

(Communication présentée le 12 mars 1966.)

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE L'ULTRASTRUCTURE DE L'ÉPIDERME DE LAMPROIE

par H. DAMAS (*) et H. FIRKET

Laboratoire de Morphologie animale et Laboratoire d'Anatomie pathologique,
Université de Liège.

Résumé. — 1. On décrit l'ultrastructure des quatre types cellulaires présents dans l'épiderme de jeune Lamproie.

2. Les cellules fondamentales élaborent des gouttelettes de mucus au contact de leurs systèmes de Golgi. Elles sont très riches en tonofilaments disposés en faisceaux de deux types et fermement ancrées les unes aux autres par des desmosomes nombreux et importants. Elles se transforment en cellules à plateau qui montrent des signes d'une élimination abondante du mucus en séries parallèles de petites vésicules.

3. Les grandes cellules en massue sont remplies d'amas considérables de filaments un peu plus épais que les tonofilaments des cellules précédentes et n'ont que peu des organites normalement présents dans toute cellule.

4. Les cellules granuleuses semblent subir une dégénérescence grumeleuse de leur cytoplasme en même temps que s'y développent de gros grains denses et homogènes.

5. On discute la signification fonctionnelle de ces observations et on émet l'hypothèse d'une parenté des cellules massuées et des cellules granuleuses.

INTRODUCTION

Depuis les observations anciennes de FOETTINGER (1876), l'épiderme de Lamproie s'est révélé fort complexe et pose des énigmes aux morphologistes. Les grandes cellules en massue présentant fort peu de structure interne, les cellules produisant un mucus abondant, la surface de l'épiderme formée par une bordure semblable à celle de l'intestin, les cellules granuleuses dispersées parmi les autres ont toutes suscité bien des hypothèses. L'analyse de l'ultrastructure devrait permettre de mieux comprendre leurs fonctions et leurs relations. Nous avons entrepris cette étude pour l'épiderme de l'Ammocoete.

(*) Le Professeur Damas avait commencé ce travail avec nous et les principales observations avaient été réalisées lors de sa mort accidentelle. Il n'a pu participer à la rédaction de ce texte qui est dédié à sa mémoire.

TECHNIQUE

Des fragments de peau sont prélevés sur la partie moyenne du corps d'Ammocoetes (*Lampetra fluviatilis* L.) de 10 à 12 cm de long. Ils sont fixés à l'acide osmique à 1 ou 2 %, tamponné au phosphate à Ph 7 selon Millonig. Après inclusion à l'Epon, on coupe perpendiculairement à la surface et on colore à l'acétate d'uranyle et à l'hydroxyde ou au citrate de plomb. Les préparations sont examinées aux microscopes Elmiskop I et II de Siemens.

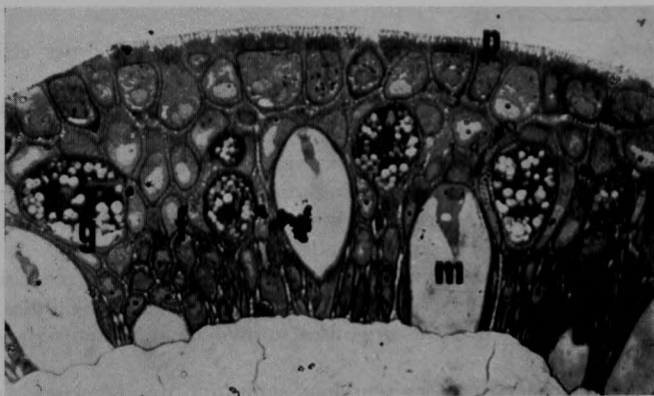


Fig. 1. — Vue d'ensemble de l'épiderme d'Ammocoete au microscope optique. f : Cellules fondamentales; p : Plateau; m : Cellules en massue; g : Cellules granuleuses.

