais comme on ne peut pas étudier convenablement le noyau vivant, il est possible que ce fait soit exact.

Dans le stade 3, le protoplasme montre une structure fibrillaire et on voit apparaître des vacuoles. Il ne me semble pas possible de distinguer les deux derniers stades dans une seule coupe microscopique; car il est possible d'obtenir le stade 2 quand on coupe le stade 3 dans une autre direction.

Dans le stade 4, les vacuoles ont formé une grande vacuole dans laquelle on observe soit un précipité granuleux, soit un certain nombre de granules sans structure. Ces granules sont faiblement éosinophiles ou plus ou moins jaunâtres. Ce stade ne se laisse pas non plus distinguer avec certitude du stade 2, car l'image qu'on observe dépend de la direction des coupes.

Dans le stade suivant, 5, la cellule est tout à fait remplie de granules réfringents jaunes. Ce stade me semble identique à celui que j'ai observé chez *Milax gagates* Draparnaud.

Dans le stade 6, une partie de la cellule est remplie de granules qui, souvent, semblent être vacuolisés ou qui sont incolores et semblent devenir déliquescents. L'autre partie de la cellule contient des « fils de mucine » entre lesquels se trouvent des vacuoles. D'après mes propres observations, il est évident que ces « fils de mucine » sont des artefacts.

Dans le stade 7, la cellule entière est remplie de ces fils de mucine qui renferment de petites vacuoles.

Quand nous comparons les deux derniers stades d'après les figures de l'auteur, il est clair qu'on ne peut pas les distinguer dans une seule coupe.

Dans le dernier stade enfin, 8, la cellule montre une très grande vacuole et un protoplasme périphérique qui parfois contient quelques fils de mucine.

Dans la glande en activité, il décrit encore deux nouveaux stades (P et Q) ; pour ces stades, c'est la même remarque que j'ai déjà faite au sujet des stades précédents. Il n'est pas possible de les distinguer sur une seule coupe.

Dans la deuxième publication (1928), l'auteur a modifié un peu la subdivision des stades.

Les trois premiers stades de la glande salivaire d'un animal affamé sont à peu près les mêmes que dans la première publication.

Dans le stade 4, la cellule est tout à fait remplie de granules incolores ou jaunâtres qui se teignent en bleu-violet avec le violet de gentiane.

Dans les stades 5 et 6, il se forme une vacuole, tandis que les granules réfringents disparaissent.

Dans le stade 7, on n'observe plus les granules, tandis que la vacuole est devenue très grande.

Dans le stade 8, autour de la vacuole, il se forme de la mucine qui, dans le stade 9, remplit toute la cellule. Dans sa figure, KRIEGSMAN dessine maintenant une structure alvéolaire très nette.

Dans le stade 10, le contenu de la cellule glandulaire a disparu, tandis que le stade 11 représente un stade de régénération.

Il est à remarquer que, dans cette nouvelle série, l'auteur n'a pas donné un stade dans lequel on observe, dans une même cellule, les granules et la mucine, bien qu'il a décrit un tel stade dans sa première publication.

Quand on observe les figures, on voit immédiatement, tout comme pour la première série, qu'il est impossible de distinguer avec certitude les stades différents dans une seule coupe. Et, pourtant, l'auteur a employé ces stades dans la « Stufenzählmethodik », dont il s'est servi pour prouver son hypothèse sur le cycle de l'activité de la cellule glandulaire d'un animal affamé. Selon cette hypothèse, l'activité de la cellule commence par une formation de granules (1) (les granules incolores ou jaunâtres), qui remplissent la cellule entière. Les granules deviennent déliquescents et forment une grande vacuole qui renferme la substance sécrétrice. Autour de cette vacuole se forme la mucine qui finit par remplir toute la cellule en renfermant le liquide de la vacuole. Après l'expulsion de la masse sécrétée, la cellule peut se régénérer et recommencer son cycle.

Quand nous comparons cette hypothèse avec les résultats de mes observations sur la structure de la « mucine », on voit immédiatement l'improbabilité de cette interprétation.

Etant donné que le mucus se développe toujours en granules, il serait nécessaire d'admettre avec KRIJGSMAN qu'il se forme dans la cellule glandulaire d'abord des granules qui donnent naissance, en devenant déliquescents, à une grande vacuole. Le contenu sans structure visible de cette vacuole se transformerait de nouveau en granules (le mucus) qui, à leur tour, pourraient former une vacuole par l'action de l'eau avant l'expulsion.

D'ailleurs, je n'ai jamais observé de vacuole dans une cellule glandulaire qui commence à former du mucus. Il est plus probable que le stade vacuolaire que KRIJGSMAN décrit comme précédant la formation du mucus, représente un stade qui suit la formation du mucus en granules, lorsque ces granules sont devenus déliquescents sous l'action de l'eau.

Il n'est pas nécessaire de traiter également les observations de l'auteur sur la glande active : il ajoute encore d'autres stades, stades parmi lesquels on peut voir, dans la même cellule, les granules et la mucine.

Il reste alors à expliquer les granules jaunes, qui, d'après KRIJGSMAN, ne se montrent que dans la glande au repos.

Comme on n'observe jamais de tels granules dans tout le reste des cellules glandulaires basophiles à corpuscules ronds, il est très probable que les cellules qui contiennent ces granules n'ont

(1) Dans sa première publication (1925), l'auteur prétend qu'il se développe d'abord une vacuole qui se transforme en granules.

rien à faire avec les cellules glandulaires qui produisent le mucus.

Il sera donc utile de recommencer l'étude des glandes salivaires, en établissant d'abord l'influence de la fixation sur les véritables structures.

4. — LA GLANDE DU COU (« Nackendrüse »).

Après avoir traité toutes les glandes énumérées dans l'aperçu historique, il nous reste à parler de la glande du cou.

BECK (1912), qui a découvert cette glande, la décrit comme composée d'éléments glandulaires identiques. Il dit : « Die Drüsenzellen liegen in mehreren Schichten übereinander und nehmen von vorn nach hinten an Grösse zu. Da man am konserviertem Material die grössten hinteren Drüsenzellen meist entleert findet, erwecken sie leicht den Eindruck von Lakunen. » Il n'a pas prouvé que ce ne sont pas des lacunes. Il ajoute plus loin que les cellules glandulaires ressemblent beaucoup aux cellules à albumine, bien qu'elles soient plus petites.

D'après la figure de BECK et d'après mes propres observations, je conclus que cette soi-disant « glande du cou » n'est pas une glande unique, mais une accumulation de glandes unicellulaires acidophiles et glandes basophiles à corpuscules fusiformes.

ECKARDT (1914) confirme l'interprétation de BECK; mais d'après son texte et sa figure, il est évident qu'il a vu une chose tout à fait différente. Il dit : « Die einzelnen Zellen sind grosse wohlentwickelte Binde substanzzellen, deren Gros als noch funktionslose Reserve die mittleren Mantellappen so dicht erfüllt, dass sich die Zellkörper aneinander polygonal abplatteten. Der Kern ist gross und stumpf eiförmig, meist leicht exzentrisch gelagert und besitzt einen auffallenden Nukleolus. Die Plasmastruktur dieser noch inaktiven Elemente besteht in einem feinem Gerüstwerk, zwischen dem feine Punktsubstanz sichtbar ist », et un peu plus loin il ajoute : « Ein gleich ausgedehnter, ganz ähnlicher Zellkomplex umschliesst bei allen vier Vitrinen — wie den Limax-Arten, die ich untersuchte, gleich auffällig das Spirakulum. » D'après cette dernière phrase et d'après sa description de la glande, il est clair qu'il a vu une glande qui se compose des glandes basophiles à corpuscules ronds. J'ai cherché une telle glande; mais, à l'endroit qu'il désigne, on trouve sur une coupe microscopique soit une des glandes salivaires, soit une partie du soi-disant organe de SEMPER; ce qui dépend du degré de contraction de l'animal fixé.

Je puis donc conclure que la glande du cou n'existe pas.

E. — La fonction des glandes décrites.

1. — INTRODUCTION.

Après avoir constaté le nombre des glandes que nous pouvons distinguer et leur répartition dans la peau, il est nécessaire de parler de leur fonction. Mais auparavant, il nous faut insister sur la structure de l'épiderme.

Quand nous observons, par la face externe, l'épiderme d'un petit morceau du bord du pied, par exemple, nous voyons les cellules polygonales qui forment l'épithélium et entre ces cellules, nous observons les orifices des glandes. De plus, on peut distinguer très nettement les plasmodesmes entre les cellules (fig. 11).

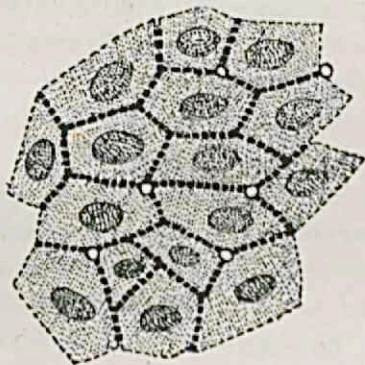


Fig. 11. — *Helix pomatia* L.

Vue extérieure de la peau du bord du pied, $\times 1400$.

Les parties de la membrane cellulaire comprises entre les plasmodesmes ont été représentées en noir dans la figure 11 pour mieux faire ressortir les plasmodesmes. En réalité, elles apparaissent comme des espaces clairs. Ces espaces semblent être des orifices; mais ils n'apparaissent qu'en coupe optique. Par conséquent, il ne s'agit pas ici de pores intercellulaires.

En relation avec les ouvertures des glandes et les plasmodesmes, il faut parler de la question de l'absorption de l'eau par les mollusques.

2. — L'ABSORPTION DE L'EAU CHEZ LES MOLLUSQUES.

SWAMMERDAM a déjà observé qu'un Gastéropode terrestre qu'on met dans l'eau se gonfle; il en dit : « Door de reeden, dat het water in de openingen syner klieren indringt en sig vermengende met het slym, en dat dilaterende, soo spant het geheele lichaam merkelyk op. » (Par la raison que l'eau entre par les

orifices des glandes en se mêlant avec le mucus et en dilatant le mucus, le corps se gonfle considérablement.)

DUROTAY DE BLAINVILLE (1825) observe aussi les pores muqueux, mais il dit que « l'épiderme est le plus souvent nul ».

VON BAER (1826) prétend qu'il faut admettre chez les lamellibranches un système de vaisseaux aqueux.

UNGER (1827) observe qu'*Anodonta* est capable d'allonger son pied sans absorption d'eau.

DELLE CHIAJE (1841) donne une description d'un système de vaisseaux aqueux qui s'ouvrent à l'extérieur par des ouvertures dans le pied.

VAN BENEDEN (1845) confirme l'existence d'un tel système; mais, selon lui, il existe une communication entre ce système et les veines; l'eau peut remplacer le sang chez les mollusques.

MILNE EDWARDS (1845) conteste l'interprétation de DELLE CHIAJE et dit que le soi-disant système de vaisseaux aqueux est un système lacunaire qui remplace les veines. Il n'admet pas les pores aquifères.

KEBER (1851), de nouveau, observe qu'*Anodonta* peut allonger le pied sans absorption d'eau. Les autres auteurs semblent ignorer les observations d'UNGER et de KEBER.

AGASSIZ (1856) trouve chez *Pyrula* un orifice au milieu du pied qui, par l'intermédiaire d'un système de canaux, permet une communication entre la cavité du corps et l'extérieur.

LEYDIG (1876) prétend qu'il existe, en dehors des orifices muqueux, des orifices intercellulaires par lesquels les glandes chromogènes et calcaires expulsent leur contenu.

VON IHERING (1876) observe que les soi-disant pores de la peau sont des orifices de glandes tout à fait fermées.

CARRIÈRE (1878) constate que le pore aquifère dans le milieu du pied des lamellibranches est également l'ouverture de la glande pédieuse (1881-1882).

SIMROTH (1881) prétend que les Gastéropodes terrestres ont deux manières d'absorber de l'eau : a) par la bouche; b) par une succion intercellulaire sur toute la surface de la peau, excepté celle du pied.

CARRIÈRE (1882), de nouveau, répète l'expérience d'UNGER et de KEBER; mais une partie des auteurs pensent toujours que l'absorption préalable de l'eau est indispensable.

GRIESBACH (1883), par exemple, admet chez les najades une communication entre le sang et l'extérieur; d'où il résulte un mélange du sang et de l'eau, par des pores aquifères. Chez *My-*

tilus edulis L., il décrit (1883a) un pore aquifère dans la partie du pied qui produit le byssus.

NALEPA (1883) d'abord n'admet pas les pores aquifères des Gastéropodes terrestres. Il pense que l'absorption de l'eau a lieu par la bouche et l'excrétion par les glandes à mucus. Mais ensuite (1883a) il décrit des orifices intercellulaires dans le bord du pied, par où l'imbibition se produit. D'après sa figure, il est clair qu'il a vu les espaces entre les plasmodemes; mais comme je l'ai déjà fait remarquer, ce ne sont pas des pores intercellulaires.

SCHIEMENZ (1884), de nouveau, prétend qu'on trouve chez *Natica* un système de vaisseaux aqueux qui n'est pas en communication avec l'appareil circulatoire.

