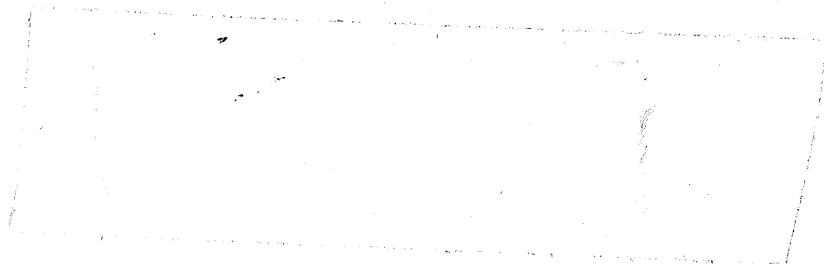


DIRECTION DE L'ENVIRONNEMENT
ET DE L'AMENAGEMENT LITTORAL

*BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE
DES COQUILLAGES*

par Edouard HIS et Christian CANTIN



R. INT. DEL/95.06/ARCACHON

AVANT-PROPOS

Monsieur le Directeur de la DEL m'avait chargé en 1992 d'une opération de formation-recyclage interne à destination principalement des "techniciens de terrain" afin de faciliter leur dialogue avec les professionnels de la conchyliculture ("expéditeurs").

Cette formation a donné lieu à diverses sessions au cours des dernières années, en concertation avec Monsieur le Chef du Département Qualité des Ressources . A cette occasion, un polycopié a été distribué aux différents participants.

La Direction de la DEL m'a suggéré de reprendre ces éléments sous la forme d'un *Rapport Interne* .

Le thème retenu était "la physiologie des coquillages", l'accent devant être mis sur la nutrition, la respiration, l'excrétion et la reproduction d'une part, sur le rôle des paramètres physico-chimiques vis à vis de l'activité des coquillages et les problèmes de confinement d'autre part.

Il s'agit donc d'un document pratique dont l'esprit découle de l'expérience acquise, il y a quelques années, au contact des ostréiculteurs, à la suite des questions qui m'étaient posées, sur la biologie des huîtres et ses applications à la conchyliculture.

Sont présentées des données classiques, puisées dans différents manuels dont certains sont anciens et difficiles à consulter à l'heure actuelle. Les ouvrages récents ne sont en effet pas très riches en planches anatomiques.

Il est impossible d'aborder, même de façon succincte , l'aspect physiologique sans se baser sur des données morphologiques et anatomiques élémentaires. Sont donc proposées de nombreux schémas permettant de comprendre l'organisation générale des mollusques . Les agents de terrain seront ainsi mieux à même d'affronter les questions qui leurs sont posés.

En outre, à partir de ces données de bases, ceux qui voudront approfondir leurs connaissances sur la physiologie des mollusques, disposeront des éléments leur permettant de consulter les ouvrages de synthèse, les thèses plus récentes ou les publications qui sont consacrés à ces problèmes .

SOMMAIRE

Pages

PREMIERE PARTIE : ANATOMIE ET SYSTEMATIQUE

1 – LES MOLLUSQUES : Caractères généraux	1
1.1 – Morphologie externe	1
1.2 – Organisation interne	1
1.2.1 – Tube digestif	1
1.2.2 – Système nerveux	3
1.2.3 – Appareil circulatoire	3
1.2.4 – Appareil respiratoire	3
1.2.5 – Appareil excréteur	3
1.2.6 – Glandes génitales	3
2 – CLASSIFICATION DES MOLLUSQUES	4
2.1 – Lamellibranches	4
2.2 – Gastéropodes	4
2.3 – Céphalopodes	4
3 – CLASSE DES LAMELLIBRANCHES :	
Anatomie de quelques lamellibranches d'intérêt commercial	6
3.1 – Un exemple : la moule, <i>Mytilus edulis</i>	6
3.1.1 – Orientation de l'animal	6
3.1.2 – Coquille	6
3.1.3 – Etude du corps extrait de la coquille	8
3.1.4 – Organisation des principaux organes	10
3.2 : Systématique des lamellibranches	17
3.2.1 – Caractères branchiaux	17
3.2.2 – Caractères de la coquille	17
3.3 : Quelques bilvalves d'intérêt commercial	22
3.3.1 – Les moules: <i>Mytilus edulis</i> et <i>Mytilus galloprovincialis</i>	22
3.3.2 – La coquille saint jacques : <i>Pecten maximus</i>	23
3.3.3 – L'huitre plate: <i>Ostrea edulis</i>	25

