

LA CHARNIÈRE DE LA DISSOCONQUE DE L'HUITRE

Par Gilbert RANSON.

LA LIGNE CARDINALE PALLÉALE CHEZ L'HUÎTRE.

Dans une note précédente¹, j'ai décrit la charnière de la prodissoconque de *Gryphæa angulata* Lmk et d'*Ostrea edulis* L. Je vais examiner maintenant la charnière de la dissoconque, ou coquille définitive, de ces deux espèces d'huîtres.

Chez les Lamellibranches, le manteau enveloppe complètement le corps de l'animal. Dans la région branchiale et buccale, il est libre et forme deux lobes dont chacun possède un épithélium externe et un épithélium interne. Seul, le premier sécrète les éléments de la coquille, conchyoline et calcaire. Dans la région viscérale, les deux lobes palléaux sont soudés à la masse et sont réduits à l'épithélium externe reposant sur le tissu conjonctif. Les deux lobes palléaux se rejoignent à la limite de la masse viscérale ou au-dessus de la bouche et des palpes labiaux. Deux cas se présentent alors. Dans le premier, reposant sur une fine lame commune, de tissu conjonctif, les épithéliums externes (droit et gauche) des deux lobes, s'étalent au-delà de la masse viscérale en un mince processus (crête palléale cardinale) dont les deux faces, comme tout le reste du manteau, sont sécrétrices de conchyoline et de calcaire, et dont la tranche extrême est constituée par un épithélium différencié, sous-ligamentaire, faisant la jonction des deux précédents. Dans le second cas, ils ne se prolongent pas ; leur jonction est immédiatement réalisée par l'épithélium sous-ligamentaire.

Dans la première alternative, il y a formation d'une charnière complète (plateau cardinal et ligament), avec toutes ses variantes. Dans la seconde, la charnière est réduite au ligament ; il n'y a pas de plateau cardinal.

La larve d'huître possède une crête palléale cardinale et sa coquille, la prodissoconque, est pourvue d'un plateau cardinal, le provinculum. Lorsqu'elle se fixe, elle subit des métamorphoses importantes, maintes fois décrites, aboutissant rapidement à

1. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2^e série, t. XI, n^o 3, 1939, p. 398.

Bulletin du Muséum, 2^e s., t. XII, n^o 3, 1940.

l'organisation de l'adulte. 48 heures après sa fixation, la jeune huître sécrète sa nouvelle coquille ; son manteau possède donc, dès ce moment, sa forme définitive. Il n'a pas de crête cardinale. La nouvelle coquille n'a donc pas de plateau cardinal ; la charnière est réduite au ligament¹. Les deux lobes palléaux libérés de la masse viscérale se rejoignent au-dessus de la bouche et des palpes labiaux. Leurs épithéliums internes se poursuivent sans différenciation, tandis que la jonction des épithéliums externes a lieu par l'intermédiaire d'un épithélium différencié, l'épithélium sous-ligamentaire, suivant une ligne transversale antérieure, dorso-ventrale, la ligne cardinale. Dès son apparition, cette dernière a son organisation définitive ; seule sa longueur variera par la suite.

Elle est formée, au premier examen, de trois parties, une centrale longue et épaisse et deux latérales symétriques, courtes, très minces. Des coupes histologiques perpendiculaires, montrent qu'elle est constituée par des cellules caractéristiques, très hautes, effilées, parfaitement décrites par Leenhardt en 1926². Ces cellules présentent une disposition très particulière. Elles sont groupées en plusieurs bandes transversales, dorso-ventrales, « faisant plus ou moins saillies à la surface et séparées par des petits sillons très peu profonds, mais suffisants pour donner à l'organe un aspect festonné » (H. Leenhardt, 1926). En coupe, ces bandes ont la forme de papilles, indépendantes sur une grande partie de leur hauteur, séparées par des espaces ovalaires où se poursuit le tissu conjonctif lacunaire sous-jacent (fig. 1 A). D'après Leenhardt, la disposition ne varie guère sur toute la longueur de l'épithélium sous-ligamentaire ; « tout au plus peut-on dire qu'aux extrémités les groupements cellulaires sont moins hauts et moins serrés qu'au centre ». Ce n'est pas tout à fait ce que j'ai observé. Sur une huître, j'ai trouvé la disposition en bandes papilliformes sur toute la longueur de l'épithélium sous-ligamentaire ; les trois portions, centrale et latérales, de ce dernier, sont donc fondamentalement semblables. Mais aux extrémités (fig. 1 C) j'ai distingué un nombre beaucoup plus faible de bandes, 4 seulement, un peu moins hautes que les centrales. Chez une autre huître, les extrémités étaient formées de hautes cellules typiques, disposées normalement et non plus en bandes (fig. 1 B).

