

# HISTOPHYSIOLOGIE COMPARÉE DES ORGANES RÉNAUX CHEZ LES ARCHAEOGASTÉROPODES (MOLLUSCA - PROSOBRANCHIA).

par

Willy Delhaye

Collectif da Bio-écologie, Unité d'Histophysiologie, Université Libre de Bruxelles,  
50, avenue F.-D.-Roosavelt, 1050 Bruxelles.

## Résumé

Les reins des Archaeogastéropodes ont été étudiés par l'histologie, l'histochimie, la microscopie électronique et les injections physiologiques.

On distingue deux groupes d'organisation différente parmi les Archaeogastéropodes, bien que, dans les deux cas, les reins soient asymétriques.

Chez les Patelloidea et les Fissurellidae, les deux reins ont la même structure histologique. Les cellules épithéliales, ciliées de façon inconstante, comprennent de nombreuses petites vacuoles renfermant des concrétions réfringentes riches en chromolipoides, mélanines et fer ferrique.

Chez les Haliotidae et les Trochidae, le rein droit a la même structure histologique mais, dans le rein gauche, les lamelles prennent une forme papillaire. Les cellules épithéliales, généralement ciliées, sont petites, riches en lysosomes et envoient de fins prolongements dans le tissu conjonctif sous-jacent. Ces cellules jouent un rôle dans l'athrocytose et seraient aussi chargées de la résorption organique.

Le tissu conjonctif est important et, à sa périphérie, entre les prolongements épithéliaux, comporte des amas de lipoprotéines qui pourraient constituer des réserves, amenées passivement par le sang.

## Introduction

Alors que la gonade gauche a disparu chez tous les Gastéropodes connus, les Archaeogastéropodes disposent toujours de deux organes rénaux, mais dont la symétrie a disparu.

Goodrich (1945), Yonge (1947), Fretter et Graham (1962) ont rassemblé les différentes données à ce sujet et tenté d'en déterminer l'évolution. Chez les Fissurellidae, le rein gauche est extrêmement réduit, à tel point que le canal rénopéricardique correspondant aurait disparu, du moins chez certaines espèces (*Diodora*, *Emarginula*).

Les Patelloidea disposent toujours d'un canal rénopéricardique gauche, mais le rein gauche est passé à droite du péricarde.

Dans ces deux groupes de Gastéropodes, les deux reins ont une histologie semblable.

Les Pleurotomariidae, les Haliotidae et les Trochoidae possèdent deux reins dissymétriques par leur forme et par leur structure interne. Alors que le rein droit est histologiquement voisin de celui des autres Archaeogastéropodes, le rein gauche s'est transformé en un « sac papillaire » (Huiler, 1894 ; Perrier, 1899) mais conserve le canal rénopéricardique.

La structure des papilles est complètement différente de celle des lamelles du rein droit. Elle est d'ailleurs assez particulière et a été interprétée de façon très différente (Perrier, 1899 ; Cuénot, 1900 ; Crofts, 1929).

La correspondance des reins des Diotocardes avec celui des Monotocardes a été également fortement controversée. C'est ainsi que Perrier (1899) voyait dans le rein droit des Diotocardes l'équivalent du rein des Monotocardes, le rein gauche des premiers ayant été conservé partiellement dans la glande néphridienne. On sait maintenant, depuis les études de Drummond (1902) sur l'embryologie de la Paludine, que le rein droit dégénère fortement et n'existe plus que sous la forme du gonoducte, le rein gauche subsistant seul en tant qu'organe d'excrétion.

Selon Turchini (1923), l'excrétion chez les Diotocardes fonctionnerait selon un principe différent de celui des Monotocardes. Ainsi, chez ces derniers, les excréments s'accumuleraient essentiellement dans les vacuoles, l'excrétion ayant lieu surtout par effraction des vacuoles. Chez les Diotocardes, au contraire, « les concrétions excrétrices sont situées en plein cytoplasme et non dans une vacuole. L'excrétion aurait lieu par dialyse sans rétention aqueuse et donc sans vacuole apicale ».

Dans le présent travail, nous tenterons de définir l'organisation rénale de plusieurs espèces d'Archaeogastéropodes et de la comparer à celle d'autres groupes de Prosobranches que nous avons envisagés précédemment (Delhaye, 1974, 1975).

#### Matériel et méthodes

Nous avons étudié par les techniques de l'histologie, de l'histo-chimie, de la microscopie électronique et des injections physiologiques, l'organisation rénale de diverses espèces d'Archaeogastéropodes (Diotocardes).

- F. Fissurellidae.
  - *Diodora natalensis* (Inhaca, Mozambique)
  - *Emarginula conica* (Roscoff, France).
- F. Patellidae.
  - *Patella vulgata* (Roscoff, France).
- F. Haliotidae.
  - *Haliotis tuberculata* (Roscoff, France).
- F. Trochidae.
  - *Gibbula ombilicalis* (Roscoff, France)
  - *Calliostoma ziziphinum* (Roscoff, France)
  - *Monodonta lineata* (Roscoff, France).

Les fixations utilisées pour l'histologie sont le Bouin aqueux, le formol 10 p. 100, le formol - alcool absolu et le formol de Baker suivi de post-chromisation.

Les techniques histochimiques employées sont :

- le Bleu Alcian après oxydation permanganique — Hémalum — Phloxine pour la coloration topographique ;
- le Bleu Alcian (Bano) pH 1,5, 2,6 et 3,5 pour les mucopolysaccharides acides ;
- le PAS (Acide periodique Schiff) pour les polysaccharides neutres ;
- la Benzidine tétrazotée pour les protéines ;
- le Soudan noir et le Bleu de Nil pour les lipides ;
- l'Hexamine Argent de Gomori pour l'acide urique et les urates ;
- le Luxol fast blue pour les phospholipides ;
- la technique du Zielh Neelsen et du Schmorl pour les chromolipoïdes-lipofuscines ;
- la technique de Hueck pour la différenciation des chromolipoïdes et des mélanines ;
- le nitrate d'Argent en milieu acide et la technique de Lillie pour les mélanines ;
- la méthode de Perls pour le fer ferrique.

### Microscopie électronique

Les reins de *Haliotis tuberculata* et de *Monodonta lineata* ont également été étudiés par la microscopie électronique. Prélevés très rapidement, ils ont été plongés dans le fixateur à 4° et découpés en petits fragments de 1 mm<sup>3</sup>. Après une préfixation d'1 h 30' au glutaraldéhyde 3 p. 100 dans un tampon cacodylate de Na 0,1 M, pH 7,3 et lavage dans le tampon seul pendant 1 h, les pièces ont été postfixées au tétroxyde d'osmium 1 p. 100 dans le même tampon.

Les tissus ont ensuite été déshydratés dans des séries ascendantes d'éthanol puis enrobés dans le Durcupan (Glauert et Glauert, 1958). Les ultracoupes ont été effectuées sur l'ultramicrotome Reichert OM2 puis colorées à l'acétate d'Uranyle et le citrate de plomb (selon Reynolds).

Elles ont été observées au microscope Philips EM 300.

### Injections physiologiques

Diverses substances ont été injectées dans la masse pédieuse de *Monodonta lineata* : la ferritine (0,1 cm<sup>3</sup> d'une solution 10 mg/cm<sup>3</sup> Cabiochem), le saccharate de fer (0,1 cm<sup>3</sup> d'une solution 0,1 p. 100-Merck), l'encre de Chine (0,1 cm<sup>3</sup> d'une solution 2,5 p. 100 - R.A.L. pour microbiologie), le dextrane (0,1 cm<sup>3</sup> d'une solution 6 p. 1000 - Koght Light, P.M. 500.000). Ces substances ont été diluées dans l'eau de mer pure filtrée.

Après injection, les animaux ont été replacés dans des récipients d'eau de mer aérés pour (les périodes allant de 5' à 48 h, puis fixés dans le formol neutre 10 p. 100 ou dans le Bouin aqueux.

La ferritine et le saccharate de fer ont été révélés par la technique de Perls, le dextrane par la méthode de Persson (1952).

Une partie importante de ce matériel a été récoltée au cours de divers séjours à la Station biologique de Roscoff. A cette occasion, nous tenons à remercier M. le Professeur Bergerard, directeur, qui a bien voulu nous accorder l'hospitalité et la jouissance de ses installations ainsi que l'Académie royale de Belgique qui nous a fait bénéficier d'une subvention sur les revenus de la Fondation Agathon De Potter.

## RÉSULTATS

### 1) Les Patelloidea

Les reins de ces animaux sont asymétriques, ils sont situés tous deux à droite du péricarde mais leurs orifices externes respectifs se trouvent à droite et à gauche de l'anus.

Ils ont été décrits chez de nombreuses espèces : *Patella* (Lankester, 1867 ; Cunningham, 1883 ; Perrier, 1889 ; Pelseneer, 1899 ; Davis et Fleure, 1903 ; Turchini, 1923), *Lottia* (Fisher, 1904), *Acmaea* (Pelseneer, 1899 ; Willcox, 1901 ; Righi, 1966), *Helcion* et *Lepeta* (Pelseneer, 1899). Chez toutes ces espèces, le rein gauche est un petit sac réduit et compact, à faible activité excrétrice.