FLEISCHMANN (1885), d'abord, conteste la présence des pores aquifères; mais, ensuite (1887-1888), il conclut, d'après les recherches de SCHIEMENZ, qu'il se produit seulement une absorption d'eau quand les espaces destinés à recevoir l'eau sont tout à fait indépendants du système sanguin.

KÜNKEL (1899) observe que le mucus peut se dilater très fortement en absorbant de l'eau et il conclut que l'absorption par la peau se produit par l'intermédiaire des glandes à mucus.

MEISENHEIMER (1912) admet la communication entre l'intérieur et l'extérieur de l'animal par des orifices intercellulaires.

ECKARDT (1914) n'a pas trouvé des orifices intercellulaires, mais il dit que leur existence est prouvée par NALEPA (1883) et d'autres auteurs.

KÜHN (1914) confirme l'interprétation de KÜNKEL (1899).

KÜNKEL, en 1916, confirme ces recherches anciennes et rejette l'idée des pores aquifères. D'après lui, l'absorption de l'eau se produit : a) surtout par la bouche; b) par les glandes à mucus; c) par osmose au travers de la peau.

ZILL (1924) conclut de nouveau, d'après ses recherches au moyen d'injections de poudre de carmin, qu'il faut admettre une communication entre l'appareil circulatoire et l'extérieur par l'intermédiaire des orifices intercellulaires. Il n'a pas prouvé que les grains de carmin sont passés par la peau comme tels et que ce n'est pas une solution de carmin qui est sortie.

ROTARIDES (1931) enfin, confirme l'interprétation de KÜNKEL. Quand nous résumons les résultats des auteurs sur l'absorption de l'eau, nous pouvons conclure que cette absorption se produit : a) par la bouche; b) par les glandes à mucus, et c) par osmose au travers de toute la peau.

En dehors de ces trois manières d'absorption, on a souvent admis une absorption par des orifices intercellulaires. Le seul auteur qui croit avoir vu ces orifices est NALERA (1883). D'après mes recherches personnelles, ce ne sont pas des orifices qu'il a vus, mais les espaces qu'on observe entre les plasmodesmes. On n'a donc aucune raison d'admettre une telle absorption.

3. — LA FONCTION DES GLANDES ACIDOPHILES ET DES GLANDES BASOPHILES A CORPUSCULES FUSIFORMES.

Comme ces deux sortes de glandes se trouvent toujours ensemble, je les traiterai en même temps.

Quand nous les considérons d'abord chez les mollusques à coquille, on constate que la plupart de ces deux sortes de glandes se trouvent toujours dans le bord du manteau. Or, les auteurs les plus anciens ont déjà observé la relation du bord du manteau avec la formation de l'épiphragme.

SWAMMERDAM a déjà décrit la formation de l'épiphragme d'une façon très exacte : « Wanneer de Slak dit Deksel maakt soo krypt hij allenxkens binnen in syn hoornken, soo dat syn Rant of Lip de geheele holte eenpariglyk sluyt, en so perst hy daar uyt deese kalkmakende vogtigheid. » (Quand l'escargot forme cet épiphragme, il se retire dans sa coquille, fermant ainsi l'ouverture par son « bord » ou « lèvre » et alors il y presse ce liquide qui forme le calcaire.)

GASPARD (1829) confirme cette interprétation.

FISCHER (1853) prétend que c'est le pied qui forme l'épiphragme. Cette hypothèse est confirmée par CHENU (1859).

En 1862, FISCHER dit qu'il a commis une erreur et que c'est le collier qui forme l'épiphragme.

ALLMANN (1896), qui ne semble pas connaître cette dernière publication de FISCHER, trouve une zone spéciale du manteau (« phragmatogenic disc ») qui forme l'épiphragme au moyen d'une sécrétion muqueuse.

ANDRÉ (1896) prétend qu'on trouve également dans l'épiphragme les granules réfringents de la glande pédieuse et il pense que cette glande concourt à la formation de l'épiphragme. Il est possible qu'il a identifié les granules ronds et les granules fusiformes.

FLÖSSNER (1914) observe que les épiphragmes primaires et secondaires ne diffèrent que dans la proportion de calcaire qu'ils contiennent. En 1915 (et en 1916), il observe que la substance qui forme l'épiphragme se colore avec l'éosine et qu'on y trouve des sphaerites de calcaires.

Pour chercher quelles sont les substances qui forment l'épiphragme, j'ai coloré un épiphragme membraneux qui venait d'être formé.

D'une part, il se colore avec l'éosine, le vert lumière, etc.; ce qui prouve qu'en effet c'est la substance sécrétée par les glandes acidophiles qui contribue à sa formation. D'autre part, il se colore avec les colorants du mucus; ce qui prouve que le mucus aussi contribue à la formation.

Nous pouvons en conclure que la fonction de ces deux sortes de glandes du bord du manteau des Gastéropodes à coquille est en premier lieu la formation de l'épiphragme.

Quant à ces mêmes glandes réparties dans le reste de la peau, il est difficile de leur attribuer des fonctions avec certitude. Il en est de même pour ces glandes chez les Gastéropodes nus.

En premier lieu, il me semble possible que le produit des deux sortes de glandes peut former par dessiccation sur la peau de l'animal une membrane identique à l'épiphragme membraneux et qui servira à protéger l'animal contre le desséchement.

Quant aux glandes basophiles à corpuscules fusiformes, on peut leur attribuer en plus l'absorption de l'eau (KÜNKEL, 1916). Comme le mucus de ces glandes n'est pas hygroscopique et que l'absorption de l'eau par le mucus est un processus réversible, il me semble que ces glandes ne peuvent pas agir directement contre le desséchement. Mais, indirectement, elles empêchent une dessiccation rapide de l'animal entier par l'énorme quantité d'eau qu'elles peuvent contenir.

En deuxième lieu, la substance des glandes basophiles à corpuscules fusiformes, probablement en coopération avec celle des glandes acidophiles, peut contribuer au nettoyage de la peau. On peut très bien s'en rendre compte lorsqu'un Gastéropode quelconque sort de terre.

Enfin on a observé plusieurs fois que des Gastéropodes nus peuvent être soutenus par un fil de mucus et se laisser descendre, fait que je peux confirmer.

Quant aux glandes acidophiles, il est encore plus difficile d'en comprendre la fonction. Comme je l'ai déjà remarqué, c'est le produit des glandes acidophiles et celui des glandes basophiles à corpuscules fusiformes qui forment le globule de mucus qu'on trouve dans la fossette triangulaire caudale chez les *Arionidae*.

On a souvent observé qu'avant la copulation, les animaux tournent l'un autour de l'autre et mangent le globule de mucus. D'après cette observation, on a attribué à la soi-disant glande

caudale un rôle dans la fonction sexuelle. Sur ce point, j'ai fait quelques observations très intéressantes.

Quand on injecte à un Gastéropode quelconque un liquide colorant ou bien une substance qui excite l'activité des glandes, on observe une sécrétion très forte de la peau entière. Après avoir mis un tel animal dans un terrarium où se trouvaient plusieurs espèces de Gastéropodes, j'ai observé qu'en quelques minutes d'autres animaux se traînaient vers l'animal injecté et commençaient à dévorer le produit de la sécrétion.

On peut observer ce fait non seulement chez les *Arionidae* mais aussi chez d'autres genres (*Milax* et *Agriolimax*, par exemple). Ce ne sont pas seulement les individus de la même espèce ou du même genre qui cherchent l'animal qui sécrète avec abondance.

Il semble donc que dans le produit de la sécrétion, il se trouve une substance qui exerce une attraction sur les Gastéropodes terrestres en général.

Quand on admet cette hypothèse, on peut s'imaginer que par une sécrétion abondante avant la copulation, les animaux peuvent se trouver plus facilement, de sorte que la substance sécrétée serait en relation indirecte avec la fonction sexuelle.

Il reste maintenant à expliquer dans quelle sorte de glandes se trouve cette substance.

Auparavant, il est nécessaire de donner une autre observation. Après avoir traité une partie de la coquille d'un *Helix pomatia* L. en hibernation avec de l'acide chlorhydrique, pour la rendre transparente, j'avais mis l'animal dans un terrarium avec d'autres Gastéropodes. Peu de temps après, j'ai constaté que quelques autres Gastéropodes (un *Cepaea* et un *Milax*) se trouvaient sur la partie de la coquille où le périostacum était endommagé. Après avoir fait une ouverture dans la coquille de l'*Helix pomatia* L., quelques *Milax* entraient par cette ouverture et se plaçaient sur la surface intérieure de l'épiphragme, où ils restaient sans bouger.

Il faut remarquer que la substance sécrétée à l'extrémité antérieure du pied de ces animaux colorait en rouge le papier de tournesol bleu. Or, chez les Gastéropodes terrestres qui ne se trouvent pas dans ces conditions et même chez les animaux en hibernation, la substance sécrétée donnait toujours une réaction basique avec le papier de tournesol.

Dans la littérature, on trouve un grand nombre de renseignements au sujet de la perforation de roches et de coquilles par des Mollusques.

Une partie des auteurs affirment que c'est par une action chimique que les mollusques peuvent perforer des roches calcaires ou des coquilles [DESHAYES (1850), BOUCHARD-CHANTEREAUX (1861 et 1879), HARLÉ (1900)]. D'autres auteurs prétendent qu'il s'agit d'une action mécanique [CAILLIAUD (1850), ROBERTSON (1853), P. FISCHER (1862), P. H. FISCHER (1922)].

DEGNER (1928) a observé que *Cepaea nemoralis* Linné entame d'autres coquilles et que sa substance sécrétée colore en rouge le papier de tournesol. Il prétend que la même coloration se produit chez chaque individu qui ne bouge pas, et il pense que c'est le CO_2 de la respiration qui cause cette coloration.

BROCKMEYER (1929) confirme cette interprétation.

LAMY (1930) pense « que c'est le frottement du pied, du manteau ou de la coquille qui leur permet de creuser le calcaire ou toute autre substance d'ailleurs humectée et amollie par des sécrétions propres à l'animal ». Il ajoute « qu'il n'y a aucune raison de croire à un seul et unique mode d'action pour tous les mollusques perforants ».

KÜHNELT (1932) enfin, s'accorde avec l'interprétation de DEGNER et de BROCKMEIER.

Comme je l'ai déjà fait remarquer, je n'ai jamais constaté qu'un animal en repos colore en rouge le papier de tournesol, du moins quand il ne se trouve pas sur du calcaire. Je ne peux pas donner une explication au sujet de la réaction acide; il est possible que l'interprétation de DEGNER, BROCKMEIER et KÜHNELT soit exacte.

J'ai seulement parlé de ces publications et de mes observations pour montrer : *a*) que les Gastéropodes terrestres (du moins une partie) peuvent entamer du calcaire; *b*) qu'ils semblent posséder le pouvoir d'être attiré par le calcaire. Si nous admettons cela, il est fort probable que c'est le calcaire contenu dans la substance sécrétée qui attirait les animaux vers l'animal à sécrétion abondante.

Il est donc possible que les glandes acidophiles jouent un rôle indirect dans la copulation.

Enfin, il est possible que les glandes acidophiles ont une fonction de défense; mais, on ne l'a jamais prouvé d'une manière incontestable.

4. — LA FONCTION DES GLANDES BASOPHILES A CORPUSCULES RONDS.

Avant de parler de la fonction de ces glandes, il faut remar-

quer qu'on trouve surtout ces glandes : *a)* partout où se trouvent les cils vibratils ; *b)* dans les parties de l'animal qui peuvent s'in-vaginer.

Les cils vibratils se trouvent : — *sur la surface ventrale du pied et les bords du pied*. Chez les Gastéropodes nus, la partie postérieure du pied ne les possède que sur la partie médiane (la partie locomotrice) et aux bords, tandis que chez les Gastéropodes à coquille, où l'on ne trouve pas la division du pied en trois bandes, ils couvrent toute la surface ventrale. — *Dans le sillon péripodial* ; — *dans la fossette triangulaire chez les Arionidae* ; — *autour de l'orifice respiratoire*.

ECKARDT (1914) en parlant des organes sensoriels de la peau, dit : « Vorderer Fussteil, Fussrand, Mantellappen und Spirakulum sind eigentlich nur als Gegenden erhöhter Reizfähigkeit, noch nicht als Sinnesorgane aufzufassen », et un peu plus loin : « Auffallend und für alle Hautsinnesorgane gemeinsam ist endlich die ständige Vergesellschaftung möchte ich sagen, mit den eigentümlichen grosskernigen Bindegewebszellen, etc. » Ces dernières cellules sont les glandes basophiles à corpuscules ronds ; il pense que leur fonction sécrétrice représente seulement une partie de leur importance totale.

KELLOG (1915) a dit : « all ciliated surfaces produce mucus which appears locally in response to the stimulus afforded by the touch of foreign particles ». Il me semble difficile de prouver cette hypothèse ; mais je crois à son exactitude.

ROTARIDES (1927) aussi a remarqué une certaine relation entre la répartition des cils et celle des glandes muqueuses ; il dit : « Man dürfte folgen, dass man es hier mit einem, zum Zwecke neuerer Notwendigkeit umgestellten Cilienkleide zu tun habe », et il décrit des fonctions diverses pour les cils des différentes parties du corps.