Les coupes reproduites ici (fig. 1) permettent de se rendre compte de la structure de l'épithélium sous-ligamentaire aux différents niveaux de la ligne cardinale. Elles montrent également les rapports entre l'épithélium sous-ligamentaire (E. S.) et l'épithélium

1. Cependant, chez les huîtres, il y a fréquemment des éléments accessoires ; crênelures diverses situées à l'intérieur de la bordure des valves, sur une étendue variable suivant les genres. Ces formations ne sont pas produites par la ligne cardinale parallèle, mais par les bords libres des lobes palléaux. J'y reviendrai ultérieurement.

2. *Annales Inst. Océan.*, t. III, 1926.

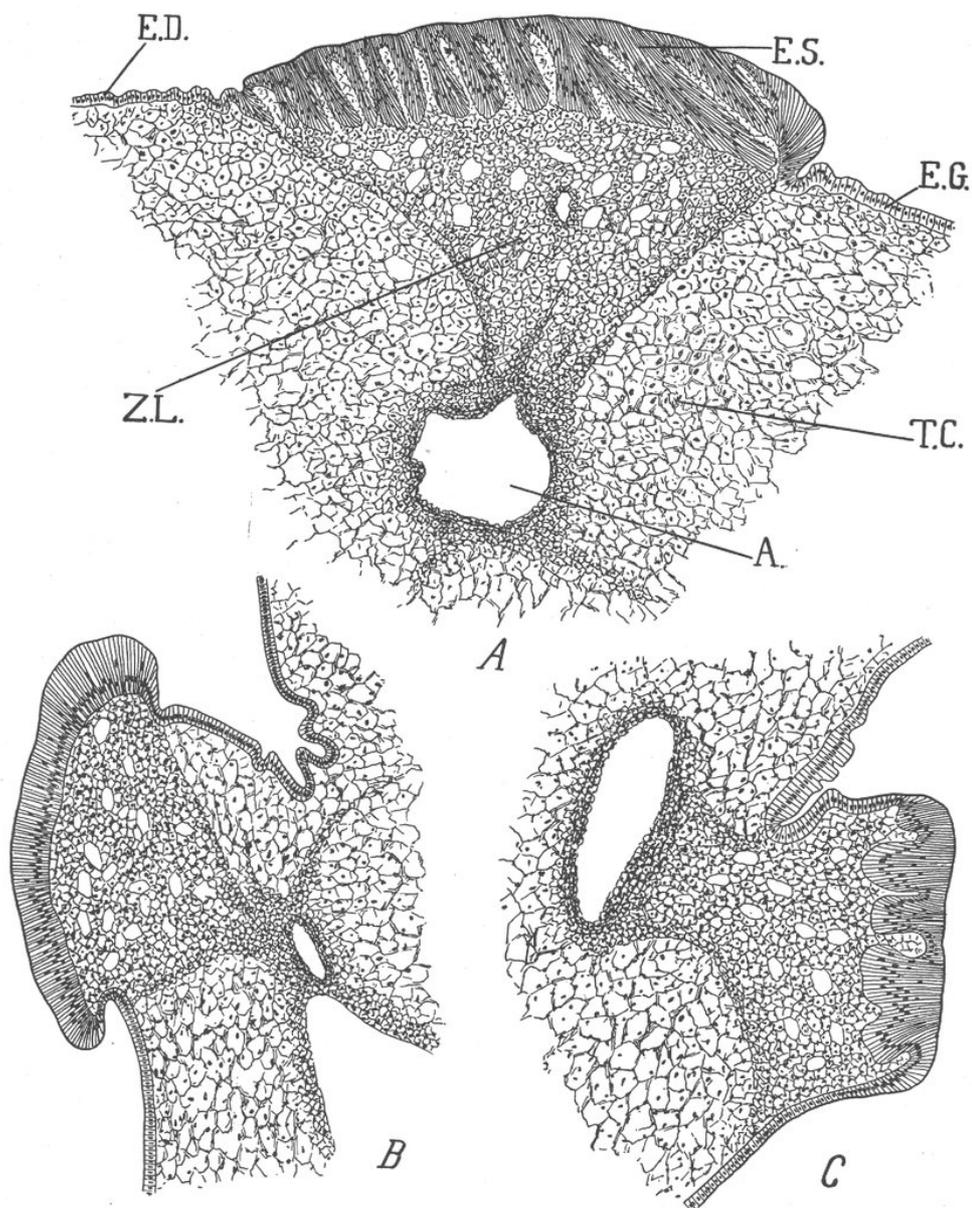


FIG. 1. — Coupe saggitale dans la région palléale sous-ligamentaire chez *G. angulata*. — A. Zone centrale ; B. et C. Zones marginales ; E. D. Epithélium palléal droit ; E. G. Epithélium palléal gauche ; E. S. Epithélium sous-ligamentaire ; T. C. Tissu conjonctif ; A. Aorte ; Z. L. Zone lacunaire. (Les lettres n'ont pas été portées sur chaque dessin, pour éviter une surcharge).

