

# ÉTUDE DE LA POSE ET DE L'ACTIVITÉ DE SÉCRÉTION DU BYSSUS DE *MYTILUS EDULIS* L.

par

Roger Mahéo

Faculté des Sciences de Rennes, Station Biologique de Bailleron, 56 - Séné.

## Résumé

Le mécanisme de la mise en place du byssus de *Mytilus edulis* est brièvement décrit ; l'auteur souligne la constance du mécanisme de pose, ainsi que l'importance de la rainure pédieuse où le filament est sécrété, moulé et tanné.

L'étude quantitative de l'activité de pose des filaments montre l'alternance de deux périodes, l'une de reconstitution active du byssus, avec un rythme rapide de pose des filaments, l'autre d'entretien du byssus, avec un rythme de pose beaucoup plus lent. La turbidité de l'eau, ainsi que les déplacements de l'animal, entraînent une augmentation du nombre de filaments sécrétés.

De nombreux Mollusques Bivalves possèdent un appareil byssogène plus ou moins développé et fonctionnel. L'anatomie du système glandulaire pédieux élaborant le byssus, ainsi que la nature des sécrétions et le fonctionnement du complexe byssogène sont maintenant assez bien connus chez de nombreuses espèces, notamment chez *Mytilus edulis* L. (Pujol 1967).

L'acte de pose des filaments semble sous le contrôle du système nerveux : la décérération bilatérale de *Mytilus* ralentit ou arrête la sécrétion du byssus (Lubet 1966) et, à tout moment, l'animal peut modifier ou interrompre le rythme de pose des brins. Mais, à notre connaissance, l'étude de la mise en place du byssus et l'activité de sécrétion n'ont fait l'objet d'aucun travail descriptif ou expérimental.

Nous avons étudié ces problèmes chez la Moule commune qui possède un byssus développé, formé de trois parties distinctes correctement décrites pour la première fois par Brown (1952) :

— la racine logée dans une cavité à la jonction du pied et de la masse viscérale, constituée par 60 à 80 lamelles disposées parallèlement au plan sagittal du pied ;

— la colonne, cylindrique, en continuité avec la racine ; l'extrémité distale libre correspond à la partie la plus anciennement sécrétée ;

— les filaments fixés sur la colonne dans le plan sagittal du pied par une sorte de croissant d'attache ; à l'extrémité distale, le disque adhésif correspond à l'aplatissement et au collage du filament contre le substrat.

Le byssus est sécrété par un complexe glandulaire pédieux très développé qui comprend :

— une glande byssogène principale localisée postérieurement en profondeur ; cette glande sécrète la racine et la colonne du byssus ;

— une glande byssogène secondaire, bordant la rainure pédieuse sur toute sa longueur et spécialisée dans des sécrétions diverses dont l'amalgame formera les filaments.

Les Moules sont récoltées avec soin (byssus sectionné au ras de la coquille), réparties en lots correspondant aux classes d'âge et placées dans des cristallisoirs où l'eau est continuellement renouvelée (débit d'environ un litre par minute).

## I. - MISE EN PLACE DES FILAMENTS DE BYSSUS.

La mise en place du byssus s'observe facilement à travers la paroi de verre et le nombre de filaments sécrétés est noté chaque jour.

Après section, qu'elle soit volontaire ou expérimentale, le byssus est toujours rapidement reconstitué. Le pied sort entre les valves, explore le milieu environnant puis le substrat. Au contact d'un support solide, l'extrémité du pied s'aplatit contre le substrat puis s'immobilise ; très vite il apparaît un peu de substance blanche qui remplit la dépression distale (Fig. 1). L'immobilité dure une à deux minutes puis l'extrémité du pied se relâche, les lèvres de la rainure pédieuse s'écartent, libérant un filament.

Le même processus peut se reproduire quelques instants plus tard, avec mise en place d'un nouveau brin, puis d'un autre...

