

LES HUITRES ET LE CALCAIRE

PAR

Gilbert RANSON

(Avec 17 planches hors-texte)

La structure de la coquille des Huîtres est connue depuis fort longtemps; de nombreux auteurs l'ont étudiée. On sait qu'elle est assez particulière. En effet, la coquille des Lamellibranches en général, est formée d'une couche externe, prismatique et d'une couche interne, la nacre. La première est recouverte d'une cuticule épidermique, non calcifiée, très sclérifiée, brune, appelée périostracum. Une coquille comprend donc généralement trois couches distinctes : épidermique, prismatique, nacrée ou perlière.

Dans les deux valves des Huîtres, ce sont les couches internes qui prédominent; elles sont appelées : couches sub-nacrées. On ne peut pas parler, pour les Huîtres, de couches nacrées car dans la nacre, on le sait, le calcaire se trouve sous forme d'aragonite; les couches en question de la coquille des Huîtres ne contiennent que de la calcite (sauf la couche sous-musculaire qui est aragonitique).

Bien qu'il soit difficile de le mettre en évidence, le périostracum existe bien à la surface extérieure des deux valves. La valve supérieure seule présente une couche prismatique. Quelques espèces seulement (comme *O. megodon*, *O. crista-galli*) en présentent aux deux valves.

Mais il existe dans la coquille des Huîtres une autre formation importante, quelquefois absente, mais souvent très développée. C'est la couche blanche d'aspect crayeux. Chaque couche, plus ou moins épaisse, se trouve interposée entre deux lamelles de substance sub-nacrée. L'espace compris entre deux lamelles de cette dernière est parfois vide ou rempli d'eau; on lui donne alors le nom de « chambre ». Par généralisation on parle de « chambres crayeuses » pour désigner les couches blanches. Cette dénomination laisse supposer qu'il s'agit d'espaces remplis secondairement par de la substance crayeuse. Ce n'est pas exact. Lorsqu'on assiste à la

naissance de la couche crayeuse (on dit plus souvent dépôt crayeux), comme nous le verrons, on s'aperçoit nettement qu'il n'y a pas de « chambre » formée, mais sécrétion lente d'une masse calcaire blanche qui s'épaissit progressivement et qui, à un moment donné, est recouverte par une lamelle sub-nacrée.

On connaît, depuis longtemps, la région exacte du manteau qui secrète chaque partie de la coquille de l'Huitre. Mais on connaît moins bien les conditions de la sécrétion du calcaire par ce Mollusque. Le problème du rapport de la matière organique au calcaire, lors de la formation des divers éléments de la coquille, est lui-même, bien loin d'être résolu. La plus grande confusion règne à leur sujet. C'est ainsi que l'on confond souvent périostracum et conchyoline, deux productions absolument différentes. D'une manière générale, on croit que la nacre (ou la couche sub-nacrée) est formée d'assises horizontales de matière calcaire alternant avec de minces feuilletts organiques de conchyoline, ce qui est absolument erroné.

Des auteurs croient voir dans la coquille, à certains grossissements, des cristaux de calcite ou d'aragonite, alors qu'il s'agit toujours de productions organo-calcaires. Nous ne savons pas encore à quelle échelle sont les cristaux dans leur liaison intime, chimique, avec la protéine, substratum de la formation calcifiée.

C'est sur ces questions que mes recherches ont porté. C'est le résultat de mes observations et expériences que je vais exposer sous le titre général du présent travail.

AVERTISSEMENT.

Depuis le jour où j'ai remis le manuscrit du présent travail à M. le Directeur CAPART, des travaux importants ont été publiés sur les formations calcaires des Mollusques. Les auteurs en sont : WILBUR (K. M.) et YONGE (C. M.) (*Physiology of Mollusca*, vol. I, 1964), puis GALT-SOFF (P. S.) (*The american Oyster, Cr. virginica* GMELIN; *Fishery Bulletin*, vol. 64, 1964). Ces auteurs continuent, comme les anciens, à considérer les prismes comme des cristaux, enrobés dans une matrice organique. J'insiste sur le fait que pour eux la matrice organique est l'enveloppe du prisme et que cette matrice organique serait la conchyoline. En fait il s'agit là des fourreaux des prismes et la substance dont ils sont constitués n'a aucune affinité pour le calcaire. C'est de la substance périostracale; ce n'est pas de la conchyoline.

Ces auteurs, comme les anciens, n'ont pas vu que les prismes et toutes les autres formations calcaires étaient des combinaisons organo-calcaires avec un substratum organique, substance fondamentale qui tient sous son pouvoir la forme générale de la production, la dispersion et le mode

cristallin du calcaire combiné à elle. Le substratum organique, en combinaison étroite avec le calcaire, est la conchyoline.

Pourquoi les auteurs n'ont-ils pas vu ce substratum de la partie calcifiée en la traitant par un acide. Pour qu'il soit visible il faut le colorer, en ajoutant du bleu Poirier à la solution acide. Sans quoi, il passe inaperçu.

Les chimistes ont analysé l'ensemble : conchyoline et fourreaux des prismes. C'est pourquoi la plus grande confusion règne dans ce domaine. ROCHE (J.), RANSON (G.), EYSSERIC-LAFON (M.), 1951, ont donné la teneur en acides aminés des productions calcaires de certains Mollusques. Mais ils n'ont pas séparé la conchyoline du substratum des prismes de la substance périostracale des fourreaux. Un fait est cependant intéressant dans leur travail : ils ont analysé séparément la couche prismatique et la couche nacrée de l'Huître perlière. Bien qu'ils n'aient pas fait la séparation des deux substances dans la couche prismatique, le résultat peut être retenu parce que la couche nacrée, elle, ne présente pas de substance périostracale associée et son substratum organique est semblable à celui des prismes. Il apparaît alors que les hautes concentrations en tyrosine et glycine, trouvées dans la couche prismatique, sont le fait de la présence de la substance périostracale des fourreaux.

Dans le présent travail, j'ai mis les choses au point. Mais dans mes publications antérieures, j'ai malheureusement employé le terme de « matrice organique » pour désigner le substratum organique. C'est une grave erreur de ma part qui a augmenté la confusion. En effet, WILBUR m'a écrit qu'il était d'accord avec moi sur le fait que la matrice organique dirigeait la dispersion et le mode de cristallisation du calcaire dans la coquille. Il a même écrit une Note spéciale sur la question, en collaboration avec WATABE (1960). Or je me suis aperçu, quelque temps après, que nous ne parlions pas le même langage et que sous le même nom, nous voulions parler de choses totalement différentes. C'est très important, c'est même fondamental. Ces auteurs parlent des fourreaux enveloppant les prismes, substance sans affinité pour le calcaire (GALT-SOFF fait de même) alors que je parle de substratum organique des prismes eux-mêmes, c'est-à-dire de la vraie conchyoline de la couche prismatique.

J'insiste sur le fait que les auteurs n'ont pas vu ce substratum organique des formations calcaires, que j'ai mis en évidence. C'est toujours de lui et de lui seul dont il s'agit, dans mes publications antérieures, lorsque je parle de « matrice organique ».

Si nous comparons cette formation calcaire (combinaison organo-calcaire) des Mollusques avec toutes les autres formations calcaires des êtres vivants puis avec les formations vivantes produites sous l'action de substances étrangères, autres que le calcaire, nous sommes amenés à des conclusions très intéressantes. J'y fais allusion ici. Mais j'y reviendrai plus tard.

LE PERIOSTRACUM EST UNE SECRETION ORGANIQUE
SANS AFFINITE POUR LE CALCAIRE.
IL N'EST JAMAIS CALCIFIE.

En 1926, dans un travail important, mais au titre modeste : « Quelques études sur *Gryphaea angulata* », Henry LEENHARDT a montré qu'il existe un périostracum chez les Huîtres, au manteau pourtant rétractile. Il confirme les observations de NATHUSIUS-KÖNIGSBORN qui avait interprété une membrane comme un périostracum en formation; et de RAWITZ qui avait observé la présence d'un « epicuticula » dans le sillon externe du manteau d'*Ostrea*.

LEENHARDT attire l'attention sur le fait que cette formation est ici bien différente de ce qu'elle est chez d'autres Lamellibranches, en particulier chez la Moule. Chez les Huîtres, dit-il, ce n'est pas une formation épaisse et cornée, mais une fine membrane molle.

C'est en effet, à l'origine, comme j'ai pu m'en rendre compte, une fine membrane molle; mais elle devient dure et cornée par la suite.

J'ai scié une petite portion du bord de la coquille et replacé l'Huître vivante dans l'eau de mer. J'ai pris soin, bien entendu, de ne pas blesser le manteau. Au microscope binoculaire, l'objectif plongeant dans l'eau, j'ai vu prendre naissance, lorsque le manteau s'est étalé, cette membrane, dans le fond du sillon marginal externe du manteau. Elle est littéralement en continuité avec les tissus producteurs de cette phase protoplasmique. Elle épouse la face interne de la lame extérieure du bord du manteau puis se recourbe et vient épouser toute la surface extérieure libre du manteau. Elle vient enfin s'accoler au bord intérieur de la coquille, à l'endroit où cette dernière a été sciée. Cette opération effectuée, le manteau continue à s'étaler légèrement. On peut constater qu'ainsi l'épithélium extérieur de toute la portion marginale du manteau est protégé du milieu extérieur par cette membrane périostracale. Par suite, toute la zone de contact entre le reste du manteau et la paroi interne de la coquille se trouve, elle aussi, isolée du milieu extérieur.

Il semble bien que ce soit là la fonction essentielle du périostracum chez tous les Lamellibranches. Les divers éléments formateurs de la coquille sont sécrétés et se combinent de ce fait, à l'abri du milieu extérieur. Les réactions qui ont lieu hors des tissus du manteau, entre les produits sécrétés par ce dernier, s'effectuent donc néanmoins en milieu clos.

Le périostracum recouvre d'une mince pellicule toute la surface extérieure des deux valves des Huîtres. Il est impossible de l'isoler avec des aiguilles. Mais il suffit de mettre un très petit morceau de la coquille, après l'avoir bien lavé, dans de l'eau de javel et de voir au microscope binoculaire, à fort grossissement, la réaction, pour se rendre compte qu'une légère membrane organique le recouvre extérieurement. Dans certains cas, chez certaines espèces où la couche prismatique sous-jacente

(de la valve supérieure) est continue, il recouvre totalement la surface de la valve supérieure. Mais chez les espèces où la couche prismatique est en écailles, il recouvre ces écailles et forme dans ce cas une couche discontinue. A chaque arrêt de croissance, l'animal le rompt et le colle de nouveau à la bordure de la coquille avant la sécrétion d'une autre lamelle prismatique.

Le périostracum des Lamellibranches est une production très spéciale, une phase protoplasmique qui demeure toujours purement organique. Dans l'eau de javel il est détruit assez rapidement et totalement. Il n'a pas d'affinité pour le calcaire; il n'est jamais calcifié. En cela il diffère totalement de la conchyoline qui est le substratum organique de la partie calcifiée de la coquille.

Les deux valves des Huîtres sont reliées l'une à l'autre par le ligament, seul élément de leur charnière. Le ligament est en continuité avec le périostracum. Il a la même constitution que ce dernier; ce n'est pas de la conchyoline. Il est toujours purement organique; il n'est jamais calcifié.

LA COUCHE PRISMATIQUE EST UN COMPLEXE :
PRISMES DE CONCHYOLINE, CALCIFIES;
FOURREAUX, DE SUBSTANCE PERIOSTRACALE, JAMAIS CALCIFIES.

En principe, seule la valve supérieure des Huîtres présente une couche prismatique. Chez certaines espèces, à prismes très courts, la couche est presque continue sur la surface extérieure de la valve supérieure. Mais d'une façon générale, elle est formée de lamelles, plus ou moins longues, plus ou moins épaisses, qui ne se poursuivent pas; elles sont séparées les unes des autres au fur et à mesure de la croissance de la coquille; elles sont sécrétées dans des plans un peu différents. Elles se présentent comme des écailles que l'on détache facilement. Elles sont plus ou moins bien développées; cela dépend des conditions dans lesquelles a vécu l'animal : fonds battus par les marées, fonds qui ne découvrent pas, avec toutes les variantes réalisées. Dans la zone côtière, elles sont, en plus ou moins grande partie, détruites au cours du temps; de telle sorte que chez certains échantillons on ne trouve plus que les marginales, récemment formées.

La couche prismatique a été beaucoup étudiée. SCHMIDT en 1921 et 1931, a donné la liste des auteurs qui en ont parlé avant lui et il fait une belle étude de la couche prismatique de la coquille d'*Ostrea edulis*, sans trop insister cependant sur son mode de formation. Il a étudié plus particulièrement ses caractères cristallographiques.

Il semblerait qu'il n'y ait plus rien à dire sur le sujet. Et pourtant toute la question est à reprendre aussi bien pour les Huîtres que pour les autres Lamellibranches. On n'a pas encore compris la constitution ni le mode de formation de la couche prismatique, pas plus d'ailleurs

que la constitution ou le mode de formation des autres couches calcaires des Mollusques.

Dans les travaux modernes, on considère toujours les fourreaux des prismes comme de la conchyoline, alors qu'ils sont constitués uniquement de substance périostracale qui n'a aucune affinité pour le calcaire. Périostracum et conchyoline sont deux substances totalement différentes. Le premier, nous l'avons vu, est une sécrétion qui ne joue qu'un rôle de protection. La seconde, à l'abri du précédent, est constructrice de la coquille du fait de ses qualités, de ses affinités toutes particulières pour le calcaire, liées très certainement à sa structure moléculaire, puisqu'en se combinant avec le calcaire, elle donne à ses constructions des formes spécifiques.

Les auteurs (sauf BIEDERMANN, dont je dirai l'opinion plus loin) ont pensé qu'à l'intérieur des fourreaux, les prismes étaient constitués par du calcaire seulement. Le prisme serait pour eux, le fait d'un processus de cristallisation du calcaire seul. C'est une conception absolument inexacte. Les prismes, comme toutes les formations calcifiées des Mollusques, sont des combinaisons organo-calcaires.

Les auteurs n'ont pas tenu compte du fait, en ce qui concerne les prismes en particulier, qu'on pouvait mettre en évidence par des techniques simples, le beau substratum organique qu'ils possèdent et qui en est l'élément fondamental. Ils ont considéré les fourreaux comme étant la substance formatrice des prismes. On se demande comment on a pu persister dans cette erreur jusqu'à nos jours.

MOYNIER DE VILLEPOIX, en 1893, dit au sujet des prismes de l'Anodonte : « Comment se forment ces derniers ? Il est assez difficile de se prononcer à cet égard d'une façon définitive. J'ai déjà indiqué qu'ils ont, sans contredit, pour origine des sortes de cavités éparses à la surface interne du périostracum, dans le contenu réfringent desquelles s'opère la dissociation du calcaire qui cristallise, et de la conchyoline qui constitue l'enveloppe du cristal, l'alvéole du prisme ». Ainsi pour cet auteur le prisme est du calcaire cristallisé à l'intérieur de son fourreau. Le fourreau est, pour lui, de la conchyoline.

Si, de cet ancien travail, nous passons aux travaux récents, nous ne trouvons pas de différence essentielle dans l'explication de la forme et de la constitution des prismes. Ainsi dans son magnifique travail de 1961, K. Wada s'exprime ainsi : « The prismatic layer is mostly composed of a honeycomb like aggregations of polygonal prismatic chambers about 5-100 μ in diameter, in which calcite crystals are piled up alternately with organic matter. The crystals exhibit, in general, spindle or tabular shape, and are less than 2 μ in size. However, since organic matter sandwiched between adjacent chambers elongates as thick perpendicular wall from the outer side of the layer toward the inner side, the layer is predominant in columnar structure rather than laminary structure. Various stage of calcification are found in different parts of the same prismatic layer and crystalline material is also revealed in organic substance ».

Donc, pour cet auteur également, la matière organique est le fourreau du prisme délimitant une chambre dans laquelle le calcaire est cristallisé.

Charles GRÉGOIRE, en 1961, s'exprime ainsi, dès la page 3, dans son introduction : « Comme on le sait, la conchyoline de prisme comprend le matériel organique comprimé par la croissance des ébauches cristallines des prismes et constituant des fourreaux à ces derniers ». Page 6 de ce même travail nous lisons : « Cette striation peut subsister après un séjour prolongé (9 jours et davantage) des groupes de prismes dans l'acide chlorhydrique à 3 % (fig. 6). L'intérieur des fourreaux progressivement vidés de leur contenu minéral, ne montre aucune trace de structure pouvant correspondre à des membranes organiques tendues transversalement ».

Enfin à la page 16, Charles GRÉGOIRE traite tout spécialement de la question : « Sur la présence de matériel organique à l'intérieur des prismes ». Je dois le citer, parce qu'il fait un court historique intéressant et fait connaître le résultat de ses observations : « Les données de la littérature sont contradictoires à ce sujet. D'après von KÖNIGSBORN (1877), WATABE et WADA (1956), des cloisons organiques seraient tendues transversalement entre les disques minéraux empilés des prismes. Selon RASSBACH (1912), l'intérieur des prismes serait exclusivement minéral. BIEDERMANN (1901), RÖMER (1903) et SCHMIDT (1932) n'ont pas observé de cloison et admettent l'existence de traces de conchioline ou de fines membranes discontinues à l'intérieur du calcaire. Pour RANSON (1952) un prisme est constitué d'un empilement de lamelles organiques calcifiées. Les modalités techniques utilisées dans le présent travail n'ont pas mis en évidence de cloisons organiques intraprismatiques ».

Et cependant les belles observations de BIEDERMANN auraient dû servir de base aux auteurs. Tout d'abord il a compris que le fourreau des prismes était formé de substance périostracale. Mais, pour lui, le développement d'un prisme ne se produit pas à l'intérieur d'un espace creux, clos de toutes parts par du périostracum. Chaque prisme, explique-t-il, constitue une formation qui s'accroît par dépôts successifs d'une nouvelle couche de substance, donc par apposition; il n'est donc pas possible de séparer la substance organique du prisme de celle du fourreau qui l'enveloppe. Pour lui, bien entendu, le périostracum est de la conchyoline et la membrane périostracale extraordinairement mince qui sort du pli du bord du manteau s'épaissit par dépôt de nouvelles couches de substance, mais reste tout d'abord purement organique. C'est seulement à l'endroit de la courbe, sur le bord de la coquille, que commence le dépôt de calcaire sur des points situés assez loin l'un de l'autre. La substance organique continuant à se former, c'est là que commence à se déposer le calcaire sous forme de petits disques. C'est là que commence la formation des prismes. En ce qui concerne la croissance ultérieure longitudinale des prismes on doit constater, poursuit-il, qu'elle semble consister, comme le montrent les remarquables propriétés optiques de la substance prismatique, en une sorte de processus de cristallisation, en ce sens que chaque

couche prismatique grandit par le dépôt sans cesse renouvelé de fragments de substances organiques d'après les dimensions des espaces à sa disposition. Ces fragments s'ordonnent d'après des lois précises, en un véritable cristal.

Et il exprime cette idée très importante qu'il suffit qu'une substance organique et inorganique en mélange convenable soit sécrétée par l'épithélium du manteau si cette substance contient de quoi assurer la formation des prismes comme également celle d'une substance de liaison organique. Il précise bien sa pensée en disant que la forme des prismes est causée par un processus de cristallisation à l'intérieur de la substance fondamentale organique, molle. Mais pour lui, je le répète, il est impossible de séparer le revêtement organique de la coquille, le périostracum externe, de la substance fondamentale organique de la couche prismatique. Ainsi, pour lui, c'est au sein des couches périostracales successives que se ferait la cristallisation du calcaire produisant les couches prismatiques. C'est là la seule erreur de sa part. Il n'a pas vu que le périostracum et la substance donnant naissance aux prismes étaient deux choses différentes. Mais son grand mérite est d'avoir compris que le processus de cristallisation n'était pas un processus minéralogique ordinaire, que la cristallisation du calcaire avait lieu au sein d'une matière organique, qu'elle était donc quelque chose de très particulier. C'est pourquoi sa généralisation est très intéressante et demande à être résumée.

D'après BIEDERMANN, étant donnée sa conception de la constitution des prismes, il existe une concordance très frappante entre eux et, d'une part les spicules des Eponges calcaires, d'autre part les éléments du squelette si compliqué des Echinodermes. Bien entendu les formes prismatiques bien développées éveillent naturellement la supposition qu'il s'agit véritablement de cristaux. Il en est tout autrement pour les éléments des Eponges calcaires et des Echinodermes dont les formes, pour la plupart très étranges font penser à tout autre chose qu'à des cristaux ! Il croit devoir donner le nom de biocristaux aux prismes, sur la base de cette différence, de leur aspect très particulier. Mais, bien entendu, à mon avis, il n'en est rien, il n'y a pas de différence fondamentale entre toutes ces productions. L'aspect des prismes n'est dû qu'aux conditions particulières de leur formation.

Dans l'ensemble BIEDERMANN a voulu démontrer que les conceptions soutenues par les auteurs précédents, suivant lesquelles les productions calcifiées des Mollusques sont des matériaux conservant « l'empreinte » des cellules sous-jacentes du manteau, qu'elles restent sous l'influence morphologique des cellules sécrétrices, étaient fausses. Il pose correctement le problème en disant que les coquilles sont constituées de sécrétions émanant du manteau. Mais il subsiste la question de savoir comment ces formations coquillières si extraordinaires, caractérisées par leur forme, leur couleur et par leur structure en partie si compliquée, peuvent se produire à l'extérieur du manteau à partir de sécrétions constituées de substances organiques et inorganiques.

LE PRISME N'EST PAS UN CRISTAL,
MAIS UNE COMBINAISON ORGANO-CALCAIRE.
SA FORME EST SPECIFIQUE.

Contrairement à ce que pensent les auteurs, le prisme n'est pas un cristal ni une simple accumulation de microcristaux. C'est une combinaison organo-calcaire. Il possède un substratum spécial, fondamental, absolument différent de la substance périostracale.

Il s'agit de mettre ce substratum organique en évidence puis d'expliquer comment il est sécrété, ce qui nous amènera à comprendre comment cette sécrétion aboutit à la formation du prisme avec toutes ses particularités structurales.

En principe, j'ai toujours suivi le déroulement des réactions, au microscope, à de plus ou moins forts grossissements. C'est essentiel pour bien comprendre ce qui se passe réellement. On ne peut pas se contenter d'une interprétation plus ou moins subjective des résultats.

Prenons une lamelle de la couche prismatique d'une Huître et soumettons-la à l'action de l'eau de javel. Les fourreaux des prismes, constitués de matière organique non calcifiée, disparaissent plus ou moins rapidement. Nous sommes assurés que ces fourreaux n'ont rien à voir avec de la conchyoline, mais qu'ils sont de même constitution que le périostracum.

Les prismes se trouvent libérés. On peut dès maintenant les observer à loisir, de préférence en les plaçant dans une goutte de glycérine étalée sur une lame. On se rend bien compte qu'ils n'ont aucun lien avec les fourreaux totalement éliminés.

Si nous examinons certains d'entre eux qui montrent d'une façon très nette leur structure interne, nous voyons qu'ils sont constitués de petites plaques successives séparées par une rayure transversale, parfois assez épaisse, comme un petit bourrelet. On pourrait croire qu'il s'agit de plaquettes calcaires séparées par une membrane organique. Il n'en est rien. Le prisme est un tout, une unité; toutes les particularités intérieures que l'on y discerne : aussi bien ces grosses rayures transversales que les plus fines rayures granuleuses que l'on aperçoit entre deux grosses rayures, sont au sein d'un tout calcifié. En effet si on laisse ce prisme un certain temps dans l'eau de javel, il conserve son unité, il ne se subdivise pas en petites plaquettes comme cela arriverait si ces rayures transversales étaient organiques en contact avec le milieu extérieur. Le prisme est bien une unité organo-calcaire. Il s'agit maintenant de démontrer qu'il n'est pas constitué de calcaire seulement.

Si on le traite brutalement par de l'eau acidulée à l'acide acétique, les bulles qui se forment désorganisent tout et on ne voit aucun reste. On a l'impression d'avoir été en présence d'un élément purement calcaire. Mais déjà si l'on opère avec de grandes précautions, en plaçant le prisme dans une goutte de glycérine et qu'on y ajoute des traces d'eau acidulée, les bulles n'ont plus leur effet destructeur. La décalcification lente permet

d'obtenir un prisme absolument semblable à l'original, mais décalcifié. Cependant comme il a le même indice de réfraction que le milieu, il faut faire de grands efforts pour l'apercevoir dans cet état.

Si au lieu d'employer la solution d'acide acétique, nous utilisons le bleu Poirier acétique, nous obtenons un prisme décalcifié très apparent parce que coloré en bleu (virant au rose). C'est cela le substratum organique du prisme. C'est cela et cela seulement la conchyoline des prismes. Cette substance est absolument différente par son aspect et ses propriétés de celle des fourreaux des prismes qui, il faut bien s'en pénétrer, n'est pas de la conchyoline, mais de la substance périostracale sans aucune affinité pour le calcaire.

Dans cette phase purement organique, le prisme est encore une unité. Cependant on y voit une partie de la structure que l'on distinguait dans son intérieur, avant la décalcification. Ce sont surtout les raies transversales que l'on distingue. Elles ne forment plus des bourrelets granuleux, mais des lignes très fines qui se colorent en bleu. Entre ces lignes successives on ne distingue plus de granulations; cet espace est constitué d'une substance microscopiquement homogène. Si on déplace ce prisme organique avec une aiguille très fine, on voit qu'il est constitué d'une substance très légère, souple, qui reprend sa forme primitive quelle que soit la déformation qu'on lui fait subir. Dans tous les cas en le disséquant avec des aiguilles très fines on n'aboutit toujours qu'à le subdiviser en lambeaux. Il n'y a jamais rupture au niveau des raies transversales. On ne peut pas isoler des lamelles successives comme c'est le cas pour la substance subnacrée décalcifiée. C'est donc bien un tout, une unité.

