

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique

جامعة 8 ماي 1945 قالمة

Université 8 Mai 1945 Guelma

Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie, Sciences de la terre et de l'Univers



Mémoire En Vue de l'Obtention du Diplôme de Master II

Domaine : Science de la Nature et de la Vie

Filière : Sciences Biologiques

Spécialité/Option : Biologie Moléculaire et Cellulaire

Département : Biologie

Thème

Mécanisme d'adhérence chez la moule

Mytilus galloprovincialis

Présenté par :

- Behloul Chahinez

- Farhi Imen

Devant jury :

Président: Chahat N. (MCB) Université de Guelma

Examineur: Khallef M. (MCA) Université de Guelma

Encadreur: Drif F. (MCA) Université de Guelma

2020-2021

Remerciements :

Nous commençons par remercier Allah le tout puissant de nous avoir donné le courage, la santé, la volonté et l'amour du savoir pour pouvoir réaliser ce modeste travail.

Tout d'abord nous remercions les membres du jury M^{me} Khallelf Messaouda et M^{me} Chahat Noura qui ont accepté de juger ce travail.

Un grand Merci à M^{me} Drif Fahima de nous avoir encadrés, qui a bien accepté de corriger notre travail et qu'elle n'a cessé de prodiguer ses conseils judicieux et permanents, qui nous ont été d'une aide précieuse.

Nous la remercions pour ses encouragements et pour le temps précieux qu'elle nous a consacré toutes les fois que cela était nécessaire.

Egalement tous ceux qui nous ont soutenus tout au long de ce travail directement ou indirectement, par leur amitié et leur sympathie, trouvent ici l'expression de notre profonde gratitude.

Dédicace :

A l'aide de Dieu tout puissant, qui m'a tracé le chemin de ma vie, J'ai pu réaliser ce travail que je dédie :

Aux personnes les plus chères au monde mes chers parents.

A ma très chère Maman;

La lumière de mes yeux, l'ombre de mes pas et le bonheur de ma vie, qui m'a apporté son appui durant toutes mes années d'étude, pour son sacrifice et soutien qui m'ont donné confiance, courage et sécurité, que Dieu te garde et te protège.

A ma très chère sœur Loubna et mon très cher frère Abed el Djalil.

A mon très cher-fiancé Fayçal pour m'avoir soutenu moralement et toute sa famille.

Je dédie aussi ce travail à toute ma famille BEHLOUL et SELAMI.

A Mes ami(e)s : Amira, Romayssa, Nesrine, Djihane.

A mon binôme Imen qui a partagée avec moi les moments difficiles de ce travail.

Et à toute La promotion de 2^{ème} année master Biologie moléculaire et cellulaire LMD Promotion 2021.



CHAHINEZ

Dédicace :

Je dédie ce modeste travail à :

A mes parents Houase et Fatiha la pitié de Dieu sur eux

A ma famille que j'aime beaucoup et qui m'a soutenu tout au long de

Mon parcours universitaire Jusqu'à ce projet :

A mes beaux-frères et sœurs:

Toufik, Mourad, Salwa, Samir, Samya, Mina, Wafa, et Halouma et leurs conjoints et leurs femmes et leurs enfants.

Vos prières, vos encouragements et votre soutien m'ont toujours été

D'un grand secours. Puisse Dieu, le tout puissant vous préserver du mal,

Vous combler de santé, de bonheur et vous procurer une longue vie.

A mes beaux-amies

Chahinez, Aya, Maya, Khawla, Djihane, Nesrine, Rania, et à tous ceux qui ont contribué de près ou de loin pour que ce projet

Soit possible, je vous dis merci.



JMEN

Liste des tableaux :

N°	Titre	Page
Tableau 01 :	concentration des principaux éléments en eau de mer Méditerranée.	04
Tableau 02 :	classement granulométrique.	07

Liste des figures :

N°	Titre	Page
Figure 01 :	Anatomie interne d'un Bivalves	10
Figure 02 :	Répartition géographique du genre <i>Mytilus</i>	13
Figure 03 :	coupe schématique d'une coquille d'un bivalve	15
Figure 04 :	Anatomie de moule <i>Mytilus galloprovincialis</i>	15
Figure 05 :	Localisation de l'organe byssogène de la moule (vue ventrale)	28
Figure 06 :	le pied de <i>Chlamys islandica</i> .	34
Figure 07 :	Disposition du byssus et fixation sur substrat	35
Figure 08 :	Schéma représentant les différentes parties du byssus de moule. Schéma modifié à partir de celui de.	36
Figure 09 :	Différentes parties impliquées dans la formation des fibres.	36
Figure 10 :	moule schématique sur la demi-coquille avec un fil de byssal montrant les étapes incrémentales de rigidité.	37
Figure 11 :	Schéma simplifié du byssus de la moule <i>Mytilus edulis</i> .	39
Figure 12 :	(A) Assemblage de (6+ 1) des PréCols en forme hexagonale et (B) Ballot de PréCols en conformation banane	40
Figure 13 :	Gradient de distribution des préCols, le long de la fibre. (A) représente le premier modèle et (B) le deuxième modèle. PréCol-D (noir), préCol-P (gris pâle) et préCol-NG (gris).	40
Figure 14 :	Modèle moléculaire simplifié illustrant l'assemblage des préCols dans la portion distale du byssus.	41
Figure 15 :	Les domaines variables des PréCol-P, -D et -NG sont semblables à de l'élastine, de la fibroïne de soie et aux parois cellulaires végétales respectivement.	42
Figure 16 :	La réticulation des PréCols dans le byssus est assurée par les métaux de transition (M), les liens di-DOPA (Y-Y) et des ponts disulfures (S) entre les cystéines des PréCols-D et -NG	42
Figure 17 :	Hydroxylation des résidus tyrosine dans <i>M. edulis</i> protéines Polyphénoliques	44
Figure 18 :	Location of adhesive-related proteins identified preCol-p, preCol- D,preCol- NG et TMP in the byssus of M. edulis	48

Figure 19 : Schéma de la plaque byssale de moule montrant la distribution des principales protéines du pied de moule

50

Liste des abréviations :

ITS – 90	: International Temperature Scale 1990.
IPTS – 48	: International practical temperature scale 1948.
IPTS – 68	: International practical temperature scale 1968.
AA	: Amines aromatiques.
Al	: Aluminium.
As	: Arsenic.
Br	: Brome.
Cd	: cadmium.
Cl	: Chlore.
Cu	: Cuivre.
DDT	: Dichlorodiphényltrichloroéthane.
DMS	: Le diméthylsulfoxyde.
DOPA	: dihydroxyphenilalanine.
Fp	: Foot Proteins.
HAP	: Hydrocarbures aromatiques polycycliques.
Hg	: Mercure.
KDa	: Kilo Dalton = kg/ mol
Mefp	: <i>Mytilus Edulis</i> Foot Proteins/ <i>Mytilus edulis</i> Protéines du pied de la moule
Mfp	: <i>Mytilus</i> Foot Proteins/ Protéines du pied de la moule
Mg	: Magnésium.
Mo	: Molybdène.
Na	: Sodium.
Ni	: nickel
Nm	: Nanomètre (1×10^{-9} m)
Pb	: Plomb.
PH	: potentiel hydrique
PreCOL	: Prepolimerisedcollagens
PreCOL-D	: distal prepolimerisedcollagens

PreCOL-NG : non-graded prepolimerised collagens

preCOL-P : proximal prepolimerised collagens

TBT : Tributylétain.

TMP : Thread Matrix Protein/Protéine de matrice de la fibre de byssus.

Sommaire :

REMERCIEMENTS

DEDICACE

LISTE DES TABLEAUX

LISTE DES FIGURES

LISTE DES ABREVIATIONS

RESUME

ABSTRACT

الملخص

INTRODUCTION

1. INTRODUCTION..... 1

CHAPITRE 01 : Caractéristiques du milieu marin

1. Généralités 3

2. Composition de l'eau de mer 3

3. Qualité de l'eau de mer 4

4. Propriétés de l'eau de mer..... 4

4.1. Les paramètres physico-chimiques 4

4.2. Phytoplancton 7

5. Les sédiments 7

6. Le bio-indicateur de milieu marin 7

6.1. Choix de *Mytilus galloprovincialis* comme un bio-indicateur de pollution 8

CHAPITRE 02 : Les Mollusques Bivalves

1. Généralités 10

1.1 Alimentation 11

1.2 Reproduction 11

1.3 Mortalités 12

2. Le bivalve *Mytilus galloprovincialis* 12

2.1 Représentation de l'espèce 12

2.3 Répartition géographique 13

3. Description morphologique 13

4. Biologie 15

4.1 Reproduction 15

5. Physiologie 16

5.1. Le système nerveux 16

5.2. L'appareil digestif 16

5.3. L'appareil branchial 16

5.4.	L'appareil circulatoire	17
5.5.	L'appareil locomoteur	17
5.6.	L'appareil excréteur	17
5.7.	L'appareil reproducteur	18
6.	Biotope	18
7.	Contamination et intoxication	18
CHAPITRE 03 : L'adhérence des moules		
1.	Généralité	28
2.	Appareil byssogène	28
2.1	Le fonctionnement de l'appareil byssogène.....	29
3.	Pied	29
3.1	Morphologie générale	29
3.2	Structure.....	30
3.3	Muscles du pied	30
3.4	Composition et teneur en ions	30
3.5	Rôle de l'organe	30
3.6	La rainure pédieuse joue un rôle essentiel.....	31
4.	Les glandes.....	31
4.1	Glande byssus primaire	31
4.2	Glande byssus secondaire	32
4.3	Glande muqueuse ventrale.....	32
4.4	Glandes d'attache de l'extrémité	33
4.5	Glande enzymatique	33
4.6.	Glandes phénoliques	33
4.7.	Autres glandes	34
5.1.	Description du byssus	35
5.2.	Les parties de byssus	36
5.3.	Structure	38
6.	La libération du byssus	43
6.1.	Adhésion	43
6.2.	Composants de l'adhérence des moules	43
6.3.	Protéines de fil byssal	45
7.	Influence de la variation des paramètres physico-chimiques de l'eau de mer sur la byssus	50
8.	Domaines de recherche actuels et futurs liés à l'adhérence des moules et aux adhésifs ..	51
CONCLUSION		
	conclusion	62
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES		
		63

RESUME

De nombreux Mollusques Bivalves possèdent un appareil byssogène plus ou moins développé et fonctionnel. Particulièrement, l'espèce *Mytilus galloprovincialis* a fait l'objet de peus de travaux, concernant la description anatomique du système glandulaire pédieux élaborant le byssus, ainsi que la nature des sécrétions et le fonctionnement du complexe byssogène.

Les connaissances assemblées sur l'étude de la mise en place du byssus et l'activité sécrétrice du complexe pédieux ont montré tout d'abord une disposition du pied Ceux-ci ont naturellement suscité un intérêt scientifique étant donné que la fixation est rapide, polyvalente, résistante et non perturbée par la présence d'eau.

Outre, pour les sécrétions, il a été signalé l'existence de : protéines dans byssus de moule ce sont au moins six protéines différentes qui possèdent toutes l'acide aminé particulier 3, 4-dihydroxyphénylalanine (DOPA). Toutes les protéines isolées du byssus à ce jour partagent la qualité de contenir l'acide aminé inhabituel, la 3,4-dihydroxyphénylalanine. Ce résidu semble avoir une double fonctionnalité avec des conséquences importantes pour l'adsorption et la cohésion. D'une part, il forme un éventail diversifié d'interactions moléculaires plus faibles. D'autre part, la 3,4-dihydroxyphénylalanine et son couple redox peuvent médier la formation de liaisons croisées covalentes entre les protéines byssal (cohésion).

Finalement, le byssus s'observe sous forme de filaments fixés sur la colonne dans le plan sagittal du pied par une sorte de croissant d'attache ; à l'extrémité distale, le disque

Mots clés : Mollusque Bivalve, *Mytilus galloprovincialis*, glandes, polluants, contamination, L'adhésion des moules.

ABSTRACT

Many Bivalve Molluscs have a more or less developed and functional byssogene apparatus. Particularly, the species *Mytilus galloprovincialis* has been the subject of little work, concerning the anatomical description of the foot glandular system making up the byssus, as well as the nature of the secretions and the functioning of the byssogene complex.

The knowledge gathered on the study of the establishment of the byssus and the secretory activity of the foot complex first showed a disposition of the foot. These naturally aroused scientific interest given that the fixation is rapid, versatile, resistant and undisturbed by the presence of water.

Besides, for secretions, it has been reported to exist: proteins in mussel byssus at least six different proteins which all have the particular amino acid 3, 4-dihydroxyphenylalanine (DOPA). All proteins isolated from the byssus to date share the quality of containing the unusual amino acid, 3,4-dihydroxyphenylalanine. This residue seems to have a dual functionality with important consequences for adsorption and cohesion. On the one hand, it forms a diverse range of weaker molecular interactions. On the other hand, 3,4-dihydroxyphenylalanine and its redox couple can mediate the formation of covalent crosslinks between byssal proteins (cohesion)

Finally, the byssus is seen as filaments attached to the column in the sagittal plane of the foot by a sort of crescent attachment; at the distal end, the disc

Keywords : Bivalve mollusk, *Mytilus galloprovincialis*, glands, pollutants, contamination, Mussel adhesion.

الملخص

ان العديد من الرخويات ذات الصدفتين لديها أجهزة ثانوية المنشأ أكثر أو أقل تطوراً ووظيفية. على وجه الخصوص، كانت الأنواع *Mytilus galloprovincialis* موضوع عمل ضئيل، فيما يتعلق بالوصف التشريحي للنظام الغدي للقدم الذي يتكون من البسيسوس، وكذلك طبيعة الإفرازات وعمل المركب الثانوي.

لقد أظهرت المعرفة التي تم جمعها في دراسة إنشاء القشرة والنشاط الإفرازي لمركب القدم أولاً تصرفاً في القدم، وقد أثار هذا الاهتمام العلمي بشكل طبيعي نظراً لأن التثبيت سريع ومتعدد الاستخدامات ومقاوم وغير مضطرب لوجود الماء.

بالإضافة إلى ذلك، بالنسبة للإفرازات، فقد تم الإبلاغ عن وجودها: بروتينات في بلع البحر على الأقل ستة بروتينات مختلفة تحتوي جميعها على الحمض الأميني الخاص 3، 4-ثنائي هيدروكسي فينيل الأنين (DOPA). تشترك جميع البروتينات المعزولة من البسيس حتى الآن في جودة احتوائها على الأحماض الأمينية غير العادية، 3، 4-ثنائي هيدروكسي فينيل الأنين. يبدو أن هذه البقايا لها وظيفة مزدوجة لها عواقب مهمة على الامتزاز والتماسك. من ناحية، فإنه يشكل مجموعة متنوعة من التفاعلات الجزيئية الأضعف. من ناحية أخرى، يمكن أن يتوسط 3، 4-ثنائي هيدروكسي فينيل الأنين وزوج الأكسدة والاختزال في تكوين الروابط المتقاطعة التساهمية بين البروتينات الثانوية (التماسك).

أخيراً، يُنظر إلى البسيس على شكل خيوط متصلة بالعمود في المستوى السهمي للقدم بنوع من الارتباط الهلالي؛ في النهاية البعيدة القرص.

الكلمات المفتاحية: الرخويات ذات الصدفتين، *Mytilus galloprovincialis*، الغدد، الملوثات، التلوث، التصادق بلع البحر.

INTRODUCTION

1. INTRODUCTION

Le milieu marin est un environnement complexe, siège de nombreux processus : érosion, transport, sédimentation...etc. Il n'est cependant pas sans limite : pollutions, diminution de l'abondance des espèces marines, activités anthropiques...etc. Diverses actions sont par conséquent mises en œuvre pour tenter de réduire les pollutions ou de limiter la part des ressources prélevées par l'Homme.

Les êtres vivants y ont un rôle majeur tant l'équilibre de cet espace est fragile ; un immense réseau de chaînes alimentaires est mis en place. D'autre part, une importante diversité de milieux, d'habitats, d'espèces floristiques et faunistiques y est recensée, faisant du milieu marin un espace riche et remarquable.

Cette biodiversité est un aspect essentiel des trois piliers du développement durable – économique, social et environnemental. Elle est indispensable au bon fonctionnement de la planète et fournit des services qui assurent la santé.

La contamination du milieu marin par divers types de polluants dépend de plusieurs facteurs : le niveau de contamination, le transfert du contaminant vers la mer et la dynamique de sa dispersion/accumulation, provoquant la perte de biodiversité, ainsi que la menace de santé publique. Le phénomène de l'absorption conduit à une concentration cruciale chez les espèces aquatiques.

L'embranchement des Mollusques est le plus diversifié (environ 25 000 espèces), ces invertébrés très sont communs des mares. Deux classes parmi les six existantes sont les plus importantes : les Gastéropodes (les escargots) et les Bivalves (les moules). Ces derniers préfèrent en général les eaux poissonneuses.

Autant d'espèces Mollusques Bivalves présentent des denrées alimentaires consommées dans le monde entier, ils sont consommés crus ou peu cuits. Il en résulte que, ce sont des aliments à risque du point de vue des toxi-infections alimentaires. En tant que filtreurs, ces animaux filtrent l'eau et concentrent les microorganismes et les toxines. Les risques sont multiples : Bactéries (*Clostridium*, *Vibrio*), Virus (Norovirus, hépatite A) et les Bio-toxines (paralysante, neurotoxique, diarrhéique, amnésiante) produites par le phytoplancton.

