

## SYNTHÈSE

### De la structure tissulaire à la réalisation des fonctions chez les Gastéropodes Pulmonés (I)

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

par Sandrine HEUSSER<sup>1</sup> et Henri-Gabriel DUPUY<sup>1</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).

#### 1- Vue générale d'un escargot en coupe sagittale (fig. 1)

La section longitudinale totale permet de repérer les principaux organes caractéristiques du plan d'organisation des Gastéropodes Pulmonés :

- en position ventrale, le pied constitue une sole de reptation assurant la locomotion ;
- dorsalement et en position antérieure, la tête porte la bouche ainsi que deux paires de tentacules (non visibles ici), et renferme le système nerveux central composé d'une paire de ganglions cérébroïdes et d'une masse sous-œsophagienne ;
- plus postérieurement, le pied est surmonté par le tube digestif antérieur associé à des glandes salivaires, dans cette région les structures distales de l'appareil génital sont également présentes (non visibles ici) ;
- à l'arrière et en position dorsale, le poumon surmonte la masse viscérale, qui contient le rein ou organe de Bojanus, le cœur formé d'une oreillette et d'un ventricule, l'intestin associé à l'hépatopancréas, ainsi que l'essentiel de l'appareil reproducteur avec la gonade (ovotestis), le canal hermaphrodite, la glande de l'albumine, l'oviducte et le spermiducte (non visibles ici).

Sur l'animal vivant, le poumon et la masse viscérale sont localisés dans la coquille spiralée, à vocation protectrice. Le corps peut y être entièrement rétracté grâce à un muscle rétracteur et elle peut être obturée par un épiphragme composé de mucus renforcé de sels de calcium.

Les traits des Mollusques sont observés chez *Helix aspersa*.

Le corps mou est protégé par une coquille élaborée par un repli tégumentaire, le manteau. Il comporte une tête portant les organes sensoriels, contenant les centres nerveux antérieurs, et présentant en position ventrale la bouche munie d'une radula. Il est également muni d'un pied à vocation locomotrice et d'une masse viscérale dorsale regroupant l'essentiel des organes. Le coelome est primitivement représenté par trois cavités associées respectivement au cœur (cardiocœle), au rein (néphrocœle) et à la gonade (gonocœle). L'appareil circulatoire est ouvert sur une cavité corporelle, l'hémocœle, ménagée dans les espaces du tissu conjonctif notamment.

En relation avec trois processus intervenant au cours du développement embryonnaire (flexion endogastrique, torsion et spiralisation de la masse viscérale), la symétrie bilatérale caractéristique des Mollusques est altérée chez les Gastéropodes. Chez la plupart des Mollusques, le manteau ménage une cavité palléale, en continuité avec le milieu extérieur et dans laquelle sont ouverts les orifices digestif postérieur, excréteurs et génitaux. Les branchies respiratoires y sont également localisées. Dans le cas des Pulmonés, en relation avec le développement du poumon cette structure disparaît.

---

<sup>1</sup> École normale supérieure de Lyon – site Monod, 15 parvis René Descartes, BP 7000, 69 342 Lyon cedex 07

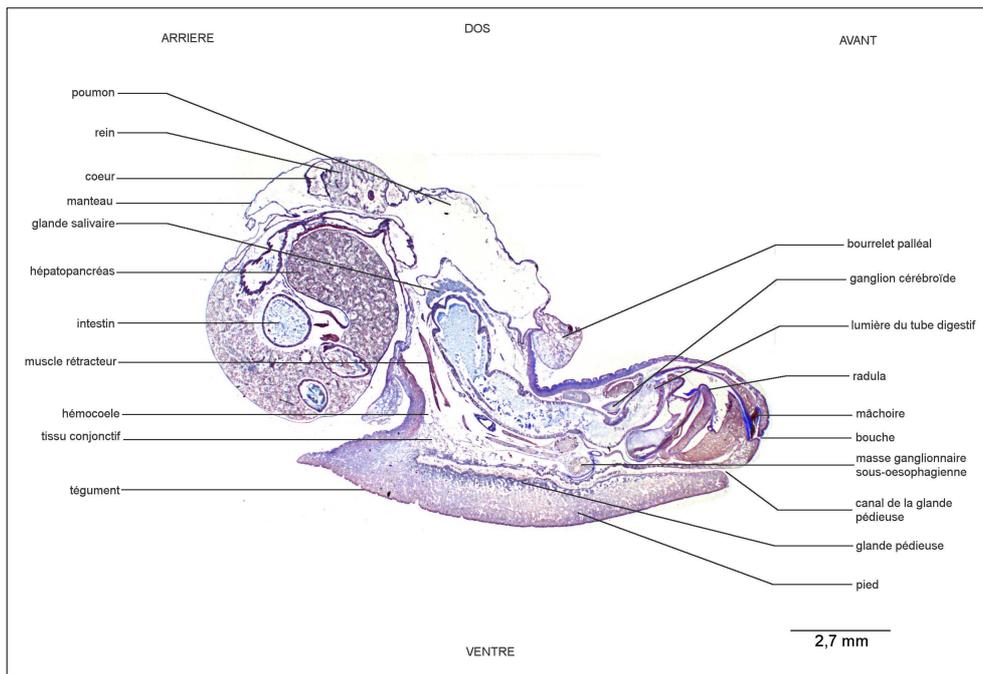


Figure 1 : Jeune individu en coupe sagittale (*Helix aspersa*)

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

## 2- Le tégument et ses différenciations

### a. Tégument de la sole de reptation (*Helix aspersa*) (fig. 2a)

Le tégument est typiquement constitué d'un épiderme simple, épithélium cilié cubique à prismatique, au sein duquel des cellules glandulaires muqueuses sont insérées.

Il surmonte un tissu conjonctif dans les espaces duquel circule l'hémolymphe, associé dans le pied à d'abondantes fibres musculaires lisses.

L'animal se déplace grâce à des contractions de la musculature longitudinale du pied, se propageant sous forme d'ondes. Le mucus produit par la glande pédieuse et les cellules épidermiques glandulaires assure la lubrification de la surface du pied au contact du substrat.

