

MORPHOGENÈSE DE LA COQUILLE DE *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* (Lmk.) ÉLEVÉ AU LABORATOIRE

par

Marcel Le Pennec

Laboratoire de Zoologie,
Université de Bretagne occidentale, Brest.

et **Michel Masson**

Laboratoire maritime de Luc-sur-Mer.

Résumé

L'élevage au laboratoire de *Mytilus galloprovincialis* permet de suivre en détail la morphogenèse de la coquille et de la charnière, caractère utile pour la phylogénie. L'étude de la coquille montre une analogie de développement avec les autres Bivalves. Par contre, l'observation de la charnière montre qu'il existe des différences fondamentales entre la genèse de la charnière de *Mytilus galloprovincialis* et celle des autres Bivalves.

Introduction

Sur les côtes d'Europe, existent deux espèces de moules. L'une, *Mytilus edulis*, possède un très vaste domaine de répartition, plus « nordique » que *Mytilus galloprovincialis*, largement répandue dans le bassin méditerranéen.

De récentes recherches ont prouvé que *Mytilus galloprovincialis* se rencontre également en Bretagne, au Pays de Galles et en Irlande (Seed, 1974) donc, pratiquement, sur toutes les côtes de la mer celtique.

Ces deux espèces montrent des variations morphologiques nettes avec l'âge et les conditions de l'habitat, si bien qu'il est souvent très difficile de les identifier. En outre, le nombre élevé d'individus ayant des caractères intermédiaires entre *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis* est sans doute l'indice d'une hybridation entre les deux espèces. En fait, cette hybridation a pu être obtenue au laboratoire et a conduit à des individus parfaitement viables (Masson, 1975).

Selon Seed (1974), il existe des différences marquantes entre les deux espèces et notamment : la couleur du manteau, la taille et la forme des dents, la morphologie et la couleur de la coquille, etc. Pour Lubet (1974), un seul caractère de diagnose reste caractéristique ; c'est la couleur du bord du manteau violacé chez la moule de Méditerranée et brun jaunâtre chez la moule du « Nord ».

Nous pensons que l'élevage expérimental de ces deux espèces permettra peut-être d'établir des critères fondamentaux de détermination. Les résultats obtenus par l'étude de la morphogenèse sont exposés dans cet article. La comparaison avec *Mytilus edulis* et les hybrides de ces deux espèces fera l'objet de publications ultérieures.

Matériels et méthodes

Les géniteurs, un mâle et une femelle, sont d'origine méditerranéenne. La ponte et l'éjaculation sont obtenues après stimulation thermique. Les adultes qui se trouvaient précédemment dans une eau à température basse, 10 et 12 °C, sont soigneusement brossés et mis dans des cristallisoirs où l'eau est à 20 °C. On élève rapidement la température jusqu'à 25 °C et on transporte les géniteurs dans une eau à 10 °C. Généralement, l'émission des gamètes est obtenue après deux ou trois stimulations de ce genre. Après fécondation, les œufs sont recueillis sur un filtre de 40 μ et transférés dans des cristallisoirs contenant 6 litres d'eau de mer filtrée sur membrane de 0,2 M de porosité.

Pour prévenir l'infection bactérienne, on ajoute à l'eau d'élevage du chloramphénicol à 8 mg/litre.

L'eau des cristallisoirs est renouvelée tous les deux jours. Les larves sont nourries d'un mélange de *Monochrysis lutheri* et de *Tetraselmis suecica* à raison de 10 cm³/litre (concentration algale : 5.10⁶ cellules/cm³).

La température de l'eau est maintenue à 20 °C, la salinité à 34 p. 1000.

La longueur de la coquille, dimension antéro-postérieure, et la hauteur, dimension dorso-ventrale, sont mesurées sur agrandissements photographiques d'un échantillon de 50 larves. Pour toutes les mensurations, la longueur est donnée avant la hauteur.