Outre, les moules toutes petites, elles sont libres, planctoniques. Mais rapidement, les moules vont se fixer à un support (rocher, corde, coque de bateau) et y passer leur vie. Le milieu est hostile : eau, sel, forts courants, impact des vagues, soleil à marée basse... Mais ces mollusques n'ont pourtant aucun mal à rester accrochés grâce à une glande sécrétant le byssus, une forme de colle très puissante qui durcit sous forme de filaments.

Particulièrement, la moule méditerranéenne *Mytilus galloprovincialis* présente en groupes serrés le long du littoral, dans la zone intertidale, cette espèce sessile et sédentaire n'a pas à rechercher sa nourriture, car la perfection des mécanismes ciliaires ne nécessite ni orientation, ni déplacement, en dehors d'une éventuelle harmonisation de sa position par rapport à la direction des courants.

Dans notre sujet, nous nous sommes intéressés à mieux comprendre le mode de vie de ce Bivalve qui est considéré comme un excellent bio-indicateur utilisé dans les programmes de surveillance de l'environnement marin. Ce milieu visé en conséquence de son grand intérêt écologique et économique reflète l'importance de cet habitat et l'adaptation de l'espèce étudiée avec plusieurs facteurs abiotiques. De ce fait, le travail est organisé en trois chapitres. Nous avons enrichi le premier chapitre avec des connaissances sur le milieu marin, sa qualité et ces propriétés. Concernant le deuxième chapitre, il s'intéresse à la présentation de l'espèce *Mytilus galloprovincialis* en tant qu'espèce bio-indicatrice, impliquée dans la surveillance de la pollution du milieu aquatique. Enfin pour le dernier chapitre, il s'articule sur la compréhension du phénomène d'adhérence et le mode de vie de ces organismes.

*CHAPITRE 01 : Caractéristiques
du milieu marin*

1. Généralités :

L'eau est un élément indispensable pour la vie, quelquefois désignée sous le nom de « solvant universel ». Elle recouvre 72% de la surface du globe terrestre pour un volume total estimé à 1 400 millions de Km³. Notant qu'elle existe sous différentes formes liquides (lac, rivière...), solide (glacière) et gazeuse sous forme de vapeur. En particulier, l'eau de mer est l'eau salée dont sa concentration en sels minéraux dissous est environ (35g/L) en moyenne. Outre, la principale substance chimique composante des surfaces marines est le chlorure de sodium NaCl (le sel de cuisine) et il existe d'autres éléments chimiques naturels qui sont présents dans l'eau de mer à l'état de traces.

Les écosystèmes aquatiques sont ceux qui ont un plan d'eau en tant que biotope, tels que: les mers, les océans, les rivières, les lacs, les marécages, les ruisseaux et les lagunes...etc. Les deux types les plus importants sont: les écosystèmes marins constituent près de 97 % du stock d'eau de la planète, et les écosystèmes d'eau douce représentent 3% de la masse totale. L'importance de ces écosystèmes est relative à l'intégrité des organismes photosynthétiques et transitoires (Voet et al., 2005).

2. Composition de l'eau de mer :

L'eau de mer est composée d'eau et de sels, ainsi que, de diverses substances en faible quantité. Si plus de deux tiers des 92 éléments chimiques naturels sont présents dans l'eau de mer, la plupart sont en faible quantité et difficilement décelables (Tab.01).

La salinité est un des paramètres les plus importants de l'eau de mer et désigne la teneur en sels dissous, la loi de **William Dittmar** permet ainsi de déterminer la salinité de l'eau de mer par une seule mesure : de la concentration d'un de ces constituants (Les deux principaux ions sont Na⁺ et Cl⁻, qui en s'associant forment le chlorure de sodium principal constituant du «sel marin »)ou d'une des propriétés physiques de l'eau de mer à une température donnée (comme la densité relative, l'indice de réfraction ou la conductivité).

Les gaz dissous comprennent principalement : 64 % d'azote, 34 % d'oxygène, 1,8 % de dioxyde de carbone. Il serait plus précis de dire que le diméthylsulfoxyde (DMS) est un composant de l'odeur de la mer, un autre étant les phéromones dictyoptérènes de certaines algues.

Tableau 01 : concentration des principaux éléments en eau de mer Méditerranée (Klein et al., 1999)

Constituant	Symbole	Concentration (g/l)
Chlorure	Cl ⁻	21,40
Sodium	Na ⁺	11,60
Sulfate	So ₄ ²⁻	3,06
Magnésium	Mg ²⁺	1,295
Calcium	Ca ²⁺	0,416
Potassium	K ⁺	0,390
Bicarbonates	HCO ³⁻	0,145
Brome	Br ⁻	0,066
Strontium	Sr ²⁺	0,027
Bore	B ³⁺	0,013
Fluor	F ⁻	0,001
Total		38,772

3. Qualité de l'eau de mer :

La qualité de l'eau est déterminée par plusieurs critères, la concentration de composés chimiques, de particules minérales et organiques, les saisons et les différents lieux, les conditions météorologiques. Plusieurs indices de la qualité physicochimique et microbiologique des eaux ont été développés et utilisés dans différents pays dans le monde (Otto, 1978 ; Queralt, 1982 ; Hebert, 2005; Alvarez et al., 2006).

4. Propriétés de l'eau de mer :

4.1. Les paramètres physico-chimiques :

Les paramètres physico chimiques mesurés sont : la température, la salinité, l'oxygène dissous, la matière en suspension et la chlorophylle a :

➤ Température :

Dans son aire de répartition, *M. galloprovincialis* se rencontre toujours dans des eaux littorales où les changements thermiques saisonniers se font largement sentir. C'est une espèce eurytherme, elle se développe dans des eaux soumises à des hivers rudes (Côte nord de l'Adriatique - Yougoslavie - 7-8°C de moyenne hivernale) ou à des étés très chauds (Lac de Biserte - 26-27 °C de moyenne estivale).

➤ **Salinité :**

La salinité est la principale description dans l'environnement marin normal associée à la mesure de la température, car les applications de mesure de la salinité diffèrent dans l'environnement côtier par rapport à l'environnement océanique.

En océanographie physique, une mesure extrêmement précise de la salinité (ainsi que de la température) est utilisée pour calculer la densité de l'eau de mer, un paramètre essentiel à la compréhension de la circulation océanique. Dans les océans, la salinité est d'environ 35 et diminue de l'équateur aux pôles. Cependant, certaines mers ont une salinité complètement différente, par exemple la mer méditerranée 38-39 (Sorensen, 1902).

Les limites salines létales de *M. galloprovincialis* ont été étudiées par Lubet en 1963 et Lubet et Chappuis en 1966 par, L'arrêt de la filtration et du renouvellement de l'eau dans la cavité palléale ne s'effectue plus à 15°C au-dessous d'une salinité de 19 ‰ et au-dessus de 43 ‰ (Lubet, 1963 ; Lubet et Chappuis, 1966).

➤ **Conductivité :**

La conductivité est une mesure de la capacité de l'eau à conduire un courant électrique, donc une mesure indirecte de la teneur de l'eau en ions. Un ion est un atome (constituant de base de la matière) ou un groupe d'atomes qui possède une charge électrique positive ou négative. Ainsi, plus l'eau contient des ions comme le calcium (Ca^{2+}), le magnésium (Mg^{2+}), le sodium (Na^+), le potassium (K^+), le bicarbonate (HCO_3^-), le sulfate (SO_4^{2-}) et le chlorure (Cl^-), plus elle est capable de conduire un courant électrique et plus la conductivité mesurée est élevée. Les changements notables de conductivité sont un signe d'une augmentation des apports de substances dissoutes.

➤ **L'oxygène dissous :**

On a très peu de données de l'incidence de la teneur en oxygène dissous sur la répartition de *M. galloprovincialis*. Le développement optimal de cette espèce exigerait de fortes tensions d'O₂ dissous car il a été constaté l'arrêt de la filtration à 15 °C pour des valeurs inférieures 3 ml d'O₂/litre. La consommation d'O₂ varie en fonction de la température; elle augmente de façon exponentielle jusqu'à 24° pour diminuer ensuite (Lubet et Lunetta, 1964).

Les concentrations d'oxygène dissous dans l'eau résultant de processus physiques, chimiques et biologiques (Redfield *et al.*, 1963) suivant :

- Echanges dans la surface écologique entre l'air et l'eau.
- Diffusion et mélange dans le plan d'eau.
- Photo-oxydation.
- Oxydation chimique.

- Respiration des organismes aquatiques, y compris la minéralisation.
- Nitrification.
- Photosynthèse.

l'effet des substances toxiques (comme l'ammoniac) est amplifié lorsque la concentration en oxygène dans l'eau est insuffisante (Diaz et al., 1995).

➤ **Le pH :**

Le pH de l'eau de mer résulte de sa composition ionique, ce qui est essentiel pour l'existence de carbonates résultant de l'échange de dioxyde de carbone entre l'eau et l'atmosphère, ainsi que, de la dissolution du calcaire, il reste dans une fourchette étroite de 8 à 8,3 (Copin-Montégut, 1996).

➤ **Turbidité :**

Elle définit par la réduction de transparence d'un liquide due à la présence de substances non dissoutes. La turbidité des milieux côtiers est souvent le signe de rejets chargés de particules, du fait de l'apport continental de solides (SS).

L'évaluation de la turbidité peut être faite pour évaluer la concentration en poids de solides en suspension. Egalement pour l'eau, elle est considérée comme mesure optique, relative à la concentration, la taille, la forme, aux coefficients de réflexion, à la réfraction des particules présentes (Afnor, 1999).

➤ **La matière en suspension :**

Les particules en suspension dans les eaux de mer, formées essentiellement de matériaux biogènes ou terrigènes, jouent un rôle important dans le transport des éléments chimiques vers les eaux profondes. On distingue habituellement, les petites particules (de diamètre inférieur à 50 μm environ) qui sédimentent lentement, mais constituent la plus grande partie des matières en suspension, des grosses particules (50 μm) qui sont beaucoup plus rares, mais ont des vitesses de chute élevées. Elles assurent ainsi l'essentiel du transport de matière vers le fond (Simpson, 1982).

➤ **Chlorophylle a :**

La chlorophylle est une molécule qui est la base des réactions photosynthétiques en convertissant l'énergie lumineuse en énergie chimique, elle permet la fixation de carbone induite par la lumière (la production primaire). La mesure de la chlorophylle permet de quantifier la biomasse phytoplanctonique présente dans le milieu.

4.2. Phytoplancton :

Le plancton est l'ensemble des organismes marins capable d'être emportée par le déplacement de l'eau différentes alimente. Les organismes planctoniques peuvent être classés en zooplancton et phytoplancton. Il est essentiel à la vie marine, car il se trouve à la base de la chaîne alimentaire (Bougis, 1974 ; Azam et Malfatti, 2007).

5. Les sédiments :

Le terme sédiment désigne les dépôts retrouvés au fond des environnements aquatiques et composés de matières particulaires (de différentes tailles, formes et compositions minéralogiques) de diverses origines (endogène et exogène) et la contamination du compartiment sédimentaire est un véritable piège pour de nombreux polluants organiques et métalliques, dont le relargage constitue une menace pour l'environnement (Schneider, 2001 ; Fellman et al., 2010).

Les minéraux sont les principaux constituants des sédiments. Ils influencent essentiellement les caractéristiques physiques (granulométrie) (Tab.02).

Tableau 02 : Classement granulométrique (Lcpc-Setra, 2000).

Tailles	Granulats
> 20 cm	Blocs
2 cm à 20 cm	Cailloux
2 mm à 2 cm	Graviers
63 µm à 2 mm	Sables
2 µm à 63 µm	Limons ou silt
< 2 µm	Vases, boues argileuses

6. Le bio-indicateur de milieu marin:

Un bio-indicateur peut se définir comme une espèce ou un groupe d'espèces végétales ou animales dont la présence, l'abondance, la biomasse ou autres caractéristiques biologiques renseigne sur l'état écologique du milieu, ou sur l'incidence de certaines pratiques humaines (Blandin, 1986).

6.1. Choix de *Mytilus galloprovincialis* comme un bio-indicateur de pollution:

Les moules, comme les huîtres et les oursins sont des indicateurs biologiques, capables de renseigner sur l'identité et la quantité bio-disponible dans l'environnement, de substances polluantes, tels que les métaux lourds. Le dosage de ces métaux traces ou mieux encore, de ces matières polluantes permet d'estimer le degré de contamination de l'environnement (Aouameur, 1990).

En effet, ces bivalves présentent des caractéristiques qui en font de bons bio-indicateurs (casas et cossa, 2005) en raison de:

- leur large répartition géographique
- leur mode de vie sessile
- leur faculté d'accumuler les polluants
- la stabilité de leur population
- leur tolérance à différents stress
- la possibilité de les transplanter
- leur consommation par l'homme donc vecteur de contamination.

CHAPITRE 02 :

Les Mollusques Bivalves

1. Généralités :

Les mollusques sont des animaux invertébrés au corps mou. Certains mollusques ont le corps protégé par une coquille rigide. La plupart, sont aquatiques. Il existe cependant des espèces d'eau douce, et quelques espèces vivent sur la terre ferme (les escargots et les limaces) (Cuvier, 1837).

La plupart des lamellibranches ou pélecypodes sont des organismes benthiques. Les uns sont fixés à l'état naturel de façon stable sur un support (huîtres), d'autres sont fixés temporairement et ne sont susceptibles que de faibles déplacements (moules). D'autres, vivent enfouis dans le sédiment (palourdes, coques). Ces modes de vie impliquent des différentes manières de collecte des aliments. Ainsi, ils assurent leurs échanges avec le milieu hydrique dans lequel ils vivent en maintenant une circulation permanente à travers leur cavité palléale. L'eau qui traverse l'animal permet d'assurer la prise en charge de la nourriture, les échanges gazeux respiratoires et l'expulsion des déchets ou des éléments indésirables.

Les Bivalves sont des Mollusques, leur corps est protégé par une coquille calcifiée. Ces espèces sont des animaux filtreurs tels que la moule ou l'huître et certains deux sont fouisseurs (Donacidae). Ils sont dépourvus de tout appareil buccal permettant le broyage ou le broutage (radula, bec de perroquet). Ce sont essentiellement des microphages ou des planctonophages. Les principales fonctions (nutrition, respiration, excrétion) dépendent de l'importance de ce courant qui traverse le l'individu (Fischer, 1887).

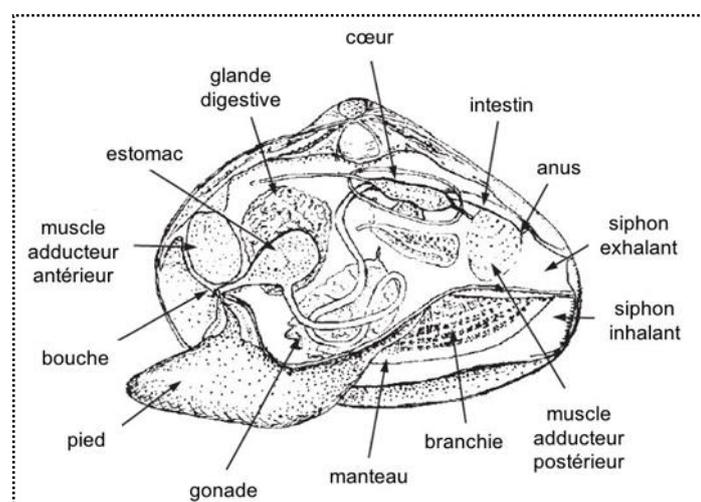


Figure 01: Anatomie interne d'un Bivalves

1.1 Alimentation :

Les bivalves sont des filtreurs qui se nourrissent essentiellement de phytoplancton. Chez les juvéniles et les adultes, les cténidies, ou branchies, sont bien développées et assurent un double rôle, la nutrition et la respiration. Les cténidies sont recouverts de cils (filaments fins vibratiles), qui ensemble coordonnent les contractions induisant un courant d'eau. Au repos ou enfoui, l'eau est aspirée par l'animal à travers l'ouverture inhalant ou siphon passant par les branchies et par la suite refoulée au milieu environnant par l'orifice exhalant ou siphon. Les branchies captent le plancton et l'enrobent dans un mucus. Les bivalves peuvent exercer une certaine sélection de leur nourriture et périodiquement les palpes rejettent de petites quantités de nourriture, pseudo-fèces, qui sont expulsés à partir de la cavité du manteau, souvent suite aux battements vigoureux des deux valves (**González et Brüggmann, 1991**).

Ce qui constitue la nutrition optimale pour les bivalves reste largement méconnue. Cependant, le phytoplancton forme sans aucun doute un des constituants majeurs de ce régime. D'autres sources d'alimentation peuvent être importantes telles que des particules fines de matières organiques inertes (détritiques) associées aux bactéries et aussi la matière organique dissoute.

1.2 Reproduction :

La reproduction relève du gonochorisme (les sexes sont séparés), bien que quelques cas d'hermaphrodisme soient connus. Les gonades sont situées près des intestins, et sont soit ouvertes vers les néphridies, soit sur un pore séparé dans la cavité du manteau. Ces organes possèdent une structure acineuse, paires (**Robert et al., 1991 ; Lovatelli, 2006**).

