

## SYNTHÈSE

### De la structure tissulaire à la réalisation des fonctions chez les Gastéropodes Pulmonés (II)<sup>1</sup>

#### Éléments d'histologie et de physiologie des espèces *Helix aspersa* et *Helix pomatia*

par Sandrine HEUSSER<sup>2</sup> et Henri-Gabriel DUPUY<sup>2</sup>

#### Résumé

L'organisation anatomique des Gastéropodes Pulmonés est examinée à partir des exemples de deux espèces courantes, l'Escargot petit-gris (*Helix aspersa*) et l'Escargot de Bourgogne (*Helix pomatia*). La structure générale, la constitution tissulaire et quelques particularités cytologiques des systèmes, appareils et organes sont décrites sur la base de coupes histologiques. La relation entre les structures aux différentes échelles et la physiologie des animaux est soulignée, de même que le lien avec la position systématique.

Sont successivement explorés :

- le tégument et ses différenciations (partie I) ;
- les appareils digestif, respiratoire, excréteur et les fonctions de nutrition (partie I) ;
- les appareil circulatoire, système nerveux et les fonctions de relation (partie II) ;
- l'appareil génital et la fonction de reproduction (partie II).

#### 4- L'appareil circulatoire, le système nerveux et les fonctions de relation

##### a. Appareil circulatoire : situation du cœur (*Helix pomatia*) (fig. 4a)

Le cœur est situé en position postérieure au-dessus de la masse viscérale, à proximité du rein et en arrière du poumon. Il est enfermé dans un péricarde délimitant une cavité péricardique, dérivée du cœlome.

Deux chambres le composent :

- une oreillette, recevant l'hémolymphe de la veine pulmonaire ;
- un ventricule, propulsant l'hémolymphe dans une aorte antérieure irriguant la région céphalique et une aorte postérieure se ramifiant dans la masse viscérale.

Oreillette et ventricule communiquent, mais peuvent être isolés l'une de l'autre par le jeu d'une valvule auriculo-ventriculaire. Ce dispositif empêche le reflux de l'hémolymphe vers l'oreillette lors de la systole ventriculaire.

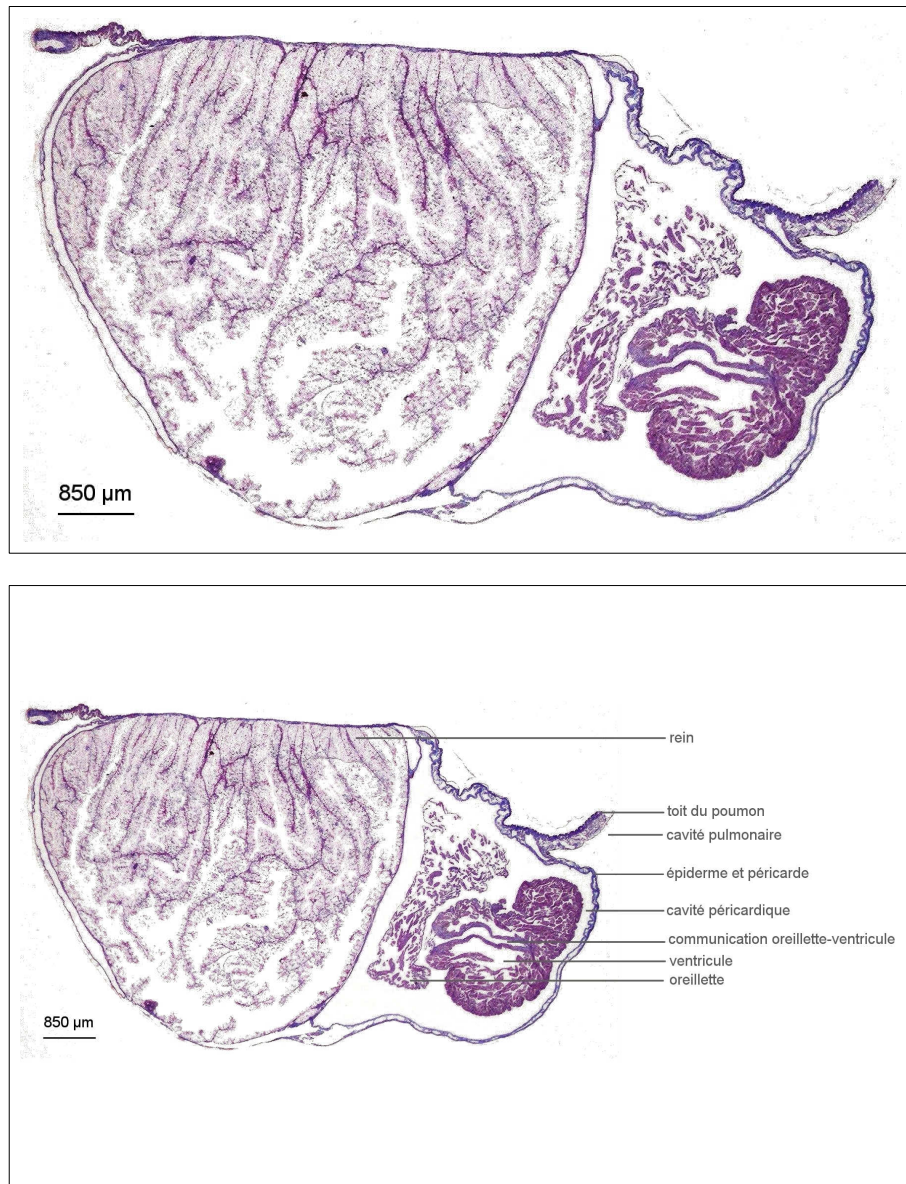
Propulsée par les contractions du ventricule, l'hémolymphe est acheminée dans l'ensemble du corps par les vaisseaux artériels, représentés par les aortes et leurs ramifications. En périphérie, elle quitte le réseau des artéioles et gagne des lacunes, espaces ménagés dans le tissu conjonctif. Elle est ensuite drainée par un ensemble de veines afférentes qui l'acheminent vers le poumon où elle subit l'hématose. Reprise par des veines efférentes convergeant en une veine pulmonaire, elle retourne alors au cœur, au niveau de l'oreillette. L'hémolymphe contient un pigment respiratoire, l'hémocyanine, assurant vraisemblablement le transport du dioxygène.

Le rein communique avec la cavité péricardique par l'orifice réno-péricardique. Le rôle fonctionnel de ce dernier est réduit, le rein réalisant la production de l'urine à partir de l'hémolymphe circulant dans les veines de la masse viscérale et les veines pulmonaires.

---

<sup>1</sup> Voir première partie : *Folia conchyliologica*, 10 : 3-25.

<sup>2</sup> École normale supérieure de Lyon – site Monod, 15 parvis René Descartes, BP 7000, 69 342 Lyon cedex 07



**Figure 4a : Localisation du cœur (*Helix pomatia*)**  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

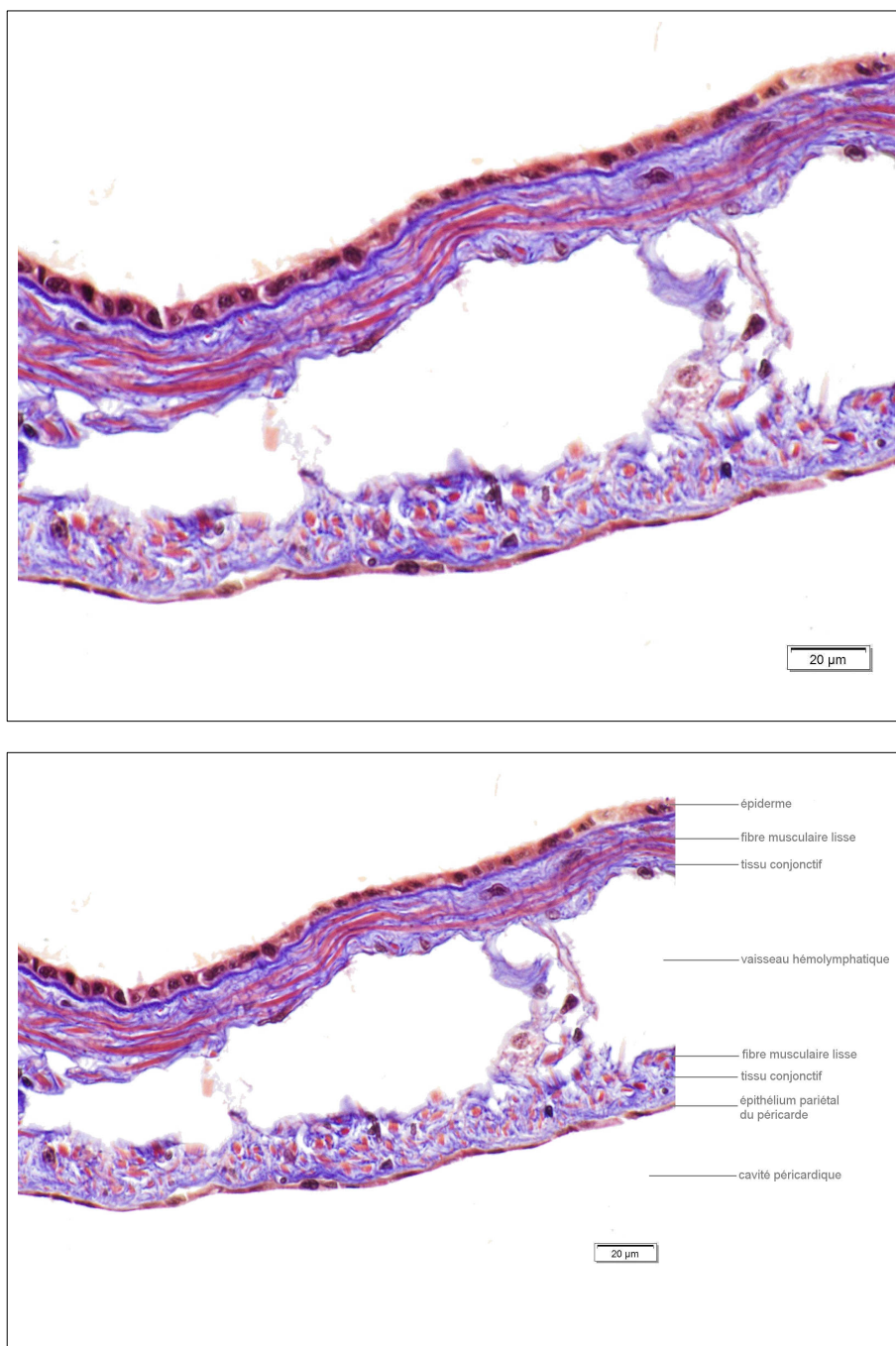
Le péricarde enveloppant le cœur est localisé sous l'épiderme et le tissu conjonctif sous-jacent. Ce dernier est associé à des fibres musculaires lisses d'orientations diverses, et contient des vaisseaux hémolymphatiques bien développés.

Le péricarde apparaît composé de deux épithéliums, simples et cubiques, l'un situé à proximité de l'épiderme (épithélium pariétal du péricarde) et l'autre localisé au contact du myocarde (épicarde, voir figure 4b). Ils délimitent ensemble la cavité péricardique.

La circulation de l'hémolymphe ainsi organisée est unidirectionnelle. Elle détermine deux compartiments au sein de l'appareil circulatoire :

- un compartiment « post-pulmonaire » assurant la distribution de l'hémolymphe hématosée, débarrassée des déchets, dans lequel est inclus le cœur ;
- un compartiment « pré-pulmonaire » responsable du drainage de l'hémolymphe pauvre en dioxygène et riche en déchets.

Chez les Gastéropodes Pulmonés, l'hémolymphe est entièrement endiguée dans la région du cœur et du poumon, mais des lacunes et sinus restent présents dans le compartiment pré-pulmonaire. L'appareil circulatoire est de ce fait de type ouvert sur une cavité corporelle, l'hémocoele.



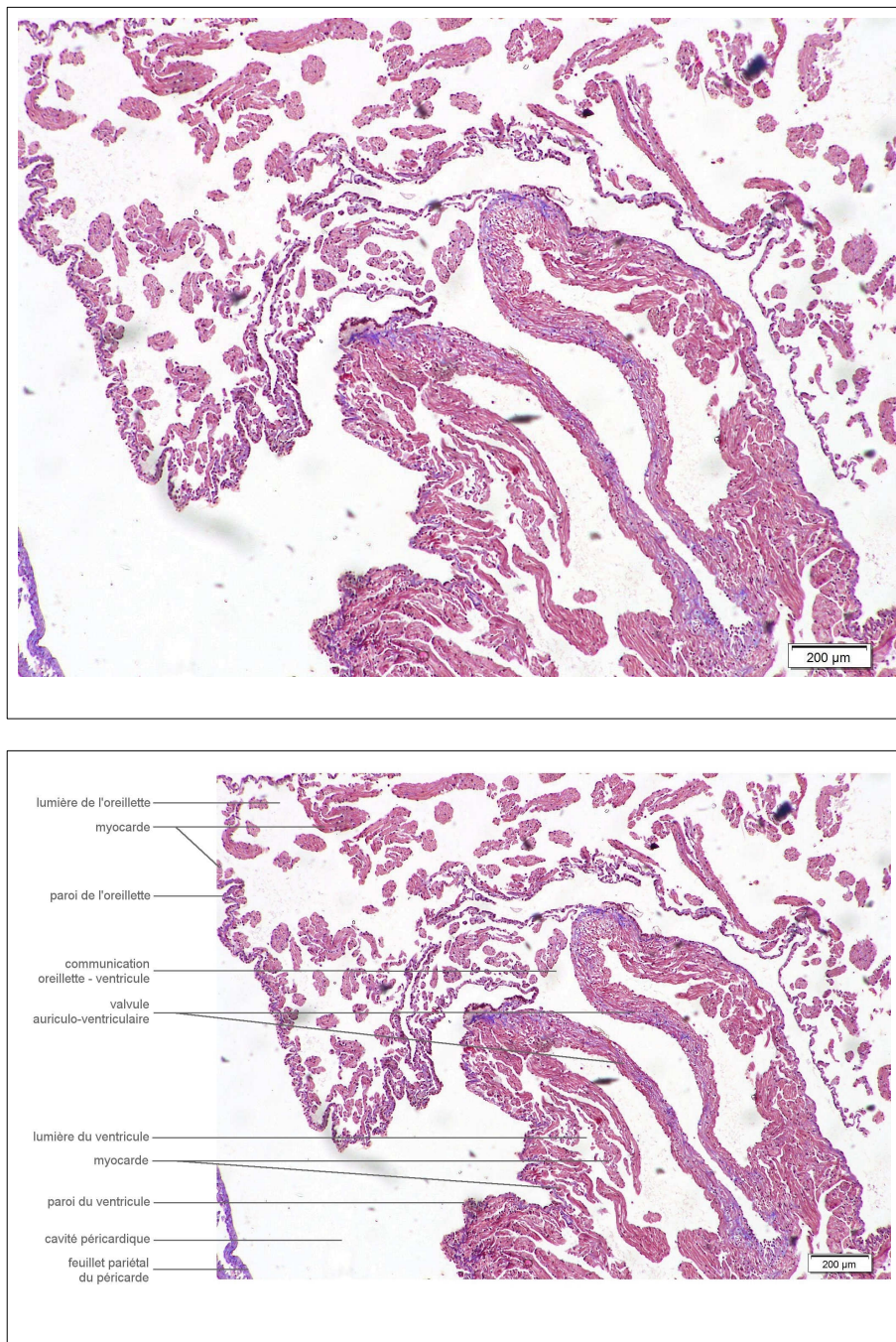
**Figure 4a : Péricarde (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

**b. Appareil circulatoire : organisation du cœur (*Helix pomatia*) (fig. 4b)**

L'oreillette et le ventricule composant le cœur sont délimitées par des parois respectivement fine et épaisse. Dans les deux cas, elles apparaissent principalement constituées d'un tissu musculaire appelé myocarde. Dans le ventricule, le myocarde est organisé en faisceaux périphériques associés à la paroi et profonds faisant saillie dans la lumière.

Les deux chambres sont en communication, mais une valvule auriculo-ventriculaire musculeuse s'enfonçant dans le ventricule empêche le retour de l'hémolymphe vers l'oreillette.



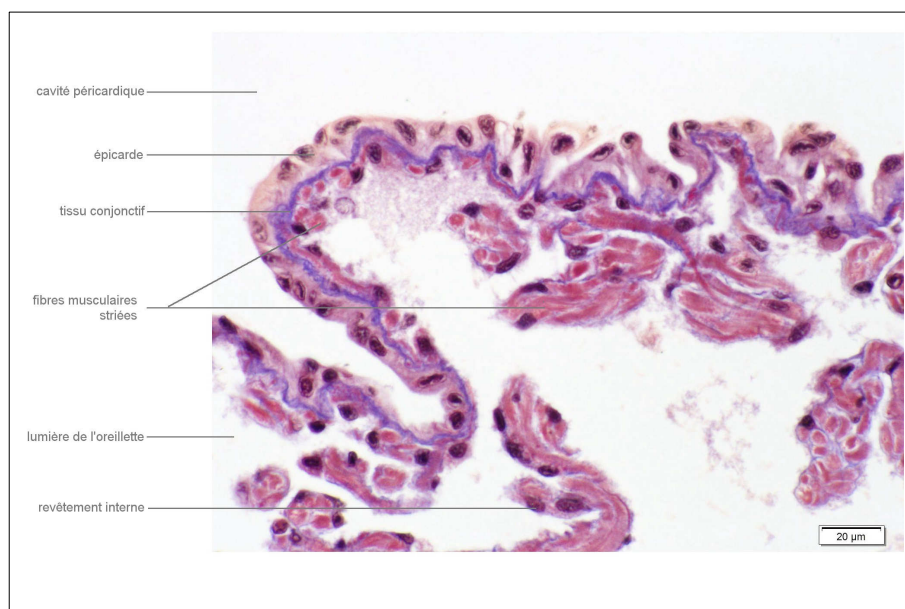
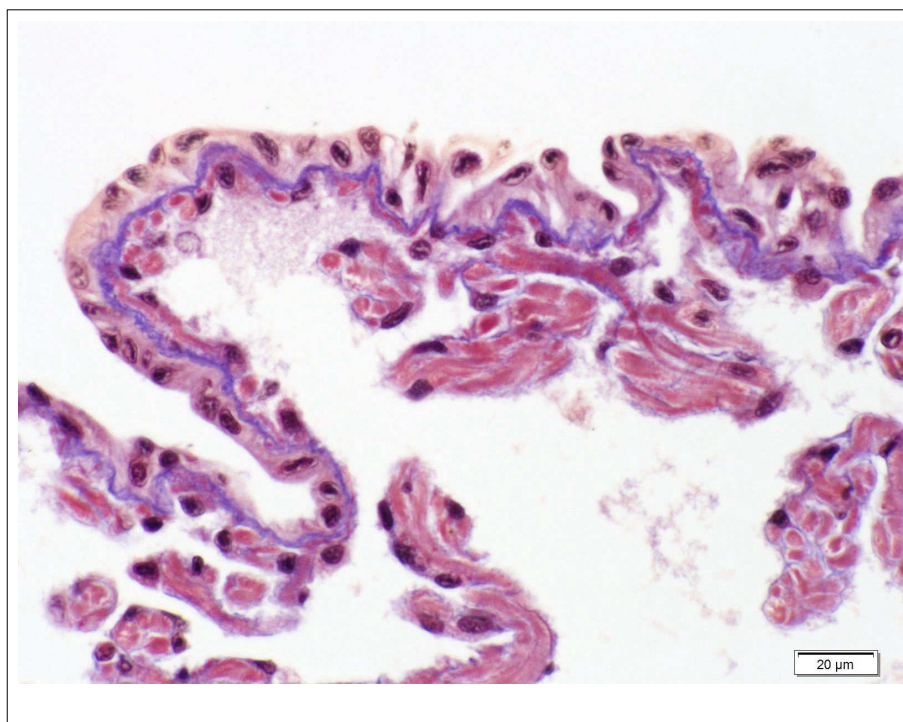
**Figure 4b : Chambres cardiaques (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

De la périphérie vers la lumière, la paroi de l'oreillette est formée :

- de l'épicarde, épithélium simple et cubique correspondant au feuillet viscéral du péricarde ;
- d'un tissu conjonctif peu épais ;
- de fibres musculaires dont certaines apparaissent nettement striées, constituant le myocarde ;
- d'un revêtement interne qualifié par certains auteurs d'endothélium.

