

Ultrastructure du sillon périostracal du Mytilidae des sources hydrothermales profondes du Pacifique oriental

Ultrastructure
Sillon périostracal
Mytilidae
Sources hydrothermales

Ultrastructure
Periostracal groove
Mytilidae
Hydrothermal vents

Henri PETIT ^a, Marcel LE PENNEC ^b, Jim MARTIN ^c

^a Baylor College of Dentistry, Dallas, Texas 75246, USA.

^b Laboratoire de Zoologie, Université de Bretagne Occidentale, Faculté des Sciences, 6, av. Le Gorgeu, 29287 Brest Cedex, France.

^c Electron Microscopy Laboratory, Baylor University Medical Center Dallas, Texas 75246, USA.

RÉSUMÉ

Le sillon périostracal du Mytilidae des sources hydrothermales du Pacifique oriental présente une configuration anatomique bien particulière. Le périostracum sécrété commence très profondément au sein d'un matériel pré-périostracal intracellulaire. La pellicule initiale dérive de membranes pré-périostracales enveloppant des particules de petites dimensions. La pellicule individualisée chemine alors entre les cellules génératrices. Pendant ce transit, elle est grossie d'apports similaires aux membranes pré-périostracales, et ce, jusqu'à l'extrusion pelliculaire au fond du sillon périostracal initial.

Après l'extrusion, la pellicule périostracale s'épaissit de façon régulière par des apports différents, issus, cette fois, des microvillosités des cellules épithéliales qui tapissent le sillon périostracal.

L'observation anatomique la plus remarquable tient à la présence d'une glande supplémentaire interposée avant la sortie du périostracum de la partie distale du manteau. Cette glande, d'une architecture complexe, semble déposer une couche supplémentaire sur une pellicule périostracale jusqu'à ce niveau homogène.

Le périostracum, après sa sortie du bord distal du manteau, reste une structure bilaminaire qui engendre l'organisation de la coquille.

Oceanol. Acta, 1988. Actes du Colloque hydrothermalisme Biologie et Écologie, Paris, 4-7 novembre 1985, 191-194.

ABSTRACT

Ultrastructure of the periostracal groove of the deep-sea hydrothermal vent Mytilid

The periostracal groove of the deep-sea hydrothermal vent Mytilid presents a particular anatomical structure. The periostracum originates deep within an intracellular pre-periostracal material. The initial pellicle derives from pre-periostracal membranes surrounding a granular material. The individualized pellicle then progresses between the generating cells where it is coated until its extrusion in the growing periostracal groove.

After extrusion, the periostracal pellicle is regularly coated by material secreted by the microvilli of the adjacent periostracal groove cells.

The most remarkable feature is the presence of a supplementary gland, situated close to the point of exit of the periostracum from the distal mantle edge. It seems that this gland, of a complex architecture, is responsible for an additional layer of the formerly homogeneous periostracal until its junction with the developing shell edge.

Oceanol. Acta, 1988. Hydrothermalism, Biology and Ecology Symposium, Paris 4-7 November, 1985, Proceedings, 191-194.

INTRODUCTION

L'obtention de plusieurs échantillons du Mytilidae collectés au niveau de la dorsale Est Pacifique, sur le site du 13° N, nous a permis de réaliser une étude anatomique précise du manteau de ce bivalve et de vérifier ses relations avec le bord de la coquille en formation. Pour cette modiole, le manteau présente, à son niveau ventral, des zones de fusion entre la partie droite et la partie gauche. Elles délimitent des espaces au travers desquels des fonctions de communication avec le milieu extérieur peuvent s'exercer. Cependant, une bordure palléale reste visible tout le long des lobes du manteau, même au niveau des fusions. A l'extrémité de cette bordure palléale, on peut noter l'extrusion d'un périostracum brun clair. Pour cette étude, nous limiterons notre description à l'observation ultrastructurale du sillon périostracal et du périostracum.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons ont été reçus déjà fixés dans le glutaraldéhyde. Les techniques décrites par ailleurs (Petit *et al.*, 1979) ont été utilisées pour inclure des fragments de bords palléaux avec leur périostracum associé, dans de l'epon. Les prélèvements ont été effectués à six niveaux du bord palléal :

- bord palléal antérieur ;
- bord palléal ventral (deux prélèvements), en avant de l'ouverture du pied (donc au niveau de la fusion palléale antérieure) ;
- bord palléal ventral (deux prélèvements), à l'arrière de l'ouverture du pied (donc au niveau de la fusion palléale postérieure) ;
- bord palléal postérieur.

