

OBSERVATIONS SUR L'APPAREIL BYSSOGÈNE DE *VENERUPIS PULLASTRA* MON.

par

Roger Mahéo

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

Résumé

L'appareil byssogène de *Venerupis pullastra* Mon. occupe une faible partie de la masse pédieuse. Il est formé de deux glandes : la glande byssogène principale, localisée en profondeur, élabore une protéine phénolique sécrétée au niveau de deux sillons qui convergent en un canal du byssus ; la glande byssogène secondaire occupe la partie antérieure du pied et sécrète une protéine phénolique et une polyphénoloxydase dans la rainure byssogène du pied. Le processus de mise en place du byssus est brièvement décrit ; la rainure pédieuse sert de moule ; les différents produits y sont mélangés, ce qui facilite le tannage de la protéine, donc le durcissement du filament avant sa libération.

Tous les travaux sur le développement larvaire des Mollusques Lamellibranches montrent le rôle primordial de la glande byssogène lors de la fixation de la larve véligère. Cet appareil de fixation reste fonctionnel pendant la période juvénile, puis régresse dans la plupart des groupes (Yonge, 1962). Il subsiste pourtant chez un certain nombre de Bivalves adultes. Il peut alors devenir complexe comme chez *Mytilus edulis* L. (Brown, 1952), l'appareil glandulaire compliqué correspondant à une fixation active et continue. Il peut aussi rester simple et correspondre à une fixation temporaire comme chez *Chlamys varia* L.

D'autres Bivalves ont été observés fixés occasionnellement par un byssus ; c'est, par exemple, le cas de la Palourde *Venerupis pullastra* Mon., espèce fouisseuse qui, la plupart du temps, est attachée par un byssus à un objet solide, pierre ou coquille (Quayle, 1949). Pour cette espèce, Quayle (1951) a donné une bonne description de l'appareil larvaire : à la fin du stade véligère, la glande byssogène occupe la plus grande partie de la masse du pied, mais elle n'a jamais été observée en connexion avec la rainure pédieuse. La communication s'établit lors de la fixation, ce qui permet le fonctionnement de l'appareil byssogène et la fixation de la larve. Par contre, l'appareil byssogène et le byssus de la Palourde adulte n'ont pratiquement pas été étudiés.

L'étude entreprise sur *Venerupis pullastra* nous paraît confirmer le rapport existant entre la simplicité ou la complexité du système glandulaire et du byssus et l'importance de la fixation dans le mode de vie des Lamellibranches.

Importance de la fixation.

L'exploitation d'un gisement naturel de *Venerupis pullastra* confirme les observations de Quayle : la récolte manuelle de 200 individus (36 à 52 mm de longueur et 46 mm en moyenne) enfouis dans le sable entre 20 et 60 mm de profondeur révèle que 89 p. 100 des animaux sont fixés par un byssus assez simple. D'autre part, l'étude expérimentale de la reconstitution du byssus, ayant porté sur 84 individus mesurant de 41 à 50 mm, montre une moyenne journalière de fixation de 73 p. 100, sans que l'on note au long des jours, de diminution significative du nombre d'individus fixés.

Bien que la fixation de la Palourde soit discrète, le fonctionnement de l'appareil byssogène peut donc être actif.

I. - Le byssus.

Il est toujours peu abondant et peut ne comporter qu'un ou deux brins (Pl. I, 1) ; il est alors formé de deux parties, une « racine » constituée par deux petites lames blanchâtres, localisées dans la partie profonde de la glande byssogène et un ou deux filaments, épais, uniformes, de section cylindrique ou ovale, en continuité avec la racine et adhérent au substrat. Si l'ancrage à un gravier ou une coquille est fait par 2, 3 ou même 5 filaments, les brins secondairement sécrétés sont fixés sur le premier filament par un anneau de matériel, l'autre extrémité étant collée au support (Pl. I, 2).