cubique des lobes palléaux droit (E. D.) et gauche (E. G.), sécrèteur des éléments de la coquille. D'autre part, elles font ressortir la relation entre l'épithélium sous-ligamentaire et le tissu conjonctif sous-jacent. Toute la ligne cardinale repose sur une zone (Z. L.) de tissu conjonctif serré, très riche en lacunes sanguines,

semblable à celui qui enveloppe l'aorte et dont il n'est qu'un prolongement en éventail. Cette zone, bien délimitée, nettement distincte du tissu conjonctif environnant plus lâche, a, en coupe, approximativement la forme d'un triangle. Dans cette zone lacunaire on trouve des petits vaisseaux sanguins, mais surtout un très grand nombre de lacunes. L'irrigation de la base de l'épithélium sous-ligamentaire est donc particulièrement importante. La zone lacunaire (Z. L.) est comme un énorme vaisseau où les cellules épidermiques spécialisées puisent les éléments de leur sécrétion. C'est en effet cet épithélium qui sécrète le ligament, suivant un processus parfaitement décrit par Leenhardt (*loc. cit.*).

CHARNIÈRE, PLATEAU ANTÉRIEUR, AIRES LIGAMENTAIRES DE LA
COQUILLE D'HUÎTRE ADULTE.

D'une manière générale, on confond, chez l'huître, l'aire ligamentaire avec la charnière. Pour bien comprendre la différence, il nous faut examiner comment sont disposés l'un par rapport à l'autre les épithéliums sécréteurs sous-jacents, chez l'animal vivant.

