

OBSERVATIONS SUR L'ANATOMIE ET LE FONCTIONNEMENT DE L'APPAREIL BYSSOGÈNE DE *CHLAMYS VARIA* L.

par

Roger Mahéo

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

Résumé

L'appareil byssogène de *Chlamys varia* L. occupe une grande partie du pied ; il est formé de deux glandes, une glande à enzyme (polyphénoloxydase) et une glande à protéine phénolique. Ces produits sont directement sécrétés dans la rainure pédieuse ciliée et entre les lames de la racine. Le byssus résulte du tannage de la protéine phénolique sous l'action de la polyphénoloxydase.

Les Mollusques Lamellibranches ont évolué vers deux modes de vie opposés, l'enfouissement dans un sol meuble ou la fixation à un support solide. Yonge (1962) pense que, dès leur apparition, ces animaux étaient adaptés à vivre sur un substrat dur, parfois très exposé et battu par les vagues, leur fixation pouvant prendre la forme ou d'un cimentage par une sécrétion du manteau, ou d'un ancrage à l'aide de filaments issus de glandes localisées dans le pied et formant le byssus.

Actuellement, un certain nombre seulement de Bivalves adultes possèdent une glande byssogène fonctionnelle, alors que toutes les larves en sont pourvues ; citons les superfamilles des Arcacea, Mytilacea, Pectinacea, Anomiacea et Dreissenacea.

Les travaux récents sur *Mytilus* et *Pinna* montrent que l'appareil byssogène est complexe et passablement controversé. Chez la Moule, à la suite d'une étude anatomique de plus en plus poussée, Brown (1952) précise que le byssus, organe de fixation, comprend trois parties, une *racine* située dans la glande byssogène, formée de lamelles fibreuses, une *colonne* repoussée par la pression de sécrétion de la glande, des *filaments* formés dans la rainure du pied et attachés à la colonne par un anneau de matériel sécrété au niveau des lèvres de la glande byssogène.

Smyth (1954) puis Gerzeli (1961) ont mis en évidence, dans le pied, trois régions ayant valeur de glande :

- une glande à enzyme (polyphénoloxydase) localisée sous l'épithélium bordant la rainure longitudinale du pied ;
- une glande pourpre, glande à protéine phénolique, importante surtout vers l'extrémité antérieure du pied ;

— entre les deux, une zone considérée comme un stade de développement de la glande à enzyme. En fait, cette région présente une activité sécrétrice propre (glande blanche de Brown), élaborant du collagène (Pujol 1967) comme l'avait prévu Mercer (1952) par examen aux rayons X.

Les recherches sur la nature histochimique des produits élaborés permettent de concevoir un fonctionnement logique du complexe pédieux. La sécrétion de protéine phénolique s'écoule dans la région distale de la rainure ; elle est transportée vers la colonne, amalgamée au collagène et allongée en de fins filaments qui sont moulés par la rainure et recouverts d'une sécrétion de polyphénoloxydase. Sous l'action de l'enzyme, la protéine phénolique est tannée par la combinaison de la portion aminée et du noyau quinone de molécules adjacentes.

Récemment, Palladini et Lauro (1965) ont mis en évidence, dans le pied de la Moule, une abondante sécrétion de mucopolysaccharides, jouant probablement un rôle de lubrifiant au cours de la pose du byssus.

Le cas des Lamellibranches, à la fois mobiles et producteurs de byssus, n'ayant pas été étudié, nous avons choisi le Pétoncle *Chlamys varia* L. ; ce Bivalve est, en effet, généralement fixé à un support ; mais il peut se déplacer après rupture volontaire et facile de son byssus.

Matériel et méthodes.

Les pieds sont prélevés sur des animaux vivants, fixés au Bouin aqueux et au formol salé, coupés à congélation ou après inclusion dans la paraffine. Les colorations trichromes de Mallory, Prenant ou à l'Azan ont été faites ainsi que les réactions signalétiques de Salazar (protides), Mayer (mucus) et Van Gieson (collagène). Les techniques histochimiques de Smyth (polyphénoloxydase), azoréaction (protéine phénolique) et Hotchkiss-Mac Manus avec contrôle (polysaccharides) ont été utilisées.