II. - L'appareil byssogène.

Techniques : nous avons utilisé les fixateurs, les colorations ainsi que les réactions signalétiques et histochimiques déjà indiqués pour l'étude de *Chlamys* (Mahéo 1968).

A. - ANATOMIE DU COMPLEXE PÉDIEUX.

Le pied proprement dit est une saillie musculaire située au-dessous de la masse viscérale. Le système musculaire, très important, est constitué par de nombreux faisceaux longitudinaux, obliques, dorso-ventraux et aussi transverses, ce qui assure une très grande mobilité de l'ensemble.

La glande byssogène occupe une faible partie (environ 20 p. 100) de la masse pédieuse (Fig. 1, 1) ; elle est localisée ventralement dans la zone médiane et antérieure du pied, au-dessous de la masse viscérale. Macroscopiquement, on peut distinguer :

— une portion blanchâtre, en forme de massue allongée horizontalement, située en profondeur, encastrée entre les faisceaux musculaires, communiquant avec la rainure pédieuse par un petit conduit dirigé obliquement vers l'avant ;

— une portion grisâtre entourant la partie antérieure du sillon pédieux longitudinal.

La fonction essentielle du pied est d'assurer l'enfouissement rapide de la Palourde ; l'animal se fixe ensuite à un support plus solide par la sécrétion et la mise en place d'un byssus.