Considérons d'abord la valve gauche, inférieure. L'épithélium palléal sécrète la coquille par toute sa surface, c'est-à-dire, également, transversalement, suivant toute la longueur de la ligne cardinale qui a toujours une longueur appréciable, n'étant jamais réduite à un point, même lors de son apparition. Comme l'épithélium sous-ligamentaire qui est immédiatement au-dessus, verticalement, est plus épais au centre qu'aux deux extrémités, la bordure antérieure dorso-ventrale du manteau n'est pas rectiligne ; les deux extrémités débordent extérieurement la portion centrale. Lorsque la ligne cardinale se déplace (dans des conditions sur lesquelles je reviendrai) dans le sens antéro-postérieur, s'éloignant du sommet de la coquille, l'épithélium palléal transversal antérieur sécrète la portion de la coquille qui fait pont entre les 2 bordures, dorsale et ventrale, de la valve inférieure. Mais en se déplaçant la ligne cardinale s'allonge dorso-ventralement, en principe symétriquement. Ainsi le plateau sécrété progressivement a une forme trapézoïdale. C'est le plateau antérieur horizontal de la valve gauche. Comme la sécrétion est plus haute aux extrémités qu'au centre, il en résulte que ce plateau présente deux portions latérales symétriques plus épaisses (bourrelets) que la portion centrale (fossette).

A chaque instant, le ligament sécrété repose sur la sécrétion conchylio-calcaire sous-jacente ; les deux extrémités minces sont appuyées sur les bourrelets et la partie centrale épaisse sur la portion amincie du plateau, dans la fossette. Le ligament est détruit au fur et à mesure que la ligne cardinale avance ; sa trace épouse

exactement la face supérieure du plateau antérieur de la valve gauche dont je viens de parler. L'aire ligamentaire n'est autre que cette surface trapézoïdale.

Chez certains individus d'huître portugaise, l'épithélium palléal de la valve gauche se poursuit horizontalement dans le sens antérieur, vers le sommet de la valve gauche, avant de se diriger postérieurement après une forte courbure ; tout le capuchon céphalique s'étale alors sous le plateau. La coquille privée de l'animal présente, dans ce cas, une cavité plus ou moins profonde que surplombe le plateau. Chez d'autres individus, l'épithélium palléal de la valve gauche se dirige postérieurement, avec ou sans courbure, dès son point de départ ; dans ce cas il n'y a pas de cavité sous le plateau ; celui-ci repose alors sur un épaissement antérieur de la coquille, constitué presque essentiellement de « matière crayeuse ». Les conditions de cette variation seront examinées dans un autre travail. Chez *O. edulis*, dont la valve gauche est peu concave, on ne trouve jamais de cavité sous le plateau.

Le ligament bordant postérieurement le plateau et constituant le seul élément de la charnière, surplombe donc chez *G. angulata* une cavité ou une masse calcaire, suivant les conditions extérieures dans lesquelles croît l'animal. La présence ou l'absence de cavité n'est donc pas un caractère spécifique.

Pour la valve supérieure, les phénomènes sont très différents. La progression antéro-postérieure de la ligne cardinale se fait par épaissement vertical de la valve, plus prononcé à cet endroit. La pointe de la valve droite s'élève ainsi progressivement au-dessus du plateau de la valve gauche. La bordure transversale antérieure de l'épithélium palléal droit, en se déplaçant dans le sens antéro-postérieur, laisse une trace également trapézoïdale qu'épouse l'aire ligamentaire. Mais il n'y a pas formation d'un plateau indépendant parce que le lobe palléal droit est parfaitement horizontal, sans courbure au-dessus de ce plan. Le plateau et l'aire ligamentaire ne sont pas distincts du sommet de la valve. Ils ne sont en somme que l'empreinte de ce que serait un plateau droit correspondant au gauche.

Le processus de progression antéro-postérieure du ligament par épaissement vertical de la bordure cardinale de la valve droite aboutit à un épaissement conchylio-calcaire plus grand au centre qu'aux extrémités. Ainsi contrairement à la surface du plateau gauche, l'aire ligamentaire de la valve droite présente un gros bourrelet central correspondant à la portion centrale épaisse du ligament et deux zones latérales plus minces correspondant aux portions latérales minces du ligament. Chez certains vieux échantillons, ce processus aboutit à la formation d'une valve droite, supérieure, dont la zone cardinale est 5 ou 6 fois plus épaisse que le reste de la valve.

RAPPORTS CARDINAUX ENTRE LA PRODISSOCONQUE ET LA
DISSOCONQUE CHEZ L'HUÎTRE.