1. Le byssus.

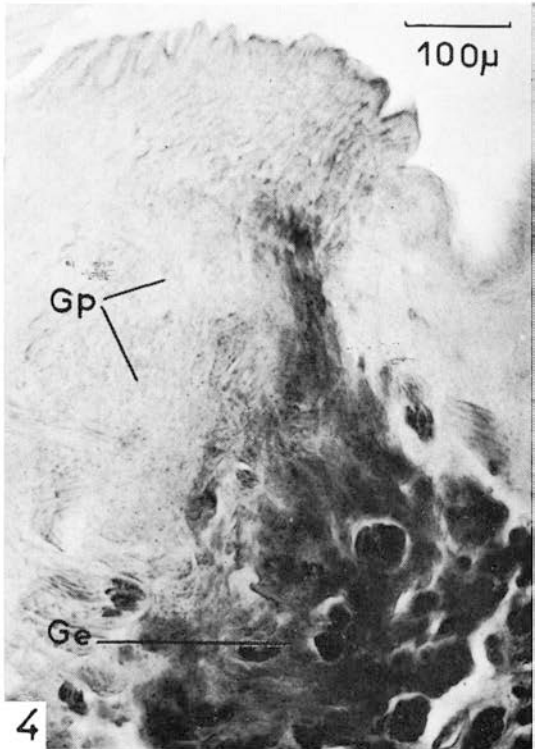
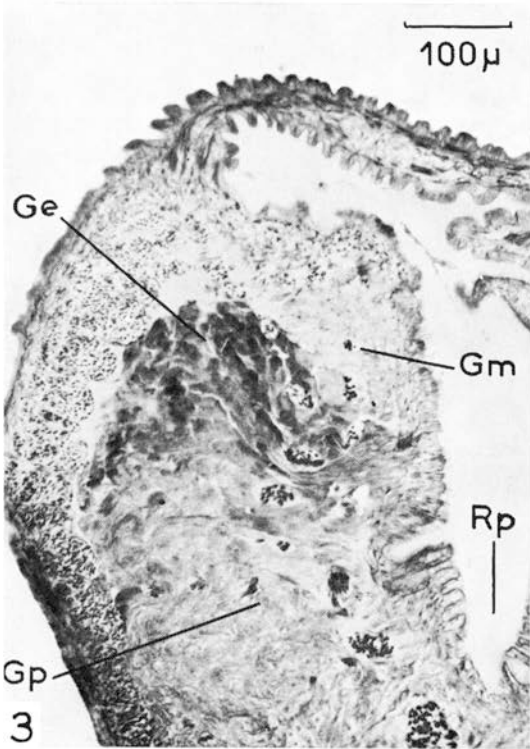
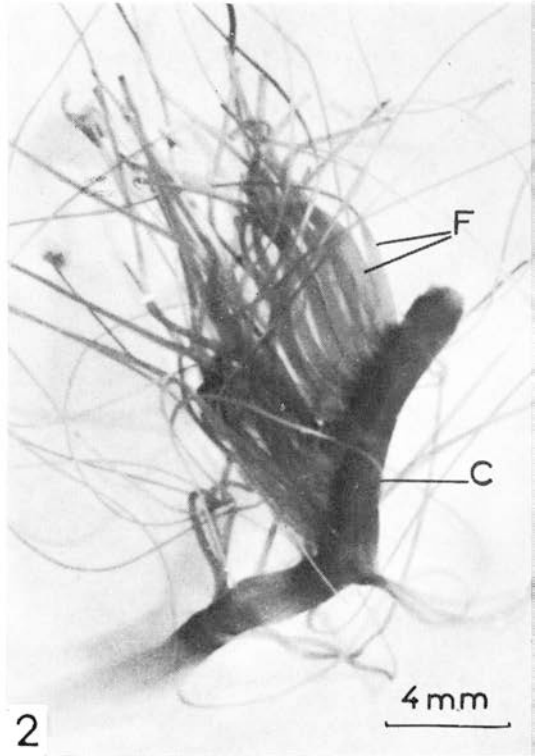
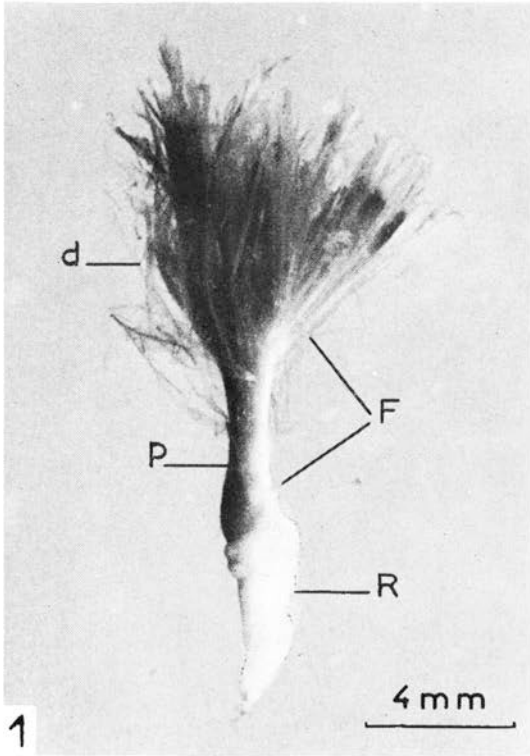
Moins rigoureusement fixés que les Moules, les Pétoncles montrent un byssus formé de quelques filaments épais, ayant l'aspect d'un faisceau de brins fins.