Les échantillons inclus ont été orientés et sectionnés, puis observés à l'aide d'un microscope électronique Philips EM 300 et d'un microscope électronique Jeol 100 CX II.

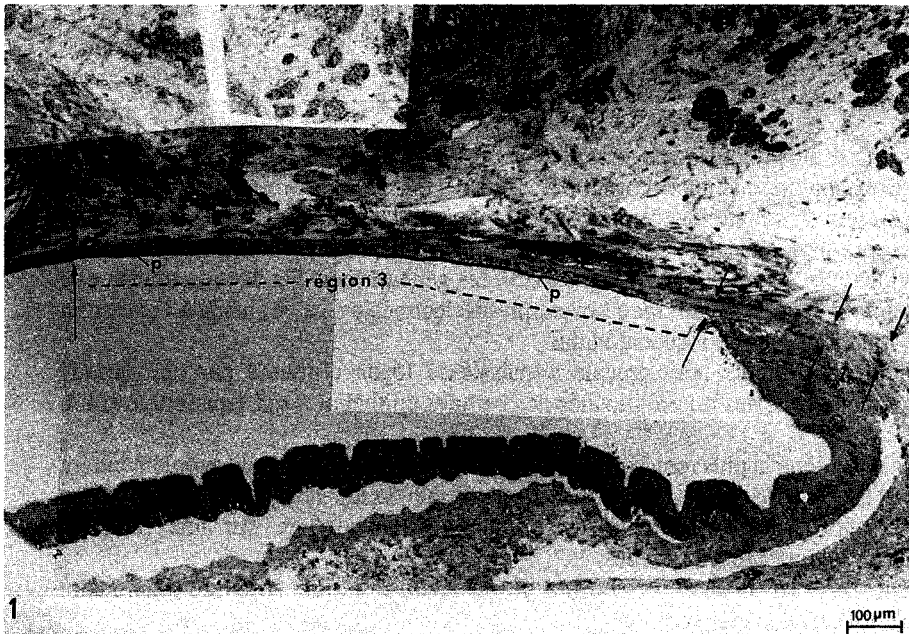
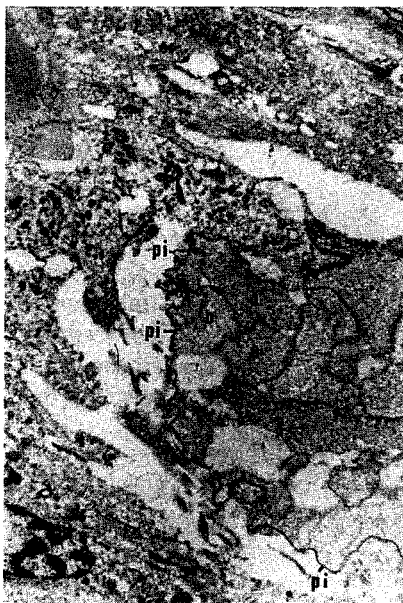


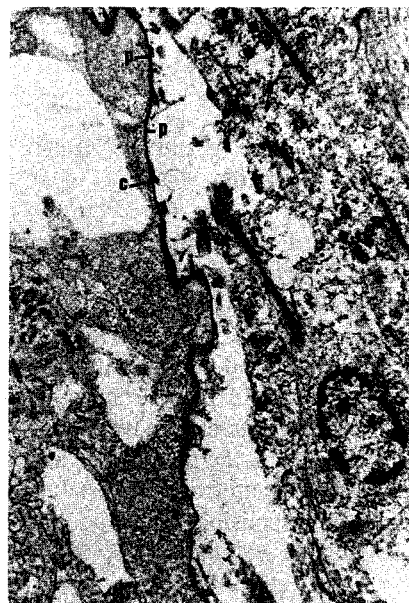
Planche 1

1 : Boucle de la glande périostracale. 1 : région du périostracum intracellulaire ; 2 : région du périostracum intercellulaire ; 3 : bilaminarisation du périostracum, p : périostracum.