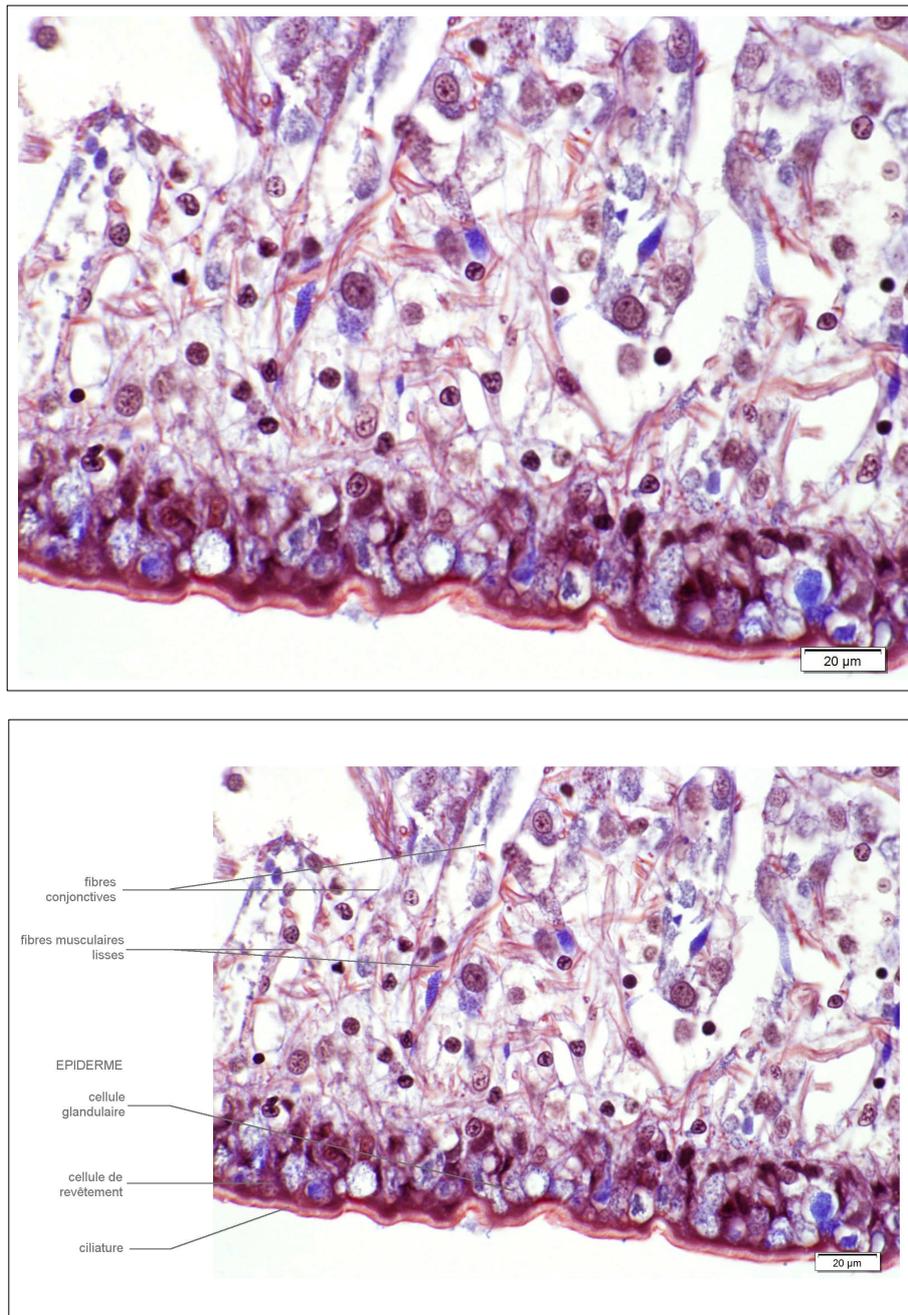


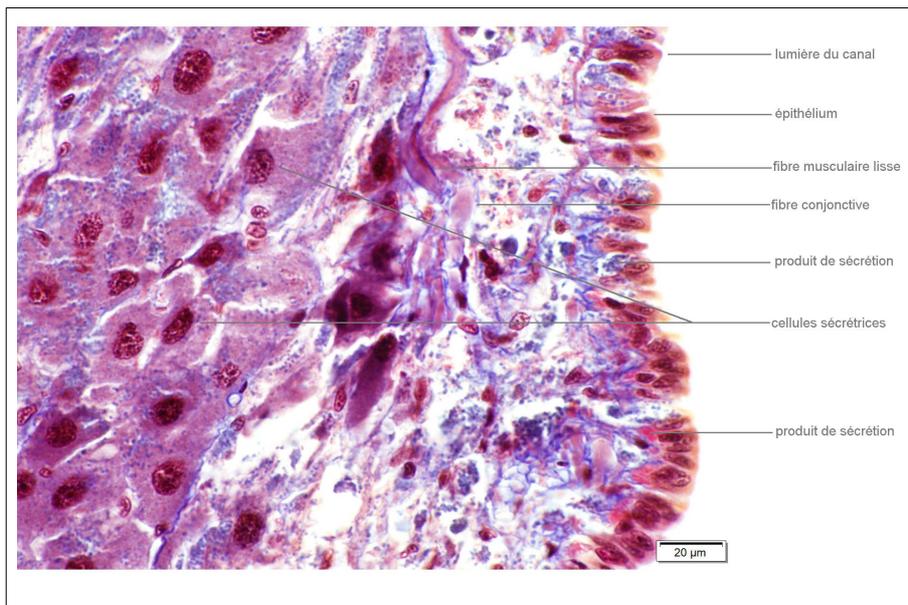
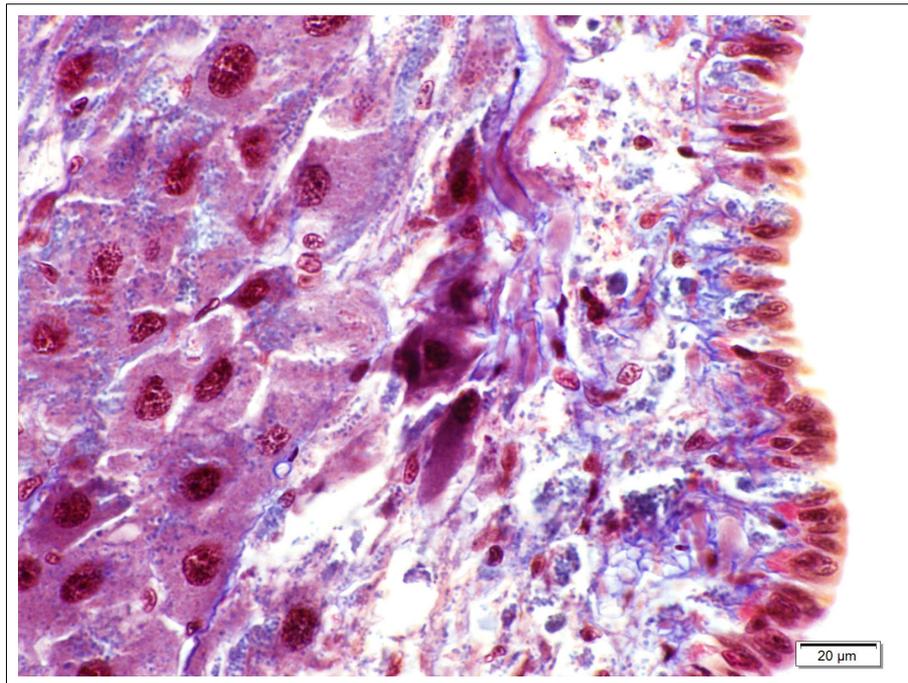
Figure 2a : Tégument de la sole de reptation (*Helix aspersa*)

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

**b. Glande pédieuse (*Helix pomatia*) (fig. 2b)**

Le pied est creusé d'un canal surmonté d'une structure glandulaire, la glande pédieuse.

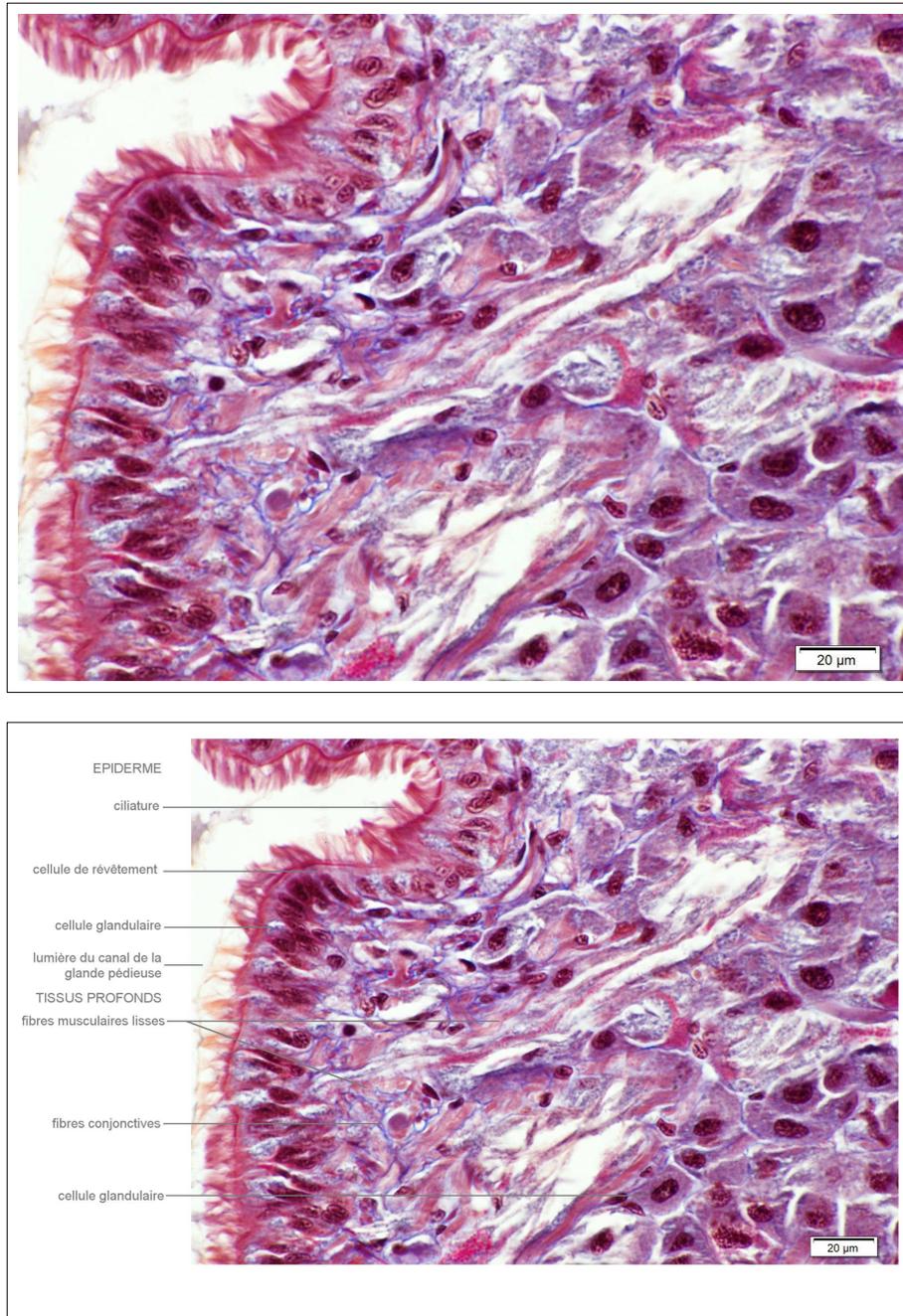
La glande pédieuse est constituée de cellules volumineuses, munies de noyaux de grande taille, entourés de cytoplasme abondant. Très chromophile, ce dernier est envahi de grains de sécrétion. Si l'architecture des unités glandulaires ne peut être déterminée aisément, les cellules sécrétrices apparaissent localisées en profondeur, isolées du canal par quelques fibres musculaires lisses, du tissu conjonctif et un épithélium simple, cubique à prismatique, dont la ciliature est peu développée et irrégulière. Des cellules glandulaires sont également présentes au sein de l'épithélium. Les produits de sécrétion des cellules sécrétrices profondes sont acheminés vers le canal, vraisemblablement par l'intermédiaire de conduits évacuateurs.



**Figure 2b : Glande pédieuse (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Des cellules glandulaires, dispersées mais relativement nombreuses, sont visibles au cœur du pied. Elles présentent des caractéristiques histologiques semblables à celles des cellules sécrétrices de la glande pédieuse (volume important, noyau de grande taille, cytoplasme abondant et chromophile), qui suggèrent qu'elles pourraient contribuer à l'élaboration du mucus.



**Figure 2b : Glande pédieuse (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

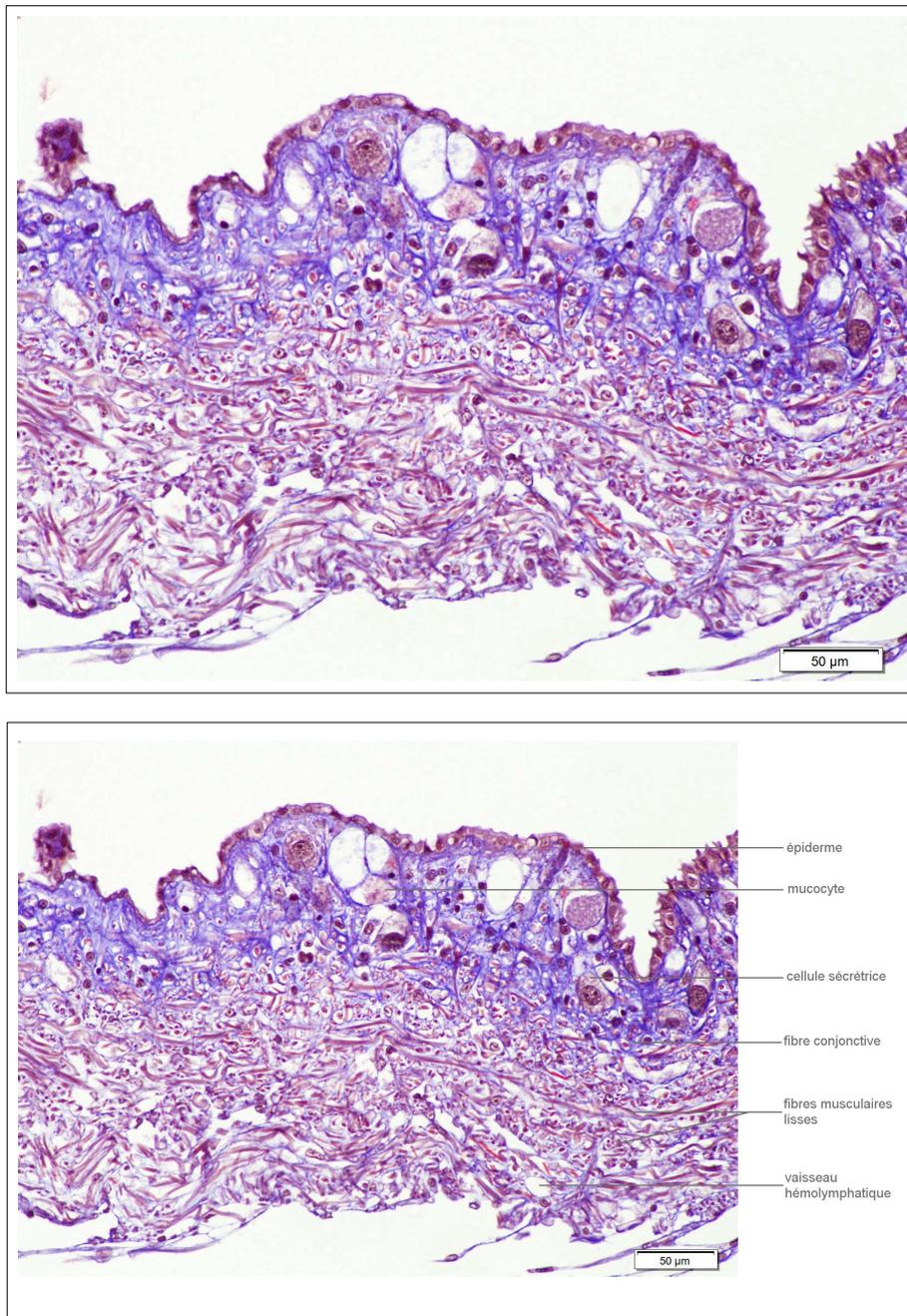
Selon COURTY & KIERLIK (2009), la glande pédieuse est à l'origine d'une substance composée de 96 à 97% d'eau et de sels dissous, et de 4 à 3% de longues protéines organisées en réseau tridimensionnel grâce à des liaisons entre atomes de soufre. Sa consistance rappelle celle d'un gel élastique et permet au pied de l'animal d'adhérer au support. Lors de la contraction de la musculature du pied, des forces de cisaillement sont exercées sur ce gel, entraînant la rupture des liaisons entre les protéines. Elle provoque l'écoulement du mucus, autorisant

le glissement local du pied sur le support. Les liaisons entre protéines sont reformées en moins d'un dixième de seconde lorsque les forces cessent d'être appliquées, les propriétés collantes du mucus étant alors restaurées.