Le mécanisme est constant quelles que soient les conditions de pose ; le filament est libéré tendu ; la Moule peut ensuite s'y suspendre, effectuer des tractions pour le briser, mais ne modifie jamais la longueur primitive (à l'élasticité près). On peut penser que la sécrétion du filament dans la rainure pédieuse a lieu pendant la phase d'exploration du support, avec amalgame et étirement des différents produits. Le tannage, c'est-à-dire le durcissement du filament aurait lieu pendant la période d'immobilité du pied.

Cela peut être facilement prouvé par l'expérience simple suivante : si la Moule est perturbée pendant cette période d'immobilité, deux cas se présentent selon l'instant précis de l'intervention :

— ou bien on intervient dans la minute qui suit l'apparition de substance blanche au niveau de la dépression distale ; le pied se rétracte, ne laissant sur le support que la partie correspondant au disque adhésif. Le filament suivant sera normal ;

— ou bien on intervient après une minute ; la rétraction du pied laisse alors sur le support le disque adhésif et une petite portion

de filament qui correspond à la partie tannée ; le reste du filament sera rejeté avant la mise en place d'un autre brin.

La rainure pédieuse joue donc un rôle essentiel : les différents éléments du filament sont sécrétés, amalgamés et progressivement tannés pendant la période d'immobilité du pied.

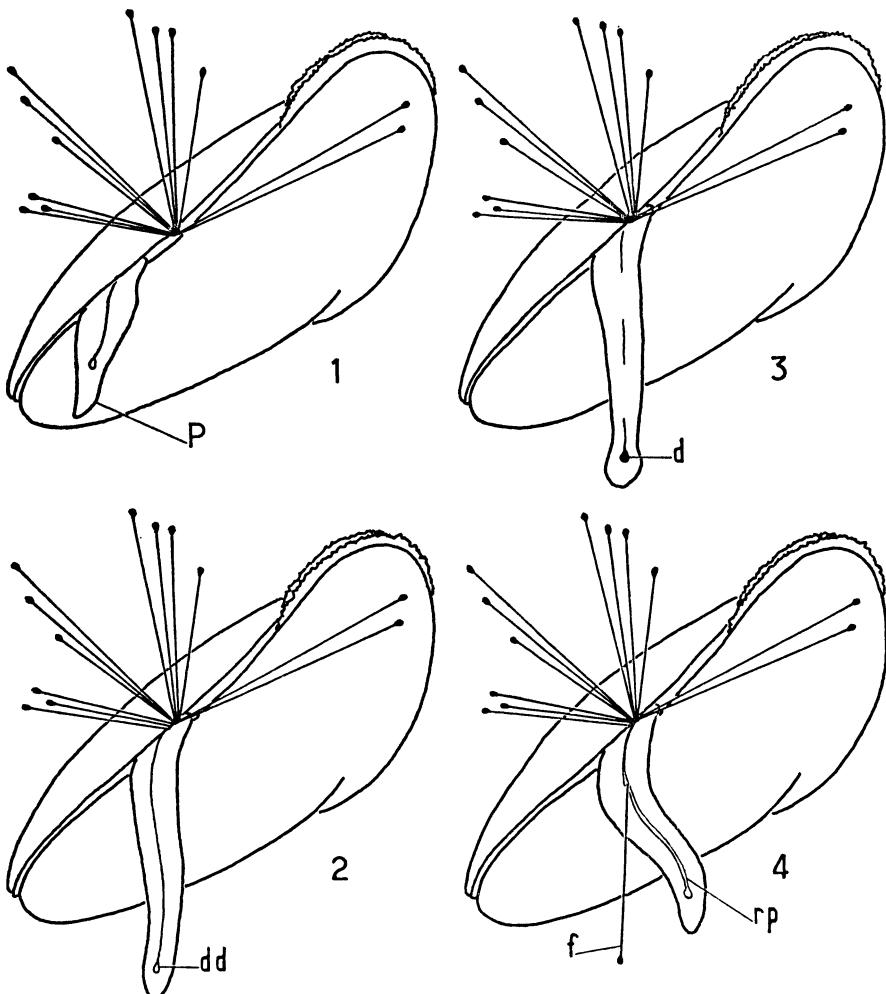


FIG. 1  
*Mytilus edulis* : mise en place d'un filament.