3.3.4 –L'huitre japonaise : <i>Crassostrea gigas</i>	27
3.3.5 –La coque : <i>Cerastoderma edule</i>	27
3.3.6 –Les palourdes : <i>Ruditapes decussatus</i> et <i>Ruditapes philippinarum</i>	32
3.3.7 –La praire : <i>Venus verrucosa</i>	36
4 – CLASSE DES GASTEROPODES	38
4.1 – Caractères généraux	38
4.2 – Prosobranches	38
4.2.1 – Caractères généraux	38
4.2.2 – Coquille	42
4.2.3 – Masse viscérale	42
4.3 – Quelques gastéropodes d'intérêt commercial	42
4.3.1 –L ' Ormeau : <i>Haliotis tuberculata</i>	44
4.3.2 –La patelle : <i>Patella vulgata</i>	47
4.3.3 –La littorine : <i>Littorina littorea</i>	47
5 – CLASSE DES CEPHALOPODES : Anatomie de la seiche	49
5.1 – Caractères généraux	49
5.1.1 – Sous-classe des Tétrabranchiaux	50
5.1.2 – Sous-classe des Dibranchiaux	50
5.2– Etude de la seiche, <i>Sepia officinalis</i>	50
5.2.1– Morphologie externe	50
5.2.2 – Coquille	52
5.2.3 – Organisation interne	52

DEUXIEME PARTIE : NUTRITION, RESPIRATION, EXCRETION CHEZ LES BIVALVES

1 - INTRODUCTION	56
2 - NUTRITION	56
2.1 - Débit palléal - taux de filtration	56
2.1.1 - Débit palléal	56
2.1.2 - Taux de filtration - Sélection des particules	58
2.2 - Variation du taux de pompage et du taux de filtration	61
2.2.1 - Facteurs internes	61
2.2.2 - Facteurs externes	62
2.3 - Nature des aliments utilisés	67
2.3.1 - Phytoplancton	68
2.3.2 - Bactéries et virus	68
2.3.3 - Détritus organiques	69
2.3.4 - Particules inorganiques	69
2.3.5 - Matière organique dissoute	69
2.4 - Digestion	69
2.4.1 - Transit digestif	71
2.4.2 - Enzymes digestives et l'absorption	71
2.5 - Respiration	73
2.5.1 - Les deux types de respiration. L'anaérobiose	73
2.5.2 - Quantité d'oxygène consommé et ses variations	74
2.6 - L'excrétion	79
2.6.1 - Excrétion particulaire	79
2.6.2 - Excrétion dissoute	79
3 - APPLICATION : Le comportement des bivalves en milieu confiné	79
3.1 - Rappel concernant la relation entre coquillages et microbes	80
3.2 - Auto-épuration et principaux paramètres physico-chimique	81
3.2.1 - Nettoyage des coquillages et des bassins	81
3.2.2 - Température	81
3.2.3 - Salinité	82
3.2.4 - pH	84
3.2.5 - Turbidité	84
3.2.6 - Oxygène dissous	84

TROISIEME PARTIE : LA REPRODUCTION DES BIVALVES

1 – SEXUALITE : Gonochorisme et hermaphrodisme	88
1.1 – <i>Mytilus</i> spp	88
1.2 – <i>Crassostrea</i> spp	88
1.3 – <i>Ostrea</i> spp	89
1.4 – Pectinidés	89
2 – GONADE ET MATURITE	89
2.1 – Situation de la gonade	89
2.2 – Evolution de la gonade	89
2.2.1 – Mytilidés	90
2.2.2 – Ostréidés	90
2.3 – Séquences du cycle sexuel	90
2.3.1 – Rythmes sexuels	90
2.3.2 – Facteurs influencant le rythme sexuel	92
3 – EMISSION DES GAMETES . LA FECONDATION	93
3.1 – Modalités de l'émission	93
3.2 – Fécondité	94
3.3 – Facteurs influencant l'émission des produits sexuels	94
3.4 – Fécondation	95
4 – PHASE EMBRYONNAIRE	97
5 – PHASE LARVAIRE	99
5.1 – Trochophore	99
5.2 – Véligère	99
6 – METAMORPHOSE	102

7 – PHASE JUVENILE	102
8 – ACTION DES DIFFERENTS FACTEURS SUR LA VIE LARVAIRE	102
8.1 – Lumière	103
8.2 – Température	103
8.3 – Salinité	103
8.4 – Facteur nutritionnel	105
8.5 – Substances induisant la fixation sur le support	108

PREMIERE PARTIE : ANATOMIE ET SYSTEMATIQUE

1 - LES MOLLUSQUES : Caractères généraux :

L'ensemble des "coquillages" - 95 000 espèces - appartient à l'embranchement des **Mollusques**. Ce terme désigne des espèces caractérisées par un corps mou (*mollusca*).