Nous pouvons maintenant examiner la charnière de la dissoconque à sa naissance sur la prodissoconque.

Considérons *Gryphæa angulata*, et en premier lieu sa valve inférieure ou gauche (fig. 2 A et B).

Quarante-huit heures après la fixation de la larve, l'huître possède son organisation interne définitive. La ligne cardinale a environ 0 mm. 04 de longueur. Le lobe palléal gauche épouse la surface interne de la valve inférieure de la prodissoconque ; la ligne cardinale ne se trouve plus placée sur le plateau cardinal de la prodissoconque, mais sur le ligament de celle-ci qui, je l'ai montré, (*loc. cit.*), est immédiatement à droite du plateau cardinal. La coquille nouvelle est sécrétée suivant toute la bordure de la prodissoconque (fig. 2 A, jeune huître de 2 jours, X 250), même sous le ligament nouveau, ce dernier se déplaçant, au fur et à mesure, dans le sens antéro-postérieur et n'occupant toujours que la bordure ou ligne cardinale de la coquille. La nouvelle sécrétion conchylienne recouvre le plateau cardinal de la prodissoconque dont on aperçoit en A, par transparence, les crénelures de droite. A ce stade, il n'y a pas de distinction nette entre le plateau antérieur et le reste de la valve. Mais bientôt (B, 5 jours, X 150) le plateau antérieur trapézoïdal de la valve nouvelle s'individualise, les 2 parois, dorsale et ventrale, de la valve devenant obliques puis presque verticales ; le plateau demeure horizontal ou très légèrement oblique vers l'intérieur. Dès le début les trois zones du plateau, fossette centrale et bourrelets latéraux, sont apparentes, portant les traces du ligament sécrété successivement et détruit assez rapidement. La surface extérieure de ce plateau est l'aire ligamentaire (A. L.).

Les rapports ne sont pas les mêmes entre la valve supérieure, droite, nouvelle (E) et celle de la prodissoconque. Le lobe palléal droit épouse la face intérieure de la prodissoconque et la sécrétion de la nouvelle coquille dans la région cardinale apparaît intérieurement à la bordure de la prodissoconque. De ce fait, le plateau cardinal de cette dernière avec ses crénelures, n'est pas recouvert et il reste apparent. L'extrémité trapézoïdale de la valve droite, avec son aire ligamentaire, se développe à l'intérieur de la valve de la prodissoconque. Elle surplombe bien la cavité de cette valve, mais elle n'a pas la valeur du plateau de la valve inférieure. Sa bordure ventrale est plus large, au début, que la dorsale. La régularisation se fait vers le sixième jour, lorsque la ligne cardinale se trouve hors de la valve de la prodissoconque.