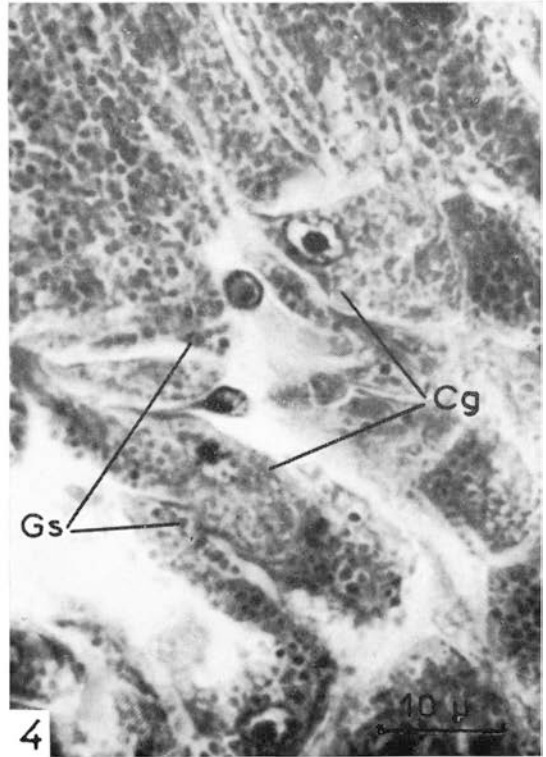
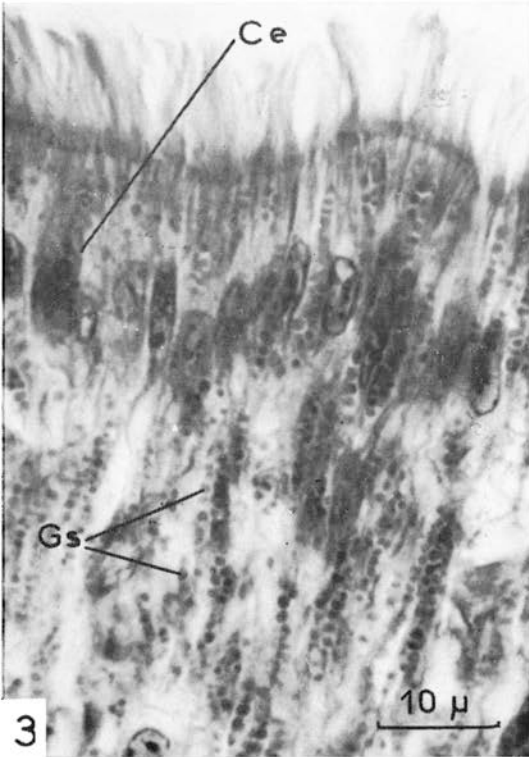
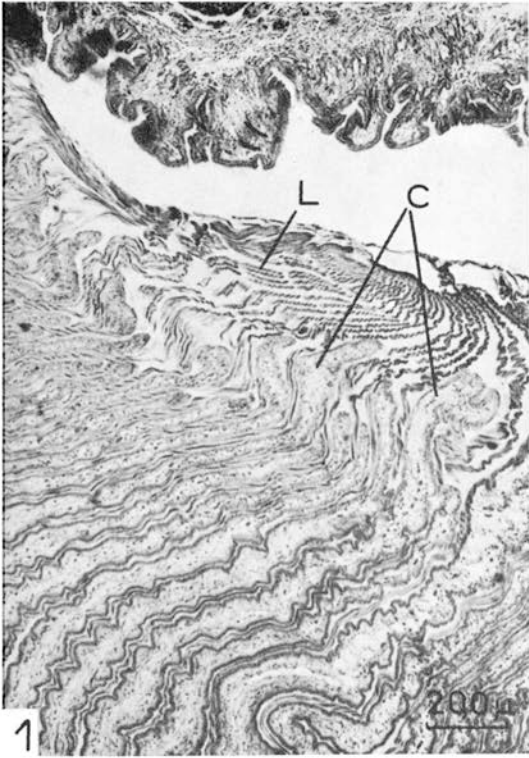
L'ensemble du byssus est formé de deux parties, une racine et, en continuité avec elle, des filaments épais, au nombre de 3 à 7 (Pl. I, 1). La racine, globuleuse, blanchâtre, est formée de 30 à 50