Lankester (1867) et Perrier (1889) n'avaient pas trouvé de canal rénopéricardique à cet organe mais sa présence a été ensuite reconnue par Pelseneer (1899) puis par Davis et Fleure (1903).

Bien que voisins dans la région du rectum, les deux reins n'ont pas de rapports entre eux.

L'épithélium interne du rein gauche est semblable à celui du rein droit et sécrète comme lui l'indigocarmin (Pelseneer, 1899 ; Cuénot, 1900 ; Perrier, 1889 ; Turchini, 1923).

Le rein droit est très grand et extrêmement compliqué, spécialement chez *Patella*. Davis et Fleure (1903) distinguent plusieurs lobes : un lobe antérieur s'étendant superficiellement au-dessus de la hampe viscérale, derrière le péricarde et le rectum, un lobe postérieur autour de la hampe viscérale, un lobe ventral et un lobe rectal. Chez *Helcion*, le rein droit est du même type alors que, chez *Acmaea*, la cavité rénale est moins profondément divisée (Pelseneer, 1899). Chez *Lepeta*, ce rein ne serait ni ramifié, ni trabéculé ; son organisation en lobes serait également plus simple.

Comme le décrivent Perrier (1889) et Turchini (1923), l'épithélium rénal est composé de cellules prismatiques, toutes semblables, remplies de grains de sécrétion qui paraissent être formés d'une mélanine unie à un substratum insoluble.

Selon Perrier, ces cellules sont recouvertes de cils vibratiles ; selon Turchini, il s'agirait d'une cuticule striée, les cils se limitant au pore urinaire. Righi (1966) décrit également de longs cils à l'apex des cellules rénales de différentes espèces de *Acmaea*.

### Histologie des reins de *Patella vulgata* (Planche I, 1 et 2).

Les lamelles rénales de *Patella vulgata* sont tapissées par de grandes cellules prismatiques, parfois vacuolisées.

Le noyau est basai ; il comporte de petits blocs chromatiques mais le nucléole est peu visible. La région environnante est légèrement striée et contient de petites formations vraisemblablement mitochondriales.

La membrane basale est positive au Bano pH 2 et 3 et contient, entre autres, des mucopolysaccharides acides.

Les cellules sont pourvues d'une bordure en brosse et certaines d'entre elles, peu ou pas vacuolisées et moins granuleuses, sont ciliées. Elles pourraient représenter un stade plus jeune.

La région apicale est parfois vacuolisée mais, comme les parties médiane et basale, elle est le plus souvent emplie d'un grand nombre de granulations vert réfringent, de taille très variable, dont la composition chimique semble assez complexe. Ces inclusions sont souvent entourées d'une zone

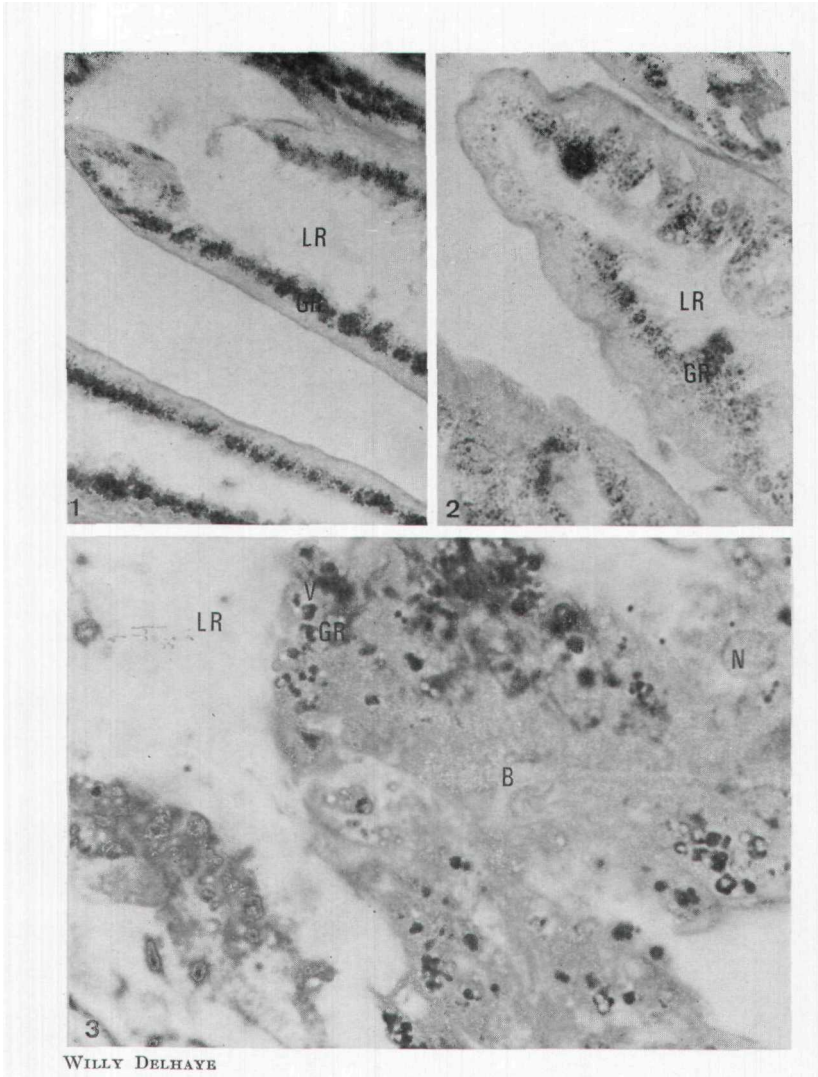


PLANCHE I

1 : granules des cellules rénales de *Patella vulgata* après coloration de Lillie pour les mélanines ; 2 : granules des cellules de *P. vulgata* après coloration de Perls ; 3 : cellules rénales de *Diodora natalensis* après coloration de Lillie.

B : lame basale ; GR : granules réfringents ; LR : lumière rénale ; N : noyau ; V : vacuole.

claire, ce qui laisse supposer qu'elles sont incluses dans une petite vacuole. Par suite de la densité des granules, celle-ci n'est pas toujours visible.

Selon Turchini (1923), ces grains seraient formés d'une mélanine unie à un substrat insoluble : la mélanine représenterait, d'après lui, une dislocation insuffisante des déchets protéiques dont toute la substance ne parviendrait pas à l'état d'urée.

Les tests de mise en évidence des mélanines et des chromolipoides sont tous deux positifs (voir tableau 1 et Planche I, 1).

Les derniers semblent cependant prédominer car, si les tests de Lillie au ferricyanure et le nitrate d'argent en milieu acide sont effectivement positifs, la réaction de Ziehl Neelsen est extrêmement forte.

Les tests de décoloration des pigments montrent une réaction incomplète, ce qui confirme leur position hétérogène.

Il faut encore noter, dans ces granulations, la présence d'ions ferriques en quantité cependant moins importante que chez les autres espèces d'Archaeogastéropodes que nous avons examinées (Planche I, 2).

On peut observer enfin, dans la matrice, des inclusions de petits noyaux qui réagissent à l'Hexamine Argent de Gomori et qui pourraient renfermer de l'acide urique ou des urates.

## 2) Les Fissurellidae

Le rein gauche des Fissurellidae est rudimentaire, il semble dépourvu de canal rénopéricardique, chez certaines espèces (*Diodora*). Le rein droit est très développé ; il pénètre entre les organes viscéraux. La grande cavité centrale est partiellement subdivisée par des trabécules. La gonade débouche dans son canal rénopéricardique. Le pore urinaire est situé à l'extrémité d'une papille à droite de l'anus. L'anatomie de ces organes dans les différentes espèces de la famille a été bien étudiée par divers auteurs dont Boutan (1885), Haller (1885), Perrier (1889), Pelseneer (1899).

Des études histologiques des reins de la Fissurelle sont dues à Perrier (1889), Turchini (1923) et Gabe (1951).

Prismatiques et souvent ciliées, les cellules rénales renferment, selon Gabe, de rares tonofibrilles basales ainsi que des mitochondries disposées verticalement. Cet auteur souligne de plus, au pôle apical, la présence de glycogène et d'inclusions réfringentes riches en fer ferrique.

### a) Histologie des reins de *Diodora natalensis* (Planche I, 3).

Les cellules rénales de *Diodora* ressemblent fortement à celles décrites par Gabe (1951) chez la Fissurelle. Leur forme est assez variable et, bien qu'étant généralement prismatique, elle peut devenir localement aplatie. Munies d'une fine bordure en brosse, les cellules ressemblent ainsi à celles de *Patella*. Elles paraissent cependant dépourvues de ciliature mais leur région apicale est aussi parfois vacuolisée. Leur région basale est nettement striée et les formations, décrites par Gabe comme étant des tonofibrilles, sont vraisemblablement des replis basilaires comme chez les autres espèces de Gastéropodes : des mitochondries s'y intercalent.

Grâce aux différents tests repris dans le Tableau 1, nous avons tenté de préciser la nature chimique des inclusions réfringentes distribuées en abondance dans presque toute la cellule. Comme chez *Patella*, ces formations sont vraisemblablement incluses dans une petite vacuole et leur composition est assez complexe.

Les constituants de base sont, en fait, des mélanines associées à des lipopigments, ces substances étant réparties de façon hétérogène. Comme chez la Fissurelle, les ions ferriques sont également présents en grande abondance.