RÉSULTATS

Le microscope ordinaire montre quatre types cellulaires dans un épiderme pluri-stratifié (fig. 1). Les *cellules fondamentales*, les plus nombreuses, sont basophiles. Dans la partie moyenne de l'épithélium, elles deviennent progressivement métachromatiques. Vers le sommet, elles sont remplacées par des *cellules à plateau*, métachromatiques qui contiennent du mucus (positif au P.A.S. et au Bleu alcian). Le plateau ressemble à une bordure absorbante d'intestin grêle. Parmi les cellules de la couche la plus profonde, sont dispersées de grandes *cellules en massue* reposant par un large pied sur la membrane basale. Elles montrent fort peu de structure interne, sauf une vague disposition filamenteuse. A mi-hauteur, on rencontre enfin des *cellules granuleuses* bourrées de gros grains acidophiles.

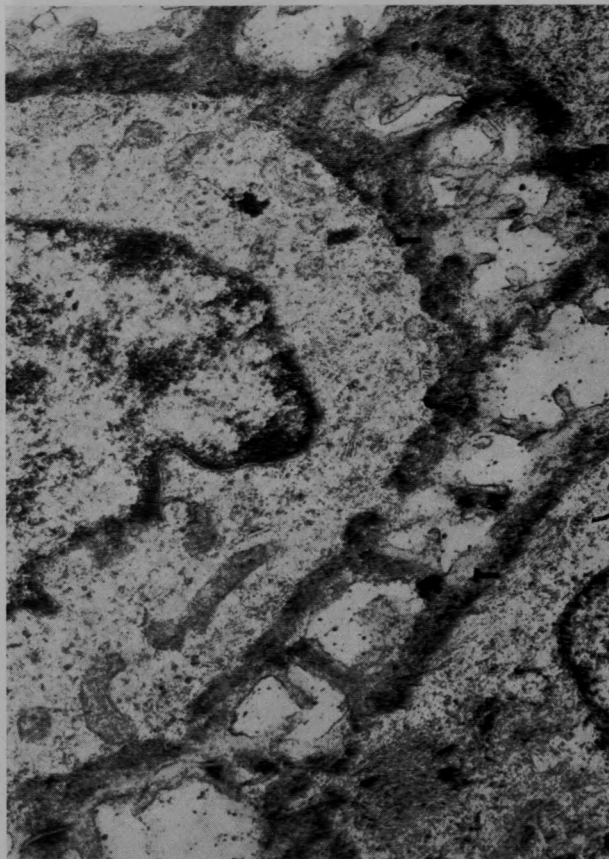


FIG. 2. — Cellules fondamentales en liaison avec leurs voisins. Faisceaux de tonofilaments (T) $\times 19.000$ (Cliché H. Damas.)



FIG. 3. — Pied de cellule fondamentale avec les deux types de faisceaux de tonofilaments et l'attache à la membrane basale. $\times 36.000$.

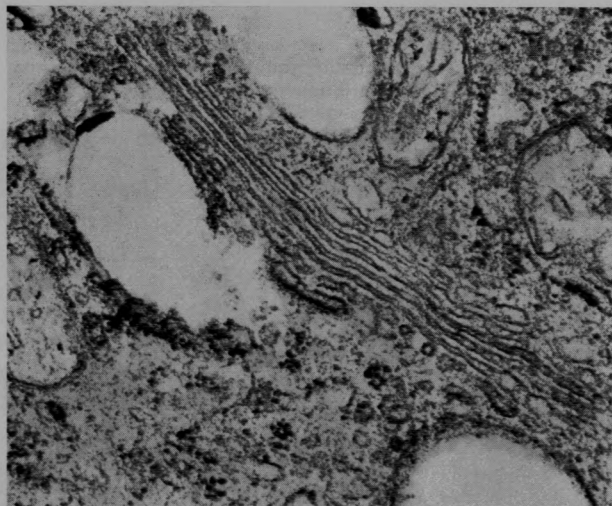


FIG. 4. — Région golgienne de cellule fondamentale.
× 38.000.



FIG. 5. — Desmosomes et tonofilaments. × 38.000.