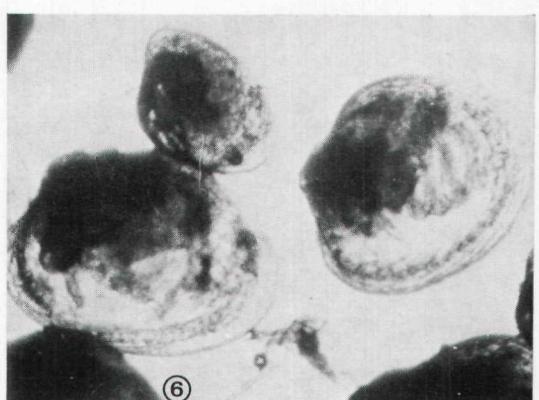
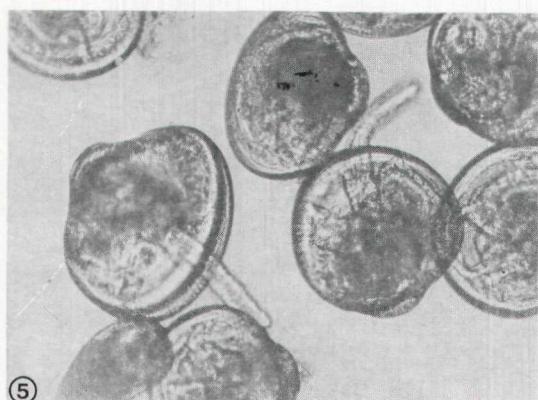
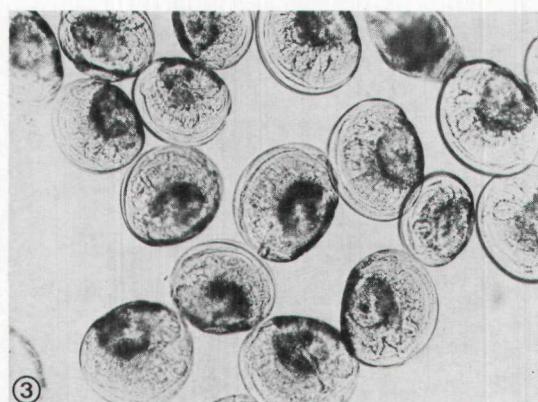
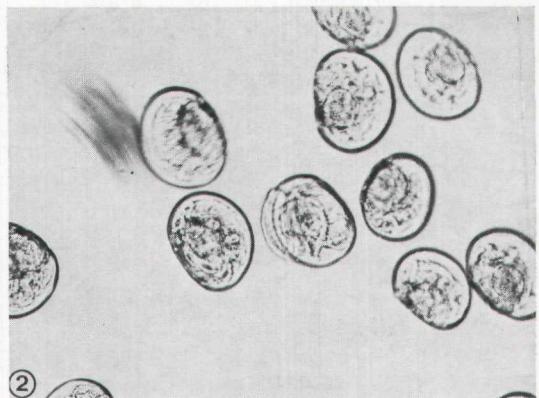
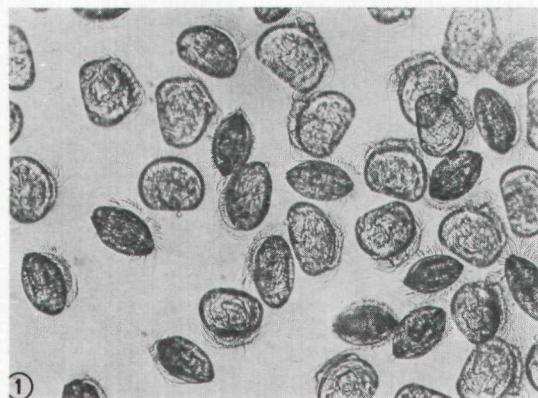
RÉSULTATS

Morphogenèse de la coquille

La prodissoocoque se forme entre 30 et 36 heures à 20 °C. Elle a la forme d'un D parfait, sans dépression sur le bord dorsal. La jeune larve nage activement grâce à son vélum. Elle mesure généralement 90 μ X 70 μ (Planche I,1).

L'umbo se forme tardivement puisqu'il n'est visible que le 20^e jour chez les larves de 140 μ (Planche I,2). Les deux valves sont identiques et le resteront tout au long de la croissance de l'animal.

Au 26^e jour, la coquille mesure 160 μ X 140 μ (Planche I,3). Sa forme se modifie car la croissance se fait préférentiellement par le



M. LE PENNEC et M. MASSON

PLANCHE I
Mytilus galloprovincialis

1 : prodissoconques de 4 jours, X 100 : 100 μ . X 80 μ ; 2 : véligères de 13 jours, X 100 : 130 μ . X 110 μ ; 3 : véligères de 20 jours, X 100 ; 4 : véligères de 30 jours, X 100 : 200 μ X 180 μ ; 5 : pédivilégières de 45 jours, X 100 : 240 μ X 220 μ ; 6 : dissoconques de 70 jours, X 100.
Clichés M. Le Pennec.