Ce sont des invertébrés qui ne possèdent pas de squelette interne.

Les caractères généraux des mollusques peuvent être présentés d'après un type morphologique idéal (figures 1A et B)

1.1 - Morphologie externe :

Le corps mou présente une symétrie bilatérale

- trois parties :

- ☐ la tête (ventrale avec bouche et organes sensoriels) ;
- ☐ le pied (ventral, musculéux à rôle locomoteur) ;
- ☐ la masse viscérale (organes) recouverte par le manteau (repli du tégument) ; le manteau secrète dorsalement la coquille ;
- ☐ à l'arrière , entre la masse viscérale et le manteau se trouve la cavité palléale où s'ouvrent l'anus, les organes excréteurs et les conduits génitaux. Les branchies (expansions tégumentaires respiratoires) font saillie dans la cavité palléale.

1.2 - Organisation interne :

1.2.1 - Le tube digestif :

Il possède deux orifices : la bouche et l'anus.

La cavité buccale (pharynx) où débouchent les glandes salivaires comporte une radula chitineuse à nombreuses dents.

Avec l'estomac, on observe une glande très volumineuse : l'hépatopancréas (sécrétion d'enzymes digestives et stockage de produits de réserve)

L'intestin : court, se termine à l'anus.

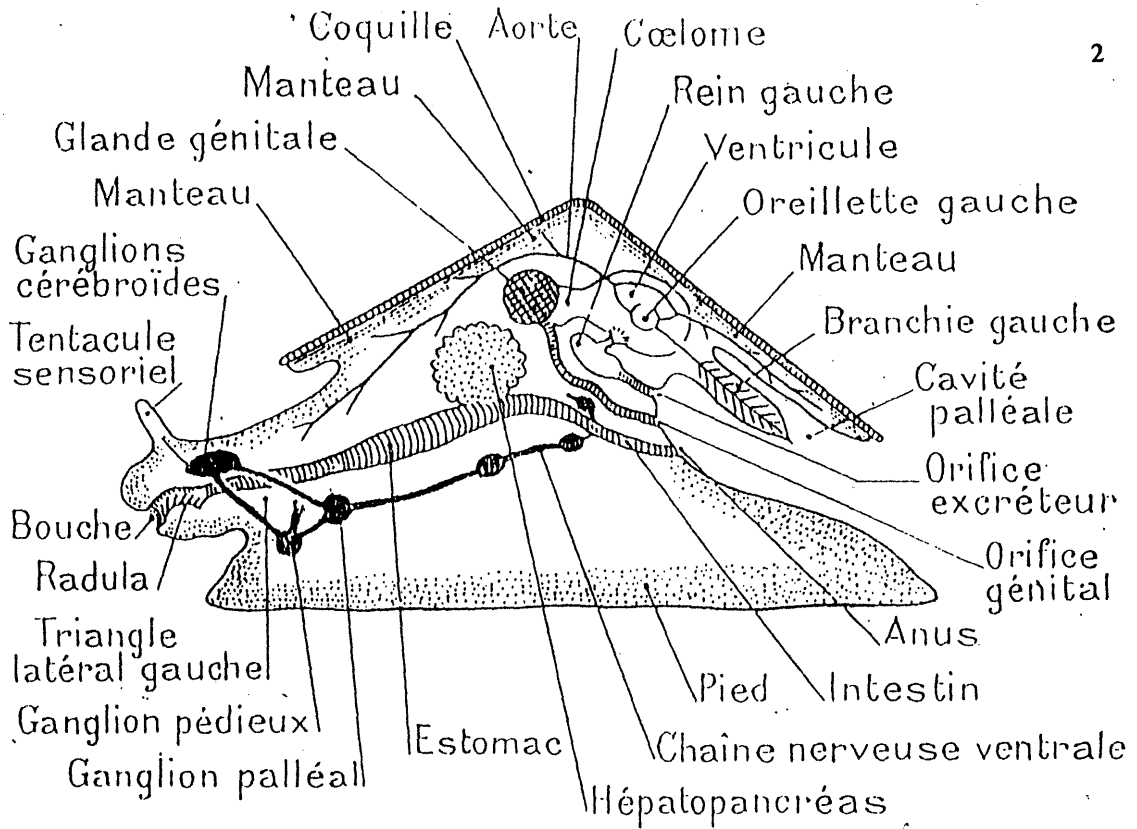


Figure 1 A : Organisation schématique d'un Mollusque, vue latérale gauche .