1 : Periostracal gland loop 1 : intracellular periostracal area ; 2 : intercellular periostracal area ; 3 : periostracum bilaminar ; p : periostracum.



2



3

2 : Périostracum intracellulaire. Des organelles (o) au contenu finement granuleux, associées en grappes, semblent à l'origine intracellulaire du périostracum. Une membrane externe de ces organelles semble former une ligne sinueuse continue qui s'extérieore de la cellule sous forme de pèlicule initiale (pi).

2 : Intercellular periostracum. Granular "organelles" (o) seem to constitute the origin of the periostracum. An external membrane of these "organelles" forms a sinuous line which leaves the cell as an initial pellicle (pi).

3 : Périostracum intercellulaire. Le périostracum (p) devient intercellulaire et continue de recevoir des apports membranaires à partir des organelles formatrices. On observe une côte de croissance (c).

3 : Intercellular periostracum. The periostracum (p) becomes intercellular and continues to receive membranar material from the originating "organelles". A growth crest (c) is visible.

RÉSULTATS

Le sillon périostracal de ce Mytilidae profond présente une configuration anatomique bien particulière. En effet, on peut décrire six régions bien différentes pour le périostracum en formation, en maturation et en extrusion.

- région 1 : le périostracum peut être observé intracellulairement, puis ...
- région 2 : intercellulairement, avant de parcourir ...
- région 3 : un trajet initial intraglandulaire où l'une de ses faces reste attachée aux microvillosités d'une couche épithéliale, tandis que l'autre, libre, tenue à distance par l'espace glandulaire du sillon périostracal (espace parfois virtuel ?), fait face à une autre couche épithéliale qui dépose un glycocalyx épais.
- région 4 : après ce trajet, une nouvelle glande très particulière vient s'interposer entre le périostracum attaché

aux cellules épithéliales et le bord distal du manteau. Sur une longueur de 1 à 2 mm le périostracum reste fixé à la couche épithéliale pendant que le bord glandulaire s'amincit.

- région 5 : le périostracum est sans contact direct avec les cellules épithéliales de la glande, mais cependant pris entre la couche distale de l'épithélium glandulaire et la couche épithéliale déjà isolée dans la région 3 ; il peut recevoir des appositions glycolytiques sur ses deux faces.
- région 6 : l'extrusion du périostracum est achevée et la nappe périostracale s'échappe du bord distal du manteau pour se diriger, maintenant sans aucun contact cellulaire, vers le bord de la coquille en formation auquel elle est rattachée.

Le périostracum lui-même a pu être observé dans chacune de ces régions, dans tous les échantillons, jusqu'à son origine intracellulaire. C'est un matériel très dense aux