En général, l'organe de reproduction des bivalves est constitué de glandes génitales acineuses, paires. La gonade constitue un organe bien distinct chez certaines espèces comme les pectinidés, mais n'est pas différenciée et enveloppe la glande digestive chez d'autres comme les Ostreidae et les Mytilidae. Elle est alors localisée sous l'épithélium du manteau, enveloppée dans du tissu conjonctif. Chez les premières citées on peut même facilement identifier les mâles et les femelles, car les gonades des premiers sont blanches tandis que celles des secondes sont rouges. Chez l'huître la gonade n'est visible qu'en période de reproduction, où elle occupe 50 % de la masse corporelle (**Renard et al., 1996 ; Grizel et Auffret, 2003; Lovatelli, 2006**).

Les gonades des mâles et des femelles libèrent respectivement leur sperme et leurs œufs dans la colonne d'eau. La ponte peut avoir lieu continuellement ou être déclenchée par des facteurs environnementaux tels que la longueur de la journée.

1.3 Mortalités :

Les bivalves peuvent mourir aux différents stades, larvaire, juvénile ou adulte pour différentes raisons, qui peuvent être d'origine environnementale ou biologique.

Les facteurs physiques peuvent causer des mortalités sévères chez les bivalves pendant les trois stades de culture. La pollution, notamment la pollution industrielle, peut provoquer des mortalités extensives de juvéniles et d'adultes de bivalves ([Rittschof et McClellan-Green, 2005](#))

2. Le bivalve *Mytilus galloprovincialis* :

2.1 Représentation de l'espèce :

L'espèce *M. galloprovincialis*, appelée la moule méditerranéenne, a été décrite pour la première fois par **Lamarck** en **1819**. C'est un organisme de petite taille de l'empreinte du muscle adducteur antérieur; couleur violette ou pourpre du bord du manteau; la forme et la petite taille du plateau cardinal; l'extrémité antérieure pointue; le profil transversal et l'aplatissement de la surface ventrale à l'endroit du plateau cardinal et juste en arrière de celui-ci; la bordure dorsale arrondie de la coquille.

L'espèce est un organisme sessile fait partie des organismes tests les plus recommandés pour la surveillance biologique de la pollution marine. Elle peut bio-accumuler plusieurs contaminants et répond particulièrement bien aux classes principales de polluants de l'environnement ([Pruell et al., 1986](#) ; [Depledge et Fossi, 1994](#) ; [Wade et al., 1998](#) ; [Rittschof et McClellan-Green, 2005](#) ; [Serafim et al., 2011](#); [Marigómez et al., 2013](#)).

2.2 Taxonomie :

La classification de la moule, *M. galloprovincialis* s'établit comme suit:

Règne	: Animal
Sous-règne	: Métazoaires
Phylum	: Mollusques
Classe	: Bivalves
Sous-classe	: Ptériomorphes
Ordre	: Mytiloidés
Famille	: Mytilidés
Genre	: <i>Mytilus</i>

Espèce : *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819).

2.3 Répartition géographique :

L'espèce se présente dans une répartition géographique vaste, elle est tolérante énormément à différents types de pollution. Egalement, il est possible de travailler sur différentes classes d'âge. Les deux espèces les plus impliquées dans les recherches sont la moule méditerranéenne *M. galloprovincialis* (Lamarck, 1819) et la moule bleue *M. edulis* (Linnaeus, 1758).

La première est une espèce d'eau chaude et occupe principalement la Méditerranée et se prolonge vers le nord jusqu'à la côte de la France et le Royaume-Uni. La seconde est une espèce occupant les régions tempérées et froides le long des côtes atlantiques européennes : de l'Europe du Nord à la frontière française / espagnole dans le golfe de Gascogne (Skibinski et al., 1983; McDonald et al., 1991; Gosling, 1992 ; Hilbish et al., 2012).

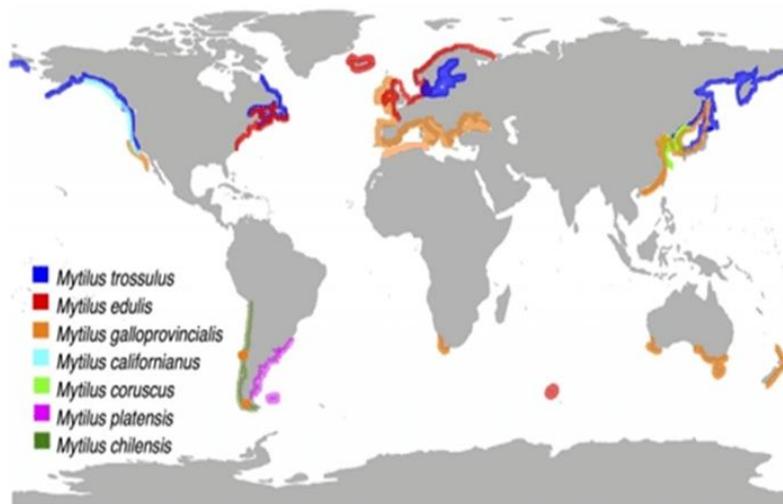


Figure 02: Répartition géographique du genre *Mytilus* (Gaitán-Espitia et al., 2016)

3. Description morphologique :

La **coquille** est sécrétée par le manteau, schématiquement elle est constituée de trois couches en épaisseur (Fig.03):

- une couche ou pellicule externe ou périostracum, formée de conchyoline, tissu organique jamais fossilisé.
- une couche moyenne prismée, formée de prismes calcitiques disposés perpendiculairement à la surface de la coquille.

- une couche interne lamelleuse, d'aspect nacré, formée de lamelles de calcite - ou de paillettes d'aragonite et de conchyoline entrecroisées ou disposées parallèlement à la surface de la coquille.

L'espèce à une symétrie bilatérale matérialisée par le plan de séparation des deux valves (droite et gauche) de la coquille est dite équivalve (**Linnaeus, 1758**).

Le sommet de la **coquille** ou umbo est la partie la plus ancienne: elle correspond à l'emplacement de la jeune coquille ou prodissoconque. La coquille se développant du bord dorsal vers le bord ventral par dépôts successifs, il apparaît extérieurement sur celle-ci de fines stries d'accroissement concentriques.

Le **Manteau** est ouvert sur le bord ventral mais soudé au niveau de l'adducteur antérieur et forme un ostium, orifice exhalant. Son bord libre est fortement coloré en violet ou violet-pourpre. Son épaisseur, sa couleur varient en fonction Des étapes du cycle sexuel de la gonade qui envahit le manteau chez les Mytilidés.

Branchies : De type fil branche et formées de deux feuilletts, Il existe des Orifices :

Orifices génitaux et urinaires distincts et situés symétriquement de chaque côté la masse viscérale, centralement et vers le bas.

La **bouche** est une fente transversale. Elle est dépourvue de radula et s'ouvre directement dans l'œsophage. Elle est entourée de deux paires de palpes labiaux, qui sont des dépendances de ses lèvres et dont les deux faces internes portent des ondulations plus ou moins parallèles aux filaments branchiaux. Les palpes, grâce aux cils des plis de leur face interne, servent à trier les éléments acheminés vers eux par les branchies. Les éléments indésirables sont rejetés sur les bords au manteau pour être expulsés. Les particules alimentaires sont acheminées vers la bouche (**Desgouilles et Caty, 1969; Jensen et Sakhsang, 1970**).

L'**Anus** dorsal, au-dessus du muscle adducteur postérieur et au niveau de l'oetium.

Les **muscles** rétracteurs du pied recouvrent l'hépatopancréas. Les branchies, une de chaque côté, comprennent chacune un axe longitudinal soudé au manteau et deux feuilletts. La bosse de polichinelle, en arrière du pied, contient l'essentiel des gonades. De chaque côté du pied et de la masse viscérale, le rein s'observe à travers la peau, avec 1 orifice uro-génital situé au sommet d'une papille urinaire (**Lubet, 1973**).

Enfin, la paire de ganglions cérébro-sides, au niveau des palpes labiaux et la paire de ganglions viscéraux, au niveau du muscle adducteur postérieure, peuvent être observées (**Fig. 04**).

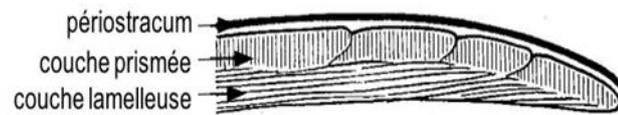


Figure 03 : Coupe schématique d'une coquille d'un Bivalve

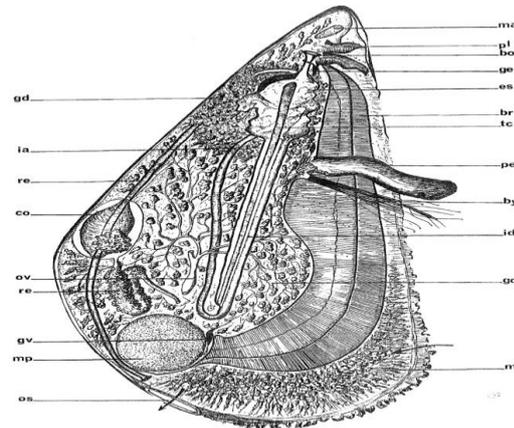


Figure 04: Anatomie de moule *Mytilus galloprovincialis* (F.A.O., 1973).

br = branchie; by = byssus; co = péri carde et coeur; es = estomac ; gc = g. cérébroïdes ;gd = glande digestive; go = gonade; gv = g. viscéraux; ia = intestin postérieur ascendant; id = intestin antérieur descendant; ma = muscle adducteur antérieur; mp = muscle adducteur postérieur; ov = oviducte ou spermiducte ; pe = g. pédieux; pl = palpes labiaux; re = rectum; tc = tige

4. Biologie :

4.1 Reproduction :

- Sexualité :

Les sexes sont des espèces gonochoriques, sans dimorphisme sexuel. De très rares cas d'hermaphrodisme ont été signalés chez les Mytilidés par (Boutan, 1900).

- Maturité :

L'âge des animaux ayant atteint la première maturité sexuelle est variable; il dépend de la saison de fixation du naissain et des facteurs du milieu agissant sur la croissance et le métabolisme (nutrition, température, salinité, zonation, etc.). D'après nos observations en méditerranée et en Adriatique, cet âge se situerait entre 5 et 8 mois après la fixation, les animaux atteignant alors des tailles comprises entre 15 et 35 mm de longueur. Les individus

fixés en automne peuvent être murs à la fin de l'hiver ou au printemps de l'année suivante (6 à 8 mois); ceux fixés au printemps au début de l'automne (5 à 6 mois).

- **Nourriture :**

Les moules se nourrissent de phytoplancton et de matières organiques en suspension (**Field, 1922; Desgouilles, 1969**).

5. Physiologie :

5.1. Le système nerveux :

Le système nerveux de la moule est peu développé, car l'appareil sensoriel est rudimentaire (pas de vue, pas d'ouïe,...) et les organes peu nombreux. Il comprend un ganglion près de la bouche, un autre ganglion près du pied et un dernier à côté des viscères. Près de chaque ganglion pédieux, et relié au ganglion. Cérébroïde, se trouve le statocyste qui renseigne la moule sur sa position.

Les organes palléaux, situés près de la zone d'entrée de l'eau informent l'animal sur la qualité de l'eau qui pénètre dans la cavité palléale. Près de chaque ganglion viscéral, un organe pair, l'osphradium renseigne l'animal sur la qualité de l'eau qui quitte la cavité palléale par la boutonnière (**Jourdan, 1889**).

5.2. L'appareil digestif :

La bouche donne accès à un œsophage très court qui débouche dans l'estomac, entouré par l'hépatopancréas ou glande digestive avec lequel il communique par des canaux.

L'estomac présente un diverticule à paroi interne ciliée, le caecum pylorique, qui contient le stylet cristallin, mince baguette qui vient buter sur un épaissement de la paroi du caecum pylorique : le bouclier gastrique (**Gosling, 1992**).

A demi séparé du sac du stylet par deux phlosoles majeur et mineur (bourelets longitudinaux de l'intestin), la gouttière intestinale décrit une boucle lâche le long du sac du stylet cristallin.

Après avoir traversé le cœur au niveau du ventricule, l'intestin se poursuit par le rectum.

Le rectum longe la face externe dorsale du muscle adducteur postérieur et se termine par l'anus qui s'ouvre dans la cavité palléale près de la boutonnière.

5.3. L'appareil branchial:

Deux branchies flottent dans la cavité palléale, reliées chacune à la masse viscérale par l'axe branchial. Trois expansions tissulaires très souples unissent entre eux feuillet direct et feuillet réfléchi (la moule est un Fil branche). Chaque feuillet est formé de nombreux

filaments étroitement unis par de touffes de cils qui délimitent entre eux des espaces, les ostia.

La paroi des filaments est constituée d'un épithélium simple, qui porte de nombreux cils : cils frontaux, latéro-frontaux et latéraux. Ceux-ci sont animés de mouvements ondulatoires incessants qui entretiennent la circulation de l'eau dans la cavité palléale.

Le courant créé pénètre entre les lobes du manteau, traverse les feuillets branchiaux par les ostia et ressort par le siphon exhalant. L'intérieur du filament est occupé par un sinus sanguin. Les échanges gazeux de l'hématose se font entre le sang et l'eau de la cavité palléale, constamment renouvelée par les battements des cils. De plus, les branchies jouent un rôle très important dans la capture des particules alimentaires transportées par le courant branchial.

5.4. L'appareil circulatoire:

Ce système artériel aboutit à des espaces libres sans parois propres les lacunes. Le sang d'une moule a une coloration bleutée due à la présence d'un pigment riche en cuivre: l'hémocyanine. Le sang est distribué par des artères à tous les organes grâce au courant sanguin créé par le cœur (14 à 18 battements par minute). Les veines permettent le transit du sang par les glandes de Bojanus qui font office de reins. Le cœur est formé de deux poches (une grande le ventricule et une petite l'oreillette) est situé près du muscle adducteur dans une enveloppe : le péricarde. Il continue à battre même quand la moule est ouverte (**Gosling, 1992**).

5.5. L'appareil locomoteur :

Les moules se déplacent sur le substrat grâce à un pied, en forme de languette, équipé de muscles. Cet organe de locomotion est aussi constitué d'une glande byssogène, qui fabrique le byssus, filaments pourvus à leur extrémité d'une espèce de pastille adhésive permettant la fixation des moules sur un support. Une fois qu'ils sont secrets, les filaments se solidifient au contact de l'eau de mer. (**Bouchard, 2004**).

5.6. L'appareil excréteur :

La moule possède deux reins, de chaque côté de la bosse" de polichinelle, près du péricarde. Chaque rein débute par un pavillon cilié, le néphrostome qui s'ouvre dans le péricarde, puis le tube néphridien se dilate en une poche à paroi avec un épithélium sécréteur. Dans la paroi de cette poche sont logés les sinus sanguins rénaux.

L'épithélium sécréteur comprend des cellules à guanine et des cellules ciliées dont les battements entraînent l'urine vers la vessie, puis la cavité palléale au niveau de la papille uro-génitale.

5.7. L'appareil reproducteur :

Les sexes sont séparés, Les gonades sont paires, mais soudées dans le plan symétrique. Elles communiquent avec la cavité palléale par deux conduits débouchant au niveau de la papille uro-génitale. Les gonades sont logées dans la bosse de Polichinelle mais s'hypertrophient au moment de la maturité sexuelle et envahissent le manteau. Les sexes sont séparés. Les gamètes sont libérés dans la cavité palléale, puis dans le milieu où s'effectuera le développement larvaire.

6. Biotope :

La moule méditerranéenne est présente en groupes serrés le long du littoral, dans la zone intertidale, souvent dans les eaux éclairées et battues, juste sous la surface. La limite supérieure correspond à la limite de dessiccation lors de l'émersion ; la limite inférieure dépend de la compétitivité avec d'autres espèces.

Elle vit fixée par son byssus aux substrats solides comme la roche ou d'autres supports, tels que les cordages, ou encore d'autres moules. C'est une espèce sessile.

Elle supporte de rester hors de l'eau un certain temps car elle garde une réserve d'eau entre ses deux valves ([Gosling, 1992](#)).

7. Contamination et intoxication :

Étant donné son mode d'alimentation par filtration, la moule peut concentrer des substances chimiques toxiques dans ses tissus lorsque ces substances sont présentes dans l'eau ou dans les sédiments. La contamination bactérienne est également un risque à considérer puisque la moule peut concentrer les bactéries pathogènes présentes dans l'eau si elle se situe dans une zone polluée par des rejets d'eaux usées. Enfin, lors d'épisodes de prolifération d'algues toxiques, la moule concentre dans ses tissus les substances toxiques provenant des algues dont elle se nourrit. Même si ces toxines n'affectent pas les moules, la consommation de ces moules devient dangereuse et même parfois mortelle pour les humains (et les mammifères).

CHAPITRE 03 :

L'adhérence des moules

1. Généralité:

Les moules sont des organismes sessiles qui vivent dans des environnements engloutis par les vagues de milieu marins, un attachement solide et résilient à l'environnement offre des avantages adaptatifs pour la survie.