Pourquoi les auteurs n'ont-ils pas vu le vrai substratum organique du prisme ? C'est parce qu'il s'agit d'une substance hyaline, transparente, très légère, très délicate, qu'elle est très facilement désorganisée par les traitements imposés par les diverses techniques de décalcification. Si on traite in toto la couche prismatique par l'eau acidulée, la décalcification des prismes produit des bulles qui expulsent plus ou moins complètement cette substance extrêmement légère, en lambeaux, en flocons, ayant le même indice de réfraction que le milieu. Quand la décalcification est terminée il reste très peu de substratum organique des prismes, à l'intérieur des fourreaux tandis que ces derniers subsistent dans leur totalité. Lorsqu'il en reste, c'est une substance hyaline qui ne se distingue pas. C'est la raison pour laquelle les auteurs ont pensé qu'à l'intérieur du fourreau, il y avait un « trou » rempli de calcaire cristallin, disparaissant sous l'action d'un acide. C'est une grave erreur aux conséquences que l'on soupçonne.

C'est parce qu'ils ont traité la couche prismatique « in toto » que ROCHE, RANSON, EYSSERIC-LAFON ont trouvé que les conchyolines des prismes sont plus riches en tyrosine et en glycolle que les conchyolines des nacres. Ils disent à ce sujet : « La pseudokératine des couches prismatiques se distingue par une teneur exceptionnellement élevée en tyrosine et en glycolle dans les trois espèces étudiées... Par ailleurs la teneur

élevée en tyrosine de la conchyoline de la couche prismatique suggère l'hypothèse que cet acide aminé y joue un rôle important dans la structure des fibres. Son oxydation en quinone permettrait en effet, comme l'a envisagé BROWN, pour le byssus et le périostracum de certains Mollusques, la formation de liaisons co-valentes entre chaînes peptidiques, au même titre que le processus biologique de durcissement de nombreuses scléroprotéines d'Invertébrés par tannage en présence d'un polyphénol. La question se poserait alors de savoir si ce processus est ou non limité à la protéine du périostracum et de la couche prismatique ». En ce qui concerne la couche prismatique, on comprend bien cette comparaison avec le périostracum, étant donné que la décalcification a laissé les auteurs en présence d'un complexe où les fourreaux des prismes constitués par de la substance périostracale sont présents.

Ainsi toute technique non appropriée, ne permet pas de voir le substratum organique du prisme décalcifié. Elle ne laisse que les fourreaux à observer.

Et pourtant c'est le substratum qui est porteur du calcaire. C'est à ce substratum qu'il faut s'adresser, et non aux fourreaux des prismes, si l'on veut comparer la conchyoline des prismes avec celle de la couche subnacrée. Il doit y avoir certainement une différence entre elles, quand l'une des couches est d'aragonite et l'autre de calcite. Pourquoi ? Si l'on comprend bien que nous sommes en présence d'une véritable combinaison organo-calcaire, nous devons admettre qu'il s'agit d'une protéine aux propriétés très spéciales et que des sécrétions par des zones différentes du manteau peuvent avoir des qualités différentes. Nous verrons, par exemple, que la sécrétion du muscle adducteur des valves des Huîtres est différente de celle du manteau; la première donne une formation aragonitique, la seconde une formation calcitique.

Le substratum organique du prisme a exactement la forme et le volume du prisme calcifié. Ce n'est pas du tout un tube dont le centre serait vide par suite de la décalcification. D'ailleurs son mode de formation nous montrera que la notion de « trou » dans lequel se trouverait la substance minérale, est fautive, quels que soient les stades que l'on envisage.

La conchyoline qui est l'élément fondamental de ce substratum organique possède donc des propriétés très particulières. Ce qui frappe, tout d'abord, c'est son extraordinaire affinité pour le calcaire. Lorsqu'on compare le prisme calcifié avec ce qu'il en reste après décalcification, cette substance hyaline, molle, très légère, on est étonné du contraste. Et pourtant cette substance a non seulement de grandes affinités pour le calcaire, mais c'est elle qui impose à l'ensemble une forme donnée, précise et qui plus est, une forme spécifique. Chaque espèce d'Huître a ses prismes particuliers. On pourra s'en rendre compte dans les planches qui illustrent ce travail, où j'ai reproduit les microphotographies des prismes d'un grand nombre d'espèces d'Huîtres. C'est une constatation fondamentale. Cela démontre bien que c'est le substratum organique qui est l'élément

essentiel du prisme, sans discussion possible. D'autre part, pour avoir une forme donnée, constante pour une espèce, il est nécessaire que cette protéine ait une organisation moléculaire spéciale, des molécules orientées.

Le substratum organique du prisme est un complexe comportant au moins deux phases. Mais la protéine qui en est l'élément essentiel, la conchyoline, possède donc la propriété de constituer avec le mucus porteur de calcaire, une combinaison organo-calcaire solide, ayant une forme particulière. Dans ces conditions j'ai pensé que c'était elle qui réglait également le mode cristallin du calcium.

* * *

Je voudrais répondre ici à une observation présentée par BIEDERMANN, faisant allusion aux expériences de MOYNIER DE VILLEPOIX. Ce dernier a élevé des Anodontes dans de l'eau sans calcaire; il a constaté que l'animal ne peut plus sécréter que des membranes de matière organique non calcifiées, se superposant l'une l'autre. BIEDERMANN fait remarquer (en réponse à STEPELL qui défendait toujours l'ancienne théorie du rôle des cellules sous-jacentes) que dans l'expérience de MOYNIER DE VILLEPOIX on aurait pu s'attendre à la formation d'une couche prismatique normale, mais avec des prismes décalcifiés, purement organiques. Nous verrons plus loin comment se forme la couche prismatique. Mais dès maintenant je puis dire pour répondre à cette objection, que la membrane sécrétée, qui va devenir la couche prismatique, est au moment de sa sécrétation une combinaison de substance périostracale et de conchyoline. Ces deux substances ne se séparent pas l'une de l'autre s'il n'y a pas apport de calcaire. Il ne peut donc pas y avoir, dans ce cas, de prismes purement organiques.

* * *

Dans la combinaison organo-calcaire qui constitue le prisme, c'est le calcaire qui établit le contact avec le milieu extérieur. La protéine est à l'abri de ce milieu. En effet, les prismes laissés dans l'eau de javel ne sont pas détruits. Seuls les acides les attaquent. Certaines Algues sécrétant des substances acides les perforent pour en utiliser le substratum organique, comme je l'ai montré dans un autre travail.

Si les cristaux de calcite ou d'aragonite étaient simplement enrobés dans le substratum organique, comme certains auteurs le pensent pour la conchyoline de la nacre, l'eau de javel détruirait la substance organique et les cristaux seraient libérés (comme sont libérés les prismes de leurs fourreaux, lorsqu'on traite la couche prismatique par l'eau de javel), ce qui n'a pas lieu.

C'est aux chimistes d'expliquer le mode de liaison du calcaire avec la protéine-substrat. C'est la connaissance de cette protéine et de la liaison du calcaire avec ses molécules qui nous permettra de comprendre les caractères généraux et les propriétés de la combinaison. Nous com-

prendrons alors seulement, pourquoi le calcaire est sous forme d'aragonite dans certains cas et de calcite dans d'autres. Mais pour l'instant, d'une manière générale, nous pouvons dire que le substratum organique de la formation calcitique a des qualités différentes du substratum organique de la formation aragonitique.

COMMENT SE FORMENT LES PRISMES.

En 1893, MOYNIER DE VILLEPOIX (d'accord avec les travaux anciens de MÜLLER et TÜLLBERG) dit avoir observé les différentes phases de la formation des prismes chez une jeune Anodonte. Il a vu apparaître, sur le périostracum au point correspondant exactement à l'extrême bord de la coquille, « des cavités arrondies ou irrégulièrement sinueuses, à contours nets, et dont le contenu jaunâtre et fortement réfringent donne à l'œil l'impression d'une substance colloïde. A mesure qu'elles s'éloignent du bord de la coquille, ces cavités augmentent en nombre. De plus en plus serrées, elles finissent par se rapprocher jusqu'au contact. Leurs contours deviennent alors nettement polygonaux. Quant à l'aspect de leur contenu, il change aussi peu à peu, dans les cavités les plus rapprochées du bord, on ne voit qu'une matière colloïdale jaunâtre et réfringente, sans aucune trace de cristallisation. Peu à peu, les cavités en s'éloignant du bord, prennent un double contour plus ou moins sinueux indice d'un commencement de séparation moléculaire qui s'accroît de plus en plus par la formation de couches concentriques. En même temps, la membrane limitante de la cavité devient de plus en plus distincte et forme des replis dirigés vers l'intérieur; son contenu devient granuleux. Finalement les cavités de plus en plus rapprochées se soudent les unes aux autres de façon à constituer un réseau polygonal et nous pouvons dès maintenant admettre que nous assistons à toutes les phases de la calcification des prismes... Ces phénomènes montrent qu'il se fait là une véritable dissociation d'un mélange ou d'une combinaison d'un sel calcaire avec une matière albuminoïde se séparant peu à peu sous la forme de membranes et constituant l'alvéole de conchyoline à l'intérieur de laquelle cristallise le calcaire ».

Cet exposé très clair, très précis, montre que pour cet auteur les fourreaux des prismes sont de la conchyoline; il y a bien eu, d'après lui, sécrétion d'une combinaison organo-calcaire. Mais la partie organique de cette combinaison est une substance qui va donner les fourreaux des prismes, le calcaire cristallisant entre les mailles polygonales de ces fourreaux. Je vais montrer que ce n'est pas ainsi que les choses se passent. Mais, tout d'abord, je voudrais insister sur d'autres opinions de l'auteur précédent car elles me paraissent exactes. C'est ainsi que MOYNIER DE VILLEPOIX rejette définitivement l'hypothèse des auteurs anciens, selon laquelle ces formations seraient en rapport individuellement, à l'origine, avec les cellules épithéliales sous-jacentes. Certes la coquille a un rapport

étroit que l'on ne peut nier, avec le manteau. Mais ce ne sont pas des sécrétions cellulaires « agglomérées » si je puis dire, qui sont produites. Ce sont plutôt, si je puis m'exprimer ainsi, des sécrétions de « phases » protoplasmiques diverses. J'y reviendrai. Car il s'agit là d'un phénomène fondamental, qui nous entraîne très loin si nous en tirons toutes les conséquences logiques.

MOYNIER DE VILLEPOIX considère donc les éléments de la coquille comme des sécrétions qui s'organisent extérieurement, indépendamment des tissus du manteau. Pour lui, les formations globulaires albuminoïdes qui apparaissent sur le périostracum sont constituées par du mucus, contenant un sel calcaire, sécrété par l'épithélium sous-jacent. « Je suis convaincu, dit-il, que l'agent de la formation des prismes est le mucus, qui contient un sel calcaire associé à des substances albuminoïdes ».

En effet c'est bien le mucus qui est porteur de calcaire. Cette notion est, certes, très importante. Mais ce n'est pas lui qui possède les propriétés organisatrices déterminant la forme du prisme. Cependant sans le mucus porteur de calcaire, la véritable substance organisatrice du prisme n'apparaîtrait pas; elle ne s'isolait pas et ce qui est la couche prismatique ne serait qu'un empilement de lamelles homogènes, purement organiques, sans formations prismatiques. C'est ce qui arrive, comme l'a montré MOYNIER DE VILLEPOIX, chez les animaux élevés dans des eaux sans calcaire.

Pour BIEDERMANN, la couche prismatique est formée de lames de substance périostracale, empilées les unes sur les autres. Mais au niveau de la zone marginale externe du manteau, du calcaire est sécrété dans chaque lamelle périostracale. Il cristallise en son sein et constitue les prismes, tandis que la substance périostracale purement organique, forme les fourreaux des prismes. Il dit bien : « Donc elle (la forme des prismes) est causée par un processus de cristallisation à l'intérieur de la substance fondamentale organique ». Nous approchons beaucoup, par cette interprétation, du mode exact de formation de la couche prismatique. Mais la réalité est un peu différente et un peu plus complexe, comme nous allons le voir.

J'ai examiné longuement la sécrétion d'une nouvelle coquille chez l'Huître, au microscope binoculaire, l'objectif plongeant dans l'eau. J'ai vu se former, comme je l'ai dit précédemment, le périostracum. Mais cette lamelle périostracale, très mince chez l'Huître reste unique. Sous cette lamelle, à l'abri du milieu extérieur, la surface externe du bourrelet marginal du manteau, sécrète une autre lamelle de constitution totalement différente de la précédente, comme nous allons le voir par la suite. On peut donc dire tout de suite que la couche prismatique n'est pas un empilement de couches périostracales mais une superposition de lamelles spéciales sécrétées par la surface externe du bourrelet marginal du manteau. Sous chacune de ces lamelles spéciales, purement organiques, du mucus contenant du calcaire amorphe, est sécrété. Ce mucus se combine à la substance de la lamelle. Alors apparaissent au sein de la membrane molle,

des granules qui s'élargissent progressivement, chacun d'eux étant entouré d'un petit bourrelet plus réfringent. Les granules avec leurs bourrelets marginaux finissent par se juxtaposer. Il se constitue ainsi des plaquettes calcifiées, polygonales, entourées par de petits bourrelets organiques. Le processus étant achevé, nous avons une vue en plan de la couche prismatique, à l'aspect de carrelage bien connu. J'ai ainsi assisté au déroulement des processus conduisant à la formation des éléments de la couche prismatique.

Sous l'effet du mucus porteur de calcaire, il y a séparation des deux phases organiques dont est constituée la membrane sécrétée par la surface externe du bourrelet marginal du manteau. Ainsi que je l'ai dit précédemment, sans l'apport du mucus porteur de calcaire, la membrane resterait homogène. Mais nous voyons que cette membrane n'est pas une simple membrane périostracale. Elle est constituée par une combinaison de substance périostracale et de substance conchylienne, de conchyoline. Sous l'effet du mucus porteur de calcaire, ces deux substances se séparent : la conchyoline qui a une grande affinité pour le calcaire constitue la portion prismatique calcifiée et la substance périostracale forme le fourreau qui reste purement organique.

Si nous prélevons cette lamelle prismatique et que nous la traitons par le bleu Poirier acétique, dans une goutte de glycérine, nous constatons que la plaquette calcaire se décalcifie, mais qu'il subsiste un substratum organique, conservant la même forme, qui se colore en rose. Les cordons organiques qui l'entourent se colorent en bleu foncé.

La plaquette calcaire n'est donc pas un cristal, mais un élément organocalcaire. C'est une substance organique calcifiée. Les cordons marginaux sont bien purement organiques puisque l'eau de javel les fait disparaître presque instantanément.

Mais la plaquette calcaire polygonale avant sa décalcification ne paraît pas homogène. On voit dans son sein des granulations en rangées rectilignes parallèles à la surface. J'y reviendrai.

A ce stade, il semble apparemment que la forme polygonale de la plaquette soit déterminée par le simple effet mécanique de la juxtaposition d'éléments voisins. Nous allons voir que cette première impression n'est pas exacte.

Par la suite, sous cette première lamelle prismatique ainsi constituée, une seconde lamelle est sécrétée où les mêmes processus aboutissent à la formation de nouvelles plaquettes calcaires entourées de leurs fourreaux. Mais alors, les nouvelles plaquettes se forment exactement sous les plaquettes précédentes et les fourreaux de même. De plus, on pourrait croire que deux plaquettes ainsi formées séparément, se superposent simplement et qu'une solution de continuité existe entre elles. Il n'en est rien. Ces deux plaquettes superposées se soudent si intimement que l'ensemble constitue une unité. Il est impossible de les séparer l'une de l'autre. L'eau de javel ne les isole pas. La décalcification laisse un substratum organique qui est une unité.

La sécrétion, sous les précédentes, de lamelles successives, se poursuit; elle aboutit chaque fois, au même résultat. Les plaquettes calcaires se superposent et bientôt nous voyons le prisme définitif prendre forme. Mais on peut constater qu'en réalité une plaquette calcaire d'une lame donnée, n'a pas les mêmes dimensions que celle de la lame précédente ou de celle de la couche suivante, de telle sorte que le prisme, une fois terminé a une forme effilée. Dans certains cas, sur lesquels je reviendrai, l'extrémité du prisme est courbe.

Ainsi nous sommes bien obligés de convenir que dans chaque lame, la forme et les dimensions des plaquettes ne sont pas le résultat d'un simple effet mécanique soit de leur juxtaposition soit de leurs rapports avec les fourreaux. Nous devons donc admettre que la conchyoline, substratum organique du prisme, joue un rôle prépondérant, qu'il s'agit d'une protéine moléculairement organisée, puisqu'elle va produire progressivement un ensemble qui n'est pas une simple colonnette régulière, mais qui présente une forme caractéristique, variant avec chaque espèce.

L'image de l'ensemble se complique encore du fait qu'en dehors des prismes typiques, il se trouve entre eux, des prismes de formes variées en « coins » ou en « aiguilles » qui prennent naissance soit au départ et n'arrivent pas à l'autre extrémité, soit dans les lames intermédiaires.

Quand une couche prismatique est constituée, pouvant comporter deux zones de prismes séparées par une lame périostracale, le manteau s'étend, sécrète une couche sub-nacrée, puis une autre couche prismatique prend naissance. Au contact de la couche sub-nacrée et de la couche prismatique, les prismes sont soudés, en continuité parfaite, par leurs bases, avec la couche sub-nacrée. Chez les vieux échantillons d'Huîtres, chez certains exemplaires fossiles, même du tertiaire, lorsque les couches prismatiques ont été brisées, détruites, quelques prismes soudés à la couche sub-nacrée subsistent, sans fourreaux, bien entendu.

Chez quelques espèces d'Huîtres comme *Ostrea edulis* et ses proches, les prismes principaux ne sont pas droits; leur extrémité est légèrement courbée. Il semblerait que, au cours de la sécrétion des lamelles, à un certain moment, le manteau se déplace légèrement et que les plaquettes calcaires ne soient pas formées exactement les unes sous les autres, verticalement. Cette explication, apparemment simple, est difficile à concevoir. Cette particularité est trop constante chez un même individu, dans les différentes couches prismatiques, chez les individus croissant dans le même milieu et chez les individus croissant dans des régions différentes. Elle l'est également chez les individus d'espèces voisines. S'il ne s'agissait que d'un déplacement du manteau le résultat serait moins régulier moins constant. Il faut donc admettre que cette particularité est liée aux propriétés du substratum organique du prisme, puisque là encore il s'agit d'un caractère spécifique ou de groupe d'espèces voisines.

Nous savons maintenant comment se forme un prisme et nous savons aussi que, s'il résulte d'une juxtaposition de lamelles sécrétées successivement les unes sous les autres, lorsqu'il est définitivement constitué il repré-

sente une unité dont les parties successives ne sont plus séparables. Nous savons aussi que ce n'est pas un cristal, mais une combinaison organo-calcaire. Après décalcification, nous restons en présence d'un substratum organique qui, de toute évidence donne la forme à l'ensemble et qui est lui-même une unité aux éléments inséparables. Il a donc fallu qu'au moment de la juxtaposition de deux plaquettes successives il y ait eu « combinaison » très étroite des deux éléments.

Mais, examinons plus attentivement un de ces prismes. Nous constatons que sa constitution interne est hétérogène. Nous remarquons intérieurement de distance en distance des lignes transversales claires que l'on interprète, dès l'abord, comme les lignes de soudure de deux plaquettes successives. Puis dans chaque plaquette nous remarquons des lignes transversales granuleuses, comme de fins bourrelets granuleux. Si nous soumettons ce prisme à l'action ménagée du bleu Poirier acétique (en ayant soin d'utiliser une solution très diluée de ce bleu, car une coloration excessive gêne l'examen), nous constatons que seul l'intérieur des plaquettes se colore. Ce qu'on interprète à première vue comme les lignes de séparation des plaquettes demeure hyalin. Un examen attentif nous montre que cette « ligne » transversale hyaline n'est pas un élément individualisé. C'est en fait, le substratum fondamental du prisme calcifié qui, à ce niveau, est sans élément étranger, et par suite ne fixe pas le colorant. En effet si la plaquette au-dessus et la plaquette au-dessous d'une de ces zones linéaires, claires, se colorent, c'est qu'elles contiennent une substance qui fixe le colorant. Dans la plaquette, le substratum organique fondamental contient, en combinaison, une substance porteuse de granulations.

Si nous suivons attentivement les différents stades de la décalcification et de la coloration, nous constatons que les granulations sont porteuses de calcaire, car elles se réduisent en très petits grains, visibles à de plus forts grossissements et surtout parce qu'ils fixent le colorant bleu. Le calcaire se trouvait donc là, combiné à une phase protoplasmique spéciale.

Lors de l'examen de la couche crayeuse, nous retrouverons les granulations et bâtonnets granuleux, porteurs de calcaire. Mais ces granulations et bâtonnets ne sont pas libres; ils sont, nous le verrons, au sein d'une pellicule organo-calcaire d'une ténuité exceptionnelle qui n'est, dans ce cas, que le mucus calcifié. Lorsqu'il est sécrété, comme phase protoplasmique, le mucus est amorphe; mais aussitôt sa sécrétion il se calcifie en formant ces pellicules ténues au sein desquelles persistent des granulations et bâtonnets qui restent encore eux-mêmes porteurs de calcaire.

Ainsi c'est le mucus avec ses granulations et bâtonnets, porteurs de calcaire, qui s'est combiné avec la phase conchylienne de la lamelle sécrétée, pour former la plaquette du prisme. C'est lui qui a permis à cette phase calcaire de s'isoler de sa combinaison avec l'autre phase qui formera les fourreaux. Sans ce mucus porteur de calcaire il n'y aurait donc pas, nous le comprenons bien maintenant, de séparation de ces

2 phases, donc pas de prismes. Entre deux plaquettes, le substratum général du prisme, calcifié, se poursuit mais sans élément étranger, d'où l'impression d'une ligne séparant les plaquettes.

Le prisme est donc constitué d'un substratum fondamental (phase spéciale du protoplasma) la conchyoline, calcifiée, dans laquelle nous trouvons combiné avec elle, le mucus calcifié avec ses granulations calcifiées représentant deux autres phases protoplasmiques : le mucus et les granulations.

Mais, de même que dans la substance crayeuse le mucus se calcifie en lamelles ténues, ici le substratum organique fondamental du prisme, la conchyoline, se calcifie également. Le prisme devient, par le fait de son substratum organique fondamental, une unité organo-calcaire, quoique de structure interne complexe. On peut dire que c'est le substratum organique, moléculairement organisé, qui donne la forme à l'ensemble et impose au calcaire sa dispersion et son mode cristallin.

LA COUCHE SUB-NACREE N'EST PAS FORMEE
DE LAMELLES ORGANIQUES SEPARÉES PAR DE LA MATIERE CALCAIRE.
C'EST UN TOUT ORGANO-CALCAIRE.

C'est une grave erreur de croire que la couche sub-nacrée des Huîtres est formée d'assises horizontales de matière calcaire alternant avec de minces feuilletts organiques de conchyoline. Il en est de même pour la nacre de la coquille des autres Lamellibranches. Il faut être juste envers MOYNIER DE VILLEPOIX qui a bien soupçonné que le calcaire pouvait, dans la nacre, imprégner la conchyoline elle-même. Mais après avoir dit que probablement, il pouvait en être ainsi, plus loin il est catégorique : « elle est toujours constituée par la superposition de feuilletts de conchyoline séparés par du carbonate de chaux ».

En fait, la nacre et la couche sub-nacrée sont des formations en totalité organo-calcaires.

La couche sub-nacrée des Huîtres est sécrétée par toute la surface extérieure du manteau, depuis la ligne cardinale jusqu'à la bordure interne du bourrelet marginal. La liaison du muscle adducteur des valves avec le manteau est telle qu'en plus de la lamelle sub-nacrée produite, il existe une formation spéciale résultant d'une sécrétion particulière du muscle. D'où la production d'une couche sous-musculaire à l'aspect et aux propriétés spéciales.

Prélevons un petit morceau de la couche sub-nacrée et plaçons-le dans l'eau de javel. Nous n'obtenons aucune modification. Le calcaire et le substratum organique sont donc bien combinés; il n'y a pas de lamelles organiques non calcifiées. Et le calcaire établit, dans la combinaison en question, le contact avec l'extérieur; il préserve ainsi le substratum organique de sa destruction par les agents extérieurs. C'est la raison pour laquelle les coquilles d'Huîtres se sont conservées dans les couches géo-

logiques avec leur forme originelle. Tant que la calcite n'apparaît pas en macro-cristaux c'est qu'il y a toujours combinaison organo-calcaire. On peut en dire autant de toutes les formations calcaires des êtres vivants.

Plaçons un petit morceau de la couche sub-nacrée dans un verre de montre avec du bleu Poirier acétique. Il y a décalcification lente et coloration. Examinons au microscope binoculaire, à fort grossissement, le substratum organique important qui subsiste, en le plaçant dans de la glycérine. Avec des aiguilles très fines, nous pouvons nous rendre compte que ce substratum organique (qui a conservé les dimensions du morceau calcifié original) est constitué par l'empilement de membranes organiques très fines, que l'on parvient à isoler l'une de l'autre. D'ailleurs les bulles de CO_2 produites au moment de la décalcification les ont plus ou moins séparées les unes des autres, dans la masse. Elles sont donc parfaitement individualisées.