Les fibres musculaires du myocarde de l'oreillette sont organisées en un réseau assez lâche, dans lequel il est difficile de distinguer une architecture, et s'étendent relativement peu vers la lumière.



**Figure 4b : Oreillette (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

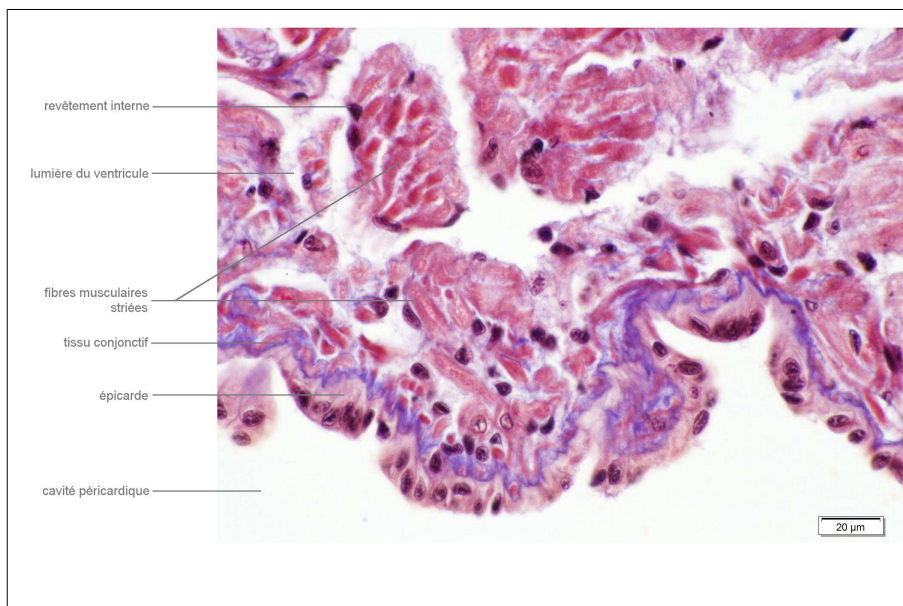
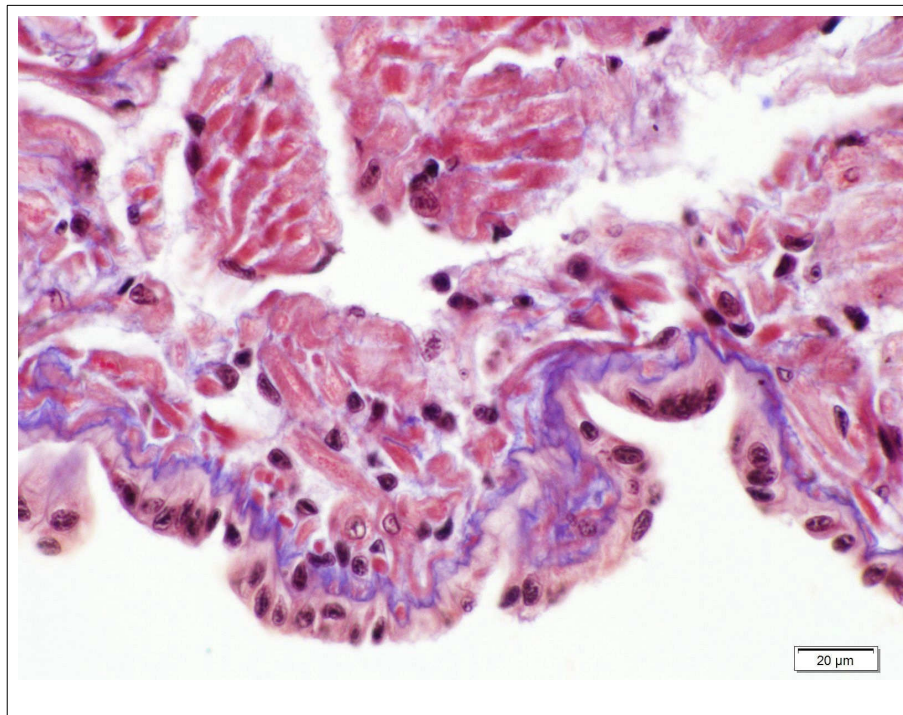
De la même manière que pour l'oreillette, la paroi du ventricule est composée de quatre tuniques. Il s'agit, de la périphérie vers la lumière :

- de l'épicarde ;
- de tissu conjonctif ;
- du myocarde ;
- du revêtement interne.

Le développement du myocarde est beaucoup plus important dans le ventricule que dans l'oreillette. Les fibres musculaires striées sont abondantes et forment des faisceaux. Les faisceaux profonds sont organisés en éventail alors que les faisceaux superficiels ont une disposition transversale.

Les contractions du myocarde sont responsables de la propulsion de l'hémolymphe dans l'appareil circulatoire. Il est possible que les mouvements du plancher du poumon contribuent également à la mise en mouvement du liquide circulant.

Le rythme des contractions est d'origine myogénique, mais un contrôle nerveux s'y ajoute.



**Figure 4b : Ventricule (*Helix pomatia*)**  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

**c. Système nerveux : centres nerveux céphaliques (*Helix pomatia*) (fig. 4c)**

Dans la région céphalique, le système nerveux de l'Escargot de Bourgogne est composé d'une paire de ganglions cérébroïdes situés en position dorsale par rapport au tube digestif et connectés entre eux par une commissure sus-œsophagienne. Ils sont également reliés à une masse sous-œsophagienne ventrale par des connectifs (cérébro-pédieux et cérébro-palléaux). Cette dernière présente des renflements qui témoignent qu'elle est issue de la coalescence de plusieurs ganglions. Ce sont :

- deux ganglions pédieux antérieurs ;
- deux ganglions palléaux latéraux ;
- deux ganglions viscéraux latéraux et un ganglion viscéral postérieur.

De la même manière que pour les ganglions cérébroïdes des commissures, parfois très courtes, connectent entre eux les ganglions pairs et des connectifs relient les ganglions d'un même côté.

Des nerfs sont associés aux différents ganglions, acheminant les messages nerveux de la périphérie vers le système nerveux central et inversement.

Dans les ganglions, les corps cellulaires des neurones sont typiquement localisés en périphérie alors qu'une masse fibreuse occupe le centre. Appelée neuropile, elle est composée des prolongements des neurones (fibres nerveuses correspondant aux axones et dendrites). Les nerfs semblent de même principalement formés de fibres nerveuses.

Le système nerveux céphalique apparaît composé de plusieurs ensembles ou lobes présentant cette organisation caractéristique. Ils reflètent la régionalisation des ganglions cérébroïdes et matérialisent les ganglions fusionnés dans le cas de la masse ganglionnaire sous-œsophagienne.

À l'instar de celui des autres Gastéropodes Pulmonés, le système nerveux central de l'Escargot de Bourgogne est caractérisé par une concentration marquée dans la région antérieure, autour du tube digestif. L'ensemble des ganglions regroupés forme un véritable cerveau, d'où émanent de nombreux nerfs. Des concentrations ganglionnaires périphériques complètent le système nerveux, par exemple au niveau du pied, ainsi que des organes sensoriels.

Le système nerveux central est entouré d'un tissu conjonctif relativement abondant et dense.

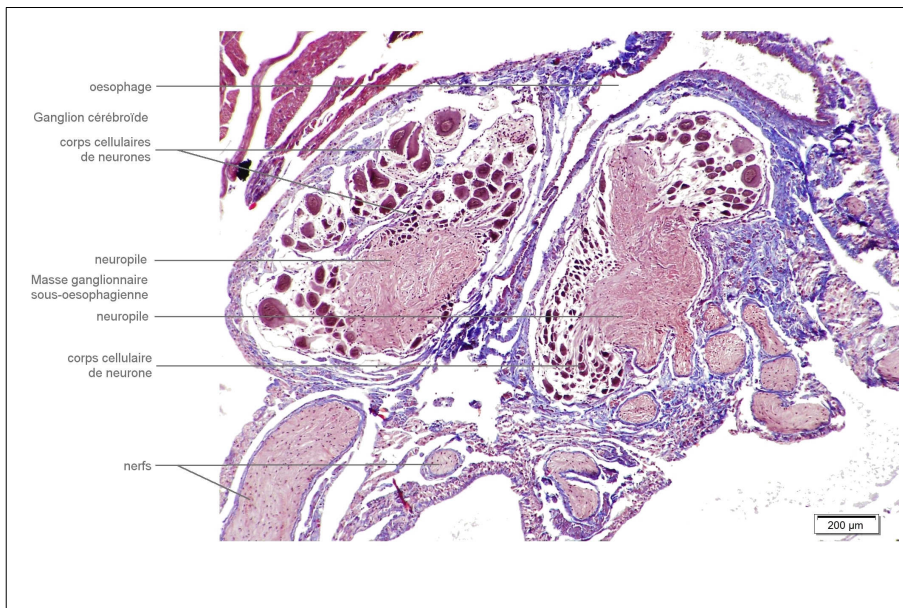
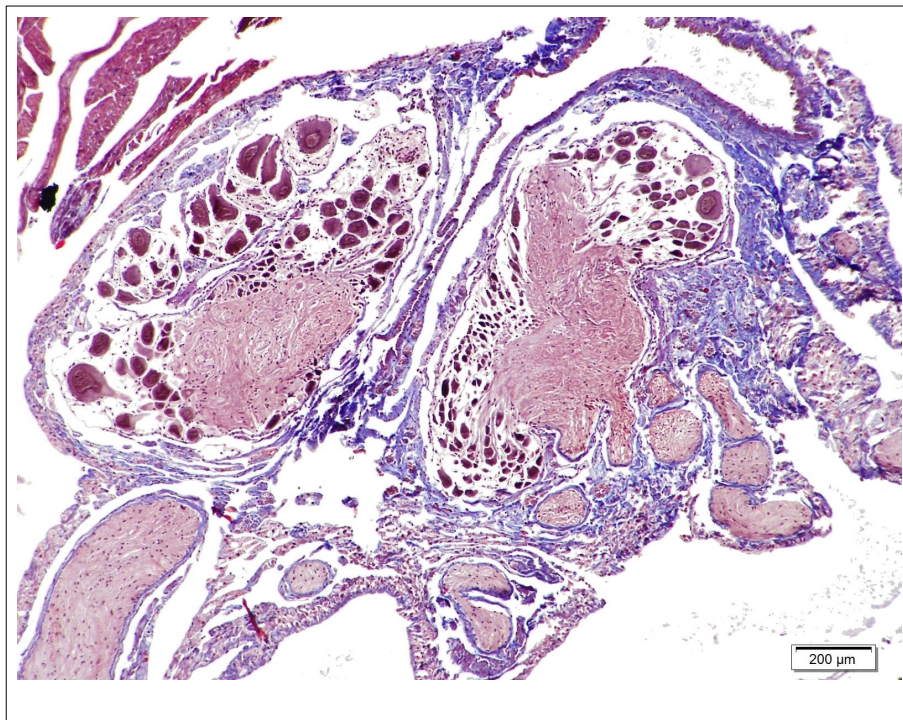
Les lobes composant les centres nerveux céphaliques sont constitués de deux types cellulaires principaux, montrant un important dimorphisme de taille :

- les neurones, formés d'un corps cellulaire de diamètre souvent important et de fibres nerveuses dans lesquelles la conduction de l'influx nerveux est centripète (dendrites afférents) ou centrifuge (axone efférent) ;
- les cellules gliales, de petite taille.

Les noyaux de ces deux catégories de cellules sont observés à la périphérie des lobes mais seuls ceux des cellules gliales sont présents dans leur centre, de même que dans les nerfs.

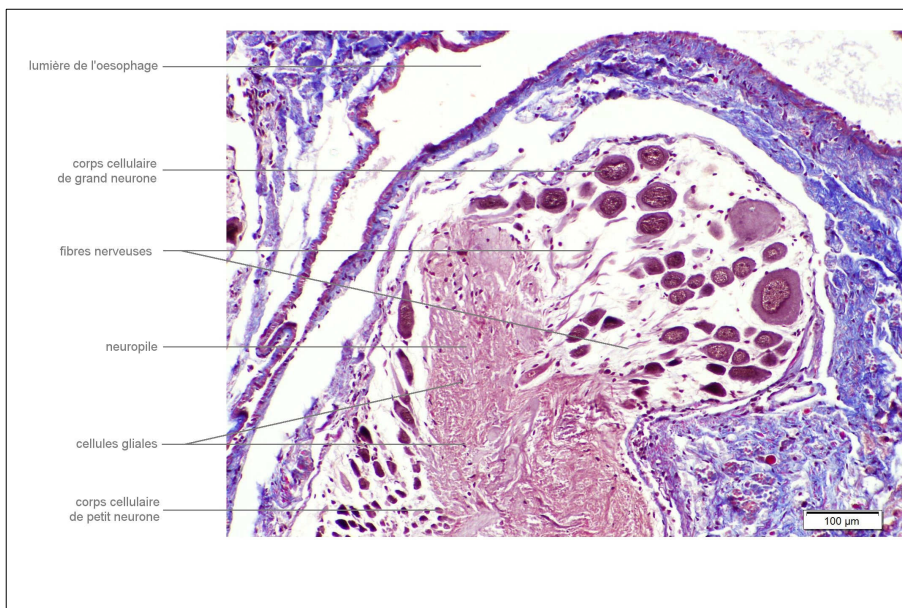
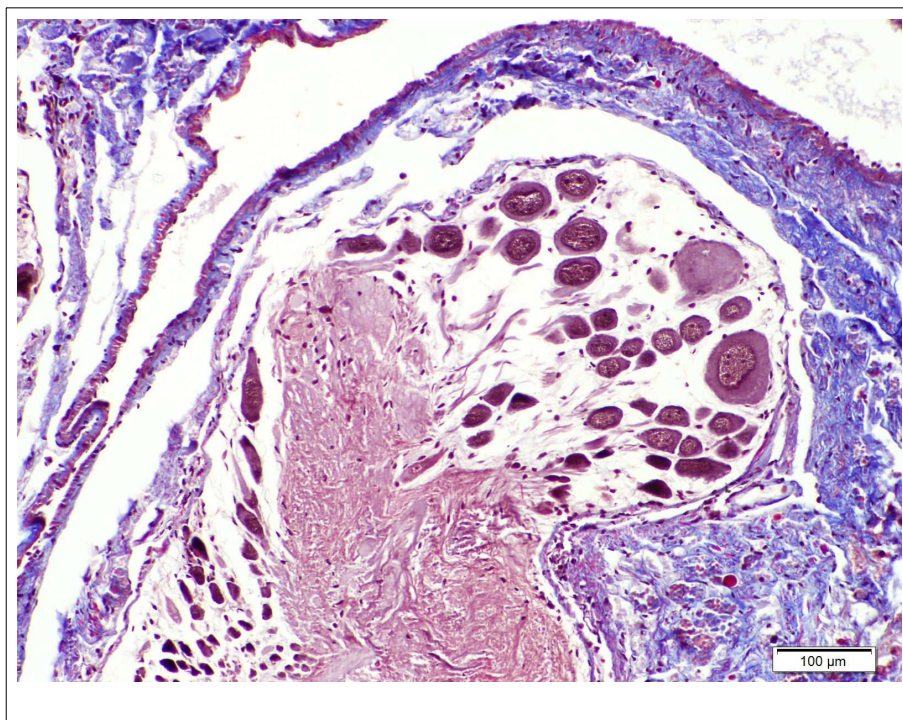
Les corps cellulaires de certains neurones présentent un diamètre très important. De manière générale, le système nerveux des Mollusques est caractérisé par l'existence de neurones de grande taille. Parmi les plus volumineux, les neurones des ganglions viscéraux des Aplysies possèdent un corps cellulaire dont le diamètre atteint 800 µm, et les axones des neurones qualifiés de géants des Céphalopodes ont un diamètre pouvant atteindre 500 à 1000 µm.

La taille importante de ces cellules nerveuses est corrélée à une vitesse de conduction de l'influx nerveux élevée.



**Figure 4c : Centres nerveux céphaliques (*Helix pomatia*)**  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy





**Figure 4c : Neurones des centres nerveux céphaliques (*Helix pomatia*)**  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Dans le système nerveux des Gastéropodes, les neurones sont de diverses formes, selon la disposition des axones et dendrites. Les neurones multipolaires sont caractérisés par l'insertion de multiples dendrites sur le corps cellulaire ; les neurones bipolaires possèdent un unique dendrite, inséré sur le corps cellulaire ; les neurones unipolaires présentent quant à eux un unique prolongement naissant sur le corps cellulaire, les dendrites étant insérés sur l'axone.

Au niveau des ganglions du système nerveux céphalique, les cellules les plus volumineuses correspondent généralement à des neurones unipolaires.

Le neuropile central est dense, et il est vraisemblablement le site essentiel de l'intégration nerveuse.