Il me semble que ces auteurs (ECKARDT et ROTARIDES) cherchent inutilement pour ces cils des fonctions différentes sur les diverses parties du corps. A mon avis, la seule fonction des cils vibratils de tous les endroits considérés est la fonction ordinaire : *le mouvement*.

Les cils qui entourent l'orifice respiratoire servent à nettoyer la peau de cet endroit ; dans cette fonction, ils sont probablement aidés par le produit des glandes basophiles à corpuscules ronds.

On peut très nettement observer la manière dont s'effectue le nettoyage à cet endroit de la peau pendant la défécation de

l'animal. Les fèces sont d'abord écartées du manteau; puis le bord du pied se recourbe jusqu'à ce qu'il touche le bord du manteau; ensuite les matières fécales glissent lentement sur la surface ventrale du pied. Elles sont rejetées de cette surface également par le mouvement des cils vibratils.

Quant aux cils du sillon péripodial et de la fossette triangulaire caudale, il est facile de constater qu'ils servent à transporter vers l'arrière la substance sécrétée par la peau.

Les cils vibratils du pied enfin peuvent servir probablement à la locomotion de l'animal.

Vu que les cils vibratils sont toujours accompagnés des glandes basophiles à corpuscules ronds, il est le plus probable que le produit sécréteur de ces dernières sert principalement comme lubrifiant.

Quant aux glandes basophiles à corpuscules ronds que nous trouvons dans les parties invaginables, il est évident que leur produit fonctionne également comme lubrifiant.

5. — LA FONCTION DE LA GLANDE PÉDIEUSE.

La plupart des auteurs ont accepté comme fonction de cette glande la production de mucus sur lequel glisse l'animal pendant la locomotion.

CUÉNOT (1892) y a ajouté la fonction d'excrétion de l'épithélium du plafond du canal chez les Limacidés, chose qui est confirmée par BARR (1926).

CUÉNOT croit avoir prouvé cette hypothèse parce qu'il a vu l'élimination par cet épithélium de la fuchsine acide qu'il avait injectée dans l'animal. Il est bien possible que l'épithélium du plafond du canal exerce une fonction excrétrice; mais il ne me semble pas permis d'arriver à cette conclusion après l'injection d'une solution de colorant. J'ai, par exemple, injecté un *Arion rufus* L. avec une solution de bleu de trypane. Après 7 heures, je l'ai fixé et coupé. Le colorant ne se trouvait que dans les glandes basophiles et dans le mucus sécrété (je n'ai pas observé la glande pédieuse); mais cela ne me permet pas de prétendre que les glandes basophiles sont des organes excréteurs.

Pourtant, je crois aussi que la glande pédieuse n'est pas seulement un organe de production de mucus. La raison de cette hypothèse est que le plafond du canal possède chez plusieurs espèces de Gastéropodes (*Cepaea nemoralis* L., par exemple) un aspect remarquable dû aux villosités qu'il montre. Il ne me semble pas certain que ces villosités contribuent à la production ou à la sécrétion du mucus.

En tout cas, il sera nécessaire d'approfondir l'étude du plafond du canal de la glande pédieuse.

V. Le développement embryonnaire des glandes.

A. — Introduction.

Bien qu'on a traité les glandes des Gastéropodes terrestres dans un très grand nombre de publications, on n'a presque jamais étudié l'origine des glandes; néanmoins, on a discuté beaucoup sur cette origine.

Pour les glandes unicellulaires, on n'a étudié qu'une seule fois le développement embryonnaire; c'est ROTH (1929) qui l'a fait chez *Helix pomatia* L. Il ne me semble donc pas superflu de donner aussi mes propres résultats sur l'origine des glandes chez *Milax gagates* Draparnaud et chez *Agriolimax agrestis* L., bien que je suis parfaitement d'accord avec ROTH que les glandes prennent leur origine dans l'ectoderme.

Pour les glandes multicellulaires dont j'ai montré qu'on ne peut admettre comme glande unique que la glande pédieuse, on a également fait une seule fois l'étude de l'origine de la masse glandulaire (ANDRÉ, 1894). Je ne me rallie nullement aux résultats de cette publication.

B. — Renseignements bibliographiques sur l'origine des glandes.

1. — LES GLANDES UNICELLULAIRES.

C'est M. SCHULTZE (1867) qui pour la première fois fait mention de l'origine des cellules sécrétrices de la peau chez *Limax*. Il les identifie avec les cellules caliciformes que F. E. SCHULZE (1867) a décrites dans l'épithélium des poissons et des amphibiens.

BOLL (1869) confirme cette interprétation pour les glandes muqueuses et les glandes chromogènes.

FLEMMING (1870) s'oppose à cette hypothèse. Selon lui, le tissu conjonctif subépithélial entier participe à la sécrétion du mucus et il communique avec l'extérieur par l'intermédiaire des cellules caliciformes.

VON IHERING (1875) qui a étudié le développement embryonnaire chez *Helix* ne signale rien sur l'origine des glandes.

LEYDIG (1876) se rallie à l'interprétation de M. SCHULZE et BOLL pour les glandes muqueuses, mais selon lui, les glandes calcaires se composent d'un certain nombre de cellules conjon-

tives qui s'ouvrent à l'extérieur par des espaces intercellulaires.

SIMROTH (1876) prétend que les glandes muqueuses sont trop grandes pour être unicellulaires et il pense comme FLEMMING. Il a une conception très curieuse à propos des cellules conjonctives : « Diese, als die indifferentesten Elemente, theilen die Tendenz der Molluskengewebe ich möchte sagen zu schleimiger Degeneration. » Il ne me semble pas que la formation du mucus trouve son origine dans une dégénération, et je n'ai jamais observé que les tissus en général des mollusques présentent une telle tendance.

En 1877, FLEMMING désavoue son ancienne interprétation et s'accorde avec la conception de BOLL.

BLOCHMANN (1883), qui ne connaît pas cette dernière publication de FLEMMING, s'oppose à l'idée que les glandes prennent naissance dans le tissu conjonctif. Chez *Aplysia*, toutes les glandes prennent leur origine dans l'épithélium.

Selon BROCK (1886), les « cellules calcaires » qui entourent le pneumostome et celles de la partie ventrale du pied se développent du tissu conjonctif après l'éclosion de l'animal.

LIST (1887) pense également que les glandes sont d'origine mésodermique.

FISCHER (1887), au contraire, considère les glandes nombreuses qui s'ouvrent à la surface du corps comme une dépendance de l'enveloppe cutanée.

APATHY (1887-1888) observe que les cellules muqueuses des *Najadacea* prennent leur origine dans le tissu conjonctif et que parfois quelques-unes se réunissent pour déboucher à l'extérieur par un seul canal abducteur.

HOYER (1890) prétend qu'on ne peut pas distinguer le caractère cellulaire des glandes muqueuses après une coloration avec le thionine : « vielmehr erfüllt das Mucin einfach ausgeweitete Maschenräume des Bindegewebes ».

Pour les glandes de la sole ventrale il est aussi probable qu'elles prennent leur origine dans le tissu conjonctif ; car, au-dessous des glandes on observe encore des cellules « dégénérées muqueusement ».

KORSCHOLT et HEIDER (1893) ne donnent aucun renseignement sur le développement embryonnaire des glandes.

THIELE (1897) affirme que probablement les glandes sont d'origine épithéliale.

PLATE (1898), au contraire, dit : « so war es mir lieb feststellen zu können, dass dies grossen hellen Drüsen sich von Bin-

degewebszellen des Corium ableiten und nicht modifizierte Epithelzellen sind ».

TECHOW (1911) observe pour la première fois dans ses recherches sur la régénération de la peau que les glandes prennent leur naissance dans l'épithélium et s'enfoncent dans le tissu conjonctif.

ECKARDT (1914), de nouveau, prétend que les cellules glandulaires appartiennent par leur histologie au tissu conjonctif et par leur fonction à l'épiderme.

MATTHES (1914-1915) confirme cette interprétation.

BURKHARDT (1916) accepte l'hypothèse de TECHOW, de même que PLATE (1922).

PRENANT (1924), de nouveau, est convaincu que les glandes sont d'origine mésodermique. D'après lui, ce sont des leucocytes transformés : « C'est là d'ailleurs une contradiction surtout historique, la réalité de la seconde interprétation (l'origine mésodermique) ne faisant plus guère de doute pour personne ».

Mais dans la même année, ZILL (1924) prétend que les glandes se développent de l'épithélium ectodermique.

DAWYDOFF (1928) ne signale pas les glandes.

ROTH (1929) enfin, est le premier qui a étudié le développement embryonnaire des glandes unicellulaires et qui a prouvé que les glandes unicellulaires sont des cellules épidermiques qui se sont agrandies et enfoncées dans le tissu conjonctif.

Résumé. — On a toujours discuté la question de savoir si les glandes unicellulaires sont des cellules épidermiques ou bien des cellules mésodermiques. ROTH (1929) enfin, a étudié le développement embryonnaire et a confirmé les résultats de TECHOW qui a recherché l'origine des glandes pendant la régénération de la peau. Tous les autres auteurs n'ont étudié que des animaux adultes.

Une chose qui complique l'étude de la littérature sur ce point est la confusion que l'on a faite entre les glandes calcaires et les cellules mésodermiques à calcaire.

2. — LA GLANDE PÉDIEUSE.

Le canal abducteur. — Tous les auteurs qui ont observé le développement du canal de la glande pédieuse sont d'accord sur le fait que celui-ci prend naissance par invagination de l'épithélium du bord antérieur du pied (DE LACAZE-DUTHIERS, 1860; FOL, 1879-1880 (il l'a étudié, seulement chez les Hétéropodes); BROCK, 1886; ANDRÉ, 1894; ROTH, 1929).

La masse glandulaire. — SOCHACZEWER (1881) n'a pas observé une communication directe entre les cellules glandulaires et le canal, mais il ne dit rien sur l'origine des cellules glandulaires.

SARASIN (1883) a vu que les canaux abducteurs des cellules glandulaires s'ouvrent directement entre les cellules épidermiques du canal.

Selon BROCK (1886) la régénération des cellules glandulaires ne se produit pas dans l'épithélium du canal; ainsi, c'est le tissu conjonctif qui les fournit.

ANDRÉ (1894) a confirmé cette interprétation en étudiant le développement embryonnaire.

BECK (1912), MEISENHEIMER (1912) et BURKHARDT (1916) confirment également l'origine mésodermique.

ROTH (1929) enfin, qui n'a pas étudié lui-même la glande pédieuse, pense que par analogie avec les autres cellules glandulaires, les éléments glandulaires de la glande pédieuse prendraient probablement aussi leur origine dans l'épithélium.

Résumé. — Les auteurs qui ont étudié la glande pédieuse sont d'accord pour affirmer que les cellules glandulaires sont des cellules mésodermiques.

C. — Recherches personnelles.

1. — LES GLANDES UNICELLULAIRES.

a) *Milax gagates* Draparnaud.

Introduction. — Les embryons que j'ai employés pour ces recherches sur l'origine des glandes se sont développés dans des œufs que j'ai trouvés dans un terrarium où je gardais quelques *Milax gagates* Draparnaud.

Le 12 novembre 1932, j'ai trouvé les œufs; à ce moment le développement avait déjà commencé et je ne peux donc pas dire l'âge exact des embryons. Ils sont sortis des œufs le 23 novembre, et mes observations s'étendent alors à partir du onzième jour avant l'éclosion.

GERMAIN (1930) indique comme temps de la vie embryonnaire 35-40 jours, mais, d'après les recherches de KÜNKEL (1916), nous savons que ce temps dépend de la température du milieu. Il ne m'est donc pas possible de calculer l'âge des embryons.

Mais pour mes recherches, l'âge n'a pas une grande importance; ce sont les faits eux-mêmes qui nous intéressent ici et pas le moment auquel ils sont apparus.

Les glandes basophiles à corpuscules fusiformes et les glandes

acidophiles. — Ces deux sortes de glandes peuvent être traitées ensemble, car elles se trouvent toujours ensemble et se développent au même moment et de la même manière.

Je n'ai pas vu la première apparition de ces glandes dans le développement embryonnaire de *Milax gagates* Draparnaud. Au stade de 11 jours avant l'éclosion, on trouve déjà çà et là dans le bouclier une de ces glandes qui semblent être enfoncées de l'épithélium : ce dernier forme à ce stade une couche tout à fait unicellulaire avec des limites faiblement visibles entre les cellules. Dans la figure 12 A et B, j'ai figuré un représentant de chacun des deux sortes de glandes. On ne les trouve que dans le bouclier. Les glandes figurées ont déjà formé de la substance sécrétée. Le noyau est agrandi et arrondi : il se colore plus faiblement avec l'hémalum que les noyaux de l'épithélium. La structure du mucus est la même que dans les glandes adultes. Je n'en donnerai pas de description ; ce n'est d'aucune utilité puisqu'il s'agit de matériel fixé.

La structure du produit de sécrétion des glandes acidophiles présente son aspect granuleux après l'emploi du sublimé saturé comme liquide fixateur. A ce stade le produit de ces glandes se colore déjà très nettement avec l'éosine. Il était très difficile de trouver de bons stades primaires du développement des glandes ; ainsi j'ai seulement figuré les glandes les plus avancées de ce stade.