Il semble enfin, qu'au moins certaines de ces inclusions contiennent des mucopolysaccharides acides.

Ne possédant pas d'exemplaires fixés de façon adéquate, nous n'avons pas recherché l'acide urique.

TABLEAU 1

Colorations	Patella	Diodora	Haliotis	Gibbula	Mélanines	Lipopigments Céroides	(Chromolipoides) Lipofuscines
1. Bleu Alcian sans oxydation	Brun parfois Brun vert (-) parfois + ?	Jaune brun (-)	Vert jaune Parfois centres bleus	Vert réfringent (-)			
2. Acide period. Schiff	Brun (-)	Jaune Parfois centres +	Parfois centres +	Rarement centres +	-	±	+
3. Benzidine tétrazotée	Brun (+)	Brun pâle à jaune (-)	Brun vert avec centres +	Brun vert pâle (-)	-	-	-
4. Hexamine Argent (Gomori)	Centres +		Enclaves +	Enclaves +			
5. Luxol fast blue	Quelques granules +			-			
6. Ziehl Neelsen (Acido-résistance)	Brun pourpre à pourpre ++	Rouge pourpre ++	Orangé avec parfois centres +	Vert brun avec centres rouges pourpres ++	-	+	±
7. Schmorl	Bleu vert à bleu foncé ++	Brun vert à bleu vert +	Certaines légèrement + au centre	Vert jaune -	+	-	+
8. Schmorl après élimination du fer (Lillie, 1963)	Bleu foncé ++	Bleu pâle à bleu foncé ++		Bleu pâle à bleu +	+	-	+
9. Fer ferrique (Perls)	Nombreux bruns - certains partiellement ou faiblement + (Bleu brun)	+++ Disposition granuleuse dans l'inclusion	Nbreux gran. +. Certains + à partiellement +	+++			
10. Technique de Hueck	Vert brun (Bleu Nil +)	Vert pâle avec gr. internes bruns verts foncés (Bleu Nil +)	Bleu vert pâle (Bleu Nil +)	Bleu vert avec gr. + foncés	-	Bleu	Bleu
11. Nitrate Argent en milieu acide	Verdâtre à noir +	Jaune avec centres et couches noires	Granules internes +	Granules internes +	+	-	±
12. Technique de Lillie	Jaune vert à vert brun foncé +	Brun jaune à vert avec centres fortement +	Vert foncé +	Brun vert à vert foncé +	Vert foncé	-	-
13. Décoloration KMnO <sub>4</sub> 0,5 p. 100 12 H	±	±		±	+	(+ après 48 h)	(+ après 48 h)
14. Décoloration H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> 10 p. 100 24 H	?	+	±	±	++	(+ après 48 h)	(+ après 48 h)
15. Dissolution dans la soude concentrée	?		±	±	+		

### b) Histologie des reins de *Emarginula conica*.

L'organisation histologique des reins de *Emarginula conica* est en tous points semblable à celle de *Diodora natalensis*. Dans l'exemplaire que nous avons examiné, la fragmentation du cytoplasme par les petites vacuoles contenant des inclusions était particulièrement bien visible et cette organisation donnait aux cellules un véritable aspect de mosaïque.

## 3) Les Haliotidae

*Haliotis* possède deux reins distincts communiquant chacun avec l'extérieur par un orifice séparé.

L'anatomie de ces organes a fait l'objet de nombreuses études. Wegmann, 1884 ; Perrier, 1889 ; Haller, 1894 ; Fleure, 1902 ; Palmer, 1907 ; Crofts, 1929.

Haller avait observé une communication entre les reins gauche et droit de *Haliotis glabra*. Il avait estimé, dès lors, que l'orifice du rein gauche évacuait les produits d'excrétion des deux reins, l'orifice du droit servant uniquement à évacuer les produits de la gonade. Comme l'ont montré toutes les autres études, cette communication n'existe pas mais le rein droit sert pourtant effectivement de gonoducte, plus particulièrement dans sa région antérieure. Selon Pelseneer (1899), ce rapport avec la gonade constituerait une évolution par rapport aux Fissurellidae et aux Trochidae, où c'est le canal rénopéricardique qui est impliqué.

Selon Wegmann (1884), Perrier (1889), Von Erlanger (1892), seul le canal rénopéricardique gauche aurait existé, mais selon Fleure (1902) seul le droit serait présent.

Par l'injection de substances colorées, Harrison (1962) a définitivement établi l'existence de deux canaux chez *Haliotis rufescens*. Avant elle, Haller (1886), Totzauer (1905) et Palmer (1907) les avaient également observés.

Le rein droit est de grande taille. Il a été très bien décrit par Crofts (1929). Cet organe brun, situé immédiatement à droite du péricarde, est en grande partie recouvert par la glande digestive et, superficiellement, en avant, par la gonade. Il s'avance antérieurement à gauche du muscle collumellaire où il se termine par deux lobes s'étendant ventralement sous les viscères. Postérieurement, il comporte également deux lobes, l'un sous et autour du péricarde, l'autre sous la glande digestive.

Les parois rénales internes envoient de nombreuses lamelles anastomosées vers la lumière de l'organe dans laquelle, antérieurement, débouche la gonade.

L'histologie a été développée par Perrier (1889) et Crofts (1929). Le premier distingue trois types cellulaires différents alors que le second considère que les cellules sont toutes semblables mais peuvent varier en apparence selon leur état sécrétoire. Elles renfermeraient de grosses inclusions d'un produit azoté, associé à du fer inorganique.

Le rein gauche, de taille plus réduite, est fortement modifié. Les parois internes sont hérissées de papilles, ce qui lui a valu le nom de sac ou canal papillaire (Haller, Wegmann, Perrier, etc.).

L'histologie du rein gauche de l'*Haliotis* est très mal définie. Selon Perrier (1889), les papilles seraient tapissées par un épithélium de petites cellules isodiamétriques ciliées, à protoplasme clair. Sous ces cellules, on trouverait une grosse masse conjonctive renfermant, le plus souvent, de multiples cristaalloïdes de substances albuminoïdes.

Selon Cuénot (1900) et Crofts (1929) par contre, les cellules sont grandes et leurs parties inférieures renfermant les cristaalloïdes, peuvent former un syncytium.

Dans les deux hypothèses, le rein gauche servirait d'organe de réserve (stockage des protéines). De plus, selon Pelseneer et Cuénot, il jouerait un



rôle important dans la phagocytose. Les substances étrangères seraient absorbées au niveau du conjonctif central des papilles puis récupérées par des phagocytes.

Selon Cuénot, les cellules épithéliales absorberaient également le carminate d'ammonium et non l'indigocarmin comme le rein droit. Elles ne sécrèteraient pas d'acide urique et pourraient entrer en jeu, selon Harrison (1962), dans la résorption du glucose.

#### a) Histologie des reins de *Haliotis tuberculata*.

##### 1° *Le rein droit.*

Les lamelles de cet organe sont tapissées par un épithélium simple. La majorité des cellules de recouvrement sont grandes et prismatiques. Très semblables à celles des autres Archaeogastéropodes, elles comportent un grand noyau rond, basai, à gros nucléole et leur apparence varie, semble-t-il, selon leur état sécrétoire (Planche I, 4). Certaines, ciliées, granuleuses et peu ou pas vacuolisées, sont vraisemblablement des stades jeunes.

Les cellules plus âgées perdent leur ciliature mais conservent une bordure en brosse bien développée qui se colore avec le bleu Alcian, aux pH élevés (3,5), ce qui suggère la présence de mucopolysaccharides peu acides. La membrane basale, par contre, n'est parfaitement colorable qu'aux pH bas (1,5 et 2,6). La région basilaire est légèrement striée et parsemée de formations mitochondriales.

On observe, par ailleurs, dans cette zone et à la périphérie des vacuoles, des inclusions lipidiques se colorant par le Soudan Noir B. Elles acquièrent une teinte bleue avec le bleu de Nil, ce qui suggère une nature acide.

Les cellules sont généralement finement vacuolisées et chargées de nombreuses inclusions (Planche I, 4). De taille très variable et de composition complexe, la plupart d'entre elles possèdent une couleur naturelle jaune verdâtre. Les mélanines semblent constituer la base de ces granulations (forte réactivité au test de Lillie). On y observe cependant des centres polysaccharidiques (PAS +) et lipidiques ou chromolipoidiques (Bleu de Nil et Ziehl Neelsen) (tableau 1).

Dans beaucoup de ces cellules, nous avons pu déceler des quantités plus ou moins importantes de fer ferrique ainsi que des enclaves, généralement périphériques, positives à l'Hexamine Argent de Gomori et contenant par conséquent des urates ou de l'acide urique. Leur présence dans une vacuole est ici encore très nettement vérifiée. Autour de la lumière rénale et surtout au voisinage du point de décharge de la gonade, les cellules se modifient légèrement : elles sont moins hautes et moins vacuolisées. Pratiquement toutes ciliées, elles contiennent des inclusions surtout protéiques.

Il apparaît de plus deux nouveaux types cellulaires que l'on ne retrouve pas dans le reste du rein. Ce sont, d'une part de grandes cellules glandulaires à grosses inclusions positives au bleu Alcian pH 2, sécrétant essentiellement des mucopolysaccharides acides, d'autre part des cellules plus petites, rondes ou ovales à gros granules phloxinophiles, le plus souvent positifs à la benzidine tétrazotée et renfermant donc une importante composante protéinique.