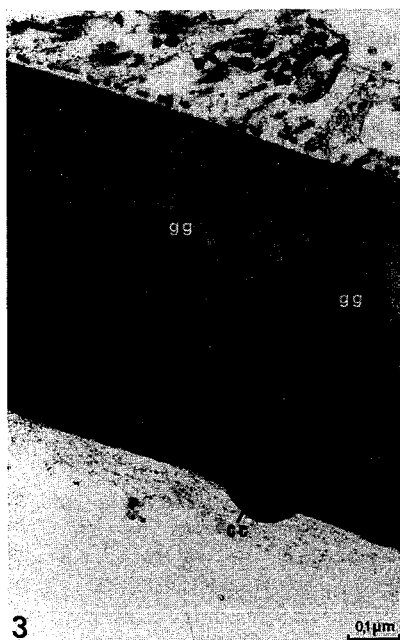
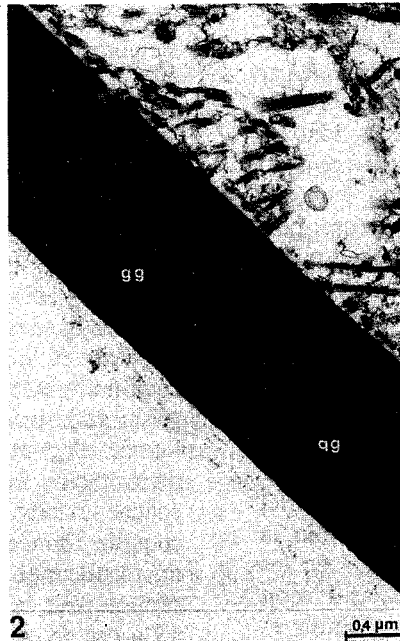


Planche 2

1 : Le périostracum continue de recevoir des appositions par les organelles originelles (o) sur une face. Sur l'autre face des cellules épithéliales à microvillosités longues et centrées sur un axe de microfibrilles (mf) déposent un glycocalyx dense.

1 : The periostracum continues to receive material on one face from the originating "organelles" (o). On the other face, epithelial cells with long microvilli (mf) based on a microfibrillar axis lay down a dense glycocalyx.

2 : Le périostracum devient bilaminaire. gg : glycocalyx granuleux déposée par les cellules épithéliales.

2 : The bilaminar periostracum is now bilaminar. gg : granular glycocalyx laid down by the epithelial cells.

3 : Le périostracum bilaminaire est toujours fixé aux cellules épithéliales. cc : côte de croissance ; gg : glycocalyx granuleux.

3 : The bilaminar periostracum is still attached to the epithelial cells. c : growth crest ; gg : granular glycocalyx.

4 : Le périostracum prend sa forme définitive bilaminaire. mi : minéralisation intrapériostracale.

4 : The periostracum assumes its definitive bilaminar structure. mi : intraperiostracal mineralization.

électrons, qui paraît dériver intracellulairement de membranes entourant des organelles au contenu finement granulaire. Ces organelles formatrices sont initialement groupées, et le périostracum apparaît comme un renforcement superficiel partiel de la membrane de l'organelle formatrice initiale (pl. 1 : 1, 2), là où les organelles n'interfacent pas. Dès lors le périostracum est individualisé. Il poursuit son cheminement particulièrement sinueux et son accroissement discret en densité et en épaisseur pendant son trajet intracellulaire. Rapidement, il s'extériorise pour devenir intercellulaire (pl. 1 : 1, 3). Au cours de ce trajet, les organelles identiques aux organelles initiales formatrices peuvent être observées, accolées au périostracum intercellulaire. Les cellules qui enserrant le périostracum en formation ne présentent pas de microvillosités. La masse périostracale reste homogène et ne semble former qu'un dérivé membranaire épaissi. Plus loin (toujours dans la région 2), une des faces du périostracum reste en contact avec des cellules de même type que précédemment, alors que l'autre face reçoit des appositions de matériel glycocalytique par le truchement de microvillosités longues et fortement armées de microfibrilles (pl. 2 : 1, 2). Plus loin, le périostracum entre dans la région 3. Assez rapidement, on peut observer deux types de densité dans le matériel périostracal : une couche tout d'abord très épaisse, plus claire aux électrons, est recouverte d'une couche très mince et fortement dense aux électrons (pl. 2 : 4). Sur la couche externe sombre, un dépôt glycocalytique granuleux assez épais peut être régulièrement observé. Au niveau de la région 4, sous la deuxième glande, le périostracum est encore en contact avec une couche de cellules épithéliales très comparables aux précédentes avec leur longues microvillosités organisées autour d'un axe de microfibrilles. A ce niveau, les épaisseurs de matériel sombre et clair sont à peu près équivalentes. Plus loin, le périostracum (région 5) n'est plus en contact avec les cellules par des processus microvillositaires, mais il reçoit sur ses deux faces des dépôts glycocalytiques. Enfin, le périostracum qui s'extrude (région 6) est libre et bilaminaire.