A un stade un peu plus développé, il est beaucoup plus facile de trouver le début de la formation des glandes.

Dans la figure 12, C, j'ai figuré une partie du bouclier d'un embryon, 8 jours avant l'éclosion. On peut observer très nettement que les glandes prennent leur origine dans l'épithélium ectodermique. Le noyau commence à s'arrondir et à augmenter de volume ; il s'enfonce dans le fond de la cellule. Ensuite la partie inférieure de la cellule s'allonge et s'enfonce dans le tissu conjonctif.

Les premiers stades sont tout à fait identiques pour les deux sortes de glandes et on ne sait pas les distinguer avant la formation de la substance sécrétée. Quand ces glandes sont un peu plus grandes, elles se distinguent aussi par leur forme. Généralement, les glandes acidophiles sont beaucoup plus étroites que les glandes basophiles à corpuscules fusiformes.

A ce stade, l'examen d'une coupe microscopique montre un nombre déjà important de glandes dont la communication avec l'extérieur n'est pas visible ; cependant, on aperçoit cette com-

munication lorsqu'on examine la série complète des coupes de l'embryon. Les auteurs qui ont prétendu que les glandes prennent leur origine dans le tissu conjonctif ont évidemment observé des coupes dans lesquelles on ne pouvait pas trouver en même temps la communication entre la glande et l'épithélium ; c'est ainsi qu'ils ont pris les parties inférieures des glandes pour des cellules conjonctives.

Dans les stades suivants (fig. 12, D), le nombre de glandes s'accroît énormément. Six jours avant l'éclosion, on peut observer les glandes basophiles à corpuscules ronds et les glandes acidophiles dans tout le reste du corps. Dans le bouclier, elles sont déjà très nombreuses.

Le noyau s'enfonce de plus en plus vers le fond de la glande ; à mesure que la glande s'agrandit, le noyau commence à s'aplatir (fig. 12, E).

Au stade de 4 jours avant l'éclosion, on observe dans les glandes acidophiles des granules plus grands incolores ou jaunâtres non éosinophiles. Il est possible que l'apparition de ces granules représente la transformation de la glande acidophile en une glande calcaire, comme l'a décrit ROTH (1929).

Pendant les stades suivants, il devient de plus en plus difficile de trouver des glandes au début de leur développement. Cependant il est possible de les trouver, même chez l'animal adulte.

Pour terminer, je donne ici une figure (fig. 12, F) de la disposition des glandes dans le bouclier d'un animal adulte.

On comprend aisément qu'on ne peut pas concevoir l'origine ectodermique des glandes quand on étudie seulement l'animal adulte. Mais, en suivant le développement de l'animal depuis le commencement, on peut se rendre compte que toutes les glandes sont des cellules épidermiques qui se sont enfoncées dans le tissu conjonctif.

Les glandes basophiles à corpuscules ronds. — Comme je l'ai montré dans les chapitres précédents, ces glandes se trouvent à plusieurs endroits du corps. Comme je parlerai en détail de ces glandes unicellulaires à propos de la glande pédieuse, il me suffit de donner ici quelques observations, car les glandes des différents endroits se développent exactement de la même manière.

Ces glandes se développent à un stade plus avancé de l'embryon que les autres sortes de glandes. Quand nous observons, par exemple, le canal respiratoire, nous voyons apparaître ces glandes à peu près cinq jours avant l'éclosion de l'animal. Elles se développent de la même manière que les autres sortes de

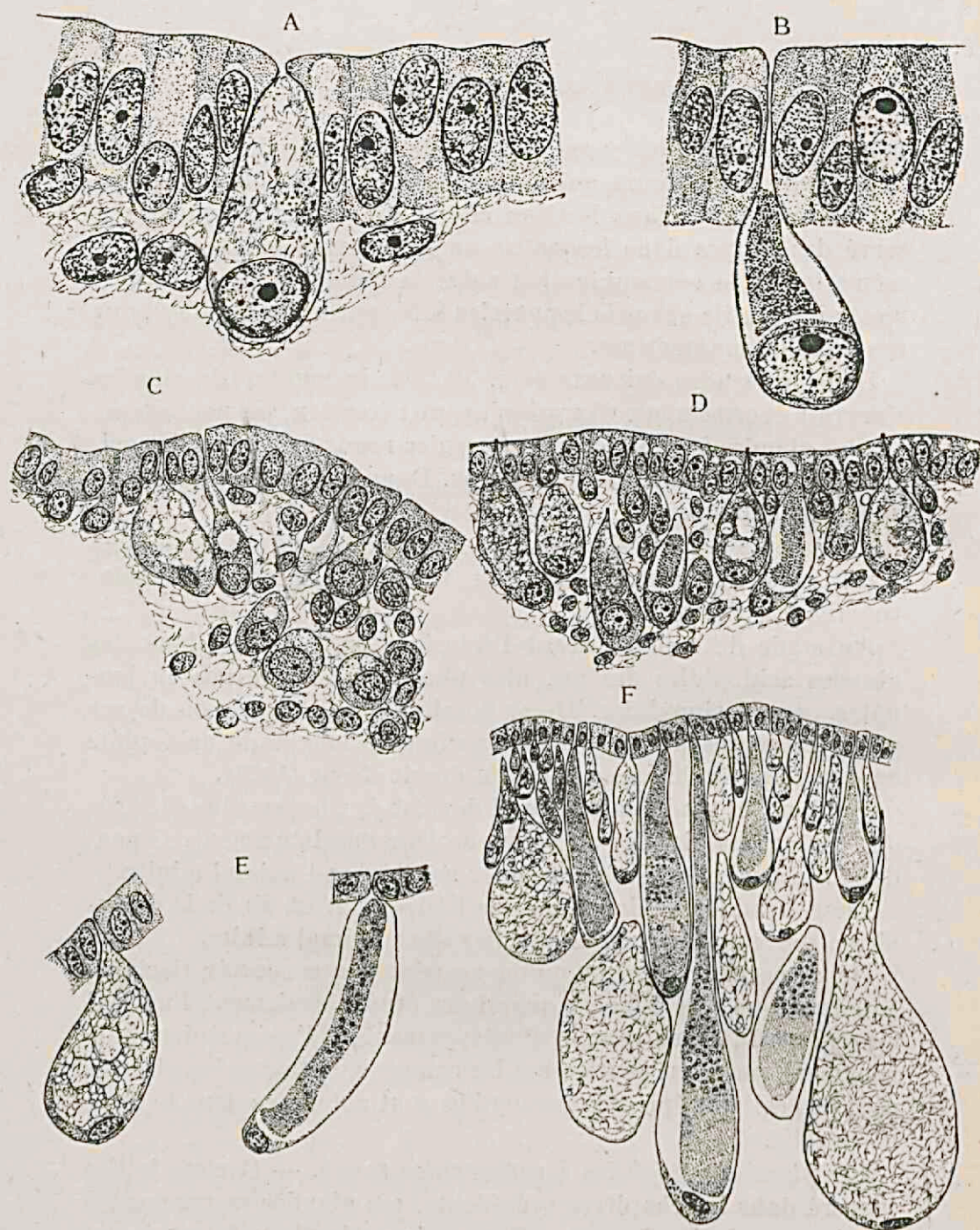


Fig. 12. — *Milax gagates* Draparnaud.

- A. Une glande basophile à corpuscules fusiformes dans le bouclier d'un embryon, 11 jours avant l'éclosion. Fixation : sublimé. Coloration : hémalun-éosine, $\times 1120$.
- B. Une glande acidophile du même embryon, $\times 1120$.
- C. Des glandes acidophiles et des glandes basophiles à corpuscules fusiformes dans le bouclier d'un embryon, 8 jours avant l'éclosion. Fixation : sublimé. Coloration : hémalun-éosine-brun de Bismarck, $\times 535$.
- D. Idem, d'un embryon, 6 jours avant l'éclosion. Fixation : sublimé. Coloration : hémalun-éosine, $\times 465$.
- E. Idem, d'un embryon, 4 jours avant l'éclosion, $\times 535$.
- F. Idem, d'un animal adulte, $\times 225$.

glandes, c'est-à-dire que le noyau d'une cellule épidermique commence à se gonfler, puis descend vers le fond de la cellule qui, elle-même, s'enfonce dans le tissu conjonctif. Dans les figures 13 A, B et C, j'ai figuré quelques stades de ce développement.

Mais pourtant il existe une grande différence entre les glandes basophiles à corpuscules ronds et les deux autres sortes de glandes. Dans ces dernières, la quantité de protoplasme diminue de plus en plus : le noyau de la glande adulte s'aplatit et semble dégénérer. Les glandes basophiles à corpuscules ronds, au contraire, conservent toujours une quantité assez grande de protoplasme ; le noyau reste grand et rond.

Dans la sole ventrale, les glandes se développent surtout après l'éclosion, bien que quelques-unes se développent au même moment que dans les autres endroits.

Dans les figures 13 D et E, j'ai figuré l'aspect transversal de la sole ventrale au moment de l'éclosion (fig. 13, D) et chez l'animal adulte (fig. 13, E) pour montrer l'accroissement énorme des glandes.

Chez l'animal adulte, il est impossible de comprendre l'origine des glandes ; seul, l'examen de l'animal pendant son développement nous le permet.

b) *Agriolimax agrestis* L.

Introduction. — J'ai trouvé des œufs d'*Agriolimax agrestis* L. pondus en mai et au commencement de juin 1932 dans un terrarium où je gardais quelques exemplaires de cette limace. Je cherchais chaque jour les œufs pondus et les mettais dans de petits cristallisoirs sur un peu de mousse humide. Ainsi je connaissais toujours l'âge des embryons.

La plupart des embryons sont sortis des œufs vers le 17^e jour du développement.

Les glandes acidophiles et les glandes basophiles à corpuscules fusiformes. — Le développement des glandes est tout à fait identique à celui que l'on constate chez *Milax gagates* Draparnaud et il suffit de donner quelques observations.

Le début du développement de ces glandes se montrait vers le dixième jour (fig. 14, A) dans le bouclier de l'animal. Deux jours après, les glandes avaient déjà atteint une grandeur considérable (fig. 14, B et C). A ce stade, on voit très nettement la différence entre la forme des glandes basophiles à corpuscules fusiformes et celle des glandes acidophiles.

Les glandes basophiles à corpuscules ronds ne se montraient

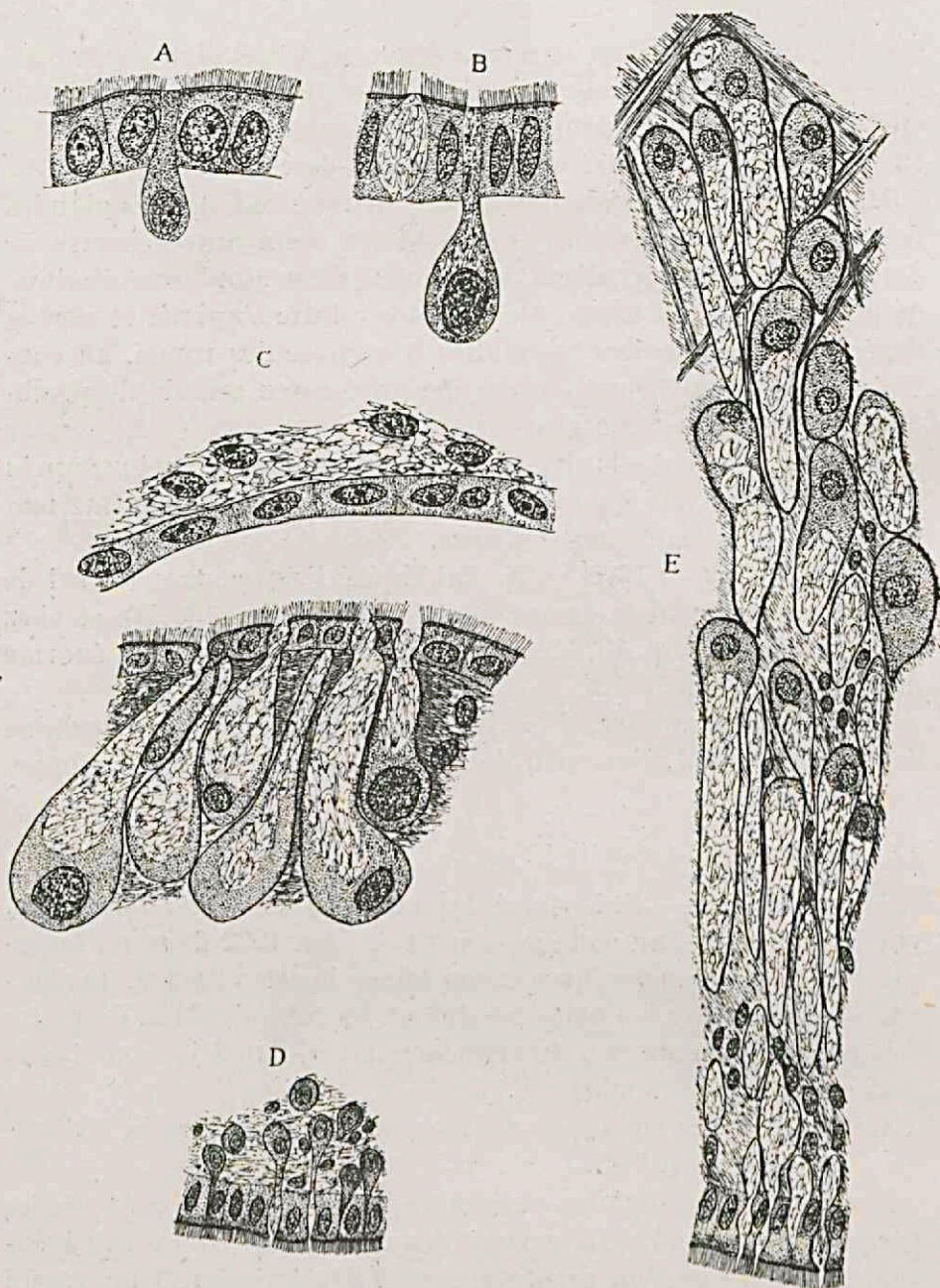


Fig. 13. — *Milax gagates* Draparnaud.