En G, nous voyons comment se présente l'extrémité antérieure

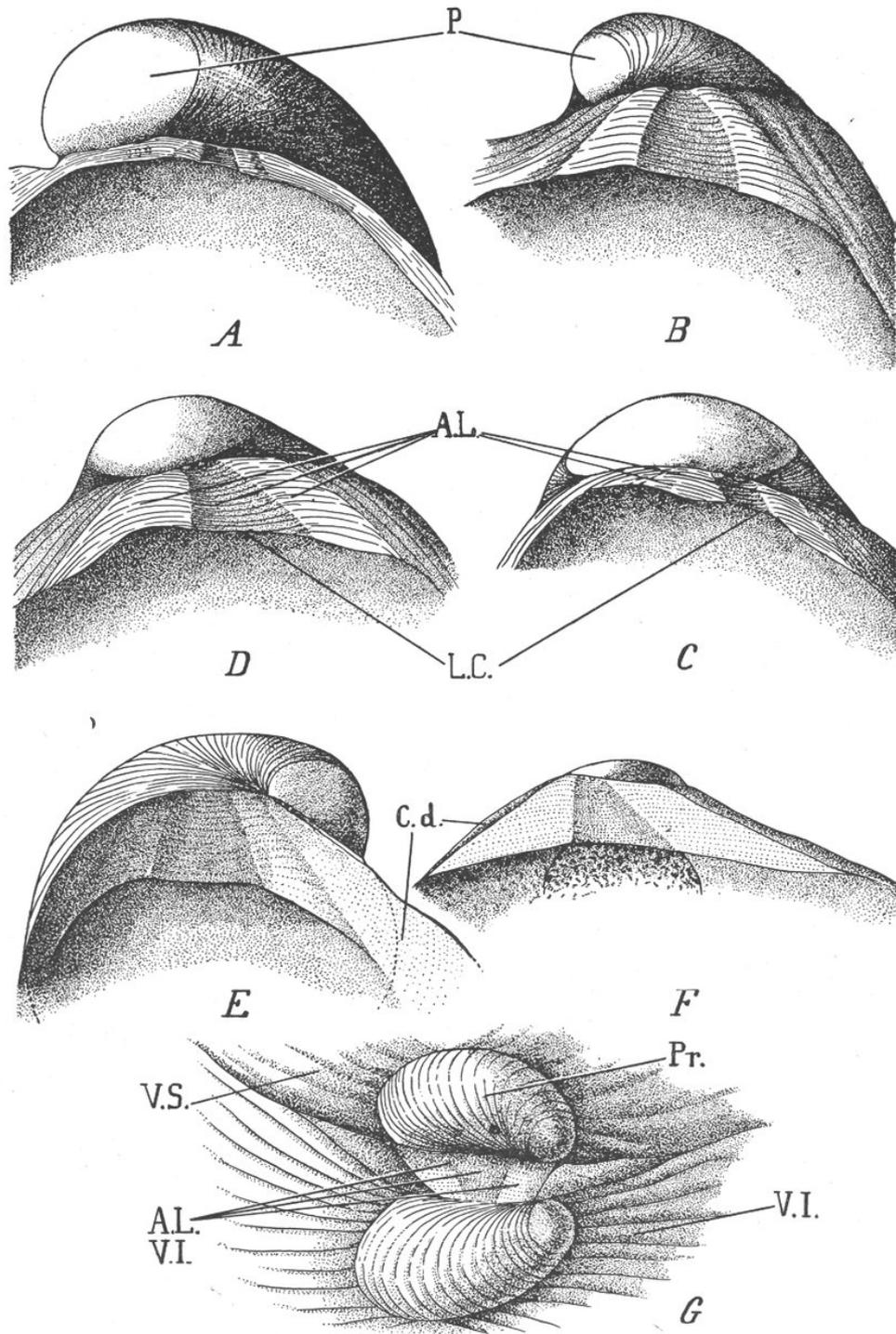


FIG. 2. — Naissance de la charnière définitive chez *G. angulata* et *O. edulis*. — A. Valve gauche de *G. angulata* de 5 jours ($\times 250$); B. Valve gauche de *G. angulata* de 5 jours ($\times 150$); C. Valve gauche d'*O. edulis* de 3 jours ($\times 250$); D. Valve gauche d'*O. edulis* de 5 jours ($\times 250$); E. Valve droite de *G. angulata* de 5 jours ($\times 250$); F. Valve droit d'*Ostrea edulis* de 5 jours ($\times 250$); G. *G. angulata* de 8 jours, vue par la région cardinale ($\times 125$); P. Protostracum; A. L. Aire ligamentaire; L. C. Ligne cardinale; C. d. Coquille définitive; Pr. Prodissonceque; V. S. Valve supérieure; V. I. Valve inférieure. (Les lettres n'ont pas été portées sur chaque dessin, pour éviter une surcharge).

d'une jeune huître portugaise de 8 jours. Le plateau antérieur de la valve inférieure (V. I.) s'élève légèrement, obliquement. L'extrémité de la valve inférieure (V. S.) et la ligne cardinale de jonction des deux valves, sont à l'intérieur de la valve supérieure de la prodissoconque (Pr.).