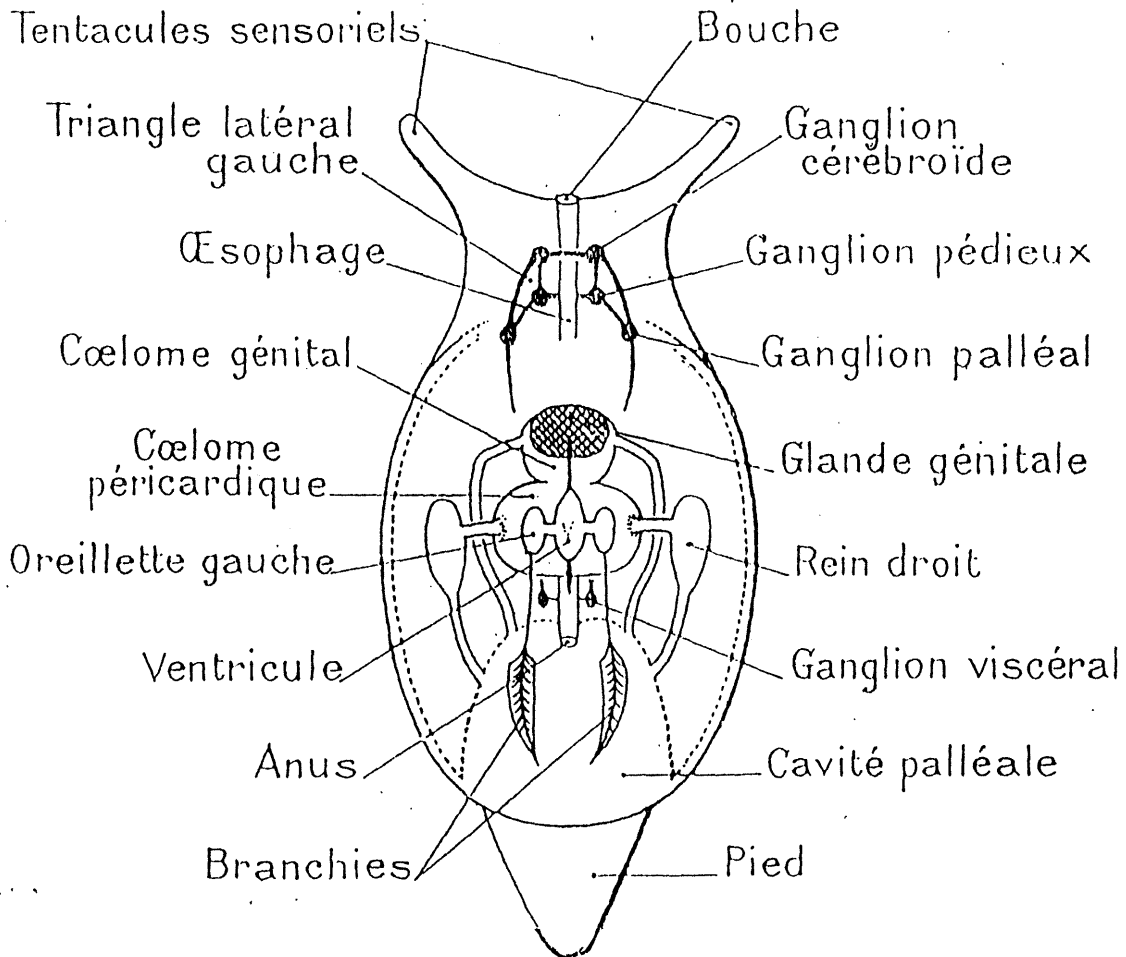


Figure 1 B: Organisation schématique d'un Mollusque, vue dorsale . Seules les régions antérieures et postérieures du système nerveux et de l'appareil digestif ont été représentées .

