

(Communication reçue le 24 juillet 1973.)

STRUCTURE MORPHOLOGIQUE
ET HISTOLOGIQUE DU BOUCLIER GASTRIQUE
DE « ZYRPHEA CRISPATA » (L.)
(BIVALVIA EULAMELLIBRANCHIA)

par Chantal ARNOULD

Université de Liège, Institut Ed. Van Beneden,

Laboratoires de Morphologie, Systématique et

Ecologie animales, Quai Van Beneden, 22, B-4000 Liège (Belgique)
et Institut de Biologie maritime et régionale de Wimereux (France)

RÉSUMÉ

Le bouclier gastrique de *Zyrphea crispata* se singularise par un développement considérable, par l'étendue de la paroi stomachale qu'il recouvre, et par son invagination au niveau de l'ouverture du caecum du style cristallin.

Le bouclier gastrique comprend une matrice chitinoprotéique non sclérisée, parcourue dans toute son épaisseur par un grand nombre de fins filaments cytoplasmiques.

INTRODUCTION

POLI (1791) fut le premier à reconnaître qu'une partie de la cavité stomachale des bivalves est recouverte par une structure particulière d'aspect cartilagineux. En raison de sa forme, l'auteur la décrivit sous le nom de « flèche tricuspidé » (sagitta tricuspis). Cette appellation des anciens auteurs français a fait place aujourd'hui à une dénomination anglaise « gastric shield » traduite en français par « bouclier gastrique ».

Le bouclier gastrique est une formation cuticulaire épaisse et assez résistante qui occupe une position décentrée dans la cavité stomachale ; il recouvre exclusivement la zone opposée au point d'émergence du style cristallin et s'étale donc sur le flanc gauche de l'estomac. Selon l'espèce envisagée, la forme et les dimensions du bouclier par rapport à l'estomac sont extrêmement variables. Cette structure présente généralement une « dent »

très saillante, localisée près du capuchon dorsal. Unanimement, les auteurs pensent que cette dent maintient la tige cristalline en place dans la cavité stomacale. Le bouclier gastrique est accroché à une projection de l'épithélium stomacal formant une papille. En outre, MARQUES (1952) et SHAW et BATTLE (1957) signalent que le bouclier s'incurve vers la paroi de l'estomac et est ainsi fixé à l'épithélium.

Pour contribuer à l'étude de cette remarquable formation, il nous a paru intéressant de nous pencher sur la structure morphologique et histologique du bouclier gastrique appartenant au bivalve *Zyrphea crispata*. Nous avons choisi cette espèce parce qu'elle est représentée par des individus de grande taille que l'on peut se procurer facilement, parce que le bouclier gastrique y est particulièrement développé et de forme complexe, et enfin parce que PURCHON (1955) a donné une très bonne description de la morphologie stomacale de *Zyrphea crispata*, mais en accordant peu d'attention à la structure du bouclier gastrique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les animaux ont été recueillis, en avril 1972, à la Station Biologique de Wimereux (Pas-de-Calais, France). Les spécimens ont été fixés au formol salé à 5 % et conservés en alcool glycériné (5 volumes de glycérol pur pour 95 volumes d'alcool 70°).

L'étude morphologique, basée sur l'observation de dissections, a été complétée par l'observation de coupes microscopiques réalisées chez des bivalves de petite taille fixés et encastrés in toto dans la paraffine. Les coupes dont l'épaisseur varie entre 10 et 20 μ ont été colorées à l'Azan selon la méthode de D. M. SCHLEICHER (MALLORY-HEIDENHAIN) à l'Azocarmine — Bleu d'aniline — Orange G en solutions équilibrées (LISON, 1960).

STRUCTURE DE L'ESTOMAC (fig. 1)

Pour localiser le bouclier gastrique et en comprendre la structure, il convient de rappeler brièvement la morphologie de l'estomac de *Zyrphea crispata*.