À la base du pied de la moule se trouve la glande de byssus. Celle-ci synthétise des filaments (appelé fil de byssus). Chaque moule peut avoir jusqu'à une centaine de filaments de quelques centimètres de longueur. Ces filaments se solidifient au contact de l'eau de mer.

Avant de se fixer, la moule sort son pied d'entre les valves de la coquille et tâte le terrain. Puis la glande produit les fils de byssus, qui lui permettront de se coller à la roche. La production de fil de byssus prend au maximum 4 jours.

Les forces de liaison vont de 0,1 à $10 \times 10^6 \text{ nm}^{-2}$ selon le substrat, entre autres facteurs (Waite, 1987).

2. Appareil byssogène :

Occupe une faible partie de la masse pédieuse, elle est localisée ventralement dans la zone médiane et antérieure du pied, au-dessous de la masse viscérale. Il est formé de deux glandes (Mahéo, 1969):

-Glande byssogène principale : élaborant une protéine phénolique sécrétée au niveau de deux sillons qui convergent et fusionnent en un canal

-Glande byssogène secondaire : en continuité avec la précédente, sécrétant directement protéine phénolique et polyphénoloxydase dans le canal et dans la rainure pédieuse

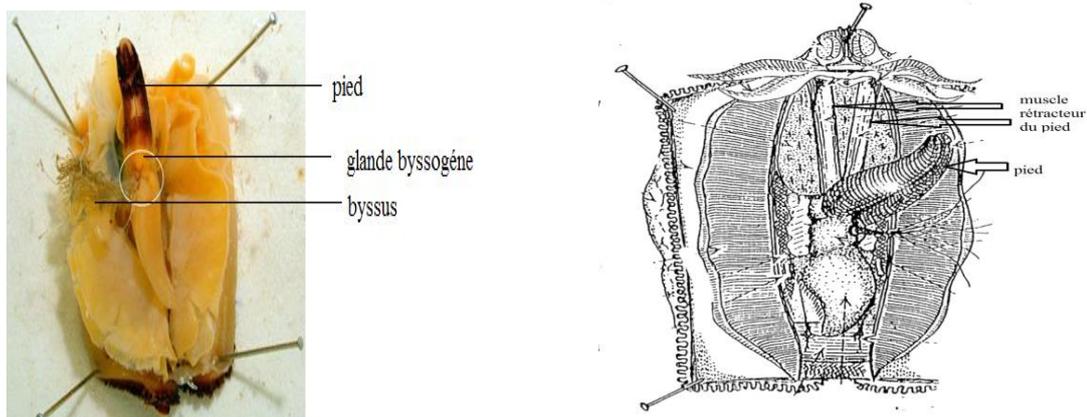


Figure 05: Localisation de l'organe byssogène de la moule (vue ventrale) [2].

2.1 Le fonctionnement de l'appareil byssogène :

Est lié à l'intégrité du complexe pédieux : l'altération de la glande byssogène principale n'empêche pas la mise en place de filaments collés au support ; mais l'ancrage au niveau de la colonne ne se fait plus. Par contre, l'altération de la rainure pédieux ou de la dépression distale arrête toute libération de brins. L'activité sécrétoire de la glande byssogène principale qui élabore la colonne semble donc indépendante du fonctionnement des autres glandes pédieuses qui sécrètent les filaments (Mahéo, 1970).

3. Pied :

3.1 Morphologie générale :

La progression du pied chez *Mytilus* est entièrement due à l'action des cils sur la sole, explore le sédiment. Le corps larvaire suivant dans une série de secousses provoquées par des contractions périodiques rapides des muscles rétracteurs de la pédale. Le mouvement du corps peut également être aidé par l'élasticité des tissus qui relie la larve à son pied (Gruffydd et al., 1975).

À l'extrémité proximale se trouve une poche profonde contenant 25 à 40 lamelles minces qui traversent la poche obliquement. Il s'agit de la glande byssus principale. Le pied dans cette région n'est pas tout à fait symétrique, la structure lamellaire étant légèrement plus à droite de la poche tandis que, le conduit allant de celle-ci à la plante du pied provient d'une cavité du côté gauche de la poche. Cependant, le conduit débouche centralement sur la semelle à l'extrémité proximale d'une rainure qui s'étend distalement le long du pied sur environ les deux tiers de sa longueur. À son extrémité distale, quelques petits plis s'étendent latéralement sur une courte distance de la rainure (Gruffydd et al., 1975).

Entre l'extrémité de la rainure et la pointe du pied se trouve une région de fente qui sera fissure distale. Les cellules glandulaires se déchargent dans la poche contenant les lamelles, le conduit menant de la poche à l'extérieur, le sillon, la fissure distale sur la plante du pied. La majeure partie du volume du pied est constituée de tissu glandulaire entrecoupé de muscles longitudinaux, circulaires et radiaux. Au bout du pied, les cellules glandulaires occupent environ la moitié du volume, avec de gros sinus entre les fibres musculaires et du tissu conjonctif lâche occupant le reste. Les lamelles, la poche dans laquelle elles sont contenues, le canal, le sillon, les surfaces distale et ventrale du pied sont tous tapissées d'un épithélium densément cilié. La face dorsale du pied est peu ciliée. Le pied à une insertion antérieure dans le corps de l'animal, est musclé et varie en moyenne de moins de 1 cm à près de 3 cm de

longueur selon l'état de contraction ; chez les animaux de 4cm de long, il présentait une pigmentation brune intense (Gruffydd et al., 1975).

3.2 Structure :

La progression du pied chez *Mytilus* est entièrement due à l'action des cils sur la sole, explore le sédiment. Le corps larvaire suivant dans une série de secousses provoquées par des contractions périodiques rapides des muscles rétracteurs de la pédale. Le mouvement du corps peut également être aidé par l'élasticité des tissus qui relie la larve à son pied. Les huîtres produisent un fil dans le noyau d'un canal qui sert de moyen de liaison et empêche la dérive lors de la rampe, est un organe allongé, musculéux, et est parcouru sur sa face ventrale par un sillon longitudinal (Gruffydd et al., 1975).

3.3 Muscles du pied :

Dans le pied, il y a deux muscles rétracteurs, qui sont insérés dans la région dorsale de la conque, contigus et internes à l'insertion des muscles rétracteurs médians du byssus. Ce sont les muscles rétracteurs du pied.

Chaque muscle est étroit, avec sa partie distale parallèle au muscle rétracteur médial du byssus tandis que sa partie proximale épouse les contours des muscles rétracteurs antérieurs du byssus (bras) et, avec d'autres fibres et d'autres, forme des muscles.

3.4 Composition et teneur en ions :

Les tissus du pied contiennent des ions métalliques de différents pourcentages, Ca^{2+} , Mg^{2+} , Zn^{2+} , Al^{3+} , Fe^{3+} . Étaient les ions métalliques les plus abondants à la fois dans le tissu du pied et dans le byssus, ce qui correspond parfaitement à la préférence des acides aminés dans les protéines du pied de *L. fortunei*. Des études antérieures ont montré que le byssus et les tissus mous des moules avaient une forte capacité à adsorber les métaux lourds, tels que Ag, Ni, Mn, Fe, Zn, Hg et Cd des milieux environnants en formant des complexes métalliques entre les acides aminés spécifiques des protéines du pied et les métaux lourds. Même après avoir été séparé des moules, le byssus présentait toujours une forte adsorption à ces métaux lourds (Szefer et al., 2002 ; Zhang et al., 2017 ; Li et al., 2018).

3.5 Rôle de l'organe :

Le pied bivalve est un organe multifonctionnel qui fonctionne comme un capteur et un organe locomoteur. Cependant, pour les moules, la synthèse du byssus est son rôle principal,

et une grande partie du pied est occupée par des glandes qui sécrètent les composants du byssus et le sillon ventral, qui est un modèle pour le byssus (Waite, 1992).

3.6 La rainure pédieuse joue un rôle essentiel :

Les différents éléments du filament y sont sécrétés, amalgamés et progressivement tannés pendant la période d'immobilité du pied (Mahéo, 1970).

4. Les glandes :

La distinction faite par Mahéo en 1969, concernant la structure tissulaire de l'appareil byssogène par la mise en évidence de deux glandes (glande byssogène principale et secondaire). Une nouvelle répartition histologique des glandes pédieuses, avec une nomenclature précisée a été confirmée par l'étude de. Parmi ces glandes décrites (Mahéo, 1969 ; Gruffydd et al., 1975)

4.1 Glande byssus primaire :

Est une grande glande, parsemée de fibres musculaires dans la région entourant les lamelles du canal de byssus. Les cellules de la glande se déversent entre les cellules épithéliales dans les cryptes formées à la jonction des lamelles et de la paroi de la poche. Les cellules de la glande se trouvent au fond de cette zone musculo glandulaire, La glande s'étend souvent un peu plus loin dans la lamelle et entoure également le canal, qui s'éloigne de la poche sur une courte distance. Les lamelles sont renforcées par de nombreuses fibres de tissu conjonctif qui occupent la majeure partie de l'espace entre les épithéliums. D'où de longs processus cytoplasmiques acheminent la sécrétion vers les cryptes situées à la base des lamelles. Le cytoplasme de ces cellules est dominé par le réticulum endoplasmique rugueux et les granules de sécrétion associés Les granules de sécrétion matures sont denses, de forme sphérique ou légèrement ovale, avec un diamètre maximal de 0-9 μm dans les coupes. Les granules sont libérés à ce stade par rupture de la membrane apicale de la cellule (Gruffydd,, 1978 ; Gruffydd et al., 1979).

Parfois, vers les bords libres et distaux des lamelles, on trouve des cellules contenant une sécrétion de mucopolysaccharide parmi les cellules épithéliales. Cette glande chez la moule et l'huître contient des mucopolysaccharides acides hautement sulfatés ainsi que des protéines. Il semblerait que ces glandes soient homologues chez les trois espèces et qu'elles contribuent aux filaments de byssus primaires qui émergent du canal. Conclut que cette glande sécrète les

noyaux jumeaux du fil de byssus primaire (Cranfield, 1973 ; Gruffydd et al., 1975 ; Gruffydd, 1978).

4.2 Glande byssus secondaire :

Se trouve au centre du pied et s'étend sur toute la longueur du sillon pédieux. La glande est la plus grande de toutes les glandes du pied. Elle occupe la place occupée par la glande appelée glande du collagène. Ses cellules se déversent dans le sillon par des cols étroits, de longueurs diverses, entre les cellules épithéliales du sillon. La sécrétion est granuleuse, les granules étant légèrement plus grands que ceux de la glande de byssus primaire, il apparaît maintenant que les granules denses en électrons de la glande secondaire du byssus sont légèrement plus grands que ceux de la glande primaire et atteignent un diamètre maximal de 1-2/ μ m dans les coupes ; ils sont également de forme plus elliptique. Dans certaines tâches, il n'est pas facile de distinguer les glandes byssus primaires et secondaires. Les granules des cellules de la glande secondaire contiennent des protéines (dont la tyrosine), La sécrétion a également un fort composant mucopolysaccharide qui est probablement hautement sulfaté. Dans certaines colorations, on observe un changement d'intensité du colorant dans cette glande de l'extrémité proximale à l'extrémité distale. Cette glande n'est pas bien développée et a réagi faiblement aux tests pour les protéines uniquement (Pujol, 1967 ; Gruffydd, 1978 ; Gruffydd et al., 1979).

4.3 Glande muqueuse ventrale :

Les cellules muqueuses s'étendent le long de la plante du pied, du "talon" vers l'avant, autour du canal et de chaque côté du sillon, où elles occupent la position entre la glande du byssus secondaire et l'épithélium de la plante. Ces cellules s'étendent également au-delà de l'extrémité distale du sillon et autour de la fissure distale. Les cellules peuvent être divisées en deux types selon (Gruffydd, 1978):

- **le premier type de cellules muqueuses** : se décharge dans la rainure de la pédale près du conduit mais surtout dans le conduit lui-même, la sécrétion est évidemment un mucopolysaccharide acide.

- **Le deuxième type de cellule muqueuse** : se trouve tout le long de la surface ventrale du pied se décharge par un col étroit qui émerge entre les cellules de l'épithélium cilié.

La différence majeure étant que la partie de cette glande qui entoure la partie inférieure du canal byssus, ne contient pas la moindre trace de protéine et la sécrétion est probablement entièrement constituée d'un mucopolysaccharide acide sulfaté (Gruffydd, 1978).

4.4 Glandes d'attache de l'extrémité:

Les glandes muqueuses de la fissure distale se composent de cellules sécrétrices de nature légèrement différente de celles de la glande muqueuse ventrale. Elles s'ouvrent vers l'extérieur par de longs cols entre des cellules épithéliales, Contrairement aux autres cellules muqueuses, leurs. La sécrétion est un mélange d'une protéine avec un mucopolysaccharide (Gruffydd, 1978).

4.5 Glande enzymatique :

Un groupe de cellules situé à l'extrémité de la glande secondaire du byssus et s'étendant vers l'arrière sur une courte distance en dessous d'elle se distinguait du corps principal, chez le genre *Mytilus*, il a été clairement démontré la présence de la glande enzymatique telle que décrite par. Il semble qu'une petite quantité seulement de l'enzyme soit produite dans le pied (Smyth, 1954 ; Gruffydd, 1978).

4.6.Glandes phénoliques :

-La première glande phénolique s'ouvre dans une légère indentation à l'extrémité avant du sillon pédieux appelée dépression pédieuse Chez *Ostrea* et *Mytilus*, les cellules de la glande prennent naissance loin en arrière dans le pied, de chaque côté, et ont un col très long (Gruffydd et al., 1975).

- La deuxième glande phénolique se trouve près de la première chez *Mytilus* et *Pecten*. Chez les deux espèces, cette glande s'ouvre dans la dépression pédieuse et présente une coloration similaire ; elle diffère de celle de *Mytilus* par sa structure fine et ses propriétés histochimiques. Cependant, chez *l'huître*, cette glande contient des protéines phénoliques et pourrait, pour cette raison et pour des raisons morphologiques, être considérée comme homologue (Gruffydd et al., 1975).

Il s'ensuit que l'on ne peut déduire une homologie précise entre les glandes phénoliques larvaires et les glandes phénoliques et enzymatiques de la moule adulte.

Chez la *larve d'huître* en train de s'installer, les glandes phénoliques produisent le ciment qui attache la valve gauche au substrat. Les chercheurs suggèrent que ces glandes chez *Mytilus* produisent le crampon qui forme une liaison entre chaque fil secondaire (collagène) du byssus et le substrat (Cranfield, 1973 ; Lane et Nott, 1975).

4.7. Autres glandes :

Selon des études récentes, trois glandes ont été découvertes : une glande chez *Ostrea edulis* et deux dans celle de *M. edulis*.

Les trois chez *Ostrea* se déversent toutes dans le canal du byssus. Par sa structure fine et son histochimie, elle ne ressemble à aucune des glandes de *M. edulis*. Les deux autres glandes sont petites. Une des deux glandes jusqu'ici sans nom chez *Mytilus* mais leur structure fine est différente. Cependant, l'homologie ne peut être écartée tant que l'on ne connaît pas l'histochimie de cette glande chez *Mytilus*.

Cependant, bien que les deux occupent des positions similaires dans le pied, la première est composée de cellules beaucoup plus petites et sécrète des mucopolysaccharides acides alors que la glande du byssus secondaire de *Mytilus* sécrète une protéine colla génique.

Chez ces trois espèces, deux glandes phénoliques se déchargent ensemble dans la région de la dépression pédieuse. Ces glandes produisent le ciment larvaire chez *Ostrea*. Leur fonction dans les pédiveligères de *Mytilus* et *Pecten* n'est pas connue avec certitude mais elles ont probablement une fonction de cimentation dans la formation des plaques d'attache terminales des filaments du byssus (Cranfield, 1973 ; Lane et Nott, 1975).

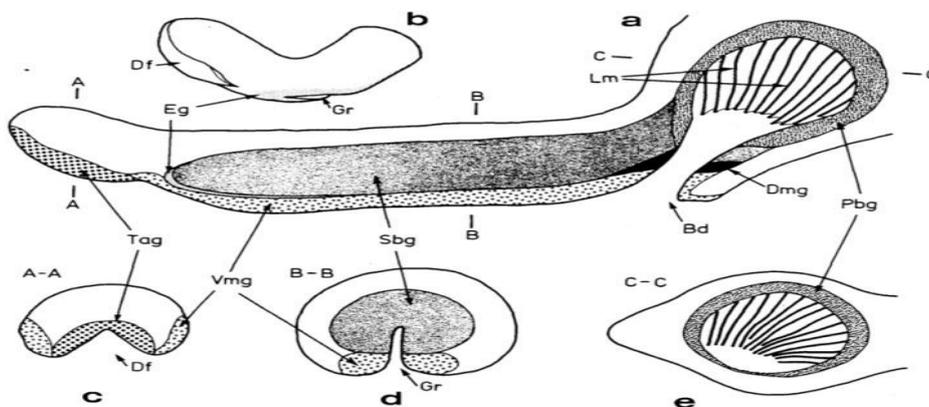


Figure 06 : Le pied de *Chlamys islandica*. (Gruffydd, 1978).