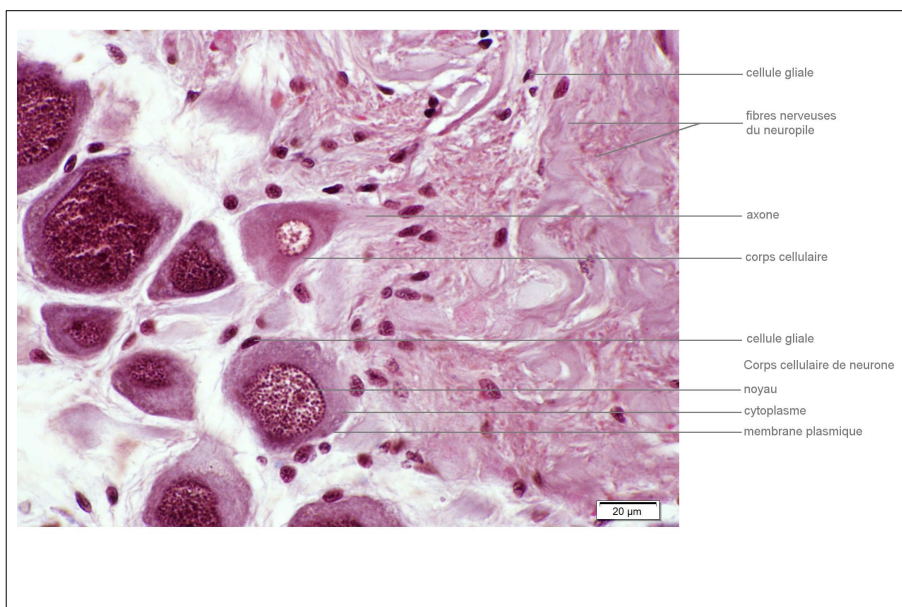
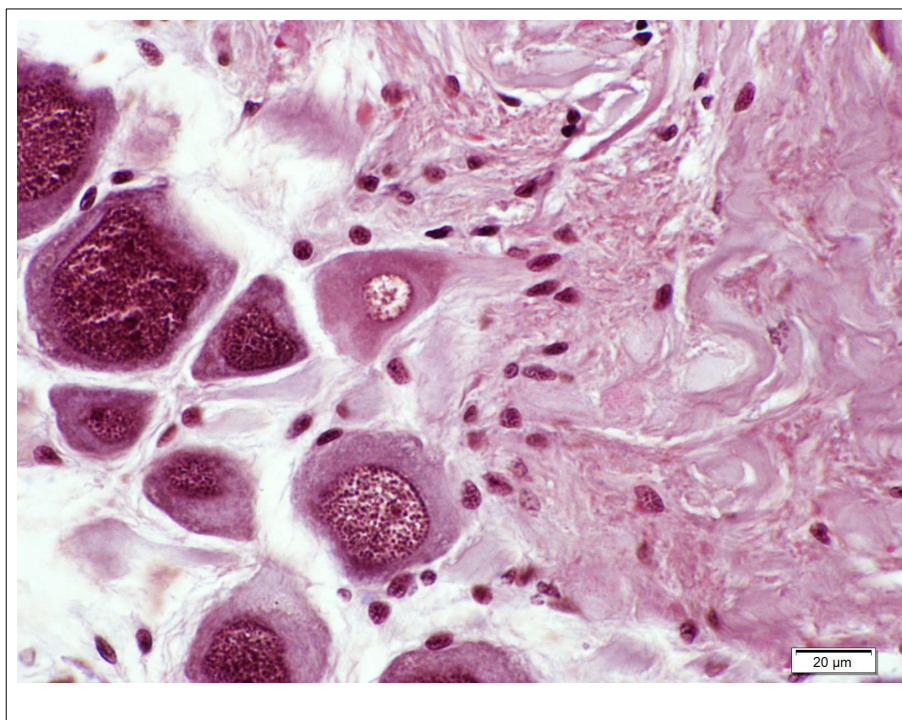


Figure 4c : Corps cellulaires et fibres nerveuses (*Helix pomatia*)

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

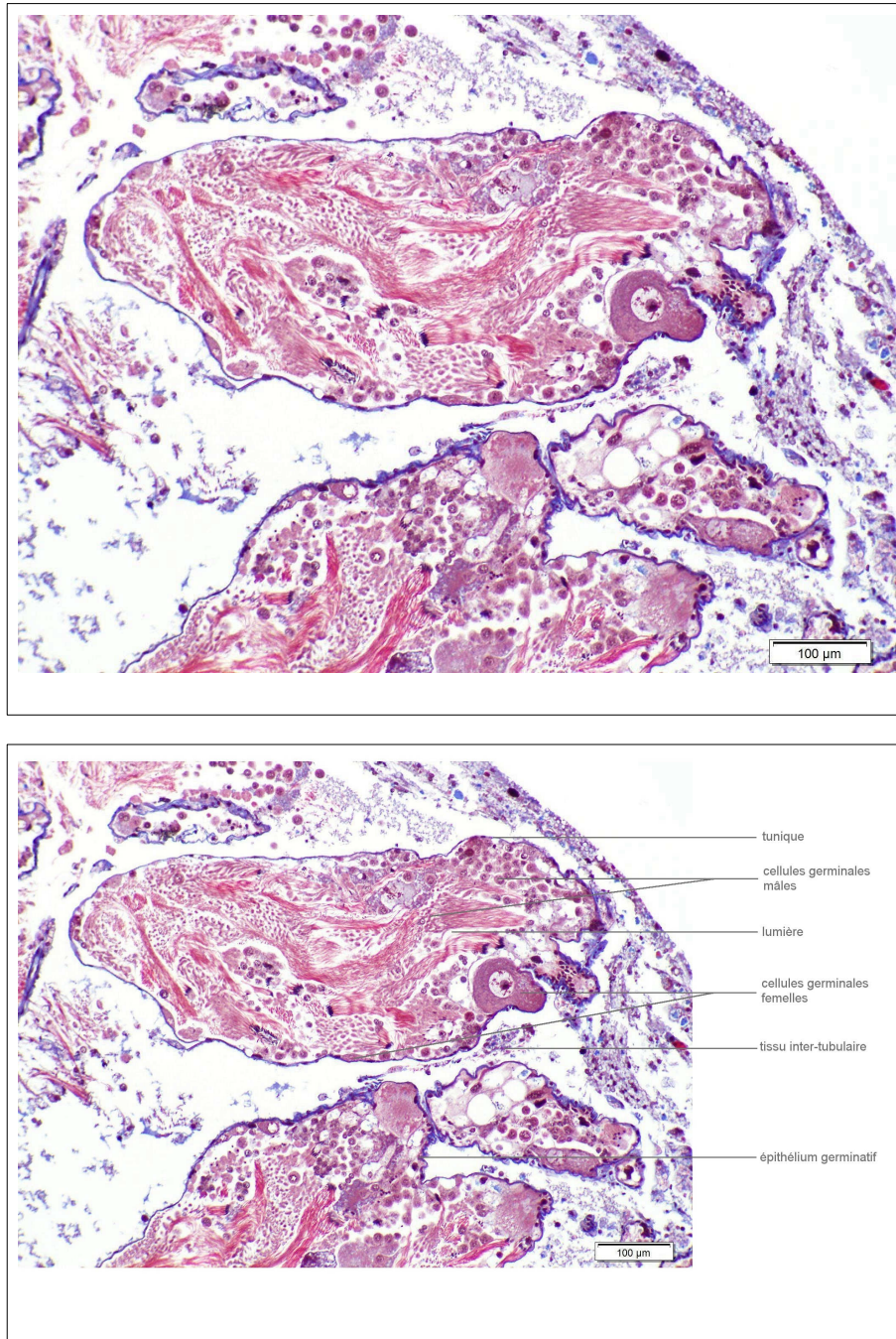
## 5- L'appareil génital et la fonction de reproduction

### a. Ovotestis et production des gamètes (*Helix pomatia*) (fig. 5a)

L'Escargot de Bourgogne possède une unique gonade localisée une sein de la masse viscérale, dans le tortillon, entourée par l'hépatopancréas.

Elle apparaît composée de tubules isolés par un tissu inter-tubulaire peu abondant et peu dense. Chaque tubule est délimité extérieurement par une tunique de nature principalement conjonctive, soutenant un épithélium germinatif du côté de la lumière. Des cellules germinales en cours d'évolution sont visibles :

- les cellules mâles, occupant surtout la lumière des tubules ;
- les cellules femelles, périphériques.

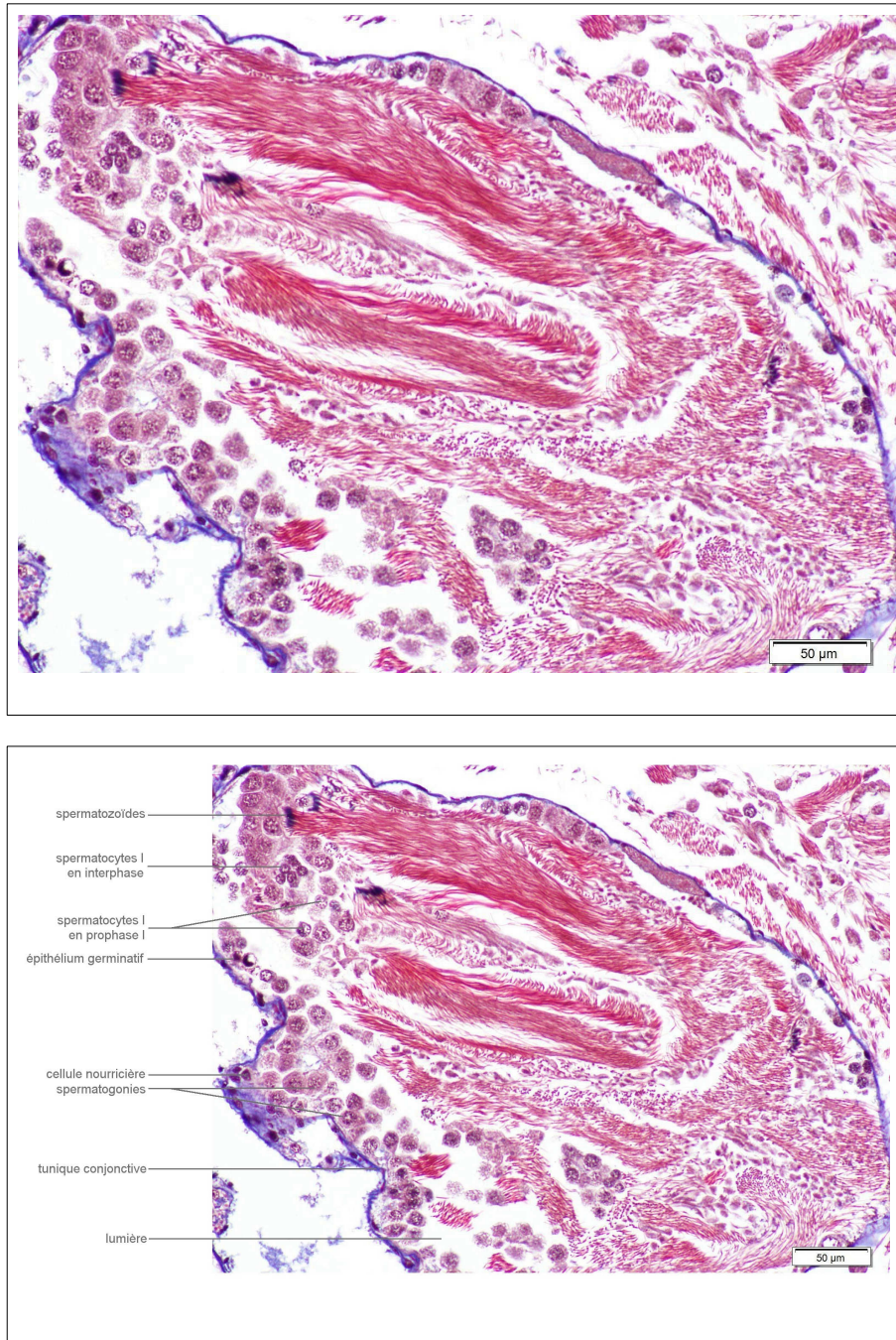


**Figure 5a : Ovotestis (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Dans le cas de de l'Escargot de Bourgogne de même que chez les autres Gastéropodes Pulmonés, la gonade produit à la fois des gamètes mâles, les spermatozoïdes, et des gamètes femelles, les ovules. Il s'agit d'une glande hermaphrodite, l'ovotestis.

La distinction entre les cellules germinales mâles et femelles est relativement aisée, en raison de leur localisation et de leur différenciation morphologique, cette dernière étant notamment liée à l'accumulation de vitellus dans les ovocytes, pour ne citer que ces caractéristiques.



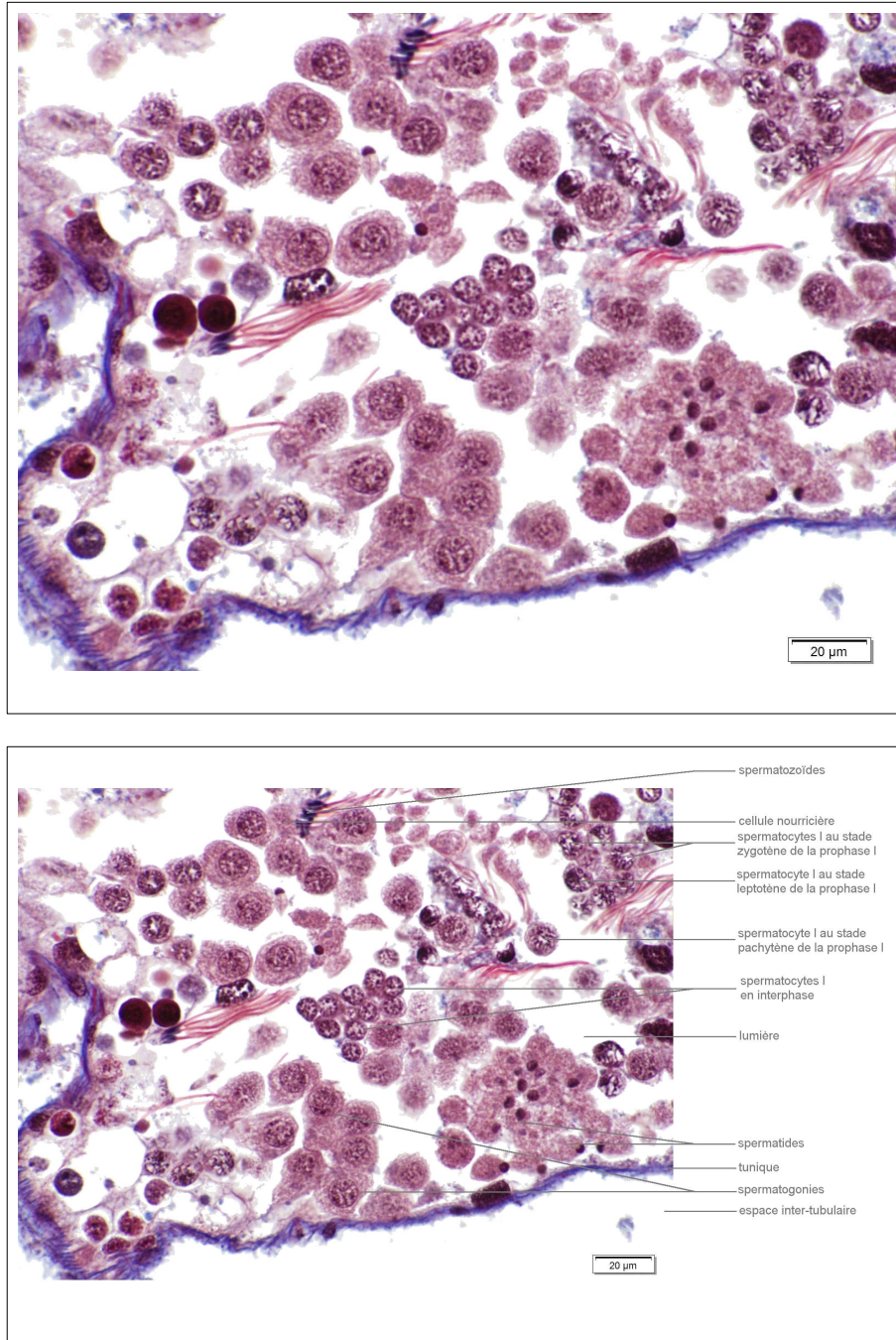
**Figure 5a : Spermatogenèse (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

La division des cellules de l'épithélium germinatif est à l'origine de protogonies. Certaines s'engagent dans la spermatogenèse, voie de formation des gamètes mâles ou spermatozoïdes. Par mitose, elles donnent naissance à des cellules nourricières pyramidales, restant accolées à la tunique des tubules de l'ovotestis, et à des spermatogonies, volumineuses cellules localisées à la périphérie des tubules. La division mitotique des spermatogonies conduit à de petites cellules évoluant en spermatoctes I suite à un léger accroissement.

Les spermatocytes I réalisent la première division de méiose, formant des spermatocytes II. Ces derniers effectuent la seconde division de méiose qui aboutit à la production de spermatozoïdes. Par un processus de spermiogénèse, différenciation cellulaire spécifique de la spermatogénèse, les spermatozoïdes acquièrent la morphologie caractéristique des spermatozoïdes (tête longiligne et recourbée, pièce intermédiaire, long flagelle).

Les cellules germinales engagées dans la spermatogénèse demeurent associées aux cellules nourricières ; elles tendent toutefois à s'écarter de la paroi du tubule et à occuper sa lumière.



**Figure 5a : Spermatogénèse (*Helix pomatia*)**  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Les spermatogonies issues de la division des protogonies sont de volumineuses cellules à rapport nucléo-plasmique élevé ; elles sont parfois appelées grandes spermatogonies. Elles sont à l'origine, par mitose, de cellules de taille plus faible, possédant également un rapport nucléo-plasmique important, dites petites spermatogonies. Celles-ci s'engagent dans la méiose et prennent alors le nom de spermatocytes I.

- Les stades successifs de la prophase de la première division de méiose peuvent être observés :
- le leptotène, caractérisé par des chromosomes sous forme de longs filaments grêles jalonnés de renflements, et dont les extrémités sont attachées sur la face interne de l'enveloppe nucléaire (arrangement « en bouquets ») ;
  - le zygotène, durant lequel les chromosomes homologues sont appariés, constituant des bivalents ;
  - le pachytène, qui voit l'épaississement et le raccourcissement des chromosomes, ainsi que leur détachement de l'enveloppe nucléaire ;
  - le diplotène, au cours duquel les chromosomes homologues commencent à se séparer, le dédoublement des chromatides devenant alors visible (arrangement en « tétrades ») ;
  - la diacinèse, avec une séparation et un raccourcissement accentués des chromosomes.

Les phases ultérieures de la première division de méiose, de même que les étapes de la seconde division de méiose, sont plus délicates à distinguer.