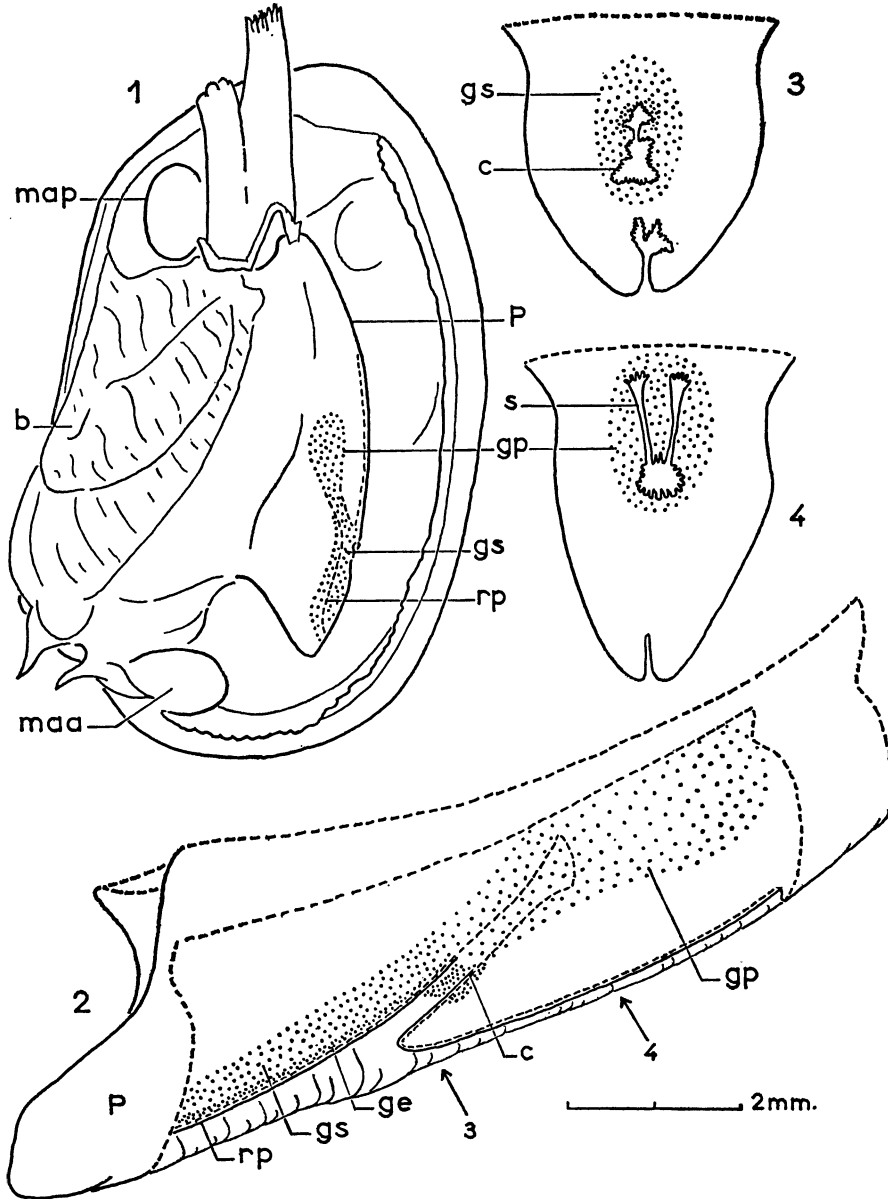


FIG. 1

Venerupis pullastra

1. Organes en place dans la valve droite. 2. Coupe sagittale schématique dans la moitié antérieure du pied. 3 et 4. Coupes transversales au niveau du canal (3) et de la glande byssogène principale (4).

(Echelle pour 2, 3 et 4).

b : branchie ; c : canal du byssus ; ge : glande à enzyme ; gp : glande byssogène principale ; gs : glande byssogène secondaire ; maa : muscle adducteur antérieur ; map : muscle adducteur postérieur ; P : pied ; rp : rainure pédieuse ; s : sillon.

B. - HISTOLOGIE DE L'APPAREIL BYSSOGÈNE.

L'observation de coupes s eries confirme l' tude macroscopique et montre que l'appareil byssog ne est form  de deux glandes (Fig, 1, 1 et 2).

1. *Glande byssog ne principale.*

Elle est localis e en profondeur,  troitement imbriqu e entre les fibres musculaires. Les cellules sont grandes (12   15 μ),   noyau volumineux,  laborant de nombreux petits grains qui sont s cr t s suivant le mode holocrine. Les produits de s cr tion cheminent vers des cryptes,   travers un  pith lium cili  (Pl. I, 4) ; ces cryptes s'ouvrent dans deux sillons tr s festonn s, allong s dans les plans dorso-ventral et ant ro-post rieur (Pl. I, 3) ; ces sillons vont en s'agrandissant vers l'arri re et fusionnent en un grand canal bord  dorsalement par un  pith lium cili , ventralement par un  pith lium simple. Les produits de s cr tion sont d vers s sur toute la longueur des sillons. Cette glande est histochimiquement complexe, produisant une prot ine ph nolique, mais aussi des mucopolysaccharides. L'ensemble de ces s cr tions diverses forme la racine du byssus.

2. *Glande byssog ne secondaire.*

Elle d bute au niveau de la d pression distale, un peu en arri re de l'extr mit  ant rieure du pied ; ce massif glandulaire entoure la rainure p dieuse et se prolonge jusqu'au niveau de la glande byssog ne principale, formant un manchon autour du canal qui la fait communiquer avec la rainure longitudinale du pied (Fig. 1, 1 et 2). Histologiquement, cette glande ne diff re pas de la glande byssog ne principale : les cellules sont volumineuses, s cr tant de nombreux grains qui cheminent vers la rainure p dieuse   travers un  pith lium cili . Les r actions histochimiques montrent que cette glande  labore une prot ine ph nolique et surtout des mucopolysaccharides complexes. De plus, une s cr tion de polyph noloxydase a  t  mise en  vidence dans l' pith lium cili  qui borde la rainure p dieuse jusqu'  la jonction avec la glande byssog ne principale, au niveau o  les sillons fusionnent en un canal.