Le pied verticalement et légèrement à droite du centre. b. Vue latéro-ventrale du pied montrant la région colorée par incubation dans le catéchol. C.TS de la pointe.-d. TS de la région rainurée. e. Coupe horizontale de la région lamellaire. BD : conduit byssus ; DF. Fissure distale ; Dmg. Glande muqueuse du conduit ; Par exemple. Glande enzymatique ; Gr, Groove ; Lm. Lamelles de Pbg. Glande byssus primaire ; Sbg. Glande byssus secondaire ; Etiueter. Presse-étoupe de fixation d'embout Vmg, Glande muqueuse ventrale

5. Le byssus :

Est un assemblage de filaments extracellulaires de nature protéique ; c'est une colle très puissante qui durcit en filaments élastiques résistant à l'eau, aux rayons ultraviolets et au sel, attachent leur byssus à pratiquement n'importe quelle surface solide.

5.1. Description du byssus :

Les moules sont communes et leur attachement est facile à observer, la formation du byssus est rapide, robuste, et relativement simple en ce sens que les protéines sont sécrétées dans la rainure ventrale du pied et y sont moulées avant d'être libérées sous forme d'un nouveau fil de byssus. Le fil de byssus, sécrété par le tissu du pied, mesurait de 1,0 à 1,5 cm de longueur. La moule forme des cordes de byssus dans son pied, qui est un muscle flexible situé à l'intérieur de la coquille (waite, 2002).

La moule sécrète d'abord un mélange de protéines par des glandes situées à l'intérieur d'une cavité localisée dans le pied rétractile, puis par des gestes de contraction-dilatation, il génère une fibre de byssus qui adhère à une surface solide immergée dans l'eau pendant 2 à 5 minutes, le processus est répété jusqu'à l'obtention d'un lot d'environ 20-60 fibres, avec une longueur approximative de 3 cm et un diamètre de 100 μm . Ensuite, l'espèce dispose les fibres formées en éventail, ce qui permet de les maintenir solidement en place quelle que soit la direction des courants marins ((Tamarin et al., 1972 ; Waite et al., 1998 ; Silverman et Roberto, 2010 ; Qin et Buehler, 2013),

Ce qui lui permet d'adhérer aux surfaces dures. *M. edulis*, fabriquant entre 20 et 200 brins de 2-4 cm de long et de moins de 50 μm de diamètre (*M. edulis* et *M. galloprovincialis*) (Fig.07). La structure du byssus culmine dans une plaque polyphasée de taille variable, dépendant de variables telles que la taille et l'espèce, ainsi que l'âge du byssus.



Figure 07 : Disposition du byssus et fixation sur substrat

5.2. Les parties de byssus :

Ainsi, un lot de byssus est composé de 3 parties (Brown, 1952) (Fig.08) :

- 1) une partie proximale synthétique souple.
- 2) une partie distale rigide.
- 3) Des plaques adhésives spatulées.

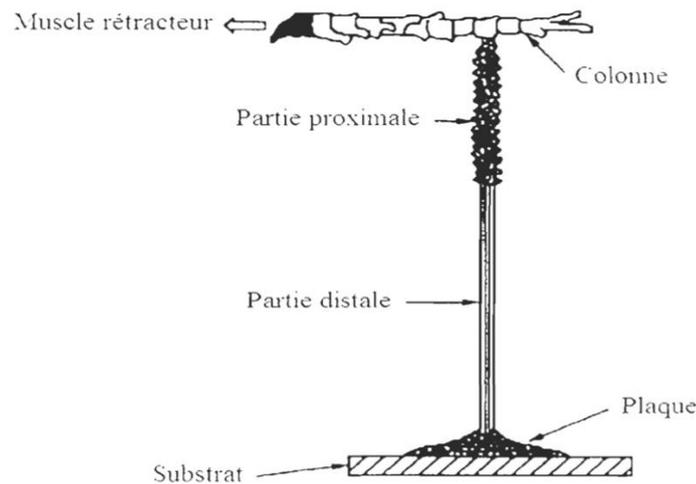


Figure 08: Schéma représentant les différentes parties du byssus de moule. Schéma modifié à partir de celui de (Waite et al., 1998).

L'extrémité proximale compacte permet la sécrétion d'un grand nombre de fils byssal dans des zones limitées des tissus du pied et l'extrémité distale moins compacte facilite l'étalement des fibres internes pour former des plaques adhésives plus grandes, ce qui peut être à la fois bénéfique pour la production et l'adhérence du byssus (Fig.09). Les structures fortement orientées dans les filetages distaux étaient considérées comme liées à l'extensibilité du byssus et raides (Gosline et al., 2002).

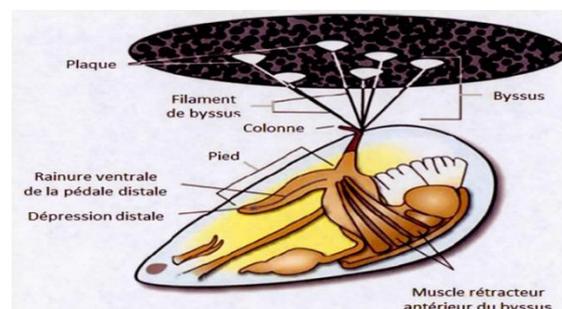


Figure 09 : Différentes parties impliquées dans la formation des fibres (Silverman et Roberto, 2010).

La complexité du procédé de production du byssus a été développée par, lorsqu' il a étudié la formation du byssus des moules. D'une manière générale, la moule étend son pied sur une surface solide et pendant près de 5 minutes elle sécrète une substance protéique par une glande phénolique, située dans son pied. L'étude de a suggéré que la substance protéique précurseur de la fibre de byssus fortement orientée était un cristal liquide (CL) acide (pH 5.5) présent dans les vésicules sécrétrices sous la phase smectique. Ceci faciliterait le procédé de moulage par injection grâce à des contractions musculaires du pied de la moule. Chaque fibre ainsi moulée est recouverte d'une gaine protectrice contre d'éventuelles dégradations chimiques et bactériennes. Pour résister aux perturbations du milieu marin, le byssus possède des propriétés mécaniques exceptionnelles qui combinent à la fois rigidité et extensibilité variables sur toute sa longueur. E, des muscles rétracteurs à la roche. Notez la diminution de 10 fois de la rigidité entre les parties distale et proximale du filetage (**Fig.10**). (**Waite, 1992 ; Coyne et al., 1997 ; Kanyalkar et al., 2002 ; Brazee, et Carrington, 2006 ; Harrington et Waite, 2007 ; Hagenau, et al., 2011 ; Schmidt et al., 2014**).

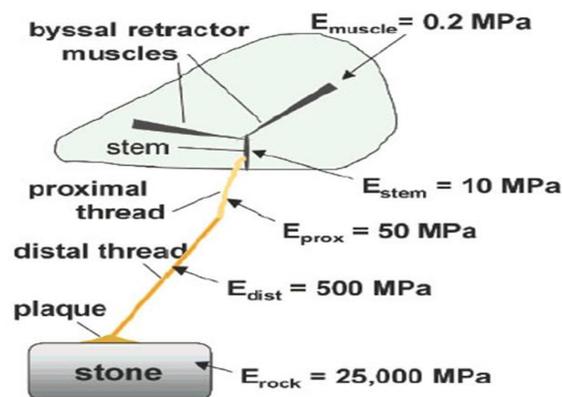


Figure 10 : moule schématique sur la demi-coquille avec un fil de byssal montrant les étapes incrémentales de rigidité. (**Waite et al., 2004**).

Le brin de byssus peut être séparé en quatre parties soient la colonne, la partie proximale, la partie distale et la plaque, La colonne se trouve dans la moule et fait le lien avec le byssus. Les parties proximale et distale forment la majorité de la fibre dans un rapport un tiers - deux tiers respectivement. Chez *M. edulis*, la partie proximale représente $34,6 \pm 4,7$ % du byssus total (**Lucas et al., 2002 ; Harrington et Waite 2007**).

5.3. Structure :

Le fil byssal est entouré d'une couche protectrice de cuticule et soutenu par un noyau de fibres de collagène. par les protéines du pied sécrétées par les glandes du pied Ce bien structuré est principalement maintenu par le byssus dix protéines de pied, y compris des collagènes ;Les protéines de collagène présentes dans les brins de mytilide byssal sont appelées preCOL (à partir de collagène prêt à l'emploi) et représentent respectivement environ 90% et 70% des filaments distaux et proximaux de la masse sèche (Waite, 2002 ; Holten-Andersen et al., 2007. ; Holten-Andersen et al., 2009 ; Reddy et Yang, 2015).

Ces fibres protéiques riches en collagène leur confèrent une grande résistance et flexibilité .Il existe trois types de PreCOL en fonction de la structure des séquences ou des domaines liés au collagène. Les parties distale et proximale sont respectivement constituées de PreCOL-D et PreCOL-P tandis que PreCOL-NG simultanément; Il est uniformément présent le long des fibres latérales. Le PreCOL-P possède une structure proche de l'élastine, le PreCOL-D a une structure proche de la fibroïne de soie et le PreCOL-NG possède une structure semblable à la glycine. Ces différences structurales confèrent une élasticité propre à chaque type de PreCOLs et par conséquent, à chaque partie de la fibre (distale/proximale). Et les protéines de pied de moule (Mfp-1-Mfp-6), ont été isolées et identifiées à partir de moules marines (Fig.11) (Waite, 1983; Coyne et al., 1997; Waite, 2017).

Des domaines riches en histidine viennent compléter les extrémités de ces PreCOLs où la présence de 3,4dihydroxyphenylalanine (DOPA) et d'ions métalliques complexés permet d'établir des liens croisés qui maximisent la cohésion des protéines dans la structure. Le tout est enveloppé d'une gaine solide de protéine mefp-1 (*Mytilus edulis* foot protein), similaire à la séricine qui recouvre la soie du ver (Coyne et al., 1997).

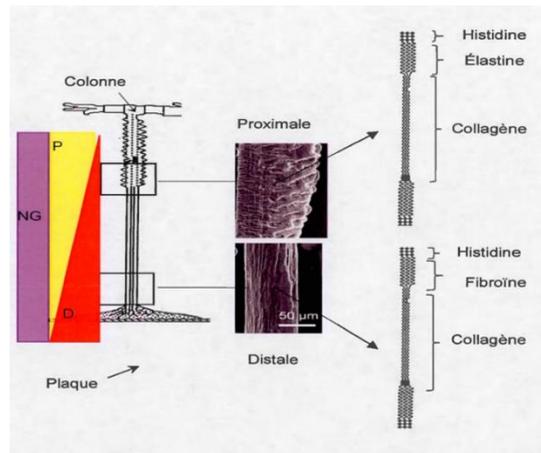


Figure 11 : Schéma simplifié du byssus de la moule *M. edulis* (Waite et al., 2004) .

- Définition des protéines le long de la fibre :
 - **Elastine** : Une protéine insoluble trouvée dans le tissu conjonctif et connue pour son élasticité et sa similitude avec le collagène ; une scléroprotéine.
 - **Collagène** : Une protéine résistante, insoluble et inélastique avec une résistance à la traction élevée qui sert de structure de soutien à la peau, aux tendons et aux os ; une scléroprotéine.
 - **Fibrine**: Une protéine collante, insoluble (autres protéines du système de coagulation), formant des caillots formée par des constituants dans le sang; une scléroprotéine.

Les « extrémités collantes » indiquent les terminaisons N et C riches en histidine et en Dopa qui assurent la médiation des ponts croisés de bout en bout lors de l'assemblage. La microscopie à force atomique a montré que dans le cœur de la fibre, les hélices de collagène sont assemblées en faisceaux (6 + 1). En forme de banane de 200 nm de long et empilées perpendiculairement à l'axe l des fibres à une distance de 22 nm entre chacun, avec une coupe transversale montrant une surface hexagonale de sept disques (**Fig. 12**). Il est relié à la tête et à la queue, c'est-à-dire la pointe C avec la pointe C et la pointe N avec la pointe N (Hassenkam et al., 2004 ; . Lachance et al., 2011).

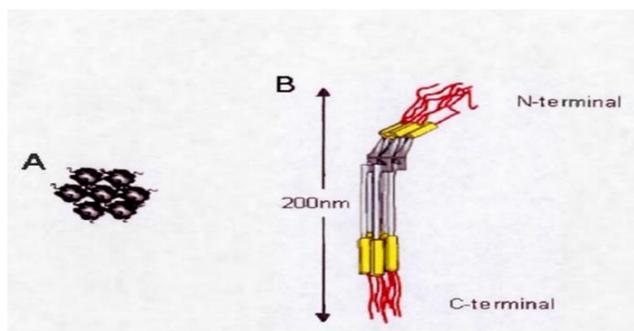


Figure 12:(A) Assemblage de (6+ 1) des PréCols en forme hexagonale et (B) Ballot de PréCols en conformation banane (Lachance et al., 2011).

Byssus profite d'avoir différents copolymères dans sa structure pour montrer de meilleures propriétés, parce que le preCol-P fournit la flexibilité, le preCol-D fournit la rigidité, tandis que le preCol-NG agit comme un médiateur entre la flexibilité et la rigidité. PreCol-D varie dans le rapport inverse longitudinalement à travers les fibres, tandis que la concentration de PreCol-NG est uniforme dans toutes les fibres.

Pour mieux comprendre la relation entre la structure moléculaire et les propriétés mécaniques du byssus, deux modèles moléculaires basés sur la prédisposition au cholestérol ont été proposés. Le premier modèle (A) suggère une disposition alternative des préCols-D, -P et NG le long des fibres tandis que dans le second modèle (B), les préCols sont progressivement distribués pour montrer une prédominance dans les segments (Fig. 13) (Waite et al., 2004).

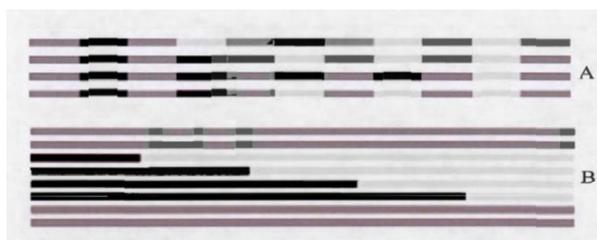


Figure 13 : Gradient de distribution des préCols, le long de la fibre (Waite et al., 2004), (A) représente le premier modèle et (B) le deuxième modèle. PréCol-D (noir), préCol-P (gris pâle) et préCol-NG (gris).

Selon une étude de). Le modèle moléculaire qui peut le mieux représenter les propriétés mécaniques des préCols est la distribution continue et progressive des préCols comme dans le modèle (B) .Dans ce modèle, la distribution des acides aminés primaires varie d'un côté à l'autre. À l'extrémité de ces préCols se trouve un domaine riche en histidine qui interagit avec les ions des métaux de transition divalents comme le Zn, Cu et Ni. Ces interactions lient les

différents blocs de préCols et assurent une bonne continuité dans le réseau fibreux comme l'illustre la (Fig. 14) (Waite *et al.*, 2004 ; Schmitt *et al.*, 2015).

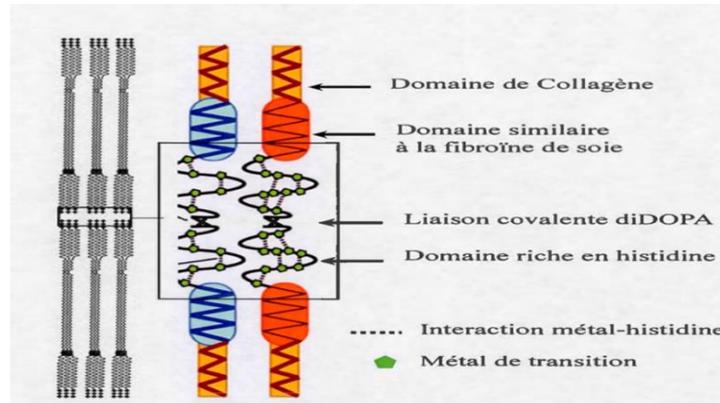


Figure 14 : Modèle moléculaire simplifié illustrant l'assemblage des préCols dans la portion distale du byssus (Harrington et Waite, 2007)

L'assemblage des différents ballots tout au long de la fibre n'est pas connu. Plusieurs théories sont mises de l'avant. Les deux modèles les plus probables seront présentés. Dans le premier, les PréCols forment des chaînes d'homopolymères, c'est à-dire une répétition du même PréCol. Dans le second, les chaînes sont des copolymères formées de plusieurs PréCols, soit NG et P dans la partie proximale ou NG et D dans la partie distale. La structure de base des différents PréCols est semblable (Fig. 15). Ils sont tous formés d'un bloc central de collagène flanqué de domaines qui varient selon le PréCol et qui tendent à expliquer les propriétés mécaniques des différentes parties du byssus. En effet, dans le PréCol-P extensible, ce domaine variable est semblable à de l'élastine tandis que dans le PréCol-D plus rigide, il est semblable à de la fibroïne de soie. Finalement, dans le PréCol-NG, ce domaine est semblable aux parois cellulaires de plantes. À l'extrémité de ceux-ci se trouve un bloc d'histidine et de 3,4-dihydroxyphenyl-L-alanine (DOPA) (Harrington et Waite, 2007)

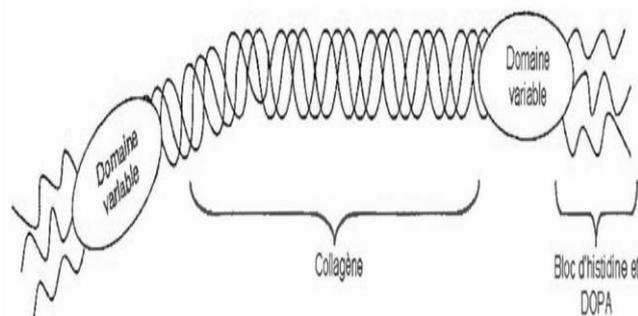


Figure 15 : Les domaines variables des PréCol-P, -D et -NG sont semblables à de l'élastine, de la fibroïne de soie et aux parois cellulaires végétales respectivement.