En revanche, les spermatides obtenues au terme des deux divisions de la méiose sont bien visibles. Elles sont caractérisées par un noyau de petite taille et très dense, parfois en forme de croissant, associé à un cytoplasme abondant.

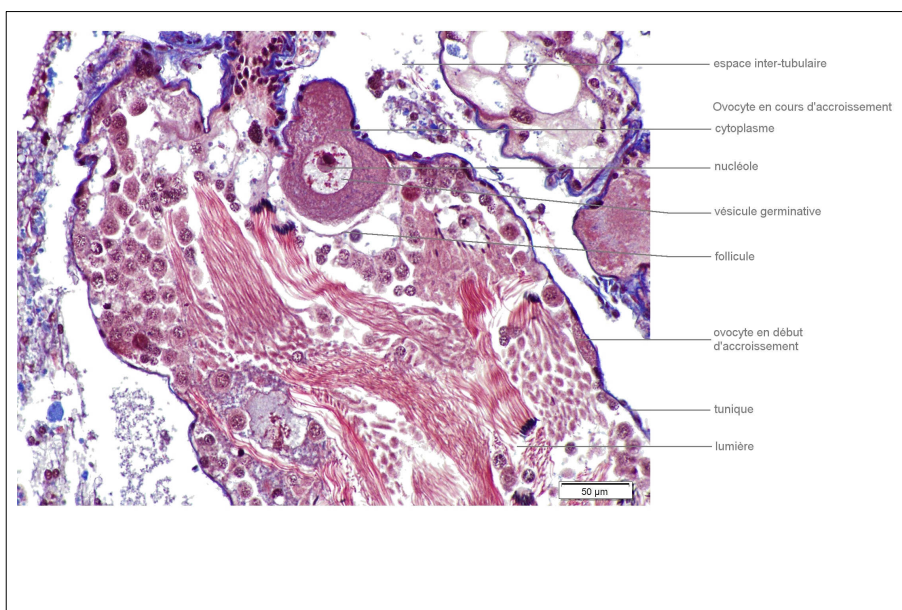
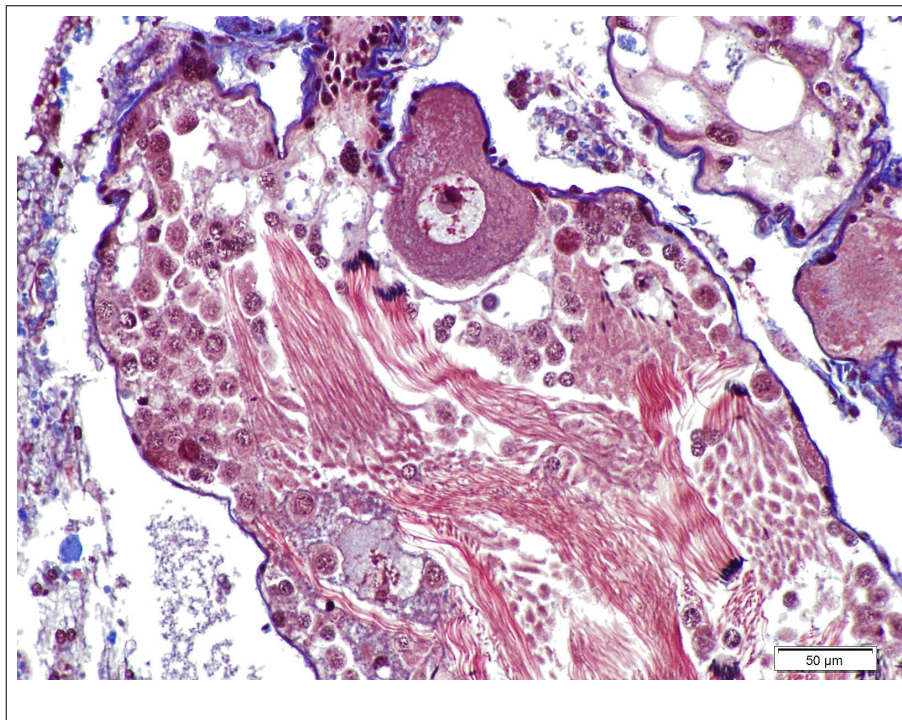
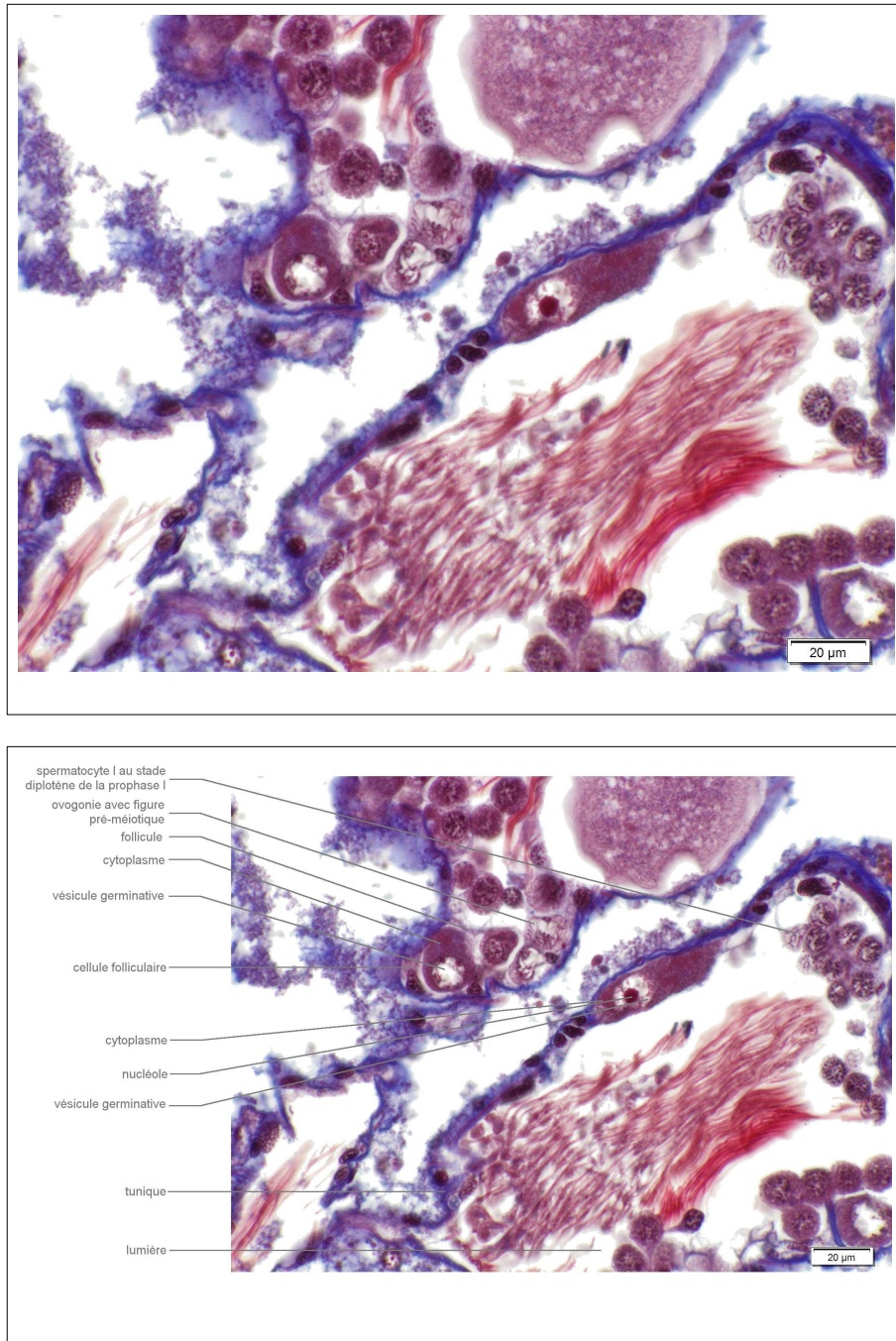


Figure 5a : Ovogenèse (*Helix pomatia*)  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Au sein des tubules de l'ovotestis, les ovocytes sont aisément identifiés : ce sont des cellules de grande taille situées en périphérie, accolées à la tunique.

Ils possèdent un cytoplasme abondant et leur noyau, appelé vésicule germinative, est dilaté, volumineux, pauvre en hétérochromatine, et muni d'un nucléole bien développé.

Chaque ovocyte est entouré d'un follicule constitué de cellules folliculaires, l'isolant de l'épithélium germinatif et de la lumière du tubule.



**Figure 5a : Ovogenèse (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Alors que certaines protogonies s'engagent dans la voie de la spermatogenèse, d'autres sont à l'origine des gamètes femelles, par le processus d'ovogenèse.

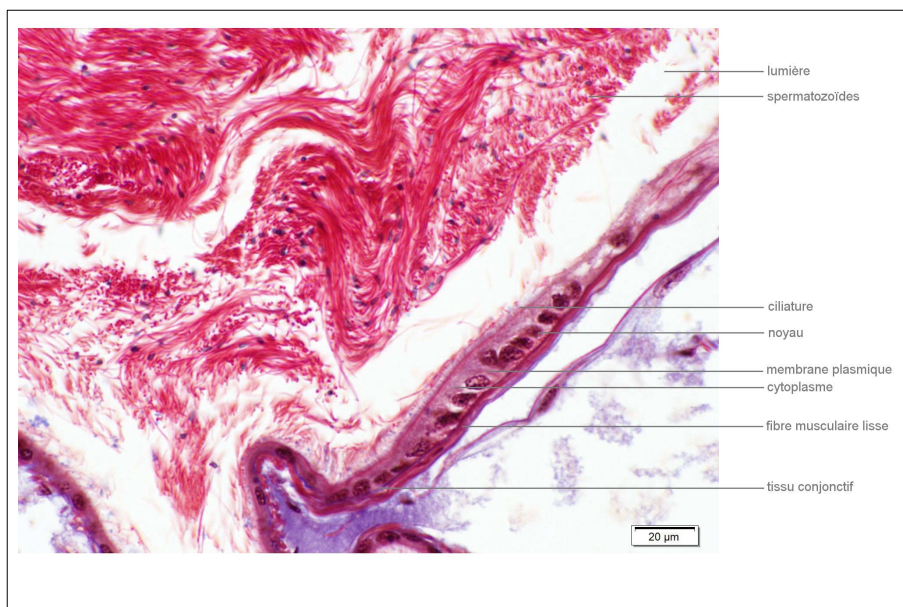
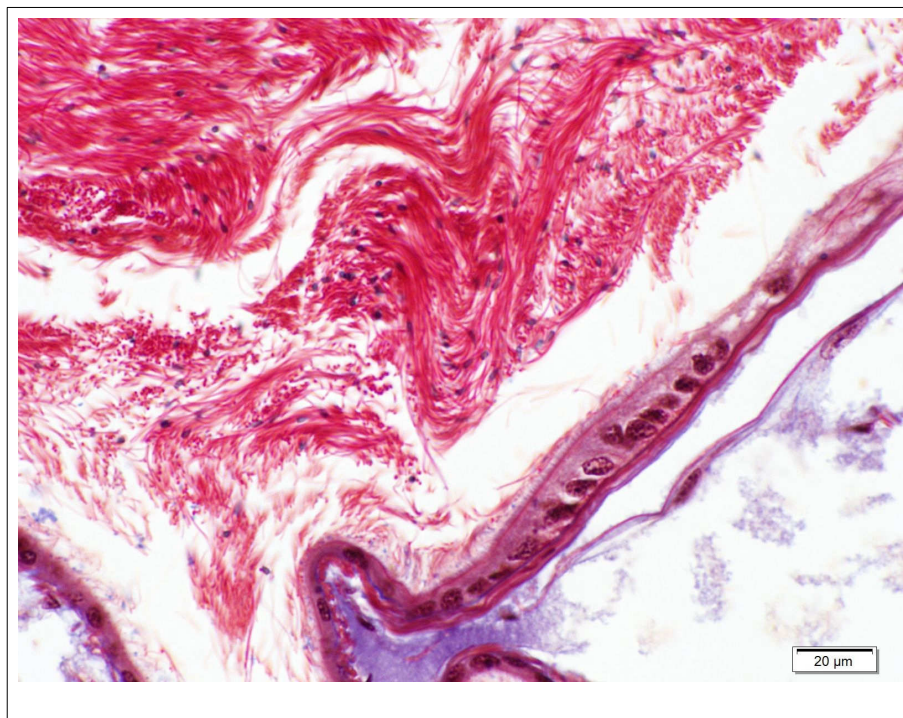
Ces protogonies évoluent en ovogonies sans réaliser de mitose. Leur noyau présente des figures pré-méiotiques fugaces, elles connaissent un petit accroissement ou pré-vitellogenèse puis se transforment en ovocytes I. Intervient alors une phase de vitellogenèse, au cours de laquelle des réserves sont accumulées dans leur cytoplasme.

Le follicule est formé de cellules de l'épithélium germinatif voisines de l'ovogonie, recrutées au début de son évolution.

Au terme de la vitellogénèse, l'ovocyte I est libéré dans la lumière du tubule par rupture du follicule. Chargé de réserves, il n'a pas encore subi de méiose. Celle-ci intervient au moment de la fécondation.

L'Escargot de Bourgogne, de même que l'Escargot petit-gris, est une espèce hermaphrodite produisant à la fois des gamètes mâles et femelles au sein d'une gonade mixte, l'ovotestis. Toutefois, les maturations des spermatozoïdes et des ovules ne sont pas simultanées, les cellules mâles étant produites avant les cellules femelles. Ces animaux pratiquent la protandrie. Ils peuvent être qualifiés d'hermaphrodites successifs, à maturation asynchrone.

**b. De l'ovotestis à la glande de l'albumine, acheminement des gamètes et formation des enveloppes (*Helix pomatia*) (fig. 5b)**



**Figure 5b : Canal hermaphrodite (*Helix pomatia*)**  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy



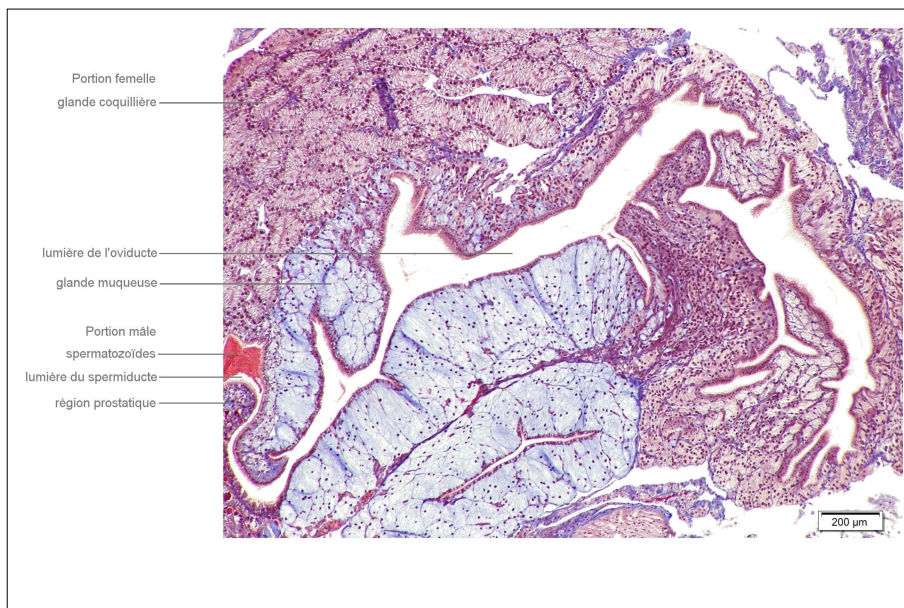
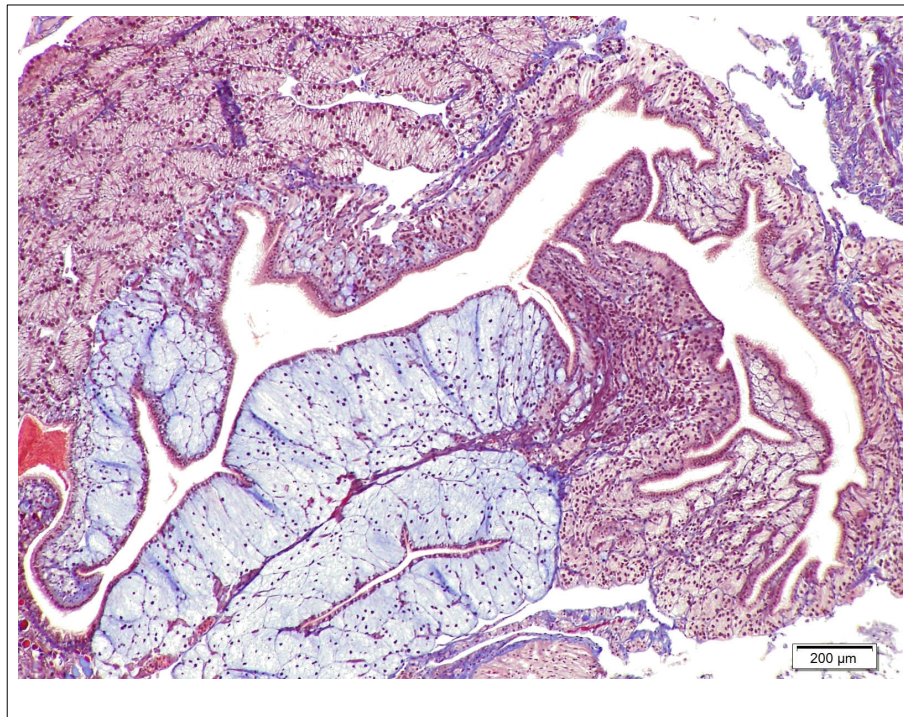
Les gamètes produits par l'ovotestis sont pris en charge par un canal hermaphrodite.

Relativement court et de faible diamètre, sinueux, il présente une paroi peu épaisse. De la lumière vers la périphérie, elle est composée d'un épithélium simple, cubique et cilié, reposant sur du tissu conjonctif assez peu abondant, associé à quelques fibres musculaires lisses.

Le canal hermaphrodite achemine successivement les spermatozoïdes (visibles ici) et les ovules vers une zone appelée carrefour des voies génitales, au niveau de laquelle les voies mâle et femelle s'isolent l'une de l'autre.

Au niveau du carrefour des voies génitales, des conduits mâle et femelle s'individualisent. Leurs lumières demeurent en continuité mais les gamètes empruntent des régions distinctes. Un spermiducte et un oviducte sont désormais clairement distincts, cheminant parallèlement en un canal godronné.

Les portions mâle et femelle du carrefour présentent toutes deux d'abondantes cellules glandulaires dans leur paroi.