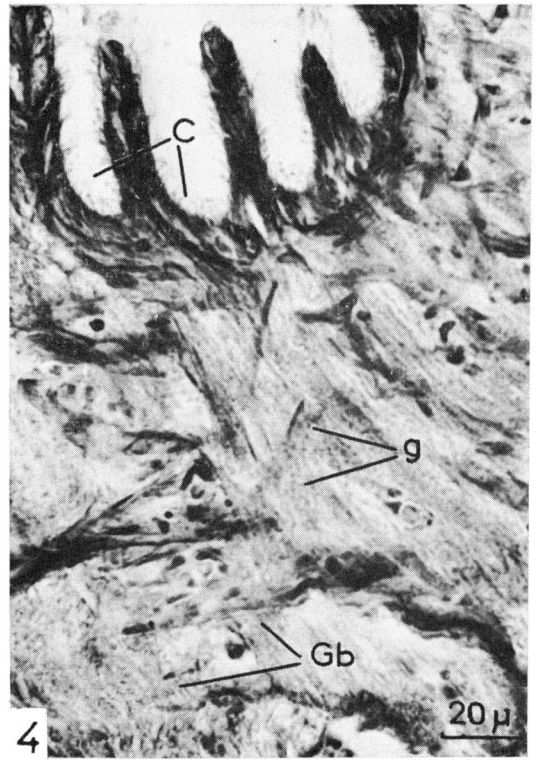
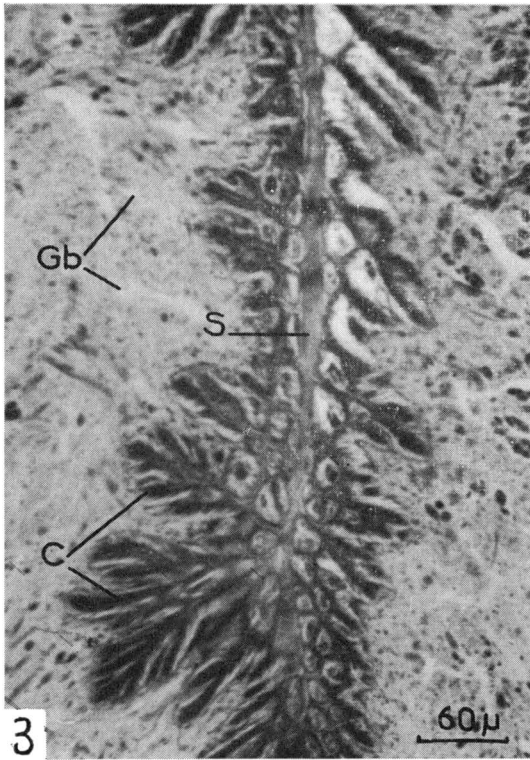
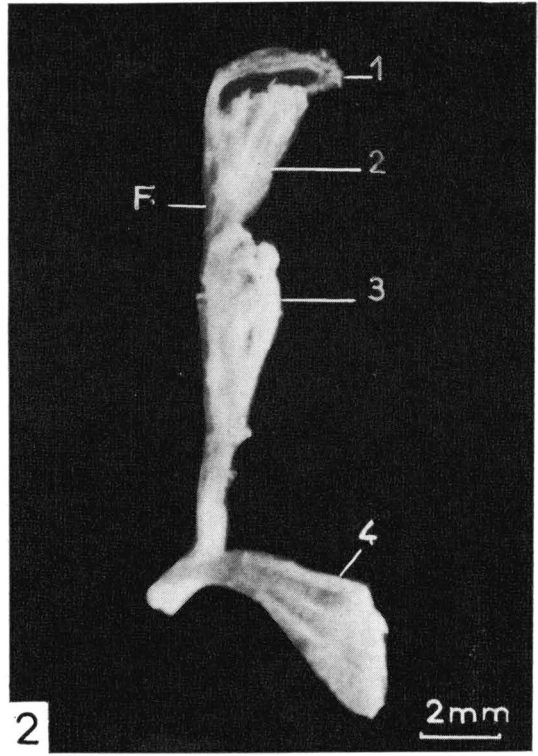
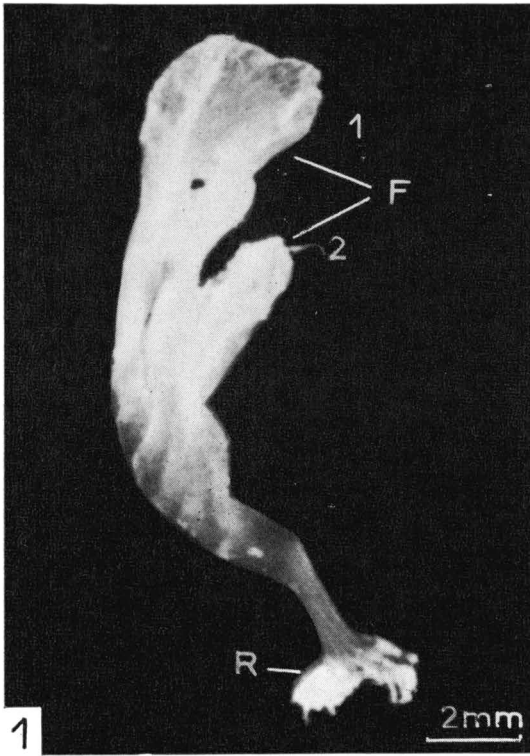
L'appareil byssog ne de *Venerupis pullastra* est donc form  d'une glande byssog ne principale  laborant une prot ine ph nolique s cr t e au niveau de deux sillons qui convergent et fusionnent en un canal et d'une glande byssog ne secondaire, en continuit  avec la pr c dente, s cr tant directement prot ine ph nolique et polyph noloxydase dans le canal et dans la rainure p dieuse ; mais il existe  galement une abondante s cr tion de polysaccharides complexes, intervenant plus ou moins directement au cours de la mise en place du byssus.