En plus des interactions di-3,4-dihydroxyphénylalanine (di DOPA) et ion métallique histidine qui lient les préCols, il existe également les ponts disulfures -S-S- qui s'établissent entre deux cystéines appartenant au collagène de préCols juxtaposés. Mais seuls les préCols-D et NG peuvent employer ces liaisons disulfures car l'étude comparative entre le byssus de *M. edulis* et *M. galloprovincialis* réalisée en 2002 a révélé l'absence de cystéines (Cys) dans le préCol-P (Carrington, 2002 ; Lucas et al., 2002).

Dans le byssus, les différents PréCols sont reliés entre eux par des métaux de transition, des liens di-DOPA et des ponts disulfures. Les principaux métaux de transition retrouvés dans le byssus sont le zinc, le fer et le cuivre à une concentration de 1% dans le byssus sec. Des ponts di sulfures se forment à partir des cystéines du bloc collagène des PréCols-D et -NG, qui sont absentes du PréCol-P. Ainsi, seuls les PréCols-D et -NG peuvent faire des ponts disulfures (Fig.16) (Carrington, 2002 ; Waite et al., 1998).

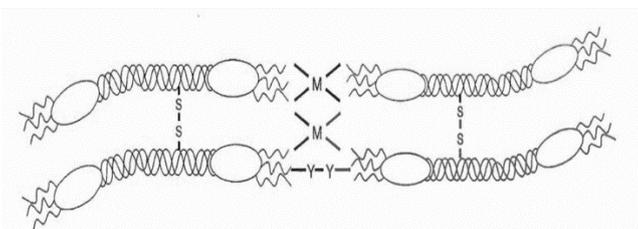


Figure 16 : La réticulation des PréCols dans le byssus est assurée par les métaux de transition (M), les liens di-DOPA (Y-Y) et des ponts disulfures (S) entre les cystéines des PréCols-D et -NG.

6. La libération du byssus :

6.1. Adhésion :

6.1.1. Adhésion biologique :

Les adhésifs produits naturellement sont courants dans de nombreux systèmes biologiques et sont connus pour leur résistance et leur durabilité supérieures par rapport aux matériaux synthétiques. Les moules marines, telles que la moule bleue, *M. edulis*, s'attache à une variété de surfaces dans un milieu aqueux l'environnement en utilisant un adhésif naturel incroyablement solide et durable. Il n'y a pas de colles synthétiques qui peuvent être appliquées de la même manière dans une solution aqueuse l'environnement et sont imperméables à l'eau et forces turbulentes.

Des recherches antérieures ont montré que l'une des protéines de l'adhésif, *M. edulis* protéine du pied 1 (Mefp-1), se lie au verre, au plastique, bois, béton et téflon. Neuf autres protéines liées à l'adhésif de *M. edulis* ont été identifiées à ce jour. Un dixième est impliqué mais n'a pas été isolé. Le mécanisme précis pour l'assemblage du dix protéines-Mefp-1, -2, -3, -4, -5; collagènes tels que précol-D, -P (variantes P22 et P33) et -NG; protéine de fil de matrice proximale (PMTP-1 et -1a); et un polyphénol oxydase, n'est pas compris. Là peuvent également être des protéines supplémentaires impliquées dans la formation de l'adhésif. Illustre adhérence des algues *M. edulis*, autres moules, et une surface en acier inoxydable.

6.1.2. Mécanismes d'adhésion :

Nombre variable de fils présents dans chaque animal. La résistance à la traction d'un fil de byssus se rapporte à la longueur du fil située entre la tige (extrémité de l'animal) et la plaque ou le tampon d'attache (extrémité du substrat). La résistance de l'ensemble du byssus devrait être proportionnelle au nombre de fils multiplié par la résistance moyenne de chaque fil. Enfin, la force de traction adhésive est déduite des forces appliquées directement aux plaques de byssus (Crisp *et al.*, 1985 ; Bell et Gosline, 1996).

6.2. Composants de l'adhérence des moules :

6.2.1. Attachement dans les moules :

Des concentrations élevées de protéines polyphénoliques (par exemple, DOPA(Fig.16)), la présence de collagène et la présence d'une catéchol oxydase ont été parmi les premières observations biochimiques de byssal pièces jointes. Les facteurs environnementaux, tels que la salinité, la température, le pH, la saison et le choix du substrat, comme ainsi que des

facteurs biologiques, tels que l'âge et le métabolisme l'état de l'animal, affectent l'efficacité et la force d'attachement byssal aux surfaces (Van Winkle, 1970 ; Crisp et al., 1985; Carrington, 2002).

La tige est enracinée dans l'écarteur byssal muscles à la base de l'organe du pied. Le byssal fils, structures souples de dimensions variables (0,1 mm de diamètre, 2 à 4 cm de longueur) et la résistance, proviennent de la tige. Un fil byssal se compose de un noyau interne flexible et collagène entouré d'une protéine polyphénolique durcie

Structure byssal culmine en une plaque polyphasique de taille variable, dépendant à la fois de la taille de l'animal et l'âge du byssus. Plaquettes sont généralement 0,15 mm de diamètre où ils rencontrent le filetage et 2- à 3 mm de diamètre à l'interface du substrat. La formation de plaques se produit à partir de le dépôt de protéines qui proviennent du pied. À ce jour, cinq protéines adhésives spécialisées ont été identifié dans les plaques byssales de *M. edulis* : Mefp-1, -2, -3, -4 et -5(Crisp et al., 1985).

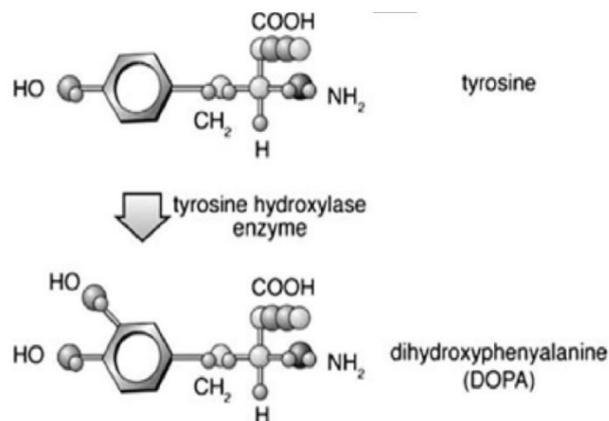


Figure 17: Hydroxylation des résidus tyrosine au niveau des protéines protéines

Polyphénoliques ez la moule [3].

6.2.2. Propriétés mécaniques:

Le plus des recherches approfondies sur la mécanique de l'adhésive propriété des moules a été avec *M. edulis*. Le l'énergie de rupture des fils byssaux intacts est signalée être 12,5 106 Jm-3 contre tendon (2 106 Jm-3 A 5 106 Jm-3) et soie (50 106 Jm -3 à 180 106 Jm-3) (Denny 1988). Force du fil byssal à la partie distale des fils est aussi solide qu'un tendon de vertébré mais trois à cinq fois plus extensible (Qin et Waite 1998).

Les fils byssaux peuvent récupérer la longueur initiale et raideur si on lui donne un temps de relaxation suffisant. Mefp-1, la colle à moules la plus étudiée protéine, a des propriétés adhésives comparables à résines synthétiques cyanoacrylate et époxy. Celles-ci les adhésifs à base de résine sont populaires en raison de leur haute force de liaison, polymérisation rapide et capacité à adhérer à de nombreux substrats (métaux, verre, céramique) (Savla 1977; Coover et McIntire 1977 ; Bell et Gosline 1996).

6.3. Protéines de fil byssal :

6.3.1. Fil de byssal polyphénol oxydase :

Il existe très peu d'informations définitives sur la ou les polyphénols oxydase(s) présente(s) dans *M. edulis* est responsable des conversions de la tyrosine et de la DOPA dans formation de byssus. Une étude cytochimique de la glande enzymatique dans l'organe du pied de *M.edulis* a démontré l'activité du phénol oxydase dans l'appareil de Golgi complexe mais pas les granules de sécrétion. A mesuré la catéchol oxydase activité des extractions de glandes enzymatiques et entières structures de byssus ((Zuccarello, 1981; Waite, 1985).

Il a été montré que l'enzyme native préfère les diphénols aux monophénols comme substrats. une seule protéine purifiée n'a pas été obtenue, et l'enzyme a été estimée avoir des sous-unités et un poids moléculaire de 120 kDa. Extrait deux catéchol oxydases de *M. edulis* fils, plaques et pieds byssaux. Tant le byssal catéchol oxydase de haut poids moléculaire (BCO-H, 174 kDa) et de la catéchol oxydase de byssal à faible poids moléculaire poids (BCO-L, 60 kDa) isozymes oxydés uniquement catéchols en o-quinones, et leur acide aminé la composition était similaire à celle des autres catéchol oxydases trouve dans la nature (Burzio, 1996).

La spécificité de substrat de l'enzyme était le plus élevé vis-à-vis des dihydroxyphénols (L-DOPA et catéchol), suivi de trihydroxyphénols, suggérant qu'il peut y avoir au moins deux formes de phénol oxydase impliquée dans l'adhésion des moules. Extrêmement bas une activité relative a été observée avec les monohydroxyphénols. Ainsi, l'identification spécifique des enzyme(s) polyphénol oxydase impliquée(s) dans le byssus la formation continue d'échapper aux chercheurs.

6.3.2. Collagènes de fil byssal :

Tous les collagènes dans la nature contiennent une triple hélice domaine avec la séquence répétée (Gly-X-Y) dans où Gly est la glycine, X est souvent la proline et Y est généralement l'hydroxyproline. Cette configuration en triple hélice offre une résistance mécanique mais à elle seule offre peu de flexibilité et d'élasticité(Fig.18). Les collagènes présents dans les fils

de *M. edulis*byssal contiennent des domaines de séquence supplémentaires qui rendent le byssal fil environ six fois plus résistant que le tendon d'Achille humain. Deux *M. edulis* collagènes apparaissent en dégradé dans les fils byssaux, et un troisième est réparti uniformément dans tout le fil. Des collagènes byssaux analogues ont été identifiés dans *M.galloprovincialis* (Smeathers et Vincent 1979 ; Coyne et al., 1997; Lucas et al., 2002; Hassenkam et al.,2004).

➤ **Collagène proximal (Col-P) :**

La région proximale d'un fil byssal (la région la plus proche de l'animal) se compose d'un copolymère naturel unique, appelé collagène proximal (Col-P). Cette protéine est un choc incroyable absorbeur avec une extensibilité de 160%. Le précurseur le collagène (PreCol-P) a une masse moléculaire de 95 kDa et se compose de sept domaines : représentatif les extrémités amine et carboxyle; un grand centre domaine collagène (40 kDa) flanqué de domaines de type élastine (11 kDa chacun); et de petits domaines riches en histidine (5 kDa) qui flanquent les domaines. Une petite tache acide est présente entre les domaines de type collagène et élastine au niveau du carboxyle fin de la protéine (**Fig. 18**). Le domaine du collagène, couplé avec la présence des deux domaines de type élastine, fournit une incroyablement dure et extensible région proximale dans les fils byssus. Riche en histidine on pense que les domaines fonctionnent dans la liaison aux métaux.

Le zinc, métal de transition, a été détecté chez *M. edulis* byssus, soutenant les théories du Zn^{2+} , Médie réticulation dans les domaines terminaux de Col-P. Deux des variantes de PreCol-P ont été impliquées dans emboîtement moléculaire entre le byssal proximal fil et la tige byssal (P22 et P33). La présence de ces variantes suggère un mécanisme par lequel les moules peuvent atténuer les stress en superposant différentes protéines, un phénomène qui se produit entre le tendon et os (Qin et Waite 1995 ; Coyne et al.1997 ; Fukuta et al., 1998 ; Coyne et Waite 2000).

➤ **Collagène distal (Col-D) :**

La région distale d'un le fil byssal contient un autre copolymère naturel : collagène distal (Col-D). Le Col-D est plus rigide que le Col-P. Le collagène précurseur (PreCol-D) (moléculaire masse 97 kDa) contient également sept domaines distincts : des terminaisons amino et carboxyle représentatives; une centrale, domaine collagène plus grand que PreCol-P (45,5 kDa); domaines de type fibroïne de soie flanquant le domaine de collagène (5 et 15 kDa) ; et de petits domaines riches en histidine (7 et 5 kDa) qui flanquent les domaines soie-

fibroïne. Un grand domaine de collagène (175 répétitions de Gly-X-Y), un petit, patch acide, et les domaines riches en histidine sont similaire à la structure PreCol-P. La présence de les domaines soie-fibroïne permettent une extensibilité dans PreCol-D, comme c'est le cas pour l'élastine dans PreCol-P. Cependant, la région distale des fils byssaux est localisée en ligne droite faisceaux (forts et rigides), tandis que les fibres de collagène sont enroulés dans la région proximale (souple et élastique)(**Fig.18**) (**Waite et al., 1998**).

➤ **Collagènes non dégradé résistant à la pepsine (Col-NG) :**

Toute la longueur d'un fil byssal contient une troisième protéine de type copolymère séquencé, le collagène non dégradé résistant à la pepsine (Col-NG). Le précurseur résistant à la pepsine collagène sans gradient (PreCol-NG) (masse moléculaire 76 kDa) est censé fonctionner comme un médiateur entre PreCol-D et PreCol-P. Il se compose d'un domaine collagène central (38 kDa), un acide patch, et des extrémités riches en histidine, similaires à PreCol-D et PreCol-P. Les régions flanquant le collagène domaine contiennent (X-Gly)n mrepeats (qui sont motifs similaires trouvés dans les parois cellulaires végétales) en plus aux domaines familiers de type fibroïne de soie qui sont présent dans PreCol-D. Il y a une plus grande distribution de tyrosine dans le domaine histidine des séquences N- et C-terminales de PreCol-NG par rapport à deux autres collagènes (**Fig.18**).

Les domaines élastiques de PreCol-P, les domaines de soie fibre-inique de PreCol-D et la cellule végétale domaines de type paroi de PreCol-NG caractérisent les copolymères séquencés collagènes uniques trouvés dans le fils byssus de *M. edulis* (**Qin et Waite, 1998**).

➤ **Protéine matricielle de fil proximal (PTMP) :**

Partie proximale de chaque fil byssal contient une protéine hydrosoluble non collagène désignée protéine matricielle proximale du fil PTMP. Cette protéine matricielle 50 kDa a une capacité pour la liaison au collagène et ressemble au von Facteur Willebrand dans la séquence d'acides aminés, son antigénicité et son effet rigidifiant. Deux variantes ont été identifiées chez *M. edulis* (PTMP1a et PTMP1b). Un ADNc similaire à PTMP1 a été trouvé dans *M.galloprovincialis* (**Fig. 18**) (**Sun et al., 2002**).

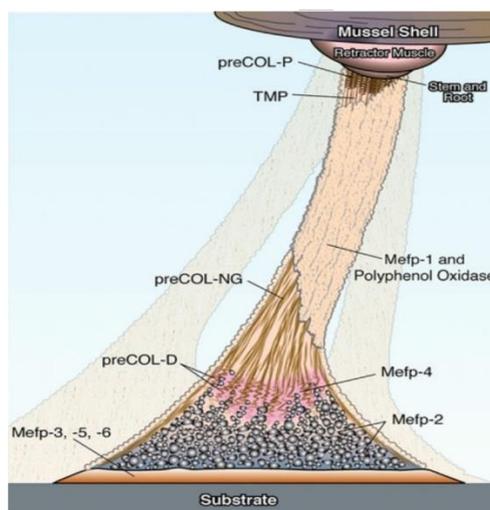


Figure 18: Location of adhesive-related proteins identified preCol-p, preCol- D, preCol-NG et TMP in the byssus of *M. edulis* [4].

6.3.3. Protéines De La Plaque :

Des recherches antérieures ont montré que l'une des protéines de l'adhésif, la protéine de pied 1 de *M. edulis* (Mefp-1). La plupart des protéines de la plaque suivent une nomenclature simple dans laquelle les deux premières lettres désignent l'espèce de moule (par exemple, Me pour *M. edulis* à laquelle est ajouté fp pour la protéine du pied. Les coussinets adhésifs du byssus des moules contiennent au moins six protéines différentes qui possèdent toutes l'acide aminé particulier 3, 4-dihydroxyphénylalanine (DOPA) à des concentrations allant de 0,1 à 30 % molaires (waite, 1999 ; waite, 2002) (Fig.19).

➤ Mefp-1 :

La protéine du pied-1 a été la première protéine polyphénolique isolée et identifiée dans le byssus des moules de *M. edulis*. La protéine du pied-1 est une protéine soluble dans l'acide d'environ 115 kDa, contenant de nombreux décapeptides, La conformation ouverte de la protéine, ainsi que les nombreux événements post-traductionnels, permettent la réticulation avec d'autres protéines, des métaux et une variété de surfaces (Fig.19). La fp-1 de *M. edulis* contient 10-15% molaire de 3,4-dihydroxyphénylalanine (DOPA) (Waite et Tanzer, 1981 ; Waite, 1983 ; Filupa et al., 1990 ; Haemers et al., 2005).