Je les ai mises en évidence, en opérant d'une autre manière. J'ai versé du bleu Poirier acétique dans une valve inférieure d'Huître. Au bout de quelques instants j'ai lavé et ajouté de la glycérine sur la partie traitée. Avec des aiguilles fines j'ai pu isoler la membrane organique décalcifiée. Puis j'ai recommencé l'opération. J'ai obtenu une nouvelle membrane organique décalcifiée; et ainsi de suite.

Ce fait est connu depuis longtemps. Après décalcification, la couche sub-nacrée se présente sous forme de feuilletts très minces, superposés, comme un empilement de lamelles organiques étroitement appliquées les unes contre les autres. Mais les auteurs pensaient que le calcaire était seulement déposé à l'état amorphe entre ces feuilletts de conchyoline, ce qui est inexact. Nous pouvons dire, dès maintenant, que ces lamelles étaient bien calcifiées et que la calcification ne porte pas seulement sur la zone entre deux lamelles qui sont étroitement accolées.

Mais il n'en reste pas moins que nous sommes en présence d'une formation très spéciale. Nous avons vu que la couche prismatique se présente différemment. Le prisme qui est un tout, une unité spécifique, ne se subdivise pas ainsi en lamelles superposées; lorsqu'on essaie de le disséquer on n'obtient que des lambeaux irréguliers. Dans la couche prismatique les lamelles organiques successives fusionnent donc en un tout homogène, tandis que dans la couche sub-nacrée les lamelles organiques restent contiguës sans fusionner.

Reprenons maintenant l'examen de la coquille d'Huître non décalcifiée. Lorsqu'on brise à la main, si elle n'est pas trop épaisse, ou avec un instrument approprié lorsqu'elle est plus dure, l'une des valves d'une coquille d'Huître, la ligne de rupture n'est pas nette. Si l'on examine, au microscope binoculaire, les portions brisées, on s'aperçoit qu'on est en présence d'éclats d'épaisseurs variées. Il n'y a pas eu, en épaisseur, de rupture selon des lignes précises. Il n'y a pas de plans horizontaux de rupture. Si, avec des pointes sèches, on tente de subdiviser, en épaisseur, une lame sub-nacrée, on n'obtient toujours que des micro-éclats présentant les mêmes caractéristiques, c'est-à-dire qu'ils ne s'isolent pas selon des

plans de rupture précis. On parvient bien à la longue à isoler des portions de lamelles calcifiées très fines, très minces, mais aux forts grossissements du microscope on se rend bien compte qu'il y a eu rupture sur ses deux faces qui ne sont pas lisses. Ce fait précis indique qu'il existe entre deux lamelles conchyliennes calcifiées, si étroitement accolées qu'elles soient, un liant organo-calcaire qui ne peut être que du mucus calcifié de l'ordre des lamelles calcifiées des dépôts crayeux.

Ainsi la structure feuilletée du substratum organique général ne se retrouve pas dans la couche avant décalcification, qui est un tout organo-calcaire. Mais les lamelles calcifiées étant très fines et le lien qui les unit entre elles, très léger, il y a facilité de rupture dans tous les sens, ce qui explique les caractéristiques de la cassure d'une coquille d'Huître.

MODE DE SECRETION DE LA COUCHE SUB-NACREE DE LA COQUILLE DES HUITRES.

Examinons rapidement comment prend naissance la coquille, chez l'Huître, comment elle se développe après être passée par divers stades de croissance, en relation avec l'évolution morphologique de l'animal. Nous verrons ensuite comment cette coquille est constituée à chaque stade.

La première coquille est une formation cuticulaire, prenant une forme tout à fait spéciale de selle, posée sur la portion dorsale de la larve, comme une selle sur le dos d'un cheval. C'est le cas de tous les Lamellibranches qui possèderaient donc ainsi, à l'origine, une coquille impaire, unique.

Sous cette formation cuticulaire, très tôt, apparaissent deux boursoufflements semblables à deux verres de montre, d'une grande transparence, appliqués de chaque côté de la dépression dorsale. Les deux valves calcifiées se développent donc latéralement; elles ont la forme de deux petites surfaces sub-circulaires qui viennent s'affronter dorsalement au point où se font suite les deux parois latérales du manteau. Le manteau forme, en cet endroit, un bourrelet ou crête dorsale qui établit, suivant une ligne droite, la jonction entre les deux valves. Ces dernières progressent par leurs bords libres et recouvrent totalement le corps de la larve, le huitième jour. La prodissoconque primitive ou coquille embryonnaire est ainsi constituée. Les valves sont, pour ainsi dire, plates.

A partir du huitième jour, sa croissance va différer totalement. La larve va croître en épaisseur et en largeur; les valves deviennent plus creuses, plus concaves, intérieurement, à mesure que de nouvelles pousses sont sécrétées marginalement. Ces pousses sont sécrétées périodiquement et séparées les unes des autres par des lignes de croissance successives très marquées. C'est la prodissoconque définitive qui prend naissance et va se développer pendant 15-20 jours, au terme desquels la larve se fixe sur un support. Sur la prodissoconque primitive, bien calcifiée, les lignes de croissance ne sont pour ainsi dire pas apparentes. Sa surface paraît plus claire, plus homogène que la nouvelle formation calcifiée qui s'est consti-

tuee en parfaite continuité avec elle, sur tout le pourtour des valves. De ce fait, sur la prodissoconque définitive, au sommet des umbos, on distingue nettement, faisant contraste avec la nouvelle formation, la prodissoconque primitive.

Lorsqu'elle se fixe, la larve d'Huître, subit une métamorphose importante aboutissant rapidement à l'organisation définitive. Quarante-huit 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 ligament; elle n'a pas de dents. 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 qu'à leur jonction, les épithéliums externes se différencient selon une ligne transversale antérieure, dorso-ventrale, la ligne cardinale, qui produit le ligament faisant la jonction entre les 2 valves.

La nouvelle coquille, début de la coquille définitive, est sécrétée en continuité parfaite avec la précédente, de telle sorte que chez les coquilles d'Huîtres adultes, lorsque le sommet n'a pas été corrodé au cours de l'existence, on retrouve toujours la prodissoconque, intacte, à ce sommet.

A partir de ce moment, le processus de sécrétion de la coquille d'Huître est celui qui va se poursuivre jusqu'à la fin de l'existence de l'animal.

Dès la production de la nouvelle coquille, début de la coquille définitive, les plis des bourrelets marginaux du manteau sécrètent le périostracum à l'abri duquel sera sécrétée la coquille par les épithéliums externes des deux feuillets du manteau.

La couche prismatique de la valve supérieure se forme, comme je l'ai décrit dans le chapitre précédent. La couche sub-nacrée est sécrétée progressivement aux deux valves. Après la première couche, de nouvelles sont sécrétées épaississant les anciennes, mais les débordant marginalement à chaque stade de croissance. Il en résulte que la bordure de la coquille est plus mince que la partie centrale. Comment se constitue la couche sub-nacrée ?

Examinons au microscope un petit éclat, très mince, de la couche sub-nacrée d'une valve d'Huître, de préférence par la face libre extérieure; en effet la surface de rupture est plus difficile à interpréter du fait des lignes variées de rupture à différents niveaux. A de forts grossissements, nous remarquons au sein d'une masse translucide, des grains et des bâtonnets plus ou moins granuleux, plus ou moins longs, ressemblant parfois à des fibrilles. Si, après avoir enlevé la lamelle prismatique de la valve supérieure de la très jeune dissoconque, nous examinons de même les premiers éléments sécrétés de la couche sub-nacrée, nous voyons avec plus d'évidence encore, qu'elle est constituée sur le même type : au sein d'un substrat calcifié homogène, nous remarquons les grains et les bâtonnets caractéristiques. Nous ne pouvons à l'examen de ces grains et bâtonnets, nous empêcher de penser à ceux des dépôts crayeux.

Le processus de formation de la couche sub-nacrée nous apparaît alors clairement. Une membrane de conchyoline, phase protoplasmique homogène, est sécrétée par la surface extérieure du manteau. Du mucus porteur de calcaire, est sécrété ensuite; il se combine avec la membrane précédente. La calcification de cette membrane en résulte. Mais les grains et bâtonnets subsistent, figurés dans le substratum calcifié, comme ils le demeurent dans le dépôt crayeux, au sein du mucus calcifié. Une autre membrane organique est sécrétée; à nouveau, du mucus porteur de calcaire, s'y combine et elle se calcifie. Mais entre deux membranes calcifiées, du mucus calcifié subsiste qui lie les deux membranes conchyliennes. Et ainsi de suite. L'ensemble forme un tout calcifié où les couches successives ne sont plus apparentes, étant liées entre elles par du mucus calcifié.

Le substratum organique (conchyoline) joue le rôle primordial dans ce processus puisqu'il détermine la forme générale et impose au calcaire sa dispersion en son sein. C'est lui qui impose au calcaire son mode cristallin. La combinaison est en effet très étroite. Ce n'est pas un simple assemblage physique de substance organique et de cristaux de calcite car s'il en était ainsi, dans l'eau de javel, l'une disparaîtrait et les autres seraient libérés, ce qui n'a pas lieu.

Si nous soumettons un élément de couche sub-nacrée au bleu Poirier acétique en suivant le processus de décalcification au microscope, nous voyons les grains et les bâtonnets réagir ici comme ceux des dépôts crayeux. Ils se décalcifient en même temps que le substratum général. Ils se réduisent, au sein de ce substratum décalcifié, en de très petits granules prenant le bleu. Ces granules représentent bien une phase protoplasmique spéciale qui était porteuse de calcaire. C'est elle qui donne à la partie hyaline du mucus, dans le dépôt crayeux, et au substratum organique de la couche sub-nacrée, comme au substratum organique du prisme, le calcaire qui les calcifie. Comment s'opère ce processus et quel est le mode de liaison du calcaire avec tous ces substrats organiques? Cela reste à établir. En tout cas, on peut affirmer que ce sont bien les substrats organiques qui imposent au calcaire sa dispersion et son mode cristallin.

Des faits précis vont nous démontrer que c'est bien ainsi que les phénomènes se déroulent. En effet si nous avons vu le mucus porteur de calcaire, former les dépôts crayeux, lorsqu'il est seul, séparé de la membrane conchylienne, un autre fait va nous montrer le rôle de la membrane conchylienne. Il arrive que cette dernière pour des raisons locales particulières accidentelles, est sécrétée, ayant une constitution anormale.

La lame périostracale, elle, n'a pas d'affinité pour le calcaire et elle ne présente jamais en son sein de formation calcaire. Mais nous connaissons bien ce qu'on appelle les zones brunes de l'intérieur des valves de certaines Huîtres. Pour des raisons, très probablement, de présence de substances étrangères entre le manteau et la coquille (car ce phénomène a souvent lieu autour d'un corps étranger nettement visible parfois), le manteau sécrète à cet endroit une membrane, en continuité parfaite avec la membrane conchylienne, mais de constitution anormale. En ces points la couche

sub-nacrée devient brune. Il s'agit d'une pellicule brune, très fine, que l'on peut isoler facilement (1).

L'examen au microscope, dans une goutte de glycérine nous la montre bourrée de petits cristaux bien définis, de calcite. Chacun des cristaux, bien individualisé, est incrusté au sein de la membrane. Le cristal éliminé, il reste un alvéole. Ici nous ne voyons ni grains ni bâtonnets dans la membrane.

Ce que nous avons sous les yeux est particulièrement expressif. Que s'est-il passé ? Les deux phases organiques du mucus, la partie hyaline et celle des grains et bâtonnets porteuse de calcaire se sont combinées à la membrane conchylienne anormale et le calcaire a été libéré; libéré de son substrat ce dernier a cristallisé. Ici nous sommes bien en présence d'un véritable assemblage physique du substratum organique et de la substance minérale.

En effet, si nous plaçons un morceau de cette membrane brune dans de l'eau de javel, nous pouvons suivre au microscope, la disparition de toute la partie organique. Il subsiste les cristaux qui se dispersent. Si au contraire on la place dans de l'acide acétique à 10 % nous voyons progressivement disparaître les cristaux; la membrane n'est plus qu'une « passoire ».

De plus, si nous prélevons des morceaux de cette membrane brune, en nous approchant de plus en plus près de la couche sub-nacrée normale, nous voyons les petits cristaux de calcite diminuer en nombre et, en même temps, apparaître les grains et bâtonnets, pour arriver enfin à n'avoir plus que des grains et bâtonnets dans la couche sub-nacrée calcifiée, normale, qui ne se résout plus en lamelles.

L'image que nous avons sous les yeux, de la couche brune avec des cristaux en son sein, pourrait nous amener à penser que les faits sont peut-être les mêmes, mais à une échelle différente, pour la couche sub-nacrée. Cette vue de l'esprit n'est pas exacte. La couche sub-nacrée normale est tout autre chose, sans quoi l'eau de javel agirait de la même façon; c'est un complexe très différent; la liaison entre le substratum organique et le minéral, y est très étroite et de toute évidence à l'échelle moléculaire.

D'une manière générale, on peut dire que si des microcristaux ou des macrocristaux apparaissent dans une formation calcifiée d'organisme vivant, c'est que le substratum organique, n'a pas son architecture moléculaire normale.

On trouve souvent dans la coquille des Huitres des espaces creux où les couches sub-nacrées ne se poursuivent pas, mais laissent entre elles un espace vide plus ou moins important. Si nous examinons la lame sub-nacrée qui recouvre cette « chambre » nous voyons que la surface en contact avec elle, a une constitution anormale. Ce ne sont pas de vrais cristaux que nous voyons en son sein, mais de grosses granulations plus ou moins isolées, plus ou moins soudées. Ce n'est donc pas une lame

(1) Chez *O. cumingiana* Dunker, la lame brune présente un aspect, en lanières, très particulier.

brune qui a été formée, ni une lame sub-nacrée normale, mais quelque chose d'encore spécial. Le substratum organique avait donc une structure moléculaire particulière et le mucus porteur de calcaire a formé avec elle une production spéciale. Immédiatement au-dessus et en continuité avec elle, les lames sub-nacrées suivantes, sécrétées en dehors du contact avec la chambre, redeviennent normales.

LA COUCHE SOUS-MUSCULAIRE, DANS LA COQUILLE DES HUITRES,
A UNE CONSTITUTION SPECIALE.
LE CALCAIRE S'Y TROUVE SOUS FORME D'ARAGONITE.

A l'intérieur des valves des Huîtres, nous avons les deux impressions musculaires, zones de fixation aux valves, du muscle adducteur. Leur aspect est plus brillant que celui de la surface environnante. Il apparaît, au premier examen, que nous sommes en présence d'une sécrétion spéciale du muscle, différente de celle du manteau.

Si nous scions la coquille à ce niveau, nous remarquons, en effet, qu'une zone supérieure, de très faible épaisseur, a des caractéristiques propres : elle est plus dure et sa microstructure se présente un peu différemment. Un très petit morceau, prélevé mécaniquement à cet endroit, indique au microscope, que la zone superficielle a bien une structure particulière. Vue en plan cette couche a un aspect sub-prismatique; en coupe elle ne présente pas en son sein les grains et bâtonnets de la couche sub-nacrée, mais de petites colonnettes perpendiculaires à la surface, comme si les grains et bâtonnets étaient fusionnés en productions plus épaisses.

Immédiatement au-dessous de cette couche superficielle, nous observons la structure typique, sub-fibreuse, de la couche sub-nacrée. Elles sont accolées très étroitement l'une à l'autre, mais pas en continuité. Dans les très gros échantillons où la couche sous-musculaire est épaisse, on parvient assez facilement à les séparer, en utilisant des pointes sèches.

Pour bien comprendre comment les faits se présentent, j'ai eu l'idée de décalcifier in toto, l'intérieur de la valve inférieure d'une Huître, en y versant du bleu Poitier acétique. Après quelques heures de réaction, j'élimine le bleu Poirier et dépose sur la partie décalcifiée, de la glycérine, pour pouvoir intervenir plus facilement. On observe tout de suite à l'œil nu, que la surface de l'impression musculaire a pris le bleu plus fortement que la zone sub-nacrée environnante.

Avec des aiguilles extrêmement fines, je suis parvenu à isoler, sur une certaine surface, la membrane superficielle décalcifiée, de la couche sub-nacrée autour de l'impression musculaire. Cette membrane ne se teinte que légèrement en bleu et les granules subsistant en son sein sont très petits et peu colorés. Puis progressivement, de proche en proche, la soulevant très délicatement, je suis parvenu au niveau de l'impression musculaire. J'ai constaté qu'elle s'y poursuivait sans discontinuité. J'ai pu prélever ainsi de larges lambeaux de membrane comportant les deux zones

sub-nacrée et sous-musculaire. On remarque alors qu'au niveau de l'impression musculaire, cette membrane a pris le bleu plus intensément. On constate qu'elle est de constitution différente.

Au cours de l'opération précédente, j'ai été amené, en déplaçant mes aiguilles, à provoquer de petites déchirures de la surface, en particulier au niveau de l'impression musculaire. Cela m'a permis de constater que la membrane organique très légèrement bleue, de substance sub-nacrée, se poursuit avec ses caractères propres, au niveau de l'impression musculaire, mais qu'une membrane spéciale se superpose à elle. En les séparant, j'ai pu alors constater que cette membrane extérieure avait une structure particulière et que c'était elle qui fixait si fortement le bleu.

Ainsi nous devons admettre que la couche sub-nacrée normale se poursuit bien sous l'impression musculaire, mais que de plus, le muscle sécrète, à ce niveau, une production qui est particulière, différente de la sous-jacente.

Une fois cette constatation faite, j'ai suivi au microscope, les différents stades de la décalcification lente de cette lame spéciale. Au sein d'un substratum organique homogène, qui se décalcifie, on voit les colonnettes perpendiculaires à la surface se décalcifier lentement en prenant chacune une forme lancéolée aux deux extrémités parce que la décalcification est plus rapide aux extrémités qu'au centre. A un certain stade on a l'impression d'une série de navettes plantées debout dans le substratum général. Leur décalcification est plus lente que celle des grains et bâtonnets de la substance sub-nacrée; il faut ajouter plusieurs fois de l'acide acétique dilué pour la mener à sa fin. Je ne pense pas que ce soit leur épaisseur plus forte que celle des bâtonnets, mais la nature de leur substratum organique qui est en cause. Finalement, les colonnettes en se décalcifiant se résolvent totalement en granules assez gros, serrés les uns contre les autres et prenant fortement le bleu Poirier.

Nous avons donc encore ici les phases protoplasmiques suivantes : le substratum formant la membrane avec laquelle un mucus contenant une phase protoplasmique spéciale porteuse de calcaire, s'est combiné. Leur réaction montre que ces éléments ont des constitutions un peu différentes de celles des éléments correspondants des autres couches de la coquille.

Les particularités ainsi constatées m'ont amené à faire faire un examen cristallographique de la production calcaire sous-musculaire. Mademoiselle CAILLERE, Sous-Directrice du Laboratoire de Minéralogie du Muséum s'en est chargée. Cette collègue a été très affirmative. Nous sommes ici en présence d'aragonite et non de calcite. Ce fait est capital, car il démontre bien, comme je l'ai toujours pensé, que le substratum organique impose au calcaire non seulement sa dispersion, mais également son mode cristallin.

LA COQUILLE DE LA PRODISSOCONQUE.

Si nous examinons (à un grossissement de 300) les valves d'une prodissoconque d'*Ostrea*, nous voyons que la prodissoconque primitive est

distincte de la prodossoconque définitive, par sa microstructure, bien qu'elles soient en continuité parfaite l'une avec l'autre. La première montre en son sein des grains et bâtonnets disposés au sommet, assez irrégulièrement; puis très rapidement ils prennent l'aspect sub-fibreux, disposés perpendiculairement à la bordure. Dès que la seconde prend naissance, la dispersion des grains est irrégulière entre deux lignes de croissance. Dans la première, les lignes de croissance ne sont pas marquées; dans la seconde elles sont très apparentes. Elles sont, au centre, sub-parallèles à la bordure de la coquille évidemment, se réunissant à l'une et à l'autre des extrémités de la ligne cardinale.

La ligne de croissance représente un arrêt de croissance du manteau au cours du développement de l'animal. Elle apparaît comme un petit bourrelet sub-granuleux; les grains, au sein de la coquille, semblent avoir plus ou moins fusionné suivant une ligne marginale.

Si nous soumettons cette coquille, dans la glycérine, à l'action du bleu Poirier acétique, très dilué, on assiste à la décalcification progressive de l'ensemble. Il reste un substratum organique exactement conforme à la coquille, au sein de laquelle on voit de très petits granules ayant pris légèrement le bleu. Les petits bourrelets linéaires se sont résolus eux aussi en granules non distincts des autres. Et dans le substratum général décalcifié, on ne voit plus du tout les lignes de croissance; il y a continuité parfaite du substratum entre les zones successives de croissance.

On note de petites variantes entre les différentes espèces. Chez certaines, les lignes de croissance sont plus rapprochées les unes des autres; il y en a davantage. Chez *Grassostrea margaritacea* les lignes de croissance sont beaucoup plus marquées. On a même l'impression qu'elles sont proéminentes à la surface de la coquille. Mais si on analyse bien le phénomène on s'aperçoit qu'il n'en est rien. Le bourrelet marginal au lieu d'être linéaire est assez large, au sein de la coquille. Les grains ont complètement fusionné sur une certaine largeur. A la décalcification lente de petits chapelets de grains apparaissent, plus ou moins fusionnés par leurs extrémités. Puis le tout se résout encore en petits granules au sein de la membrane générale; on ne distingue plus alors les lignes de croissance.

LES COUCHES CRAYEUSES DE LA COQUILLE DES HUITRES SONT CONSTITUEES UNIQUEMENT DE MUCUS CALCIFIE.

Conditions de leur formation.

Dès 1838, GRAY signalait très nettement la matière crayeuse, blanche, opaque, souvent interposée entre les lamelles de l'Huître commune. En 1839, LAURENT parle de « chambres remplies d'eau putride » et de « chambres remplies de substance crétacée fibreuse ». En 1847, CARPENTER signale des couches de particules calcaires, d'aspect crayeux, mais il ne les considère pas comme faisant partie de la propre structure de la coquille;

d'après lui, les particules de carbonate de chaux, dont elles sont formées, ne sont pas reliées par un substratum organique. En 1857, SCHLOSSBERGER étudiant la composition chimique des coquilles de Mollusques, donne le résultat de l'analyse de coquilles d'Huîtres, pour chaque couche. Il signale la substance crayeuse et lui trouve 88,59 % de $\text{Co}^3 \text{Ca}$, 4,70 % de substance organique et 6,71 % d'autres sels. Elle contient donc bien de la matière organique comme les autres couches, contrairement à ce que pensait CARPENTER. G. ROSE, en 1858, a observé les « chambres crayeuses » et les décrit comme masses, blanches comme neige et terreuses. Sous le microscope il y voit des grains et des petits bâtonnets de forme toujours irrégulière; il pense que le terme de couche crayeuse n'est pas justifiable car cette couche n'a de commun avec la craie que l'aspect terreux, mais pas du tout la structure, ce qui est tout-à-fait exact. Cependant cette expression, comprise dans le sens de dépôts d'aspect crayeux, peut continuer à être employée.

Plus récemment H. DOUVILLE (1907 et 1936), puis BÖGGILD (1930), ont traité de la structure minéralogique de ces couches. Pour le dernier, elles apparaissent formées de feuilles verticales très fines qui, en section parallèle à la surface de la coquille, sont orientées dans toutes les directions possibles. D'après DOUVILLE (1936) la couche blanche serait formée, comme les autres couches, de fines lamelles, mais dressées et à structure entrecroisée.

SOUTHERN, en 1916, a étudié les conditions de la formation des « chambres » chez les Huîtres : des « chambres à eau » et des « chambres crayeuses ». Il relie leur formation au fonctionnement de la glande génitale.

En 1926, LEENHARDT parle de régions blanches où la matière organique est peu abondante. Il pense qu'il s'agit de zones creuses de la coquille où l'animal dépose plus de calcaire que de matière organique. D'après lui, le processus de leur remplissage est le suivant : le manteau étant en mauvais contact avec ces parties de la coquille, y dépose difficilement des lamelles organiques qui dès lors ne se forment plus. Au contraire, le mucus calcigène s'amasse dans les excavations et y dépose le calcaire qu'il contient. Cette hypothèse est très intéressante; il faut la retenir. En effet, nous aurions ici la dissociation accidentelle des deux éléments de la sécrétion de la coquille.

C'est surtout J. H. ORTON et C. AMIRTHALINGAN qui, par leur travail de 1926, ont apporté la contribution la plus importante et la plus intéressante à la connaissance du mode de répartition et de formation des dépôts crayeux de la coquille d'Huître et de leur structure. Ils se sont adressés à *Ostrea edulis* L. et à *C. angulata* Lmk. D'après ces auteurs, le dépôt crayeux, chez *O. edulis*, est fréquent et abondant au niveau de la chambre exhaltante surtout. Il s'y trouve dans les deux valves; il est plus faible à la valve droite, supérieure, plate, qu'à la valve inférieure, gauche, concave. Des centres crayeux moins importants se trouvent en divers endroits du bord de la coquille, mais surtout de la valve inférieure. Chez *C. angulata*, disent les auteurs, le dépôt de matière crayeuse à la face interne de

la coquille, est beaucoup plus fréquent et abondant que chez la précédente; sa disposition est beaucoup plus irrégulière; les dépôts crayeux semblent toujours « remplir des creux », des crevasses ou autres espaces. La cavité de l'umbo, quelquefois profonde, est cependant souvent remplie d'une épaisse couche de matière crayeuse. Des coquilles percées et replacées en mer, présentent un fort dépôt de matière crayeuse, dans quelques cas, autour de la région percée; ceci n'a jamais lieu chez *O. edulis*.