Le pore urinaire est creusé dans une petite papille musculieuse. Son épithélium est cubique et abondamment cilié.

##### 2° *Le rein gauche.*

Les papilles du rein gauche sont creusées de nombreuses et importantes lacunes sanguines dans lesquelles on observe des amœbocytes en très grand nombre. Ceux-ci appartiennent à un type très classique chez les Mollusques. Assez petits, arrondis et finement granuleux, ils possèdent un noyau bien développé.

L'épithélium périphérique des papilles est constitué par des cellules irrégulières apparaissant tantôt aplaties ou cubiques, tantôt plus élevées ou coniques (Planche II, 7 et 8). Elles ont une bordure en brosse bien visible et un gros noyau basai assez clair à gros blocs chromatiques. Leur région apicale présente une importante activité des phosphatases alcalines. Ces

cellules, généralement ciliées, sont parfois vacuolisées et contiennent souvent des granulations de taille variable, verdâtres et de composition complexe, renfermant des protéines (Benzidine tétrazotée +) et des lipides (Soudan Noir). Le développement et le nombre de ces inclusions est variable d'un individu à l'autre. Le cytoplasme est par ailleurs parsemé de petites inclusions lipidiques (Soudan Noir et Bleu Nil).

Diverses granulations cytoplasmiques semblent contenir, par ailleurs, des enzymes telles que des phosphatases alcalines, des aminopeptidases, des estérases non spécifiques et des arylsulfatases. Les trois dernières sont vraisemblablement liées à une activité phagocytaire.

Ces cellules envoient souvent des prolongements plus ou moins importants dans le tissu conjonctif sous-jacent.

En coupe, des fragments de cellule, contenant parfois un noyau, apparaissent isolés dans la masse conjonctive. Ils sont cependant assez facilement reconnaissables grâce à la présence des mêmes inclusions que les corps cellulaires périphériques.

Le conjonctif comporte de nombreuses fibres entremêlées dont certaines sont faiblement positives au bleu Alcian (elles contiennent des mucopolysaccharides acides). On y observe aussi de petites granulations et des fibres de nature protéique (Benzidine tétrazotée) (Planche II, 7).

Souvent, cependant, presque toute la masse conjonctive est pleine de granules de tailles diverses, mais dont le plus grand nombre sont de volumineuses masses arrondies (Planche II, 8). Celles-ci se colorent fortement avec la Benzidine tétrazotée ainsi qu'avec le Soudan Noir et le Bleu de Nil. L'intensité de l'une ou l'autre coloration varie cependant localement. Il s'agirait donc de protéines associées à des lipides, vraisemblablement des phospholipides, ou des lipoprotéines. Le nombre et la taille de ces énormes inclusions semblent varier selon les individus, peut-être au cours du temps mais rien n'est moins sûr car des individus prélevés à la même époque n'en sont pas nécessairement pourvus (comparer les figures 7 et 8, planche II). Ce fait avait aussi été constaté par Cuénot (1914).

Comme nous l'avons déjà signalé, la disposition de ces inclusions a donné lieu à plusieurs descriptions tout à fait différentes. Alors que Perrier (1889) les faisaient appartenir, comme nous, au tissu conjonctif, Cuénot (1900), suivi en cela par Crofts (1929) les voyait dans la partie basale des cellules épithéliales, lesquelles auraient, dans cette région, perdu leur caractère cellulaire.

## **b) Ultrastructure des reins de *Haliotis tuberculata*.**

### **1° Le rein droit (Planche II, 5).**

La surface apicale des cellules du rein droit de *Haliotis* est complètement recouverte par de fines et longues microvillosités (1,5 à 2  $\mu$ ) extrêmement serrées. À la base de celles-ci, on peut parfois distinguer de petites vésicules pouvant être l'indice d'une certaine pinocytose.

Localement, entre les microvillosités de la majorité des cellules, émergent de longs cils avec leur organisation caractéristique à neuf doublets périphériques.

Latéralement, les régions supérieures des cellules sont reliées entre elles par des jonctions septales allongées dont la striation transversale est nettement visible.

Des mitochondries, arrondies ou ovalaires, de tailles diverses, sont distribuées en grand nombre dans toute la cellule. On observe également un certain nombre de lysosomes à membrane simple et à matrice généralement peu dense. Leur constitution n'est cependant pas toujours homogène et certaines zones apparaissent plus foncées. Il faut encore signaler la présence de corps multivésiculaires dont la présence est assez hétéroclite.

Il existe quelques tubules de réticulum endoplasmique granuleux mais peu nombreux, semble-t-il.

Dans de nombreuses cellules, la région apicale surtout comporte de nombreuses vacuoles limitées par une simple membrane. Ces vacuoles sont souvent vides, mais certaines d'entre elles contiennent des amas de

substances amorphes. Elles pourraient représenter un stade dans la formation des granules cytoplasmiques réfringents. Comme nous l'avions déjà observé au microscope optique, ceux-ci sont inclus dans une vacuole. Ils apparaissent sous plusieurs aspects qui pourraient représenter des stades successifs dans leur formation (Planche II, 5). Ils semblent se former tout d'abord sous la forme d'une masse d'aspect variable, souvent arrondie ou ovale, de texture finement granuleuse et de densité moyenne.

Certaines cellules possèdent, de plus, un noyau central foncé mais hétérogène.

Au fur et à mesure que l'inclusion grandit, il se forme, dans et autour de la masse primitive, des couches plus ou moins foncées. Enfin, les plus âgées sont très opaques aux électrons et une organisation rayonnante tend à supplanter l'organisation concentrique. Il est donc vraisemblable que ces granules sont constitués par des apports successifs de substances différentes dont nous avons défini, par ailleurs, la composition.

Un fait important, à mettre en rapport peut-être avec la formation de ces inclusions, est la grande abondance des vésicules golgiennes et du réticulum lisse, dispersé dans toute la cellule. L'appareil de Golgi se présente sous la forme de cinq à six saccules aplatis, entourés de multiples vésicules auxquelles se mêlent parfois des saccules de réticulum agranulaire (R.E.A.). Celui-ci prend, par ailleurs, la forme de tubules et vésicules disposés le long des membranes cellulaires latérales (système cisternal para-membraneux) ou formant des sortes de serpentins se fauillant entre les autres organites. Dans certains cas même, ils entourent presque complètement les vacuoles à inclusions, surtout dans les stades jeunes.

Bien que tous les auteurs ne soient pas d'accord à ce sujet, Wellings et Siegel (1963) (cités par Ganter et Jolies, 1969) émettent l'hypothèse que dans les mélanocytes, l'ergastoplasme interviendrait dans la sécrétion d'un « nidus » protéinique sur lequel se concentrerait la substance mélanique élaborée par l'appareil de Golgi.

La région basilaire de la cellule comprend de nombreux replis de la membrane plasmique, peu développés et dépourvus de mitochondries. Ils pourraient faciliter, soit le prélèvement de certaines substances du sang dont les lacunes ne sont séparées que par la lame basale, soit la libération, dans le sang, des produits récupérés par la cellule rénale.

## 2° *Le rein gauche (Planche II, 6).*

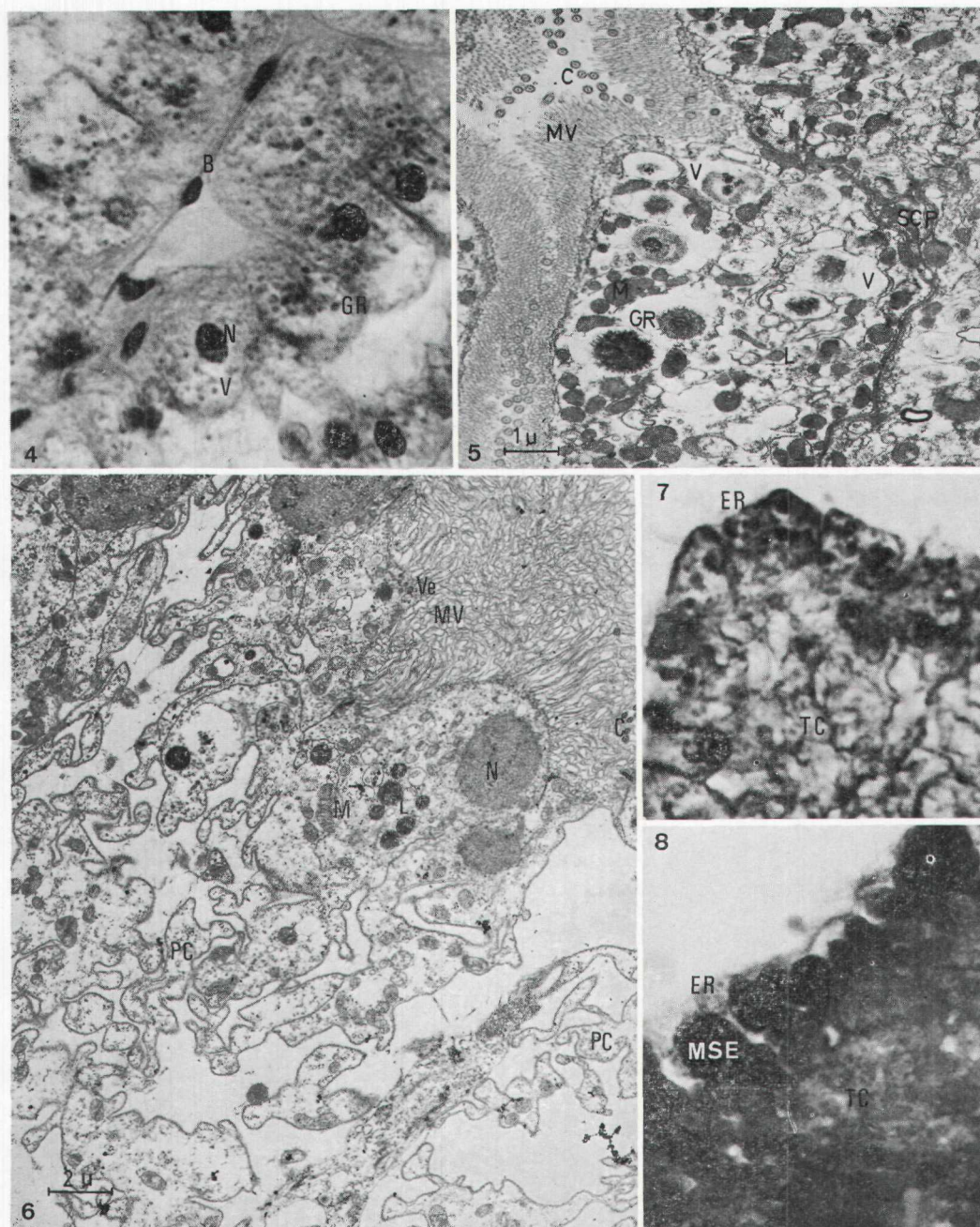
Comme nous l'avons déjà signalé plus haut, l'aspect des papilles peut être variable selon que le tissu conjonctif renferme ou non cette fameuse substance concrétionnée qui a intrigué les auteurs.