1 - le pied sort entre les valves ; 2 - exploration du support ; 3 - période d'immobilité du pied, sécrétion du disque adhésif ; 4 - libération du filament.  
d : disque adhésif - dd : dépression distale - f : filament - P : pied - rp : rainure pédieuse.

Le fonctionnement de l'appareil byssogène est lié à l'intégrité du complexe pédieux : l'altération de la glande byssogène principale (racine du byssus arrachée, par exemple) n'empêche pas la mise en place de filaments collés au support ; mais l'ancrage au niveau de la colonne ne se fait plus. Par contre, l'altération de la rainure pédieuse

ou de la dépression distale (incision profonde, par exemple) arrête toute libération de brins. L'activité sécrétoire de la glande byssogène principale qui élabore la colonne semble donc indépendante du fonctionnement des autres glandes pédieuses qui sécrètent les filaments.

## 2. - RUPTURE ET RECONSTITUTION DU BYSSUS.

Des modifications du milieu ou des conditions externes défavorables peuvent amener la Moule à rompre son byssus et à se déplacer par simple reptation sur la sole pédieuse (réduite à l'extrémité antérieure ventrale du pied). Le déplacement spontané est faible et n'excède pas 10 cm ; il s'effectue par phases successives entrecoupées par la pose de petits byssus de 2 à 10 filaments fixés à peu près dans l'axe du déplacement.

Suivant l'importance du byssus, la rupture peut s'effectuer de deux manières :

- si la Moule n'est fixée que par quelques filaments, ils seront rompus par simple traction, la colonne restant intacte ;
- si un plus grand nombre de filaments ont été posés, la colonne du byssus se rompt tout à fait à sa base.

Il existe donc un équilibre entre la somme des résistances individuelles des filaments et la résistance de la colonne : lorsque la résistance des filaments devient supérieure à la résistance de la colonne, celle-ci se rompt à sa base ; mais si la résistance des filaments est inférieure à celle de la colonne, il y a seulement rupture des brins.

Dans tous les cas d'abandon d'un byssus complet (colonne + filaments), les phénomènes suivants ont été notés : la Moule arrête la pose des filaments et il semble y avoir une croissance rapide (en 1 à 2 heures) de la colonne (jusqu'à 2 mm) due probablement à un étirement par tension. L'animal exécute ensuite un demi-tour plus ou moins complet, sécrète 1 à 5 filaments souvent très courts. Puis en prenant appui sur le pied, la Moule brise par quelques tractions la base de la colonne, dans une zone de moindre résistance, à la limite des lames conjonctives de la racine. Le demi-tour de l'animal doit provoquer une rupture à la limite racine-colonne, le cœur de la colonne n'étant plus en continuité avec les lamelles de la racine. Après déplacement et choix d'un autre support, la Moule sécrète un nouveau byssus.

Après arrachement (et probablement lésion de la colonne), Le Gall (1969) signale un temps d'attente beaucoup plus long avant la mise en place d'un nouveau byssus : plus de 24 heures pour des Moules d'une taille supérieure à trois centimètres. L'altération du byssus (base de la colonne ou même racine), provoquée par l'arrachement, doit perturber fortement l'animal qui est obligé de reconstituer une colonne avant de pouvoir se fixer à nouveau. Lorsqu'il n'y a pas d'arrachement, la reconstitution d'un byssus est bien plus rapide et pratiquement immédiate.

## 3. - ACTIVITÉ DE POSE DES FILAMENTS.

## a) Étude quantitative (sans déplacement).

Quel que soit l'âge des animaux, après la pose d'un premier filament, le rythme de construction du byssus est toujours rapide comme le montrent les résultats figurant dans le tableau 1.

TABLEAU 1  
*Mytilus edulis* : étude quantitative de l'activité de pose des filaments  
 (sans déplacement).