- A. Glande basophile à corpuscules ronds dans le canal respiratoire d'un embryon, 4 jours avant l'éclosion. Fixation : sublimé. Coloration : hémalum-éosine, $\times 840$.
- B. Idem, d'un embryon, 2 jours avant l'éclosion (à gauche on observe l'ouverture d'une telle glande), $\times 840$.
- C. Idem, d'un embryon, au moment de l'éclosion, $\times 840$.
- D. Les mêmes glandes dans la sole ventrale d'un embryon au moment de l'éclosion, $\times 400$.
- E. Idem, d'un animal adulte, $\times 400$.

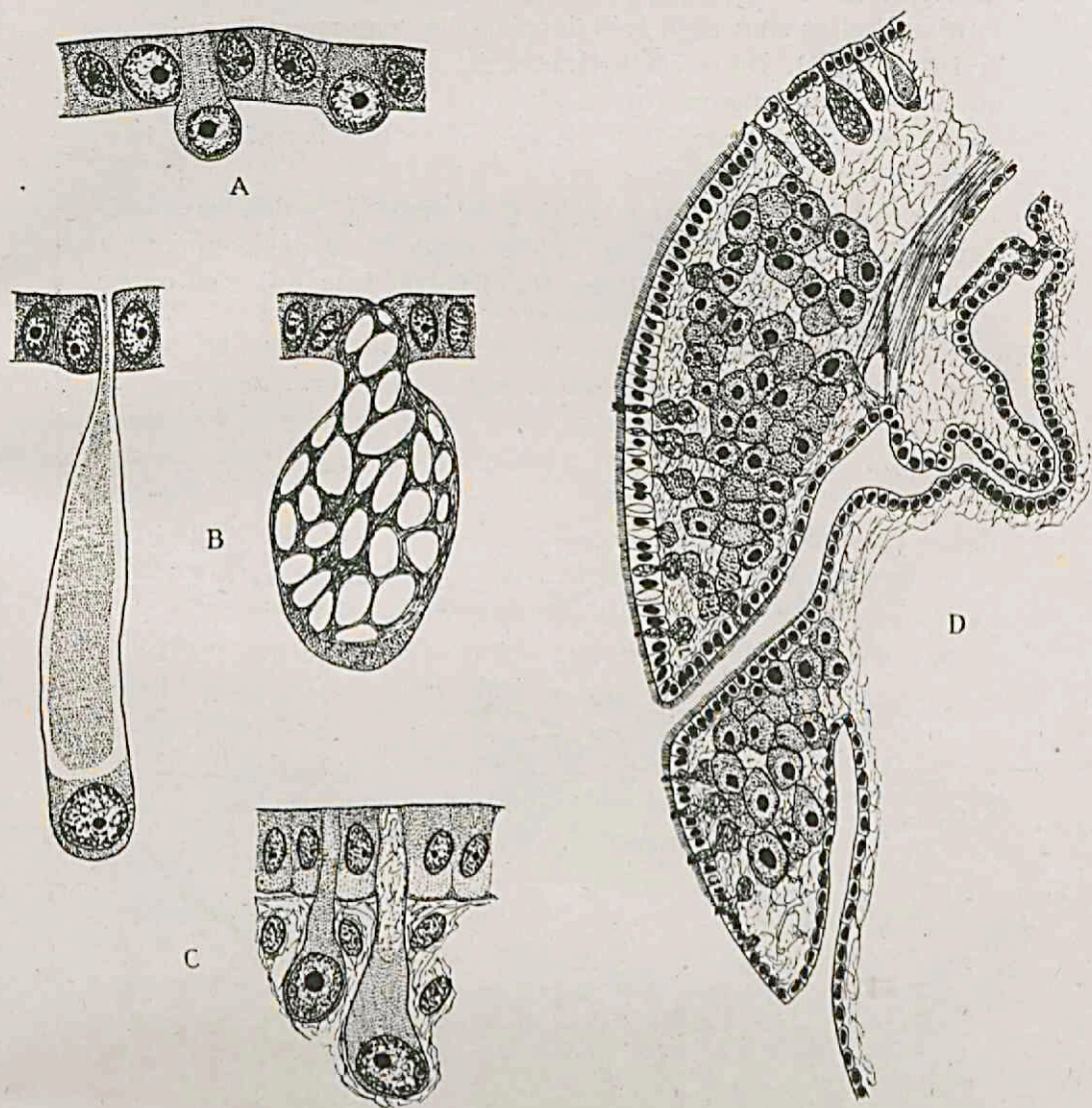


Fig. 14. — *Agriolimax agrestis* L.

- A. Début du développement des glandes dans le bouclier d'un embryon de 10 jours. Fixation : sublimé-alcool-acide acétique. Coloration : hémalun-éosine, $\times 1120$.
- B. Une glande acidophile (à gauche) et une glande basophile à corpuscules fusiformes d'un embryon de 12 jours. Coloration : hémalun-éosine-thionine, $\times 1120$.
- C. Stades plus jeunes des mêmes glandes, $\times 1120$.
- D. Coupe transversale de la région ciliée qui entoure le pneumostome. Fixation : sublimé-alcool-acide acétique. Coloration : hémalun-éosine, $\times 225$.

que chez un embryon de 14 jours, comme nous le verrons dans la description de la glande pédieuse. Au moment de l'éclosion de l'animal, elles sont déjà très développées, comme on le voit dans la figure 14, D. Dans cette figure, on remarque la partie ciliée qui entoure le pneumostome. On peut observer très nettement que dans cette partie ciliée on ne trouve que les glandes basophiles à corpuscules ronds.

Tout comme chez *Milax gagates* Draparnaud, toutes les glandes unicellulaires sont d'origine épidermique et se développent par un accroissement des cellules de l'épithélium qui s'enfoncent dans le tissu conjonctif.

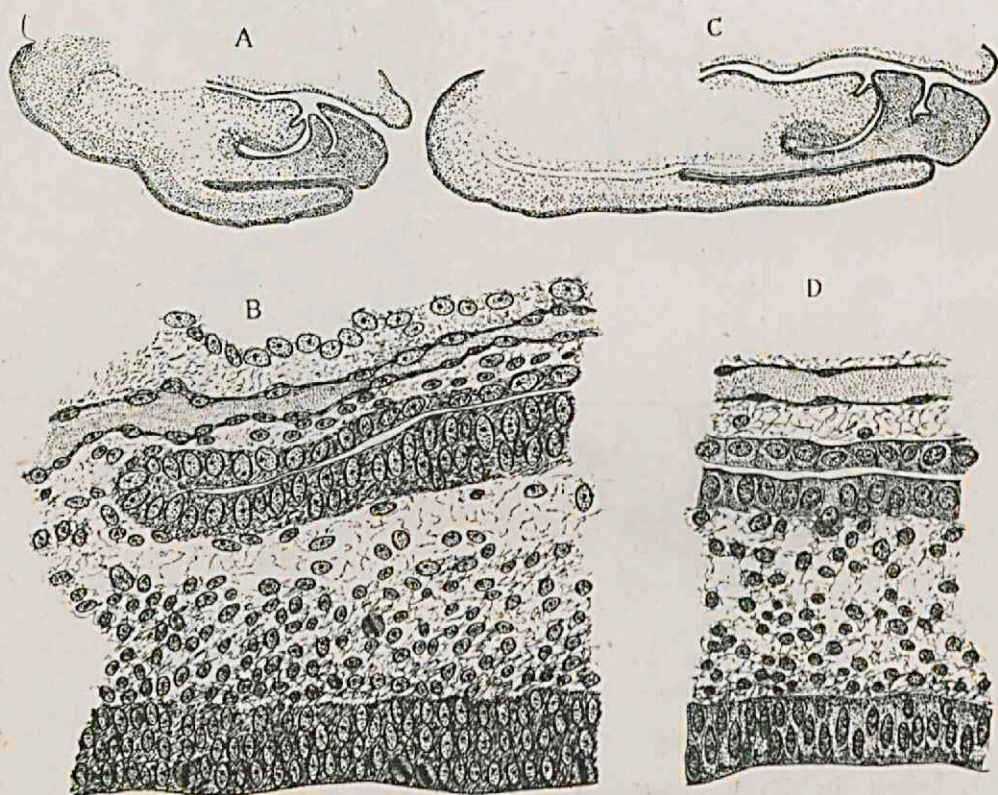


Fig. 15. — *Milax gagates* Draparnaud.

- A. Coupe longitudinale d'un embryon, 11 jours avant l'éclosion. Fixation : sublimé. Coloration : hémalum-éosine, $\times 35$.
- B. La même coupe agrandie, $\times 350$.
- C. Idem, 8 jours avant l'éclosion, $\times 35$.
- D. Idem, agrandie, $\times 350$.

2. — LA GLANDE PÉDIEUSE.

a) *Milax gagates* Draparnaud.

Tous les auteurs sont d'accord sur le premier développement de cette glande. Je peux confirmer leur interprétation, à savoir que le canal abducteur résulte d'une invagination de l'épithélium du bord antérieur du pied. Dans la figure 15, A, j'ai figuré le canal dans une coupe longitudinale à travers un embryon, 11 jours avant l'éclosion. L'épithélium du canal est encore tout à fait semblable à l'épiderme de l'animal; mais on peut y distinguer deux parties différentes. Le plafond du canal forme une couche unicellulaire, ou plutôt uninucléaire, car on n'observe pas les limites cellulaires. Cet épithélium se continue sans changement dans l'épiderme du bout antérieur de l'animal. Le plancher du canal, au contraire, n'est pas du tout unicellulaire (ou uninucléaire).

Tout comme dans la sole ventrale, l'épithélium forme un syncytium avec une masse de noyaux qui se trouvent en deux ou trois couches superposées (fig. 15, B). Il me semble que cet aspect n'est pas le résultat d'une coupe faite obliquement, car la même coupe traverse l'œsophage, le sac radulaire et le canal de la glande pédieuse.

A ce stade, nous ne trouvons aucune indication de glandes ni dans la sole ventrale, ni dans le canal de la glande pédieuse.

Trois jours après (fig. 15, C), le canal est devenu beaucoup plus long et sa structure a considérablement changé (fig. 15, D). Le plafond du canal n'a pas subi de grands changements; on y trouve les limites cellulaires. Mais le plancher n'est plus un syncytium avec deux ou trois couches de noyaux superposées. Sa plus grande partie est devenue une couche unicellulaire et on y observe déjà des cellules qui commencent à s'enfoncer, tout comme je l'ai montré dans le développement des glandes unicellulaires du reste du corps.

L'épithélium de la surface ventrale du pied n'est pas encore une couche unicellulaire, mais il est déjà beaucoup moins épais que dans le stade précédent.

Deux jours après (6 jours avant l'éclosion), l'épithélium continue à se transformer. Celui du plafond du canal s'aplatit de plus en plus. Dans le milieu du plancher, le nombre de cellules qui s'enfoncent augmente toujours (fig. 16, A), tandis que les cellules des bords du plancher s'allongent. Le protoplasme de ces cellules montre à sa partie supérieure une structure filamenteuse (fig. 16, B).

A ce stade, l'épiderme de la sole ventrale est devenu tout à fait unicellulaire (fig. 16, C).

Au stade suivant (deux jours avant l'éclosion), le nombre de cellules qui participent à l'enfoncement augmente rapidement (fig. 16, D). Les cellules des bords du plancher ont perdu leur structure filamenteuse et présentent des cils vibratils (fig. 16, E).