Considérons maintenant *Ostrea edulis*. Pour la valve inférieure gauche (fig. 2 C et D), nous constatons une seule différence, mais essentielle. Elle réside dans la position de départ de la ligne cardinale ligamentaire. Elle a lieu non plus à droite, mais sous les crénelures de droite du plateau cardinal de la prodissoconque.

Ceci démontre bien l'inexistence d'un ligament postérieur dans la charnière de la prodissoconque d'*Ostrea edulis*, comme je l'ai déjà signalé (*loc. cit.*). En C et en D on voit la coquille nouvelle chez des échantillons de 3 et 5 jours (X 250).

L'extrémité trapézoïdale de la valve supérieure gauche (F) prend naissance en dedans du plateau cardinal dont les crénelures restent à découvert ; elle déborde très rapidement par ses bords, dorsal et ventral, la prodissoconque ; mais elle ne surplombe pas ici la concavité libre de la valve prodissoconque, car l'épithélium palléal l'obture, dès le début, par une sécrétion rapide et abondante de « matière crayeuse » figurée en F par un pointillé différent.

CONDITIONS DE LA PROGRESSION ANTÉRO-POSTÉRIEURE DE LA LIGNE CARDINALE.

Il me reste maintenant à exposer les conditions de la progression de la ligne cardinale dans le sens antéro-postérieur, dont j'ai fréquemment parlé au cours de cet exposé. On pourrait croire qu'elle est le résultat unique de la sécrétion conchylienne par le bord antérieur, transversal, de l'épithélium palléal, au fur et à mesure de la croissance, au cours de laquelle la ligne cardinale s'allonge progressivement. Il n'en est rien. Nous allons porter notre attention sur le plateau antérieur de la valve inférieure gauche qui est l'expression de cette progression.

Nous trouvons dans la nature des huîtres portugaises de 4 et 5 ans dont le plateau est beaucoup plus long que celui d'huîtres de 10 ans. On pourrait penser qu'il existe un rapport entre la longueur du plateau et la longueur totale de l'huître. Or dans la nature on trouve des huîtres portugaises de mêmes longueurs totales et dont cependant les dimensions des plateaux diffèrent considérablement.

Mes observations m'ont permis d'établir que la longueur du plateau est en relation avec la nature du sol sur lequel a vécu l'huître observée. D'une manière générale, les huîtres vivant sur des fonds rocheux ou sablonneux ont un plateau court, quel que soit leur

âge et leur longueur. Si le fond argileux est dur, il en est de même si l'huître n'y est pas enfouie par sa zone cardinale. Mais partout où l'huître est enfouie plus ou moins profondément dans l'argile, on se trouve en présence de coquilles dont le plateau antérieur est très long, ainsi que l'aire ligamentaire de l'extrémité de la valve supérieure. Ceci se présente en particulier dans les bancs naturels envasés de Mérignac (au large de Brouage, près de Marennes) dont les vieilles huîtres, poussant verticalement, n'ont que quelques centimètres hors de l'argile. Les aires ligamentaires des deux valves sont très longues. C'est ainsi qu'une huître de 27 centimètres de longueur a un plateau de 4 centimètres de long.

A Brouage, la salinité des eaux est basse et la croissance de l'huître est rapide. Dans certains parcs, à fonds argileux, de la côte oléronnaise où les eaux sont plus salées et la croissance plus lente, j'ai récolté de vieilles huîtres non cultivées, en grande partie envasées. La longueur du plateau est encore relativement plus longue. Une coquille de 20 centimètres possède un plateau antérieur de 5 cm. 5 de long. De plus, il faut signaler que ces plateaux, extraordinairement longs, présentent une configuration très particulière ; les bourrelets latéraux sont très proéminents et la fossette centrale très profonde. L'élargissement n'étant pas proportionnel à l'allongement, ces plateaux ont la forme approximative de longs demi-tubes. L'aire ligamentaire de la valve supérieure présente, au contraire, un fort bourrelet central avec deux sillons latéraux étroits et profonds.