Moule : longueur de la coquille (en mm)	Nombre total de filaments sécrétés	Nombre de filaments sécrétés le :					
		1 <sup>er</sup> j	2-4	5-8	9-14	15-21	22-32
<b>Zone calme</b>							
29,9	86	15	3,0	1,2	1,6	1,2	3,4
33,6	34	6	1,0	1,2	1,0	1,1	0,5
35,2	31	5	2,0	1,5	0,6	0,3	0,7
35,5	113	31	11,0	1,2	3,3	2,1	0,8
36,9	12	2	0	0	1,0	0,4	0,1
57,5	49	6	3,6	2,0	1,8	0	1,1
59,1	45	9	1,3	0	0,8	0,3	2,2
60,1	34	4	1,0	1,7	3,1	0,1	0
60,2	33	12	0,3	1,0	1,5	0,8	0,1
60,3	124	23	2,3	7,7	2,5	2,7	2,6
61,1	52	18	1,0	1,7	0,1	1,8	0,9
61,7	69	23	5,6	2,2	0,3	0,5	1,2
62,4	42	4	1,0	2,0	0,3	1,5	1,2
62,9	17	2	0,3	0,7	1,1	0,4	0
63,8	109	17	4,6	2,5	1,0	3,8	3,1
64,1	18	8	0,6	0,7	0	0,3	0,2
64,6	50	8	4,3	1,5	0	0,4	1,8
64,8	64	11	4,3	0	1,6	2,2	1,2
69,8	159	31	5,0	1,2	0	7,1	5,2
70,2	121	33	5,6	3,2	2,5	2,0	2,6
Moyennes		13±2	2,9±0,6	1,6±0,3	1,2±0,2	1,4±0,4	1,4±0,3
<b>Zone agitée</b>							
60,3	107	26	7,6	5,5	2,5	3,0	
62,3	169	33	10,0	6,7	4,3	7,2	
64,1	258	56	29,0	10,5	3,3	7,5	
64,7	335	73	16,6	16,5	9,8	12,4	
66,8	165	49	18,0	10,5	1,3	1,7	
Moyennes		47±8	16±3	10±2	4±1	6±2	

Un dispositif de fixation suffisant est constitué pendant les premières 24 heures. Le nombre de filaments posés ultérieurement dépend essentiellement des conditions du milieu. Ainsi, les Moules placées en cristallisoirs immergés dans une zone agitée, ont une sécrétion beaucoup plus abondante que les animaux vivant en eau

parfaitement calme (en moyenne  $207 \pm 40$  filaments par byssus contre  $46 \pm 7$  au bout de 21 jours).

Quel que soit le milieu, la comparaison du nombre moyen de filaments posés chaque jour montre l'existence chez *Mytilus* de deux périodes, l'une initiale (environ 18-30 heures) de reconstitution active du byssus, avec un rythme rapide de pose des filaments ; la seconde correspond à un rythme d'entretien qui est beaucoup plus lent. Les brins sécrétés dans cette seconde période complètent la fixation de l'animal et remplacent les filaments altérés, ce qui, dans la nature, augmente probablement la résistance aux courants d'eau et à l'action déferlante des vagues.

#### b) Importance des déplacements sur la production des brins.

Un certain nombre de Moules placées pendant 32 jours en eau parfaitement calme ont effectué plusieurs déplacements, chaque période sédentaire s'accompagnant de la pose d'un byssus. Le nombre total de filaments sécrétés par ces Moules est nettement plus élevé que celui produit par les sujets qui n'ont construit qu'un seul byssus (en moyenne  $173 \pm 26$  filaments contre  $63 \pm 9$ ). Mais on retrouve l'alternance régulière de deux rythmes, l'un, rapide, permettant la reconstitution immédiate d'un appareil de fixation après chaque déplacement, l'autre, beaucoup plus lent, consolidant cette fixation.

### 4. - CROISSANCE DE LA COLONNE.

Des Moules placées pendant un mois en eau calme et immersion constante nous ont permis des mesures montrant que la colonne s'accroît en longueur d'une façon individuelle très irrégulière (tableau 2), bien que l'activité sécrétoire de la glande byssogène principale soit probablement continue, si l'on se réfère à l'aspect histologique constant de l'organe. Des contrôles effectués au bout de 15 et 30 jours, on n'a retenu que les mesures réalisées sans altération du byssus.