L'exemplaire que nous avons utilisé pour étudier l'ultrastructure du rein gauche d'*Haliotis* n'en renferme pas mais nous pourrions nous rendre compte de sa structure lors de l'étude de *Monodonta lineala* dont le rein gauche, pour le reste, est à peu près identique (Planche III, 12 et 13).

L'épithélium périphérique est constitué par de petites cellules claires pourvues d'une importante bordure de microvillosités. Mesurant généralement plus de 2  $\mu$ , ces villosités très serrées présentent un aspect très tourmenté et ramifié. A leur base, les multiples vésicules qu'on y découvre semblent être l'indice d'une intense activité pinocytaire (Planche II, 6). Localement, entre celles-ci, on peut observer l'implantation de quelques racines ciliaires, prolongées, dans certains cas, dans le cytoplasme sous-jacent, par une languette striée. Les cils sont cependant peu nombreux.

Les cellules sont attachées entre elles par des desmosomes septaux. Elles sont de forme très irrégulière et la région infra-nucléaire est fortement découpée, déchiquetée même.

Cette région du cytoplasme se résout en divers prolongements de tailles diverses et de formes extrêmement compliquées (Planche II, 6) qui laissent entre eux des espaces où peut pénétrer le tissu conjonctif. Dans le cas de notre exemplaire d'*Haliotis*, ces espaces sont complètement vides ; chez *Monodonta*, comme nous le verrons, ils sont pleins d'une substance finement cristalline ; les prolongements cytoplasmiques amincis, dans ce cas, délimitent alors des sortes de globules non entièrement enveloppés, correspondant aux masses de lipoprotéines décrites en microscopie photonique.



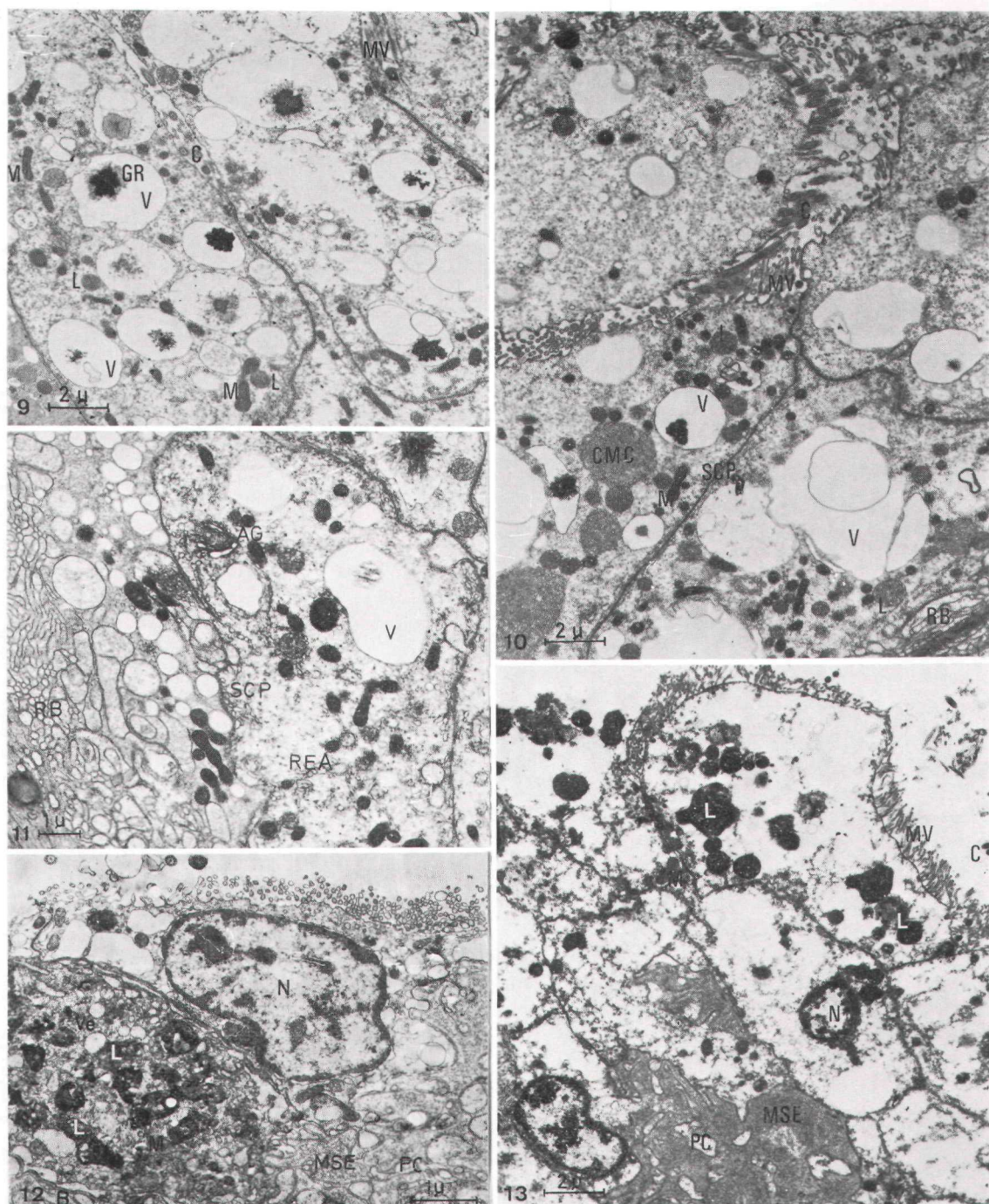
WILLY DELHAYE

## PLANCHE II

4 : cellules du rein droit de *Haliotis tuberculata* après coloration au bleu Alcian ; 5 : ultrastructure des cellules du rein droit de *Haliotis* (Remarquer divers stades de formation des granules) ; 6 : ultrastructure des papilles du rein gauche de *Haliotis* ; 7 et 8 : deux aspects des papilles du rein gauche de *Haliotis* après coloration à la benzidine tétrazotée. En 8, remarquer les massifs sous-épithéliaux.

B : lame basale ; C : cil ; ER : épithélium rénal ; GR : granule réfringent ; L : lysosome ; M : mitochondrie ; MSE : massifs sous-épithéliaux ; MV : microvillosités ; N : noyau ; PC : prolongements cellulaires ; SCP : système cisternal paramembraneux ; TC : tissu conjonctif ; V : vacuole ; Vc : vésicules.





WILLY DELHAYE

### PLANCHE III

9 et 10 : ultrastructure des cellules du rein droit de *Monodonta lineata* ; 11 : région basale d'une cellule. Remarquer les rapports étroits entre l'appareil de Golgi et le système cisternal paramembraneux. 12 : ultrastructure des cellules épithéliales du rein gauche de *Monodonta*, 24 h après injection de ferritine ; 13 : ces mêmes cellules, dans des conditions normales.

AG : appareil de Golgi ; C : cil ; L : lysosome ; M : mitochondrie ; MSE : massifs sous-épithéliaux ; MV : microvillosités ; N : noyau ; PC : prolongements cellulaires ; RB : replis basiliaires ; REA : réticulum lisse ; SCP : système cisternal paramembraneux ; V : vacuoles ; Ve : vésicules.

Le cytoplasme est généralement assez clair mais la densité des organites peut varier selon la cellule. Parmi ces organites, on trouve de petites mitochondries dispersées dans toute la cellule, même au niveau des prolongements. Elles sont généralement nombreuses et riches en crêtes.