PLANCHE I

Venerupis pullastra

1. Byssus complet et simple (2 filaments). 2. Byssus complexe (4 filaments). 3. S cr tion dans un sillon de la glande byssog ne principale. 4. D tail de s cr tion dans un sillon.

C : crypte de s cr tion ; F : filament (1-2-3-4, ordre de pose des filaments) ; Gb : glande byssog ne principale ; g : grains de s cr tion ; R : racine ; S : s cr tion dans un sillon.



III. - Fonctionnement du complexe byssogène.

L'activité de fixation est secondaire par rapport à l'activité d'enfouissement. Lorsque la Palourde se fixe par un byssus, le pied, très mobile et extensible, explore le sédiment ; au contact d'un substrat dur, pierre ou coquille, l'extrémité antérieure du pied s'applique contre le support, au niveau de la dépression distale. Au bout de 10 à 15 minutes d'immobilité, parfois moins, le pied se relâche, libérant un gros filament fixé au support et en continuité avec la racine ancrée dans la glande byssogène principale. Pendant cette période, protéine phénolique, polyphénoloxydase et mucopolysaccharides sont sécrétés sur toute la longueur des sillons, du canal et de la rainure pédieuse qui sert de moule au filament, les lèvres étant comprimées l'une contre l'autre. Le battement des cils de l'épithélium doit favoriser l'amalgame des différents produits, notamment le tannage de la protéine par l'enzyme. Les mucopolysaccharides qui enrobent le byssus jouent probablement un rôle de lubrifiant au cours de la pose.

L'observation de nombreuses Palourdes fixées par un byssus permet de considérer cet appareil de fixation comme formé d'une racine, élaborée par une sécrétion continue mais lente de la glande byssogène principale et de filaments mis en place par une sécrétion discontinue de la glande byssogène secondaire.

Lorsque l'animal est amené à se déplacer, le byssus est relâché mais la racine reste en place et il en est de même après section du byssus au ras de la coquille : l'animal rejette le reste de byssus avant de se fixer. Le processus de tannage protéique s'arrêtant au niveau de la racine, la Palourde se maintient à son byssus par une contraction permanente des fibres musculaires pédieuses qui s'entrelacent autour du canal ; mais la fermeture des valves complète efficacement le maintien de l'animal à son byssus.