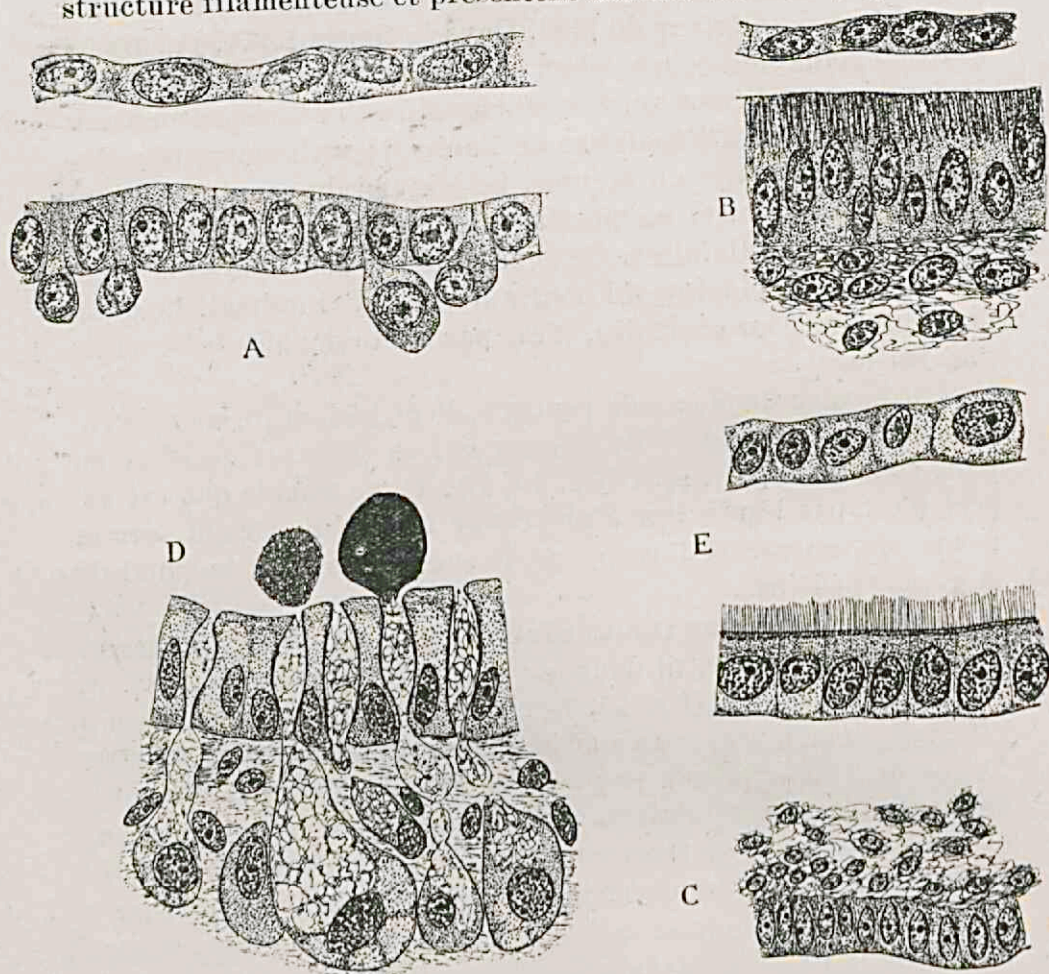


Fig. 16. — *Milax gagates* Draparnaud.

- A. Coupe longitudinale à travers le milieu du canal de la glande pédieuse d'un embryon, 6 jours avant l'éclosion. Fixation: sublimé. Coloration: hémalum-éosine, $\times 1000$.
- B. Coupe longitudinale à travers les parties latérales du plancher du même canal, $\times 1000$.
- C. Coupe longitudinale à travers la sole ventrale du même embryon, $\times 1000$.
- D. Coupe longitudinale à travers le milieu du plancher du canal d'un embryon, 2 jours avant l'éclosion, $\times 1120$.
- E. Coupe longitudinale à travers les parties latérales du plancher du même canal, $\times 1000$.

Il est probable que la structure filamenteuse signalée plus haut possède un rapport avec la formation des cils. Dans le milieu du plancher s'ouvrent les cellules glandulaires qui produisent déjà du mucus. La partie supérieure des glandes forme une petite ampoule entre les cellules épithéliales.

A ce stade, il est déjà très difficile de trouver la communication entre les cellules glandulaires et le canal, surtout chez les cellules glandulaires qui se sont déplacées vers les côtés du canal.

Jamais on n'observe une transformation de cellules mésodermiques en cellules glandulaires. Toutes les cellules glandulaires se développent par enfoncement de cellules épithéliales.

Au moment de l'éclosion, le nombre des cellules glandulaires est déjà si considérable qu'il est impossible de voir leur origine.

Sur une coupe transversale (fig. 17), on constate très nettement que la plupart des cellules glandulaires s'ouvrent au milieu du plancher.

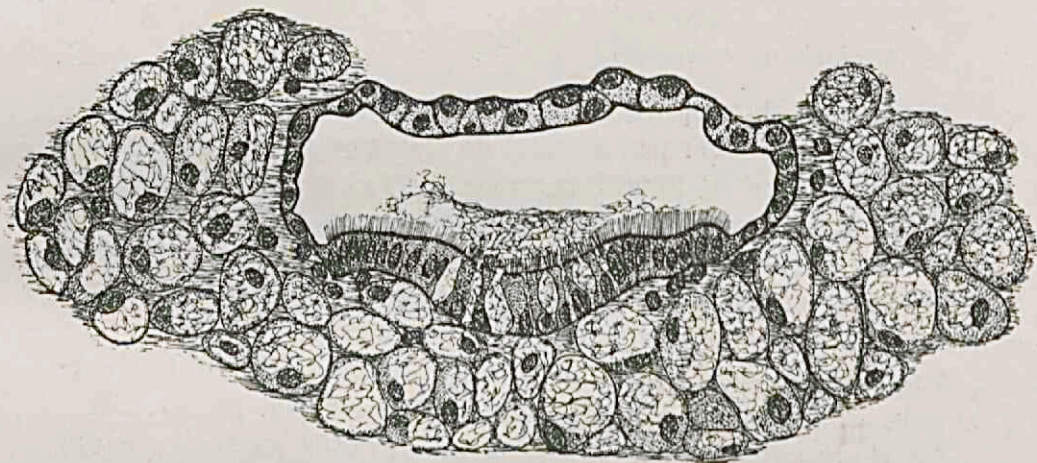


Fig. 17. — *Milax gagates* Draparnaud.
Coupe transversale à travers la glande pédieuse
d'un embryon au moment de l'éclosion. Fixation: sublimé.
Coloration: hémalum-éosine, $\times 400$.

Chez l'animal adulte, cette partie médiane forme un sillon (fig. 18) dans lequel le mucus est transporté par les cils vibratils.

Chez l'animal adulte, les cellules glandulaires forment une masse compacte dans laquelle on ne retrouve pas les canaux abducteurs, mais pourtant il est très probable que ces canaux persistent, tout comme dans les autres glandes basophiles à corpuscules ronds.

Les cellules des soi-disant « masses supérieures » se développent de la même manière dans l'épithélium dorsal à l'ouverture de la glande pédieuse.

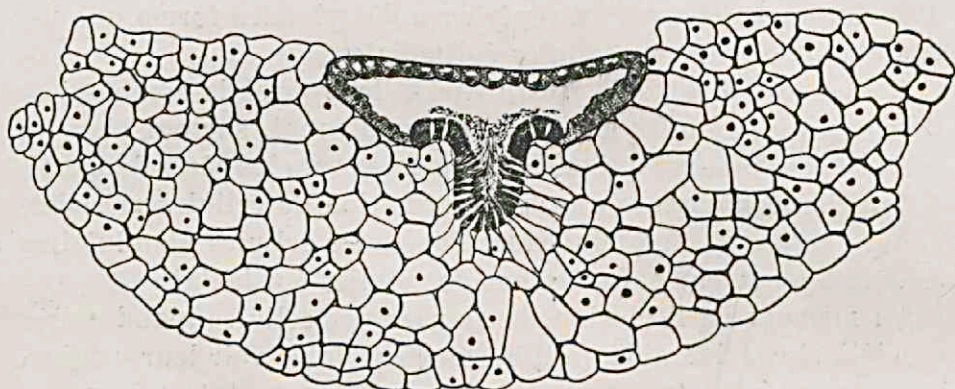


Fig. 18. — *Milax gagates* Draparnaud.
Coupe transversale à travers la glande pédieuse d'un animal adulte.
Fixation : sublimé. Coloration : hémalum-éosine, $\times 70$.

b) *Agriolimax agrestis*.

Bien que le développement de la glande pédieuse d'*Agriolimax agrestis* L. ne diffère pas de celui de *Milax gagates* Draparnaud, il est intéressant de le traiter parce que j'ai surtout observé des coupes transversales, tandis que mes coupes de *Milax* sont presque toutes longitudinales.

Le début de l'invagination du canal se produisait à peu près vers le 10^e jour du développement embryonnaire.

Tout comme chez *Milax*, le plancher du canal et l'épiderme de la sole ventrale sont d'abord multinucléaires (fig. 19, A).

Au stade suivant (12 jours), la plus grande partie du canal est devenue unicellulaire et on observe déjà les limites cellulaires très faibles (fig. 19, B).

Chez un embryon de 14 jours, l'enfoncement des cellules épidermiques a commencé (fig. 19, C) ; on peut déjà observer que les cellules enfoncées ont la tendance de se déplacer vers les côtés.

Le développement des cellules glandulaires se produit tout à fait de la même manière que chez *Milax*.

Au moment de l'éclosion, on peut observer très nettement que dans la partie antérieure la glande s'est déjà développée très fortement (fig. 19b, E), tandis que dans la partie postérieure (fig. 19, D) le canal ne montre ni les cils vibratils ni le sillon muqueux et que les cellules glandulaires sont peu nombreuses.

D. — Conclusion.

J'ai donc montré chez *Milax gagates* Draparnaud et *Agriolimax agrestis* L. : a) que toutes les glandes unicellulaires qui débouchent à l'extérieur sont des cellules épidermiques (ectodermiques) et jamais des cellules mésodermiques ; b) que la glande pédieuse tout entière est d'origine ectodermique ; c) que l'épithélium de la sole ventrale du pied montre au cours de son déve-

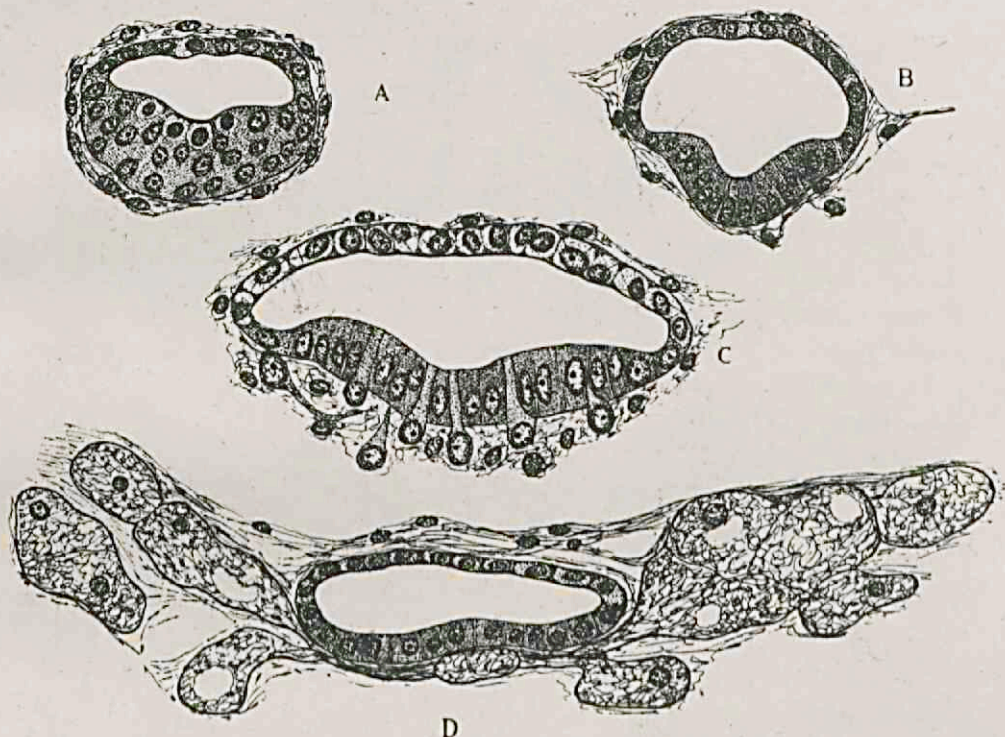


Fig. 19. — *Agriolimax agrestis* L.

- A. Coupe transversale à travers le canal de la glande pédieuse d'un embryon de 10 jours. Fixation : sublimé-alcool. Coloration : hémalum-brun de Bismarck, $\times 400$.
- B. Idem, d'un embryon de 12 jours, $\times 400$.
- C. Idem, d'un embryon de 14 jours, $\times 400$.
- D. Idem, d'un embryon au moment de l'éclosion, partie postérieure, $\times 400$.

loppement un stade acellulaire dans lequel il n'existe pas une couche unicellulaire, mais une couche multinucléaire. Dans les stades plus avancés, cette couche multinucléaire se transforme en une couche unicellulaire. Il semble que cela se produit à cause d'un allongement de l'épithélium pendant la croissance, de sorte que les noyaux se rangent dans une seule couche. Enfin, les li-

mites cellulaires se montrent, mais il persiste probablement un reste du stade syncytial en forme de plasmodies, dont j'ai déjà parlé.

ROHDE (1923) a déjà prétendu que l'ectoderme et l'entoderme forment au début un plasmodium multinucléaire qui se divise secondairement en cellules.