Pour ces auteurs, la fonction de ces dépôts est de remplir rapidement les dépressions sous le manteau, de réduire très rapidement l'espace paléal. La vitesse de sécrétion de la substance nacrée est beaucoup plus lente que celle de la substance crayeuse. C'est l'absence de contact entre le manteau et la coquille qui serait le stimulus provoquant de tels dépôts. La localisation d'un dépôt crayeux au niveau de la chambre exhalente, chez *O. edulis*, s'explique par le décollement fréquent du manteau à ce niveau par suite du courant d'eau s'y produisant. Il y aurait ainsi stimulus constant à la sécrétion de matière crayeuse.

Enfin les auteurs, dans un chapitre sur la nature du dépôt crayeux, signalent qu'il est très mou, se réduisant en poudre facilement et, quoique apparemment amorphe à l'œil nu, il a une structure microcristalline si on l'examine au microscope polarisant. La structure de cette matière crayeuse leur paraît particulière. Ils émettent l'hypothèse d'une sécrétion leucocytaire; ce serait le leucocyte large, de type granulaire qui donnerait la matière crayeuse.

J'ai examiné des Huîtres (*O. edulis* et *C. angulata*) provenant de la Méditerranée, du Bassin d'Arcachon, de la Gironde, de la région de Marennes, du Morbihan, d'Angleterre et de Hollande.

Mes observations confirment celles de J.H. ORTON et C. AMIRTHALINGAN, quant à la localisation des couches crayeuses : le plus important dépôt crayeux, chez *O. edulis*, se trouve au niveau de la chambre exhalente près du muscle adducteur; quelques autres, plus réduites, se trouvent dans la zone marginale. Mais il est un fait méritant d'attirer notre attention : dans certaines régions des côtes de Bretagne et du Bassin d'Arcachon, il existe de nombreuses coquilles absolument dépourvues de couches crayeuses. La pauvreté en calcaire, des fonds où croissent ces Huîtres semble être ici le facteur déterminant de l'absence de couches crayeuses et de la faible épaisseur de la couche sub-nacrée. Cependant sur les fonds riches en calcaire, mais ne découvrant que rarement et où par conséquent la croissance est rapide et surtout presque constante, les coquilles présentent peu de dépôts crayeux; on en trouve seulement de très faibles au niveau de la chambre exhalente. Sur les fonds riches en calcaire, mais découvrant fréquemment, où la croissance est lente et intermittente, les dépôts crayeux sont beaucoup plus nombreux et épais. Il faut bien admettre que les eaux du large sont plus pauvres en calcaire que les eaux de la zone de battement des marées.

Chez *Crassostrea angulata*, je n'ai constaté, comme les auteurs cités, aucune localisation spéciale des couches crayeuses. On ne remarque

aucune région privilégiée. Cette espèce est beaucoup plus polymorphe que *O. edulis*. La coquille varie beaucoup de forme suivant les moindres variations de conditions physiques du fond sur lequel elle se développe. On la trouve aussi dans une zone relativement plus large que la seconde qui réclame des conditions extérieures assez constantes. Depuis les petits exemplaires d'Huîtres portugaises larges comme l'ongle, bien qu'âgées de plusieurs années, échinulés, lamelleux, fixés sur les rochers du bord de la côte, jusqu'aux coquilles très longues (25 cm) et étroites, des fonds argileux ou des bancs naturels, on trouve une gamme très riche de formes.

En principe, quelle que soit la nature du fond, les Huîtres portugaises vivant dans des eaux de basse salinité et sur des fonds découvrant rarement, aux grandes marées seulement, ont une croissance rapide et constante; elles présentent peu ou pas de couches crayeuses. C'est aussi le cas de celles qui sont élevées dans les « claires » où ces mêmes conditions sont réalisées.

Toute Huître portugaise posée sur le sol, de telle sorte que la bordure entière de son manteau n'est pas gênée dans son extension, par un obstacle (argile ou corps étranger), croît régulièrement en largeur, longueur et profondeur; ses deux valves sont presque toujours totalement dépourvues de couches crayeuses. On en trouve tout au plus quelques petites, rares, chez quelques-unes d'entre elles, dans le fond de la valve inférieure, lorsque cette dernière est très profonde. Dans ce cas, la cavité de l'umbo sous l'aire ligamentaire est toujours assez profonde et le capuchon céphalique s'y poursuit. On trouve cette forme de coquille sans couches crayeuses, avec cavité umbonale, n'importe où si les conditions ci-dessus sont réalisées (fonds sablonneux, argilo-calcaires, rocheux). Je l'ai observée, en particulier, chez des portugaises venant du Bassin d'Arcachon et élevées près de Toulon, lors d'un essai d'ostréiculture dans cette région. C'est le cas des portugaises vivant dans le Bassin d'Arcachon sur des fonds sablonno-vaseux assez résistants pour éviter l'envasement, et de celles élevées dans les « claires » de la région de Marennes.

Si elles croissent sur des pierres ou des supports divers, isolées les unes des autres, elles sont en somme dans les mêmes conditions et présentent les mêmes caractères; la fixation sur un support peut entraîner une déformation générale plus ou moins prononcée, mais les couches crayeuses sont absentes ou très rares dans le fond de la valve inférieure, et la cavité umbonale prononcée. Au contraire, les Huîtres portugaises vivant sur les fonds argilo-calcaires du bord de la côte (où la salinité est plus élevée et où la croissance est plus lente et intermittente) sont abondamment pourvues de couches crayeuses et la cavité umbonale se trouve remplie de substance crayeuse.

Mais si, dans le premier cas, au lieu d'être isolées, elles sont très près les unes des autres ou si un corps étranger, de l'argile etc..., autrement dit si un obstacle gêne l'extension d'une portion du manteau, l'animal modifie la direction de sa croissance. La coquille présente alors de nombreuses et

épaisses couches crayeuses; la cavité umbonale est remplie de substance crayeuse.

L'exemple le plus simple est donné par un échantillon chez lequel on peut remarquer que tout le côté dorsal de la coquille a présenté un arrêt de croissance en largeur, par suite de la présence, à ce niveau, d'un obstacle; les « pousses » y sont courtes et verticales, serrées les unes contre les autres. La nouvelle direction essentielle de la croissance fait un angle d'environ 45° avec l'ancienne. Le corps entier de l'animal se déplace obligatoirement, plus ou moins rapidement vers le bord ventral; il en résulte nécessairement un décollement de la portion dorso-médiane du manteau, d'où formation d'une couche crayeuse assez épaisse et assez large. Sur le bord postérieur, à droite, on note quelques petits dépôts crayeux de peu d'importance; ils remplissent des sillons du bord de la coquille.

Un autre échantillon représente un cas plus complexe du même phénomène. La coquille a été sécrétée primitivement dans un sens donné, puis elle a trouvé un obstacle à son accroissement antéro-postérieur; l'animal n'abandonnant pas sa charnière, a changé sa direction de croissance, à l'intérieur de sa coquille, de sorte que cette dernière a été sécrétée dans une direction faisant un angle de 90° avec la précédente. En même temps, le bord ventral du manteau sécrétait des pousses étroites et presque verticales, pendant que d'épaisses couches crayeuses se superposaient à l'intérieur. L'ensemble forme un épaissement extraordinaire de la coquille sous les portions céphalique et génitale du corps de l'animal. On comprend, ici facilement, le processus du phénomène : le déplacement de l'animal dans sa coquille, pour orienter sa bordure postérieure dans une direction où l'extension de cette dernière ne soit pas gênée, a provoqué un décollement de toute la portion antérieure, ventrale, dorsale et céphalique du manteau; une sécrétion abondante de matière crayeuse a eu lieu simultanément à ce niveau. De plus, dans sa nouvelle direction l'Huître a trouvé, sur le bord dorsal, un nouvel obstacle; la croissance s'est faite alors vers le bord ventral; en conséquence, sur le bord dorsal et sous le muscle adducteur, nous constatons également un dépôt abondant de matière crayeuse où le même processus de décollement du manteau a eu lieu.

Enfin il est un exemple encore plus explicite peut-être des conditions dans lesquelles se forment les couches crayeuses. C'est celui des très longues Huîtres des bancs naturels ou des fonds argileux où elles s'ensavent progressivement par toute leur portion antérieure. Mais, même sans ensablement, les Huîtres trop denses sur un même support, s'accolent bientôt les unes aux autres, se gênent mutuellement dans leur croissance en largeur. Il n'y a plus alors qu'une direction libre, c'est la direction perpendiculaire au support. Les coquilles ne sont plus sécrétées que par la bordure postérieure libre, sur une largeur assez étroite; elles poussent en longueur, perpendiculairement au support et sont souvent absolument verticales. Elles peuvent atteindre alors 25 à 30 cm de longueur.

De telles coquilles n'ont jamais de cavité umbonale. Les dépôts crayeux sont sécrétés abondamment, aussi bien à la valve droite qu'à la valve

gauche. La zone de jonction des deux lames palléales, sécrétant le ligament, n'avance pas aussi rapidement que le reste du corps de l'animal, bien que chez ces Huîtres, le plateau ligamentaire soit relativement très long. Le capuchon céphalique se réduit en épaisseur, s'étale et dépasse fortement la bouche et les palpes buccaux; il se trouve renfermé dans un espace de plus en plus étroit, la bouche, les palpes et la masse viscérale étant placés en avant de cet étroit canal, dans la cavité plus large. Nous avons ici une démonstration très nette du déplacement antéro-postérieur du corps de l'animal, obligé néanmoins de conserver le contact avec le ligament qui croît plus lentement que le reste de la coquille. Ce déplacement s'exprime bien par la trace violette laissée par l'impression musculaire pouvant atteindre 5,6 cm et plus, de longueur, chez certaines Huîtres très longues.

Sur une même surface de fond, très étroite, un mètre carré par exemple, la disposition des couches crayeuses dans la coquille des Huîtres qui y vivent, peut varier d'une coquille à l'autre suivant la position précise de chacune d'elles sur le sol. C'est pourquoi la répartition des couches crayeuses dans les valves inférieures de jeunes Huîtres fixées sur un collecteur (tuile, ardoise, etc...) est si déconcertante à première vue. Mais elle est réglée par le processus que je viens d'indiquer et l'on s'en rend bien compte si on examine la position de chacune d'entre elles par rapport à son voisinage immédiat.

On comprend peut-être mieux maintenant le cas de l'*O. edulis* pour laquelle nous avons vu des coquilles sans dépôts crayeux au niveau de la chambre exhalante. Certes, chez celles qui en possèdent, ces couches sont bien aussi le fait d'un décollement du manteau, mais on doit admettre que ce processus se produit seulement dans certaines conditions très précises de croissance de la coquille et probablement suivant sa position sur le fond.

Les petits dépôts crayeux existant souvent sur le bord de la coquille, ne peuvent s'expliquer que par le fait de décollements locaux du manteau résultant de la présence de sillons ou autres cavités variées que le manteau ne peut poursuivre par suite d'une modification des conditions de sécrétion de la bordure de la coquille.

Chez *C. angulata* on trouve des dépôts crayeux même sous la masse viscérale. Chez *O. edulis* il n'y a en pas à cet endroit; on y trouve que des chambres remplies d'eau.

Ainsi d'une manière générale, les dépôts crayeux se présentent en un endroit quelconque de la coquille de *C. angulata* lorsque des obstacles à l'extension du bord du manteau en un point donné obligent l'animal à se déplacer dans sa coquille pour changer la direction de sa croissance. C'est à l'endroit précis du décollement du manteau que sont sécrétées les couches crayeuses, ce qui confirme les hypothèses de J. H. ORTON à cet égard. J'ai expliqué ainsi dans quelles conditions se produit le phénomène du décollement du manteau.

SECRETION DES COUCHES CRAYEUSES.

Si nous jugeons ce qui a lieu d'après le résultat définitif, on peut dire que tout se passe comme si l'animal avait besoin de remplir rapidement une cavité devenue inutile et qui le gêne. Mais le raisonnement est mauvais, car on considère la fin, le conséquent, comme déterminant. C'est à chaque instant du décollement du manteau qu'il faut préciser les facteurs en jeu. Il est bien évident que dans le cas où des corps étrangers introduits entre le manteau et la coquille sont recouverts d'une couche de conchyoline avec formation d'une chambre creuse, sans sécrétion crayeuse, l'animal n'en continue pas moins à croître normalement. Si l'animal devait obturer rapidement une cavité qui le gêne, on ne voit pas pourquoi il ne formerait pas tout simplement des « chambres à eau » recouvertes d'une simple couche de conchyoline et vides de substance crayeuse comme cela arrive parfois, par exemple chez *O. edulis*, sous la masse viscérale de laquelle il y a très fréquemment des « chambres à eau » sans substance crayeuse. Il y a donc d'autres facteurs en cause et ce n'est pas ainsi qu'il faut envisager le déterminisme du phénomène.

L'hypothèse de LEENHARDT (1926) est beaucoup plus près de la réalité. Le décollement du manteau provoque un arrêt de la sécrétion de lames de conchyoline par l'épithélium palléal, tandis que le stimulus provoqué en ce point de l'ectoderme fait affluer dans les lacunes palléales la phase porteuse du calcaire qui est sécrétée alors abondamment. Il y a, à ce niveau, afflux de mucus porteur de calcaire et au contraire diminution de la sécrétion de substance nacrée. A chaque instant de la stabilisation de l'épithélium palléal, il y a sécrétion d'une faible couche sub-nacrée. Les couches sub-nacrées ne sont donc plus empilées les unes sur les autres, mais séparées par un intervalle plus ou moins haut rempli de substance crayeuse à mesure que le manteau se retire de la paroi inférieure. Il n'y a donc jamais de « chambre ».

Des coupes dans le manteau de l'*O. edulis*, au niveau de la glande génitale, où se trouvait une chambre à eau et au niveau de la cavité exhalante où se présentait une épaisse couche crayeuse, m'ont démontré que les deux ectodermes cylindriques sont absolument semblables en ce qui concerne la présence de grosses « cellules granuleuses éosinophiles » ou « cellules muqueuses ». Je n'en ai trouvé que quelques-unes à ces deux niveaux, alors que le bourrelet marginal du manteau en est abondamment pourvu. Il ne me semble donc pas possible de rattacher la sécrétion du mucus calcaire à ces éléments. Le mucus calcaire me semble être plutôt une phase protoplasmique différenciée, sécrétée par toute la surface de l'épithélium palléal.

Nous assistons, au niveau des couches crayeuses, à la dissociation exagérée des deux éléments de la sécrétion de la coquille : lamelle conchylienne et mucus calcaire.

ORTON et AMIRTHALINGAN ont pensé, à titre d'hypothèse de travail, que la substance des couches crayeuses était le résultat d'une excrétion leucocytaire. Mes observations n'ont pas confirmé cette hypothèse.

Il s'agissait alors de provoquer expérimentalement la formation d'une couche crayeuse et de voir comment, au moment même de sa sécrétion, se présentait la substance crayeuse. J'ai élevé, au Laboratoire, des Huîtres portugaises auxquelles je coupais la coquille de diverses manières pour en provoquer la régénération. Dans une expérience, j'ai coupé la bordure postérieure des deux valves d'une Huître portugaise du Bassin d'Arcachon, sur une longueur de deux centimètres. Il faut avoir soin, dans ces expériences, de ne jamais blesser, si peu que ce soit, l'épithélium palléal. Le manteau s'étale progressivement hors des valves coupées et sécrète une membrane périostracale doublée intérieurement (à la valve supérieure seulement) d'une fine couche prismatique, puis elle-même, de fines lames sub-nacrées. Au bout de quinze jours, la nouvelle coquille très mince, atteignait 4 centimètres de longueur. En deux points de la nouvelle coquille, sont apparues le dixième jour, de petites couches crayeuses. Comme j'observais cette Huître pour ainsi dire sans arrêt toute la journée, l'expérience se déroulant près de moi, j'ai pu examiner, dès sa apparition, la substance crayeuse ainsi secrétée. J'en ai fait le prélèvement et en ai pris des microphotographies. J'ai pu constater qu'il n'y avait aucune trace de leucocytes dans cette sécrétion. Elle a tout de suite son aspect définitif : entre la sécrétion et la cristallisation du calcaire il s'écoule très peu de temps. La couche en étant très faible, j'ai pu voir que sa surface n'était pas plane, il y avait des zones plus épaisses que les autres. Ceci s'explique assez bien puisqu'il ne s'agit pas d'une membrane. La première impression est qu'il s'agit d'un amas de granulations et de bâtonnets. Mais on voit par un examen attentif, que ces derniers sont sur plusieurs plans au sein d'une substance claire, hyaline. Malgré le court espace de temps qui s'est écoulé entre la sécrétion et l'observation, il y avait déjà eu processus de cristallisation et séparation des deux phases protoplasmiques dont est constitué le mucus. Le calcaire a changé d'état, il est devenu cristallin, carbonate de calcium sous forme de calcite. Mais il reste combiné à chacune des deux phases protoplasmiques, les granulations et les bâtonnets calcifiés restant au sein de la phase hyaline calcifiée également.

STRUCTURE ET CONSTITUTION DES COUCHES CRAYEUSES CHEZ *C. ANGULATA* ET *O. EDULIS*.

Elles ont, à première vue, un aspect fibreux surtout dans les coquilles fossiles. Mais en réalité leur structure est feuilletée. Si on en examine un petit fragment recueilli très délicatement, on voit au binoculaire, en lumière directe, qu'il est formé de très fines lamelles scintillantes, très longues, disposées perpendiculairement aux lames sub-nacrées limitantes,

c'est-à-dire, en principe verticalement. Ces lamelles très longues, empilées irrégulièrement les unes contre les autres, sont extrêmement ténues et tendres; elles se résolvent sous la plus légère pression en petits lambeaux irréguliers. Isolées, on voit qu'elles sont constituées d'une fine membrane calcifiée au sein de laquelle se trouvent de nombreuses fibrilles ou bâtonnets, plus ou moins longs, disposés longitudinalement ou obliquement, les derniers faisant avec les premiers un angle aigu. Dans certains lambeaux, on ne remarque que de fins bâtonnets et des granulations. Si on dissocie trop violemment le fragment, il se résout en un amas de bâtonnets et de granulations. Frotté entre les doigts, un fragment donne une poudre ayant, au microscope, cet aspect. On n'y reconnaît plus aucune membrane de soutien car celle-ci, extrêmement ténue, se pulvérise.

Les anciens auteurs, CARPENTER en particulier, pensaient que la substance crayeuse était essentiellement minérale, ne contenant que du carbonate de chaux, sans matière organique. Or d'autres auteurs (SCHLOSSBERGER, BULL) ont démontré par leurs analyses, qu'elle contenait environ autant de matière organique que la couche sub-nacrée. La poudre dont je viens de parler, est donc une substance organo-calcaire.

Si nous examinons cette poudre au microscope polarisant, elle est à première vue amorphe. On ne remarque aucun phénomène de polarisation au niveau des grains ou bâtonnets, trop petits. Mais si nous recueillons avec un rasoir, une lamelle aussi fine que possible, dans une couche crayeuse humectée de manière à diviser le moins possible la matière, on constate par endroits, le phénomène d'éclairement et d'extinction. Ce dernier est très net si l'on examine les lambeaux de lamelles dont j'ai parlé ci-dessus, que l'on arrive à isoler en opérant très délicatement. Le calcaire est donc bien cristallisé au sein des lamelles.

J'ai fait faire l'analyse de cette poudre aux rayons X. Le diagramme de DEBYE et SHERRER est très net; c'est celui de la calcite.

Isolons, avec précautions, des morceaux de lamelles dont est composée la substance crayeuse et soumettons-les à l'action du bleu Poirier acétique. En se décalcifiant, on obtient des lambeaux membraneux, légèrement colorés en bleu, au sein desquels les bâtonnets décalcifiés se sont résolus en de très petits grains qui prennent plus fortement le colorant bleu. Ainsi nous retrouvons bien les deux phases protoplasmiques dont est constitué le mucus, les grains restant au sein de la phase hyaline. La substance crayeuse est donc bien réellement formée de granulations et bâtonnets organo-calcaires dans une fine lamelle, elle-même organo-calcaire.

Prenons 15 grammes de cette substance crayeuse et soumettons-les à l'action de l'acide acétique très dilué. Dès que la décalcification est effectuée, recueillons le précipité organique; il pèse 1 gramme (soit 6,6 % de la substance traitée) donnant 0,25 gr de matière sèche (soit 1,6 % de la substance traitée). J'attire l'attention sur le fait que 0,25 gr de matière organique sèche parvient, avec l'eau, le calcaire et autres sels

minéraux, à réaliser une combinaison organo-minérale de 15 gr et d'un volume assez important.

En fait, c'est ce mucus avec ces deux phases calcifiées que l'on retrouve aussi bien dans les prismes que dans la couche sub-nacrée.

Mais alors en quoi diffèrent le dépôt crayeux, le prisme et la couche sub-nacrée ? Il nous paraît maintenant très facile de répondre à cette question. Dans le dépôt crayeux le mucus calcifié est seul, c'est pourquoi les dépôts crayeux n'ont pas de forme spéciale. Dans les prismes et la couche sub-nacrée le mucus calcifié est en combinaison avec un substratum organique spécial qui donne à l'ensemble une forme particulière.

LES COUCHES CRAYEUSES DANS LE GENRE *PYCNODONTA*.

C'est M. Lucien MORELLET qui a attiré mon attention sur la structure particulière de certaines coquilles d'Huitres fossiles du tertiaire. J'ai assimilé rapidement les couches crayeuses vacuolaires de ces coquilles aux dépôts crayeux des autres Huitres. Cette structure particulière est connue depuis fort longtemps. Sans reprendre toutes les discussions dont elle a fait l'objet il faut l'examiner de près pour faire la comparaison avec celle que nous venons de décrire dans les genres *Ostrea* et *Crassostrea*. La comparaison est très fructueuse.

Mes observations personnelles ont porté sur de très nombreuses espèces tant fossiles qu'actuelles. Un fait attire tout d'abord l'attention. Il existe dans les mers actuelles plus de Pycnodontes qu'on ne le pense. Les auteurs ne citent que *P. cochlear* POLI. Or *Ostrea hyotis* L. (entre autres) est aussi un Pycnodonte. C'est même un des plus beaux et plus gros représentants actuels du genre. J'ai examiné plus particulièrement ces deux dernières espèces. Ce qui frappe dès l'abord, c'est la réduction du corps de l'animal par rapport aux dimensions de la coquille; lorsqu'il est contracté il n'occupe qu'un étroit espace au centre antérieur des valves. Ceci explique la position de l'impression musculaire, presque toujours plus près de la charnière que du bord postérieur des valves.

Le manteau, par contre, a de très grandes dimensions relativement à la masse viscérale; il la déborde très largement dans toutes les directions, sauf antérieurement, au capuchon céphalique. Ce caractère est particulièrement net sur le bord dorsal de la masse viscérale où le manteau étalé est, chez *P. hyotis*, 3 ou 4 fois plus large que chez *C. angulata*. D'autre part, le bourrelet musculaire marginal est très large, plus du double de celui des autres huitres, lorsqu'il est étalé. Ceci explique la présence fréquente d'un limbe sur toute la bordure de la coquille des Pycnodontes, limbe que le manteau abandonne fréquemment par contraction et fermeture des valves, en le recouvrant intérieurement d'une couche crayeuse vacuolaire uniforme sur tout le pourtour des deux valves.

Si nous examinons à la loupe binoculaire ces couches, nous voyons que les vacuoles sont très irrégulières de forme et de dimensions. En

général, elles sont largement ouvertes au sommet, à l'extérieur; mais parfois elles le sont moins ou pas du tout; il existe tous les termes de passage. Lorsqu'elles sont closes l'ensemble apparaît comme une masse vacuolisée. La masse calcaire est formée de murailles dont l'épaisseur varie suivant la zone de la coquille où elles se trouvent. Parfois elles sont très minces et très tendres comme de très légères lamelles calcaires.

Quelquefois la masse crayeuse n'est pas vacuolaire, mais feuilletée, formée de légères feuilles à contours plus ou moins godronnés. Ce fait démontre, à lui seul, que le dépôt crayeux est formé par la calcification d'une substance, amorphe au moment de l'excrétion, et que sa structure si spéciale n'apparaît que secondairement. Elle n'est pas le fait d'une structure particulière de l'épithélium palléal comme le supposait GRAY.

Le dépôt crayeux est presque toujours entre deux lames transversales de substance sub-nacrée, sauf au niveau du limbe où elle est souvent nue. Si nous pratiquons une coupe perpendiculaire à la surface d'une coquille où ces dépôts sont abondants, chaque dépôt nous apparaît formé de lamelles verticales, assimilables à celles dont est composée la couche crayeuse des autres Huîtres. Mais ici ces lamelles sont un peu plus épaisses, plus dures, et de plus, au lieu d'être accolées les unes aux autres, elles sont séparées par des intervalles vides (les vacuoles) très irréguliers de forme et de dimensions.

Au microscope polarisant, les lamelles montrent bien les phénomènes d'irisation, d'éclairement et d'extinction. Il y a bien cristallisation du calcaire.

Une analyse de la poudre de cette substance crayeuse vacuolaire, aux rayons X, a été faite. Le diagramme de DEBYE et SHERRER est également celui de la calcite.