La croissance de la colonne peut présenter un maximum en début de reconstruction ; les chiffres exceptionnels suivants ont été notés :

4,2 mm en 50 heures, 4,2 mm en 55 heures, 2,8 mm en 30 heures.

Cette croissance rapide pourrait s'expliquer par l'hypothèse de l'influence d'une traction sur la colonne ; la Moule qui reconstitue un byssus pose un nombre relativement élevé de filaments en peu de temps ; or, ces filaments sont accrochés les uns au-dessus des autres sous forme de croissants ou d'anneaux empilés autour de la colonne. Les tractions qu'exerce la Moule sur les premiers filaments posés se transmettent à la partie interne de la colonne et peuvent accélérer sa sortie.

Les résultats précédemment cités ont été comparés avec des colonnes de grand développement mesurées sur des Moules prises

dans la nature. Une colonne de 80-90 mm de longueur est exceptionnelle ; elle correspondrait à une fixation sans rupture ni accident de l'ordre de 6 mois à un an. Dans de bonnes conditions (zone abritée et immersion constante), la longueur de la colonne n'excède pas 20 à 50 mm, ce qui semble correspondre à une durée de fixation de 6 mois environ. Les Moules vivant dans de moins bonnes conditions (par exemple en niveau moyen de marée en faciès battu) ont une colonne courte de 10 à 30 mm qui correspond à une durée de fixation beaucoup plus courte (probablement de 1 à 2 mois au maximum). Le byssus est donc renouvelé assez souvent ; d'ailleurs, la fréquence des déplacements des jeunes Moules est élevée. La tendance sédentaire de l'animal semble augmenter avec l'âge puisqu'en un mois d'expérience, 18 Moules âgées d'un an (sur 22 en expérience) se sont déplacées au moins deux fois, tandis que pendant la même période, 13 Moules âgées de trois ans (sur 22 en expérience) n'ont effectué aucun déplacement.

TABLEAU 2

*Mytilus edulis* : croissance de la colonne au bout de 15 et 30 jours après reconstruction (mesures faites au compas et exprimées en mm ; croissance de la colonne entre le 1<sup>er</sup> et le 30<sup>e</sup> jour exprimée en pourcentage de la colonne établie entre le 1<sup>er</sup> et le 15<sup>e</sup> jour).

Moule : longueur de la coquille (en mm)	Colonne : longueur au bout de		Croissance 15 - 30 j., en pourcentage de croissance 0 - 15 j.
	15 j.	30 j.	
33,2	4	6	50
33,8	3	5	66
34,0	2	8	300
36,2	1	1	0
36,8	3	3	0
37,8	1	7	600
40,5	2	8	300
41,5	2	6	200
42,0	1	3	200
43,0	2	2	0
44,0	0	0	0
44,0	1	7	600
45,0	2	2	0
47,5	5	5	0
48,0	4	5	25
49,5	7	8	14
50,8	5	6	20
58,0	3	9	200
63,6	12	20	60
68,8	5	8	60

## CONCLUSION

Le complexe byssogène de *Mytilus edulis* présente donc une activité de sécrétion à peu près continue. Le processus de pose des filaments est remarquablement constant : le brin est sécrété, mouillé et tanné dans la rainure pédieuse, le collage sur le support s'effectuant

au niveau de la dépression distale. On retrouve d'ailleurs un processus de pose identique chez *Chlamys varia* L. (Mahéo 1968) et *Venerupis pullastra* Mon. (Mahéo 1969).

Le rythme de pose des filaments présente toujours une hyperactivité initiale (reconstitution du byssus) suivie d'une activité beaucoup plus faible (entretien du byssus).

Les déplacements de la Moule se traduisent par une augmentation du nombre de filaments sécrétés, mais ne modifient pas le rythme reconstruction initiale puis entretien du byssus. Cette augmentation est due à la répétition, après chaque déplacement, de l'hyperactivité de reconstitution du byssus.