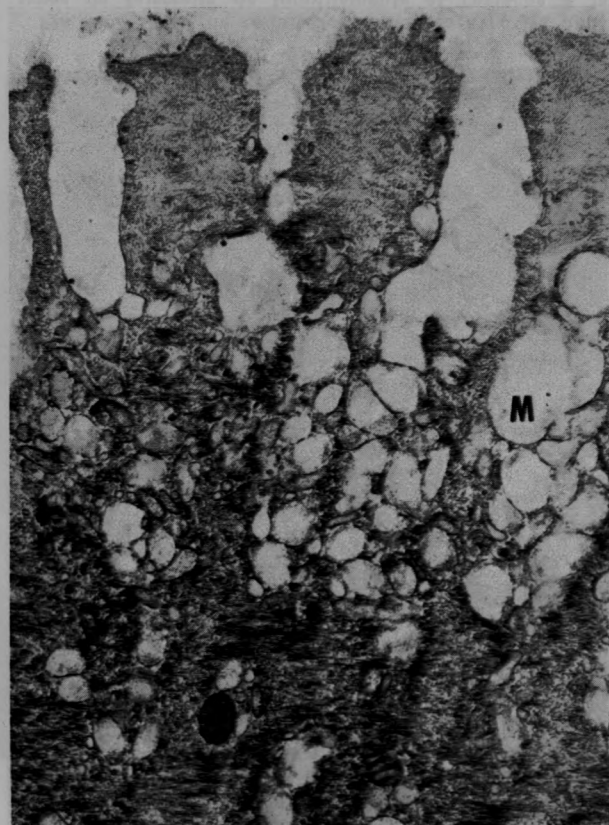


FIG. 6. — Bordure superficielle de l'épiderme. Elimination des grains muqueux, (M). × 14.500.

Au microscope électronique, on repère immédiatement les caractères communs à tous les épidermes de Vertébrés : fentes irrégulières entre les cellules avec crêtes et anfractuosités complexes de leur surface; tonofilaments en faisceaux importants s'attachant notamment à des desmosomes joignant les cellules et assurant la solidité de l'ensemble (fig. 2). On identifie facilement les quatre types cellulaires précédemment repérés.

Certaines *cellules fondamentales* ont une large assise sur la membrane basale. D'autres ont le corps cellulaire à mi-hauteur de l'épiderme et sont supportées par un pied long et étroit reposant sur le derme. Les membranes cellulaires qui reposent sur la membrane basale présentent une série d'épaississements très denses, plus ou moins en forme de cupules sur lesquelles s'attachent des tonofilaments (fig. 3). Les noyaux des cellules fondamentales ont une chromatine dispersée avec une frange dense à la périphérie et des nucléoles très arrondis et très denses. Dans le cytoplasme, les mitochondries allongées sont nombreuses ainsi que les amas de quatre à six sacs aplatis des dictyosomes de Golgi autour desquelles on voit des vésicules plus arrondies et plus volumineuses (fig. 4). Entre ces éléments, sont dispersées les membranes du réticulum endoplasmique associées ou non à des ribosomes ainsi que des ribosomes libres, isolés ou en petits amas.

Au fur et à mesure qu'on monte vers la surface de l'épiderme, les noyaux deviennent plus irréguliers et la partie apicale du cytoplasme, puis bientôt sa plus grande partie, se charge de vésicules oblongues allant jusqu'à une taille d'un tiers ou un demi-micron et apparemment vidées par la fixation ou traversées par quelques très minces filaments en réseau. Accompagnant parfois les précédentes, des granulations denses de même taille, limitées par une membrane, pourraient être des lysosomes.

Sous la membrane cellulaire, le cytoplasme est parcouru à sa périphérie par d'épais faisceaux de tonofilaments entourant complètement la partie centrale de la cellule. Leurs filaments constitutifs ont environ 120 Å de large. Dans la majorité des faisceaux, ils sont assez serrés les uns contre les autres. Dans d'autres, surtout situés dans les cellules profondes et les pieds rejoignant la membrane basale, ils forment des groupes parallèles beaucoup plus lâches, toujours situés dans le cytoplasme en dedans des paquets plus denses (fig. 3 et 9a). Les filaments individuels passent d'un type d'association à l'autre.