Au microscope ordinaire, les parois dures des vacuoles ont le même aspect que les lamelles des couches crayeuses des autres huîtres. Elles présentent une membrane claire au sein de laquelle sont des bâtonnets et des granulations, mais en nombre plus restreint. Si nous introduisons entre lame et lamelle, avec ménagement, quelques gouttes de bleu Poirier acétique, nous assistons à la décalcification de la membrane ainsi que des bâtonnets qui se résolvent en grains très fins. Le substratum organique de la membrane se colore légèrement en bleu et les grains prennent le bleu un peu plus fortement. Les vacuoles à parois molles, décalcifiées, conservent leurs formes initiales. Ainsi ces couches crayeuses vacuolaires, comme celles des couches crayeuses des autres Huîtres, sont le résultat de la sécrétion d'un mucus amorphe, par la paroi du manteau. Mais dans le genre *Pycnodonta*, le mucus présente des propriétés particulières. Cette phase protoplasmique donne des membranes calcifiées plus épaisses et plus dures, avec vacuolisation simultanée de l'ensemble. Il n'y a pas, non plus ici, de substratum organique général imposant une forme précise à l'ensemble.

La comparaison des couches crayeuses du genre *Pycnodonta* avec celles des autres genres d'Huîtres, nous montre que ce n'est pas la cristal-

lisation du calcaire qui impose la forme définitive constatée. En effet nous sommes, dans les deux cas, en présence de calcite et cependant la structure des couches crayeuses est différente. C'est le substratum organique qui, par sa constitution propre, détermine la structure observée. C'est la constitution chimique propre du mucus du genre *Pycnodonta* qui est le facteur déterminant de la structure des couches crayeuses vacuolaires de ce genre. Les conditions du milieu extérieur n'interviennent pas fondamentalement, puisque tous les exemplaires de ce genre présentent la même particularité, quelles que soient les conditions dans lesquelles ils se sont développés.

Si nous plaçons 15 gr de poudre de substance crayeuse vacuolaire de *Pycnodonte* dans de l'acide acétique dilué, nous obtenons un résidu insignifiant de matière organique : 0,25 gr environ soit 0,06 gr de matière sèche (soit 0,4 %). Cette proportion est beaucoup plus faible que celle obtenue chez les autres Huîtres. D'ailleurs la couche sub-nacrée du même *Pycnodonte* donne la même proportion. Ce résultat est remarquable. Je l'ai obtenu avec plusieurs espèces actuelles. On doit souligner le peu de matière organique nécessaire pour faire 15 gr de coquille. Une quantité donnée de mucus de *Pycnodonte* peut constituer une coquille ayant 250 fois son propre poids !

RÉSUMÉ.

Chez les Huîtres, la valve droite, ou supérieure, est en général plate; la valve gauche, inférieure, est concave. La valve supérieure est constituée par le périostracum, la couche prismatique, la couche sub-nacrée, la couche sous-musculaire; elle présente souvent des dépôts crayeux. La valve inférieure en diffère, en général, par l'absence de couche prismatique.

Certaines espèces, comme *O. crista-galli* L., *O. radix* Sow., *O. folium* L. et quelques autres, n'ont jamais de dépôts crayeux. Chez elles la couche prismatique qui se réduit souvent à une seule lame, existe aussi bien à la valve inférieure qu'à la valve supérieure.

Le périostracum.

Chez les Huîtres, au manteau rétractile, c'est une très fine membrane, molle à l'origine qui devient dure et cornée par la suite. Il recouvre d'une mince pellicule la couche prismatique de la valve supérieure et la couche sub-nacrée de la valve inférieure. Il prend naissance dans le fond du sillon marginal externe du manteau. C'est une phase protoplasmique en continuité avec les tissus producteurs. Il épouse la face interne de la lame extérieure du bord du manteau puis se recourbe et vient s'accoler au bord intérieur de la coquille. Ainsi toute la zone du manteau sécrétrice des éléments de la coquille est à l'abri du milieu extérieur. La combinaison

de ces éléments se fait bien en dehors du manteau, mais néanmoins en milieu clos. Le périostracum est une sécrétion organique sans affinité pour le calcaire; il n'est jamais calcifié.

LA COUCHE PRISMATIQUE.

Sous la lamelle périostracale, à l'abri du milieu extérieur, la surface externe du bourrelet marginal du manteau sécrète une lamelle de constitution totalement différente de la précédente. La couche prismatique n'est pas un empilement de couches périostracales, mais une superposition de lamelles spéciales. Dès qu'une de ces lamelles est sécrétée, du mucus porteur de calcaire amorphe est sécrété à son tour. Ce mucus se combine à la substance de la lamelle. Sous l'effet du mucus porteur de calcaire, il y a séparation des deux phases organiques dont est constituée la lamelle : conchyoline et substance périostracale. La conchyoline qui a une grande affinité pour le calcaire constitue la portion prismatique, calcifiée, et la substance périostracale forme le fourreau qui reste purement organique. La portion prismatique est une plaquette polygonale dont la forme n'est pas déterminée par le simple effet mécanique de la juxtaposition d'éléments voisins, mais par la constitution de son substratum organique.

Par la suite sous cette première lamelle prismatique ainsi constituée, une seconde lamelle est sécrétée où les mêmes processus aboutissent à la formation de nouvelles plaquettes calcaires entourées de leurs fourreaux organiques. Mais alors, les nouvelles plaquettes se forment exactement sous les précédentes et les fourreaux de même. De plus, on pourrait croire que deux plaquettes ainsi formées séparément, successivement, se superposent simplement et qu'une solution de continuité existe entre elles. Il n'en est rien. Ces deux plaquettes superposées se soudent si intimement que l'ensemble constitue une unité. La décalcification laisse un substratum organique qui est une unité. C'est donc le substratum organique qui assure la continuité des deux éléments.

La sécrétion de lamelles successives se poursuit. Elle aboutit chaque fois au même résultat. Les plaquettes calcaires se superposent et bientôt nous voyons le prisme définitif prendre forme, une forme qui est spéciale pour chaque espèce. Nous devons donc admettre que la conchyoline, substratum organique du prisme, joue un rôle prépondérant, qu'il s'agit d'une protéine moléculairement organisée puisqu'elle va produire progressivement un ensemble qui n'est pas une simple colonnette régulière, mais qui présente une forme variant avec chaque espèce.

Le prisme n'est donc pas du tout un cristal, mais une combinaison organo-calcaire. Après décalcification nous restons en présence d'un substratum organique exactement conforme au prisme calcifié. C'est donc bien le substratum qui donne la forme à l'ensemble.

La combinaison du mucus, porteur de calcaire, avec la conchyoline est un phénomène très complexe. La conchyoline se calcifie, mais il sub-

siste en son sein des granulations. A la décalcification, ces granulations, après départ du calcaire, se résolvent en grains très fins purement organiques. Le calcaire, dans le mucus, se trouve lié à une phase protoplasmique spéciale.

Le prisme est donc constitué d'un substratum fondamental (phase spéciale du protoplasme) la conchyoline, calcifiée, dans laquelle nous trouvons combiné avec elle le mucus calcifié avec ses granulations calcifiées, représentant deux autres phases protoplasmiques. C'est le substratum organique, moléculairement organisé qui donne la forme à l'ensemble et impose au calcaire sa dispersion et son mode cristallin.

LA COUCHE SUB-NACREE.

Elle est sécrétée par toute la surface extérieure du manteau, depuis la ligne cardinale jusqu'à la bordure interne du bourrelet marginal.

Elle n'est pas formée par la superposition de feuilletts organiques de conchyoline séparés par du carbonate de chaux. C'est une formation en totalité organo-calcaire.

Après décalcification, la couche sub-nacrée se présente sous forme de feuilletts très minces, superposés, comme un empilement de lamelles organiques étroitement appliquées les unes contre les autres. Mais ici ce n'est pas le substratum organique qui donne l'unité à l'ensemble puisque les lamelles organiques superposées ne fusionnent pas. Si étroitement appliquées qu'elles soient les unes contre les autres, il existe entre elles un liant qui ne peut être que du mucus calcifié de l'ordre des lamelles calcifiées des dépôts crayeux.

Les lamelles calcifiées étant très fines et le lien qui les unit entre elles, très léger, il y a facilité de rupture dans tous les sens, ce qui explique les caractéristiques de la cassure d'une coquille d'Huître.

Le processus de formation de la couche sub-nacrée nous apparaît ainsi : une membrane de conchyoline, phase protoplasmique homogène, est sécrétée par la surface extérieure du manteau. Du mucus porteur de calcaire est sécrété ensuite. Il se combine avec la membrane précédente. La calcification de cette membrane en résulte. Une autre membrane organique est sécrétée; à nouveau du mucus porteur de calcaire, s'y combine et elle se calcifie. Mais entre deux membranes calcifiées, du mucus calcifié subsiste qui assure la liaison entre les deux membranes conchyliennes. Et ainsi de suite. L'ensemble forme un tout calcifié.

Le substratum organique (conchyoline) joue le rôle primordial dans ce processus puisqu'il détermine la forme générale et impose au calcaire sa dispersion en son sein. C'est lui qui impose au calcaire son mode cristallin. La combinaison est en effet très étroite. Ce n'est pas un simple assemblage physique de substance organique et de cristaux de calcite car s'il en était ainsi, dans l'eau de javel, l'une disparaîtrait et les autres seraient libérés, ce qui n'a pas lieu.

Une preuve de la réalité de ces faits est donnée par l'observation de tous les stades intermédiaires entre une lame conchylienne normale dont la combinaison avec le calcaire est totale et une lame conchylienne anormale où les micro-cristaux de calcite sont individualisés au sein d'une production purement organique.

LA COUCHE SOUS-MUSCULAIRE.

La couche sub-nacrée normale se poursuit sous l'impression musculaire, mais de plus, le muscle sécrète, à ce niveau, une production particulière, différente de la sous-jacente. Cette production spéciale est formée selon le même processus que les autres : le substratum formant la membrane, avec laquelle un mucus contenant une phase protoplasmique porteuse de calcaire, s'est combiné. Leur réaction montre que ces éléments ont des propriétés un peu différentes de celles des éléments correspondants des autres couches de la coquille.

L'examen cristallographique de cette production a montré que le calcaire s'y trouve sous forme d'aragonite et non de calcite. Ce fait est capital car il démontre bien que le substratum organique impose au calcaire non seulement sa dispersion, mais également son mode cristallin.

LES DEPOTS CRAYEUX.

C'est une formation spéciale aux Huîtres. Elle ne fait défaut que dans quelques espèces seulement, comme *O. folium*, *O. crista-galli*, etc...

Leur distribution, dans chaque valve, est très irrégulière. L'analyse des conditions dans lesquelles ils sont sécrétés a montré qu'ils se trouvent aux endroits où pour des raisons diverses le manteau n'a pu produire correctement, assez rapidement, la sécrétion des lamelles conchyliennes. Nous assistons alors, en ces points, à la dissociation exagérée des deux éléments de la sécrétion de la coquille : lamelle conchylienne et mucus porteur de calcaire. Les lamelles conchyliennes ne sont plus sécrétées et le mucus porteur de calcaire l'est abondamment. Lorsque les conditions sont redevenues normales, le manteau recouvre le dépôt crayeux ainsi formé de nouvelles lamelles conchyliennes.

Par des expériences appropriées, j'ai pu examiner, dès son apparition, la substance crayeuse sécrétée. J'ai pu constater qu'il n'y avait aucune trace de leucocytes dans cette sécrétion. La première impression est qu'il s'agit d'un amas de granulations et de bâtonnets. Un examen attentif montre que ces derniers sont sur plusieurs plans, au sein d'une substance claire, hyaline. Le tout, composé de deux phases protoplasmiques, forme rapidement un complexe organo-calcaire. L'examen d'un dépôt crayeux définitivement constitué montre qu'il est formé de très fines lamelles scintillantes, très longues, disposées perpendiculairement aux lames sub-

nacrées limitantes, c'est-à-dire, en principe, verticalement. Ces lamelles empilées irrégulièrement les unes contre les autres, sont extrêmement ténues. Elles se résolvent, sous la plus légère pression, en petits lambeaux irréguliers. Isolées, on voit qu'elles sont constituées d'une fine membrane calcifiée, au sein de laquelle se trouvent de nombreuses fibrilles, grains ou bâtonnets. Leur décalcification par le bleu Poirier acétique, donne des lambeaux membraneux légèrement colorés en bleu, au sein desquels les fibres, bâtonnets et granulations, décalcifiés, se résolvent en de très petits grains prenant fortement le bleu. Ainsi nous retrouvons bien les deux phases protoplasmiques dont est constitué le mucus, les grains restant au sein de la phase hyaline.

Dans le genre *Pycnodonta*, les dépôts crayeux sont vacuolaires ou lamelleux. Il s'agit toujours du résultat de la sécrétion du mucus amorphe, par la paroi du manteau. Mais ici le mucus présente des propriétés particulières. Cette phase protoplasmique donne des membranes calcifiées plus épaisses, plus dures, avec vacuolisation simultanée de l'ensemble.

La comparaison des couches crayeuses du genre *Pycnodonta* avec celles des autres genres d'Huitres, nous montre que ce n'est pas la cristallisation du calcaire qui impose la forme définitive, constatée. En effet, nous sommes dans les deux cas, en présence de calcite et néanmoins la structure des couches crayeuses est différente. C'est la constitution chimique propre du mucus du genre *Pycnodonta* qui est le facteur déterminant de la structure des couches crayeuses vacuolaires de ce genre.

GENERALISATION — CONCLUSIONS.

En pratiquant la même technique de décalcification par le bleu Poirier acétique au sein de la glycérine, j'ai obtenu les mêmes résultats avec les spicules des Eponges calcaires, les spicules des Holothuries et des Alcyonnaires, etc... Dans les Coraux tout le squelette, jusque dans ses moindres détails sculpturaux, présente un substratum organique. C'est lui qui donne sa forme à chacun des éléments du squelette. Tous les éléments du squelette si complexe des Echinodermes, ne sont que des combinaisons organo-calcaires dont j'ai isolé le substratum organique de la même manière.

Je pense que nous pouvons généraliser et dire que les productions calcaires des êtres vivants sont des combinaisons organo-calcaires; elles possèdent un substratum organique qui leur donne leurs formes et qui impose aux ions calcium un ordonnancement en rapport avec leur propre architecture moléculaire.

A partir du moment où est prouvée l'existence d'une substance protéique moléculairement organisée dans l'espace et présentant de grandes affinités pour le calcium qui s'y combine passivement, les formations calcaires des êtres vivants s'expliquent aisément. Les coquilles des Mollusques, les Coraux, etc... n'apparaissent plus comme de simples masses calcaires, mais comme des productions organo-calcaires. Il ne faut pas

lorsqu'on les considère, penser seulement au calcium qui occupe pourtant une partie considérable du tout, mais surtout au substratum organique, apparemment insignifiant, qui donne cependant sa forme à l'ensemble et précise le moindre des détails sculpturaux de ce dernier.

Le calcaire est certes cristallisé au sein du substratum organique et le cristallographe peut dire s'il s'agit de calcite ou d'aragonite. Mais les cristaux ne sont pas observables quels que soient les moyens mis en œuvre. Ils ne peuvent être qu'à l'échelle moléculaire.

Un autre fait important attire notre attention. C'est le calcaire qui est en contact avec le milieu extérieur. En effet une production calcaire soumise à l'eau de javel, par exemple, n'est pas détruite, ce qui aurait lieu si les cristaux étaient simplement, physiquement, enrobés dans le substratum organique, comme cela se produit dans les productions pathologiques. Au contraire, si la production calcaire est traitée par un acide, le calcaire est détruit et le substratum organique libéré, conservant exactement la forme et approximativement le volume de la production calcifiée.

C'est la raison pour laquelle cette combinaison est très résistante à l'action des agents du milieu extérieur. Dans les couches géologiques, on retrouve les productions calcaires des organismes disparus. Elles sont plus ou moins corrodées par les agents physiques, chimiques, par les animaux, ou les végétaux, perforants. Mais quel que soit l'élément fossile, quelle que soit la portion que l'on y prélève, si on la traite avec précautions par le bleu Poirier acétique dans la glycérine, on s'aperçoit qu'il subsiste toujours un substratum organique. D'une manière générale le calcaire n'est isolé de son substratum que dans des conditions exceptionnelles. On trouve accidentellement des « géodes » dans la cavité desquelles la calcite est pure, cristallisée alors vraiment selon son système propre. Les conditions ont été réalisées là, pour la séparation totale du calcaire de son substratum organique.

Sans le calcaire, le substratum organique serait sécrété de la même façon avec la même forme. Mais il resterait purement organique. La constitution moléculaire spécifique du substratum organique sécrété le premier est l'élément fondamental, déterminant, des caractères des productions calcifiées. Cela explique la spécificité de ces productions.

Lorsque la constitution moléculaire du substratum est correcte, cette dernière impose au calcaire apporté par deux autres phases protoplasmiques (mucus avec granulations) sa dispersion et son mode cristallin. Lorsqu'elle n'est pas correcte, pour des raisons pathologiques diverses, nous assistons à la réalisation de variantes, depuis l'absence totale de calcification du substratum, jusqu'à la formation, en son sein, de vrais micro-cristaux.

SUBSTRATUM ORGANIQUE.

Le substratum organique est sécrété par des zones différentes du manteau de l'animal. Les anciens auteurs ont tenté de chercher les traces

des cellules productrices de chaque formation. Or il est maintenant bien admis que ce sont des productions sans la moindre trace de cellules. La lamelle périostracale en continuité parfaite avec le tissu producteur, en est la meilleure démonstration. C'est pourquoi je les appelle des phases protoplasmiques. Mais, si leur propriété, liée à leur constitution moléculaire, est le fait des réactions qui se produisent au niveau des épithéliums différenciés, il paraît vraisemblable d'admettre qu'il y a, à ce niveau, différenciation sous l'action d'éléments étrangers variés, d'un substratum fondamental, préexistant.

L'idée d'une différenciation seulement d'un substratum général préexistant, trouve son appui dans le fait que la forme des êtres vivants, spécifique, générique, etc... ne peut difficilement se concevoir autrement que par l'existence d'un substratum protéique général, support de l'unité de l'organisme vivant.

Certes, ses réactions avec des éléments étrangers, conduisant à ces différenciations ont lieu au niveau de ce qu'on appelle les cellules; il en résulte des productions sécrétées avec les propriétés particulières que l'on constate pour chaque zone.

Mais les cellules ne seraient alors que le résultat de la structuration interne du substratum général, fondamental. Ses combinaisons avec des éléments étrangers explique ainsi la forme, la structure et le fonctionnement de l'ensemble dont le caractère spécifique, générique, etc.. se comprend alors aisément.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

La bibliographie complète de la question comporterait, à elle seule, un volume. Je ne peux signaler ici que les auteurs cités, dans les travaux desquels on trouvera les autres références sur le sujet.

BERNARD, F.

1898. *Recherches ontogéniques et morphologiques sur la coquille des Lamellibranches.* (Ann. Sc. Nat., Zool., VIII, 1-208.)

BIEDERMANN, W.

1902. *Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen.* Iena. (Zeitschr. Naturw., 36, 1-164.)

1902. *Über die Bedeutung von Kristallisation — prozessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen.* (Zeitschr. allg. Physiol., 1, 154-208.)

BÖGGILD, O. B.

1930. *The shell structure of the Mollusks.* (Kong. Danske Vid. Selsk. Skr., Raekke 9, II, n° 2, 231-326.)

BULL, H. O.

- 1926-1927. *Note on the chemical composition of «chalky» deposits in shells of O. edulis.* (Journ. Mar. Biol. Assoc., XIV, 953-954.)

CARPENTER, W. B.

1845. *On the microscopic structure of shells.* (Rep. Brit. Assoc. f. adv. of Sc., 14th meeting, 1-20.)

DOUVILLE, H.

1936. *Le test des Lamellibranches; sa formation dans l'Ostrea edulis.* (C. R. A. S., 203, 965-968.)

1936. *Le test des Ostréidés du groupe de l'Ostrea cochlear (Genre Pycnodonta F. de W.) et test des Rudistes.* (C. R. A. S., 203, 1113-1117.)
- GLIMCHER, M. J.
 1960. *Specificity of the molecular structure of organic matrices in mineralization.* In : *Calcification in biological systems.* (Amer. Assoc. Adv. Sc., Publication n° 64, 421.)
 1961. *The role of the macromolecular aggregation state and reactivity of collagen in calcification.* In : *Macromolecular complexes. Society of general physiologists, sixth Annual Symposium, 1959.* (Edds Jr., Editor, New York, 1961.)
- GRAY, J. E.
 1838. *On a peculiar structure in shells; with some observations on the shell of Sphaerulites.* (Magaz. of Zool. and Bot., 2, 228-232.)
- GREGOIRE, Ch.
 1961. *Sur la structure submicroscopique de la conchioline associée aux prismes des coquilles de Mollusques.* (Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique, XXXVII, n° 3, 1-34.)
- KADO, Y.
 1960. *Studies on shell formation in Molluscs.* (Journ. Sc. Hiroshima University, Series B, Div. 1, 19, 163-210.)
- LAURENT, M.
 1839. *Observations sur la structure de la coquille de l'Huitre commune (Ostrea edulis L.).* (Ann. franç. et étrang. d'anatomie et de physiologie, 3, 53-55.)
- LEENHARDT, H.
 1926. *Quelques études sur « Gryphaea angulata » Huitre du Portugal.* (Ann. Inst. Océanogr., Paris, 3, 1-90.)
- MOYNIER DE VILLEPOIX, R.
 1892. *Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques.* (Journ. anat. physiol., 28, 461-518 et 582-674.)
- MÜLLER, F.
 1885. *Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten.* (Zool. Beitr. von A. Schneider, I, 206-241.)
- NATHUSIUS KOENIGSBORN, W. v.
 1877. *Untersuchungen über nicht cellulär organischen, namentlich Crustaceen.* (Panzer, Mollusken Schalen und Eihüllen, Berlin, 1-144.)
- ORTON, J. H. et AMIRTHALINGAN, C.
 1926-1927. *Notes on shell-depositions in Oysters.* (Journ. Mar. Biol. Assoc., XIV, 935-953.)
- PRENANT, M.
 1927. *Les formes minéralogiques du calcaire chez les êtres vivants et le problème de leur déterminisme.* (Biol. Rev., 2, 365-392.)
- RANSON, G.
 1928. *Le déterminisme des variations de la forme de la coquille chez Gryphaea angulata Lmk.* (Bull. Soc. Zool. France, 53, 466-478.)
 1952. *Les Huitres et le calcaire. Calcaire et substratum organique chez les Mollusques et quelques Invertébrés marins.* (C. R. A. S., 234, 1485-1487.)
- RASSBACH, R.
 1912. *Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von Anodonta cellensis.* (Zeit. Wiss. Zool., 103, 363-448.)
 1912. *Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Teichmuschel (Anodonta cellensis).* (Zool. Anz., 39, 35-38.)
- RAWITZ, B.
 1888. *Der Mantelrand der Acephalen. 1. Teil. Ostrea.* (Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 22, 415-456.)
- ROCHE, J., RANSON, G. et EYSSERIC-LAFON, M.
 1951. *Sur la composition des scléroprotéines des coquilles de Mollusques (conchiolines).* (C. R. Soc. Biol., 145, 1474-1477.)

RÖMER, O.

1903. *Untersuchungen über den feineren Bau einiger Muschelschalen.* (Zeitschr. Wiss. Zool., 75, 437-472.)

ROSE, G.

1859. *Über die heteromorphen Zustände der kohlensauren kalkerde. II. Vorkommen des aragonits und kalkspath in der organischen Natur.* (Abhand. der Königl. Akad. der Wiss. zu Berlin, Physik, 1858, 63-111.)

SCHMIDT, W. J.

1921. *Einige Ergebnisse einer Untersuchung über den Kristallographischen Charakter der Prismen in den Muschelschalen.* (Biol. Zentralbl., 41, 135-137.)
 1921. *Über den Kristallographischen Charakter der Prismen in den Muschelschalen.* (Zeitschr. Allg. Physiol., 19, 191-228.)
 1931. *Über die Prismenschicht der Schale von Ostrea edulis L.* (Zeitschr. Morphol. Ökol. der Tiere, Abt. Anat., 21, 789-805.)

SOUTHERN, R.

1916. *Chambrage in Oysters.* (Dep. Agric. Techn. Instruct. Ireland Journ., XVI, n° 4, 616.)

STOLKOWSKI, J.

1951. *Essais sur le déterminisme des formations minéralogiques du calcaire chez les êtres vivants (calcaires coquilliers).* (Ann Inst. Océanogr., Paris, 26, 1-113.)

TSUJII, T.

1960. *Studies on the mechanism of shell and Pearl formation in Mollusca.* (Journ. Faculty of Fisheries, Mie, 5, 1-70.)

TULLBERG, T.

1882. *Studien über den feineren Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen.* (Schwed. Akad. d. Wiss., 19, n° 3, 1-57.)

WADA, K.

1961. *Crystal growth of Molluscan shells.* (Bull. Nat. Pearl Research Laboratory, 7, 703.)

WATABE, N., SHARP, D. G., WILBUR, K. M.

1958. *Studies on shell formation. VIII. Electron microscopy of crystal growth in the nacreous layer of the Oyster, Crassostrea virginica.* (Journ. Biophys. Biochem. Cytol., 4, 281-286.)

WATABE, N. et WADA, K.

1956. *On the shell structures of Japanese pearl Oyster Pinctada martensii Dunker. 1. Prismatic layer.* (Rept. Fac. Fisheries, Pref. Univ. Mie, 2, 227-235.)