La turbidité de l'eau intervient également sur l'activité de la pose et se traduit par une accentuation de la sécrétion : l'activité initiale de pose est plus intense et la nécessité de consolider et de compléter la fixation oblige l'animal à maintenir un rythme d'entretien plus élevé. Une partie plus importante du métabolisme de ces animaux est donc orientée vers la sécrétion du byssus, ce qui explique peut-être, en partie, l'état de maigreure des Moules accrochées aux rochers balayés par les vagues.

L'altération expérimentale du pied de *Mytilus* nous a montré que la sécrétion et la pose des filaments sont indépendantes de la croissance en longueur de la colonne. La croissance de la colonne varie beaucoup d'un animal à l'autre. La pose de nombreux filaments en peu de temps favorise peut-être un allongement plus rapide de la colonne, par simple traction. Pour une longueur de colonne donnée, il est donc tout à fait possible que la durée de fixation par un même byssus varie beaucoup selon l'exposition des Moules vivant en faciès battu ou calme, sur un support solide ou facilement friable. Toutefois l'oxygène, comme l'a démontré Ravera (1950) est indispensable à la sécrétion des filaments ; le byssus peu abondant et cassant des Moules à moitié enfouies dans la vase, milieu pauvre en oxygène, suffirait à le prouver.

Malgré le perfectionnement de l'appareil byssogène et l'efficacité du byssus, *Mytilus edulis* reste un animal mobile ; le nombre peu élevé de filaments correspondant à « l'entretien » du byssus représente certainement une valeur relativement faible du métabolisme global de la Moule.

### Summary

The mechanism of the settling process of the byssus of *Mytilus edulis* is briefly described; the constancy of the settling mechanism is underlined, as well as the importance of the byssus groove in which the thread is being secreted, shaped and tanned.

A quantitative study of the settling process of the threads shows two alternative periods, one of active reconstitution of the byssus, with a quick rhythm in the thread settling process, the second one of the stable maintenance of the byssus, with a much slower settling rhythm. The turbidity of the water, as well as the animal's movements, bring about an increase in the number of the secreted threads.

### Zusammenfassung

Der Stellungsmechanismus des Byssus von *Mytilus edulis* wird kurz beschrieben ; man unterstreicht die Beständigkeit des Stellungsmechanismus sowie die Wichtigkeit der Fussespaltung, wo die Faser abgesondert, gefermt und gehoht wird.

Das Quantitativstudium der Stellungstätigkeit der Fasern beweist den Wechsel von zwei Perioden : die eine betrifft die rege wiederherstellung des Byssus, wobei die Fasern in schnellem Tempo gestellt werden, die zweite betrifft die Erhaltung des Byssus, wobei die Fasern in langsamerem Tempo gestellt werden. Das Sprudeln des wassers sowie die Bewegungen des Tieres bewirken eine Vermebrung der abgesonderten Fasern.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BROWN, C.H., 1952. — Some structural proteins of *Mytilus edulis*. *Quart. J. micr. Sci.*, 93, 4, pp. 487-502.
- LE GALL, P., 1969. — Etude des moulières normandes : renouvellement - cycle - croissance. Th. Doct. 3<sup>e</sup> cycle, Caen, pp. 1-71.
- LUBET, P., 1966. — Essai d'analyse expérimentale des perturbations produites par les ablations de ganglions nerveux chez *Mytilus edulis* L. et *Mytilus gallo-provincialis* Lmk. (Mollusques Lamellibranches). *Ann. Endocrinol.*, 27, 3 bis, pp. 353-365.
- MAHÉO, R., 1968. — Observations sur l'anatomie et le fonctionnement de l'appareil byssogène de *Chlamys varia* L. *Cah. Biol. Mar.*, 9, 4, pp. 373-379.
- MAHÉO, R., 1969. — Observations sur l'appareil byssogène de *Venerupis pullastra* Mon. *Cah. Biol. Mar.*, 10, 2, pp. 181-186.
- PUJOL, J.P., 1967. — Formation of the byssus in the common mussel *Mytilus edulis* L. *Nature*, 214, 5084, pp. 204-205.
- RAVERA, O., 1950. — Ricerche sul bisso e sulla sua secrezione. *Pubbl. St. Zool. Napoli*, 22, 2, pp. 95-105.