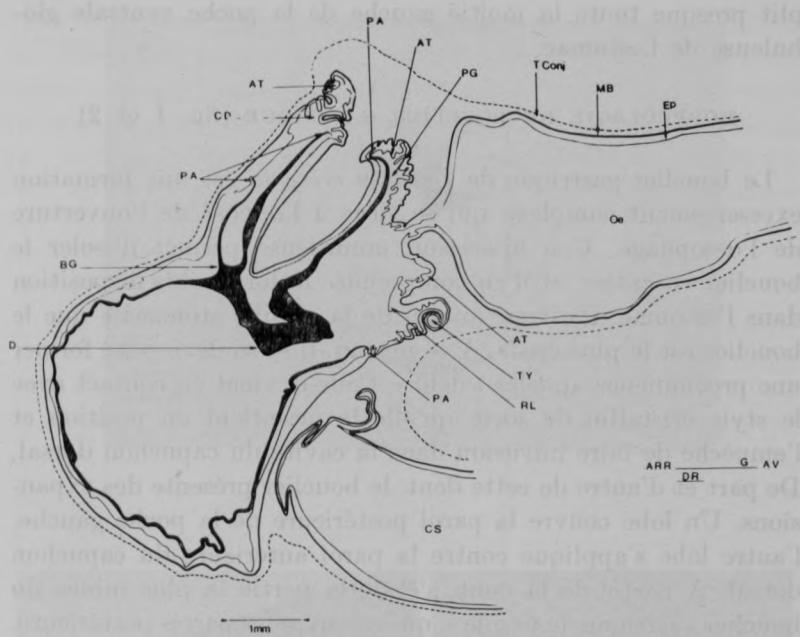


Fig. 1. — Schéma d'une coupe parasagittale (gauche) dans l'estomac de *Zyrphaea crispata*. Les orifices de l'intestin et du caecum du style ne sont pas représentés; ils souvrent en effet dans la cavité de l'estomac beaucoup plus latéralement vers la droite.

AT : aire de triage; BG : bouclier gastrique; CD : capuchon dorsal; CS : caecum du style; D : dent formée par le bouclier gastrique; Ep : épithélium; MB : membrane basale; Oe : Oesophage; PA : point d'attache du bouclier gastrique; PG : poche gauche; RL : repli lobé; T Conj. : tissu conjonctif; TY : typhlosolis majeur.

L'oesophage pénètre antéro-dorsalement dans l'estomac. Son ouverture est flanquée par les orifices des caeca gauche et droit. Le caecum gauche (ou poche gauche) est séparé du capuchon dorsal par une papille épaisse de la paroi stomachale. L'ouverture de l'intestin est antéro ventrale, située légèrement plus dorsalement et plus latéralement vers la droite que l'ouverture du caecum du style. Le style fait saillie dans la cavité stomachale par son extrémité effilée en forme de crosse de canne, qui rem-

plit presque toute la moitié gauche de la poche ventrale globuleuse de l'estomac.

MORPHOLOGIE DU BOUCLIER GASTRIQUE (fig. 1 et 2)