WATABE, N. et WILBUR, K. M.

1960. *Influence of the organic matrix on crystal type in Molluscs.* (Nature, 188, n° 4747, 334.)

WILBUR, K. M.

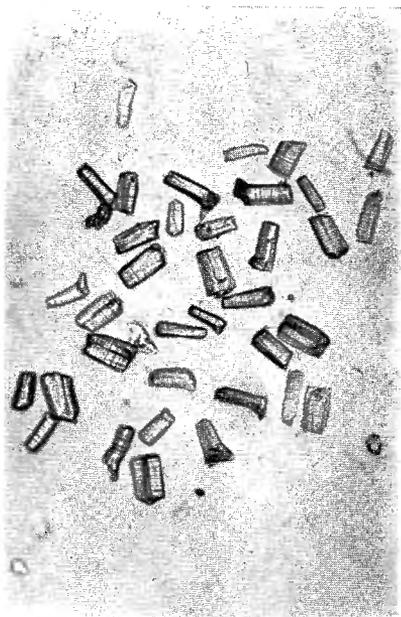
1960. *Shell structure and mineralization in Molluscs.* In: *Calcification in biological systems.* (Amer. Assoc. Adv. Sc., Publication 64, 15-40.)



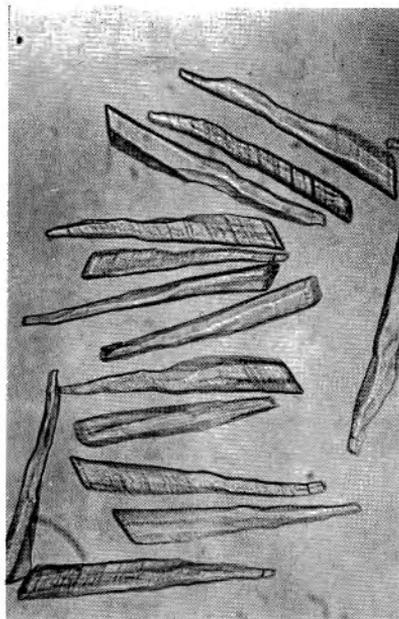
INDEX DES PLANCHES

- Planche I. — Prismes de *Pycnodonta hyotis* (LINNÉ).
Prismes de *Pycnodonta cucullina* (DESHAYES).
Prismes de *Pycnodonta cochlear* (POLI).
Prismes de *Pycnodonta numisma* (LAMARCK).
- Planche II. — Coupe à travers une valve inférieure d'un très gros exemplaire de *Pycnodonta hyotis* (LINNÉ), montrant les couches crayeuses vacuolaires successives (séparées par des lames sub-nacrées), de chaque côté de la lame sous-musculaire (aragonitique).
Vue en coupe d'une portion des couches crayeuses vacuolaires de *Pycnodonta hyotis* (LINNÉ), montrant la structure en lamelles verticales.
- Planche III. — Portion du limbe d'une valve inférieure de *Pycnodonta hyotis* (LINNÉ), montrant le dépôt crayeux vacuolaire qui le recouvre.
- Planche IV. — Prismes de *Crassostrea angulata* (LAMARCK).
Prismes de *Crassostrea belcheri* (SOWERBY).
Prismes de *Crassostrea brasiliiana* (LAMARCK).
Prismes de *Crassostrea cucullata* (BORN).
- Planche V. — Prismes de *Crassostrea lacerata* (HANLEY).
Prismes de *Crassostrea nippona* (SEKI).
Prismes de *Crassostrea rhizophorae* (GUILDING).
Prismes de *Crassostrea virginica* (GMELIN).
- Planche VI. — Portion de dépôt crayeux, sous une lamelle sub-nacrée de *Crassostrea angulata* (LAMARCK).
Début de dépôt crayeux (granulations et bâtonnets noirs) dans une prodissoconque de *Crassostrea angulata* (LAMARCK).
Dépôt crayeux (granulations et bâtonnets noirs) dans une prodissoconque de *Crassostrea angulata* (LAMARCK).
Portion de dépôt crayeux de *Crassostrea angulata* (LAMARCK) (dans la glycérine), légèrement écrasée entre lame et lamelle. Les granulations et bâtonnets porteurs de calcaire sont au sein d'un très fin substratum hyalin, calcifié. Des grains et bâtonnets sont libérés.
- Planche VII. — Valves supérieures (vues extérieures) de la prodissoconque, au sommet de la jeune dissoconque, de *Crassostrea margaritacea* (LAMARCK) en haut, et d'*Ostrea denselamellosa* LISCHKE, en bas.
- Planche VIII. — Prismes de *Crassostrea gasar* (ADANSON).
Prismes de *Crassostrea lugubris* (SOWERBY).
Prismes de *Crassostrea margaritacea* (LAMARCK).
Prismes d'*Ostrea rivularis* GOULD.
- Planche IX. — Prismes d'*Ostrea angelica* DE ROCHEBRUNE.
Prismes d'*Ostrea atherstonei* BULLEN NEWTON.
Prismes d'*Ostrea angasi* SOWERBY.
Prismes d'*Ostrea circumpicta* PILSBRY.
- Planche X. — Prismes d'*Ostrea cristata* BORN.
Prismes d'*Ostrea crista-galli* LINNÉ.
Prismes d'*Ostrea chiloensis* SOWERBY.
Portion d'une lame sub-nacrée d'*Ostrea cumingiana* DUNKER. On voit les granulations porteuses de calcaire, au sein d'un substratum organique calcifié.

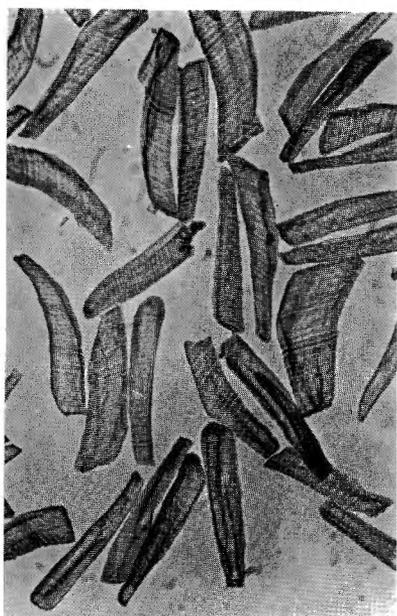
- Planche XI. — Prismes d'*Ostrea denselamellosa* LISCHKE.
 Prismes d'*Ostrea dolabriformis* PHILIPPI.
 Substratum organique de prismes décalcifiés (coloré au Bleu Poirier)
 d'*Ostrea denticulata* BORN.
 Prismes d'*Ostrea denticulata* BORN.
- Planche XII. — Substratum organique de prismes décalcifiés (coloré au Bleu Poirier)
 d'*Ostrea edulis* LINNÉ.
 Prismes d'*Ostrea edulis* LINNÉ.
 Prismes d'*Ostrea folium* LINNÉ.
 Prismes d'*Ostrea lurida* CARPENTER.
- Planche XIII. — Prismes d'*Ostrea megodon* HANLEY.
 Prismes d'*Ostrea plicatula* GMELIN.
 Prismes d'*Ostrea pulchana* D'ORBIGNY.
 Prismes d'*Ostrea prismatica* GRAY.
- Planche XIV. — Prismes d'*Ostrea radix* SOWERBY.
 Prismes d'*Ostrea spreta* D'ORBIGNY.
 Prismes d'*Ostrea stentina* PAYRAUDEAU.
 Prismes d'*Ostrea tuberculata* LAMARCK.
- Planche XV. — Coupe d'une valve inférieure d'*Ostrea edulis* LINNÉ, montrant les
 dépôts crayeux successifs, séparés par des lames sub-nacrées.
 Lame brune, en lanière, de la couche sub-nacrée d'*Ostrea cumingiana*
 DUNKER.
- Planche XVI. — Lame brune d'*Ostrea edulis* LINNÉ. Les cristaux de calcite, nom-
 breux à droite, sont de moins en moins nombreux à mesure qu'on
 s'approche de la couche sub-nacrée.
 Première lamelle d'une couche prismatique en formation, chez *Ostrea*
edulis LINNÉ. (Décalcifiée, on voit les fourreaux des prismes).
 Lame brune d'*Ostrea edulis* LINNÉ. Les cristaux de calcite sont très
 nombreux au sein d'une lame organique, non calcifiée.
 Lame brune d'*Ostrea edulis* LINNÉ, traitée par l'eau de Javel. Les
 cristaux de calcite sont libérés.
- Planche XVII. — Autre aspect de la surface d'un dépôt crayeux vacuolaire, chez
Pycnodonta hyotis (LINNÉ).
 Première lamelle sub-nacrée, anormale, sécrétée au contact d'une
 « chambre à eau » d'*Ostrea*. La calcite n'est pas totalement libérée
 de son substratum, au sein du substratum organique calcifié.
 Lamelle d'une couche sub-nacrée, calcitique, d'*Ostrea*, montrant
 les grains et bâtonnets plus ou moins disposés en fibrilles, au sein
 du substratum calcifié.



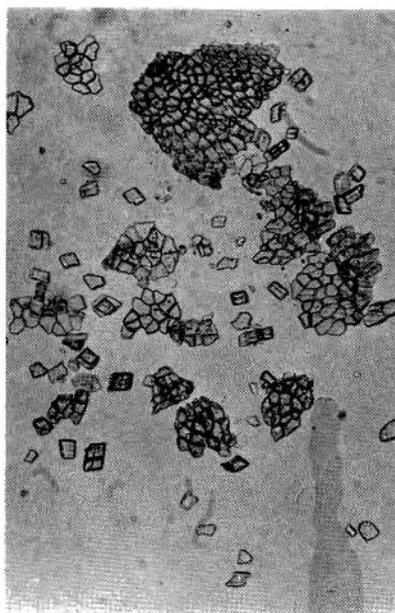
Prismes
de *Pycnodonta hyotis* (LINNÉ).
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



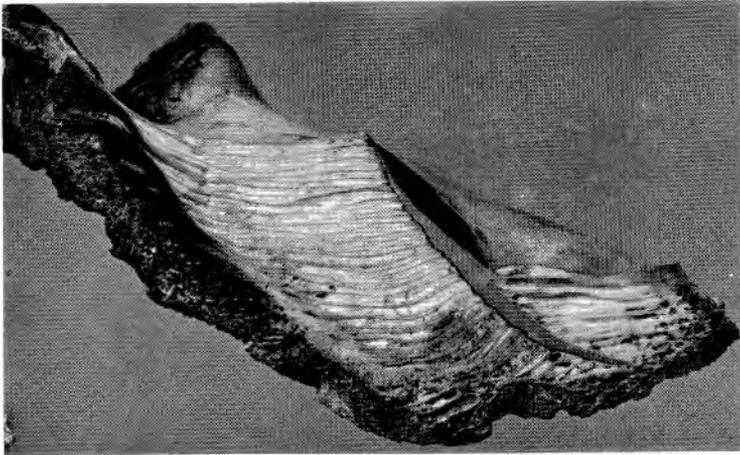
Prismes
de *Pycnodonta cucullina* (DESHAYES).
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



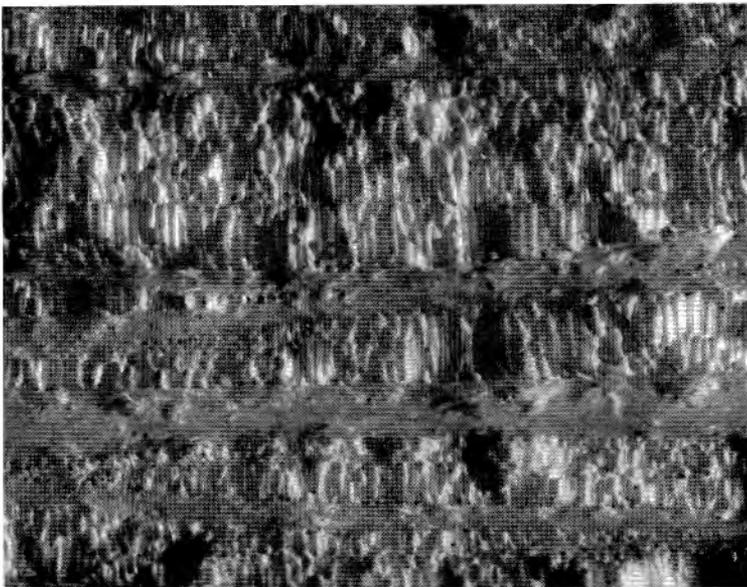
Prismes
de *Pycnodonta cochlear* (POLI).
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



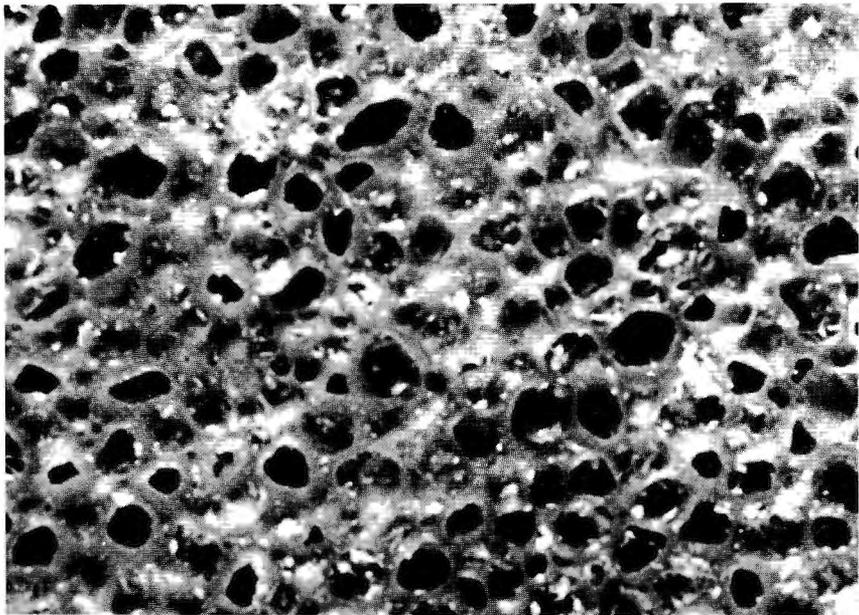
Prismes
de *Pycnodonta numisma* (LMK).
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



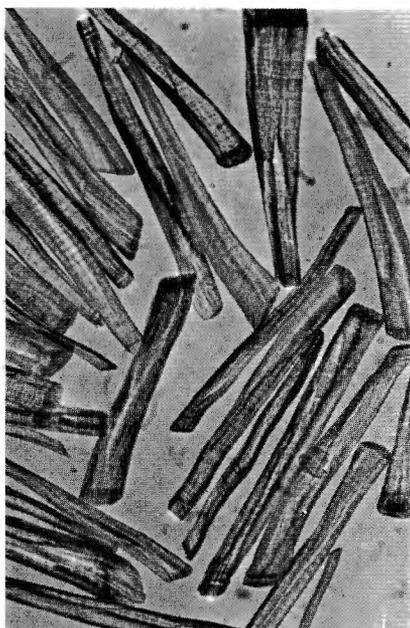
Coupe à travers une valve inférieure d'un très gros exemplaire de *Pycnodonta hyotis* (LINNÉ), montrant les couches crayeuses vacuolaires successives (séparées par des lames sub-nacrées), de chaque côté de la lame sous-musculaire (aragonitique).
(Photo CINTRACT, $\times \frac{1}{2}$).



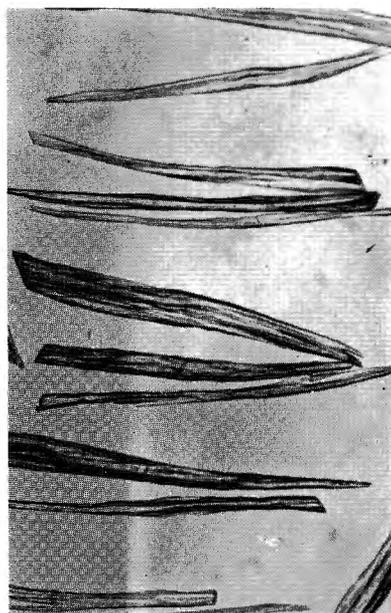
Vue en coupe d'une portion des couches crayeuses vacuolaires de *Pycnodonta hyotis* (LINNÉ), montrant la structure en lamelles verticales.
(Photo CINTRACT, $\times 10$)



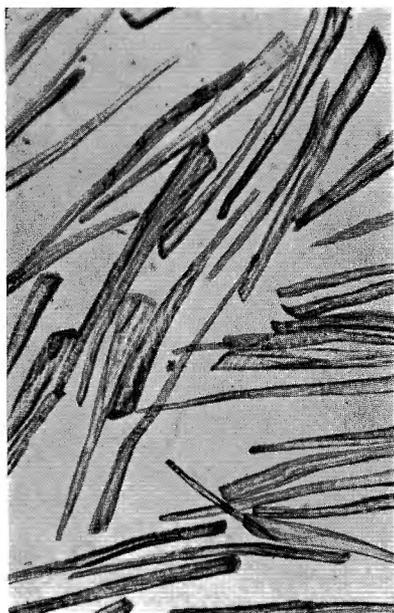
Portion du limbe d'une valve inférieure de *Pycnodonta hyotis* (LINNÉ),
montrant le dépôt crayeux vacuolaire qui le recouvre
(Photo CINTRACT, $\times 10$)



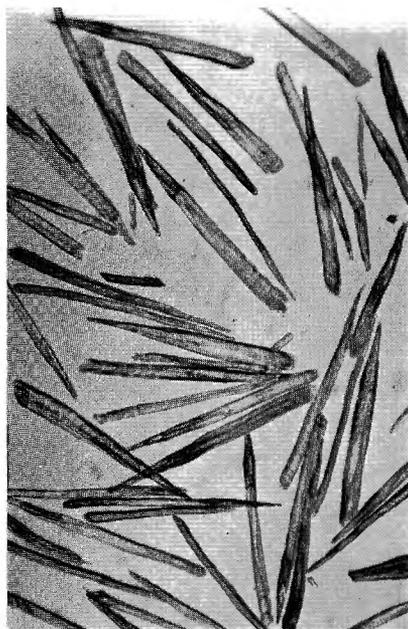
Prismes
de *Crassostrea angulata* (LAMARCK).
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



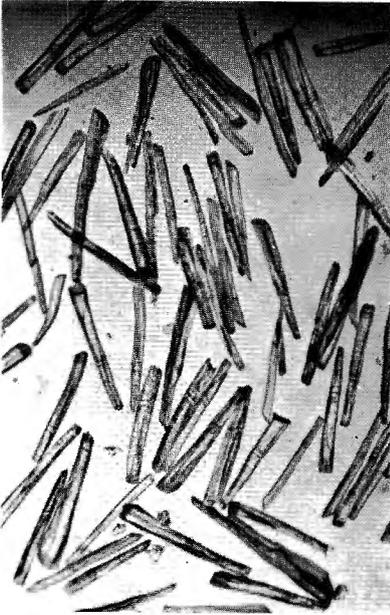
Prismes
de *Crassostrea belcheri* (SOWERBY).
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



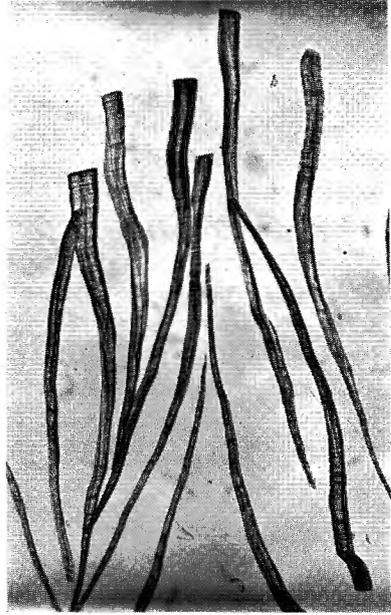
Prismes
de *Crassostrea brasiliiana* (LAMARCK).
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



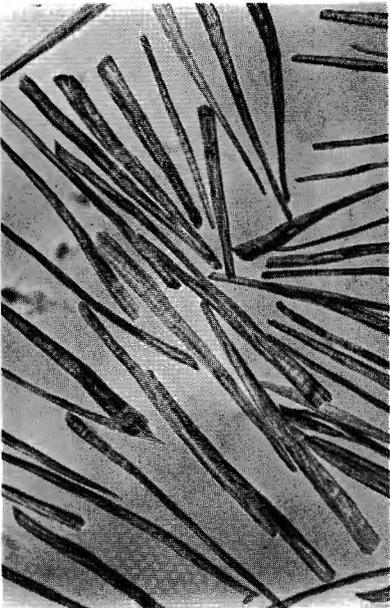
Prismes
de *Crassostrea cucullata* (BORN).
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



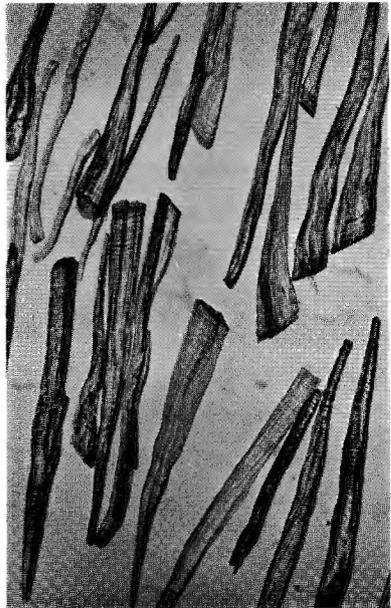
Prismes
de *Crassostrea lacerata* (HANLEY).
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



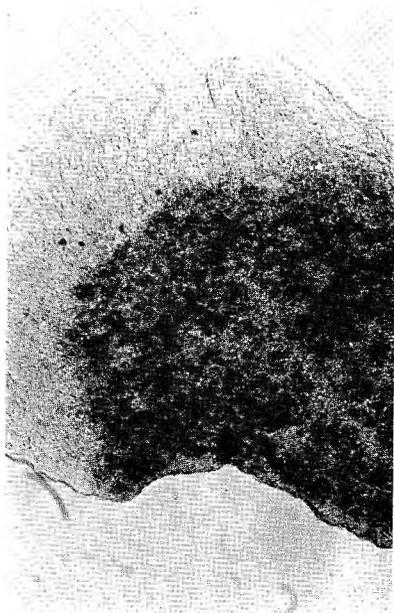
Prismes
de *Crassostrea nippona* (SEKI).
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



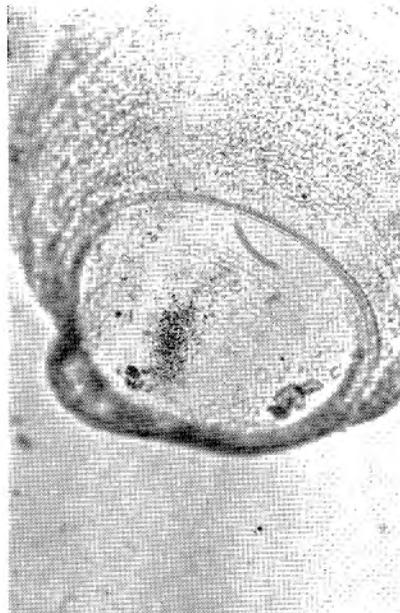
Prismes
de *Crassostrea rhizophorae* (GUILDING).
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



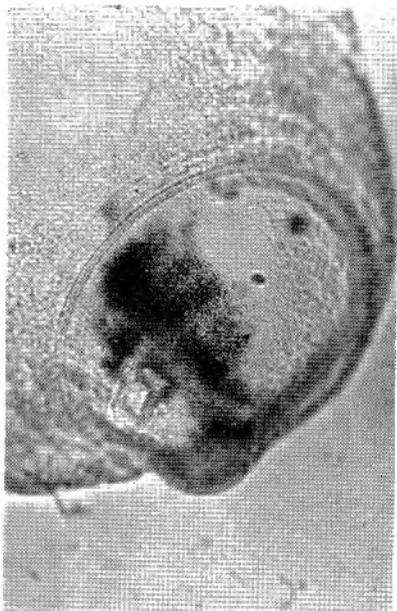
Prismes
de *Crassostrea virginica* (GMELIN).
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



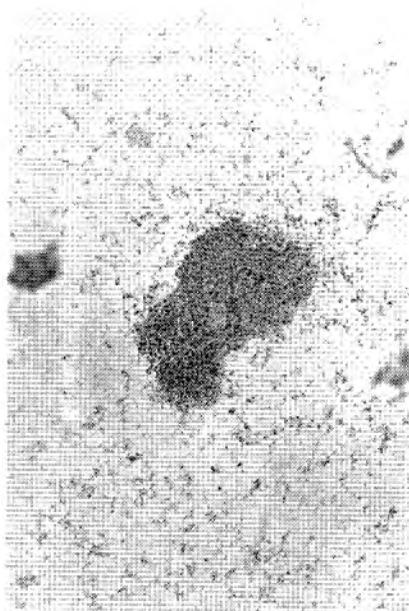
Portion de dépôt crayeux, sous une lamelle sub-nacrée de *Crassostrea angulata* (LAMARCK).
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



Début de dépôt crayeux (granulations et bâtonnets noirs) dans une produssoconque de *Crassostrea angulata* (LAMARCK).
(Microphoto RANSON, $\times 150$)