Dans certaines cellules, on trouve un grand nombre de formes lysosomiales. De taille et de consistance variables, ces organites occupent, d'une façon générale, le corps principal de la cellule. Ce sont tantôt des formations à matrice dense, hétérogène, tantôt des corps finement granuleux, assez clairs.

On distingue également des vacuoles de moyenne importance, parfois vides, parfois renfermant de petits amas granuleux et des corps multivésiculaires assez gros.

Le cytoplasme est, par ailleurs, parsemé de nombreux petits saccules ou vésicules ressemblant à des vésicules de pinocytose mais dont certains pourraient appartenir également au réticulum endoplasmique lisse. L'appareil de Golgi, disposé à côté du noyau, n'offre pas un développement très important, il en est de même pour l'ergastoplasme qui ne comporte que quelques courts tubules.

On peut voir enfin quelques rosettes de glycogène éparpillées dans la masse protoplasmique.

L'abondance et le développement de ces organites varient d'une cellule à l'autre : ils paraissent être l'indice d'une activité d'absorption assez intense. Ils ne permettent cependant d'expliquer ni les étranges rapports de ces cellules avec le tissu conjonctif sous-jacent, ni la présence capricieuse de la substance qui s'y accumule parfois.

#### 4) Les Trochidae

La morphologie rénale des Trochidae a fait l'objet de nombreuses études dont celles de Haller (1886), Perrier (1889), Pelseneer (1896-1899), Robert (1900), Randles (1905), Turchini (1923), Desphande (1957). Comme chez *Haliotis*, il existe un rein gauche et un rein droit complètement différents ; les types rénaux sont très semblables dans les deux familles.

La présence de l'un ou l'autre des deux canaux rénopéricardiques correspondants a parfois été mise en doute mais Pelseneer, déjà en 1899, a démontré leur existence.

Extérieurement, le rein droit n'est visible que sous la forme d'une bande étroite entre le péricarde, l'estomac et la glande digestive. En fait, l'organe s'étend sous le péricarde et touche le rein gauche. Il comprend un grand lobe postérieur et un lobe antérieur. Le premier comporte une région dorsale composée de tissu glandulaire et une région ventrale à paroi membraneuse fine, celle-ci se prolongeant comme un tube sur le côté droit de la cavité palléale et s'ouvrant près de l'orifice du rein gauche.

Le lobe antérieur est très variable d'une espèce à l'autre et a tendance à disparaître au cours de l'évolution.

Le rein gauche est entièrement contenu dans le manteau, à gauche du rectum.

L'histologie de ces deux organes, étudiée par Perrier (1889) et Turchini (1923), est très semblable à celle de *Haliotis*.

#### a) Histologie des reins de *Gibbula ombilicalis*, *Calliostoma ziziphinum* et *Monodonta lineata*.

##### 1° Le rein droit.

Les cellules tapissant les lamelles du rein droit ressemblent fortement à celles d'*Haliotis*. Grosses et prismatiques, elles sont ciliées ou non selon leur état sécrétoire. Le noyau est basai et comporte un gros nucléole. Dans cette région basilaire, le cytoplasme est finement granuleux et légèrement strié. La membrane basale est positive au bleu Alcian et contient, par consé-

quent, des mucopolysaccharides acides. Une bordure en brosse semble présente, mais elle n'est pas toujours bien visible.

La partie apicale de la cellule contient un certain nombre de vacuoles vides. Certaines inclusions cytoplasmiques renferment des phosphatases acides, des estérases non spécifiques et des arylsulfatases. Comme chez les autres espèces, on trouve dans les régions centrale et supérieure de nombreux granules verdâtres, de taille parfois importante. Des mélanines associées à de grandes quantités de fer ferrique semblent constituer la base de ces inclusions (tableau 1).

Leur composition est cependant plus complexe car on peut aussi observer des centres positifs au PAS (polysaccharides neutres) ou à la fuchsine de Ziehl Neelsen (chromolipoides). Ces granules contiennent de plus des quantités assez importantes d'urates (Hexamine Argent de Gomori) dont certains au moins seraient des sels de calcium (von Kossa +). Une activité des phosphatases acides leur semble par ailleurs associée. Les cellules limitant la partie membraneuse du rein sont du même type que celles de l'autre région.

Elles sont pourtant généralement plus basses, non vacuolisées et sont pratiquement toutes ciliées. Le cytoplasme est très granuleux mais les grosses inclusions réfringentes sont peu nombreuses ou même souvent absentes. Ce sont, en fait, les mêmes cellules que celles qui limitent toute la lumière interne du rein et qui, grâce à leur ciliature, favorisent l'élimination des excréments.

La glande génitale débouche dans le canal rénopéricardique qui se trouve ainsi physiologiquement modifié sur son parcours terminal.

## 2° Le rein gauche.

Le sac papillaire des Gibbules se distingue très peu de celui de *Halio-lis*. Ici encore, l'épithélium périphérique des papilles est constitué par des cellules irrégulières à noyau arrondi, basai et à cytoplasme clair. La bordure en brosse est peu visible. Certaines cellules pourraient présenter des cils. Parfois, elles s'allongent et se vacuolisent. La région voisine du noyau contient souvent des granules complexes qui sont positifs à la benzidine tétrazotée et assez généralement au Luxol fast blue. Ces inclusions lipoprotéiques montrent également une certaine affinité pour le bleu Alcian, ce qui pourrait indiquer la présence de polysaccharides acides.

Les cellules envoient de fins prolongements dans le tissu conjonctif sous-jacent. Celui-ci est très dense et renferme des fibres et de fines granulations. Cette structure est généralement plus visible vers le centre de la papille, au voisinage des lacunes sanguines, car la région immédiatement voisine des corps cellulaires périphériques est souvent complètement obturée par une substance phloxinophile disposée en gros massifs. La substance stockée en cet endroit est positive à la Benzidine tétrazotée ainsi qu'au Luxol fast blue.

Comme chez *Halio-lis*, ces volumineuses inclusions pourraient être composées d'une association de protéines et de phospholipides.

## 3° La glande néphridienne.

C'est Thiele (1929) qui, le premier, a décrit une structure pouvant être rapprochée de la glande néphridienne chez *Trochus cinerarius*. Elle ne semble pas avoir été décelée par les auteurs anciens bien qu'elle soit pourtant caractéristique et semblable à celle que l'on va trouver chez de nombreux Monotocardes. C'est une bande de tissu accolé au plafond du rein gauche, le long du péricarde et de la cavité palléale. Elle est aussi signalée par Fretter et Graham (1962).

Il s'agit, semble-t-il en fait, d'un épaississement et d'une transformation de la paroi rénale. La surface, largement ouverte dans la cavité rénale, présente de très forts plissements assez irréguliers, ramifiés et anastomosés, mais dont la direction générale est transversale par rapport à la direction de la « glande ». Elle est tapissée par un épithélium cilié. Sous celui-ci, on trouve un tissu conjonctif particulier, creusé de lacunes sanguines, contenant de nombreux amœbocytes. L'irrigation se fait directement à partir de l'oreillette. Les cellules épithéliales sont petites et portent une bordure en

brosse et des cils. Le noyau est gros, arrondi et central. La région basilaire est légèrement striée.

Le cytoplasme est granuleux. En plus du glycogène (PAS + dimedon), il contient des granulations de mucopolysaccharides acides (bleu Alcian) et de mucoprotéines (Benzidine tétrazotée et PAS). La structure de cet organe est très semblable chez tous les Prosobranches qui le possèdent. Une étude détaillée en a été faite chez *Littorina littorea* (Delhaye, 1974 b).

## **b) Ultrastructure des reins de *Monodonta lineata*.**

### **1° Le rein droit (Planche III, 9 à 11).**

L'ultrastructure du rein droit de *Monodonta* est extrêmement proche de celle de *Haliotis*. Dans les deux cas, les cellules portent à la fois des microvillosités et une ciliature. Elles renferment, tantôt de nombreuses vacuoles vides, tantôt des vacuoles plus grandes contenant souvent une inclusion. Celles-ci sont toujours entourées d'une membrane simple.

Les inclusions sont de forme très irrégulière et leurs éléments prennent généralement une disposition rayonnante. Bien que souvent assez opaques, elles présentent cependant une texture assez hétérogène. La région centrale est, d'une façon générale, plus foncée (Planche III, 9). Le cytoplasme renferme, par ailleurs, de nombreuses formations lysosomiales, d'aspect finement granuleux, moyennement dense. La région basilaire renferme, en outre, de nombreux corps multivésiculaires. L'appareil de Golgi, constitué par six ou sept saccules courbes, est très bien développé ; il semble en continuité ou, du moins, en rapport avec de multiples vésicules et saccules disposés le long des membranes cellulaires ou formant des traînées dans tout le cytoplasme qui en est parsemé. Ils appartiennent, semble-t-il, au réticulum lisse. Il pourrait s'agir du système cisternal paramembraneux décrit également chez les Vertébrés (Trump et Ericsson, 1965).

On observe également des agglomérats de vésicules qui prennent souvent l'aspect de paquets massifs. Ceux-ci semblent, dans certains cas, complètement enveloppés par une double membrane constituant une sorte de corps multivésiculaire compact (Planche III, 10).