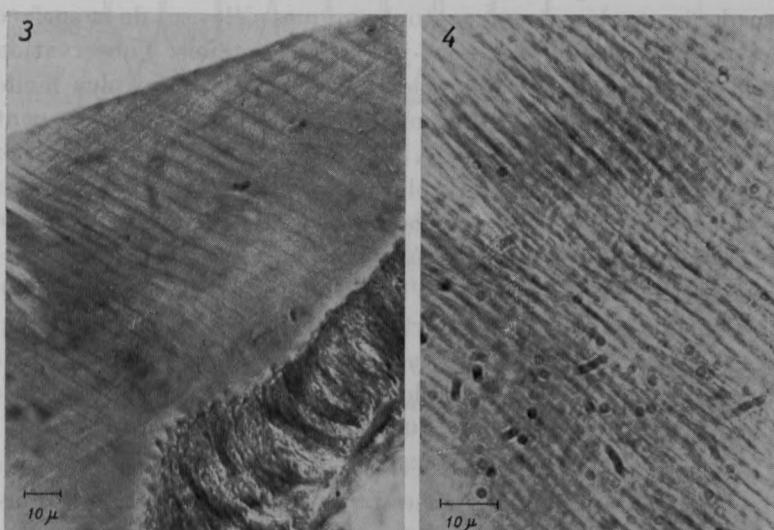
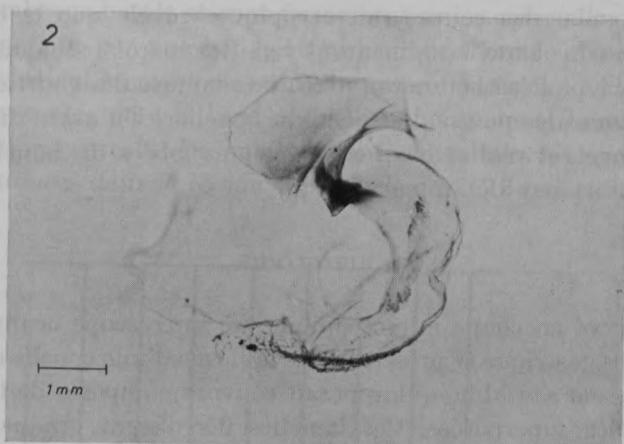
Le bouclier gastrique de *Zyprhea crispata* est une formation excessivement complexe qui se situe à l'opposé de l'ouverture de l'oesophage. Une dissection minutieuse permet d'isoler le bouclier en entier, et d'en comprendre la forme et la disposition dans l'estomac. C'est au niveau de la papille stomachale que le bouclier est le plus épais. A ce niveau, il se soulève pour former une proéminence appelée « dent ». Celle-ci vient en contact avec le style cristallin de sorte qu'elle le maintient en position et l'empêche de faire intrusion dans la cavité du capuchon dorsal. De part et d'autre de cette dent, le bouclier présente des expansions. Un lobe couvre la paroi postérieure de la poche gauche, l'autre lobe s'applique contre la paroi antérieure du capuchon dorsal. A partir de la dent, s'étale la partie la plus mince du bouclier gastrique, le « voile », qui recouvre les parois postérieure, ventrale et antérieure de la cavité stomachale. L'orifice du caecum du style est cerclé par le bouclier gastrique dont un fin liseré circulaire pénètre dans le caecum et en tapisse les parois proximales.

Légendes des figs 2, 3 et 4.

Fig. 2. — Bouclier gastrique isolé de *Zyprhea crispata*. On distingue la dent (en noir) et à l'avant-plan la partie du voile qui encercle l'orifice du caecum du style (sans coloration).

Fig. 3. — Microphotographie d'une coupe au niveau de la paroi de l'estomac de *Scrobicularia plana*. Dans le coin inférieur droit, on observe la membrane épithéliale surmontée par le bouclier gastrique. De la surface distale des cellules s'élèvent de fins prolongements cytoplasmiques. Ces derniers, parallèles entre eux, traversent toute l'épaisseur du bouclier et se terminent à la surface libre de celui-ci (épaisseur de la coupe : 15 μ , coloration à l'Azan).

Fig. 4. — Microphotographie d'une coupe transversale dans le bouclier gastrique de *Zyprhea crispata*. De fins filaments cytoplasmiques, parallèles entre eux, sont inclus dans la substance anhydrite du bouclier (épaisseur de la coupe : 20 μ , coloration à l'Azan).



L'examen des coupes microscopiques révèle que le contour externe du bouclier s'incurve vers les parois stomacales et s'accroche à l'épithélium au niveau de minuscules gouttières qui constituent les points d'attache du bouclier. Un autre dispositif d'ancrage est réalisé par les expansions lobées du bouclier qui bordent la papille stomachale.

HISTOLOGIE

Observé en coupe microscopique, au microscope ordinaire, le bouclier gastrique se présente sous la forme d'une couche anhydre d'épaisseur variable, qui apparaît souvent composée de lamelles parallèles superposées. Ces lamelles décroissent graduellement en épaisseur depuis la dent jusqu'aux bords du bouclier.