La thixotropie qui caractérise le produit élaboré par la glande pédieuse apparaît comme essentielle à la locomotion de l'animal, le mucus étant le principal agent impliqué dans les interactions entre le pied et le support.

**c. Tégument de la région antérieure (*Helix aspersa*) (fig. 2c)**

À l'instar du tégument recouvrant le pied, le tégument de la région antérieure de l'Escargot est formé d'un épiderme, épithélium simple cubique à prismatique, soutenu par un tissu conjonctif épais contenant des fibres musculaires lisses nombreuses. Les cellules épithéliales portent une ciliature apicale irrégulière et des cellules glandulaires profondes sont observées (mucocytes et cellules sécrétrices).



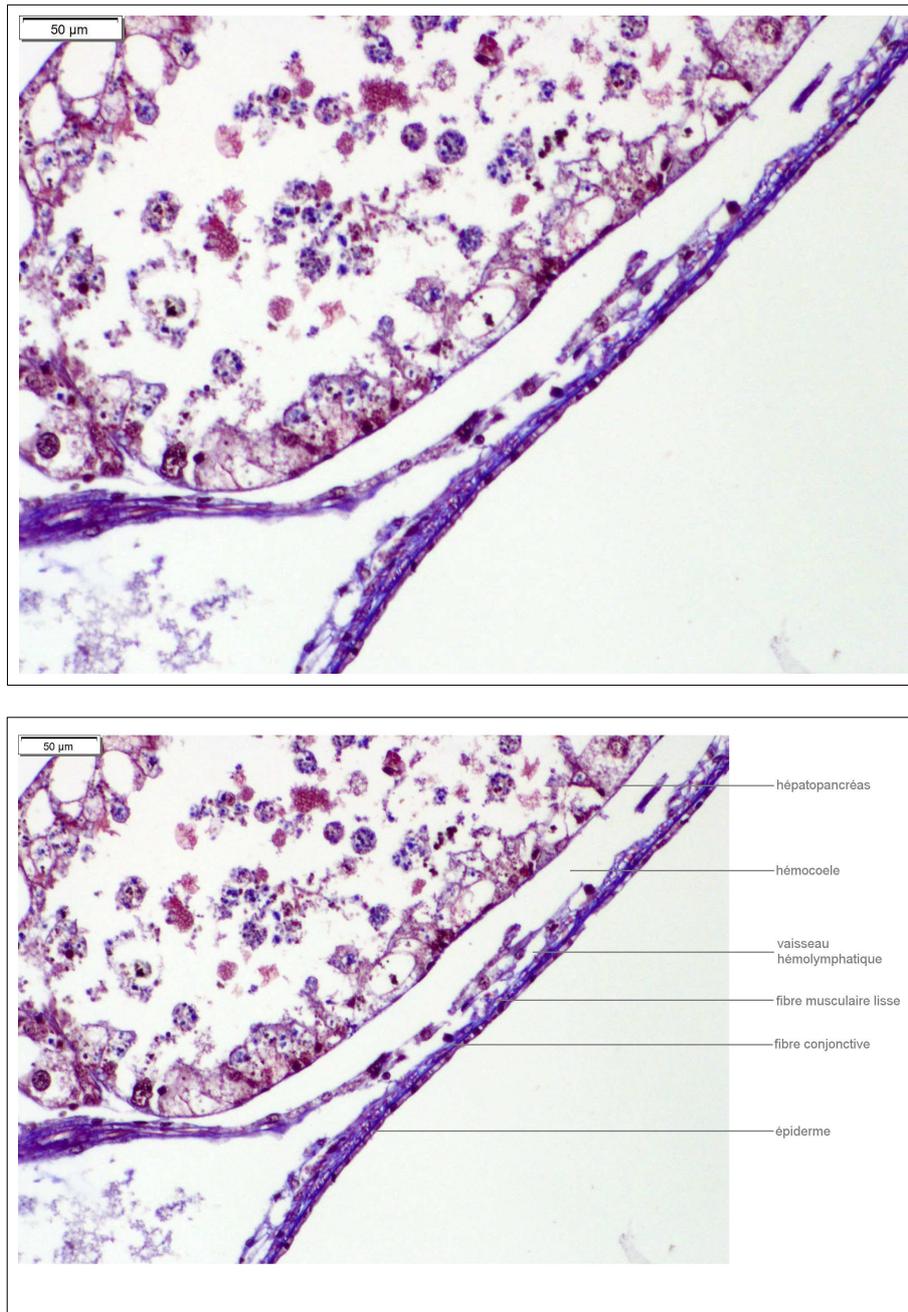
**Figure 2c : Tégument de la région antérieure (*Helix aspersa*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

**d. Tégument de la masse viscérale (*Helix aspersa*) (fig. 2d)**

La masse viscérale est entourée par le manteau, repli du tégument, l'ensemble étant protégé par la coquille.

À la différence du tégument du pied ou de la région antérieure, le tégument de la masse viscérale apparaît constitué d'un épiderme peu épais, simple et pavimenteux, soutenu par un tissu conjonctif fin au sein duquel des fibres musculaires lisses et des vaisseaux hémolymphatiques sont présents.



**Figure 2d : Tégument de la masse viscérale (*Helix aspersa*)**

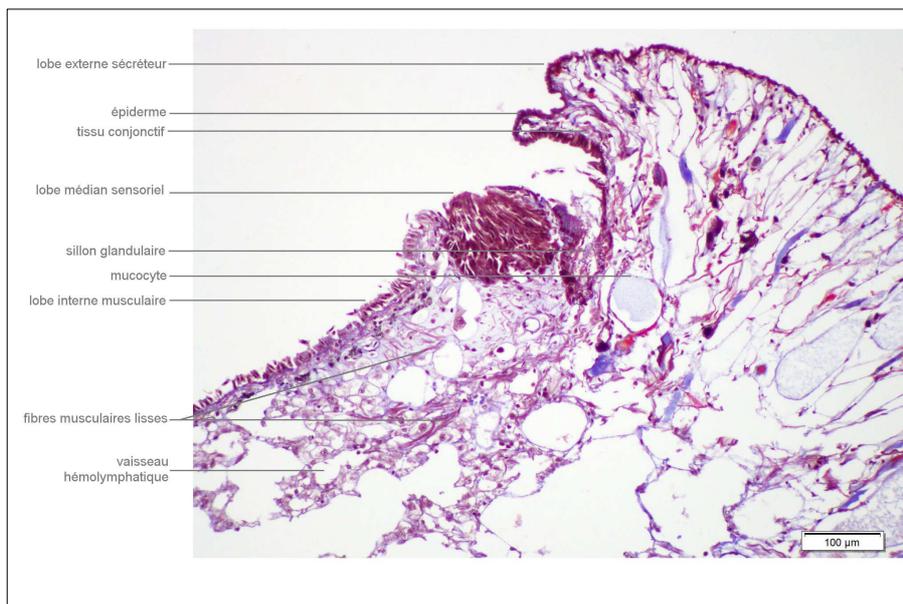
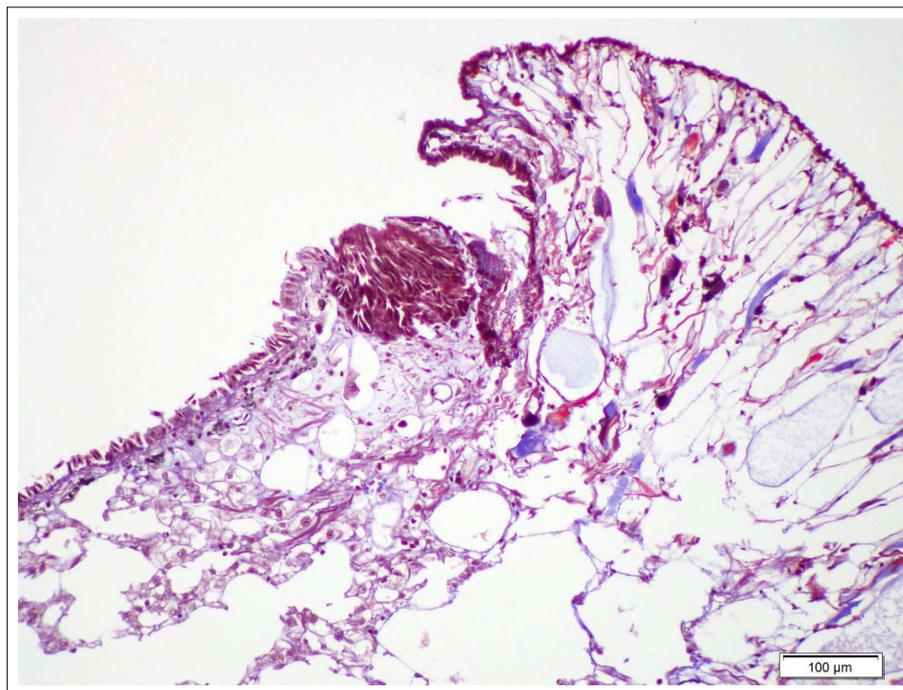
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

**e. Tégument du bourrelet palléal (*Helix aspersa*) (fig. 2e)**

Le bourrelet palléal, bord du manteau, fait saillie à l'extérieur de la coquille. Sa région dorsale est subdivisée en zones distinctes du point de vue histologique :

- le lobe le plus externe est délimité par un épiderme simple, pavimenteux à cubique, associé à un tissu conjonctif riche en volumineux mucocytes ;
- le lobe médian semble posséder un épiderme simple et pavimenteux, interrompu par une structure globuleuse composée de nombreuses cellules chromophiles, qui pourrait avoir une vocation sensorielle ;
- le lobe interne est formé d'un épiderme simple prismatique et muni d'une ciliature bien développée, soutenu par un tissu conjonctif épais, contenant de nombreuses fibres musculaires lisses ainsi que des vaisseaux hémolymphatiques.

Un sillon glandulaire est creusé entre les lobes externe et médian, au niveau duquel des cellules épithéliales glandulaires sont présentes. Elles sont à l'origine de l'accroissement de la coquille, réalisant la synthèse de ses composants.



**Figure 2e : Tégument du bourrelet palléal (*Helix aspersa*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

La coquille est typiquement composée de trois couches :

- le périostracum externe et très résistant, de nature organique ;
- l'ostracum moyen, très épais, comportant une couche superficielle de prismes et une couche profonde de lamelles entrecroisées ;
- l'hypostracum interne, plus fin, constitué d'une substance porcelanée ou de nacre.

Le périostracum est composé de conchyoline tannée, le terme conchyoline désignant un ensemble de molécules organiques dont la composition exacte est encore mal connue. L'ostracum est également constitué d'une matrice organique formée notamment de conchyoline, et imprégnée de carbonate de calcium ( $\text{CaCO}_3$ ) le plus souvent sous forme d'aragonite et / ou de calcite.

Tous deux sont synthétisés par le lobe le plus externe du bord du manteau, à la différence de l'hypostracum qui est produit par toute la surface du manteau.

Les particularités de la coquille (une pièce, formée de trois couches) ainsi que l'organisation du bord du manteau (trois zones) constituent des caractères dérivés, propres aux Conchifères (Monoplacophores, Gastéropodes, Céphalopodes, Bivalves, Scaphopodes) qui les distinguent des Polyplacophores au sein du groupe des Eumollusques.