Tout au long de ce trajet complexe, on peut observer des côtes ou lignes incrémentales (pl. 1 : 3 ; pl. 2 : 3) qui semblent bien en rapport avec un rythme biologique.

Enfin, dès la région 3 (pl. 2 : 4), on peut observer des phénomènes de cristallisation au sein du gel périostracal.

RÉFÉRENCES

- Beedham G.E., Owen G., 1965. The mantle and the shell of *Solemya parkersoni*, Protobranchia, Bivalvia, *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 144, 405-430.
- Bevelander G., Nakahara H., 1967. An electron microscope study of the formation of the periostracum of *Macrocallista maculata*, *Calc. Tiss. Res.*, 55-67.
- Hillman R.E., 1961. Formation of the periostracum in *Mercenaria mercenaris*, *Science*, 134, 1754-1755.
- Petit H., Davis W.L., Jones R., 1979. Morphological studies on the periostracum of the fresh-water mussel *Amblema*, Unionidae, *Tiss. Cell.*, 11, 633-642.
- Saleuddin A.S., 1974. An electron microscopic study of the formation and structure of the periostracum in *Astarte Bivalvia*, *Can. J. Zool.*, 52, 1463-1471.
- Taylor J.D., Kennedy W.J., 1969. The influence of the periostracum on the shell structure of bivalve molluscs, *Calc. Tiss. Res.*, 3, 274-283.
- Wada K., 1968. Electron microscopic observations of the formation of the periostracum in *Pinctada fucata*, *Bull. Natl. Pearl Res. Lab.*, 13, 1540-1560.

Ces petites aiguilles se rencontrent dans la partie claire du périostracum en maturation.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le périostracum et le sillon périostracal de la modiole profonde diffèrent sensiblement de ceux des autres bivalves littoraux étudiés par divers auteurs (Beedham, Owen, 1965; Bevelander, Nakahara, 1967 ; Hillman, 1961 ; Petit *et al.*, 1979 ; Saleuddin, 1974 ; Taylor, Kennedy, 1969 ; Wada, 1968). Le système glandulaire est ici beaucoup plus complexe, comprenant deux appareils glandulaires successifs intégrés. La naissance de la pellicule périostracale diffère de la formation pelliculaire d'*Amblema*, autre bivalve que nous avons étudiés précédemment (Petit *et al.*, 1979). Au lieu d'être une sécrétion membranaire d'une cellule intercalaire, la formation de la pellicule de la modiole commence au sein des cellules, à partir de membranes d'organelles. Le trajet périostracal possède de ce fait un trajet intracellulaire, suivi d'un trajet intercellulaire avant d'être libéré sur une face, puis de recevoir un apport glandulaire nouveau, être libéré sur ses deux faces au sein du sillon périostracal terminal, pour devenir enfin le périostracum libre qui rejoint le bord coquillier.

Le périostracum du Mytilidae ne contient que deux couches, alors que celui d'*Amblema* en contient trois. Pour *Amblema*, la formation du bord distal de la coquille comprend une protection extérieure (le périostracum externe qui devient le périostracum attaché à la surface de la coquille formée), une couche en formation organisant les prismes, dérivée du périostracum moyen, et une couche interne organisatrice de la nacre initiale dérivée du périostracum interne. Chez la modiole, on observe une couche externe protectrice attachée à la surface de la coquille formée et une couche interne qui organise les microstructures du bord distal. Cette dernière est une nacre, comme pour la couche interne d'*Amblema*. Par contre, il n'y a pas de couche moyenne et nous n'avons pas observé de prismes dans la surface de la coquille.

Ainsi, l'étude du périostracum du Mytilidae des sources hydrothermales a montré la formation complexe d'un périostracum à deux couches qui naît profondément au sein des cellules du bord distal du manteau, s'enrichit de dépôts glycocalytiques et de sécrétions à deux niveaux avant de contribuer à organiser et à former la coquille.