Certaines préparations histologiques permettent d'observer que le bouclier gastrique est traversé dans toute son épaisseur par de fins prolongements cytoplasmiques s'élevant de la surface des cellules épithéliales sous-jacentes. Toutefois, l'observation de ces prolongements cytoplasmiques est beaucoup plus facile chez une autre espèce d'Eulamellibranche, possédant également un bouclier gastrique bien développé : *Scrobicularia plana* (fig. 3) (*). Les différents prolongements cellulaires sont parallèles entre eux et emprisonnés dans la substance fondamentale du bouclier chez *Scrobicularia plana* comme chez *Zyrphea crispata* (fig. 4). Ils se terminent à la surface libre du bouclier (fig. 3). La densité de ces filaments cytoplasmiques est légèrement supérieure dans le bouclier de *Zyrphea crispata*. Sur une longueur d'environ 100 μ , il est possible de dénombrer 45 à 50 filaments chez *Zyrphea crispata* pour 30 à 35 chez *Scrobicularia plana*.

La membrane épithéliale recouverte par le bouclier gastrique consiste en une simple couche de hautes cellules polyédriques. Les cellules ne sont pas exactement juxtaposées sur toute leur hauteur. Entre elles existent des espaces intercellulaires dans lesquelles migrent des amoebocytes. Les cellules sont fixées sur

(*) Cette observation est rendue malaisée chez *Zyrphea crispata* ; en raison du fait que le bouclier gastrique se détache de l'épithélium au moment de la fixation.

une membrane basale et sont fermement unies entre elles à leur pôle supérieur par une bandelette obturante formée d'une substance particulièrement dense. Les noyaux, de forme ovale, disposés au centre ou à la base des cellules, possèdent un nucléole en position centrale. De nombreuses inclusions cytoplasmiques sont confinées dans la région supranucléaire. Ces caractères his-

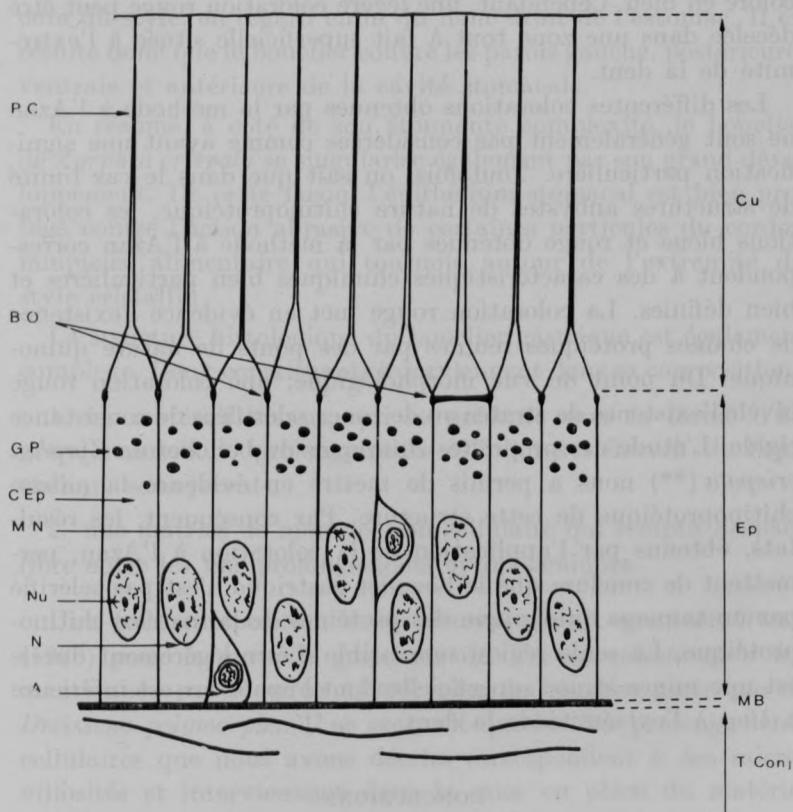


Fig. 5. — Représentation schématique d'une portion de la paroi de l'estomac de *Zyrphea crispata*.