Les desmosomes des cellules fondamentales, d'aspect classique, sont nombreux et renforcés par des tonofilaments en faisceaux denses venant de la couronne de fibrilles qui parcourt la portion externe de chaque cytoplasme (fig. 5).

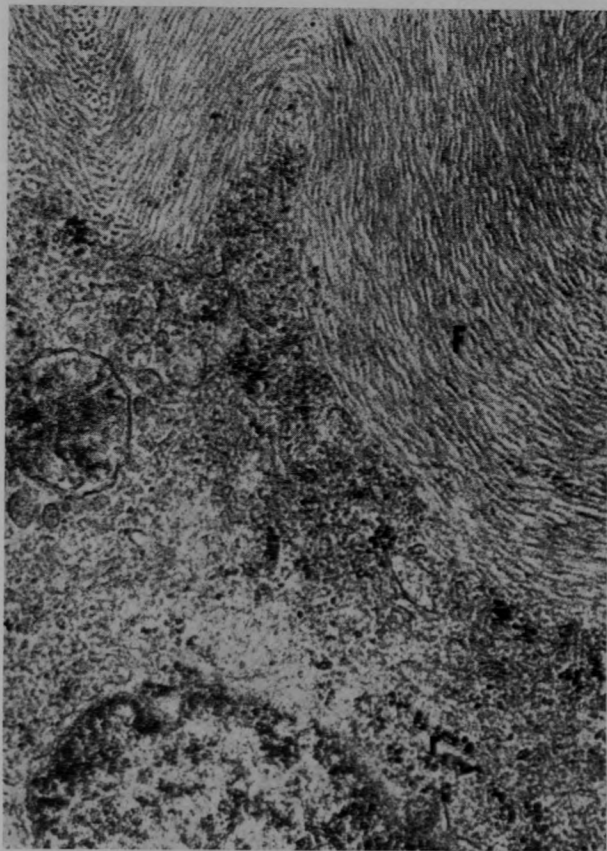


FIG. 7. — Centre de cellule en masse. On retrouve quelques profils de membranes du réticulum endoplasmique (r) dispersés dans un cytoplasme finement granuleux. Faisceaux de filaments (F). $\times 38.000$.

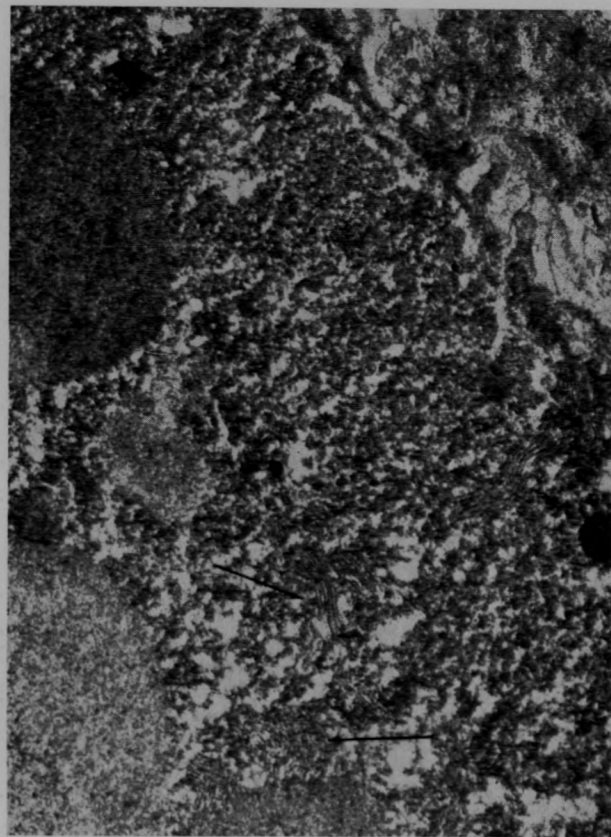


FIG. 8. — Cellule granuleuse. Dans le cytoplasme grumeleux, on voit des faisceaux de filaments (flèches). $\times 19.000$. (Cliché H. Damas).