➤ Mefp-2:

La protéine Foot-2 a été rapportée comme une protéine de 42-47 kDa, contenant seulement 2-3 mol% de DOPA et 6-7 mol% de cystéine. Des répétitions d'acides aminés en tandem et répétitives, une structure secondaire substantielle et une résistance aux protéases sont des

propriétés qui ont permis à la protéine d'être fonctionnellement classifiée comme un stabilisateur de la plaque de byssus (Rzepecki et al., 1992 ; Inoue et al., 1995).

➤ **Mefp-3:**

Mefp-3 est le plus petit adhésif byssal protéine identifiée à ce jour, de masse moléculaire de 5 à 7 kDa. Mefp-3 ne contient pas de répétitions, 20 à 25 % en mole DOPA, et une prévalence de 4-hydroxyarginine et résidus de tryptophane. Identifié 20 variantes génétiques (0,3 kB) de Mefp-3 dans l'orgue du pied; cependant, seulement quatre ou cinq protéines ont effectivement été détectés dans des plaques déposées sur verre ou plastique. La présence d'une famille de gènes pour Mefp-3 prend en charge la fonction de type amorce proposée pour la protéine en adhérent aux substrats (Fig.19) (Papov et al., 1995 ; Warner et Waite, 1999).

➤ **Mefp-4:**

La protéine Foot-4 a été signalée comme une protéine de 79 kDa, contenant 4 mol% de DOPA et des niveaux élevés d'acides aminés glycine, arginine et histidine. On a proposé que la protéine de pied-4 fonctionne comme un agent de couplage entre les précols distaux du fil et une autre protéine de plaque (Fig.19) (Vreeland et al., 1998 ; Weaver, 1998 ; Warner et Waite, 1999).

➤ **Mefp-5:**

Mefp-5 est la plus récente protéine de plaque byssus liée à l'adhésive identifiée à partir de *M. edulis*. Mefp-5 est une protéine relativement petite avec une masse moléculaire de 9,5 kDa, une teneur en DOPA de 27 mol%, et la présence de phosphosérine. La phosphosérine est connue pour être présente dans les motifs de liaison minérale acide des protéines qui se lient aux matériaux calcaires ; par conséquent, sa présence dans les plaques de byssus peut aider à l'adhésion d'un animal à la coquille d'une moule voisine (Fig.19). Mefp-5 était autrefois associée à la famille des variantes de Mefp-3, et de la même manière, joue un rôle interrassial en tant qu'amorce pour l'adhésion du substrat. On a récemment signalé la présence d'une protéine adhésive analogue à la Mefp-5 chez *M. galloprovincialis* (Mgfp-5) et *M. californianus* (variantes Mcfp-5, -2) (Waite et Qin, 2001 ; Hwang et al., 2004 ; Zhao et Waite, 2006).

➤ **Mefp-6:**

Mcfp-6 a été identifiée en même temps que Mcfp-5 par Zhao et Waite en 2006. Cette petite protéine (11,6 kDa) contient une quantité relativement importante de tyrosine et une petite quantité de DOPA. Son rôle suggéré dans l'adhésion pourrait être de fournir un lien entre les protéines riches en DOPA et les protéines de plaque présentes dans les plaques d'attachement du byssus (Zhao et Waite, 2006).

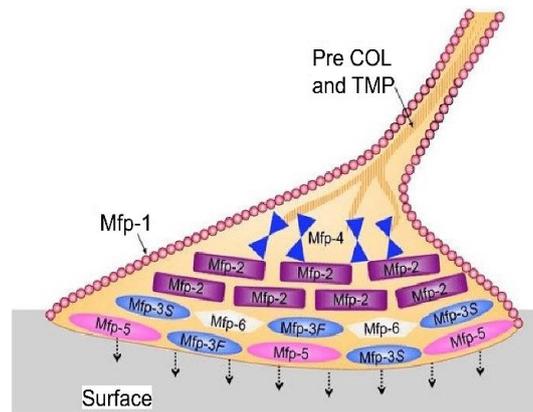


Figure 19: Schéma de la plaque byssale de moule montrant la distribution des principales protéines du pied de moule (Waite, 2017).

2.4.1. Défaut d'attache :

Les attaches de Byssus peuvent échouer de plusieurs façons (par exemple : le fil du byssus lui-même peut se déchirer ou se rompre, ou la racine peut se détacher de l'animal). La rupture du fil est la cause la plus fréquente d'échec de l'attache du byssus. Si les fils du byssus se cassent ou se détachent de l'animal, la force adhésive réelle est sous-estimée. Il est important de considérer le type de défaillance. Lors de l'analyse des forces adhésives, La surface d'attache, la source de protéines du pied, l'âge de l'animal, la température et la saison sont facteur importants pour évaluer la force des attaches du byssus (Crisp *et al.*, 1985).

7. Influence de la variation des paramètres physico-chimiques de l'eau de mer sur la byssus :

➤ Température :

Augmentation de la production de byssus à une la température de 18 à 28 °C. La consommation d'oxygène, le taux de filtration et aussi l'efficacité de l'assimilation acclimatés à des températures élevées ou faibles en 2 semaines, produire l'augmentation de la production de byssus de à une température 3 à 18.5 °C (Glaus, 1968 ; widdows et bayne, 1971 ; Allen *et al.*, 1976).

➤ La salinité :

Une diminution de la salinité entraîne une diminution du nombre de fils byssus producteur (Allen *et al.*, 1976).

➤ **Fluctuation d'immersion de marée :**

Aucun effet sur le byssus, Aucune différence dans le nombre de fil soit entre les populations de haut et bas rivage, soit avec l'immersion (Martella, 1974 ; Price, 1980 ; Young, 1983).

➤ **vitesse de l'eau :**

Nombre de fils et de la force de l'attachement augmente avec l'augmentation de la vitesse (price, 1980).

➤ **fluctuations saisonnières :**

Elle a non seulement établi que l'adhésion des plaques variait selon les saisons, mais aussi qu'elle était définée par l'énergie de surface critique du substrat .Ainsi, l'adhésion la plus faible (environ 0,15, 3, 105 Pa), mesurée par la force ou la charge jusqu'à la rupture. Le cycle de la production de byssus avec un maximum en septembre et minimum en mai (price, 1982 ; waite, 2002).

➤ **Pollution :**

Dans les cas où cela n'est pas possible la production de fil byssus, l'eau devient une "couche limite faible". Elle n'a pas le monopole de la destruction de l'adhésion : la saleté, l'huile, la graisse, la boue et les oxydes présentent des risques similaires. Tout cela aboutit à une situation difficile similaire à celle de l'adhésion sous l'eau. Lorsqu'il n'y a pas de contact direct entre l'adhésif et l'adhérent, la performance de l'adhésion est à la merci de la force cohésive de la couche limite elle-même. Ainsi, même une couche limite résiduelle peut facilement devenir le " maillon le plus faible de la chaîne " (Schonhorn, 1981 ; Holubka et al., 1984).

8. Domaines de recherche actuels et futurs liés à l'adhérence des moules et aux adhésifs :

La production d'un adhésif sous-marin qui imite les propriétés des moules marines est un défi qui a fait l'objet d'une attention considérable. Bon nombre des protéines adhésives de moules identités à ce jour sont des protéines polyphénoliques. Les protéines polyphénoliques sont non toxiques, biodégradables et ont des qualités faiblement immunogènes qui les rendent très attrayantes à des fins environnementales, médicales et industrielles.

CONCLUSION

CONCLUSION

Les moules sont capables de se coller à des rochers ou des coques de bateau dans l'eau salée, particularité étonnante qui a intéressé les chercheurs en biomimétisme.

La stratégie adhésive des moules fournit un système modèle particulièrement efficace pour étudier l'adhésion. Les moules se fixent aux surfaces humides en faisant un byssus, qui est un faisceau extracorporel de minuscules tendons qui sont attachés distalement à un substrat étranger et proximale par insertion de la racine de la tige dans les muscles rétracteurs byssal.

La composition moléculaire permettant l'adhésion. Le fil de byssus est composé d'un cocktail d'une dizaine de protéines. Les protéines essentielles sont la mfp-3, riche en DOPA (nom bref pour 3,4-dihydroxyphénylalanine), ainsi que la mfp-6, qui elle est riche en thiols. Le problème qui se posait, était que la DOPA se dégrade rapidement au contact du dioxygène contenu dans l'eau. La conséquence est la perte d'au moins 80% de son pouvoir adhésif. Ici intervient cette seconde protéine (mfp-6), dont les thiols contenus celle-ci, agissent comme antioxydant sur la protéine mfp-3. Cette découverte a été faite par des chimistes de l'université de Californie, Etats-Unis. C'est donc la combinaison de ces deux protéines, qui est la source de la force d'adhésion des moules.

De plus, on a remarqué que l'acidité du pied de la moule augmente suite à cette réaction biochimique.

En s'inspirant des moules, les chercheurs peuvent fabriquer de nouveaux adhésifs synthétiques, plus puissants, fonctionnant sous l'eau et ne contenant pas de produits cancérogènes. De nouveaux matériaux peuvent également être développés.

L'intérêt à ce pouvoir adhésif est d'envisager les bienfaits de cette découverte et l'impliquer exceptionnellement en médecine, dans le collage des valvules cardiaques au lieu de les suturer. Il serait donc possible de renfermer des coupures sans les suturer, de coller des fractures et de fixer des tendons.

Références bibliographiques

Références bibliographiques



Afnor. (1999). Recueil de normes françaises : la qualité de l'eau. Tome, **4; 128p.**

Allen J. A., Cook M., Jackson D.J., Preston S., AND Worth E.M. (1976). Observation on the rate of production and mechanical properties of byssus threads of *mytilus edulis* L J . Molluscan Stud, **42; 279-289p.**

Alvarez A.,Rubinos P.E., Gavi R.F., Alarcon C.J.J., Hernandez A.E., Ramirez A.C., Mejia S.E., Pedrero S.E., Nicolas N.E., AND Salazar S.E. (2006).Indice de calidad del agua en la cuenca del río Amajac, Hidalgo, México: Diagnóstico y Predicción, *phyton*, **75;71-83 p.**

Aouameur R. (1990). Contribution à l'étude de certains métaux lourds dans les sédiments superficiels de la baie d'Alger. Mémoire d'Ingénieur d'Etat, I.S.M.A.L. (Alger), **62 p.**

Azam F., AND Malfatti F. (2007).Microbial structuring of marine ecosystems. Nature Reviews Microbiology, **5(10);782-791p**



Bell E.C., AND Gosline J.M. (1996). Mechanical design of mussel byssus: material yield enhances attachment strength. J ExpBiol, **199; 1005 p.**

Blandin P. (1986). Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. Bulletin d'écologie, **17(4);215-307 p.**

Bouchard J.M. (2004). Les organismes pluricellulaires : la moule

Bougis P. (1974). Ecologie du plancton marin I. Le phytoplancton. Masson et Cie, Paris, **196p.**

Burzio L.A. (1996). Catechol oxidases associated with byssus formation in the Blue Mussel, *Mytilus edulis* [master_s thesis]. Newark, DE: University of Delaware.

Boutan M. (1900). Zoologie descriptive. Paris, Boum, **2.**

Braze S.L., AND Carrington E. (2006).Interspecific comparison of the mechanical properties of mussel byssus.Biol Bull, **211; 263–274 p.**

Brown C. H. (1952).Some structural proteins of *Mytilus edulis*. *Quart. J. Micro. Sci*, **93**; 487-502p.



Carrington E. (2002). Seasonal variation in the attachment strength of Blue Mussels: causes and consequences. *LimnolOceanogr*, **47**; 1723 p.

Casas S., AND Cossa D. (2005). Modeling trace metals (Hg, Cd, Pb, Cu et Zn) bioaccumulation in the Mediterranean mussel, *Mytilus galloprovincialis*. *Ifremer, Plouzane(France)*, **363** ; 17p.

Coover H.W., AND McIntire J.M. (1977).BCyanoacrylate adhesives[^].In: *Handbook of Adhesives*, 2nd ed, Skeist I, ed. (New York: Van Nostrand Reinhold Company), **569–580 p**.

Copin-Montégut G. (1996). *Chimie de l'eau de Mer*, Institut océanographique. Une introduction complète à la chimie de l'eau de mer et notamment à la chimie des carbonates pour des étudiants en 1re année de Master.

Coyne K.J., Qin X.X., and Waite J.H. (1997).Extensible collagen in mussel byssus: a natural block copolymer. *Science*, **277**; 1785 p.

Coyne K.J., AND Waite J.H. (2000). In search of molecular dovetails in mussel byssus: from the threads to the stem. *J Exp Biol* **203**; 1425p.

Cranfield H. J. (1973).Observations on the function of the glands of the foot of the pediveliger of *Ostrea edulis* during settlement, *Marine Biology*, **22**; 211-23p.

Crisp D.J., Walker G., Young G.A., AND Yule A.B. (1985).Adhesion and substrate choice in mussels and barnacles. *J Colloid Interf Sci*, **104**; 40 p.

Cuvier G. (1837). *Leçons d'anatomie comparée*. Crochard et Cie., Libraires.



Depledge M.H., AND Fossi M.C. (1994).The role of biomarkers in environmental assessment (2). *Invertebrates. Ecotoxicology* (London, England), **3(3)**; 161–172 p.

Desgouillie A. (1969). Les moules du Lazaret (Rade de Toulon) (Suite). 2. La reproduction des moules d'après les larves recueillies dans le plancton, 3. Le plancton dans la nutrition des moules. Sci.Pche Bull,Inst,Sci.Tech,Pêches Marit, (185) ;15 p.

Desgouille, A, AND Caty X. (1969). Les moules du Lazaret (Rade de Toulon), 1, Variations de croissance en différents points des parcs, Sci.Pche Bull,Inst.Sci,Tech,Pches Narit, (184) ;7 p.



F.A.O. (1963). Synopsis sur les pêches N° qui a remplacé depuis le 1er janvier Biology Synopsis No. Organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture, exposé synoptique des données biologiques sur la moule *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck 1819). FIRM/S88, SAST – Moule, 3, 16(10); 28-08p.

Fellman J.B., Hood E., AND Spencer R.G. (2010). Fluorescence spectroscopy opens new windows into dissolved organic matter dynamics in freshwater ecosystems: A review. Limnology and Oceanography, 55; 2452–2462p.

Field I.A. (1922).Biology and economic value of the sea mussel, *Mytilus edulis* L. Bull,IJ.S.Bur,Fish, 38;127-259p.

Filupa D.R., Lee S.M., Link R.P.,Strausberg S.L., AND Strausberg R.L. (1990).Structural and functional repetition in a marine mussel adhesive protein.Biotechnology Progress, 6(3); 171–177p.

Fischer P. (1887). Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique ou Histoire naturelle des mollusques vivants ou fossiles, 01, Savy, 15-28p.

Fukuta S.,Oyama M.,Kavalkovich K., Fu F.H.,AND Niyibizi C. (1998). Identification of types II, IX, and X collagens at the insertion site of the bovine achilles tendon. Matrix Biol 17; 65 p.



Gaitán-Espitia J.D., Quintero-Galvis J.F., Mesas A., AND D'Elía G. (2016). Mitogenomics of southern hemisphere blue mussels (Bivalvia: Pteriomorpha): Insights into the evolutionary characteristics of the *Mytilus edulis* complexe. Scientific Reports, **6**; 26853p.

Glaus K. J. (1968). Factors influencing the production of byssus threads in *mytilus edulis*. Biol.bull .mar.biol.Lab., Woods Hole, **135**;420p.

González, H. AND Brüggmann, L. (1991). Heavy Metals in Littoral Deposits Off Havana City, Cuba. Chemistry and Ecology, **5(3)**; 171–179p.

Gosling E.D. (1992). Systematics and geographic distribution of Mytilus : in the mussel Mytilus: ecologie, physiologie, genetic and culture, Development in Aquaculture and Fisheries Science Ed Amesterdam, Elsevier, Amesterdam, **25**;1-20 p.

Gosling E.D. (1992). The mussel Mytilus: ecology, physiology, genetics and culture, **1-20 p.**

Gosling E.D. (1992). The Mussel, Mytilus: Ecology, Phytology, Genetics and Culture. Elsevier.Devel.Aquaculture Fish.Sci. **25**; 589 p.

Gosling, S. D., Ko, S. J., Mannarelli, T., AND Morris, M. E. (2002). A room with a cue: personality judgments based on offices and bedrooms. Journal of personality and social psychology, **82(3)**, 379p.

Grizel H. AND Auffret M. (2003).Atlas d'histologie et de cytologie des mollusques bivalves marins : Optimisation et développement des productions aquacoles, Plouzané, Éditions Quae, **201 p.**

Gruffydd L. D., Budiman A., AND Nott J. A., (1979). The ultrastructure of the byssus and the byssus glands in *Chlamys varia* L.(Lamellibranchia). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, **59(3)**; 597-603p.

Gruffydd L.D. (1978).The byssus and byssus glands in *Chlamys islandica* and other scallops.Zoologica Scripta, **7**; 277-85p.