1.2.2 - Le système nerveux :

- Une paire de ganglions cérébroïdes au dessus de l'oesophage.
- Une paire de ganglions pédieux, sous l'oesophage.
- Une paire de ganglions palléaux.

Le triangle latéral réunit les trois types de ganglions de chaque côté.

Une chaîne nerveuse ventrale, de chaque côté, porte des ganglions en nombre variable.

1.2.3 - L'appareil circulatoire :

Il comprend un vaisseau dorsal dont une partie est différenciée en un organe contractile, le coeur.

Le coeur, logé dans le péricarde (reste du coelome) est formé d'un ventricule et de deux oreillettes.

Du ventricule partent une ou deux artères aortes.

Le sang renferme un pigment respiratoire à base de cuivre : l'hémocyanine.

1.2.4 - L'appareil respiratoire :

Il est constitué par une paire de branchies, ou ctenidies, située dans la cavité palléale et en liaison avec le coeur.

1.2.5 - L'appareil excréteur (organe de Bojanus) :

Une paire de néphridies naissant dans la cavité péricardique se déversant dans la cavité palléale.

1.2.6 - Les glandes génitales :

Elles se trouvent dans le coelome génital et sont parfois en rapport avec le péricarde.

Elles s'ouvrent à l'extérieur dans la cavité palléale.

Les sexes sont généralement séparés.

Les oeufs présentent une segmentation spirale qui aboutit à une trochophore modifiée, la véligère, caractérisée par le développement de lobes ciliés locomoteurs, le velum.

Le passage à la phase adulte se produit avec la métamorphose de la larve.

2 - CLASSIFICATION DES MOLLUSQUES :

L'embranchement des Mollusques comprend trois grandes classes à côté des Scaphopodes (ex. le Dentale) et des Amphineures (ex. les Chitons).

2.1 - Les lamelibranches ou acéphales (20 000 espèces) :

- Corps symétrique, aplati latéralement.
- Une région céphalique rudimentaire (acéphales).
- Un manteau divisé en deux lobes latéraux et symétriques, sécrétant chacun une des valves de la coquille (d'où le nom de Bivalves).
- Pharynx et radula ont disparu.

2.2 - Les gastéropodes (105 000 espèces) :

- Corps asymétrique à la suite d'un phénomène de torsion survenant au cours du développement ;
- Un pied ventral servant à la reptation ;
- La masse viscérale est généralement recouverte d'une coquille conique unique, souvent enroulée en hélice.

2.3 - Les céphalopodes (730 espèces) :

- Corps symétrique avec masse viscérale très développée.
- Les bords du pied entourent la tête et sont divisés en tentacules à rôle préhensile.
- Une autre partie du pied forme l'entonnoir qui sert à la sortie de l'eau de la cavité palléale.
- Les organes des sens (yeux) sont bien développés.
- La coquille est soit externe divisée en loges, soit interne, réduite, recouverte par le manteau.