**Figure 5b : Carrefour canal hermaphrodite – glande de l'albumine (*Helix pomatia*)** © S. Heusser & H.-G. Dupuy

Le spermiducte, portion mâle du canal godronné, est bordé d'un épithélium simple, cubique à prismatique, possédant une longue ciliature.

Au niveau du carrefour des voies génitales, des cellules glandulaires abondantes sont présentes sous l'épithélium. Si l'organisation des unités glandulaires est difficile à décrire précisément, les cellules sécrétrices qui les composent semblent être de différents types, certaines contenant des grains de sécrétion peu chromophiles et d'autres de volumineux globules de sécrétion. Elles constituent la région prostatique du spermiducte.

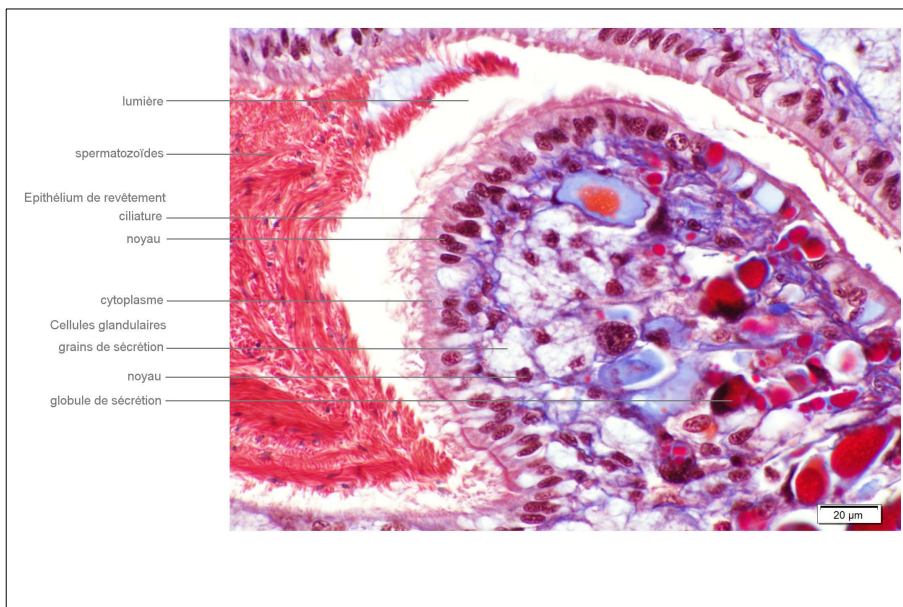
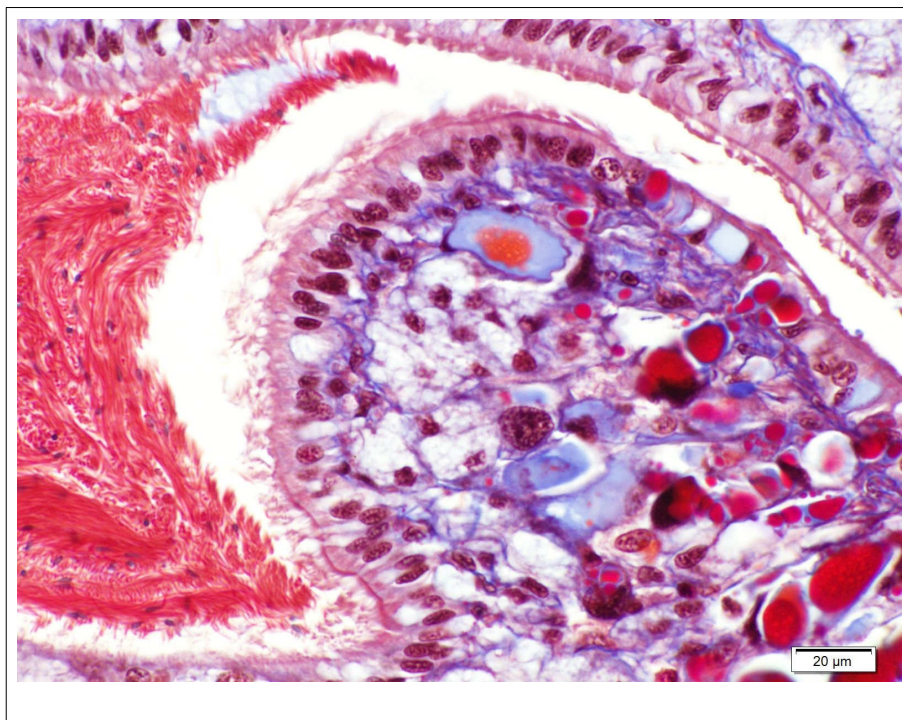
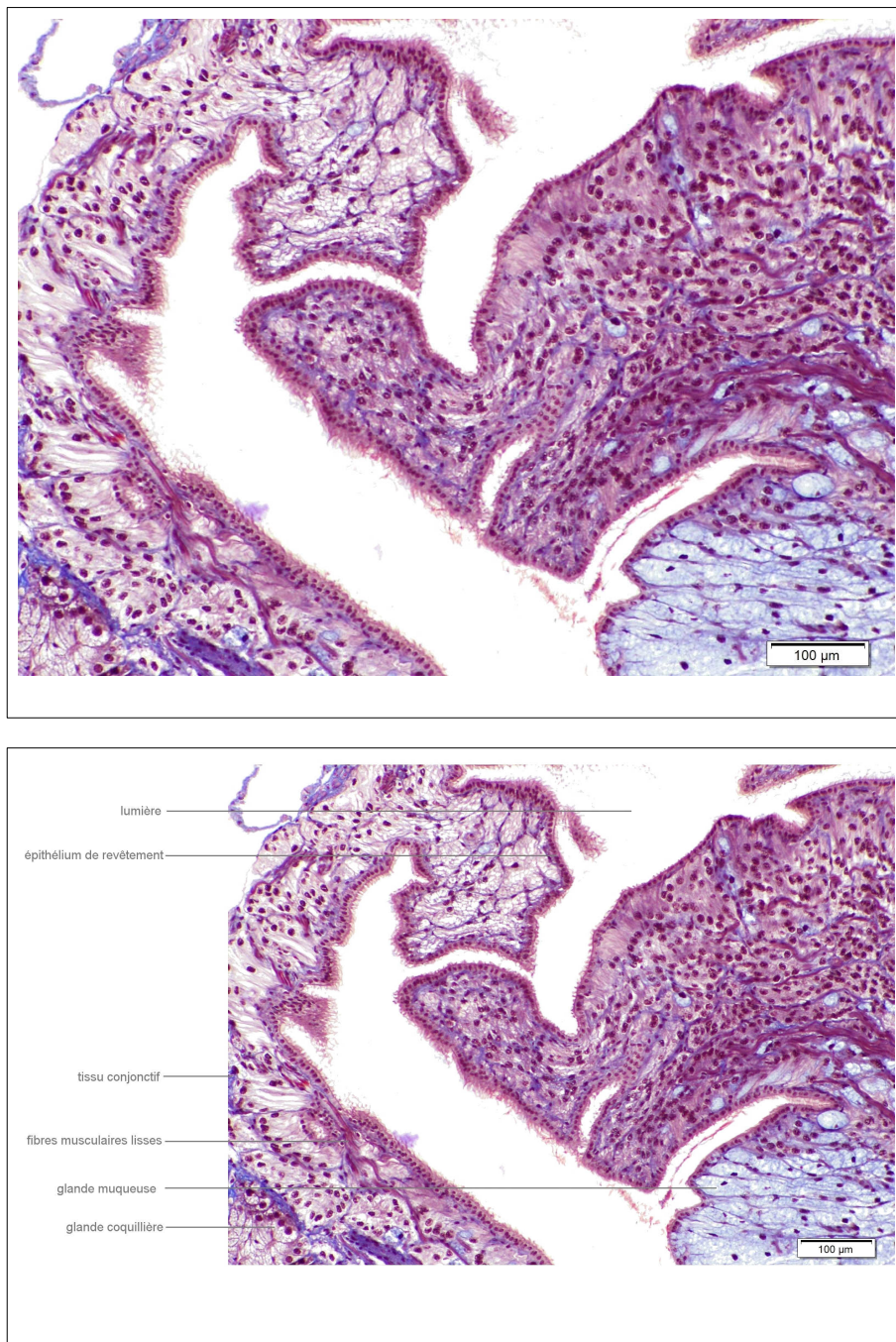


Figure 5b : Portion mâle du canal godronné (*Helix pomatia*)  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

L'oviducte, portion femelle du canal godronné, est délimité de la même manière que le spermiducte par un épithélium simple, cubique à prismatique, et cilié.

Dans la région du carrefour des voies génitales, l'oviducte reçoit les produits de sécrétion de la glande de l'albumine ainsi que de volumineuses glandes incluses dans sa paroi.

Les ovules sont fécondés dans cette zone de l'appareil génital. Ils sont ensuite entourés d'enveloppes, correspondant aux dépôts successifs des produits de sécrétion de la glande de l'albumine (enveloppe albumineuse) et de la glande coquillière (coquille enrichie en sels de calcium).



**Figure 5b : Portion femelle du canal godronné (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Sous l'épithélium simple, cubique et cilié de l'oviducte, de volumineuses unités glandulaires sont présentes.

Elles relèvent de deux principales catégories :

- certaines sont organisées en acini et tubules composés de cellules séreuses, à noyau arrondi et basal, dont le cytoplasme contient des grains de sécrétion peu volumineux ;
- d'autres sont agencées en acini, formés de cellules muqueuses, à noyau épineux et basal, dont le cytoplasme apparaît vacuolisé du fait de l'accumulation des produits de sécrétion.

Les premières élaborent la coquille des œufs alors que les secondes sont responsables de la production d'une substance muqueuse.

Les sécrétions sont évacuées vers la lumière de l'oviducte par l'intermédiaire de canaux bordés d'un épithélium simple et cubique.

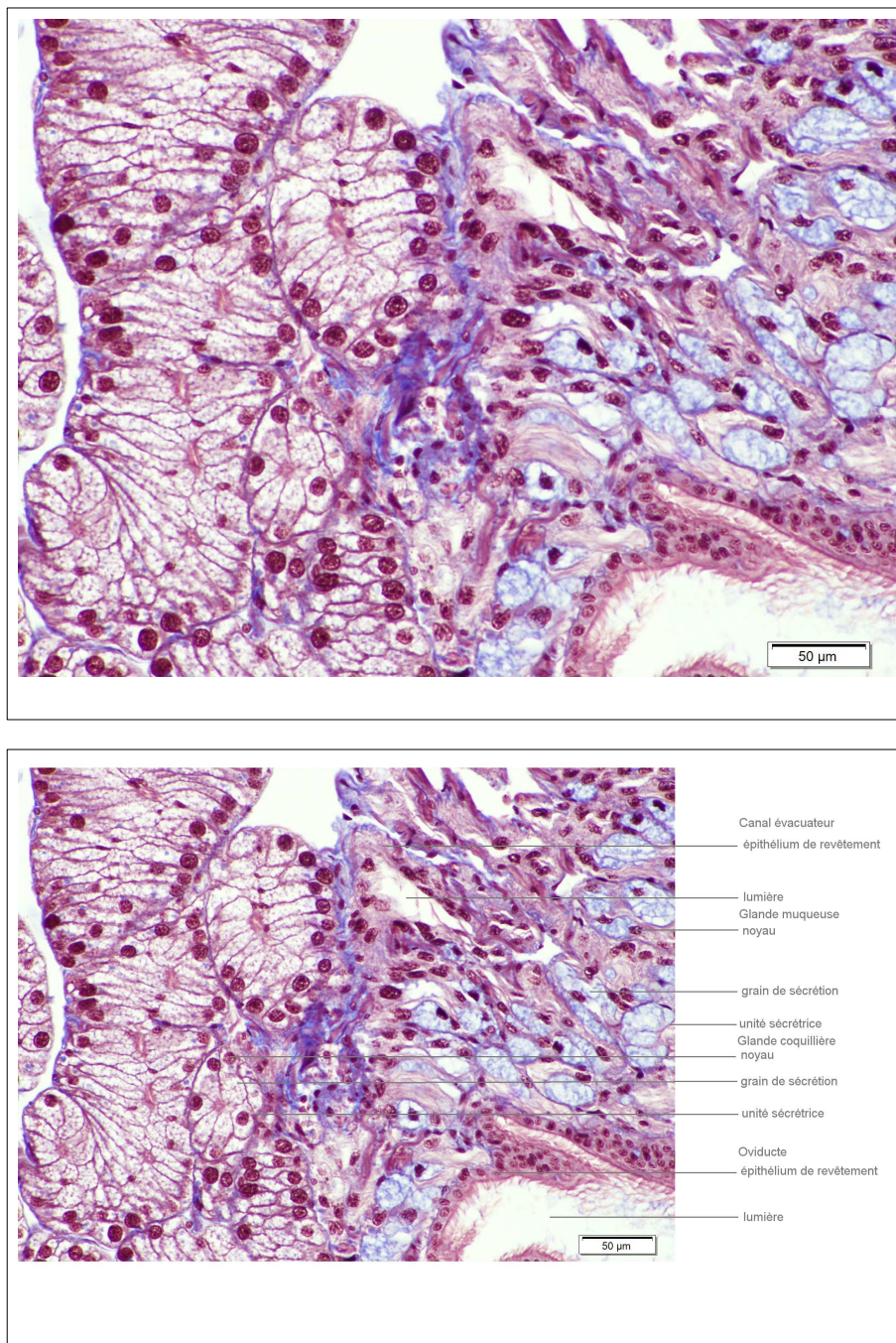
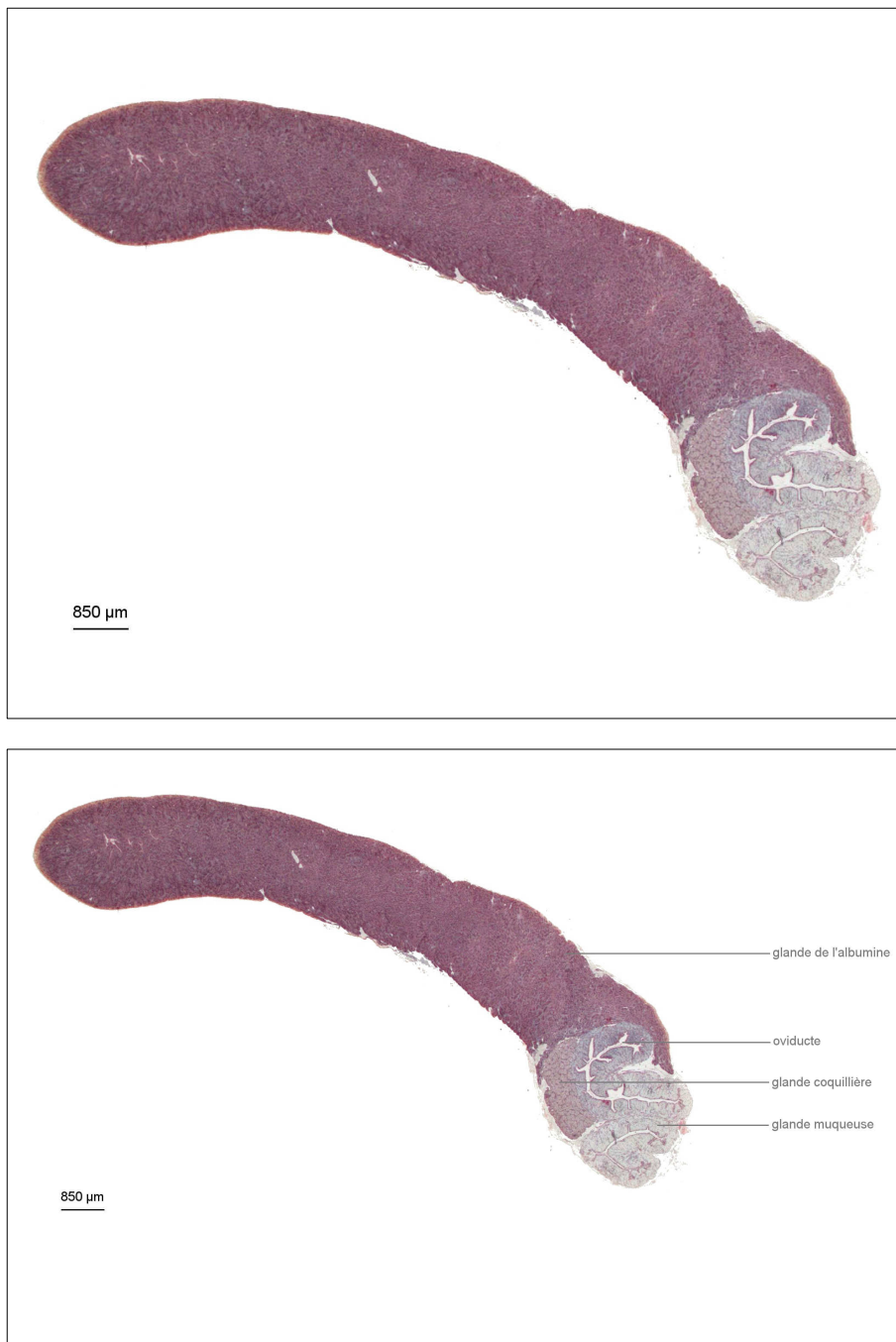


Figure 5b : Glandes de la portion femelle du canal godronné (*Helix pomatia*) © S. Heusser & H.-G. Dupuy

La glande de l'albumine est localisée dans la région du carrefour des voies génitales, de même que les glandes coquillière et muqueuse. Elle est toutefois individualisée et non incluse dans la paroi de l'oviducte. Elle déverse ses produits de sécrétion dans ce conduit, où ils se déposent autour des œufs fécondés, constituant une enveloppe albumineuse.



**Figure 5b : Carrefour des voies génitales et glande de l'albumine**  
(*Helix pomatia*) © S. Heusser & H.-G. Dupuy

La glande de l'albumine est une glande exocrine dense, ramifiée, formée d'unités sécrétrices tubuleuses. Les tubules sécréteurs possèdent une lumière réduite. Ils sont bordés de cellules hautes, pyramidales, à noyau sphérique et basal. Elles accumulent des grains de sécrétion à leur apex et présentent une ciliature au contact de la lumière.

Des canaux évacuateurs peuvent être observés. Leur épithélium est simple, prismatique et muni d'une longue ciliature apicale. Les cellules épithéliales comportent parfois des vacuoles cytoplasmiques.