PLANCHE I

1. Byssus complet de *Chlamys varia* relâché par l'animal. 2. Pour comparaison, fragment de byssus de *Mytilus edulis*. 3. *Chlamys* : coupe transversale au niveau de la fermeture de la rainure pédieuse. 4. *Chlamys* : mise en évidence de la polyphénoloxydase par la technique de Smyth.

C : colonne ; F : filament (d : partie de la zone distale plissée, p : zone proximale amorphe du filament) ; Ge : glande à enzyme ; Gm : glande muqueuse principale ; Gp : glande à protéine ; R : racine ; Rp : rainure pédieuse.





lamelles d'aspect fibreux, en position dorso-ventrale et antéro-postérieure, lamelles plus ou moins amalgamées entr'elles et enrobées d'une mince couche de matériel amorphe. Une observation précise des filaments montre qu'ils sont formés de deux parties, une portion proximale (1/4 de la longueur du brin), épaisse, non structurée, prolongeant la racine et une portion distale très finement plissée (10 à 20 petits replis suivant les brins).

2. L'anatomie du complexe pédieux.

Le pied, de couleur blanchâtre, un peu translucide, est situé latéralement par rapport au muscle adducteur ; prolongement du muscle rétracteur pédieux inséré sur la valve gauche, il est très mobile, extensible et sort entre les valves, au niveau de l'échancrure byssale (Fig. 1, 1).

Le byssus est formé dans la rainure longitudinale du pied, sillon profond qui ne devient superficiel qu'à l'extrémité antérieure (au niveau de la dépression distale, juste en arrière du cornet).

Chez les animaux âgés, la musculature pédieuse, importante, représente environ 40 p. 100 du volume total ; elle est composée de nombreux faisceaux longitudinaux formant ceinture autour du complexe glandulaire, de muscles circulaires superficiels et de quelques muscles transversaux reliant le fond de la rainure à la paroi dorsale du pied. La partie glandulaire occupe environ 45 p. 100 du volume du pied ; le reste de la masse pédieuse correspond à du conjonctif.

3. Les glandes et leurs caractéristiques histo-cytochimiques.

Le complexe glandulaire comporte deux glandes principales, homologues des glandes à protéine et à enzyme de la Moule.

La glande à protéine, la plus importante, est présente tout le long du pied, de part et d'autre et en arrière de la rainure pédieuse (Fig. 1 et Pl. I, 3). Elle est constituée de grandes cellules (10 à 15 μ) à gros noyaux (3 μ) (Pl. II, 4), élaborant de petits grains de sécrétion (0,8 μ) de nature protéique. Les produits sécrétés cheminent entre les cellules désorganisées (sécrétion de type holocrine) et sont déversés directement dans la gouttière longitudinale, à travers un épithélium cilié formé de cellules hautes (20 μ) à noyau effilé, reposant sur une basale diffuse (Pl. II, 3).