A : amoebocyte; BO : bandelettes obturantes; CEp : cellule épithéliale; Cu : cuticule ou bouclier gastrique; Ep : épithélium; GP : grains de pigment; MB : membrane basale; MN : membrane nucléaire; N : noyau; Nu : nucléole; PC : prolongement cellulaire; T. Conj : tissu conjonctif.

tologiques propres au bouclier gastrique et à l'épithélium qui le sécrète sont schématisés dans la figure 5.

HISTOCHIMIE

Après application de la méthode de coloration à l'Azan à des coupes de 10 ou 20 μ , le bouclier gastrique est uniformément coloré en bleu. Cependant, une légère coloration rouge peut être décelée dans une zone tout à fait superficielle située à l'extrémité de la dent.

Les différentes colorations obtenues par la méthode à l'Azan ne sont généralement pas considérées comme ayant une signification particulière. Toutefois, on sait que dans le cas limité de structures anhydres de nature chitinoprotéique, les colorations bleue et rouge obtenues par la méthode à l'Azan correspondent à des caractéristiques chimiques bien particulières et bien définies. La coloration rouge met en évidence l'existence de chaînes protéiques réunies par des ponts de nature quinonique. Du point de vue morphologique, une coloration rouge révèle l'existence de strates ou de zones sclérisées de consistance rigide. L'étude des propriétés chimiques du bouclier de *Zypraea crispata* (**) nous a permis de mettre en évidence la nature chitinoprotéique de cette structure. Par conséquent, les résultats, obtenus par l'application de la coloration à l'Azan, permettent de conclure que le bouclier gastrique n'est pas sclérisé par un tannage quinonique des protéines de la matrice chitinoprotéique. La seule région susceptible d'être légèrement durcie est une mince strate superficielle dont l'épaisseur est inférieure à 10 μ à l'extrémité de la dent.

CONCLUSIONS

Nos diverses observations sont en accord avec les quelques données de la littérature scientifique concernant la morphologie du bouclier gastrique chez les Bivalves. Cependant, chez *Zypraea*

(**) ARNOULD, Ch., VOSS-FOUCART, M. F., PIAVAUX, A. et JEUNIAUX, Ch. en préparation.

crispata, le bouclier gastrique encercle l'orifice du caecum du style et envoie même un court prolongement circulaire dans la partie proximale de ce caecum. Ce caractère assez particulier n'avait jamais été mentionné auparavant.

En outre, le bouclier de *Zyrphea crispata* présente la forme d'un sac, reproduisant exactement les contours des parois stomacales, ouvert en regard de l'oesophage, de l'intestin, du caecum du style, en regard enfin du flanc droit de l'estomac. Il en résulte donc que le bouclier couvre les parois gauche, postérieure, ventrale et antérieure de la cavité stomacale.

En résumé, à côté de son étonnante complexité, le bouclier de *Zyrphea crispata* se singularise également par son grand développement. De cette façon, l'épithélium stomacal est bien protégé contre l'action abrasive de certaines particules du cordon muqueux alimentaire qui tournoie autour de l'extrémité du style cristallin.

La structure histologique du bouclier gastrique est également complexe. Deux constituants interviennent dans sa composition :

1. un matériel vivant, qui se présente sous la forme d'un grand nombre de prolongements cellulaires s'élevant de l'épithélium sous-jacent ;

2. une matrice de matériel non cellulaire qui remplit l'espace libre entre les fins prolongements cytoplasmiques.

Une telle composition a été décrite par HALTON et OWEN (1968) pour la cuticule gastrique de *Nucula sulcata* et a été mentionnée par MORTON (1969) pour le bouclier gastrique de *Dreissena polymorpha*. Il se pourrait que les fins prolongements cellulaires que nous avons décrits correspondent à des micro-villosités et interviennent dans la mise en place du matériel cuticulaire anhydste comme HALTON et OWEN (1968) et MORTON (1969) l'ont suggéré. Une telle organisation rappellerait donc les canalicules poreux présents dans la cuticule des Arthropodes qui constituent une voie de contact et d'échange entre les cellules épidermiques et le matériel cuticulaire.