En relation avec sa composition, la coquille des Mollusques a une consistance dure et est rigide. Elle joue le rôle de squelette et permet en particulier l'insertion des muscles (hypostracum). En position externe, elle assure parallèlement la protection de l'animal.

### 3- Les appareils digestif, respiratoire, excréteur et les fonctions de nutrition

#### a. Complexe buccal : bouche, mâchoire et radula (*Helix aspersa*) (fig. 3a)

Dans la région antérieure de l'animal, la bouche est ouverte sur une cavité buccale constituée de trois structures principales :

- une mâchoire dorsale, enchâssée sur un repli de l'épithélium ;
- une radula ventrale, supportée par une expansion du plancher buccal, l'odontophore ;
- un équipement sensoriel chimiosensible (non visible ici).

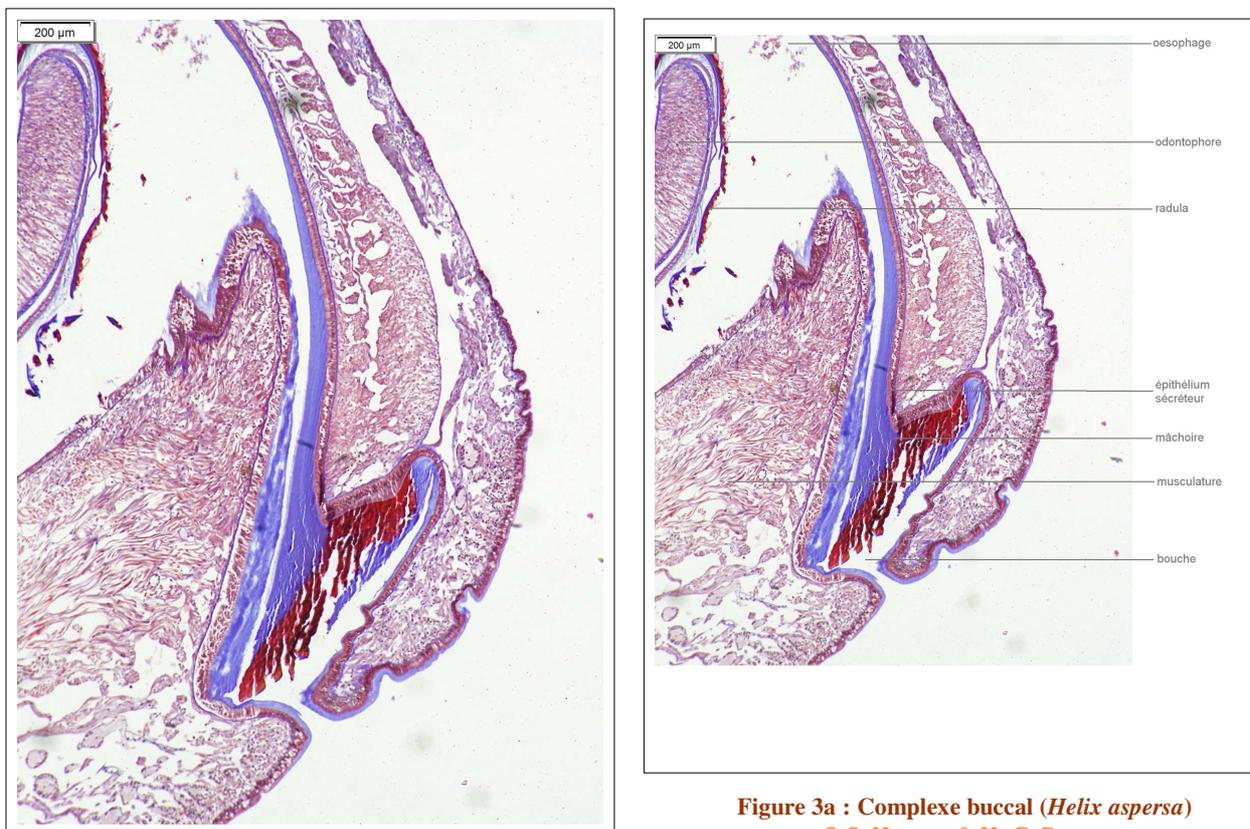


Figure 3a : Complexe buccal (*Helix aspersa*)

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

La mâchoire est principalement composée de sclérotéines, sécrétées par l'épithélium auquel elle est associée. Localisée à l'avant de la cavité buccale, elle est impliquée dans le déchiquetage des aliments dont se nourrit l'animal.

La radula se présente quant à elle comme un ruban hérissé de dents, disposées en rangées successives. La contraction de muscles protracteurs et rétracteurs provoque des mouvements de va-et-vient de cette structure, permettant aux dents les plus antérieures de râper les aliments au contact desquels elles se trouvent.

Le stomodéum de l'Escargot est ainsi organisé en un complexe buccal musculéux, de même que chez la plupart des Mollusques.

### b. Complexe radulaire (*Helix aspersa*) (fig. 3b)

La région ventrale du complexe buccal est principalement formée de la radula et des structures associées.

L'odontophore, qui constitue le support de la radula, est associé à un tissu de soutien qualifié de cartilage présent ventralement et dorsalement. La mise en mouvement de l'odontophore par une musculature spécialisée, responsable de sa projection vers l'avant hors de la bouche, permet le positionnement de la radula au contact des aliments. Cette dernière est élaborée par une gaine radulaire localisée en position dorsale par rapport à l'odontophore.



Figure 3b : Complexe radulaire (*Helix aspersa*)  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

La gaine radulaire correspond à une invagination de l'épithélium ventral de la cavité buccale.

Au fond de l'invagination des cellules glandulaires spécialisées, les odontoblastes, sécrètent le ruban et les dents. Au fur et à mesure de sa production, la radula progresse vers la cavité buccale entre l'épithélium supérieur et l'épithélium inférieur de la gaine radulaire, qui accompagnent sa progression. Ces deux tissus sont responsables de modifications progressives de la composition de la radula. Constituée de chitine associée à des protéines à l'origine, elle subit un tannage quinonique et une minéralisation qui provoquent un durcissement des dents notamment.



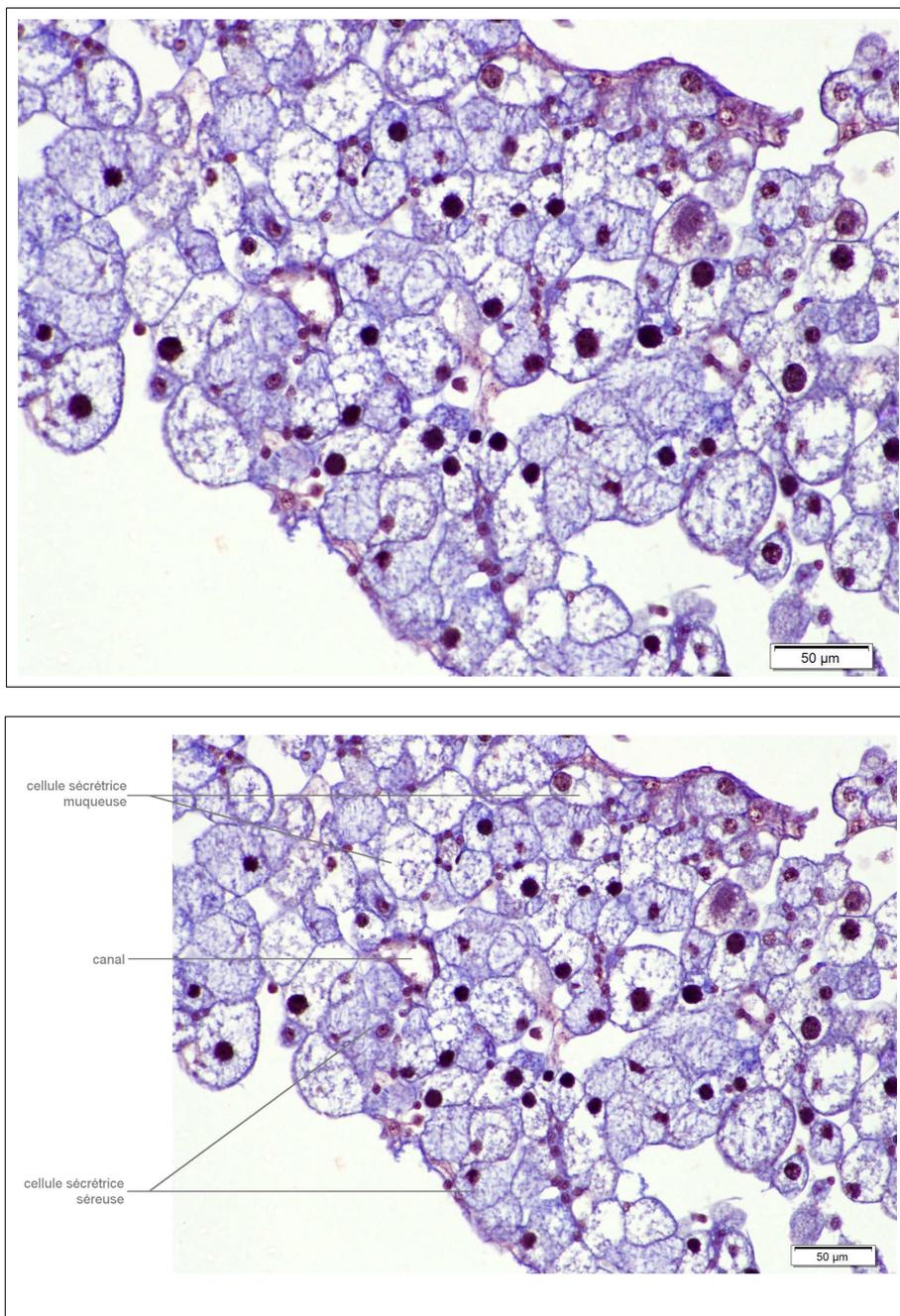
Figure 3b : Complexe radulaire (*Helix aspersa*)

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

**c. Glandes salivaires (*Helix aspersa*) (fig. 3c)**

La cavité buccale reçoit les sécrétions de deux glandes salivaires accolées au tube digestif antérieur.

Si l'organisation spatiale des unités sécrétrices est délicate à décrire, les glandes salivaires apparaissent constituées de deux principaux types de cellules glandulaires, des cellules muqueuses et des cellules séreuses. Les premières produisent des mucopolysaccharides et les secondes des protéines enzymatiques. Ces produits de sécrétion sont pris en charge par des canaux évacuateurs qui les acheminent vers la bouche, où elles agissent sur les particules issues de l'abrasion des aliments par la radula (agglutination par le mucus, digestion par les enzymes).