La région basilaire comporte un système de replis lamellaires très compliqués, ménageant de nombreux et étroits espaces extracellulaires qui pourraient être en contact avec de nombreuses petites vésicules distribuées dans cette région du cytoplasme. Cela pourrait être l'indice d'une pinocytose au niveau de la surface basale mais il est pourtant difficile de faire la différence avec les vésicules de R.E.A. (Planche III, 11).

### **2° Le rein gauche (Planche III, 12 et 13).**

L'épithélium papillaire est constitué par des cellules de forme très irrégulière, parfois ciliées. Dans tous les cas, elles sont bordées de microvillosités et envoient, dans la masse conjonctive sous-jacente, de longs prolongements fins et fortement ramifiés.

Le corps cellulaire périphérique comprenant le noyau est de texture peu dense. Le cytoplasme est pauvre en organites et renferme de nombreuses formations lysosomiales de grande taille et de constitution hétérogène. Il s'agit, selon toute évidence, des granules lipoprotéiques observés en microscopie photonique.

Certaines cellules contiennent un nombre assez important de rosettes de glycogène ; leurs mitochondries sont peu nombreuses. Le cytoplasme renferme, par contre, de nombreuses petites vésicules et saccules vraisemblablement d'origine pinocytaire, bien que l'appartenance de certains de ces éléments au réticulum endoplasmique lisse ne soit pas à exclure. Il comporte également des corps multivésiculaires ainsi que des vacuoles de taille variable à tous les niveaux de la cellule. La densité des organites est très variable, selon la cellule envisagée, ce qui est vraisemblablement l'indice d'une activité différente (Planche III, 12 et 13). Une preuve indirecte en est fournie par certaines conditions physiologiques, après injection de ferritine, par exemple, qui fait apparaître en masse tous ces organites.

Toutes ces cellules sont soutendues sur leur trajet, même au niveau



des fins prolongements, par la lame basale qui suit ainsi un trajet sinueux et compliqué. Ces appendices cellulaires sont parfois très denses et très fins, si bien qu'ils apparaissent comme des agglomérats de membranes.

Immédiatement sous la basale se situe le tissu conjonctif qui pénètre dans tous les interstices (Planche III, 12 et 13). Il est essentiellement formé à ce niveau par des masses de minuscules formes cristallines, plus ou moins limitées par les prolongements de cellules épithéliales que nous avons assimilés à des fibres en microscopie photonique. La constitution de ces papilles est donc à peu près identique à celle que nous avons décrite chez *Haliotis*.

### c) Injections physiologiques chez *Monodonta*.

Diverses substances telles que la ferritine, le saccharate de fer, le dextrane et l'encre de Chine ont été injectées dans le complexe pédieux de *Monodonta*.

18 heures après l'injection de ferritine, toute la masse conjonctive des papilles du rein gauche est imbibée. Les particules de cette substance se rassemblent cependant particulièrement en traînées granuleuses limitant des masses conjonctives arrondies. Ces traînées correspondent selon toute évidence aux prolongements des cellules épithéliales, soit que la ferritine ait été absorbée par ces prolongements, soit qu'elle ait été agglomérée sur la lame basale les limitant. De nombreux granules bleus après la coloration de Perls s'observent également dans les corps cellulaires épithéliaux : il s'agit vraisemblablement de formations lysosomiales. Les amœbocytes ne semblent pas intervenir pour une part importante dans le processus.

Après 42 heures, il semble y avoir une augmentation du nombre des granules cytoplasmiques.

L'injection du saccharate de fer donne des figures nettement moins claires. Contrairement aux amœbocytes, l'épithélium semble cependant beaucoup moins impliqué dans le phénomène. Le dextrane donne des figures très voisines de celles obtenues avec la ferritine.

Après 12 heures, les cellules épithéliales renferment de gros amas irréguliers de dextrane, surtout dans leur région infranucléaire.

L'encre de Chine, enfin, constitue des agglomérats, surtout au niveau des lacunes sanguines. Des filets granuleux s'avancent parfois dans le tissu conjonctif mais jamais très loin, rarement jusqu'à l'épithélium. Après 12 heures, l'épithélium est dépourvu de carbone mais les amœbocytes en renferment généralement.

Après 18 heures, les particules de ferritine sont également abondantes dans le rein droit de *Monodonta*. Elles sont réparties dans toute la cellule, à l'extérieur des vacuoles dans la région apicale. Ces granulations sont spécialement abondantes à la base de la cellule, au niveau de la région plissée et de la basale. Il semble de plus exister une certaine polarisation car les granules apicaux sont généralement plus gros que les granules basaux.

Après 42 heures, les petits granules ont disparu et la ferritine est agglomérée dans de grosses formations, sans doute lysosomiales, granuleuses et irrégulières. Le saccharate de fer pénètre également dans ces cellules mais les images obtenues sont beaucoup moins belles ; il semble y avoir une diffusion.

En ce qui concerne le dextrane et l'encre de Chine, on ne les retrouve jamais dans les cellules épithéliales.

Ces substances sont cependant présentes dans les lacunes du tissu conjonctif sous-jacent et parfois dans des amœbocytes. La taille des particules ou leur composition chimique semble donc jouer ici un rôle très important dans leur évolution.

L'étude au microscope électronique des cellules du rein gauche, 24 heures après injection de ferritine, laisse apparaître un accroissement important du nombre des vésicules et des vacuoles cytoplasmiques, aussi bien au niveau du corps cellulaire périphérique qu'au niveau de ses prolongements dans le tissu conjonctif.

Les petits saccules très nombreux renferment pour la plupart des grains de ferritine. Ceux-ci semblent par la suite se déverser dans des corps multivésiculaires qui se transformeraient ensuite en lysosomes du type corps denses puis corps résiduels (Planche III, 12).

Dans le rein droit, étant donné la richesse constante du cytoplasme cellulaire en vésicules, il est beaucoup plus difficile d'estimer les changements provoqués par l'injection de ferritine. Il semble cependant que leur nombre ait encore augmenté et, plus spécialement, dans la région basale, juste au-dessus des replis basilaires et, dans une mesure moindre, le long des espaces intercellulaires. Il est cependant difficile de déterminer leur origine. Leur agglomération sous forme massive paraît avoir une tendance à s'amplifier.

### DISCUSSION SUR L'ÉVOLUTION DES REINS CHEZ LES ARCHAEOGASTÉROPODES

Le rein droit des Archaeogastéropodes offre une grande similitude dans les différentes lignées que nous avons examinées. Il est, en effet, caractérisé par une catégorie cellulaire que l'on retrouve chez tous, à quelques détails près. Ces cellules sont munies d'une belle bordure en brosse mais toutes ne portent pas de cils.

Il est difficile d'évaluer la cause de cette distinction mais elle pourrait être liée à l'âge des cellules, les plus jeunes, moins granuleuses, étant généralement plus souvent ciliées que les autres. Il semble y avoir cependant une différence spécifique, les cellules des *Haliotidae* et des *Trochidae* étant plus souvent ciliées que celles de *Diodora* par exemple.

Ces variations dans la présence de ciliature avaient déjà été signalées par Turchini (1923), Crofts (1929), Gabe (1951).

Perrier (1889), suivi en cela par Turchini (1923) a tenté de distinguer la cellule rénale des Diotocardes de celle des Monotocardes, les premiers ne présentant pas de rétention aqueuse, donc pas de vacuoles et leurs produits d'excrétion se condensant sous forme de petites concrétions à même le cytoplasme alors que chez les seconds la condensation aurait lieu dans des vacuoles. La sécrétion serait donc diffuse dans le premier cas, concentrée dans les vacuoles, dans le second.

Crofts (1929) a pourtant décrit des vacuoles dans certaines cellules du rein droit d'*Haliotis*.

Nos observations, appuyées par l'étude au microscope électronique, font apparaître de façon indubitable que l'excrétion chez les Archaeogastéropodes se fait comme chez les autres Prosobranches, avec intervention de vacuoles, ce qui permet ainsi de généraliser ce caractère à tous les Gastéropodes, sinon à d'autres Mollusques. Des études comparatives sont, en effet, encore nécessaires à ce sujet car Turchini (1923) rapproche les cellules rénales des Amphineures et de certains Lamellibranches primitifs de celles des Diotocardes ; celles des Lamellibranches évolués, par contre, ressembleraient à celles des Monotocardes.

Loin de nous cependant l'idée d'identifier les cellules rénales des

Archaeogastéropodes, des Mésogastéropodes et des Néogastéropodes. Celles des Archaeogastéropodes se distinguent, en effet, outre la présence d'une ciliature, par des vacuoles de taille réduite et, surtout, par les globules qu'elles contiennent. Ceux-ci possèdent un aspect typique réfringent et une composition voisine dans les différents groupes. Bien qu'hétérogènes, ils sont surtout caractérisés par la présence de chromolipoïdes et de mélanines, connus par leur propriété de capturer certains ions dont le fer, qui est d'ailleurs, lui aussi, souvent présent en grande quantité dans ces inclusions.

Selon Turchini (1923), ces concrétions ne sont pas excrétées mais s'accumulent pendant toute la vie de l'animal. C'est aussi l'avis de Gabe (1951) qui n'observe pas de grains ferriques dans la lumière du rein. Selon lui pourtant, une redissolution partielle est possible.

Nos études ne nous permettent pas de prendre parti. Le cytoplasme pour sa part, caractérisé par l'abondance du réticulum endoplasmique agranulaire et par des replis basilaires, n'est pas caractéristique des Diotocardes mais se retrouve chez tous les Gastéropodes (Delhaye, 1974 ; 1975).