Mes propres recherches correspondent aussi avec les recherches de KATZNELSON (1931) sur l'histogenèse de l'épiderme des

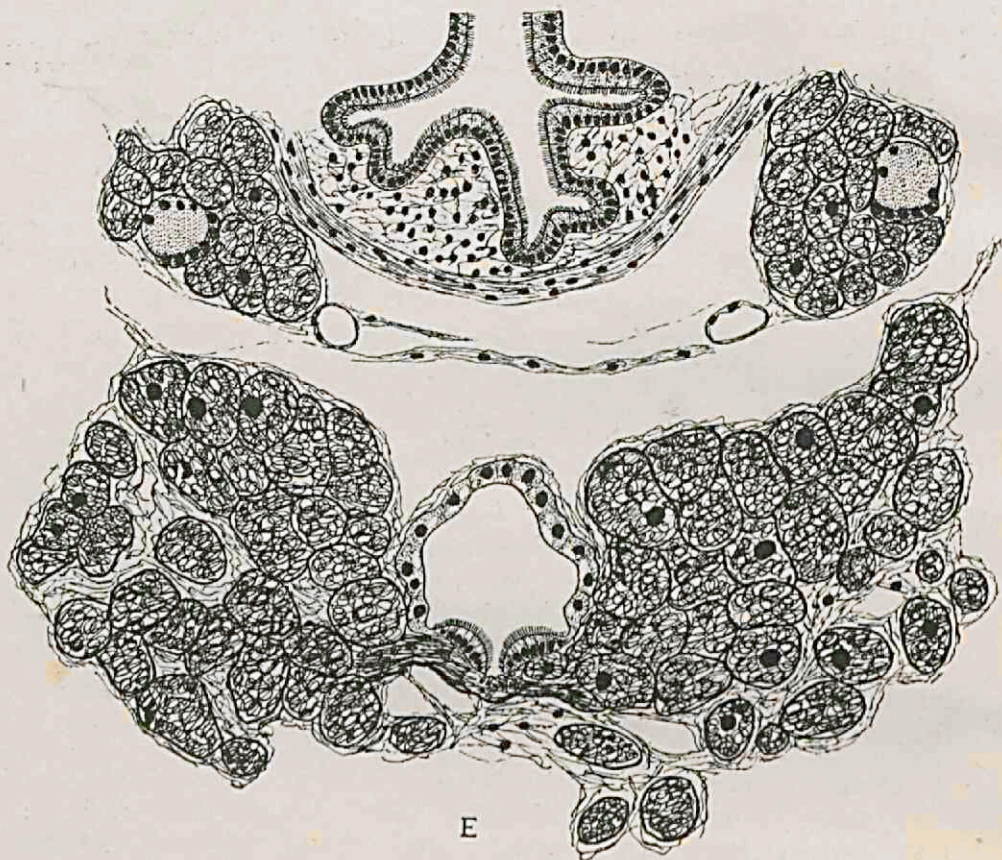


Fig. 19b. — *Agriolimax agrestis* L.

E. Idem; partie antérieure de la même glande (au-dessus de la glande pédieuse on observe des deux côtés de l'œsophage des parties du soi-disant « organe de Semper »), $\times 170$.

urodèles : elles constituent comme celles-ci encore une preuve contre la « théorie cellulaire ».

Enfin, il est nécessaire de discuter les résultats de BARR (1926) sur la glande pédieuse de *Milax sowerbyi* de Férussac, bien que je n'aie pas étudié la même espèce de *Milax* que BARR.

Cet auteur pense que le mucus des cellules glandulaires se ras-

semble dans les espaces intercellulaires; il en dit : « The cells are somewhat irregular in shape and fit into each other, leaving very few intercellular spaces. Such spaces as are present are constant in position, and are found under the floor of the canal and especially under the ciliated humps. They form simple collecting canals with no special lining. » Les espaces dont il parle sont les canaux des cellules glandulaires et ne sont probablement pas du tout intercellulaires.

Il a une idée très singulière en ce qui concerne la manière dont le mucus atteint le canal : « The canal is embedded in the dorsal surface of the gland and its roof is not covered with glandular cells. It is formed by a single layer of large cells which excrete the slime secreted by the cells of the gland. » On ne comprend pas très bien comment il s' imagine un tel processus. D'abord, il dit que le mucus se rassemble surtout dans les espaces intercellulaires au-dessous de la glande et ensuite il affirme que le mucus est excrété par le plafond du canal. Il est possible que les cellules du plafond aient une fonction excrétrice, mais en tout cas ce n'est pas le mucus qui est excrété. En effet, le mucus ne sort pas par l'intermédiaire d'autres cellules; il se déverse directement dans le canal sécréteur par ses propres orifices.

VI. Résumé.

1. — J'ai étudié les glandes unicellulaires et les soi-disant glandes multicellulaires de la peau d'un certain nombre de mollusques terrestres (voir chapitre II).

2. — La comparaison des glandes étudiées « in vivo » avec les glandes examinées après fixation montre qu'il est impossible d'étudier la véritable structure du produit de sécrétion et sa formation sur un matériel fixé.

3. — Chez toutes les espèces de Gastéropodes étudiés, on trouve trois sortes de glandes unicellulaires : *a*) des glandes basophiles à corpuscules fusiformes qui se colorent en brun avec la coloration double hémalun-brun de Bismarck; *b*) des glandes basophiles à corpuscules ronds qui se colorent en bleu avec la coloration double hémalun-brun de Bismarck; *c*) des glandes acidophiles à contenu finement granuleux (chez *Helix pomatia* L. se trouvent en plus des glandes pigmentaires).

4. — La plupart des soi-disant glandes multicellulaires ne sont que des masses de glandes unicellulaires (à savoir des glandes basophiles à corpuscules ronds). Seulement la glande pédieuse est peut-être une glande unique.

5. — Toutes les glandes décrites sont d'origine ectodermique.

Musée royal d'Histoire naturelle, Bruxelles.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AGASSIZ, L., 1856, *Ueber das Wassergefäßsystem der Mollusken.* — Zeitschr. wiss. Zool. 7.
- ALLMANN, G. J., 1896, *Note on the formation of the epiphragm of Helix aspersa.* — Journ. Linn. Soc. London. Zoology. 25.
- ANDRÉ, E., 1894, *Recherches sur la glande pédieuse des Pulmonés.* — Rev. Suisse Zool. 2.
- 1898, *La fossette triangulaire caudale de l'Arion rufus.* — Ibidem. 5.
- APATHY, I., 1887/88, *Studien über die Histologie der Najaden.* — Biol. Centralbl. 7.
- BABOR, J. F., 1895, *Ueber die wahre Bedeutung des sogenannten semperschen Organes der Stylommatophoren.* — Sitzungsber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Cl. I. Nr. 34. Prag.
- BAECKER, R., 1932, *Die mikromorphologie von Helix pomatia und einigen anderen Stylommatophoren.* — Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. 29 (vide Rotarides, 1932).
- BAER, K. E. von, 1826, *Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Muscheln und über ein system von Wassergefäßen in diesen Tieren.* — Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde (v. Froriep.) 13.
- BARFURTH, D., 1881, *Der Kalk in der Leber der Helicinen und seine biologische Bedeutung.* — Zool. Anz. 4.
- 1883, *Ueber den Bau und die Tätigkeit der Gastropodenleber.* Arch. f. mikr. Anat. 22.
- 1883/84, *Der phosphorsäure Kalk der Gastropodenleber.* — Biolog. Centralbl. 3.
- BARR, R. A., 1926, *Some observations on the pedal gland of Milax.* — Quart. Journ. Micr. Sc. 70.
- 1928, *Some notes on the mucous and skin glands of Arion ater.* — Ibidem. 71.
- BECK, K., 1912, *Anatomie deutscher Buliminusarten.* — Jen. Zeitschr. Naturw. 48 (N. F. 41.).
- BENEDEN, P. J. van, 1845, *Ueber die Circulation bei den niederen Tieren.* — Neue Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde (v. Froriep) 34.
- 1845a, *Die Circulation in den niedrig organisirthen Tieren.* — Ibidem. 37.
- BIEDERMANN, W., 1886, *Zur Histologie und Physiologie der Schleimsekretion.* — Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. math.-naturw. Kl. 94. Wien.
- BLAINVILLE, H. M. Ducrotay de, 1825. *Manuel de Malacologie et de Conchyliologie.* — Paris.

- BLOCHMANN, Fr., 1883, *Ueber die Drüsen des Mantelrandes bei Aplysia und verwandten Formen*. — Zeitschr. wiss. Zool. 38.
- BOLL, F., 1869, *Beiträge zur vergleichenden Histologie der Molluskentypen*. — Arch. f. mikr. Anat. 5. Suppl.
- BOUCHARD-CHANTEREAUX, 1861, *Observations sur les Hélices saxicaves du Boulonnais*. — Ann. sc. nat. Zool. (4) 16.
- 1879, *Observations sur divers Mollusques marins du Boulonnais*. — Journ. de Conch. 27.
- BROCK, J., 1883, *Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken*. — Zeitschr. wiss. Zool. 39.
- 1886, *Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylommatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme*. — Ibidem. 44.
- BROCKMEIER, H., 1929, *Landschnecken mit Gehäuse als Reagenz auf kohlen Säuren Kalk*. — Natur und Museum. 59.
- BUCHNER, O., 1890, *Beiträge zur Kenntniss des Baues einheimischer Planorbiden*. — Leipzig (Diss.).
- BURKHARDT, Fr., 1916, *Das Körperepithel von Helix pomatia*. — Marburg (Diss.).
- CAILLIAUD, F., 1850, *Nouvelles observations au sujet de la perforation des pierres par les mollusques*. — Journ. de Conch. 1.
- CARRIÈRE, J., 1878, *Ueber den Fuss der Muscheln*. — Zool. Anz. 1.
- 1881/82, *Haben die Mollusken ein Wassergefäßssystem?* — Biolog. Centralbl. 1.
- 1882, *Die Fussdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefäßssystem der Lamellibranchier und Gastropoden*. — Arch. f. mikr. Anat. 21.
- 1883, *Die Wasseraufnahme bei Mollusken*. — Zool. Anz. 6.
- CATTIE, J. Th., 1883, *Ueber die Wasseraufnahme der Lamellibranchiaten*. — Zool. Anz. 6.
- CHENU, J. C., 1859, *Manuel de Conchyliologie*. — Paris.
- CHIAJE, St. delle, 1841, *Descrizione e notomia degli animali invertebrati*. II. — Napoli.
- CLAPARÈDE, 1858, *Beitrag zur Anatomie des Cyclostoma elegans*. — Arch. f. Anat. u. Physiol.
- CUÉNOT, L., 1892, *Etudes physiologiques sur les Gastéropodes Pulmonés*. — Arch. de Biol. 12.
- 1900, *Excrétion chez les Mollusques*. — Ibidem. 16.
- DAWYDOFF, C., 1928, *Traité d'embryologie comparée des invertébrés*. — Paris.
- DEGNER, E., 1928, *Ueber das Fleisch- und Kalkbedürfnis von Cepaea nemoralis L.* — Arch. f. Molluskenk. 60.
- DESHAYES, 1850, *Quelques observations au sujet de la perforation des pierres par les mollusques*. — Journ. de Conch. 1.
- 1850a, *Note sur la position de l'organe de l'odorat chez les Mollusques Gastéropodes terrestres*. — Ibidem. 1.
- ECKARDT, E., 1914, *Beiträge zur Kenntnis der einheimischen Vitrienen*. — Jen. Zeitschr. Naturw. 51 (N. F. 44).
- EDWARDS, H. Milne, 1845, *Ueber die Circulation der Weichthiere*. —

- Neue Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde. 34.
- FISCHER, P., 1853, *De l'épiphragme et de sa formation*. — Journ. de Conch. 4.
- 1862, *Observations sur les Hélices saxicaves du Boulonnais*, par M. Bouchard-Chantereaux. — Ibidem. 10.
- 1887, *Manuel de Conchyliologie*. — Paris.
- FISCHER, P. H., 1922, *Sur les Gastéropodes perceurs*. — Journ. de Conch. 67.
- FLEISCHMANN, A., 1885, *Die Bewegung des Fusses der Lamellibranchiaten*. — Zeitschr. wiss. Zool. 42.
- 1888, *Die Wasseraufnahme bei Mollusken*. — Biolog. Centralbl. 7.
- FLEMMING, W., 1870, *Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken*. — Arch. f. mikr. Anat. 6.
- 1877, *Ueber Binde substanz und Gefässwandung im Schwellgewebe der Muscheln*. — Ibidem. 13.
- FLÖSSNER, W., 1914, *Der Winterdeckel von Helix pomatia*. — Zool. Anz. 43.
- 1915, *Zur Biologie, Struktur und Bildungsweise des Winterdeckels von Helix pomatia*. — Ibidem. 45.
- 1916, *Zur Bildung des Epifragmas von Helix pomatia*. — Ibidem. 46.
- FOL, H., 1879/80, *Etudes sur le développement des Mollusques*. 3. *Sur le développement des Gastéropodes Pulmonés*. — Arch. de Zool. exp. et gén. 8.
- FRENZEL, J., 1883/84, *Ueber die sogenannten Kalkzellen der Gastropodenleber*. — Biolog. Centralbl.
- GASPARD, B., 1829, *Ueber die Physiologie der Weinbergschnecke*. — Isis (von Oken).
- GERMAIN, L., 1930/31, *Faune de France*. — Paris.
- GRAY, J. E., 1837/38. London Medical Gazette. 1.
- GRIESBACH, H., 1883, *Die Wasseraufnahme bei den Mollusken*. — Zool. Anz. 6.
- 1883a, *Ueber das Gefässsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden*. — Zeitschr. wiss. Zool. 38.
- HAFFNER, K. von, 1924, *Ueber den Darmkanal von Helix pomatia L.* Ibidem. 121.
- HAMMARSTEN, O., 1885, *Studien über Mucin und mucinähnliche Substanzen*. — Arch. f. d. ges. Physiol. 36.
- HARLÉ, E., 1900, *Rochers creusés par les colimaçons à Salies du Salat (Haute-Garonne)*. — Bull. Mus. hist. nat. Paris. 6.
- HERFS, A., 1922, *Studien an den Hautdrüsen der Land- und Süßwassergastropoden*. — Arch. f. mikr. Anat. 96.
- 1922a, *Ueber einige drüsig differenzierte Epithelien bei Schnecken*. — Zool. Jahrb. Anat. 43.
- 1925, *Studien über die Verteilung und die ökologische Bedeutung des Flimmerepithels auf der Haut unserer Land- und Süßwassergastropoden*. — Verh. d. naturhist. Ver. d. preuss. Rheinlande. 82.