**Figure 3c : Glandes salivaires (*Helix aspersa*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

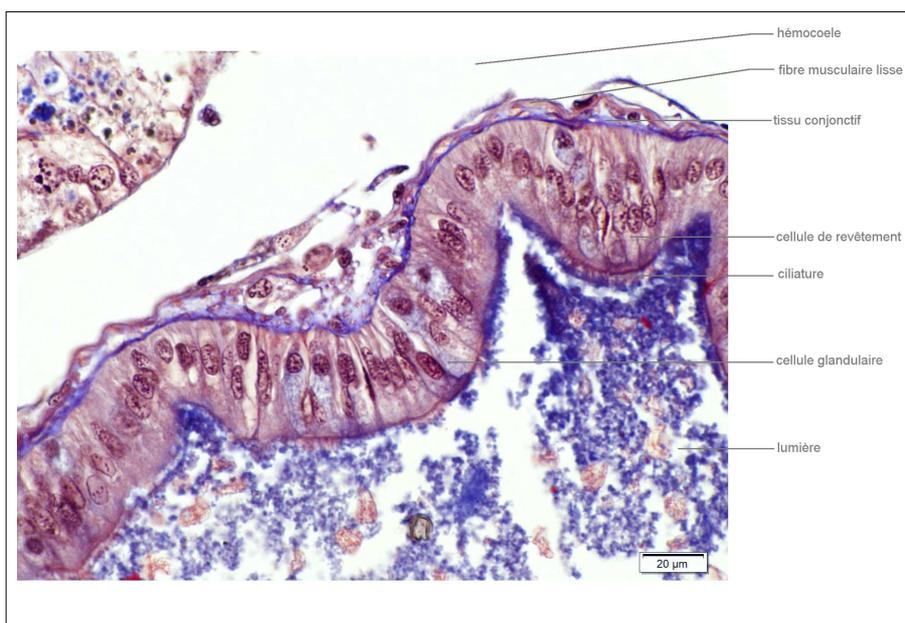
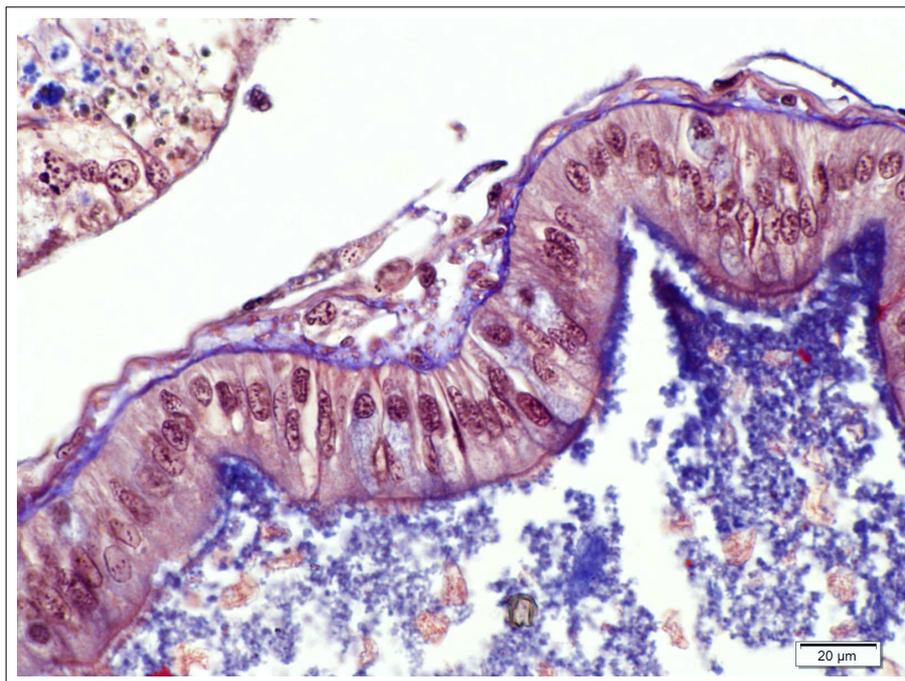
**d. Tube digestif : intestin (*Helix aspersa*) (fig. 3d)**

La cavité buccale communique avec le tube digestif constitué successivement de l'œsophage, de l'estomac, de l'intestin puis du rectum ouvert sur le milieu par l'anus.

Estomac et intestin forment le mésentéron, région moyenne du tube digestif. Elle est caractérisée par la différenciation d'une volumineuse « glande digestive », l'hépatopancréas, à laquelle elle est connectée par des canaux.

L'intestin se présente comme un tube de diamètre constant, dont la paroi est localement soulevée en replis. De la lumière à la périphérie, elle est formée :

- d'un épithélium simple et prismatique au sein duquel alternent des cellules de revêtement, ciliées, et des cellules glandulaires ;
- d'une tunique de tissu conjonctif peu épaisse ;
- d'une couche de fibres musculaires lisses peu développée.



**Figure 3d : Tube digestif : intestin (*Helix aspersa*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

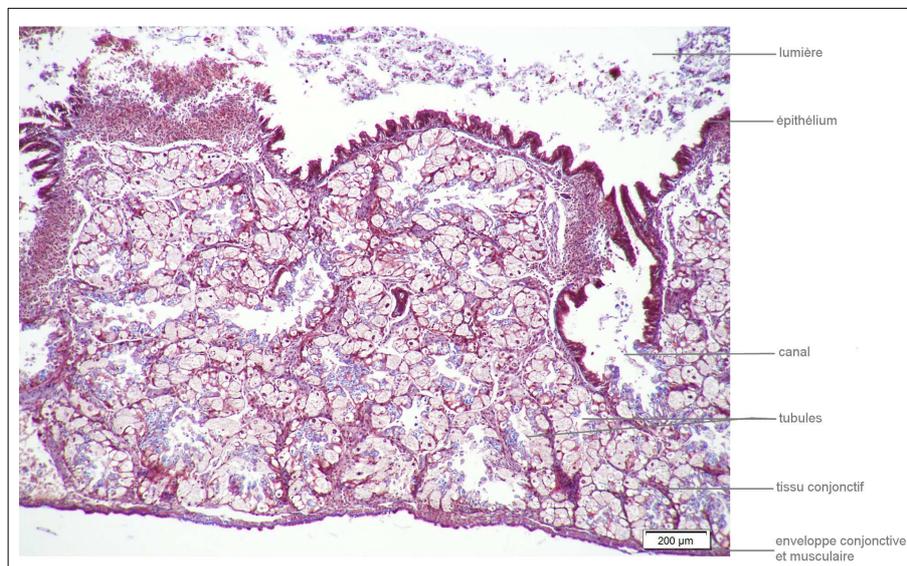
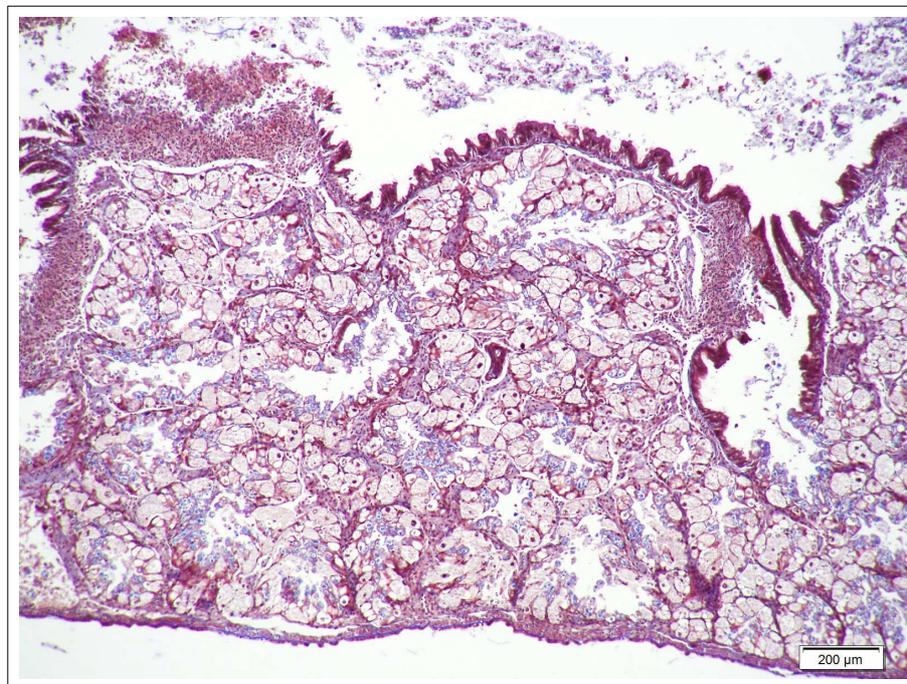
La structure histologique de l'intestin diffère peu de celle de l'estomac qui le précède. Il en va de même pour l'œsophage, tube cylindrique rectiligne dilaté en une volumineuse poche distale, le jabot, dont la paroi est composée d'un épithélium simple cubique à prismatique cilié reposant sur du tissu conjonctif peu épais autour duquel des fibres musculaires lisses sont présentes.

Du point de vue fonctionnel, la portion tubuleuse de l'œsophage achemine les particules alimentaires, grâce au battement de la ciliature, vers le jabot où elles s'accumulent et où intervient la première étape de la digestion. L'estomac est pour sa part le siège d'un traitement mécanique des particules alimentaires accompagné d'un traitement chimique, alors que l'intestin semble posséder un rôle digestif relativement discret, limité à des processus d'absorption et de réabsorption ainsi qu'une fonction de modelage des fèces.

**e. Hépatopancréas (*Helix pomatia*) (fig. 3e)**

L'hépatopancréas occupe un volume important de la masse viscérale. Il est formé de deux lobes, chacun étant relié au mésentéron par un canal hépatopancréatique.

Les lobes de l'hépatopancréas sont entourés de tissu conjonctif associé à quelques fibres musculaires lisses, l'ensemble constituant une enveloppe. Ils apparaissent formés par la juxtaposition de nombreux tubules, les espaces qui les séparent étant occupés par du tissu conjonctif au sein duquel circule l'hémolymphe. La lumière des tubules hépatopancréatiques est bordée par un épithélium simple associant plusieurs types cellulaires et est en continuité avec celle de canaux de faible diamètre. Les canaux hépatopancréatiques résultent de la convergence de ces petits canaux.

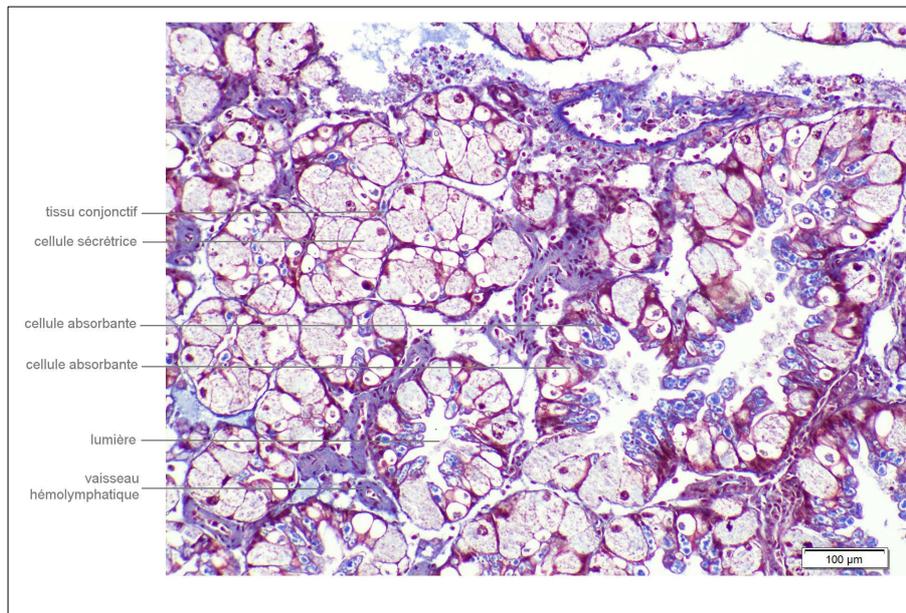
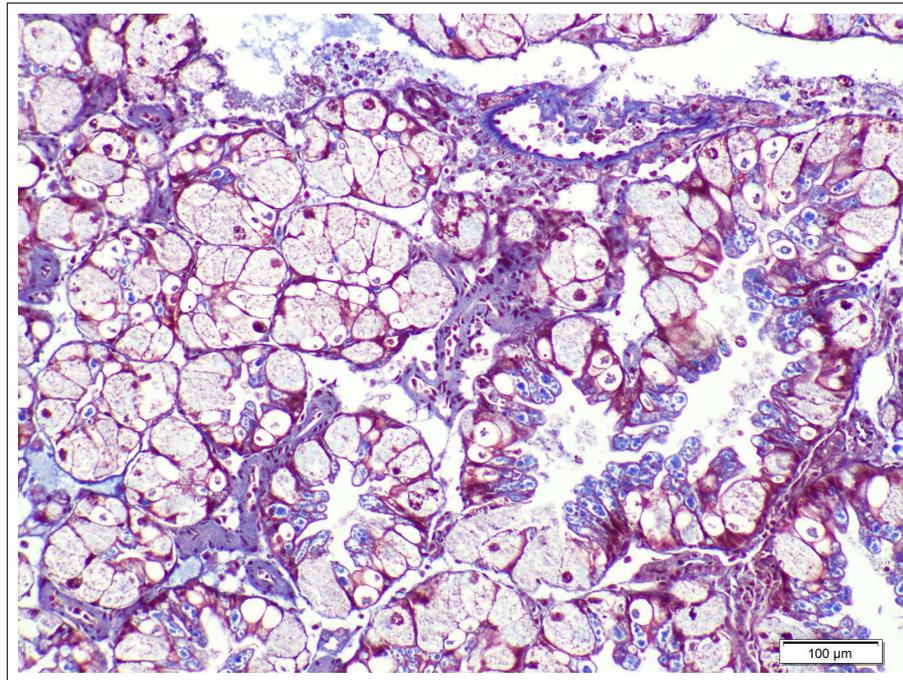