D'autre part, il nous a semblé que la ferritine injectée pourrait être absorbée au niveau des régions basales et latérales des cellules puis agglomérée dans des granules cytoplasmiques.

Comme les cellules rénales vacuolisées des Monotocardes, celles du rein droit des Diotocardes éliminent l'indigocarmin (Cuénot, 1900). Nous avons montré par l'histochemie que, comme elles, elles sécrétaient, du moins chez certaines espèces, de l'acide urique ou des urates, ces substances pouvant se fixer au niveau des petites concrétions.

Le rein gauche des Patelloidea comme celui des Fissurellidae possède les mêmes cellules que celles du rein droit. Celui des Haliotidae et des Trochidae présente un aspect différent, tant par sa morphologie que par sa cytologie. Les cellules épithéliales sont petites et très claires, pourvues d'une bordure en brosse et, éventuellement, d'une faible ciliature.

Harrison (1962) a, par ailleurs, montré que le rein gauche était particulièrement impliqué dans la résorption du glucose. Cela ne veut cependant pas dire que les cellules du rein droit soient incapables d'une telle fonction car le flux urinaire étant plus important, leur travail est nettement plus compliqué.

Selon Cuénot (1900), ces cellules peuvent phagocyter le carminate d'ammonium ; de plus, la masse conjonctive sert de piège aux particules injectées dans le coelome.

Nous avons montré que la ferritine était également absorbée à différents niveaux de l'épithélium de même qu'elle s'agglomère dans le conjonctif. Cette injection se solde, dans le cytoplasme cellulaire, par l'apparition de nombreuses nouvelles vésicules de pinocytose. Comme dans le rein droit, la ferritine pourrait y pénétrer aussi bien par la région basale que par la région apicale.

Il semble donc que l'épithélium du rein gauche joue un rôle important dans l'arthrocytose et peut-être d'une façon plus générale dans la résorption organique.

Selon Perrier (1899), le rein gauche d'*Haliotis* (comme celui des Trochidae d'ailleurs) « a perdu presque entièrement son rôle sécréteur et s'est transformé en un organe chargé d'accumuler en lui des matériaux de réserve, lesquels seraient versés dans le sang au fur et à mesure des besoins de l'organisme ».

La formation, dans le tissu conjonctif, des dépôts de lipoprotéines que nous avons observés est un argument dans ce sens, ceux-ci pouvant se former de façon passive, par la modification de l'irrigation de l'organe (Perrier, 1899).

Dans ce cas, la constitution particulière de la base des cellules de l'épithélium équivaldrait à la formation d'enclaves emprisonnant les substances de réserves.

Il est peu vraisemblable que les cellules épithéliales elles-mêmes, par leurs composants, puissent intervenir de façon sensible dans la formation des dépôts, qui auraient plutôt une origine sanguine.

### Summary

The Archaeogastropodan kidneys were studied by histological, histochemical, electron microscopical technics and by physiological injections.

Two different organisation clusters are observed in Archaeogastropoda, but the kidneys are always asymmetrical.

The two kidneys of Patelloidea and Fissurellidae have the same histological structure. The epithelial cells are inconstantly ciliated and involve many small vacuoles with réfringent concretions containing chromolipoids, melanins and ferric iron.

The right kidney of Haliotidae and Trochidae have similar histological organisation. The lamellae of their left kidney present papillar shape.

The generally ciliated epithelial cells are little, involve many lysosomes and send thick prolongations in the connective tissue. The cells play a role in athrocytose and perhaps in organic resorption. The connective tissue is abundant and peripherically comports lipoproteins bundles. These formations could constitute reserves passively deposited by the blood.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOUTAN, L., 1885. — Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle. *Arch. Zool. exp. gén.*, 2, pp. 1-173.
- CROFTS, D.R., 1929. — *Haliotis*. L.M.B.C. Mem. (Liverpool), 29, pp. 1-174.
- CUÉNOT, L., 1900. — L'excrétion chez les Mollusques. *Arch. Biol.*, 16, pp. 49-95.
- CUÉNOT, L., 1914. — Les organes phagocytaires des Mollusques. *Arch. Zool. exper. gén.*, 54, pp. 267-305.
- CUNNINGHAM, J.T., 1883. — The renal organs (Nephridia) of *Patella*. *Anat. J. Microsc. Sci.* 23, p. 371.
- DAVIS, D.R.A., FLEURE, H.J., 1903. — *Patella*. L.M.B.C. Mem. (Liverpool), 10, pp. 1-84.
- DELHAVE, w., 1974. — Histophysiologie comparée du rein chez les Mésogastéropodes Archaeotaenioglossa et Littorinoidea (Mollusca - Prosobranchia). *Arch. Biol.*, 85, pp. 461-507.
- DELHAYE, w., 1975. — Histophysiologie comparée du rein chez les Mésogastéropodes Rissoidea et Cerithioidea (Mollusca - Prosobranchia). *Arch. Biol.*, 86, pp. 355-375.
- DE SPHANDE, R.D., 1957. — Observations on the anatomy and ecology of British trochids. Ph. D. Thesis. Read Univ.

- DRUMMOND, I.M., 1903. — Notes on the development of *Paludina vivipara* with special reference to the urogenital organs and theories of Gastropod torsion. *Anat. J. Microsc. Sci.*, 46, pp. 97-141.
- FISHER, W.K., 1904. — The anatomy of *Lottia gigantea*. *Zool. Jb.*, 20, pp. 1-66.
- FRETTER, v., GRAHAM, A., 1962. — British Prosobranch Molluscs. *Ray Society* (London, 755 pp.
- GABE, M., 1951. — Données histologiques sur les organes du complexe palléal chez la Fissurelle. *Bull. Lab. Dinard*, 35, pp. 1-14.
- GANTER, P. et G.JOLLES, 1969-1970. — Histochimie normale et pathologique. Vol. 1 et 2, Gauthier-Villars, éd. Paris.
- GLAUERT, A.M., GLAUERT, R.H., 1958. — Araldite as an embedding medium for electron microscopy. *J. Biophys. Biochem. Cgtol.*, 4, pp. 191-198.
- GOODRICH, E.S., 1946. — The study of Nephridia and genital ducts since 1895. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 86, pp. 115-392.
- HALLER, B., 1884. — Beitrage zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. *Morph. Jahr.*, 9, pp. 1-98.
- HALLER, B., 1886. — Zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. *Morph. Jahr.*, 11, pp. 321-430.
- HALLER, B., 1894. — Studien über doccoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier. Leipzig.
- HARRISON, F.M., 1962. — Some excretory processus in the abalone *Haliotis rufescens*. *J. exp. Biol.*, 39, pp. 179-192.
- LANKESTER, R., 1867. — On some undescribed points in the anatomy of the limpet. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 3<sup>e</sup> s., 20.
- PALMER, c., 1907. — The anatomy of Californian Haliotidae. *Proc. Acad. Nat. Sci. (Philadelphia)*, 59, pp. 396-407.
- PELSENEER, p., 1896. — Les reins, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques. *Zool. Anz.*, 19, pp. 140-145.
- PELSENEER, p., 1899. — Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mém. couron. et Mém. savants étrangers. Acad. roy. Sci., Lettres et Beaux-Arts Belgique, 67, pp. 1-112.
- PERIMER, M., 1889. — Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes prosobranches. *Ann. Sc. nat.*, 8, pp. 81-315.
- PERSOON, B.H., 1952. — Histochemical studies on the fate of parenterally administered Dextran in rabbits. *Acta Soc. medic. Upssaliensis*, 57, pp. 411-437.
- RIGHIRANDLES, W.D., 1905. — Some observations on the anatomy and affinities of the Trochidae. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 48, pp. 33-78.
- RIGHI, G., 1966. — On the Brazilian species in the *Acmaea subugosa* complex. *Malacologia*, 4, pp. 269-295.
- ROBERT, 1900. — Gastéropodes. Le Troque. *Arch. Zool. exp. gén.*, 10, pp. 269-538.
- THIELE, J., 1929-1935. — Handbuch der Systematischen Weichtierkunde. 4 vol., 1154 pp., G. Fischer-Jena, éd.
- TOTZANER, R.J., 1905. — Nieren und Gonaden Verhältnisse von *Haliotis*. *Jena Zeitschr.*, 39, pp. 525-550.
- TURCHINI, J., 1923. — Contribution à l'étude de l'histologie comparée de la cellule rénale. L'excrétion urinaire chez les Mollusques. *Arch. Morph. gén. expér.*, 18, pp. 8-235.
- VON ERLANGER, R.v., 1892. — On the paired nephridia of Prosobranchs, the homologues of the only remaining nephridium of most prosobranchs and the relations of the nephridia to the gonad and genital duct. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 33, pp. 587-623.
- WEGMANN, H., 1884. — Contribution à l'histoire naturelle des Haliotides. *Arch. Zool. exp. gén.*, pp. 289-378.
- WILLCOX, M.A., 1902. — Some disputed points on the anatomy of the limpets. *Zool. Anz.*, 24, pp. 623-624.
- YONGE, CM., 1947. — The palléal organs in the aspidobranch Gastropoda and their evolution throughout the Mollusca. *Phil. Trans. B.*, 232, pp. 443-518.