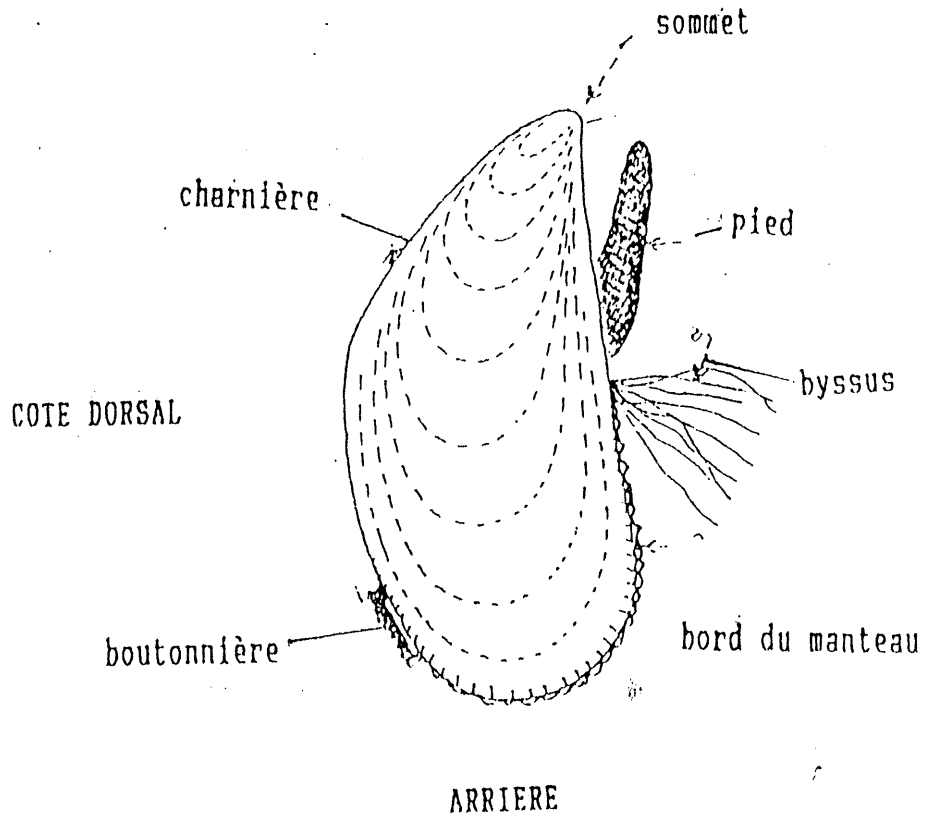


Figure 2: *Mytilus edulis* .Animal vu du coté droit

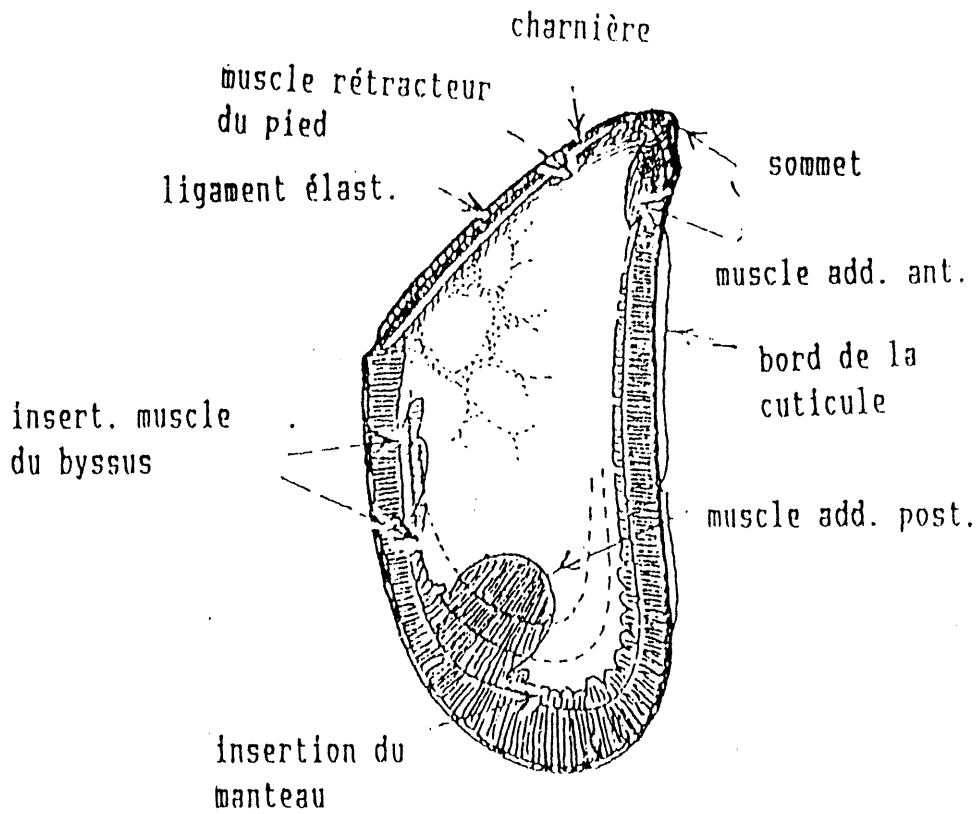


Figure 3: *Mytilus edulis* .Valve gauche face interne

3 - LA CLASSE DES LAMELLIBRANCHES : anatomie de quelques lamellibranches d'intérêt commercial.

Chez les lamellibranches :

- La masse viscérale, symétrique, est aplatie transversalement.
- Un manteau bilobé enveloppe la masse viscérale et secrète la coquille (Bivalve).
- Les branchies en lames aplaties faisant saillie dans la cavité palléale.
- Le pied, en forme de hache (Pélocypode) assez peu développé.
- Il y a réduction de la région céphalique (Acéphales). La radula a disparu.