Gruffydd L.D., Lane D.J.W., AND Beaumont A.R. (1975).The glands of the larval foot in *Pecten maximus* L. and possible homologues in other bivalves. Journal of the Marine

Biological Association of the United Kingdom, **55(2): 463-476p.**
<https://doi.org/10.1017/S0025315400016064>.



Haemers S., van der Leeden M.C., AND Frens G. (2005) Coil dimensions of the mussel adhesive protein Mefp-1. *Biomaterials*, **26(11); 1231–1236p.**

Hagenau A., Papadopoulos P., Kremer F., AND Scheibel T. (2011). *J. Struct. Biol*, **175; 339-347p.**

Hassenkam T., Gutschmann T., Hansma P., Sagert J., AND Waite J.H. (2004). Giant bent-core mesogens in the thread forming process of marine mussels. *Biomacromolecules*, **5; 1351 p.**

Harrington M. J., AND Waite J. H. (2007). *J. Exp. Biol.*, **210; 4307-4318p.**

Hebert S. (2005). Comparaison entre l'indice de la qualité générale de l'eau du Québec et l'indice de qualité des eaux du CCME(IQE) pour la protection de la vie aquatique, Québec, Québec, ministère de l'Environnement et des Parcs. Direction de suivi de l'état de l'environnement ISBN 2-550-45900-8 (PDF), envirodoq n° ENV/2005/0265, collection n° QE, **170; 11 p.**

Hilbish T.J., Lima F.P., Brannock P.M., Fly E.K., Rognstad R.L., AND Wethey D.S. (2012). Change and stasis in marine hybrid zones in response to climate warming. *Journal of Biogeography*, **39(4); 676–687 p.**

Holubka J. W., devries J. E., AND Dickie R. A. (1984). Interfacial chemistry of humidity induced adhesion loss. *Ind. Eng. Chem. Prod. Res. Dev*, **23; 63–70p.**

Holten-Andersen, N., Fantner, G. E., Hohlbauch, S., Waite, J. H., AND Zok, F. W. (2007). Protective coatings on extensible biofibres. *Nat. Mater*, **6, 669–672p. doi: 10.1038/nmat1956**

Holten-Andersen, N., Mates, T. E., Toprak, M. S., Stucky, G. D., Zok, F. W., AND Waite, J. H. (2009). Metals and the integrity of a biological coating: the cuticle of mussel byssus. *Langmuir*, **25, 3323–3326p. doi: 10.1021/la8027012**

Références bibliographiques

Hwang D.S., Yoo H.J., Jun J.J., Moon W.K., AND Cha H.J. (2004). Expression of functional recombinant mussel adhesive protein Mgfp-5 in *Escherichia coli*. *Appl Environ Microb*, **70**; 3352p.

J

Inoue K., Takeuchi Y., Miki D., AND Odo S. (1995). Mussel adhesive plaque protein gene is a novel member of epidermal growth factor-like gene family. *Journal of Biological Chemistry*, **270**(12); 6698–6701p.

J

Jensen A. AND Sakshaug E. (1970). Producer-consumer relations in the sea. 2, Correlation between *Mrtilus* pigmentation and the density and composition of phytoplanktonic populations in inshore waters, *J.Exp,Mar.Biol.Ecol*, **5**(3);246-53p.

Jourdan É. (1889). Les sens chez les animaux inférieurs. J.-B. Baillière.

K

Kanyalkar M., Srivastava S., AND Coutinho E. (2002). *Biomaterials*, **23**; 389-396p.

Klein B., Roether W., Manca B. B., Bregant D., Beitzel V., Kovacevic V., AND Luchetta A. (1999). The large deep water transient in the Eastern Mediterranean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **46**(3); 371-414p.

L

Lamarck J. B.D. (1819). *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Belin, Paris, **6**; 343p.

Lamarck J.B.D. (1819). *Animaux sans vertèbres*, **6** (1); 126 p.

Lane, D.J.W., AND Nott, J.A. (1975). A study of the morphology, fine structure and histochemistry of the foot of the pediveliger of *Mytilus edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.*, **55**; 477-95p.

Lachance A.-A., Hennebicq R., Myrand B., Sévigny J.-M., Kraffe E., Marty Y., Marcotte L, AND Tremblay R. (2011). *Aquat. Living Resour*, **24**, 283 -293.

Lepc-Setra G. T. R. (2000). Guide Technique pour la réalisation des remblais et des couches Ode forme, fascicule I, principes généraux, **166 p.**

Li S., Xia Z., Chen Y., Gao Y., and Zhan A., (2018). Byssus structure and protein composition in the highly invasive fouling mussel *Limnoperna fortunei*. *Frontiers in physiology*, **9**; **418 p.** <https://doi:10.3389/fphys.2018.00418>.

Linnaeus, (1758). *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata.* Laurentius Salvius : Holmiae. **824 p.**

Lovatelli A. (2006). Écloserie de bivalves : Un manuel pratique, Rome, FAO, **184 p.**

Lucas J.M., Vaccaro E., AND Waite J.H. (2002). A molecular, morphometric, and mechanical comparison of the structural elements of byssus from *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis*. *J Exp Biol*, **205**; **1807 p.**

Lubet P.E. (1963). Physiologie des moules. *Bull.Soc,Sci.Vet.Med,Comp.Lyon*, **65(1) ; 31-6P.**

Lubet, P., AND Lunetta J. (1964). Influence de la température sur le rythme cardiaque des lamellibranches. *J,Physiol., Paris*, **56(3) ; 396-7p. 2p.**

Lubet P., AND Chappuis J. (1966). Etude du débit palléal et de la filtration par une méthode directe chez *Mytilus edulis* et *M galloprovincialis*. *Bull.Soc.Linn.Normandie*, **10(7) ;210-6p.**

Lubet P. (1973). Exposé synoptique des données biologiques sur la moule, *Mytilus galloprovincialis*(Lamarck 1819)(Atlantique et Méditerranée). Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture



Mahéo R. (1969). Observations sur l'appareil byssogène de *Venerupis pullastra* Mon. *Cahiers de biologie marine*, **10**, **181p.**

Mahéo R. (1970). Étude de la pose et de l'activité de sécrétion du byssus de *Mythus edulis*L. *Cahiers de biologie marine* tome xi, **56 ; 475-483p.**

Marigómez I., Zorita I., Izagirre U., Ortiz-Zarragoitia M., Navarro P., Etxebarria N., AND Cajaraville M.P. (2013). Combined use of native and caged mussels to assess biological effects of pollution through the integrative biomarker approach. *Aquatic toxicology*, **136**; 32-48 p.

Martella T. (1974). Some factors influencing byssus thread production in *Mytilus edulis* (Mollusca: Bilvalvia) .

McDonald, P., Henderson, A. R., AND Heron, S. J. E. (1991). The biochemistry of silage. Chalcombe Publications, London.

Mcdoneld J.H., seed R., and Koehn R.K., (1991). Allozymes and morphometric characters of three species of *Mytilus* in the northern and southern hemispheres, mar, boil, **111**; 323-333p.



Otto W. (1978). Water quality index: a survey of indexes used in the United States, Environmental Monitoring Series, EPA.-600/4-78-005, **128 p.**



Papov V.V., Diamond T.V., Biemann K., AND Waite J.H. (1995). Hydroxyarginine-containing polyphenolic proteins in the adhesive plaques of the marine mussel *Mytilus edulis*. *J BiolChem*, **270**; 20183 p.

Price H.A. (1980). Studies on the production and function of the byssus complex of *mytilus edulis* L. ph.D.thesis, University of wales.

Price H.A. (1982). An analysis of factors determining seasonal variation in the byssal attachment strength of *mytilus edulis*. *J,mar. boil. Ass . U.K*, **62**; 147-155p.

Pruell R. J., Lake J.L., Davis W.R., AND Quinn J.G. (1986). Uptake and depuration of organic contaminants by blue mussels (*Mytilus edulis*) exposed to environmentally contaminated sediment. *Marine Biology*, **91(4)**; 497–507 p.

Pujol J.P. (1967). Formation of the byssus in the common mussel *Mytilus edulis* L. *Nature*, **214**, 5084p; 204-205p.

Références bibliographiques



Qin X.X., and Waite J.H. (1998). A potential mediator of collagenous block copolymer gradients in mussel byssal threads. *Proc Natl Acad Sci USA* **95**; 10517 p.

Qin X.X., and Waite J.H. (1995). Exotic collagen gradients in the byssus of the mussel *Mytilus edulis*. *J Exp Biol*, **198**; 633 p.

Qin, Z., and Buehler M. J. (2013). Impact tolerance in mussel thread networks by heterogeneous material distribution. *Nature communications*, **4(1)**, 1-8p.

Queralt R. (1982). La calidad de las aguas en los rios, *Tecnologia del agua*, **4**; 449-457p.



Reddy, N., AND Yang, Y. (2015). “Mussel byssus fibers,” in *The Innovative Biofibers from Renewable Resources*, eds N. Reddy and Y. Yang (Berlin; Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg), 187–191p.

Redfield A. C., Ketchum B. H., AND Richards F. A. (1963). The influence of organisms on the composition of seawater. In: *Thesea*, M. N. Hill, editor, Interscience, New York, **2**; 26-77 p.

Renard J.L., Sabelli B. AND Taviani M. (1996). « On *Candinia* (Sacoglossa: Juliidae), a new fossil genus of bivalved gastropods », *Journal of Paleontology*, **70(2)**; 230–235p.

Rittschof D., AND McClellan-Green P. (2005). Molluscs as multidisciplinary models in environment toxicology. *Marine pollution bulletin*, **50(4)**; 369-373 p.

Robert L., Dorit F., Warren J.R., Walker AND Robert D. (1991). Barnes, *Zoology*, Saunders College Publishing, 1009 p.

Rzepecki L.M., Hansen K.M., AND Waite J.H. (1992). Characterization of a cysteine-rich polyphenolic protein family from the blue mussel, *Mytilus edulis* L. *Biological Bulletin* **183(1)**; 123–137p.



Savla M. (1977). Bepoxy resin adhesives. In: Handbook of Adhesives, 2nd ed, Skeist I, ed. (New York: Van Nostrand Reinhold Company), **434–445p.**

Schmidt S., Reinecke A., Wojcik F., Pussak D., Hartmann L., AND Harrington M. J. (2014). Biomacromolecules, **15; 1644-1652p.**

Schmitt C. N. Z., Winter A., Bertinetti L., Masic A, Strauch P., AND Harrington M. J. (2015). J. R. Soc. Interface, **12; 20- 15-466.**

Schneider G. (2001). «Boues de curage des cours d'eau», CE, Le Courrier de l'Environnement de l'INRA, **43;146-147p.**

Schonhorn H. (1981). Adhesion and adhesives: Interactions at interfaces. In J. F. Oliver, (ed.), Adhesion in cellulosic and woodbased composites, Plenum, New York, **91–111p.**

Serafim, A., Lopes, B., Company, R., Cravo, A., Gomes, T., Sousa, V. AND Bebianno, M. J. (2011). A multi-biomarker approach in cross-transplanted mussels *Mytilus galloprovincialis*. *Ecotoxicology*, **20(8); 1959–1974 p.**

Silverman H. G., AND Roberto F. F. (2010). in *Biol. Adhes. Syst.* (Eds.: von Byern, J. Grunwald I.), Springer Vienna, Vienna, **273- 283 p.**

Simpson J. E. (1982). Gravity currents in the laboratory, atmosphere, and ocean. *Annual Review of Fluid Mechanics*, **14(1); 213-234p.**

Skibinski D. O. F., Beardmore J. A. AND Cross T.F. (1983). Aspects of the population genetics of *Mytilus* (Mytilidae ; Mollusca) in the British Isles. *Biological Journal of the Linnean Society*, **19(2); 137–183p.**

Smeathers J.E., AND Vincent J.F.V. (1979). Mechanical properties of mussel byssus threads. *J Mollus Stud*, **45; 219 p.**

Smyth, J. D. (1954). A technique for the histochemical demonstration of polyphenol oxidase and its application to egg-shell formation in helminths and byssus formation. *Quart. J. Micros. Sci*, **95; 139-152p.**

Références bibliographiques

Sorensen W. (1902). Gonyleptiden (Opiliones laniatores) ,L. Friederichsen & Company, **2; 13p.**

Sun C., Lucas J.M. AND Waite J.H. (2002). Collagen-binding matrix proteins from elastomeric extraorganismic byssal fibers. *Biomacromolecules*, **3; 1240 p.**

Szefer, P., Frelek, K., Szefer, K., Lee, C. B., Kim, B. S., AND Warzocha, J. (2002). Distribution and relationships of trace metals in soft tissue, byssus and shells of *Mytilus edulis* from the southern Baltic. *Environ. Pollut.* **120; 423–444p. doi: 10.1016/S0269-7491(02)00111-2**

T

Tamarin A., AND Keller P.J. (1972). An Ultrastructural study of the byssal thread forming system in *Mytilus*. *Journal of Ultrastructure Research*, **40(3-4); 401-416p.**

V

Van Winkle W. (1970). Effect of environmental factors on byssal threads formation. *Mar Biol*, **7; 143 p.**

Voet D., Voet J.G. AND Rousseau G. (2005). Biochimie (Hémoglobine: fonction d'une protéine dans un microsome). De Boeck.

Vreeland V., Waite J.H., AND Epstein L. (1998). Polyphenols and oxidase in substratum adhesion by marine algae and mussel. *Journal of Phycology*, **34; 1–8p.**

W

Wade T., Martin N.G., AND Tiggemann M. (1998). Genetic and environmental risk factors for the weight and shape concerns characteristic of bulimia nervosa. *Psychological Medicine*, **28(4); 761–771 p.**

Waite J.H. (1985). Catechol oxidase in the byssus of the common mussel, *Mytilus edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **65; 359–371p.**

Waite J. H. (1987). Nature's underwater adhesive specialist. *International Journal of Adhesion and Adhesives*, **7(1); 9–14p.** [https://doi.org/10.1016/0143-7496\(87\)90048-0](https://doi.org/10.1016/0143-7496(87)90048-0).

Références bibliographiques

Waite J.H. (1983). Evidence for a repeating 3,4-dihydroxyphenylalanine- and hydroxyproline-containing decapeptide in the adhesive protein of the mussel, *Mytilus edulis* L. *Journal of Biological Chemistry*, **258(5); 2911–2915p.**

Waite J.H., (1992). The formation of mussel byssus: Anatomy of a natural manufacturing process. *Results probl.Cell diff*, **19; 27p.**

Waite J.H. (1999).Reverse engineering of bioadhesion in marine mussels.*Ann NY Acad Sci*, **875; 301 p.**

Waite J.H., Lichtenegger H. C., Stucky O. D., AND Hansma P. (2004).*Biochemistry (Mosc.)*, **43; 7653- 7662p.**

Waite J.H. (2002).Adhesion a la moule.*Integrative and comparative biology, Integr Comp Biol*, **42(6); 1172–1180p.**

Waite J.H., AND Qin X. (2001).Polyphosphoprotein from the adhesive pads of *Mytilus edulis*.*Biochemistry*, **40(9); 2887–2893p.**

Waite J.H., Qin X.X.,And Coyne K.J. (1998). The peculiar collagens of mussel byssus. *Matrix Biol*, **17; 93-106 p.**

Waite J.H., AND Tanzer M.L. (1981).Polyphenolic substance of *Mytilus edulis* – novel adhesive containing L-DOPA and hydroxyproline.*Science*, **212(4498); 1038–1040p.**

Waite, J. H. (2017).*Exp. Biol.* **220(4); 517p.**

Warner S.C., AND Waite J.H. (1999). Expression of multiple forms of an adhesive plaque protein in an individual mussel, *Mytilus edulis*.*Mar Biol*, **134; 729 p.**

Weaver J.K. (1998). Isolation, purification, and partial characterization of a mussel byssal precursor protein, *Mytilus edulis* foot protein 4.*MS Thesis, University of Delaware, Newark, USA.*

Widdows J., AND Bayne B. L. (1971). « Temperature acclimatation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget », *1.Mar. Biol. Ass, U. K.* **51; 827-843p.**

@

Young G.A. (1983).response to, and selection between, firm substrata by *Mytilus edulis*.J, mar, boil,Ass.U.K,**63; 653-559p.**

§

Zhang X., Ruan Z., You X., Wang J., Chen J., Peng C., AND Shi Q. (2017). De novo assembly and comparative transcriptome analysis of the foot from Chinese green mussel (*Perna viridis*) in response to cadmium stimulation.PloS one, **12(5); e0176677p.doi: 10.1371/journal.pone.0176677.**

Zhao H., AND Waite J.H. (2006). Proteins in load-bearing junctions: the histidine-rich metal-binding protein of mussel byssus. Biochemistry, **45(47); 14223–14231p.**

Zuccarello L.V. (1981).Ultrastructural and cytochemical study on the enzyme gland of the foot of a mollusk.Tissue and Cell, **13(4); 701–713p.**

Sites internet :

[1] <https://codexvirtualis.fr/codex/de-lorganisation-interne/organe-byssogene-moule>

[2]https://www.researchgate.net/figure/Hydroxylation-of-tyrosine-residues-in-M-edulis-polyphenolic-proteins_fig1_5856719

[3] https://www.researchgate.net/figure/Location-of-adhesive-related-proteins-identified-in-the-byssus-of-M-edulis_fig3_5856719.