- HIRSCH, G. C., 1917, *Die Ernährungsbiologie fleischfressender Gastropoden. 2. Teil.* — Zool. Jahrb. Allgem. Zool. und Phys. 36.
- 1929, *Structuur.* — Leerboek der algemeene Dierkunde. Utrecht.
- HOFFMANN, H., 1925, *Mollusca.* — Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. III.
- 1931, *Leitfaden für histologische Untersuchungen.* — Jena.
- HOUSSAY, F., 1884, *Recherches sur l'opercule et les glandes du pied.* — Arch. de Zool. exp. et gén., série 2, vol. 2.
- HOYER, H., 1890, *Ueber den Nachweis des Mucins in den Geweben mittelst der Färbemethode.* — Arch. f. mikr. Anat. 36.
- IHERING, H. von, 1875, *Ueber die Entwicklungsgeschichte von Helix.* — Jen. Zeitschr. Naturw. 9.
- 1876, *Die Ontogenie von Cyclas und die Homologie der Keimblätter bei den Mollusken.* — Zeitschr. wiss. Zool. 26.
- 1878, *Hautdrüsen und Hautporen bei Gastropoden.* — Zool. Anz. 1.
- JOBERT, 1871, *Contribution à l'étude du système nerveux sensitif.* — Journ. d'anat. et de physiol. 2.
- KATZNELSON, Z. S., 1931, *Histogenese der Epidermis bei Urodelen.* — Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch. 23.
- KEBER, 1851, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichthiere.* — Königsberg.
- KEFERSTEIN, W., 1862/66, *Mollusca.* — Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs.
- KELLOG, J. L., 1915, *Ciliary Mechanism of Lamellibranchs.* — Journ. of Morph. 26.
- KISKER, L. G., 1923, *Ueber Anordnung und Bau der interstitiellen Bindesubstanzen von Helix pomatia L.* — Zeitschr. wiss. Zool. 121.
- KLEEBOEG, 1830, *Eine bisher unbekannte Drüse in verschiedenen Gastropoden.* — Isis (von Oken). 23.
- KORSCHULT, E. und HEIDER, K., 1893, *Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Spezieller Theil. H. 3.*
- KRIJGSMAN, B. J., 1925, *Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei Helix pomatia. I. Die natürlichen Bedingungen.* — Zeitschr. f. vergl. Physiol. 2.
- 1928, *Idem. II. Sekretion, Resorption und Phagocytose.* — Ibidem. 8.
- KÜHN, W., 1914, *Beiträge zur Biologie der Weinbergschnecke.* — Zeitschr. wiss. Zool. 109.
- KÜHNELT, W., 1932, *Ueber Kalklösung durch Landschnecken.* — Zool. Jahrb. Syst. 63.
- KÜNKEL, K., 1899, *Die Wasseraufnahme bei Nacktschnecken.* — Zool. Anz. 22.
- 1903, *Zuchtversuche mit linksgewundenen Weinbergschnecken.* — Ibidem. 26.
- 1903a, *Zur Locomotion unserer Nacktschnecken.* — Ibidem. 26.
- 1904, *Zur Biologie von Limax variegatus.* — Ibidem. 27.
- 1916, *Zur Biologie der Lungenschnecken.* — Heidelberg.

- LACAZE-DUTHIERS, L. de, 1860, *Anatomie et embryogénie des Vermets*. — Ann. sc. nat. Zool. (4) 13.
- LAMY, E., 1930, *Quelques mots sur la lithophagie chez les Gastéropodes*. — Journ. de Conch. 74.
- LANGERON, M., 1925, *Précis de microscopie*. — Paris.
- LEIDY, J., 1846, *On the situation of the olfactory sense in the terrestrial tribe of the Gasteropodous Mollusca*. — Proc. Acad. of Philadelphia. 3.
- LEVENE, P. A., 1925, *The mucoproteids of the snails, Helix aspersa and Helix pomatia*. — The Journ. of biol. chem. 65.
- LEYDIG, F., 1876, *Die Hautdecke und Schale der Gastropoden nebst einer Uebersicht der einheimischen Limacinen*. — Arch. f. Naturgesch. 42.
- LIST, H. J., 1887, *Zur Kenntniss der Drüsen im Fusse von Tethys fimbriata L.* — Zeitschr. wiss. Zool. 45.
- MATTHES, W., 1914/15, *Beiträge zur Anatomie von Helix pisana Müller*. — Jen. Zeitschr. Naturw. 53 (N. F. 46).
- MAYER, P., 1895, *Ueber Schleimfärbung*. — Mitt. Zool. Stat. Neapel. 12.
- MECKEL, H., 1846, *Micrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere*. — Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Medic. (Müller's Arch. f. Physiol.).
- MEISENHEIMER, J., 1912, *Die Weinbergschnecke Helix pomatia L.*
- NALEPA, A., 1883, *Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren*. — Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. math.-naturw. Kl. 87. Wien.
- 1883a, *Die intercellularräume des Epithels und ihre physiologische Bedeutung bei den Pulmonaten*. — Ibidem. 88.
- PETERSEN, H., 1922, *Histologie und mikroskopische Anatomie*.
- PLATE, L., 1891, *Studien über opisthopneumone Lungenschnecken*. I. *Die Anatomie der Gattungen Daudebardia und Testacella*. — Zool. Jahrb. Anat. 4.
- 1894, Idem. II. *Die Oncidiiden*. — Ibidem. 7.
- 1898, *Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden*. — Ibidem. 11.
- 1922, *Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre*.
- PRENANT, M., 1924, *Contributions à l'étude cytologique du calcaire*. Bull. Biol. de la France et de la Belgique. 58.
- ROBERTSON, 1853, *Sur la perforation des pierres par le Pholas dactylus*. — Journ. de Conch. 4.
- ROHDE, E., 1923, *Der plasmoidale Aufbau des Tier- und Pflanzenkörpers*. — Zeitschr. wiss. Zool. 120.
- ROMEIS, B., 1932, *Taschenbuch der mikroskopischen Technik* (13^e Aufl.).
- ROTARIDES, M., 1927, *Zur Biologie einer Nacktschnecke (Limax flavus L.)*. — X^e Congr. intern. de Zool. Budapest. II.
- 1928, *Die technischen Verfahren in der Malakozoologie*. — Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. 45.
- 1930, *Beiträge zur Kenntniss der Anatomie von Limax flavus L.* — Acta biologica. 1.
- 1931, *Fühlermissbildungen bei Schnecken*. — Ibidem. 2.

- 1931a, *Beiträge zur Kenntnis der Körperwandstruktur und deren ökologischen Bedeutung bei einigen Landlungenschnecken*. — Arb. d. I Abt. des Ungarischen Biol. Forschungsinst. 4.
- 1932, *Zur Kenntnis der sogenannten Riesenzellen des Landschnecken-Fühlers*. — Ibidem. 5.
- ROTH, H., 1929, *Zur Kenntnis des Epithels und der Entwicklung der einzelligen Hautdrüsen von Helix pomatia L.* — Zeitschr. wiss. Zool. 135.
- SAINT-SIMON, M. de, 1852, *Observations sur la glande caudale de l'Arion rufus*. — Journ. de Conch. 3.
- SARASIN, P. B., 1883, *Ueber die Sinnesorgane und die Fussdrüse einiger Gastropoden*. — Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. 6.
- SCHIEMENZ, P., 1884, *Ueber Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden (einschliesslich der Pteropoden)*. — Mitt. Zool. Stat. Neapel. 5.
- SCHNEIDER, K. C., 1902, *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere*. — Jena.
- SCHULZE, F. E., 1867, *Epithel- und Drüsenzellen*. — Arch. f. mikr. Anat. 3.
- SCHULTZE, M., 1867, *Ueber sezernierende Zellen in der Haut von Limax*. — Ibidem. 3.
- SEMPER, C., 1857, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten*. — Zeitschr. wiss. Zool. 8.
- SIEBOLD, K. Th., 1848, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere*. I.
- SIMROTH, H., 1876, *Ueber die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere*. — Zeitschr. wiss. Zool. 26.
- 1878, *Die Tätigkeit der willkürlichen Muskulatur unserer Landschnecken*. — Ibidem. 30. Suppl.
- 1879, *Die Bewegung unserer Landschnecken*. — Ibidem. 32.
- 1881, *Ueber die Bewegung und das Bewegungsorgan des Cyclostoma elegans*. — Ibidem. 36.
- 1881a, *Die Fussdrüsen der Valvata piscinalis*. — Zool. Anz. 4.
- 1885, *Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken*. — Zeitschr. wiss. Zool. 42.
- 1909, *Mollusca*. — Bronn's Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs. III.
- SOCHACZEWER, D., 1881, *Das Riechorgan der Landpulmonaten*. — Zeitschr. wiss. Zool. 35.
- 1882, *Erwiderung*. — Ibidem. 36.
- SWAMMERDAM, J., 1737, *Bybel der Natuure*. — Leyden.
- TECHOW, G., 1911, *Zur Regeneration des Weichkörpers bei den Gastropoden*. — Arch. f. Entwicklungsmech. 31.
- THIELE, J., 1897, *Beiträge zur Kenntnis der Mollusken*. III. *Ueber Hautdrüsen und ihre Derivate*. — Zeitschr. wiss. Zool. 62.
- UNGER, F. F., 1827, *Anatomisch-physiologische Untersuchung über die Teichmuschel (Anodonta anatina)*. — Wien (Diss.).
- WAECHTLER, W., 1929, *Anatomie und Biologie der augenlosen Landlungenschnecke Caecilioides acicula Müller*. — Zeitschr. f. Morph. u. Oek. d. Tiere. 13.

- 1929a, *Eine merkwürdige Missbildung der Augenträger und der Radula einer Landlungenschnecke.* — Zool. Anz. 83.
- WILLE, J., 1914/15, *Untersuchungen über den anatomischen Bau der Lungenschnecke Stenogyra decollata L.* — Jen. Zeitschr. Naturw. 53 (N. F. 46).
- YUNG, E., 1911, *Anatomie et malformations du grand tentacule de l'escargot (Helix pomatia L.).* — Rev. Suisse Zool. 19.
- ZILL, R., 1924, *Die subepithelialen Hautdrüsen von Helix pomatia und einigen anderen Landgehäuseschnecken.* — Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 71.
-

STELLINGEN.

I.

De huidklieren der Gastropoda ontstaan uit het ectoderm.

II.

De meeste zoogenaamde meercellige klieren in de huid der Gastropoda zijn slechts opeenhooping van eencellige klieren; namen als « orgaan van Semper », « lippenklier », enz., die men aan deze kliermassa's heeft gegeven, dienen dus te vervallen.

III.

De door Zill beschreven « kalkklieren » zijn ten deele identiek met de door hem beschreven eiwitklieren, ten deele zijn het met kalk gevulde bindweefselcellen, die niets met de eencellige huidklieren te maken hebben.

IV.

De hypothese van Sinitsin over de draaiing van de ingewandszak der Mollusca is gebaseerd op een ongeoorloofde redeneering.

V.

De veronderstelling van Robson, dat de verdeeling in reeksen van de radula der Octopoda toe te schrijven zou zijn aan een regelmatige vernieuwing der odontoblasten, is niet juist.

VI.

De beteekenis der trilharen in verband met de voortbeweging der Gastropoda is niet voldoende bestudeerd.

VII.

De onderzoekingen van von Brand bewijzen niet, dat de parasieten, die in den darm en de lever van verschillende zoogdieren leven, hoofdzakelijk een anoxybiotische stofwisseling bezitten.

VIII.

Het bestaan van specifieke wondstoffen bij Avena is niet bewezen.

IX.

Het is bewezen, dat haver- en bietennematoden niet identiek zijn.