Conclusion.

Nos observations sur l'appareil byssogène de la Palourde *Venerupis pullastra* montrent un byssus simple (un seul gros filament en continuité avec une petite racine), sécrété par un appareil glandulaire peu différencié, composé de deux glandes de même structure, l'une sécrétant la protéine de la racine, l'autre la protéine et l'enzyme à action tannante du ou des filaments.

La fixation est plus ou moins temporaire, se produisant au contact d'un support solide, après l'enfouissement de la Palourde. La sécrétion d'un byssus peut aussi avoir lieu dans des conditions particulières, par exemple si l'animal est placé sur un substrat dur, empêchant l'enfouissement ; dans ce cas, la Palourde se fixe après une très longue exploration du substrat et de nombreuses tentatives d'enfouissement. Le byssus sécrété est toujours peu important, constitué par un ou deux filaments ; les périodes d'inactivité de pose peuvent être longues, ce qui est peut-être en rapport avec le mode de vie sédentaire de l'animal dans le sédiment.

L'anatomie de l'appareil byssogène adulte rappelle la structure

de l'appareil larvaire, notamment le canal faisant communiquer la glande byssogène principale avec le sillon pédieux. Il est possible que la glande byssogène principale qui occupe un très faible volume, soit la persistance de la glande larvaire. La glande byssogène secondaire semble une différenciation secondaire des tissus bordant la partie antérieure de la rainure du pied, sillon où sont moulés les filaments. Ce complexe glandulaire est donc très proche du système larvaire et on peut se demander quelle est, pour les Bivalves fouisseurs, l'efficacité du byssus en tant qu'appareil de fixation.

Summary

Observations on the byssogenous organ of *Venerupis pullastra*.

The byssus apparatus of *Venerupis pullastra* Mon. occupies a small part of the foot; it is constituted of two glands; the main byssus gland is located in the depth of the foot and supplies a phenol protein secreted into two slit-like byssus cavities which converge into a byssus canal. The subsidiary byssus gland lies anteriorly in the foot and secretes a phenol protein and a polyphenoloxidase into the ciliated byssus groove. The process by which the byssus is elaborated is described briefly; the foot groove waits on cast; the different products are mixed there, which makes easy the tanning of the protein, therefore the hardening of the thread before its release.

Zusammenfassung

Beiträge zur Kenntnis des byssogenen Apparates von *Venerupis pullastra* Mon.

Der Byssogenapparat von *Venerupis pullastra* Mon. besetzt einen geringen Teil des Fusses. Er besteht aus zwei Drüsen; die tiefe gelegene Hauptbyssogendrüse ausscheidet eine Phenolproteine in zwei Spalttungen, die in einen Byssuskanal zusammengehen; die Sekundärbyssogendrüse besetzt den Fussvorteil und ausscheidet eine Phenolproteine und eine Polyphenoloxydase in die Byssogenfussespaltung. Der Byssusausscheidungprozess wird kurzlich beschrieben; die Fussespaltung als Form dient; die verschiedene Produkte sind dort zusammengerührt, das das Protein tann leicht macht, nämlich die Faservertrocknung vor seinen Freimachen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BROWN, C.H., 1952. — Some structural proteins of *Mytilus edulis*. *Quart. J. micr. Sci.*, 93, 4, pp. 487-502.
- MAHEO, R., 1968. — Observations sur l'anatomie et le fonctionnement de l'appareil byssogène de *Chlamys varia* L. *Cah. Biol. Mar.*, IX, pp. 373-379.
- QUAYLE, D.B., 1949. — Movements in *Venerupis (Paphia) pullastra* Mon. *Proc. Malac. Soc. London*, 28, pp. 31-37.
- QUAYLE, D.B., 1951. — Structure and biology of the larva and spat of *Venerupis pullastra* Mon. *Trans. roy. Soc. Edinburgh*, 62, 1, pp. 255-297.