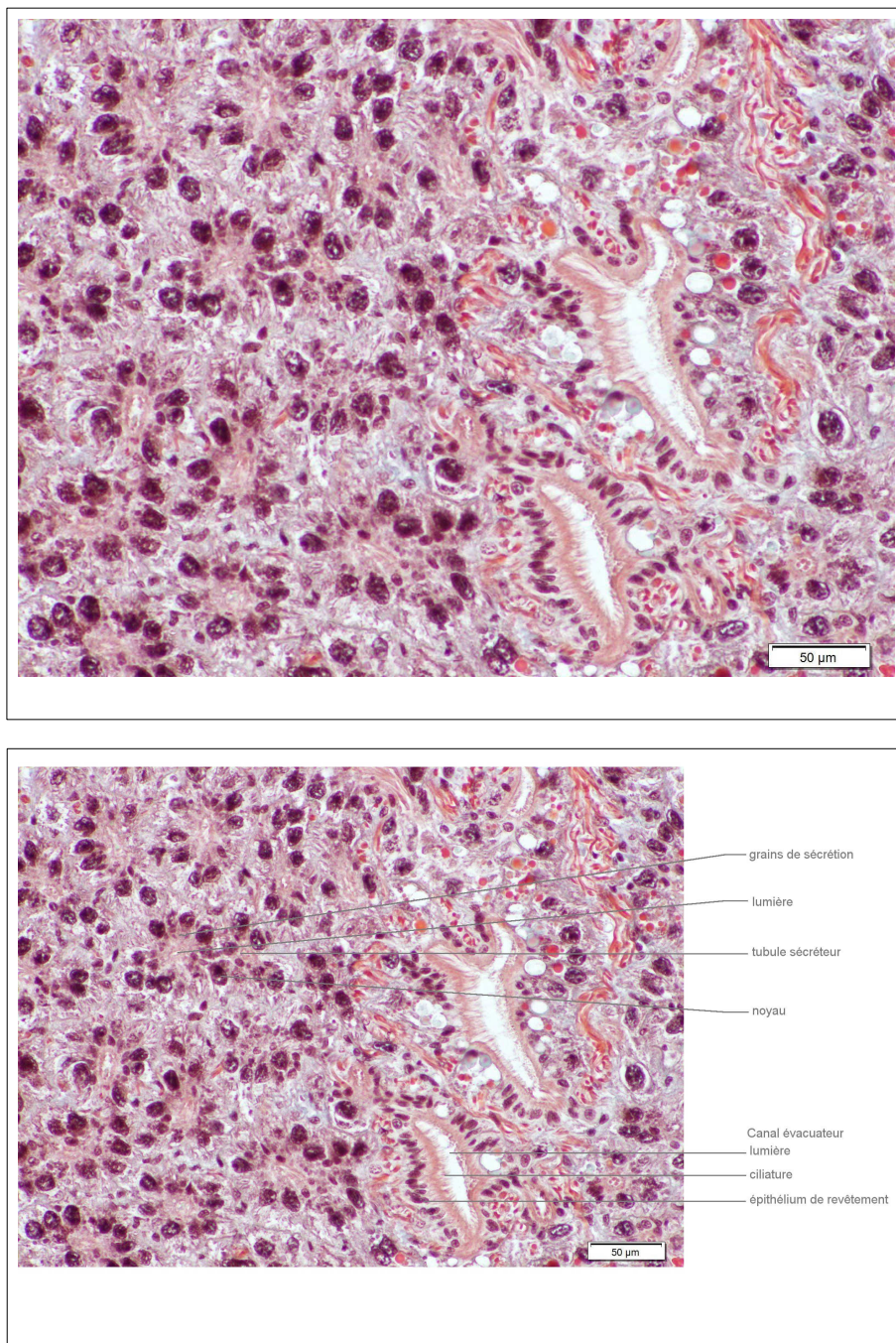


Figure 5b : Glande de l'albumine (*Helix pomatia*)

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

c. Portion mâle : acheminement des gamètes et sécrétions (*Helix pomatia*) (fig. 5c)

Spermiducte et oviducte se séparent dans la partie distale de l'appareil génital.

Le spermiducte possède alors une paroi épaisse, formant des replis. Elle est composée d'un épithélium fin et d'une zone extra-épithéliale très épaisse, dont la structure est relativement lâche sous l'épithélium et dense en périphérie.

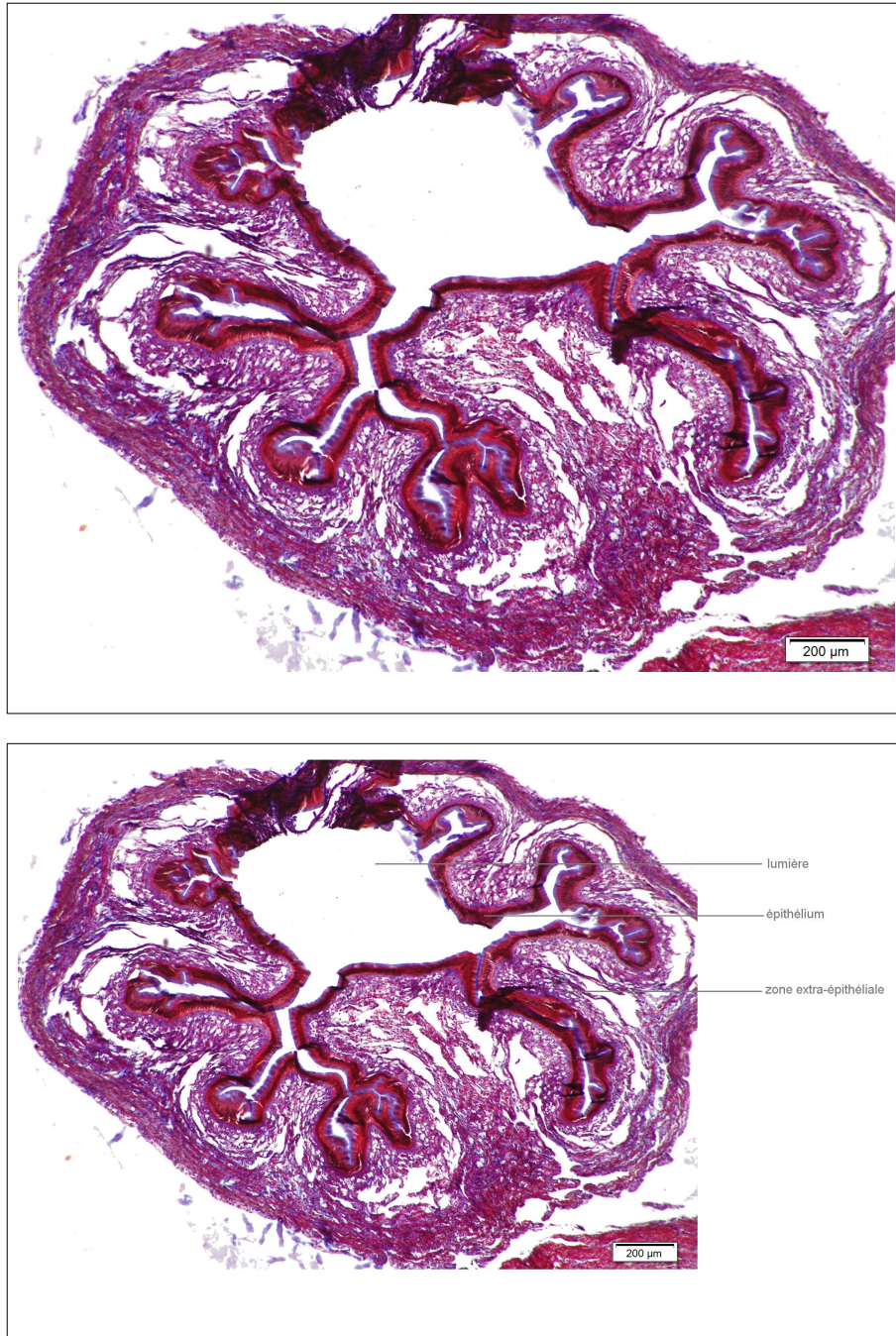
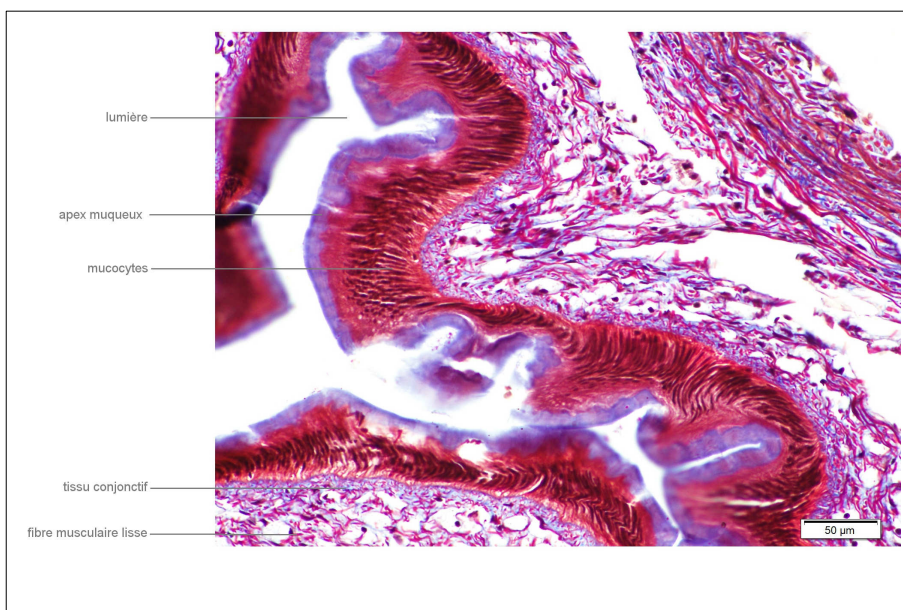
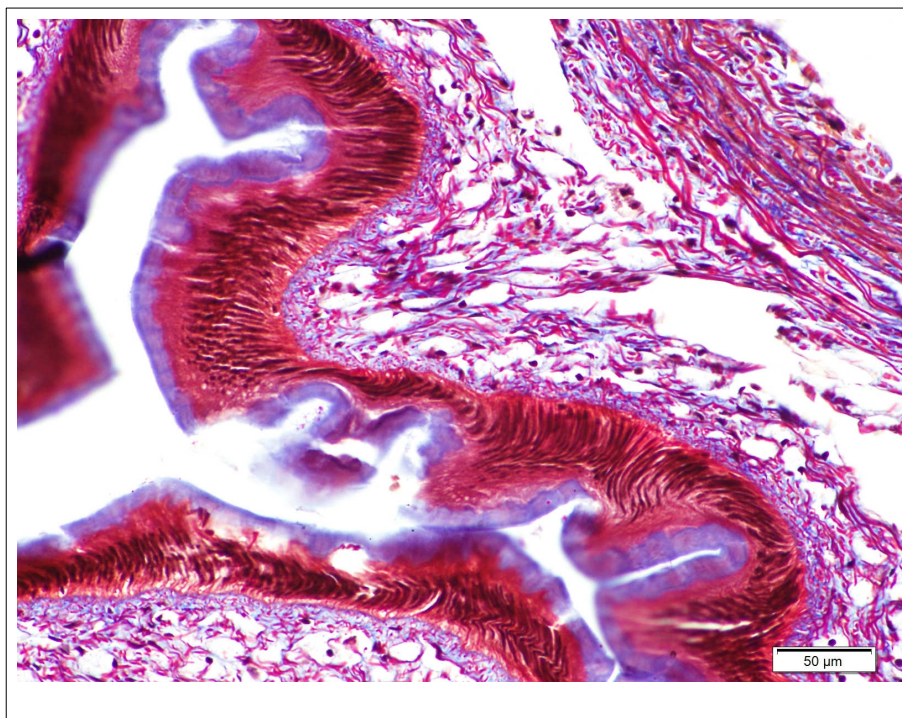


Figure 5c : Spermiducte (*Helix pomatia*)

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

L'épithélium du spermiducte est simple et prismatique. Il est constitué de mucocytes dont l'apex est entièrement occupé par une poche de mucus.

Il repose sur une tunique conjonctive dans laquelle de nombreuses fibres musculaires lisses sont présentes. Une enveloppe très riche en fibres musculaires lisses entoure l'ensemble. Le spermiducte est en continuité avec le pénis.



**Figure 5c : Spermiducte (*Helix pomatia*)**

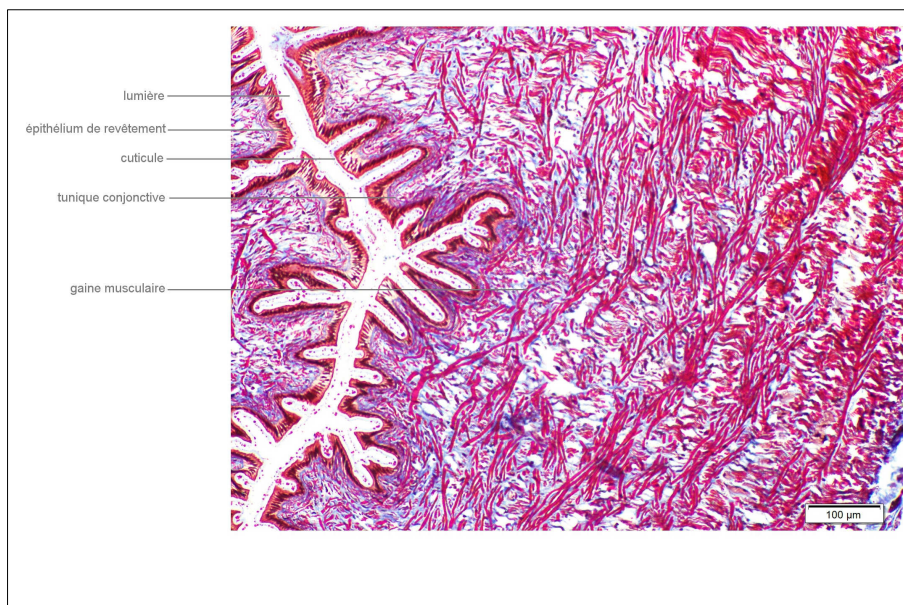
© S. Heusser & H.-G. Dupuy



Le pénis est une structure ovoïde dévaginable, sur laquelle est ouvert le spermiducte et communiquant avec l'atrium génital.

De la même manière que celle du spermiducte, la paroi du pénis présente des replis au contact de la lumière. Elle est bordée d'un épithélium simple et prismatique, recouvert d'une cuticule. Il repose sur une tunique conjonctive dense contenant des fibres musculaires lisses assez nombreuses. En périphérie, une épaisse gaine musculaire est visible.

Le pénis constitue l'organe copulateur. Il réalise le transfert des spermatozoïdes de l'Escargot de Bourgogne à son partenaire lors de l'accouplement, les introduisant dans l'atrium génital de ce dernier.

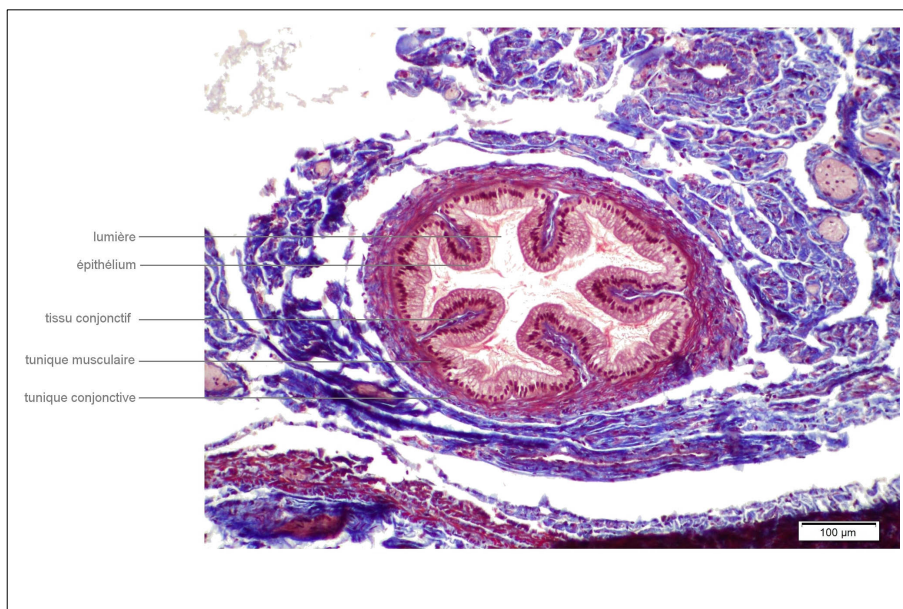
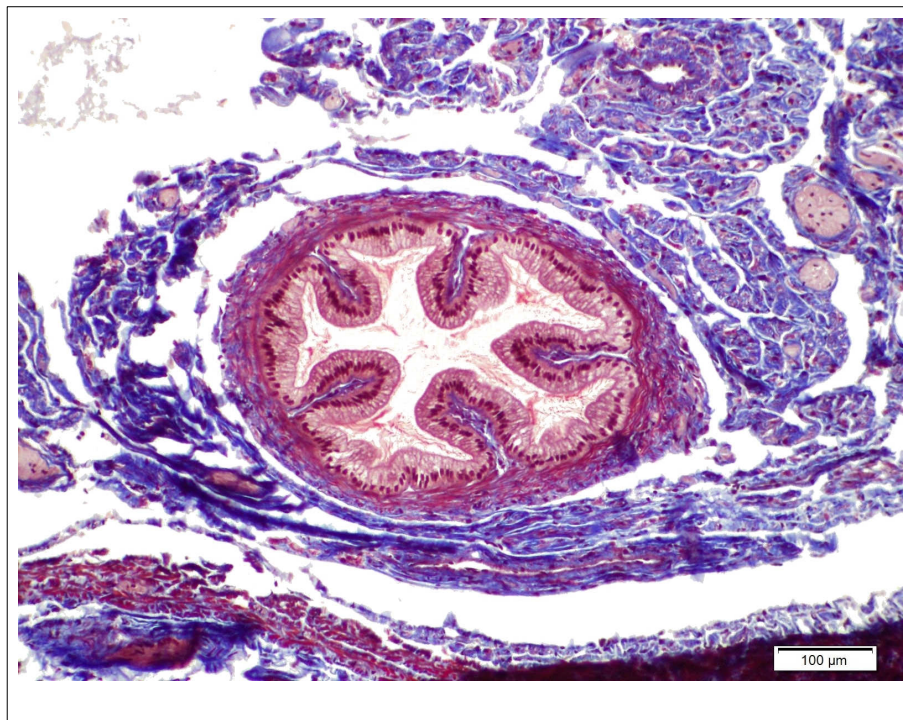


**Figure 5c : Pénis (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Avant la transmission au partenaire, les spermatozoïdes sont agglomérés et encapsulés en un spermatophore, dont la paroi est relativement rigide.

L'élaboration des spermatophores est réalisée dans la vésicule séminale, appelée flagelle mâle. Ce long diverticule en forme de fouet est connecté au spermiducte en amont du pénis. Il possède une paroi plissée, composée de la lumière vers la périphérie, d'un épithélium simple et prismatique reposant sur du tissu conjonctif, d'une tunique musculaire puis d'une tunique conjonctive externe.