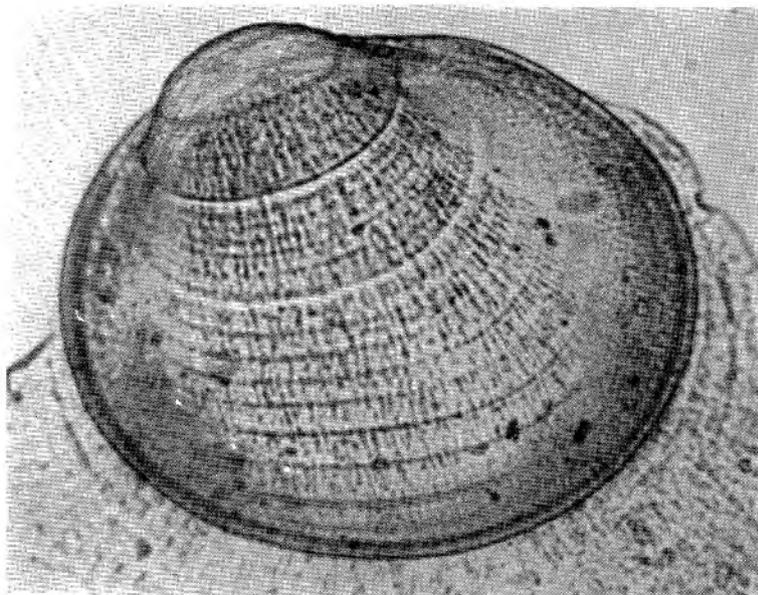
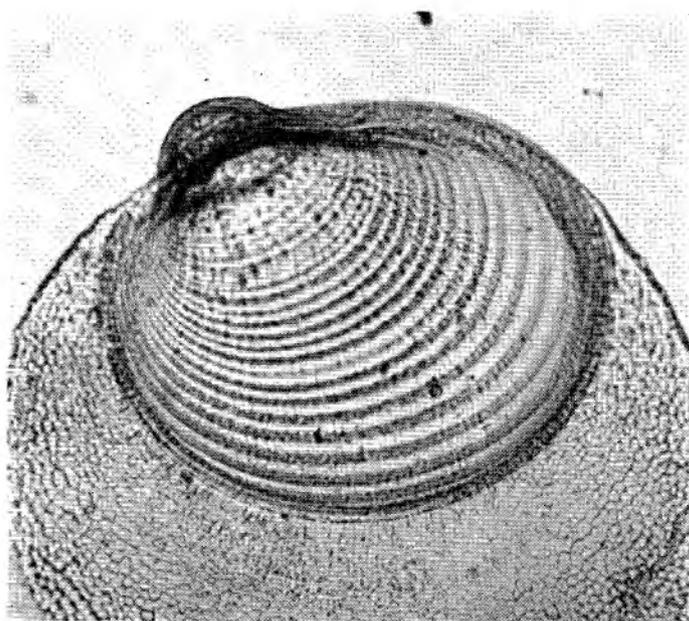


Dépôt crayeux (granulations et bâtonnets noirs) dans une produssoconque de *Crassostrea angulata* (LAMARCK).
(Microphoto RANSON, $\times 150$)

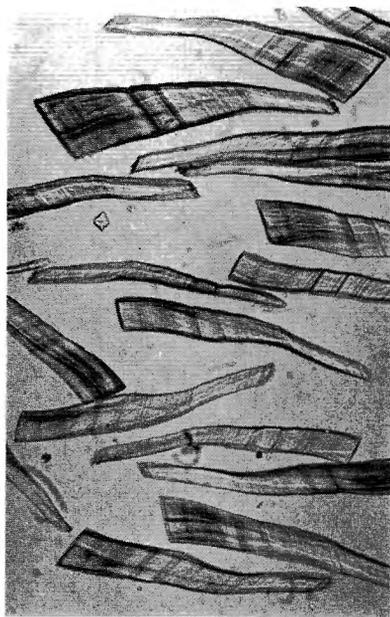


Portion de dépôt crayeux de *Crassostrea angulata* (LAMARCK), (dans la glycérine), légèrement écrasée entre lame et lamelle. Les granulations et bâtonnets porteurs de calcaire sont au sein d'un très fin substratum hyalin, calcifié. Des grains et bâtonnets sont libérés.
(Microphoto RANSON, $\times 150$)





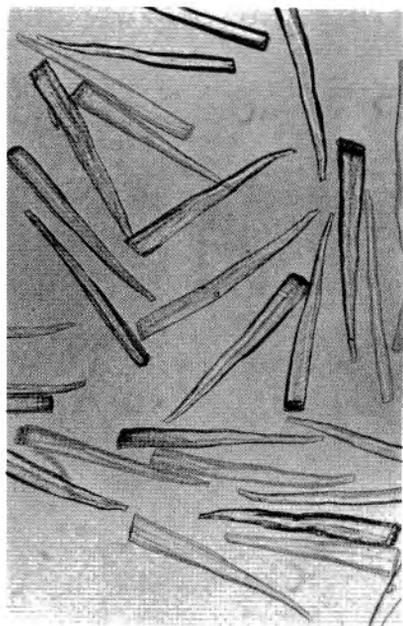
Valves supérieures (vues extérieures) de la prodissoconque, au sommet de la jeune dissoconque, de *Crassostrea margaritacea* (LAMARCK) en haut, et d'*Ostrea denselamellosa* LISCHKE, en bas.
(Microphotos RANSON, $\times 200$).



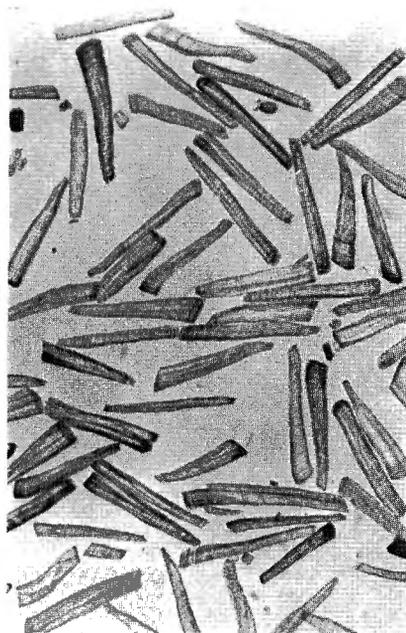
Prismes
de *Crassostrea gasar* (ADANSON).
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



Prismes
de *Crassostrea lugubris* (SOWERBY).
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



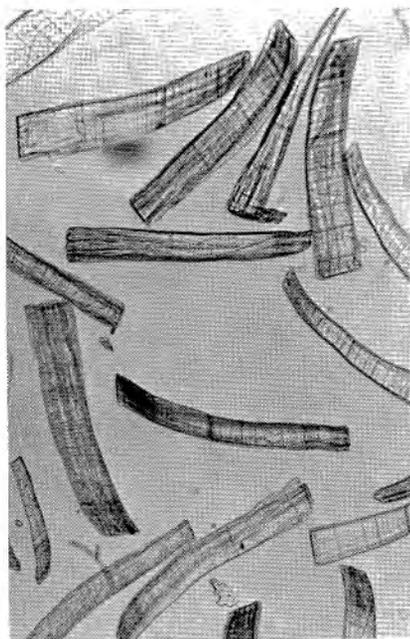
Prismes
de *Crassostrea margaritacea* (LAMARCK).
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



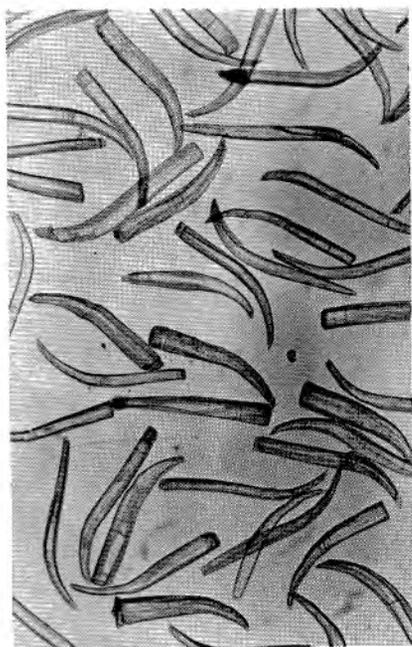
Prismes
d'*Ostrea rivularis* GOULD.
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



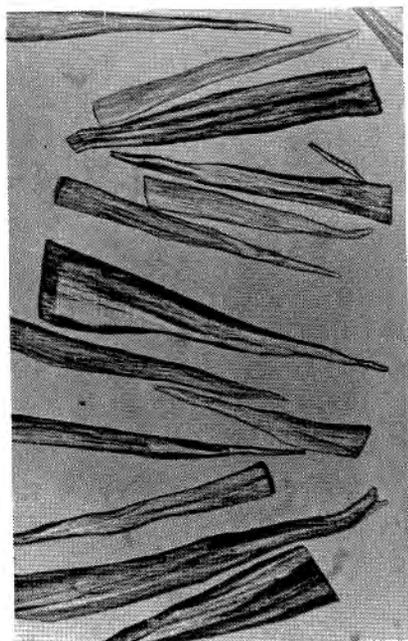
Prismes
d'*Ostrea angelica* de ROCHEBRUNE.
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



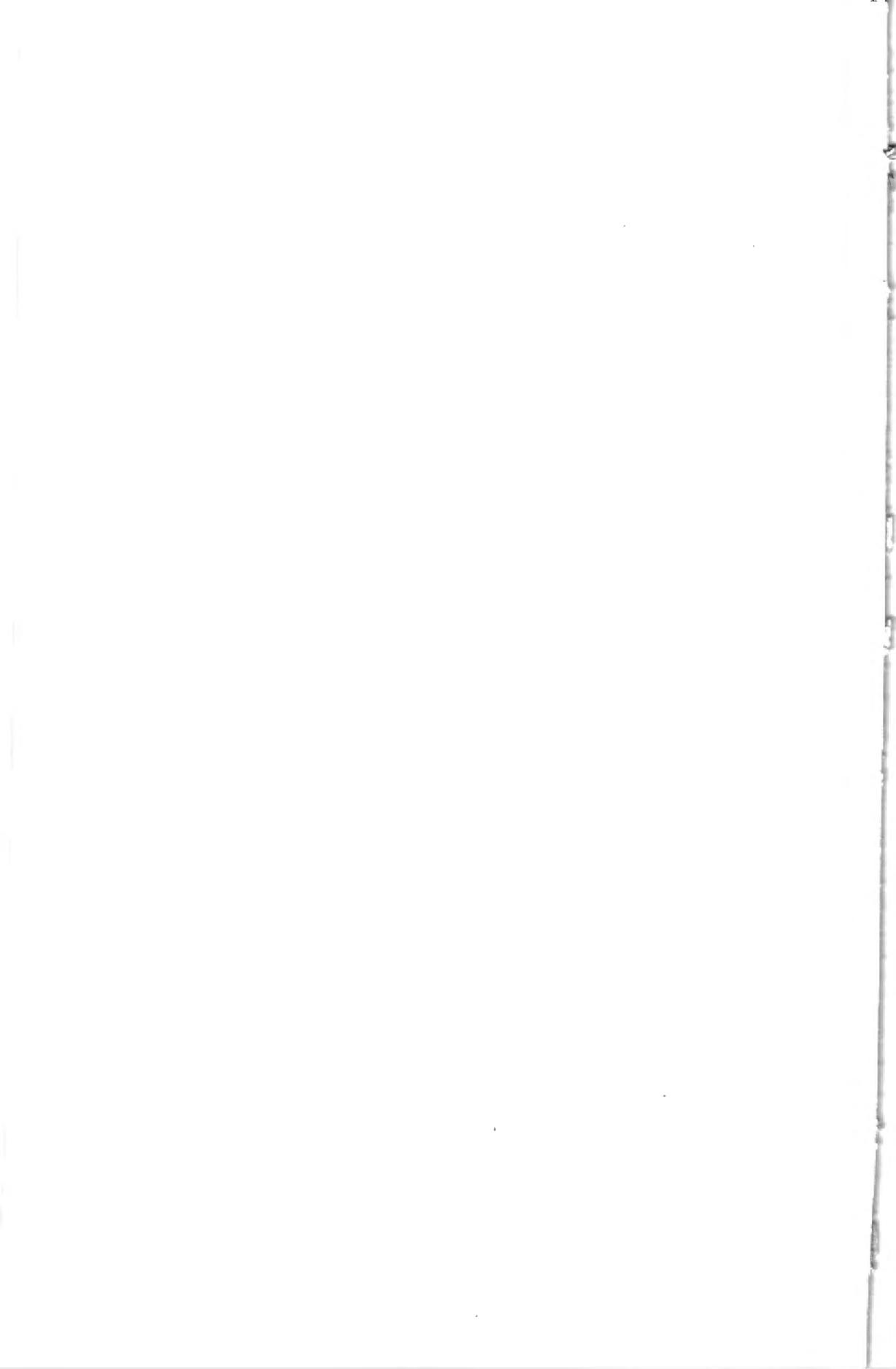
Prismes
d'*Ostrea atherstonei* BULLEN NEWTON.
(Microphoto RANSON, $\times 150$)

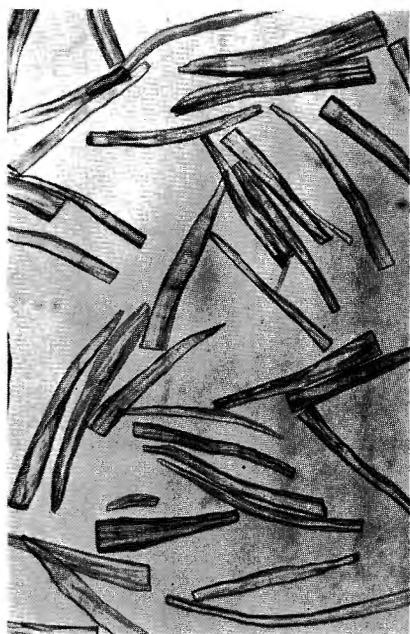


Prismes
d'*Ostrea angasi* SOWERBY.
(Microphoto RANSON, $\times 90$)

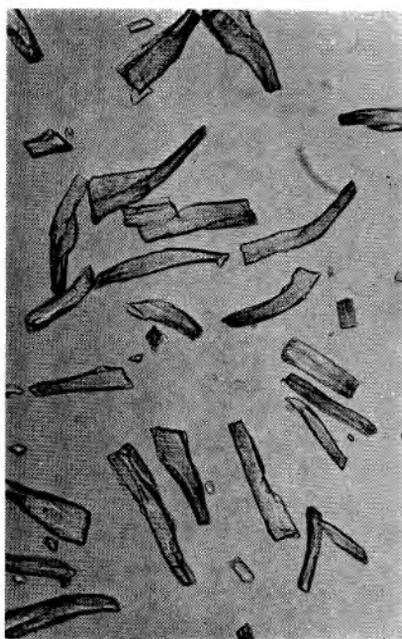


Prismes
d'*Ostrea circumpicta* PILSBRY.
(Microphoto RANSON, $\times 90$)





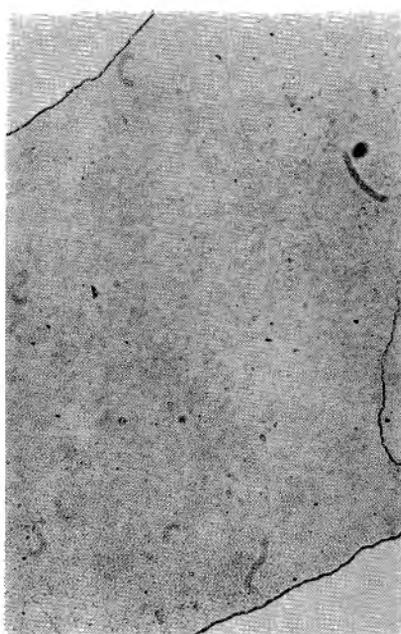
Prismes
d'*Ostrea cristata* BORN.
(Microphoto RANSON, × 90)



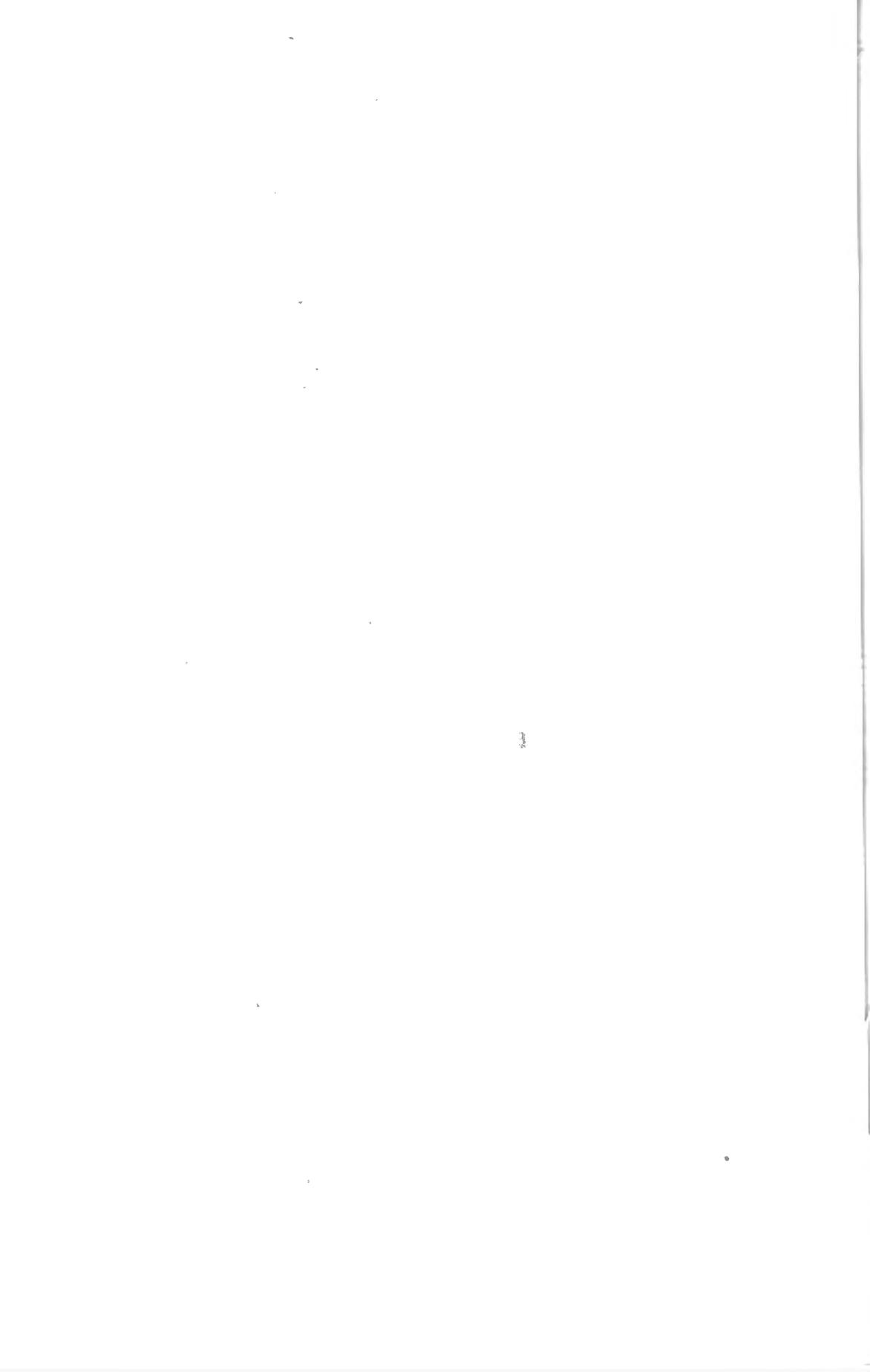
Prismes
d'*Ostrea crista-galli* LINNÉ.
(Microphoto RANSON, × 150)

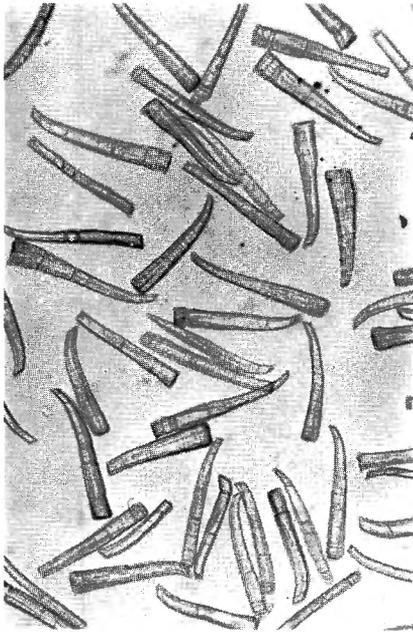


Prismes
d'*Ostrea chiloensis* SOWERBY.
(Microphoto RANSON, × 90)

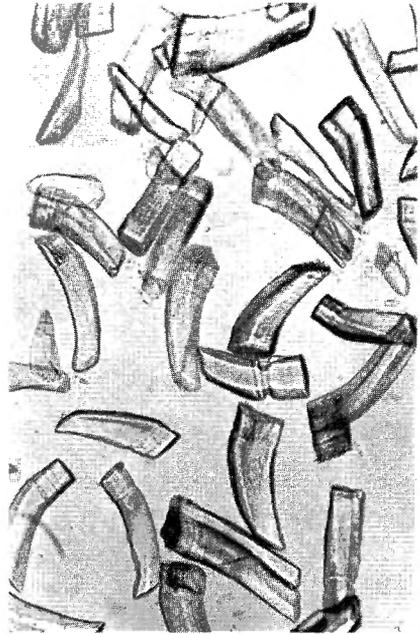


Portion d'une lame sub-nacrée d'*Ostrea cumingiana* DUNKER. On voit les granulations porteuses de calcaire, au sein d'un substratum organique calcifié.
(Microphoto RANSON, × 150)





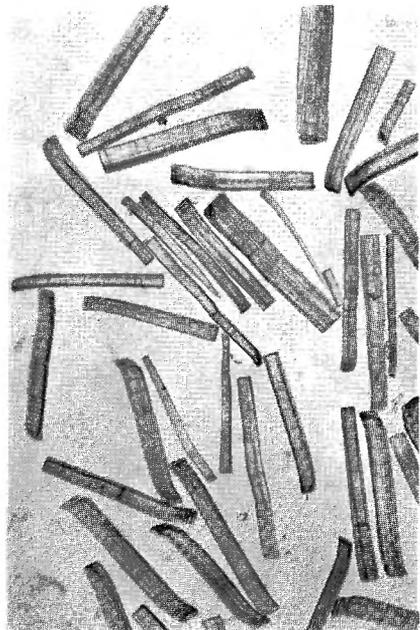
Prismes
d'*Ostrea denselamellosa* LISCHKE.
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



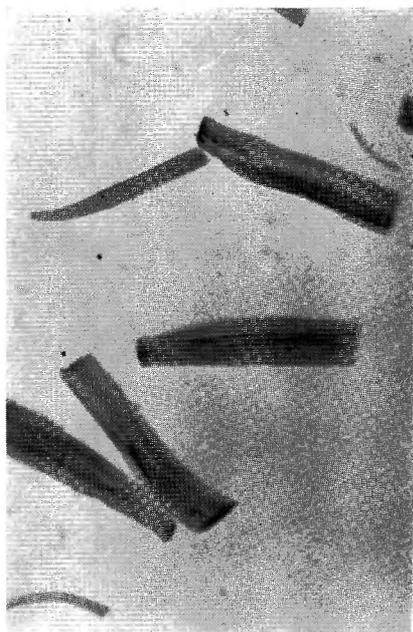
Prismes
d'*Ostrea dolabriformis* PHILIPPI.
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



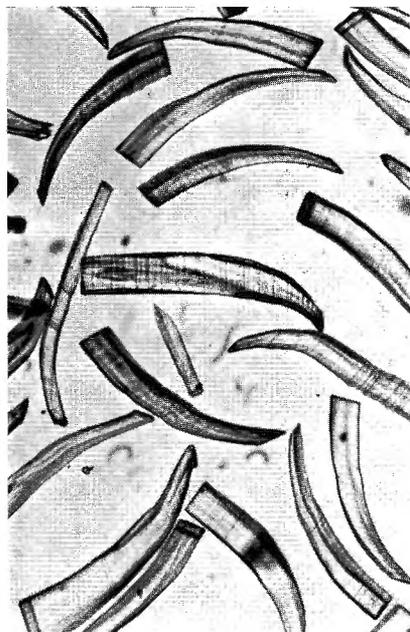
Substratum organique de prismes décal-
cifiés (coloré au bleu Poirier) d'*Ostrea*
denticulata BORN.
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



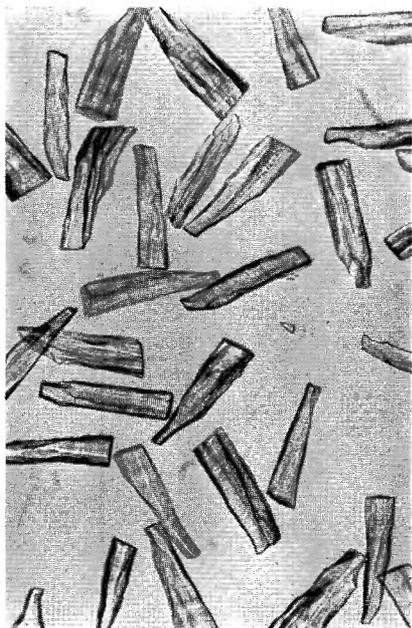
Prismes
d'*Ostrea denticulata* BORN.
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