80 X 60



90 X 70



100 X 80



120 X 90



170 X 110



170 X 150



190 X 180

M. LE PENNEC et M. MASSON



200 X 180



240 X 220



270 X 230



430 X 300

PLANCHE II

Morphogenèse de la coquille de *Mytilus galloprovincialis* au cours des 60 premiers jours de vie larvaire.

bord postéro-ventral. L'umbo, proéminent, reste centré sur le bord dorsal (Planche I,4).

Au 40^e jour, la dissymétrie de la coquille est manifeste. Les dimensions sont de 190 μ X 160 μ . Une tache oculaire se forme dans chaque lobe du manteau. Elle indique le début de la métamorphose. Jusqu'à ce stade, la morphologie de *Mytilus galloprovincialis* est comparable à celle de nombreux Bivalves et notamment à *Pecten maximus* (Le Pennec, 1974).

La pédivéligère mesure 200 μ X 180 μ (Planche I,5). Elle ouvre fréquemment les valves pour sortir un pied cilié, dans la région ventrale, à l'opposé de l'umbo. Cependant, bien que le vélum soit en régression, la pédivéligère utilise davantage le vélum que le pied, pour se mouvoir.

Au 50^e jour, la morphologie externe et interne de la dissoconque a beaucoup changé. L'umbo bascule vers le bord ventral antérieur alors que le bord dorsal s'infléchit. Le bord postérieur s'étale largement. Le pied se coude et se déplace vers l'avant. Les branchies deviennent fonctionnelles. Les jeunes dissoconques mesurent en moyenne 270 μ X 240 μ les plus grandes 320 μ X 260 μ . Grâce à leur byssus, elles se fixent sur les parois des cristallisoirs. La tache oculaire est toujours visible.

Au 75^e jour, la dimension moyenne des larves est de 500 μ X 380 μ (Planche I,6). Il n'y a pas de formation d'échancrure byssale chez *Mytilus*. Vers 2 000 μ , la jeune moule possède la morphologie de l'adulte, l'umbo ayant terminé son mouvement de bascule en direction du bord ventral.

Morphogenèse de la charnière

La prodissoconque primitive, sécrétée directement par la glande coquillière de la larve, est demi-circulaire, équivalve à charnière rectiligne dépourvue de dents. La fermeture de la coquille est assurée par le périostracum qui se continue d'une valve à l'autre.

La charnière se constitue rapidement. En effet, la prodissoconque de 100 μ possède une série de crénélures disposées sur 80 μ , le long du bord dorsal. Ces crénélures ne sont pas identiques entre elles ; les plus volumineuses se trouvent aux bords externes du plateau cardinal. Le bord antérieur du plateau cardinal possède, sur chaque valve, trois grandes crénélures, le bord postérieur également trois mais plus réduites. L'espace médian est occupé par des bourrelets très petits, inégaux en volume et de forme variable (Planche III, 7, 8).

Chez la larve de 130 μ , le plateau cardinal s'épaissit et s'élargit à ses deux extrémités. Les six grandes crénélures de chaque valve augmentent ainsi de volume tout en restant parallèles entre elles.

Sous la poussée de l'umbo, la véligère de 140 μ . subit un changement de forme. De ce fait, le plateau cardinal s'infléchit et s'amincit dans la région médiane. Sur les parties latérales élargies, les six crénélures deviennent inégales en volume, les plus importantes se trouvant à la périphérie (Planche III, 9, 10).

A 160 μ , l'umbo est proéminent. Une quatrième crénelure se forme sur chaque valve, dans la partie antérieure de la charnière (Planche III, 11, 12).

A 180 μ , la partie postérieure du plateau cardinal, très allongée, possède cinq crénelures. La partie antérieure, plus étroite, en possède cinq également.

A 200 μ , le plateau cardinal se creuse dans sa région médiane pour donner naissance à la fossette ligamentaire primitive. Un ligament semi-circulaire apparaît sur chacune des valves (Planche IV, 13).

La fossette ligamentaire primitive occupe une place de plus en plus importante au centre de l'aréa cardinale au fur et à mesure que la larve s'accroît (Planche IV, 14, 15). A 230 p., on compte pour chaque valve, cinq crénelures du côté antérieur et six du côté postérieur.