Des huîtres portugaises de même longueur et de même âge, ayant poussé sur des fonds rocheux, ont un plateau de 1 centimètre, environ, seulement, pour une largeur basale de 25 mm. (Rapport 2/5. Ces dimensions sont celles d'un plateau de coquille de portugaise dont l'animal a présenté une croissance normale.

Quel est le mécanisme de ce phénomène ? Nous savons que le ligament joignant les 2 valves est extérieur par sa face antérieure. C'est une substance organique du groupe des scléroprotéines ; il ne contient que des traces de calcaire ; il est donc essentiellement organique. Si nous examinons des huîtres enfouies dans l'argile, nous voyons que le ligament abandonné sur l'aire ligamentaire (et toute la surface extérieure, elle-même, du ligament en fonction) est noir, attaqué par des Bactéries. C'est donc une substance fermentescible, attaquable par certaines Bactéries du milieu marin, plus rapidement à l'abri de l'oxygène, lorsque l'huître est enfouie dans l'argile.

De nombreux Lamellibranches vivent profondément enfouis dans l'argile ; ils ont un ligament dont une face est extérieure. Cependant on ne constate pas chez eux le même phénomène. La

constitution chimique de leur ligament doit être différente et le rendre inattaquable aux Bactéries.

C'est donc ce processus biologique de destruction du ligament par sa face extérieure, qui entraîne chez l'huître la progression antéro-postérieure exagérée de la ligne cardinale. S'il s'agissait d'une simple nécrose de la face extérieure du ligament, l'allongement du plateau serait le même chez toutes les huîtres, quel que soit le milieu environnant, à moins d'admettre que la nécrose du ligament de l'huître est plus rapide lorsqu'il est enfoui dans l'argile.

Par ailleurs, l'élargissement du plateau n'est pas proportionnel à son allongement. Chez une huître de 2 ou 3 ans, sa largeur marginale est de 15 millimètres. Chez les longues huîtres ci-dessus, elle atteint 25-30 millimètres. Mais exceptionnellement chez l'huître portugaise, les échantillons fixés isolément sur des tiges de bois cylindriques de faible diamètre (collecteurs-piquetages) peuvent présenter un plateau plus large à sa base inférieure. J'ai des échantillons de deux ans chez lesquels cette dernière mesure 18, 20, 22 mm.

Ostrea edulis vit d'une manière générale sur des fonds sablonneux ou coquilliers. Sa coquille n'est pour ainsi dire jamais profondément envasée. Le plateau antérieur de la valve inférieure est donc toujours court par rapport à la longueur totale de la coquille. Dans une huître de 5 ans de 70 mm. de longueur le plateau a 9 mm. de longueur sur 18 mm. de largeur basale. Ce rapport de 1 à 2, des dimensions du plateau, est général. Je possède un bel échantillon de 170 mm. de long dont le plateau a 25 mm. de long et 50 mm. de large.

Très exceptionnellement, dans certaines zones côtières la coquille peut être envasée. C'est le cas des huîtres plates d'un banc naturel des côtes rouges de Pencadénic dont je possède quelques échantillons. Les valves ne sont pas rondes mais un peu plus longues que larges, fait assez rare chez cette espèce. Un échantillon de 92 mm. sur 60 mm. possède un plateau antérieur de 23 mm. de longueur pour 20 mm. de largeur basale. D'autres, moins irrégulières possèdent tout de même des plateaux de 20 mm. de long pour 20 mm. de largeur basale, puis 16 mm. pour 19 mm. Ce fait, exceptionnel chez *Ostrea edulis*, démontre une fois de plus, il me semble, le bien-fondé de l'explication que j'ai donnée plus haut de la progression antéro-postérieure exagérée de la ligne cardinale, chez l'huître.

On doit conclure de ces observations, que les variations du plateau antérieur de la valve inférieure (on l'appelle souvent, talon) et de l'extrémité antérieure de la valve supérieure, chez les huîtres, ne peuvent pas être considérées comme des caractères spécifiques.