Une structure lamellaire occupe la partie postérieure du pied et rappelle un peu l'aspect de la partie profonde qui, chez la Moule, est au contact de la racine du byssus. Elle est constituée de 30 à 50 lames

PLANCHE II

1. Coupe transversale au niveau des lames de la racine. 2. Détail de sécrétion de la racine. 3. Détail de sécrétion dans la rainure pédieuse à travers l'épithélium cilié. 4. Détail de la glande à protéine.

C : lame conjonctive ; Ce : cellule épithéliale ciliée ; Cg : cellule glandulaire ; Gs : grain de sécrétion ; L : lamelles de sécrétion.

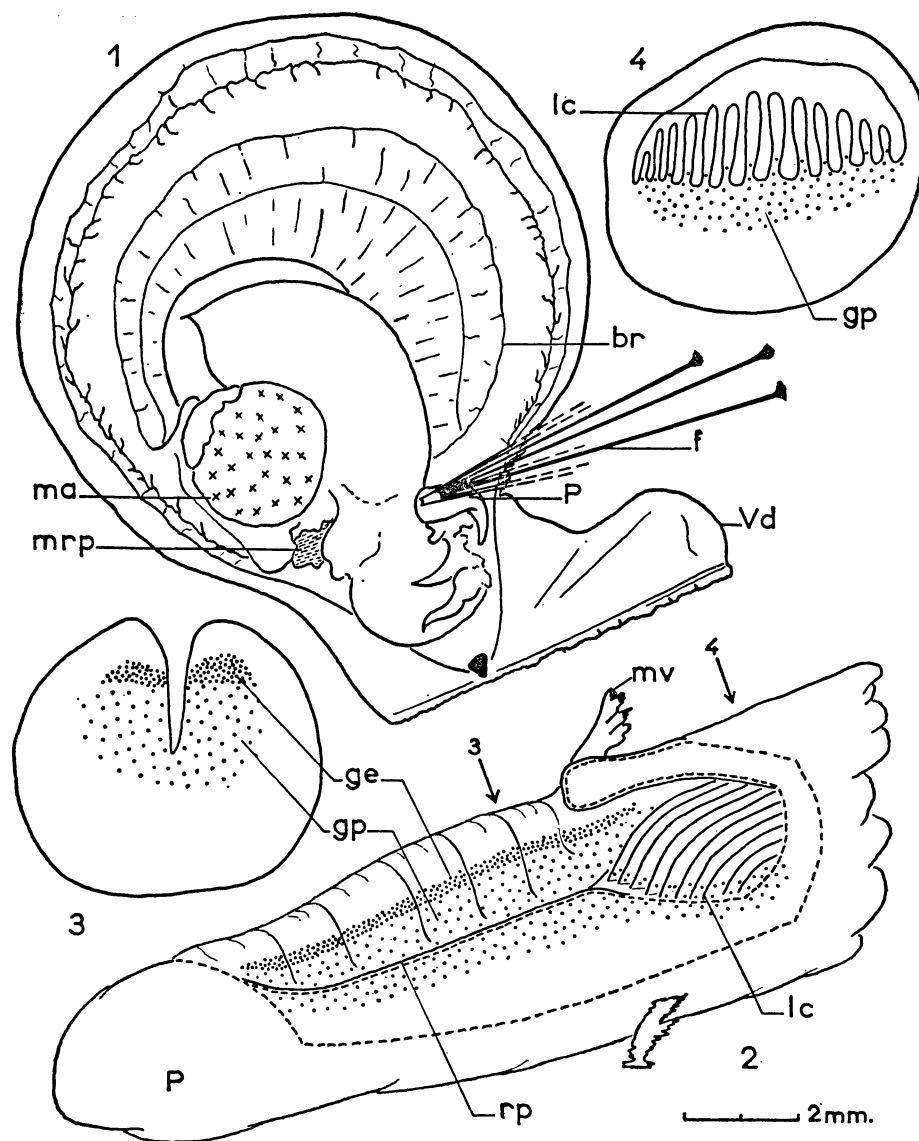


FIG. 1

1. *Chlamys varia* : Organes en place dans la valve droite. 2. Portion antérieure du pied représentée en coupe sagittale partielle. 3 et 4. Coupes transversales schématisées au niveau de la rainure pédieuse (3) et des lames conjonctives (4). (Echelle pour 2, 3 et 4).