**Figure 5c : Vésicule séminale (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

L'épithélium de la vésicule séminale est simple et prismatique. Les cellules qui le constituent présentent un noyau allongé basal, entouré de cytoplasme chromophile. Leur apex apparaît vacuolisé, envahi de nombreuses vésicules de sécrétion. Elles sont soutenues par du tissu conjonctif dans lequel quelques fibres musculaires lisses sont dispersées.

Les cellules musculaires sont beaucoup plus abondantes dans la tunique sous-jacente, où elles présentent une disposition circulaire. La tunique conjonctive externe contient pour sa part quelques fibres musculaires lisses longitudinales.

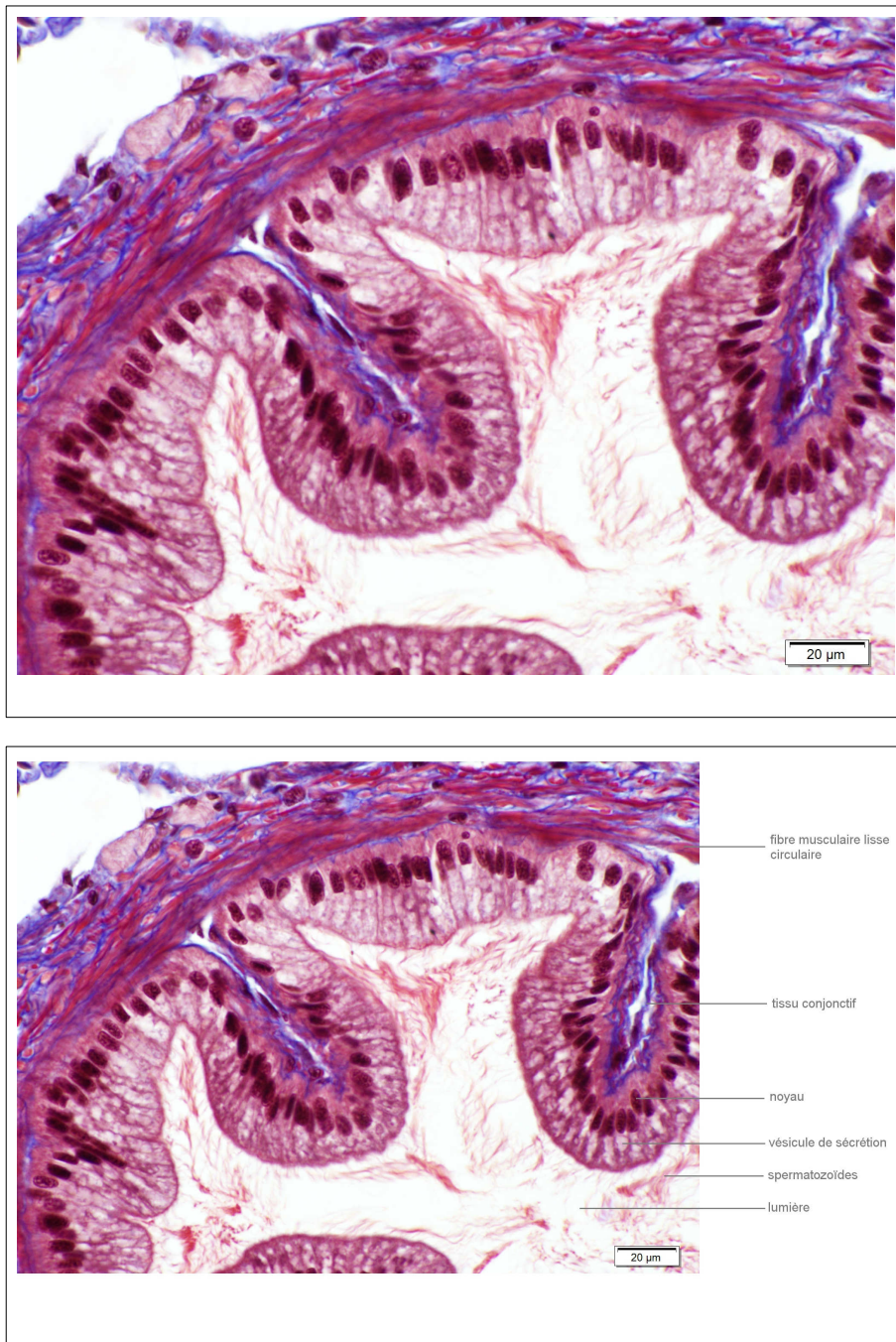
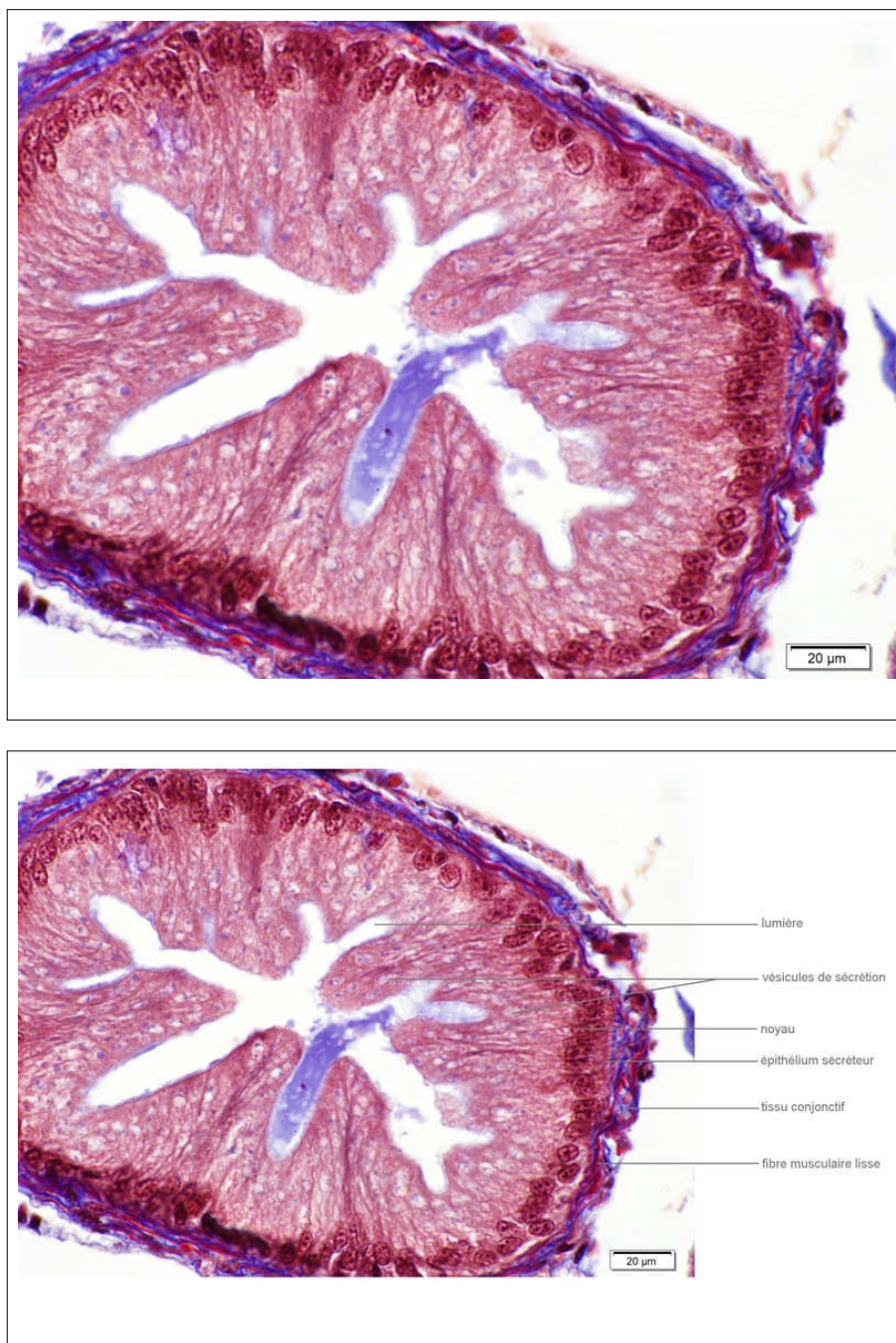


Figure 5c : Vésicule séminale (*Helix pomatia*)

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Associées à la région distale de la portion mâle de l'appareil génital, des glandes ramifiées sont observées. Appelées glandes multifides, leur lumière est bordée d'un épithélium simple et prismatique. Le noyau des cellules épithéliales est allongé et basal, leur cytoplasme est granuleux et envahi à l'apex de vésicules qui lui confèrent un aspect vacuolisé. Cet épithélium sécréteur repose sur une tunique conjonctive peu épaisse dans laquelle sont enchâssées quelques fibres musculaires lisses.

Les glandes multifides produisent une sécrétion muqueuse pouvant contenir des concrétions calcaires, qui joue vraisemblablement un rôle lubrificateur.

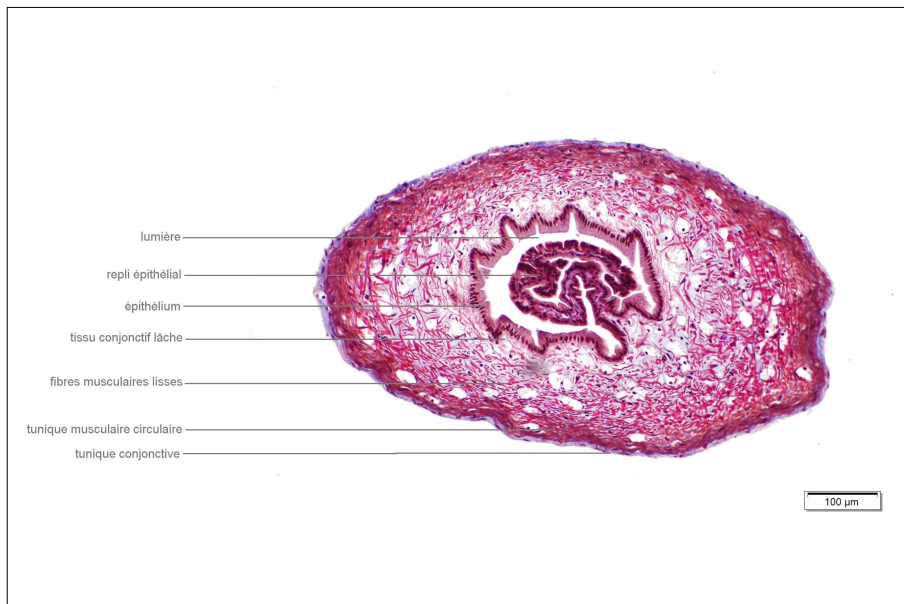
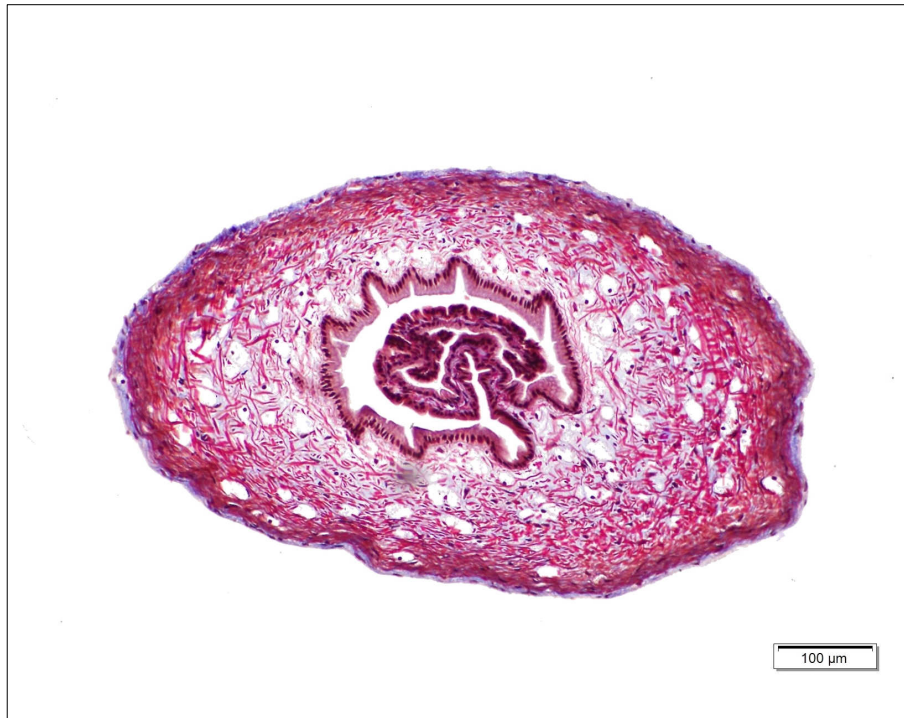


**Figure 5c : Glandes multifides (*Helix pomatia*)**  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

**d. Portion femelle : acheminement des gamètes et sécrétions, stockage des gamètes (*Helix pomatia*) (fig. 5d)**

Dans la partie distale de l'appareil génital, oviducte et spermiducte sont isolés l'un de l'autre.

L'oviducte présente alors une paroi relativement épaisse, développant un repli contourné qui fait saillie dans la lumière. La paroi est constituée d'un épithélium haut, reposant sur un tissu conjonctif épais et peu dense, dans lequel des fibres musculaires lisses nombreuses sont observées. En position externe, une tunique musculaire circulaire dense puis une tunique conjonctive entourent l'ensemble.



**Figure 5d : Oviducte (*Helix pomatia*)**  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

La paroi de l'oviducte est bordée, au contact de la lumière, d'un épithélium simple et prismatique faiblement plissé hormis au niveau du repli contourné. Les cellules qui le composent sont ciliées, et quelques-unes présentent des grains de sécrétion de type muqueux.

La zone sous-jacente est formée d'une épaisse tunique conjonctive peu dense, associée à des fibres musculaires lisses sans orientation nette, puis d'une tunique comportant d'abondantes fibres musculaires lisses à disposition circulaire et enfin d'une tunique conjonctive externe dense.

L'oviducte est en continuité avec le vagin.

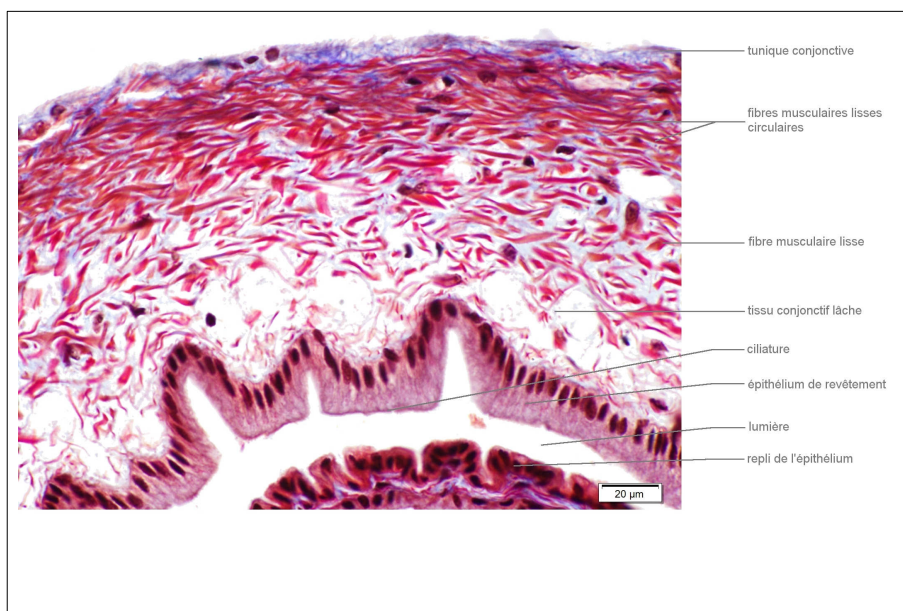
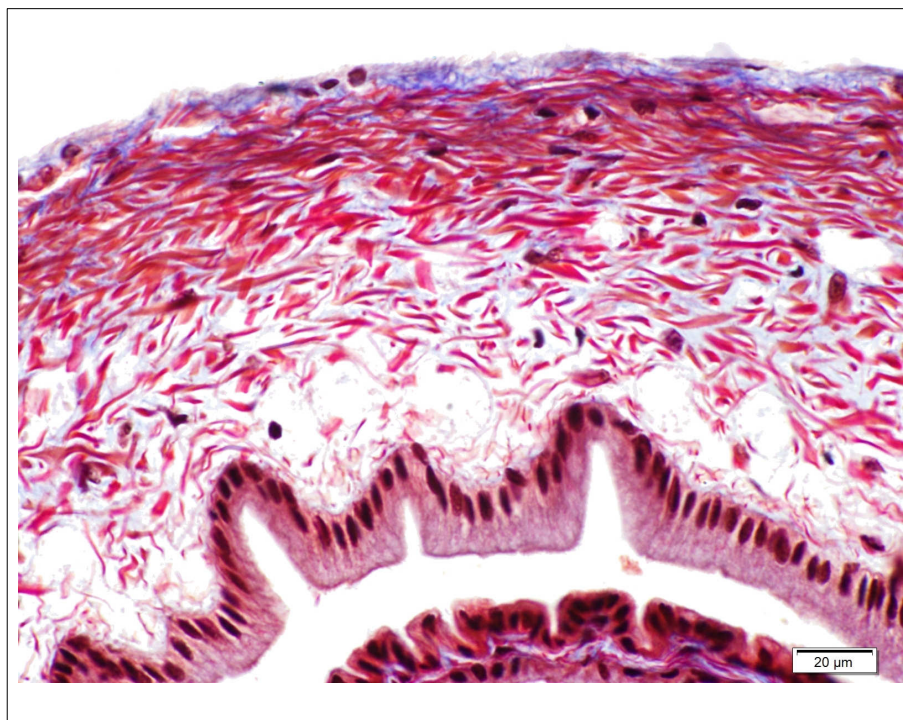


Figure 5d : Oviducte (*Helix pomatia*)

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Le vagin constitue la partie distale de la portion femelle de l'appareil génital. Il reçoit l'oviducte et est ouvert sur l'atrium génital. Il est également en continuité avec le canal du réceptacle séminale et la poche du dard.

La paroi du vagin est relativement épaisse et présente des replis peu importants. Elle est formée, de la lumière vers la périphérie :

- d'un épithélium simple ;
- de tissu conjonctif peu dense ;
- d'une tunique musculaire circulaire bien développée.