Dans la partie haute de l'épiderme, ces cellules sont souvent bourrées des grosses vésicules apparemment vides citées plus haut. Dans les *cellules à plateau* de la surface, ces vésicules se regroupent, confluent peu à peu et s'alignent en colonnes de cavités irrégulières qui s'ouvrent à l'extérieur dans une série d'invaginations parallèles, perpendiculaires à la surface de l'épithélium. C'est cet aspect particulier de l'excrétion qui donne à cette région une certaine ressemblance à une bordure absorbante lorsqu'on l'observe au microscope optique. Dans cette zone superficielle des cellules à plateau, les tonofilaments sont disposés en faisceaux plus minces, dispersés, parallèles à la surface (fig. 6).

Les *grandes cellules en massue* se révèlent remplies presque exclusivement de filaments assez peu denses. Ils sont un peu plus épais (environ 140 à 160 Å) que les tonofilaments décrits dans les cellules précédentes. Ils sont disposés en faisceaux très larges mais peu serrés (fig. 7 et 9b). Leur direction générale est parallèle à la surface de la cellule et ils présentent de grandes vagues onduleuses. Dans les environs du noyau, une région du cytoplasme se délimite très nettement du reste car les faisceaux y sont absents. Le cytoplasme y est finement granuleux. C'est la seule zone où l'on reconnaît quelques organites, mitochondries, vésicules ergastoplasmiques, groupes de ribosomes, etc. (fig. 7). Sur sa périphérie, ce type cellulaire compte fort peu de desmosomes, en général assez petits, et s'ancre plutôt avec les cellules fondamentales voisines par des replis obliques qui s'engrènent dans des irrégularités semblables des cellules contiguës.

Les *cellules granuleuses* ont un noyau à chromatine encore plus dispersée que les précédentes et un cytoplasme très dense, finement grumeleux, comme s'il était en mauvais état ou mal fixé. On y repère, à côté de très gros grains, quelques fragments de membranes, quelques vésicules du réticulum endoplasmique, parfois une mitochondrie plus ou moins altérée. Les grains de 1 ou 2 microns, qui donnent à ces cellules leur nom, sont arrondis, denses, homogènes et limités par une membrane (fig. 8). Ces cellules ne contiennent généralement plus de fibrilles et leur surface s'engrène avec les voisines par des replis réciproques, mais il n'y a aucun desmosome.

Enfin, à côté de ces quatre types cellulaires, déjà observés au microscope optique, de petites cellules de forme très irrégulière, s'insinuent entre les autres à la base de l'épiderme. Leur noyau contient de la chromatine dense et leur cytoplasme est assez riche en ribosomes et en mitochondries. Elles paraissent ne pas faire partie du tissu mais avoir émigré à partir du derme sous-jacent.

DISCUSSION

L'épiderme de Lamproie présente des caractéristiques qui se retrouvent dans toute la série des Vertébrés : les fentes entre les cellules, les tonofilaments et les desmosomes permettant une bonne nutrition tout en assurant la cohésion de l'épithélium. Il est en cela très différent de celui de l'*Amphioxus* qui ne comporte aucun de ces éléments structuraux (OLLSSON, 1961). Les desmosomes ont l'aspect classique décrit par ODLAND (1958) chez les Mammifères et les tonofilaments sont fort semblables à ceux des Amphibiens (CHAPMAN et DAWSON, 1961; FARQUHAR et PALADE, 1965) de même que les épaissements de la membrane basale. Ces derniers ne diffèrent guère que par l'intensité de la coloration de ceux décrits par WEISS et FERRIS (1954) et WEISS (1958), chez *Triturus*.