**Figure 3e : Hépatopancréas (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

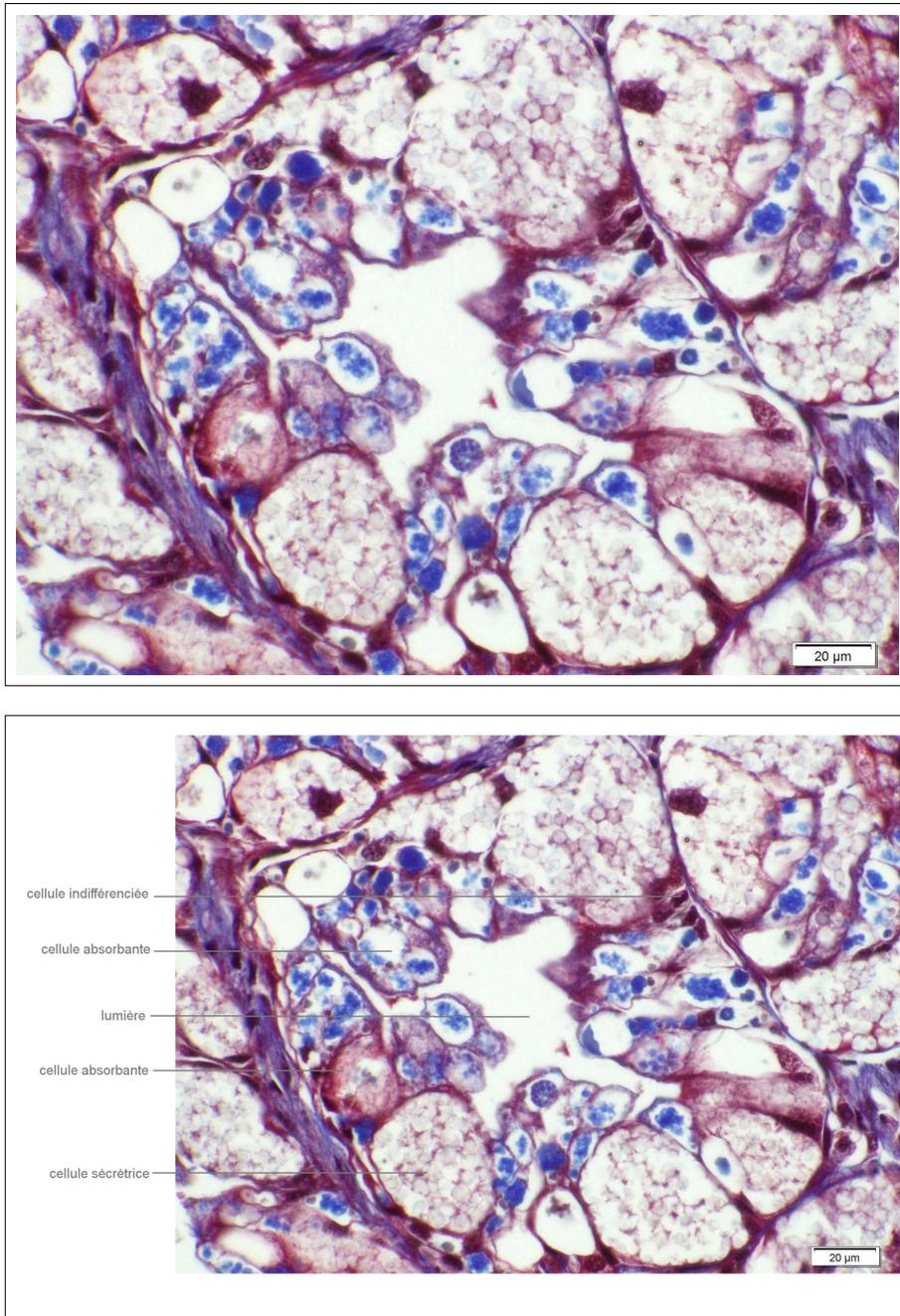
La paroi des tubules hépatopancréatiques est constituée d'un épithélium simple et haut. Les cellules qui le composent présentent des morphologies diverses mais relèvent de trois catégories principales :

- des cellules sécrétrices, produisant des enzymes digestives déversées dans la lumière des tubules et responsables de la digestion extra-cellulaire des substances nutritives ;
- des cellules absorbantes, réalisant la phagocytose des particules alimentaires de la lumière des tubules et responsables de la digestion intracellulaire ;
- des cellules indifférenciées, basales, permettant le renouvellement des autres types cellulaires.



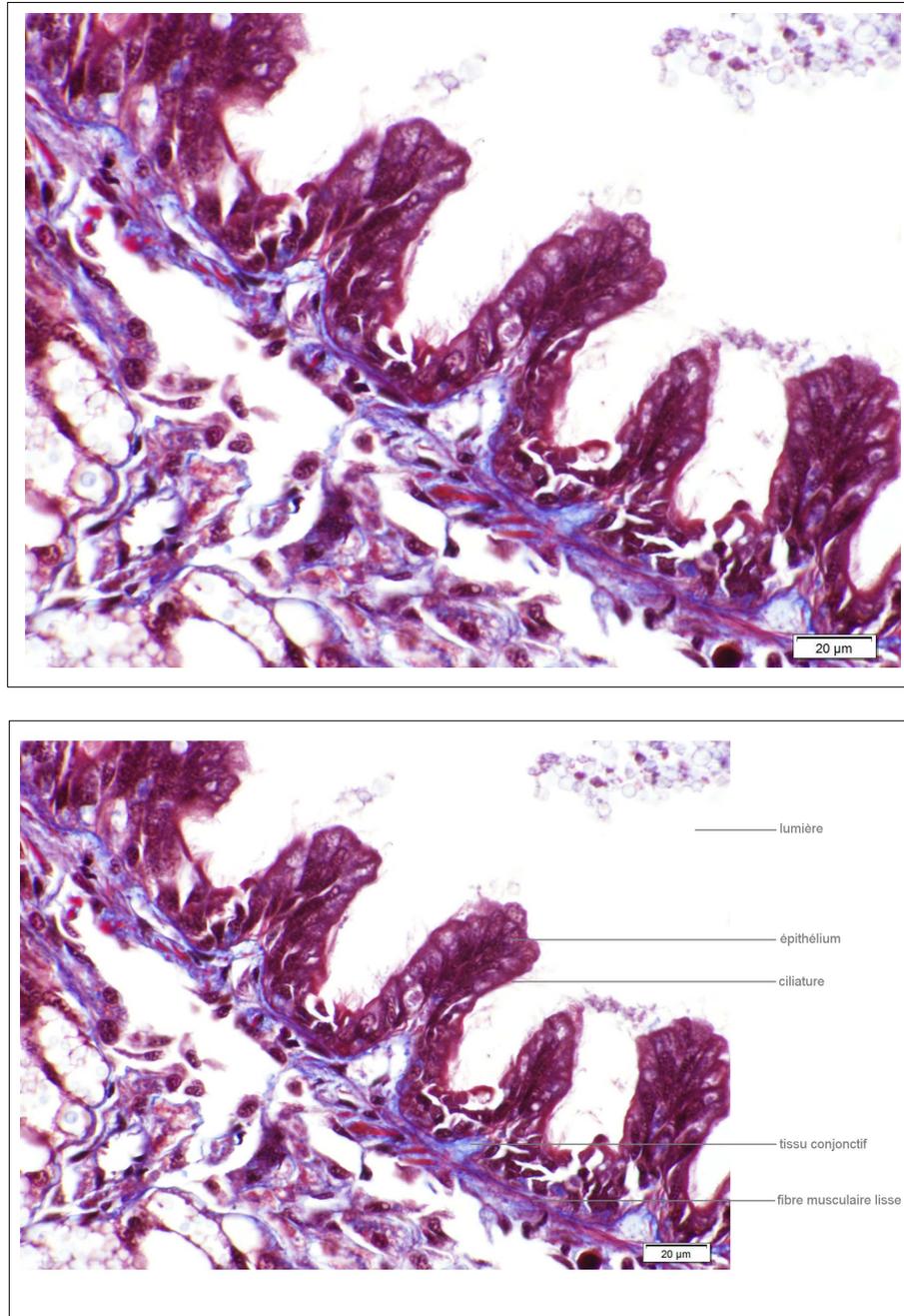
**Figure 3e : Hépatopancréas (*Helix pomatia*)**  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Si les cellules sécrétrices sont assez homogènes en termes d'organisation, les cellules absorbantes sont relativement polymorphes selon le stade de digestion des particules phagocytées notamment. Elles peuvent contenir des vacuoles de digestion, des vésicules d'excrétion, voire des réserves énergétiques ou d'éléments comme le calcium.



**Figure 3e : Hépatopancreas (*Helix pomatia*)**  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Les canaux hépatopancréatiques et leurs ramifications sont bordés par un épithélium simple, prismatique et cilié, soutenu par du tissu conjonctif dans lequel sont insérées quelques fibres musculaires lisses. La paroi des canaux les plus importants forme des replis.



**Figure 3e : Hépatopancréas (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Les particules alimentaires sont acheminées du tube digestif vers les tubules grâce aux mouvements de la ciliature apicale des cellules épithéliales, les résidus de la digestion empruntant la même voie en sens inverse. Les tubules sont le siège d'une digestion extra-cellulaire et intracellulaire des particules alimentaires.

Au final, l'hépatopancréas est improprement appelé « glande digestive », sa fonction ne s'apparentant ni à la fonction hépatique, ni à la fonction pancréatique. Il correspond en fait à un développement du mésentéron dont la surface digestive et absorbante est ainsi considérablement accrue.