br : branchie ; f : filament de byssus (la longueur réelle de 3 brins seulement est représentée) ; ge : glande à enzyme ; gp : glande à protéine ; lc : lames conjonctives ; ma : muscle adducteur ; mrp : muscle rétracteur du pied ; P : pied ; rp : rainure pédieuse ; Vd : valve droite.

conjonctives dont la surface est définie par le plan sagittal. Plus en avant, les lames diminuent progressivement de taille, laissant un espace vide assez vaste (Pl. II, 1). La glande à protéine déverse ses produits de sécrétion entre ces lames, au niveau de cryptes ciliées.

La glande à enzyme est un mince ruban tissulaire localisé ventralement de chaque côté et sur toute la longueur de la rainure où sa sécrétion se déverse directement, sous forme de très petits granules (Fig. 1, Pl. I, 4). La réaction de Smyth, positive, montre la présence d'une polyphénoloxydase.

Le reste de l'épithélium de la rainure secrète une assez grande quantité de mucopolysaccharides. On peut identifier une glande muqueuse principale localisée au niveau des lèvres de la rainure pédieuse (Pl. I, 3) ; cette glande, paire dans la partie antérieure du pied, fusionne en une seule glande dans la zone qui suit la fermeture du sillon pédieux et se prolonge en arrière, jusqu'au-dessous des lames conjonctives.

4. Le fonctionnement du complexe byssogène.

Lorsque le Pétoncle s'apprête à poser un filament, le pied sort entre les valves ; après une exploration du milieu et du substrat, l'extrémité du pied s'aplatit contre le support, au niveau de sa dépression distale. Au bout de 4 à 10 minutes, le pied se relâche, puis se rétracte, libérant un gros filament qui fixe l'animal au support.

Pendant la période d'extension du pied, les granules protéiques sont sécrétés sur toute la longueur de la rainure pédieuse qui sert de moule, ainsi qu'au niveau des lames conjonctives. Le battement des cils de l'épithélium qui borde la gouttière doit favoriser l'amalgame des différents produits et, notamment, le tannage de la protéine phénolique par la polyphénoloxydase. Comme le montrent certaines coupes fraîches de byssus, les sécrétions muqueuses enrobent cette protéine byssogène et jouent un rôle de lubrifiant au cours de la pose des filaments. Lorsque cette masse est suffisamment durcie, les lèvres de la rainure s'écartent et le pied libère un filament ancré entre les lames conjonctives, d'une part, et collé au support, d'autre part. Le pied peut ensuite s'appliquer en un endroit voisin du substrat et il peut y avoir mise en place d'un nouveau filament plus ou moins amalgamé au précédent au niveau des lamelles, dans une zone imparfaitement tannée par l'enzyme.

Le pied étant clos sur plus du tiers postérieur de sa longueur, les lamelles de produit sécrété entre les lames conjonctives, sont progressivement refoulées vers l'avant par le matériel sécrété au-dessous ; l'espace situé en arrière de la rainure pédieuse se comble au fur et à mesure de la mise en place de nouveaux filaments. Cette accumulation de lamelles forme une masse blanchâtre constituant la racine du byssus, maintenue dans le pied par une contraction permanente des nombreuses fibres musculaires sous-épithéliales qui ceinturent cet espace creux.

Si le Pétoncle veut se déplacer, les muscles pédieux se relâchent, les dernières lamelles sécrétées se cassent à la limite des lames conjonctives, dans une zone où l'enzyme à action tannante n'est pas sécrétée. Le byssus est rejeté et l'animal immédiatement libéré.

La mise en place du byssus de *Chlamys varia* se fait donc par une sécrétion discontinue des glandes pédieuses, suivant un rythme variable, qui aboutit à l'empilement de quelques filaments épais.

Conclusion.

La comparaison de *Chlamys varia* L. et de *Mytilus edulis* L. laisse apparaître une assez grande différence, tant dans le complexe des glandes pédieuses que dans le fonctionnement de l'appareil byssogène.