Cependant, cet épiderme présente bon nombre de caractères particuliers. Les vésicules qui apparaissent aux environs des appareils de Golgi dans les cellules fondamentales et qui deviennent si nombreuses puis confluent vers la surface dans les cellules à plateau et se déversent à l'extérieur, sont constituées de mucus. En témoignent notamment les colorations cytochimiques du même matériel. Le rôle du système de Golgi dans l'élaboration du mucus a déjà été souligné dans d'autres cas (ITO et WINCHESTER, 1963; HOLLMANN, 1963). Les cellules fondamentales exercent donc deux fonctions. L'abondance de leurs tonofilaments et la solidité due aux nombreux desmosomes leur permettent un rôle de revêtement et de protection, mais elles sont également glandulaires. Elles élaborent le mucus en profondeur, et l'excrètent quand elles sont devenues, en surface, des cellules à plateau.

Bien plus particulières sont les cellules en massue et les cellules granuleuses.

Les cellules en massue reposant toujours sur la membrane basale ne montrent pas de signes de sécrétion. Les filaments dont elles sont presque exclusivement remplies ressemblent aux tonofibrilles des autres cellules mais sont certainement plus épais (fig. 9) et ne paraissent jouer aucun rôle dans l'ancrage des cellules. On peut probablement affirmer qu'ils sont de nature différente. On a supposé que ces cellules jouent un rôle musculaire, leur contraction aidant au vidage des cellules muqueuses voisines; toutefois, la disposition de leurs filaments n'est pas favorable à cette interprétation. Il ne paraît pas non plus vraisemblable que ce soit des éléments nerveux (MARENGHI, 1903), leurs rapports avec le conjonctif sous-jacent ne différant guère de ceux des

cellules fondamentales. Malgré leur taille considérable, ces cellules en massue ne possèdent qu'en petit nombre les organites présents dans un cytoplasme normal. Ceux-ci y sont remplacés par ces amas énormes de filaments particuliers. Il est probable que cette relative faiblesse de l'équipement normal de ces cellules ne leur permet pas un métabolisme très actif ni une survie très longue.

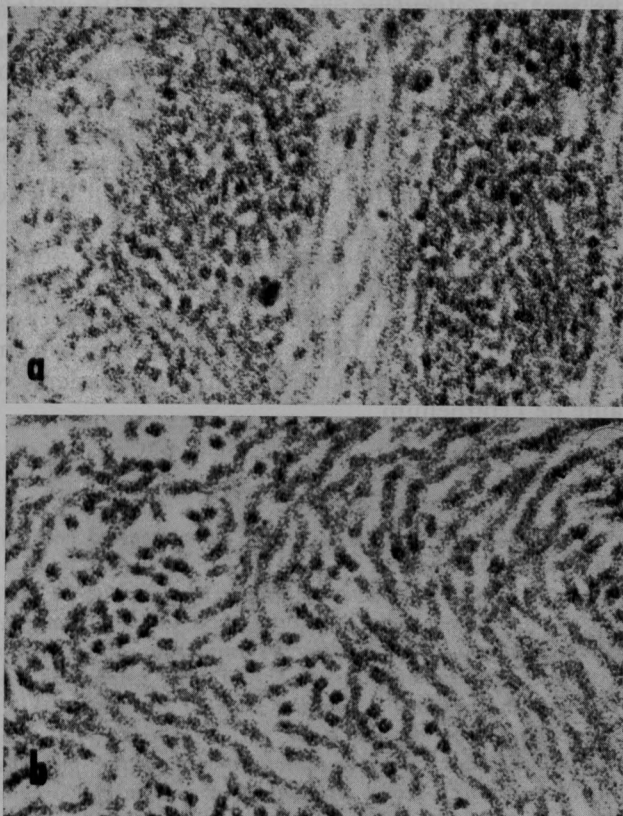


FIG. 9. — Comparaison entre les tonofilaments de cellules fondamentales (a) et les filaments des cellules en massue (b). $\times 123.000$.