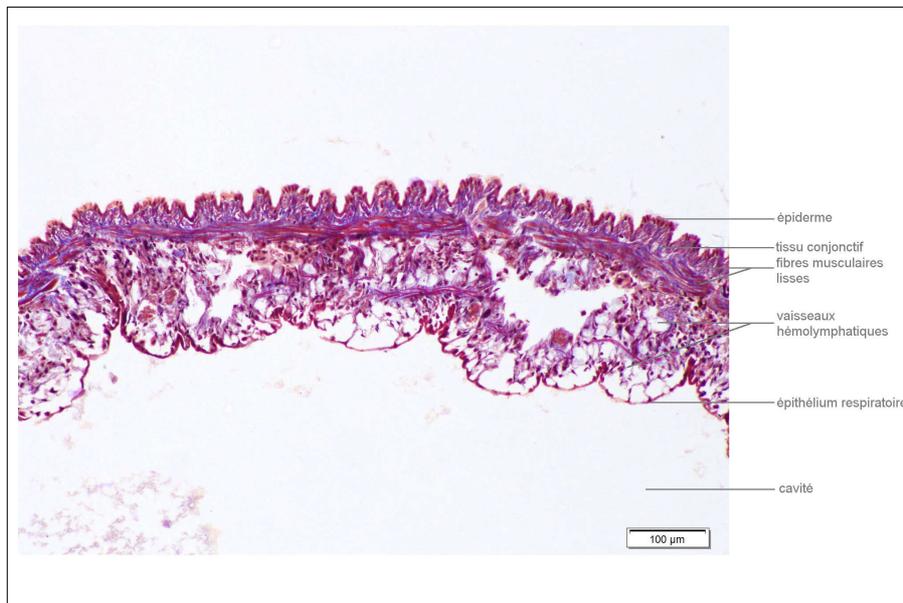
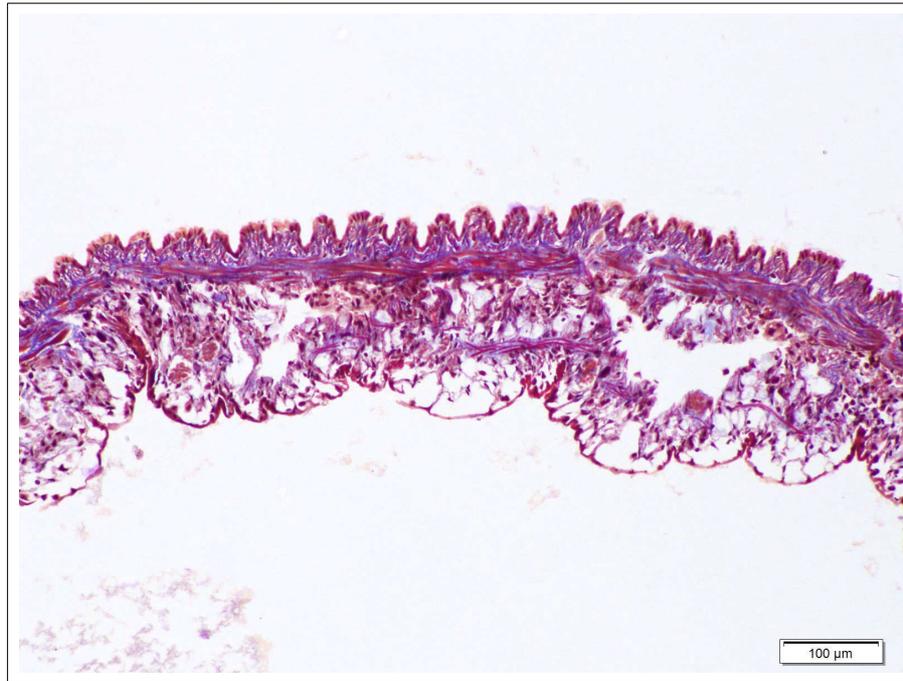
**f. Poumon (*Helix pomatia*) (fig. 3f)**

Le poumon est un organe situé en position dorsale et antérieure par rapport à la la masse viscérale.

La cavité pulmonaire est vaste, et délimitée dorsalement par un plafond composé :

- de l'épiderme, du tissu conjonctif et des fibres musculaires associées ;
- de l'épithélium respiratoire, également associé à du tissu conjonctif et des fibres musculaires.

Des reliefs soulèvent l'épithélium respiratoire, dont le cœur est occupé par des vaisseaux hémolympatiques au sein desquels est réalisée l'hématose.

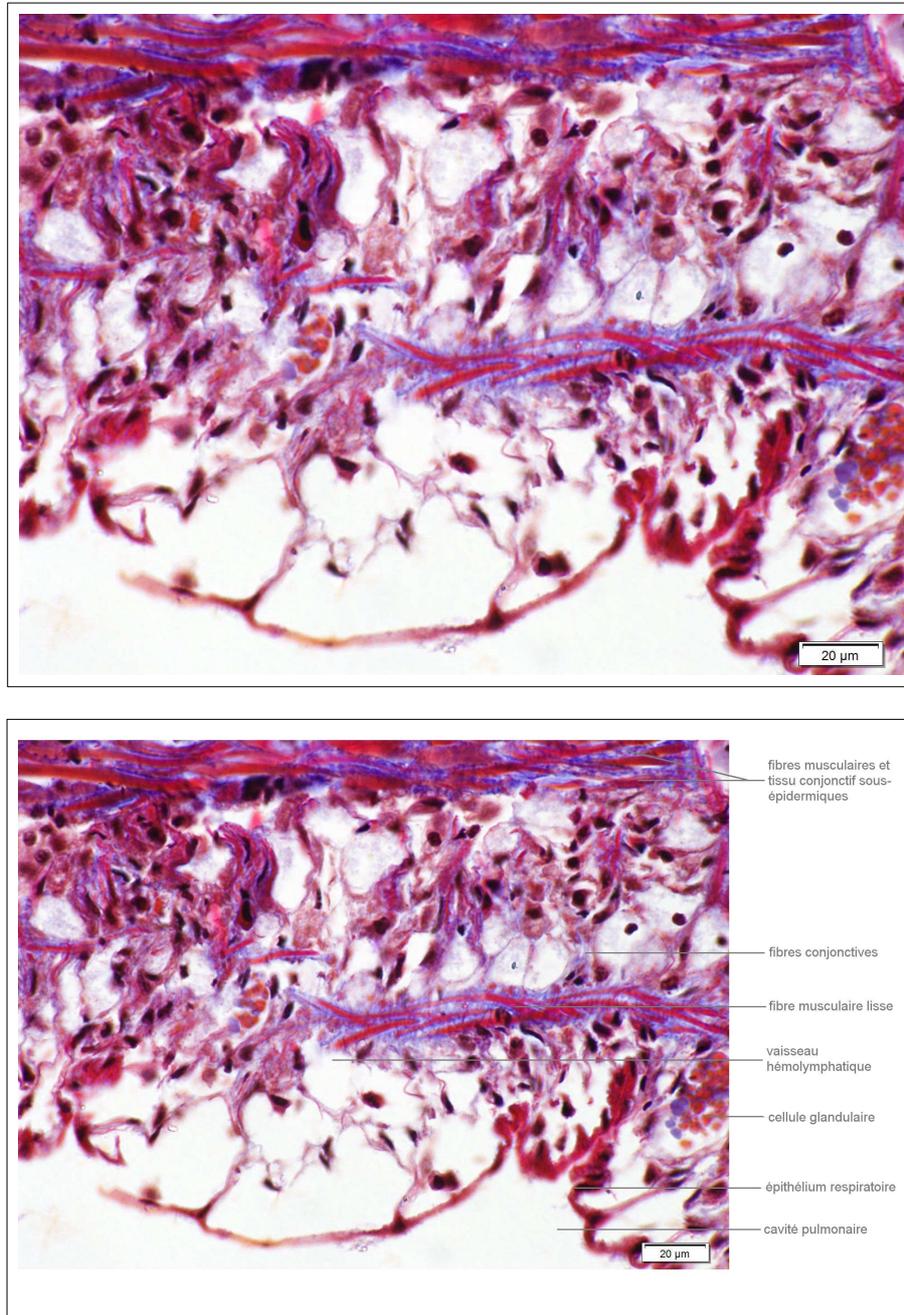


**Figure 3f : Poumon (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

La surface respiratoire est formée d'un épithélium simple et pavimenteux, bordant la cavité pulmonaire. Il est soutenu par un tissu conjonctif épais mais peu dense au sein duquel des cellules glandulaires sont observées. De nombreux vaisseaux hémolymphatiques à paroi fine, composée de fibres conjonctives et de quelques fibrocytes et fibres musculaires lisses, y sont localisés, juste sous l'épithélium. Des fibres musculaires plus nombreuses sont présentes en profondeur.

Les échanges gazeux, diffusion du dioxygène de l'air vers l'hémolymphe et du dioxyde de carbone en sens inverse, sont réalisés à travers l'épithélium respiratoire et la paroi des vaisseaux hémolymphatiques.



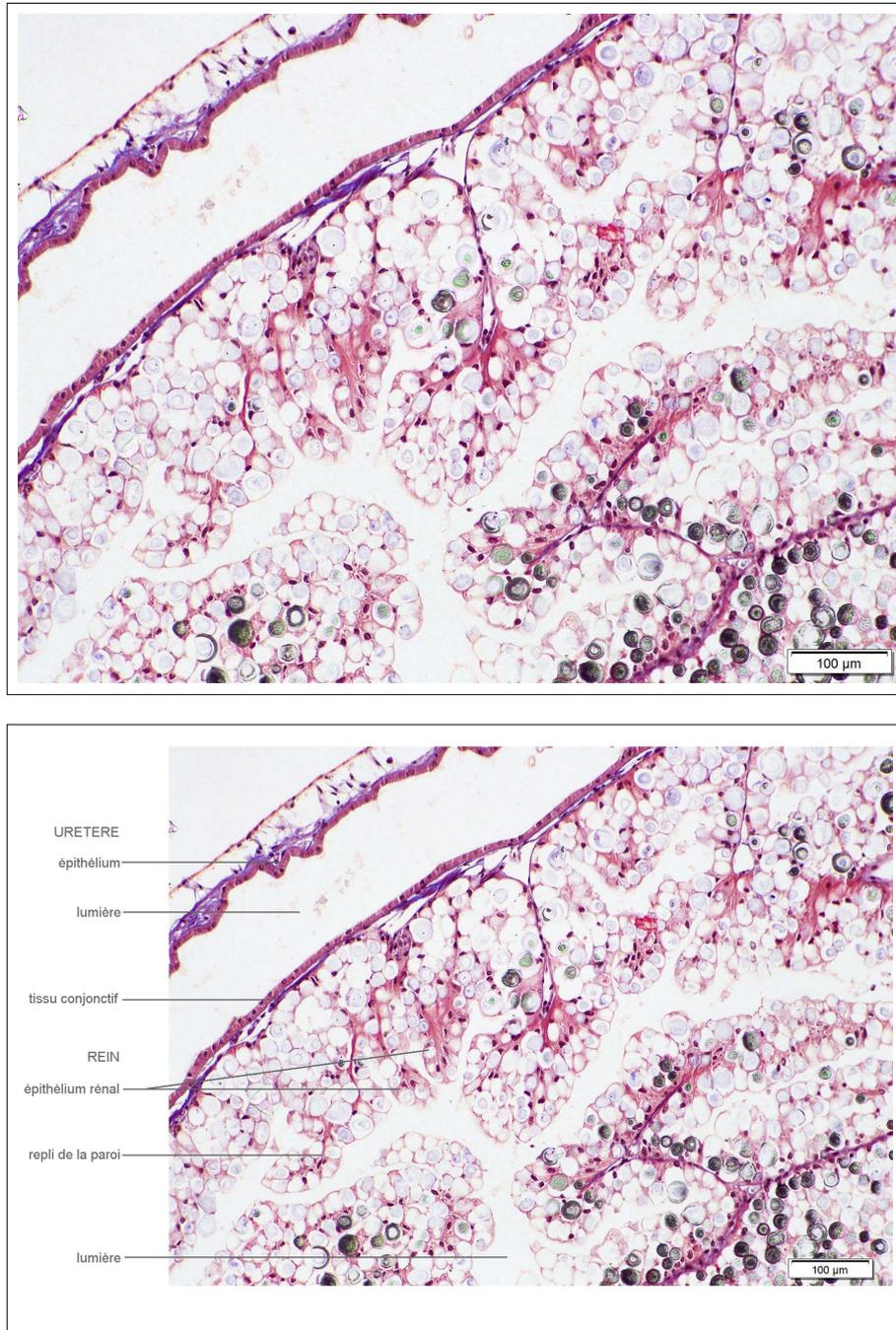
**Figure 3f : Poumon (*Helix pomatia*)**  
© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Le poumon est un organe dont le plafond est constitué d'un repli de l'épiderme et le plancher par l'enveloppe de la masse viscérale. La cavité pulmonaire ainsi délimitée communique avec le milieu extérieur par un orifice antérieur, le pneumostome. La ventilation, renouvellement de l'air dans la cavité pulmonaire, implique l'abaissement du plancher du poumon du fait de la contraction de la musculature pariétale alors que le pneumostome est ouvert, ce qui provoque une dépression et une entrée d'air. Le relâchement de la musculature pariétale alors que le pneumostome est fermé est responsable d'un soulèvement du plancher du poumon et d'une

augmentation de la pression dans la cavité pulmonaire. À l'ouverture du pneumostome, l'air est expulsé du fait de cette surpression.