3.1 - Un exemple : La moule, *Mytilus edulis*

Les différences avec la moule dite Méditerranéenne, *Mytilus galloprovincialis*, seront présentées par ailleurs.

3.1.1 - Orientation de l'animal :

- Deux valves symétriques, l'une droite, l'autre gauche, recouvrent la masse viscérale. Le byssus, organe filamenteux, s'échappe du côté ventral de la coquille.
- Une partie pointue, le crochet, est dirigé vers l'avant.
- Les deux valves sont réunies dans la région dorsale et antérieure par la charnière le long de laquelle se trouve le ligament élastique formé de conchyoline.

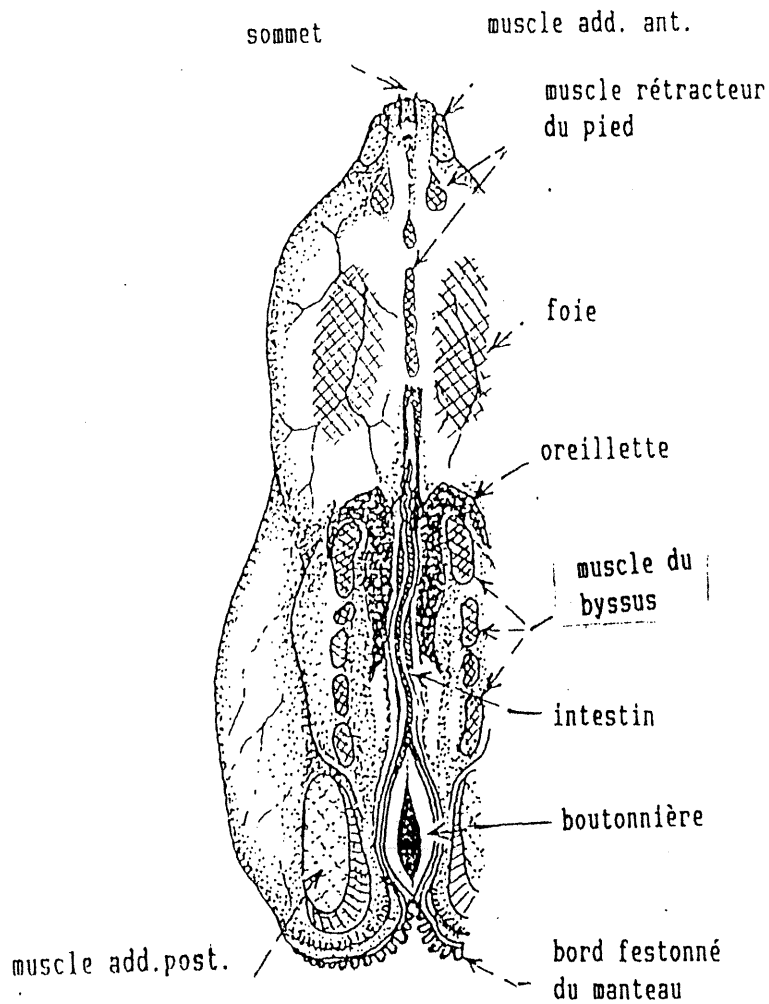
On remarque que la partie ventrale antérieure est peu développée.

3.1.2 - La coquille :

Elle est secrétée par le manteau.

- L'épiderme de la face externe du manteau secrète la couche lamelleuse de la coquille, c'est la nacre, ou hypostracum, formée de conchyoline imprégnée de calcaire (aragonite).
- Le bord libre du manteau élabore la couche prismatique ostracum) constituée de lamelles calcaires (calcite) noyées dans de la conchyoline.