Les cellules granuleuses ne se rencontrent que dans la partie moyenne et haute de l'épiderme. Leur cytoplasme a une texture très particulière qui fait supposer qu'elles sont en train de dégénérer. La fragmentation irrégulière de leur noyau, observée depuis longtemps (LOWENTHAL, 1904), confirme cette façon de

voir. Au début de leur formation, leurs grosses granulations ont une structure proche de celle du cytoplasme grumeleux. Nous croyons que ces cellules sont un élément en voie d'élimination d'un type spécial dont toute la masse constituerait le produit d'excrétion. On les voit d'ailleurs parfois déverser leur contenu à l'extérieur (DUPONT, 1960).

Les fonctions des cellules en massue et des cellules granuleuses, à propos desquelles des hypothèses divergentes ont été émises, ne sont pas élucidées par cette étude de leur ultrastructure. Elles ont en commun des propriétés particulières qui les mettent à part des cellules fondamentales. L'une et l'autre ont une structure très différenciée (bien que différente) avec seulement très peu de l'équipement en organites intracellulaires que l'on s'attendrait à trouver dans des cellules de cette taille. A ce point de vue, les cellules granuleuses sont moins bien loties encore que les cellules en massue.

Dans l'échantillon limité que nous avons étudié, nous avons rencontré deux cellules granuleuses qui contenaient encore de petits paquets de filaments en faisceaux. Cela nous amène à proposer l'hypothèse d'une parenté et peut-être d'une transformation des cellules granuleuses au cours de leur déplacement vers la partie haute de l'épithélium.

SUMMARY.

1. *The ultrastructural morphology of the four types of cells of Lamprey's epidermis is described.*
2. *Principal cells produce mucus droplets in the vicinity of an important Golgi system. These cells contain a solid array of tonofilaments and are firmly attached to each other by numerous large desmosomes. Near the surface, they transform into border cells where the mucus is excreted through the surface in parallel rows of droplets.*
3. *The large club-like cells are filled with a considerable amount of filaments slightly thicker than the tonofilaments of the principal cells and contain little of the normal equipment in cytoplasmic organelles.*
4. *Besides their large homogenous grana, granular cells cytoplasm has a finely granular texture that seems to be a sign of degenerescence.*
5. *The functional significance of these results is discussed and it is supposed that clubbed cells and granular cells are related.*

BIBLIOGRAPHIE.

- CHAPMAN, G. B. et DAWSON, A. B. (1961). — The fine structure of the laval anuran epidermis with special reference to the figures of Eberth. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, **10**, 425.

- DUPONT, M. (1959). — Contribution à l'étude de la peau chez la Lamproie. Thèse de Licence en Sciences Zoologiques, Université de Liège.
- FARQUHAR, M. G. et PALADE, G. E. (1965). — Cell junction in amphibian skin. *J. Cell Biol.*, 26, 263.
- FOETTINGER, A. (1876). — Recherches sur la structure de l'épiderme des Cyclostomes et quelques mots sur les cellules olfactives de ces animaux. *Bull. Acad. Roy. Belg.*, 2e série, 61, 84.
- HOLLMANN, K. H. (1963). — The fine structure of the goblet cells in the rat intestine. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 106, 545.
- ITO, S. et WINCHESTER, R. J. (1963). — The fine structure of the gastric mucosa in the bat. *J. Cell Biol.*, 16, 541.
- LOWENTHAL, N. (1904). — Beiträge zur Kenntnis der Körnerzellen des Neunauges. *Anat. Anz.*, 25, 81.
- MARENGHI, G. (1903). — Alcune particolarità di struttura e di innervazione della cute dell'Ammocoetes bronchialis. *Zeitschr. Wiss. Zool.*, 75, 256.
- ODLAND, G. F. (1958). — The fine structure of the interrelationship of cells in the human epidermis. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 4, 529.
- OLLSSON, R. (1961). — The skin of Amphioxus. *Z. Zellforschung*, 54, 90.
- WEISS, P. (1958). — Cell contact. *Int. Rev. Cytol.*, 7, 391.
- WEISS, P. and FERRIS, W. (1954). — Electronmicrograms of larval amphibian epidermis. *Exp. Cell Res.*, 6, 546.