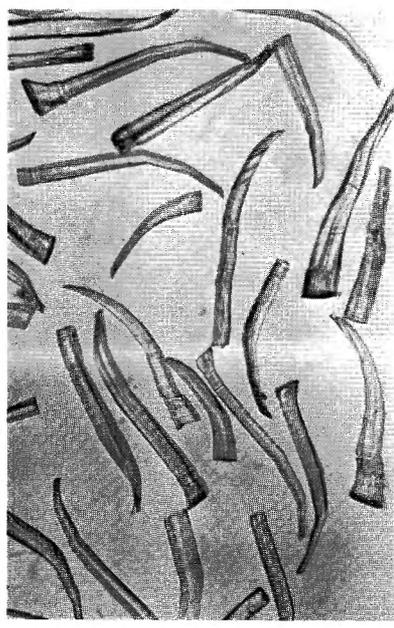
Substratum organique de prismes décalcifiés (coloré au bleu Poirier) d'*Ostrea edulis* LINNÉ.
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



Prismes
d'*Ostrea edulis* LINNÉ.
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



Prismes
d'*Ostrea folium* LINNÉ.
(Microphoto RANSON, $\times 150$)

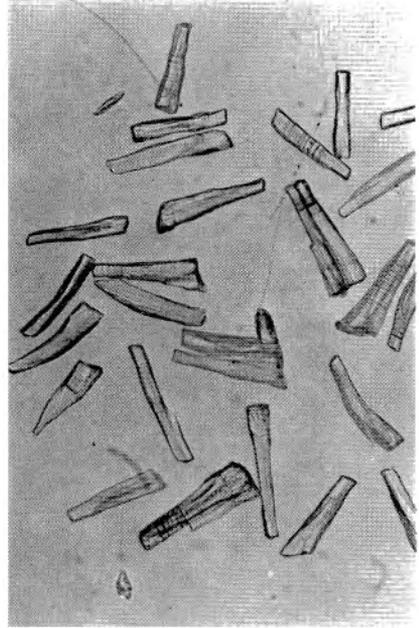


Prismes
d'*Ostrea lurida* CARPENTER.
(Microphoto RANSON, $\times 90$)

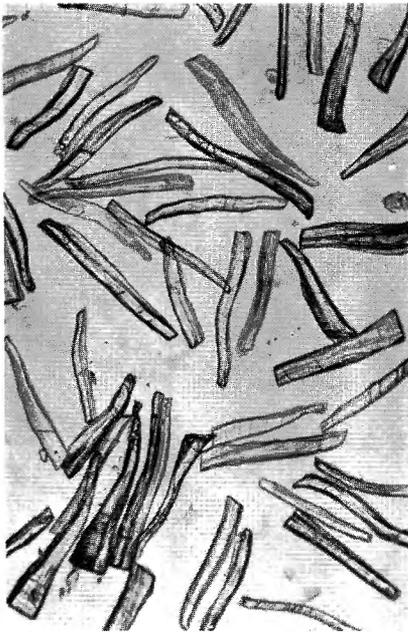




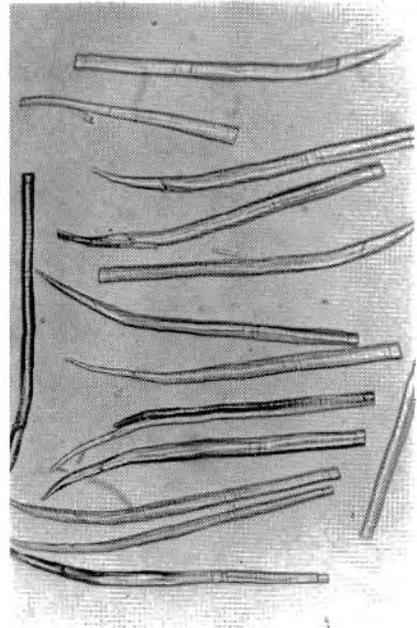
Prismes
d'*Ostrea megodon* HANLEY.
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



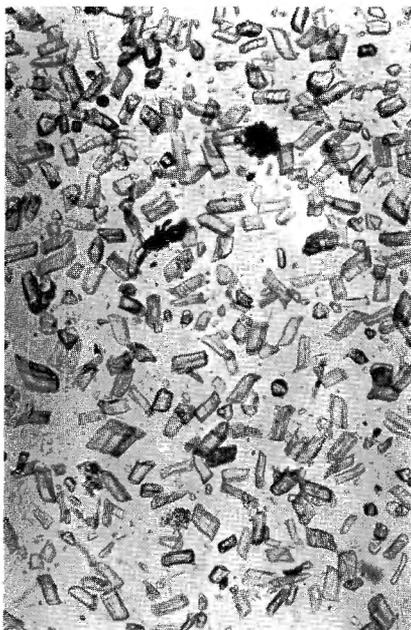
Prismes
d'*Ostrea plicatula* GMELIN.
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



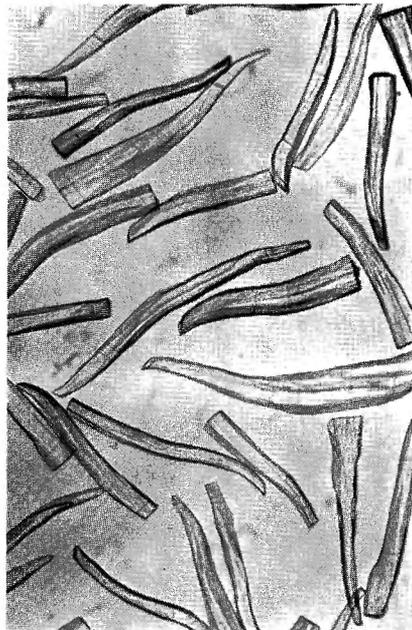
Prismes
d'*Ostrea puelchana* D'ORBIGNY.
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



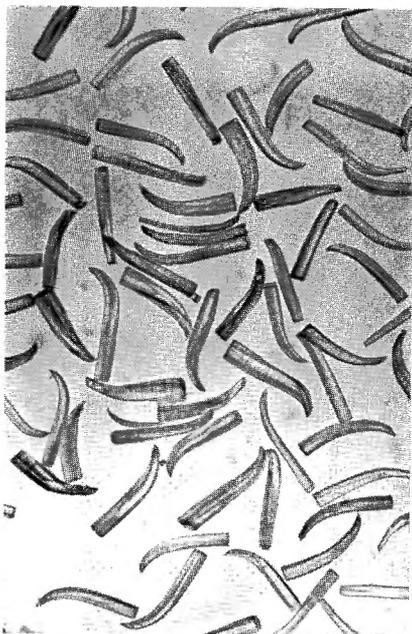
Prismes
d'*Ostrea prismatica* GRAY.
(Microphoto RANSON, $\times 90$)



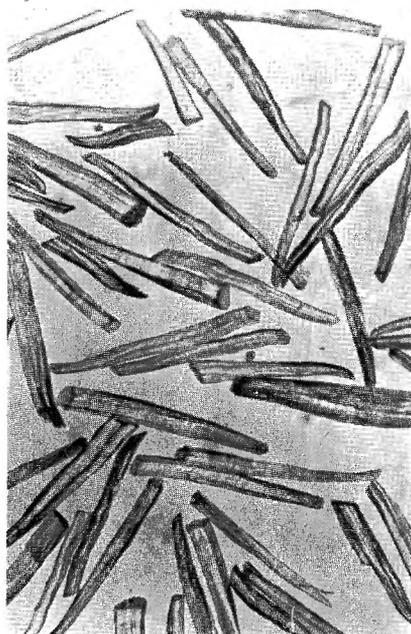
Prismes
d'*Ostrea radix* SOWERBY.
(Microphoto RANSON, $\times 150$).



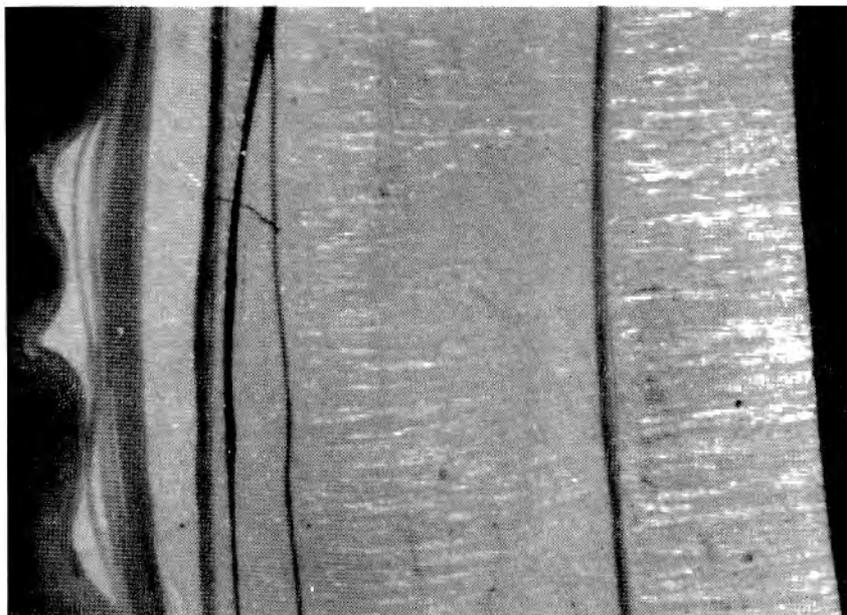
Prismes
d'*Ostrea spreta* D'ORBIGNY.
(Microphoto RANSON, $\times 90$).



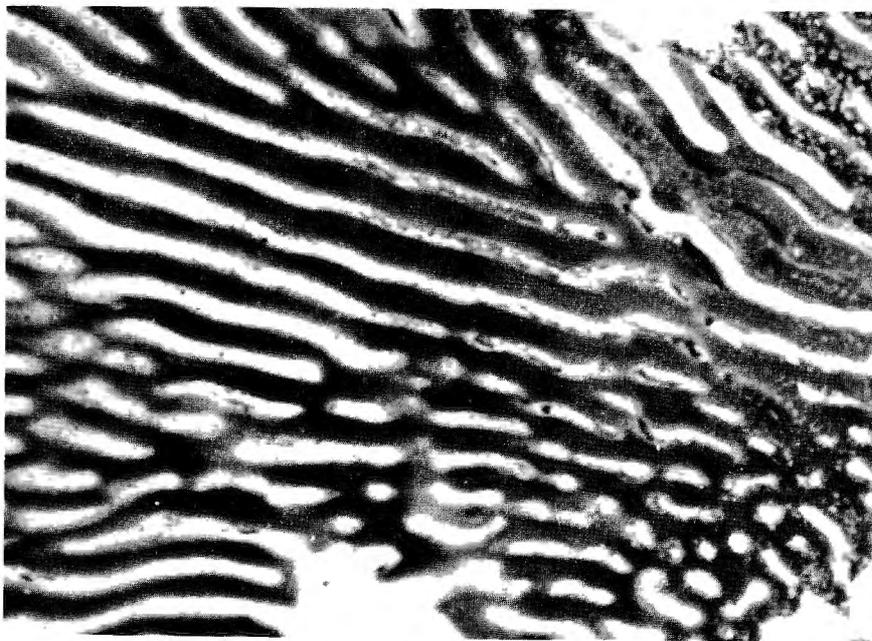
Prismes
d'*Ostrea stentina* PAYRAUDEAU.
(Microphoto RANSON, $\times 90$).



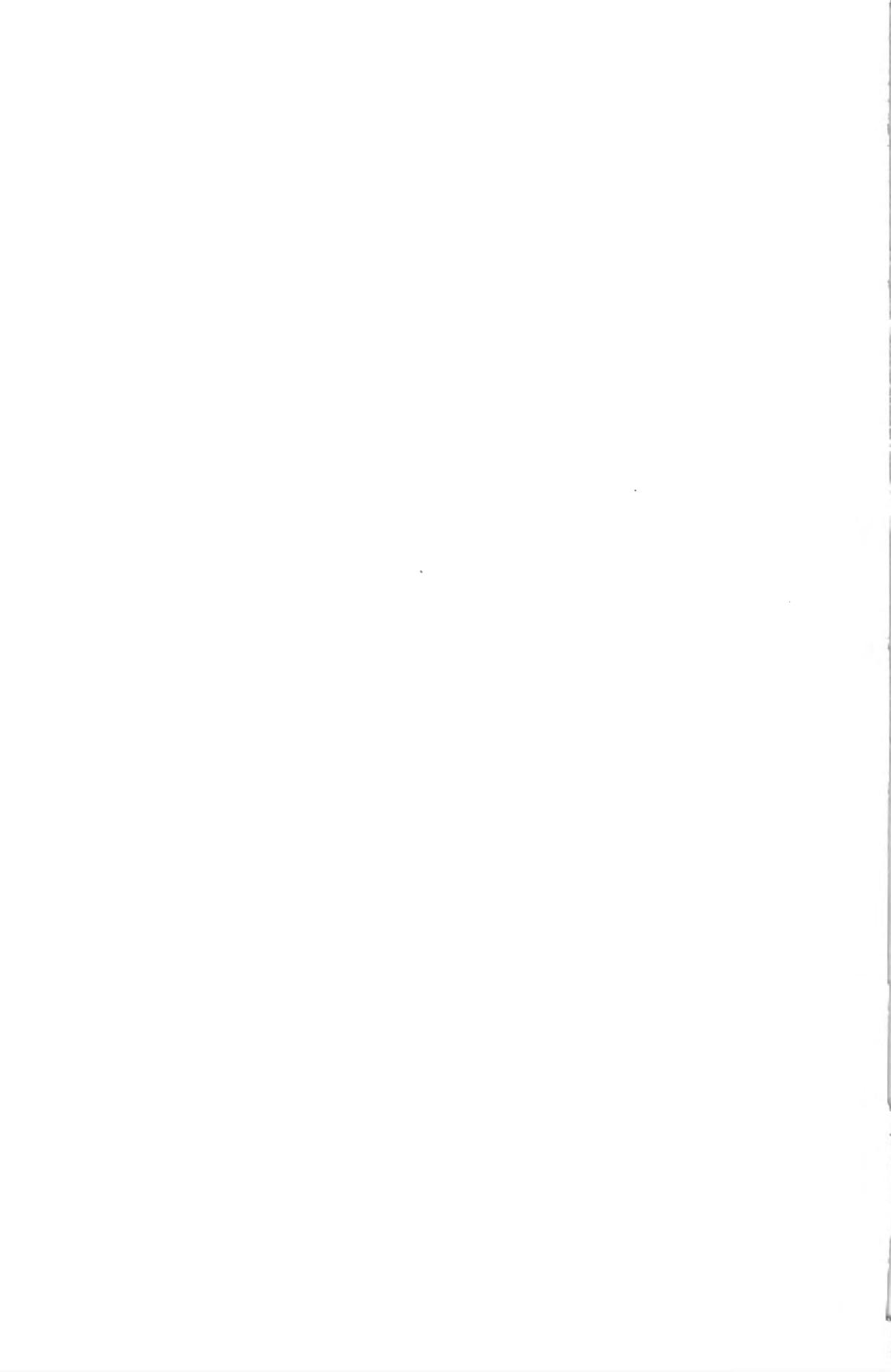
Prismes
d'*Ostrea tuberculata* LAMARCK.
(Microphoto RANSON, $\times 90$).

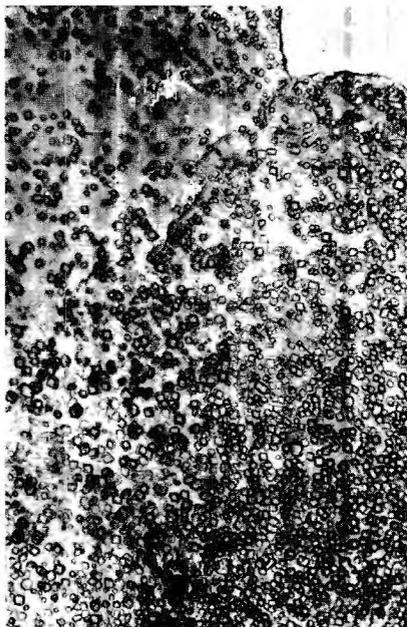


Coupe d'une valve inférieure d'*Ostrea edulis* LINNÉ,
montrant les dépôts crayeux successifs, séparés par des lames sub-nacrées.
(Microphoto J. SIX, $\times 6$)



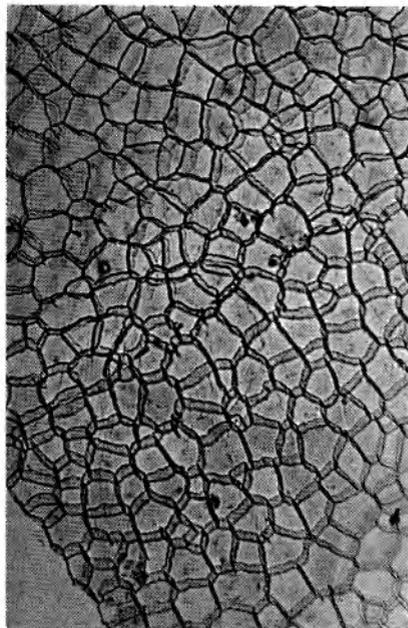
Lame brune, en lanière, de la couche sub-nacrée d'*Ostrea cumingiana* DUNKER.
(Microphoto J. SIX, $\times 13,5$)





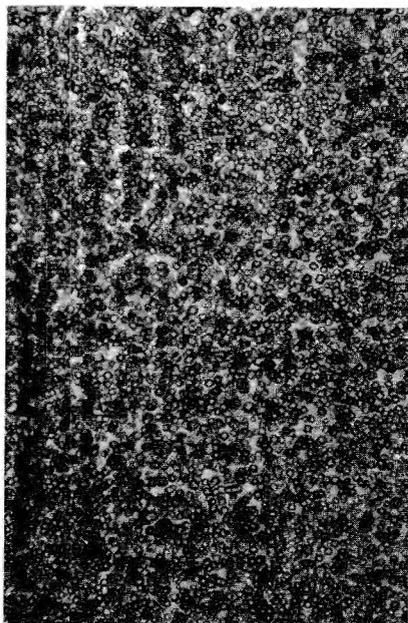
Lame brune d'*Ostrea edulis* LINNÉ. Les cristaux de calcite, nombreux à droite, sont de moins en moins nombreux à mesure qu'on s'approche de la couche sub-nacrée.

(Microphoto RANSON, $\times 150$)



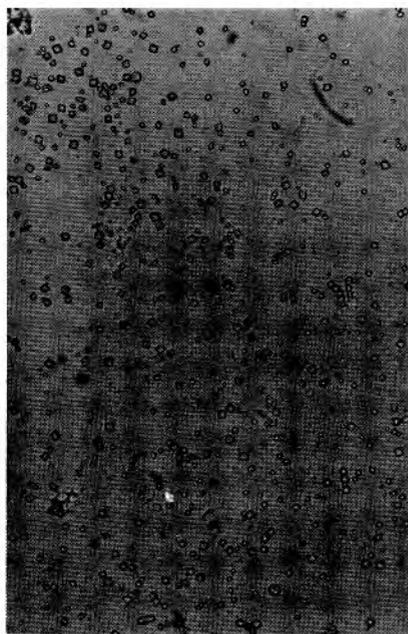
Première lamelle d'une couche prismatique en formation, chez *Ostrea edulis* LINNÉ. (Décalcifiée, on voit les fourreaux des prismes).

(Microphoto RANSON, $\times 300$)



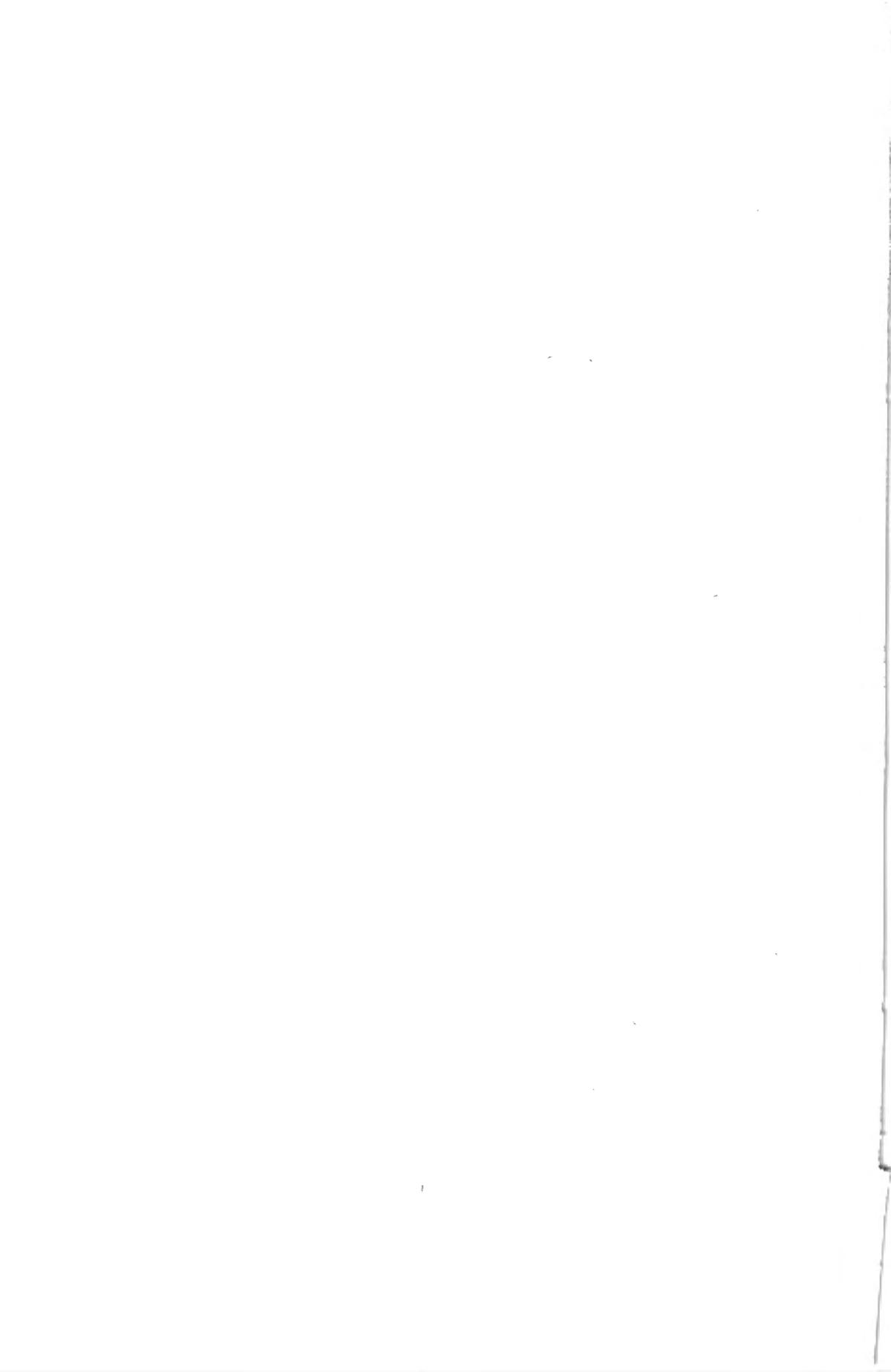
Lame brune d'*Ostrea edulis* LINNÉ. Les cristaux de calcite sont très nombreux au sein d'une lame organique, non calcifiée.

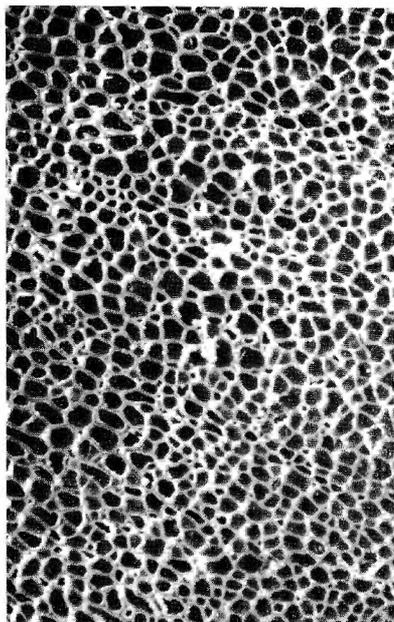
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



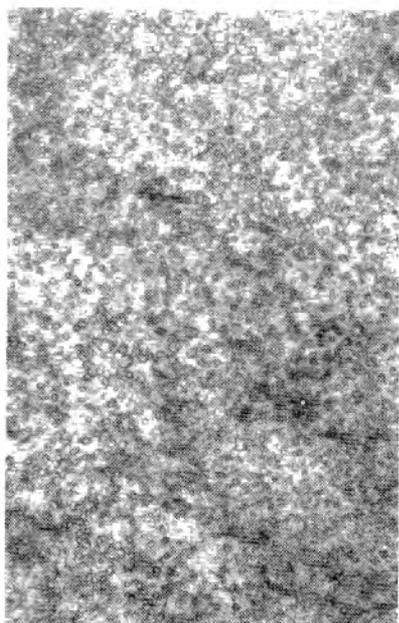
Lame brune d'*Ostrea edulis* LINNÉ, traitée par l'eau de Javel. Les cristaux de calcite sont libérés.

(Microphoto RANSON, $\times 150$)





Autre aspect de la surface d'un dépôt
crayeux vacuolaire, chez *Pycnodonta*
hyotis (LINNÉ).
(Microphoto J. SIX, $\times 13,5$)



Première lamelle sub-nacrée, anormale,
sécrétée au contact d'une « chambre à
eau » d'*Ostrea*. La calcite n'est pas total-
lement libérée de son substratum, au sein
du substratum organique calcifié.
(Microphoto RANSON, $\times 150$)



Lamelle d'une couche sub-nacrée, calci-
fique, d'*Ostrea*, montrant les grains et
bâtonnets plus ou moins disposés en
fibrilles, au sein du substratum calcifié.
(Microphoto RANSON, $\times 150$)