Lors de la métamorphose, vers 300 μ , les crénelures larvaires ne disparaissent pas, contrairement à ce qui se passe chez les Veneridae (Le Pennec, 1970). Elles continuent leur développement et, de plus, une septième crénelure se forme, du côté postérieur à la fossette ligamentaire primitive.

C'est vers 400 μ qu'apparaît, en arrière des crénelures postérieures, un ligament embryonnaire.

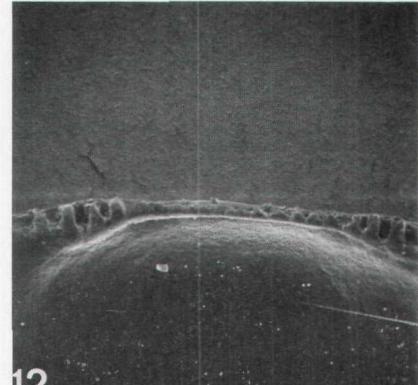
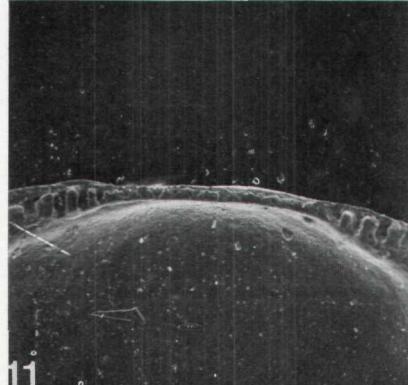
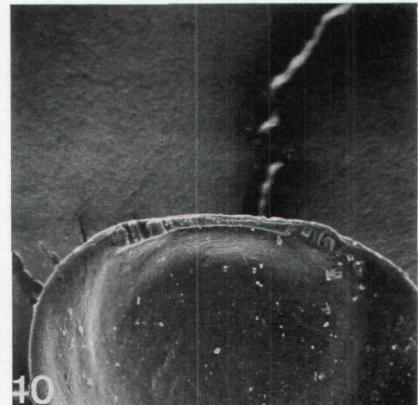
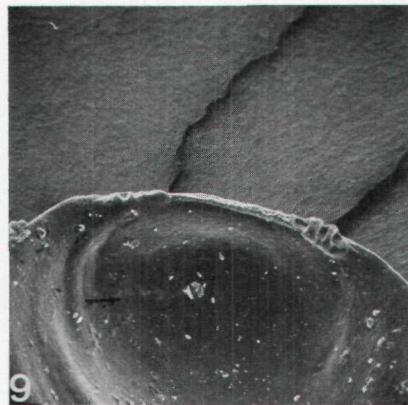
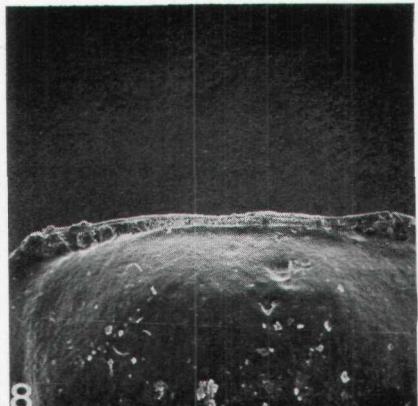
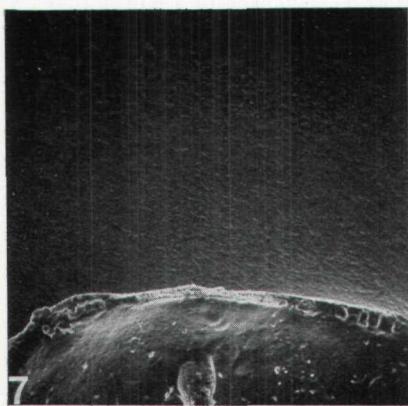
A 700 μ , les crénelures postérieures à la fossette ligamentaire primitive ont tendance à se disposer en éventail. Par contre, les huit crénelures antérieures sont parallèles entre elles (Planche IV, 16, 17). La fossette ligamentaire embryonnaire s'allonge et semble sans rapport avec la fossette ligamentaire primitive. De nouvelles productions apparaissent sous forme d'épaissements mamelonnés du test : ce sont les dents cardinales. On note, pour chaque valve, une dent située en avant des crénelures antérieures.