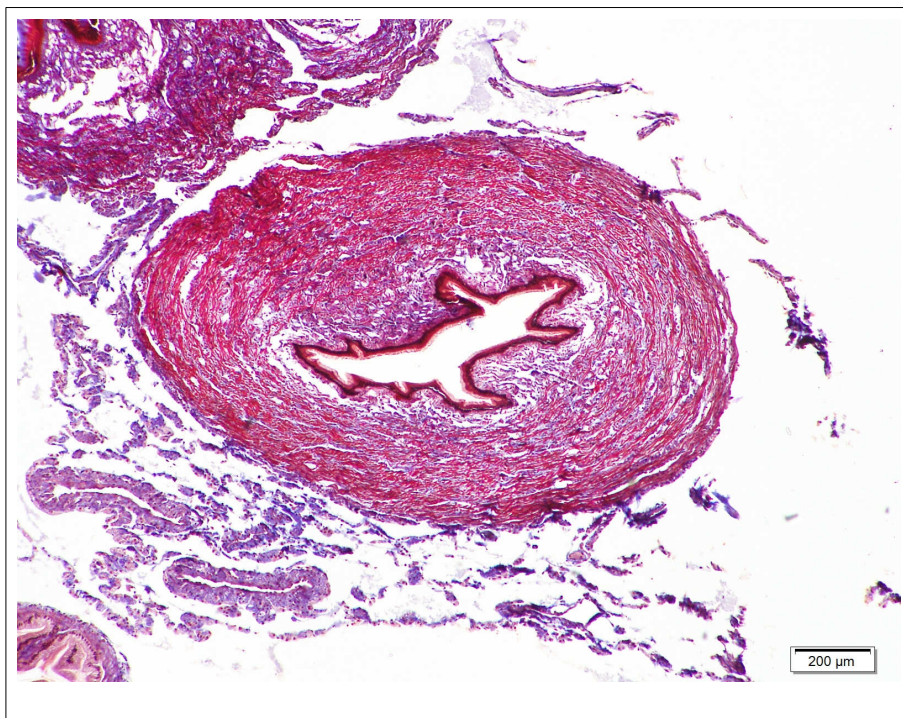
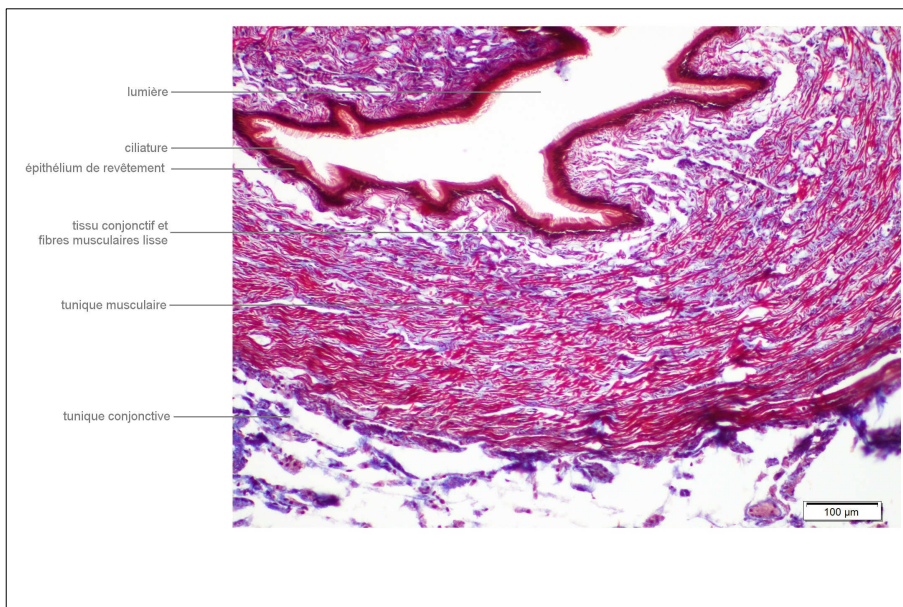
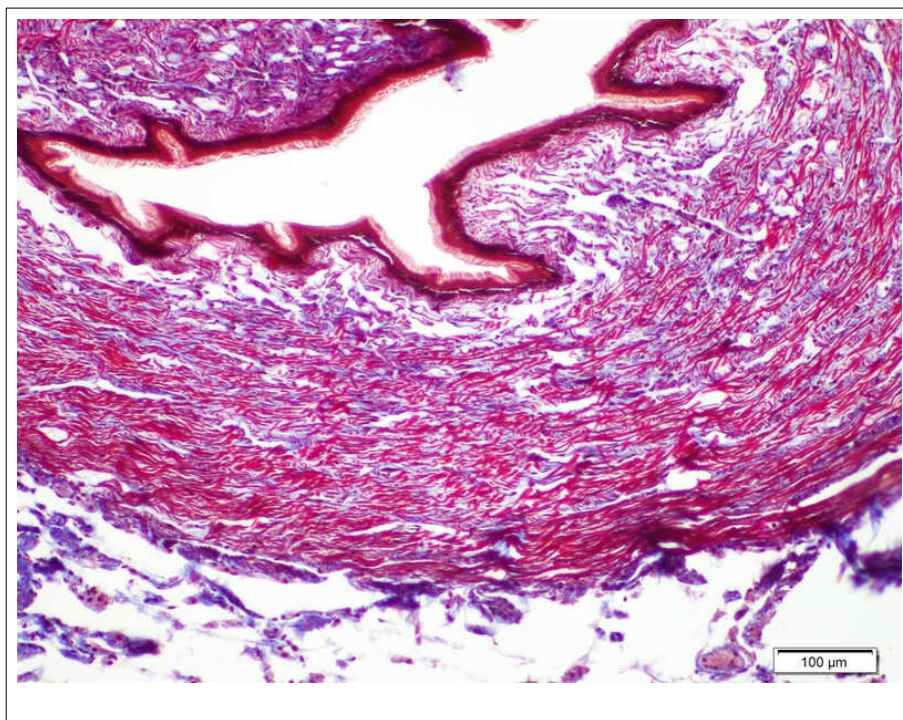


Figure 5d : Vagin (*Helix pomatia*)  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

L'épithélium du vagin est simple et prismatique. Les cellules qui le composent possèdent une longue ciliature mais contiennent rarement des grains de sécrétion. Il repose sur une gaine conjonctive peu dense et peu épaisse, dans laquelle sont insérées des fibres musculaires lisses ne présentant pas d'orientation particulière. En revanche, le revêtement musculaire externe est épais et constitué de fibres musculaires lisses circulaires. L'ensemble est entouré de tissu conjonctif lâche.

La structure histologique de la paroi du vagin est peu différente de celle de la paroi de l'oviducte, dans la continuité duquel elle se trouve. Son évolution implique la disparition des propriétés sécrétrices de l'épithélium qui devient exclusivement un épithélium de revêtement et le développement de la tunique musculaire externe, qui est de plus en plus épaisse.



**Figure 5d : Vagin (*Helix pomatia*)**  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy



Le vagin est relié par un long conduit à un réceptacle séminal ou spermathèque, qui prend également le nom de poche copulatrice. Un tube contourné s'ajoute à ce dispositif chez l'Escargot petit-gris, mais manque chez l'Escargot de Bourgogne. Appelé flagelle femelle, il est ouvert sur le conduit du réceptacle séminal. La paroi du réceptacle séminal est peu épaisse. Au contact de la lumière, elle est formée d'un épithélium simple, cubique à prismatique, cilié. Les cellules qui le composent contiennent pour la plupart des grains et des vésicules, qui révèlent leurs propriétés sécrétrices.

L'épithélium repose sur du tissu conjonctif dans lequel courent des fibres musculaires lisses longitudinales et circulaires. De volumineuses cellules granuleuses y sont également dispersées.

Le réceptacle séminal assure la dissolution de la paroi des spermatophores et le stockage des spermatozoïdes transmis par le partenaire au cours de l'accouplement. Lorsque les cellules germinales femelles sont à maturité, les spermatozoïdes quittent le réceptacle séminal et gagnent le carrefour des voies génitales au niveau duquel est réalisée la fécondation.

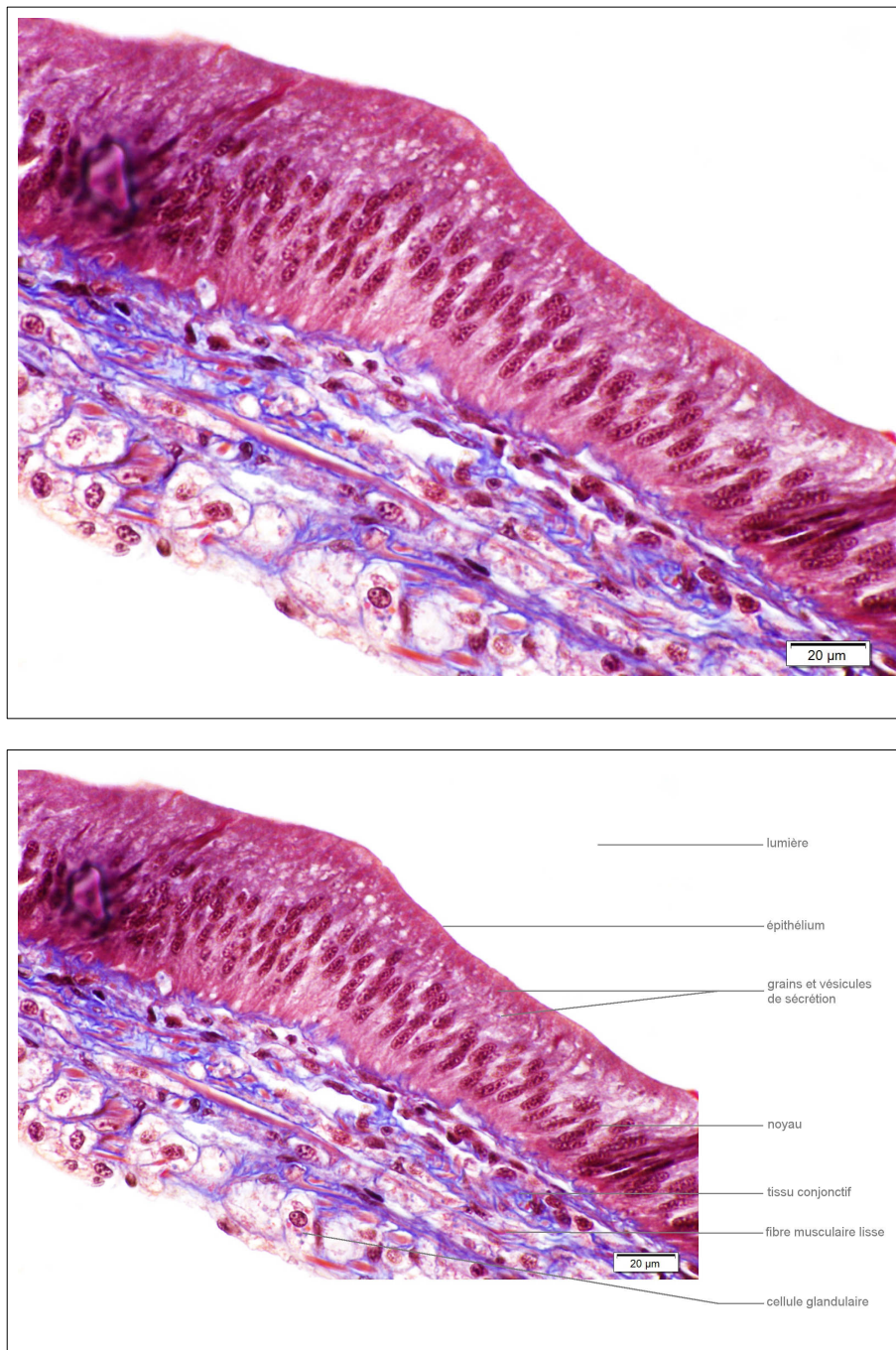


Figure 5d : Réceptacle séminal (*Helix pomatia*)  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Escargot de Bourgogne et Escargot petit-gris, à l'instar des autres Gastéropodes Pulmonés, sont des animaux hermaphrodites. Pratiquant la protandrie, l'accouplement intervient au cours de la phase mâle, permettant l'échange des spermatozoïdes des partenaires. La fécondation se produit lors de la phase femelle, suivie par le dépôt des enveloppes des œufs et de l'oviposition.

Chez ces espèces possédant une unique gonade mixte, les cellules germinales placées en culture évoluent spontanément dans la voie femelle.

La différenciation mâle est réalisée en présence de facteurs humoraux élaborés par les ganglions cérébroïdes et les cellules neurosécrétrices des tentacules oculaires. La production de ces facteurs inhibiteurs de la différenciation femelle et masculinisants présente des variations saisonnières qui expliquent la protandrie.

L'accroissement et la maturation des ovocytes sont pour leur part déterminés par des facteurs hormonaux synthétisés par les corps dorsaux, organes endocrines situés de part et d'autre des ganglions cérébroïdes.

Les corps dorsaux sont également impliqués dans le contrôle du développement du tractus génital, conjointement avec l'ovotestis.

## **Matériel et méthodes**

Les préparations histologiques ont été confectionnées par Henri-Gabriel Dupuy (École normale supérieure de Lyon). Une fois euthanasiés, les animaux sont extraits de leur coquille, fixés au Bouin de Hollande, déshydratés, inclus dans la paraffine et des coupes de 5 µm d'épaisseur sont réalisées. Elles sont colorées selon la technique du trichrome de Masson modifié, le bleu d'aniline venant remplacer le vert lumière.

Les prises de vue ont été effectuées à l'aide du matériel optique et numérique de la préparation à l'agrégation de sciences de la vie – sciences de la Terre et de l'univers de l'École normale supérieure de Lyon (macroscope Wild, microscope Olympus, caméra numérique Olympus).

## **Conclusion**

La clôture de cette synthèse est l'occasion de poursuivre le propos introductif de l'éditorial du n°10 de *Folia conchyliologica*.

La biologie, science de la vie, a pour objet l'étude des êtres vivants.

Ce domaine scientifique est extrêmement vaste, de par le nombre d'espèces qui composent le monde vivant et la diversité des aspects à explorer.

De multiples disciplines ont en conséquence été développées pour comprendre les êtres vivants, faisant de la biologie une science plurielle.

Ce sont par exemple la zoologie et la botanique qui recensent les espèces et de les classent en fonction de leurs parentés, la morphologie et l'anatomie qui décrivent les formes respectivement externes et internes, l'embryologie qui s'intéresse au développement des organismes, la physiologie qui en explore le fonctionnement, l'éthologie qui étudie le comportement, l'écologie qui examine les rapports entre êtres vivants et avec le milieu.

Le monde vivant est par ailleurs organisé en systèmes emboîtés, ensembles d'éléments interagissant entre eux et avec le milieu. Ce sont notamment les populations (systèmes écologiques), les organismes (systèmes d'organes), les tissus (systèmes de cellules), les cellules (systèmes biochimiques).

En relation avec ces niveaux d'organisation multiples et grâce aux progrès des techniques d'investigation, chacune des disciplines biologiques intègre plusieurs échelles d'étude pour résoudre un même problème. Elle peut également l'aborder dans la perspective structurale ou du point de vue fonctionnel.

Dans ce dédale d'approches, l'étude de la constitution tissulaire des organismes ou histologie occupe une position centrale. Outre les images esthétiques qu'elle fournit, les données auxquelles elle donne accès intéressent diverses disciplines biologiques et touchent plusieurs niveaux d'organisation.

Elle contribue ainsi à révéler la diversité et l'unité des organismes, mettant en lumière les relations existant entre structure et fonction et les adaptations dont elles sont la manifestation.

L'histologie participe des approches intégrées, indispensables à la compréhension synthétique des êtres vivants résidant dans la combinaison des analyses structurale, fonctionnelle, écologique et évolutive.

L'histoire de la biologie est riche en oppositions entre « naturalistes » et « biologistes », « approche vitaliste » et « approche mécanistique » par exemple.

Aujourd'hui, les sciences de la vie tendent à combiner les points de vue et les méthodes, évoluant vers la trans-disciplinarité, dont les résultats sont particulièrement riches, confirmant ce qu'affirmait S.J. Gould dans son essai « *Des vers de terre pour un siècle en toute saison* » :

« Toute grande science est l'union féconde du détail et des généralisations, de l'exultation et de l'explication. »

## Bibliographie

BRUSCA R.C. & BRUSCA G.J., 2002 – *Invertebrates*. Sinauer Associates, 936 p.

CASSIER P., LAFONT R., DESCAMPS M., PORCHET M. et SOYEZ D., 1997 – *La reproduction des invertébrés. Stratégies, modalités et régulation*. Masson, 354 p.

FREEMAN W.H. & BRACEGIRDLE B., 1971 – *An atlas of invertebrate structure*. Heinemann Educational Books, 129 p.

GOULD S.J., 1991 – *Quand les poules auront des dents*. Réflexions sur l'histoire naturelle. Seuil, 478 p.

GRASSÉ P.P. (sous la direction de), 1968 – *Traité de zoologie. Tome V, Mollusques Gastéropodes et Scaphopodes (fascicule III)*. Masson, 1083 p.

GUYARD A., 1971 – *Étude de la différenciation de l'ovotestis et des facteurs contrôlant l'orientation sexuelle des gonocytes de l'Escargot Helix aspersa Müller*. Thèse d'État soutenue à la Faculté des Sciences de l'Université de Franche-Comté. <http://baladesnaturalistes.hautetfort.com>

HEUSSER S. & DUPUY H.G., 2008 – *Atlas biologie animale. 1. Les grands plans d'organisation*. Dunod, 138 p.

HEUSSER S. & DUPUY H.G., 2008 – *Atlas biologie animale. 2. Les grandes fonctions*. Dunod, 215 p.

LEAKE L.D., 1975 – *Comparative histology. An introduction to the microscopic structure of animals*. Academic Press, 738 p.

LECOINTRE G. & LE GUYADER H., 2001 – *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, 560 p.

RICQLES A. (de), DELATTRE P., COURRIÈRE PH., 1995 – Structure et fonction. *Encyclopædia Universalis*, vol. 21.

TÉTRY A., 1995 – Biologie. L'être vivant. *Encyclopædia Universalis*, vol. 22.

TURQUIER Y., 1989 – *L'organisme dans son milieu. Les fonctions de nutrition*. Doin, 315 p.

TURQUIER Y., 1994 – *L'organisme dans son milieu. L'organisme en équilibre avec son milieu*. Doin, 334 p.

## Folia conchyliologica

Directeur de la publication :

Cédric Audibert

68 rue Louis Blanc

69006 Lyon

France

[folia-conch@cernuelle.com](mailto:folia-conch@cernuelle.com)

---

N° 11 – Mai 2011

Achevé d'imprimer en Mai 2011

---

La Rédaction n'est pas responsable des documents ou articles qui lui sont adressés ; chaque contribution reste sous la responsabilité de son auteur

---

Reproduction interdite des documents ou des photos sans l'accord préalable de la Rédaction