On retrouve, bien développées dans le pied du Pétoncle, les deux glandes essentielles de la Moule, la glande élaborant une protéine phénolique (glande pourpre de *Mytilus*) qui sera tannée par la sécrétion de la glande à enzyme. Un équivalent de la glande blanche n'a pas été mis en évidence chez *Chlamys*.

Chez la Moule, la présence de cette glande blanche, la plus importante dans le pied et dont la sécrétion intervient pour une large part dans la formation des brins élémentaires, est probablement en liaison avec la très abondante production de filaments de byssus. Bivalve typiquement sédentaire, la Moule est, en effet, toujours fixée au substrat par un puissant byssus constitué par une colonne sur laquelle sont insérés de 100 à 300 filaments ; de nouveaux brins sont continuellement sécrétés pour remplacer les brins cassés et conserver une fixation efficace. L'animal se déplace quelquefois, après rupture de la colonne, mais sur des distances très réduites, de l'ordre de quelques centimètres, puis reconstitue très rapidement un byssus. La Moule est donc solidaire de son byssus par l'intermédiaire de la colonne et de la racine intimement encastrée entre les muscles pédieux.

Tout comme le système glandulaire qui le secrète, le byssus de *Chlamys varia* est simple, composé d'une protéine tannée, et cette réduction est à mettre en rapport avec une sécrétion quantitativement plus réduite. Les Pétoncles sont généralement fixés par un byssus formé seulement de 3 à 7 gros filaments. Cette fixation est temporaire, l'animal se maintenant à son byssus par une contraction musculaire, ce qui lui donne la possibilité de se libérer facilement de toute attache. Cette possibilité de rejet instantané et volontaire du byssus par simple relâchement musculaire, permet au *Chlamys* de se déplacer fréquemment pour fuir l'approche d'un prédateur comme pour rechercher un milieu plus favorable.

Summary

Observations on the anatomy and the functioning of the byssogenous apparatus of *Chlamys varia* L.

The byssus-making system of *Chlamys varia* L. lies a large part of the foot; it is formed of two glands, an enzyme (polyphenoloxidase) gland and a protein (phenol) gland. They pour directly their secretion into the ciliated foot groove and between the root lamellae. The byssus results from the tanning of the phenolic protein under the action of polyphenoloxidase.

Zusammenfassung

Bemerkungen zur Anatomie und über die Wirkungsweise des byssogenen Apparates von *Chlamys varia* L.

Der Byssogenapparat von *Chlamys varia* L. besetzt den meisten Teil des Fusses; er besteht aus zwei Drüsen: eine Enzymdrüse (polyphenoloxydase) und eine Phenolproteinedrüse. Diese Produkte sind in die behaarten Fussespaltung und zwischen die Lamellen der wurzel gerade ausgeschieden. Byssus erfolgt dem durch Polyphenoloxydaseaktion Tannen der Phenolproteine.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BROWN, C.H., 1952. — Some structural proteins of *Mytilus edulis*. *Quart. J. micr. Sci.*, 93, 4, pp. 487-502.
- GERZELI, G., 1961. — Ricerche istomorfolologiche e istochimiche sulla formazione del bisso in *Mytilus galloprovincialis* L. *Pubbl. Stn. Zool. Napoli*, 32, 1, pp. 88-103.
- MERCER, E.H., 1952. — Observations on the molecular structure of byssus fibres. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 3, 2, pp. 199-204.
- PALLADINI, G. et LAURO, G., 1966. — Ricerche isotopochimiche sulle secrezioni mucose del piede di *Mytilus galloprovincialis* L. *Monit. Zool. Ital.*, 74, 1-3, pp. 49-66.
- PUJOL, J.P., 1967. — Formation of the byssus in the common mussel *Mytilus edulis* L. *Nature, G.B.*, 214, 5084, pp. 204-205.
- SMYTH, J.D., 1954. — A technique for the histochemical demonstration of polyphenoloxidase and its application to egg-shell formation in Helminths and byssus formation in *Mytilus*. *Quart. J. micr. Sci.*, 95, 2, pp. 139-152.
- YONGE, C.M., 1962. — On the primitive significance of the byssus in the Bivalvia and its effects in evolution. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 42, 1, pp. 113-125.