L'étude des propriétés chimiques du bouclier gastrique, qui fera l'objet d'une publication ultérieure, nous a permis de mettre

en évidence la nature chitinoprotéique de cette formation cuticulaire. La coloration observée sur coupes microscopiques après application de la méthode à l'Azan suggère que la chitine est associée à des protéines non tannées, sauf peut-être au niveau de l'extrémité distale de la dent.

ABSTRACT

The gastric shield of *Zypraea crispata* (Bivalvia Eulamellibranchia) is characterized by its development, by the wide area of gastric epithelium covered by this cuticular structure, and by the presence of an invagination in the proximal part of the style sac.

The gastric shield is composed of a non-sclerified chitinoproteic matrix and by a dense system of minute cytoplasmic filaments running parallel from the epithelium to the top of the shield.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer toute notre gratitude à Monsieur le Professeur Charles JEUNIAUX dont les conseils et les critiques nous ont été fort utiles dans la réalisation de ce travail.

Nous remercions également Monsieur le Professeur René DEFRETTIN, Directeur de la Station Biologique de Wimereux qui a bien voulu nous héberger pendant le temps nécessaire à la récolte du matériel.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, J. A. (1958). — Observations on *Cochlodesma praetenuis* (Pul-
teney) (Eulamellibranchia). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **37**, 97-112.
- BARROIS, T. (1890). — Le stylet cristallin des Lamellibranches. *Extr.
Rev. Biol. Nord France*, II, 1-72.
- GABE, M. (1968). — Techniques histologiques. Masson et Cie, Paris.
- HALTON, D. W. and OWEN, G. (1968). — The fine structure and histo-
chemistry of the gastric cuticle of the Protobranchiate Bivalve
Nucula sulcata Brönn. *Proc. Malac. Soc. London*, **38**, 71-81.
- LISON, L. (1960). — Histochemistry and Cytochemistry Animals. Vol. **1** et **2**,
Gauthier-Villard, Paris.

- MARQUES, E. P. (1952). — Contribucion al conocimiento histologico del aparato digestivo de *Tapes decusatus* (L.). *Trab. Inst. Cienc. Nat. José de Acosta*, IV, 2, 37-111.
- MORTON, B. (1969). — Studies on the Biology of *Dreissena polymorpha* Pall. I. General Anatomy and Morphology. *Proc. Malac. Soc. London*, 38, 301-321.
- OWEN, G. (1956). — Observation on the stomach and digestive diverticula of the Lamellibranchia. II : The Nuculidae. *Quart. J. Micr. Sci.*, 97, 541-567.
- OWEN, G. (1966). — Digestion in Physiology of Mollusca. Wilbur et Yonge, II. Acad. Press, New-York & London.
- POLI (1791). — Testacea utriusque Sicilae, I, 40.
- PURCHON, R. D. (1955). — The structure and function of the British Pholadidae (Rock-boring lamellibranchia). *Proc. Zool. Soc. London*, 124, 859-911.
- PURCHON, R. D. (1956). — The stomach in the Protobranchia and Septibranchia (Lamellibranchia). *Proc. Zool. Soc. London*, 127, 511-525.
- PURCHON, R. D. (1957). — The stomach in the Filibranchia and Pseudolamellibranchia. *Proc. Zool. Soc. London*, 129, 27-60.
- PURCHON, R. D. (1958). — The stomach in the Eulamellibranchia : Stomach type IV. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 131, 487-525.
- PURCHON, R. D. (1960). — The stomach in the Eulamellibranchia : Stomach type IV and V. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 135, 431-489.
- PURCHON, R. D. (1968). — The Biology of the Mollusca. Pergamon Press, Oxford.
- SHAW, B. L. and BATTLE, H. I. (1957). — The gross and microscopic anatomy of the digestive tract of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Canad. J. Zool.*, 35, 325-347.

Cet aperçu sur les Appareils de l'AP. Est fondé sur les éléments du livre des séries éthologiques, à partir desquels le constitutif des séries sont les expressions, en ordres, correspondantes, exprimées séparément. Ces séries sont également dérivées dans le cas de certains de l'appareil.

— Morison, M. et R. D. Purchon, 1969. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 44, 191-206, Cambridge (Plogique).