Le poumon des Gastéropodes Pulmonés ainsi décrit est une néoformation, résultant d'une invagination secondaire de l'épiderme, et en conséquence n'est pas homologue de la cavité palléale des autres Mollusques. À ce titre, il ne reçoit pas les orifices digestif, excréteur et génitaux.

**g. Rein ou organe de Bojanus (*Helix pomatia*) (fig. 3g)**



**Figure 3g : Rein ou organe de Bojanus (*Helix pomatia*)**

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

Le rein est situé en position dorsale et postérieure, à la surface de la masse viscérale. Il est en relation d'une part avec la cavité péricardique par un orifice réno-péricardique réduit, et d'autre part avec un uretère qui prend en charge l'urine produite.

La paroi rénale forme des replis nombreux et étendus, soutenus par des axes conjonctifs au sein desquels des lacunes hémolymphatiques sont présentes. Ces replis sont tapissés d'un épithélium simple, prismatique, formé de cellules semblables les unes aux autres, les néphrocytes.

L'uretère est sur une partie de son trajet accolé au rein. Sa lumière est bordée d'une paroi plus ou moins plissée, constituée d'un épithélium simple, cubique à prismatique, surmontant une tunique conjonctive riche en lacunes hémolymphatiques.

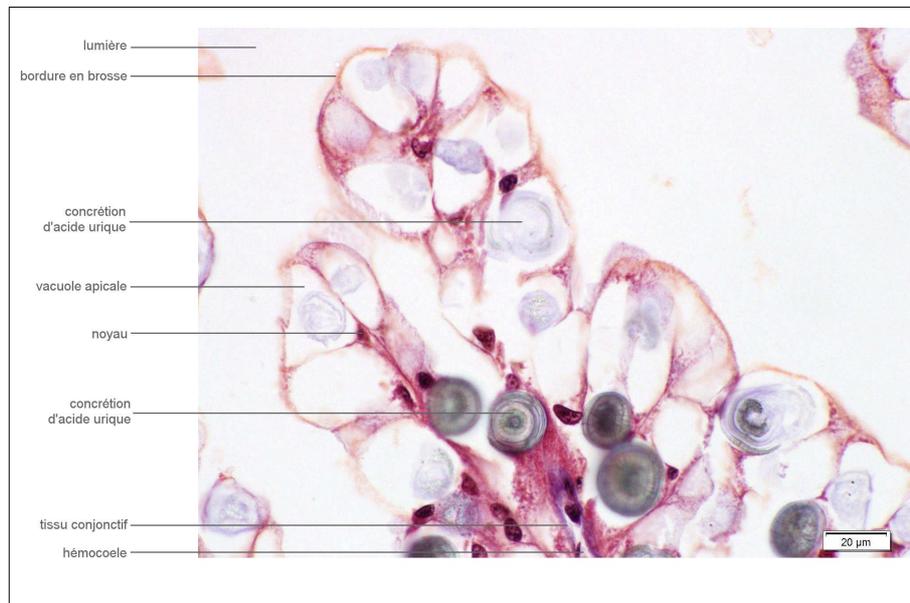


Figure 3g : Rein ou organe de Bojanus (*Helix pomatia*)

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

L'épithélium rénal est uniformément composé de néphrocytes. Il s'agit de cellules hautes, qui présentent une polarité nette : elles possèdent un noyau basal associé à un cytoplasme chromophile, alors que leur région apicale est occupée par une volumineuse vacuole contenant une concrétion d'acide urique. Au contact de la lumière rénale, la membrane porte une bordure en brosse peu épaisse.

La production de l'urine primitive est le fait des néphrocytes : ils réalisent l'ultrafiltration de l'hémolymphe circulant dans les lacunes des axes conjonctifs soutenant les replis de la paroi rénale. Ils produisent également des concrétions à partir de molécules prélevées dans l'hémolymphe. Il s'agit de dépôts de couches concentriques d'acide urique et de lipides autour d'un noyau d'urate de calcium, élaborés au sein des vacuoles. Ces concrétions sont expulsées dans la lumière rénale.

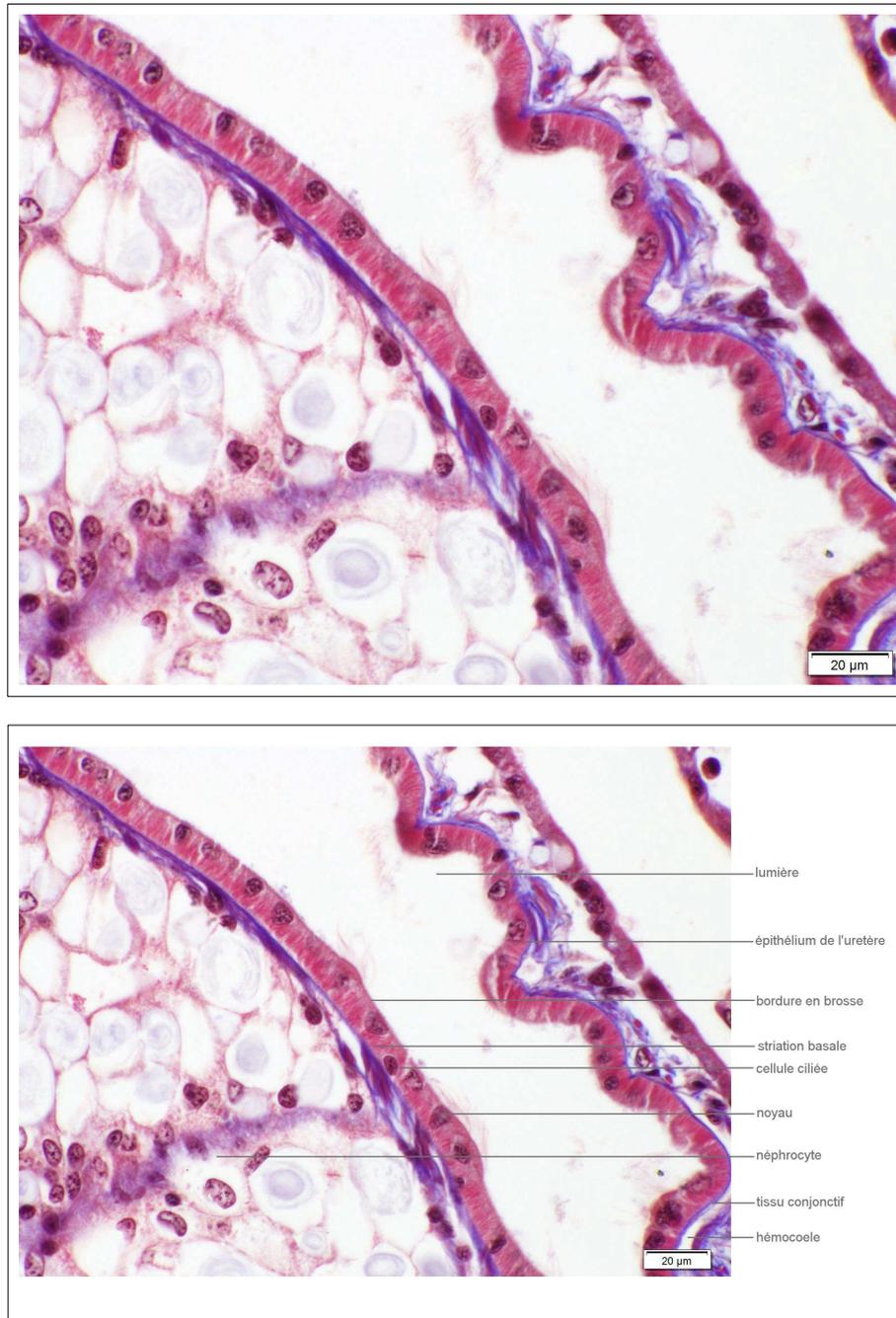


Figure 3g : Rein ou organe de *Bojanus (Helix pomatia)*

© S. Heusser & H.-G. Dupuy

L'urine primitive produite par le rein est iso-osmotique à l'hémolymphe, et est prise en charge par l'uretère. La paroi de ce tube forme des replis plus ou moins développés dans sa région proximale. Elle comporte au contact de la lumière un épithélium simple et cubique, formé principalement de cellules munies d'une bordure en brosse apicale. Quelques cellules ciliées y sont intercalées. L'épithélium repose sur du tissu conjonctif associé à de rares fibres musculaires lisses, dans les espaces duquel circule l'hémolymphe.

La polarité structurale des cellules épithéliales les plus abondantes est prononcée. Outre leur bordure en brosse, elles présentent une nette striation basale, témoignant de l'existence de replis membranaires basaux associés à des mitochondries. Leur noyau est rejeté en position apicale et leur cytoplasme chromophile. Ces caractéristiques peuvent être mises en relation avec la réalisation d'échanges entre ces cellules, l'urine de l'uretère et l'hémolymphe. Elles sont le siège d'une réabsorption de glucides, d'acides aminés, d'électrolytes et d'eau, ainsi que de sécrétions, phénomènes impliquant une consommation d'énergie. L'urine devient hypo-osmotique à l'hémolymphe.

Au fur et à mesure de son transit dans l'uretère et du fait de l'activité des cellules épithéliales, la composition de l'urine primitive est modifiée. Elle est transformée en urine définitive, éliminée par l'animal au niveau de l'orifice excréteur.

La partie de l'uretère impliquée dans la formation de l'urine définitive est désignée par les termes « uretère primaire » ou « poche néphridienne », par opposition à la partie qui achemine l'urine à l'orifice excréteur et au niveau de laquelle les processus de réabsorption et sécrétion sont limités, appelée « uretère secondaire ».

### 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).

### Bibliographie

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

COURTY J.M. & KIERLIK E., 2009 – Avancer comme un escargot. *Pour la Science*, n°378 : 94-96.

DAGUZAN J., 1985 – Principales caractéristiques de l'appareil digestif, de la nutrition et de la digestion chez les Mollusques. *Année Biologique*, 4 : 367-406.

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

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

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.

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.