La dissoconque de 1 200 μ possède, sur chaque valve, deux dents cardinales situées désormais ventralement par suite du basculement du bord dorsal vers le côté ventral (Planche IV, 18, 19). L'umbo est maintenant au centre du bord latéral antérieur. Le ligament primitif s'est fortement réduit alors que le ligament embryonnaire s'étire le long du bord dorsal. Les crénelures larvaires ne sont plus dénombrables.

C'est à 1 600 μ que se forme la troisième dent cardinale. Les crénelures larvaires ont pratiquement disparu, de même que le ligament primitif. La dissoconque possède, à ce stade, l'équivalent de la charnière de l'adulte.

Conclusions

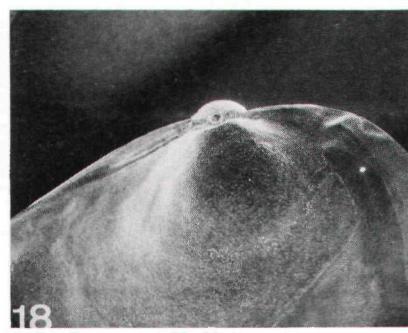
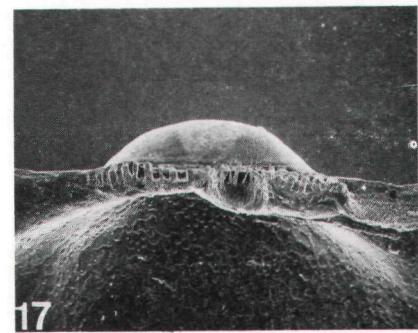
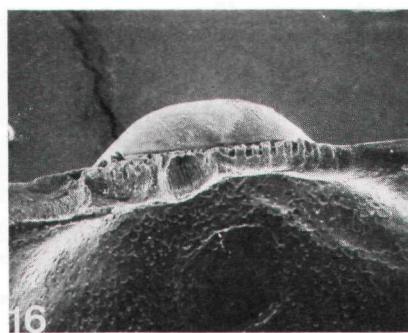
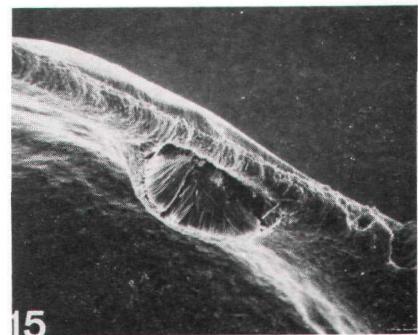
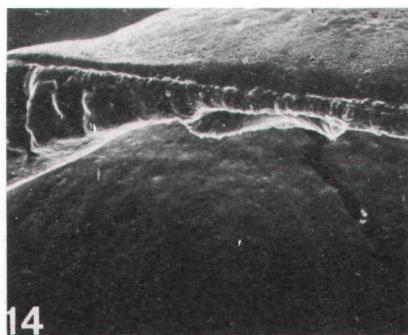
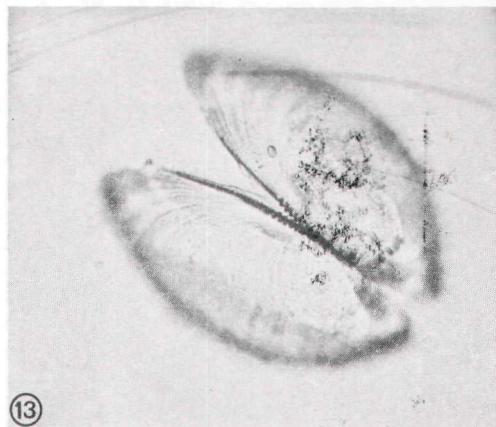
La prodissoconque de *Mytilus* a été découverte, en 1855, par Lacaze-Duthiers qui a également décrit les crénelures et la fossette ligamentaire primitive. Cependant, ses descriptions sont restées très sommaires et sans relations avec la morphogenèse. Il a fallu attendre les travaux de Bernard en 1896 pour avoir une idée sommaire de la morphogenèse de la charnière de *Mytilus*.



M. LE PENNEC et M. MASSON

PLANCHE III
Mytilus galloprovincialis

7 et 8 : valve gauche et valve droite d'une prodissococonque, X 1100 : 120 μ X 100 μ ; 9 et 10 : valve gauche et valve droite d'une prodissococonque, X 500 : 150 μ X 130 μ ; 11 et 12 : formation de la quatrième crenelure chez la prodissococonque de 170 μ X 900.



M. LE PENNEC et M. MASSON

PLANCHE IV
Mytilus galloprovincialis

13 : ligament chez une prodissococonque de 200μ X 100 ; 14 et 15 : fossette ligamentaire sur la valve gauche et la valve droite d'une prodissococonque de 290μ X 200 ; 16 et 17 : valve gauche et valve droite d'une prodissococonque de 900μ présentant des crénélures larvaires au maximum de leur développement. Le ligament embryonnaire est visible ; 18 et 19 : valve gauche et valve droite d'une dissoconque de 1550μ montrant la naissance des dents cardinales.

L'élevage au laboratoire et la microscopie électronique à balayage permettent désormais de disposer et d'observer la coquille des Molusques à tout moment de la vie larvaire.

La morphologie externe de la coquille de *Mytilus galloprovincialis*, jusqu'à la métamorphose, est très proche de celle des autres Bivalves, notamment *Pecten maximus*. Par contre, à partir de 270 μ , le bord postérieur de la coquille s'étale considérablement, de façon caractéristique, entraînant une modification importante de la charnière.

Les Mytilidae et les Pectinidae sont issus de dysodontes proches des taxodontes primitifs. Ce sont deux familles phylogéniquement voisines.

C'est par comparaison entre ces deux familles de Bivalves que nous établirons les critères fondamentaux de la charnière et du ligament des Mytilidae.

Les analogies sont nombreuses, en particulier la faible importance du plateau cardinal et la formation de la fossette ligamentaire primitive au sein des crénelures.

Par contre, des caractères précis les différencient :

- charnière courbe et sans aréa chez *Mytilus*, droite chez *Pecten* ;
- ligament opisthodète pour *Mytilus*, amphidète pour *Pecten* ;
- disparition du cartilage occupant la cavité médiane chez *Mytilus* ;
- persistance de trois à quatre dents cardinales chez l'adulte de *Mytilus galloprovincialis*.

Nous remercions chaleureusement M. R. Manach, pour la préparation des photos de microscopie optique et M. J.F. Butor, pour sa collaboration au microscope électronique à balayage.

Abstracto

El cultivo en laboratorio de *Mytilus galloprovincialis* permite seguir en detalle la morfogénesis de la concha y de la charnela; carácter útil para la filogenia. El estudio de la coucha muestra una analogía del desarollo con los otros bivalvos. Por el contrario, las diversas observaciones nos muestran la existencia de diferencias fundamentales en la génesis de la charnela de *Mytilus galloprovincialis* y la de otros bivalvos.

Summary

Shell morphogenesis of *Mytilus galloprovincialis* (Lmk.), reared in the laboratory.

Laboratory rearing of *Mytilus galloprovincialis* has provided the opportunity for a detailed study of shell and hinge morphogenesis, a useful basis for the knowledge of phylogeny. Shell development was found to be analogous to what is observed in other bivalves. Hinge formation, on the other hand, exhibits fundamental differences in *Mytilus galloprovincialis* with respect of other bivalves.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BERNARD, F., 1896. — Troisième note sur le développement de la morphologie de la coquille chez les Lamellibranches (Anisomyaires). *Soc. Géol. France, Bull.*, 24, pp. 412-449.
- LE PENNEC, M., 1970. — Elevages au laboratoire de Mollusques bivalves : Morphogenèse de la coquille des Veneridae. Thèse de 3^e cycle, Fac. Sciences, Paris.
- LE PENNEC, M., 1974. — Morphogenèse de la coquille de *Pecten maximus* (L.) élevé au laboratoire. *Cah. Biol. Mar.*, 15, pp. 475-482.
- LUBET, 9, 1974. — La mytiliculture et son évolution récente. *Penn-ar-Bed*, 9, pp. 21-29.
- MASSON, M., 1975. — Etude expérimentale de la croissance et de la nutrition de la larve de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk.) (Mollusque pélicypode). Thèse de 3^e cycle, Université de Caen.
- SEED, R., 1974. — Morphological variations in *Mytilus* from the Irish Coasts in relation to the occurrence and distribution of *Mytilus galloprovincialis*. *Cah. Biol. Mar.*, 15, pp. 1-25.