A



B

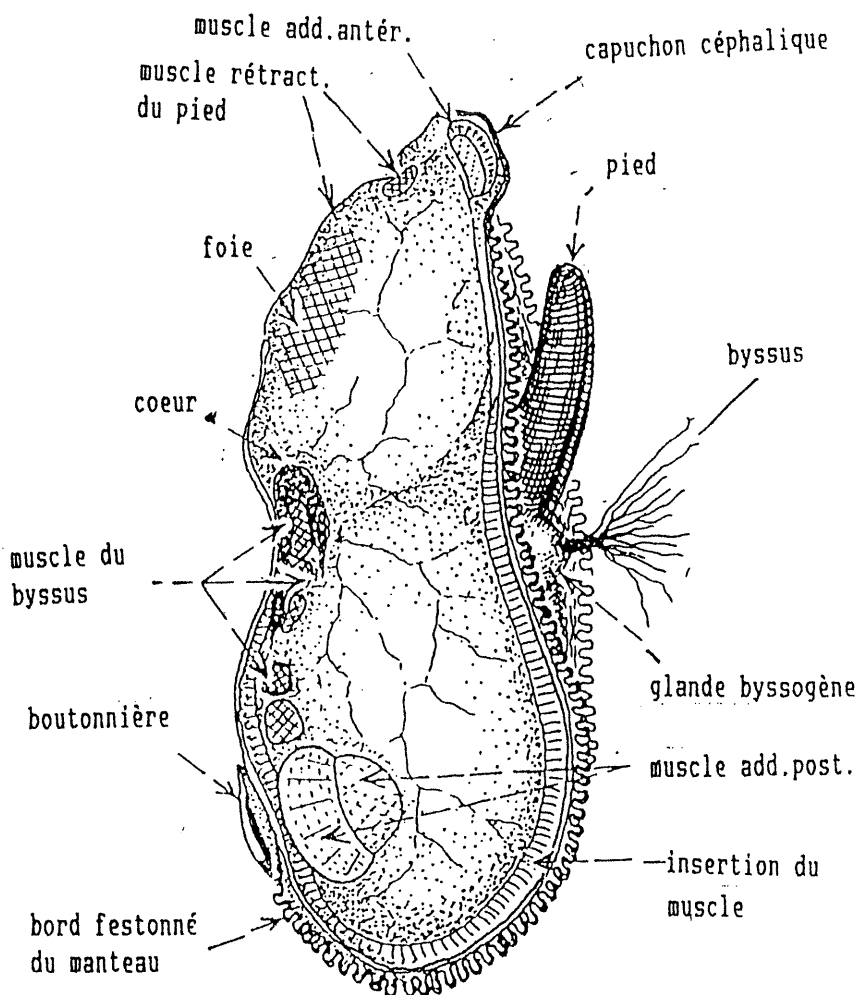


Figure 4: *Mytilus edulis* .A : animal extrait de sa coquille, face dorsale .

B : animal extrait de sa coquille, vu du côté droit .

- La cuticule externe (péριοstracum) formée d'une pellicule de conchyoline est elle aussi sécrétée par le bord libre du manteau.

- La face externe de la coquille (figure 2) présente des stries d'accroissement.

- La face interne (figure 3) permet d'observer l'insertion de différents organes :

- la ligne palléale, insertion des bords du manteau
- celle des muscles adducteurs : antérieur et postérieur
- le muscle rétracteur du pied (dorso-antérieur)
- le muscle rétracteur du byssus

- La charnière permet d'observer trois ou quatre petites dents très peu développées. Le ligament élastique réunit les deux valves ; il est situé du côté interne de la charnière.

3.1.3 - Etude du corps extrait de la coquille :(figure 4a et 4b)

Le corps très mou est enfermé complètement par le manteau, repli du tégument qui forme deux lobes : droit et gauche.

Les deux lobes sont soudés à la masse viscérale dans la région dorsale, et dans la partie antérieure ; ils forment le capuchon céphalique qui abrite la partie antérieure du corps.

A l'arrière, ils ménagent la boutonnière, orifice de sortie d'eau de la cavité palléale.

Les bords du manteau sont libres ventralement. Dans cette région sortent les filaments du byssus. Le pied, organe saillant en forme de languette aplatie, avec son sillon ventral permet de "filer" le liquide visqueux sécrété par la glande à byssus pour former de nouveaux filaments. Le pied les fixe sur le support et se libère du nouveau filament après son durcissement.

Sur leurs bords, les lobes du manteau présentent une bande musculieuse, par laquelle ils s'insèrent sur la coquille (ligne palléale), et une marge festonnée très sensible au contact.

Le manteau est très richement vascularisé. Les glandes génitales s'y développent aussi.

Enfin, on peut observer les principaux muscles dont on avait noté l'insertion sur la coquille : muscles adducteurs (antérieur et postérieur), muscles rétracteurs du pied et du byssus.

En écartant ventralement les lobes du manteau, on aperçoit la face ventrale de la masse viscérale.(figure 5)

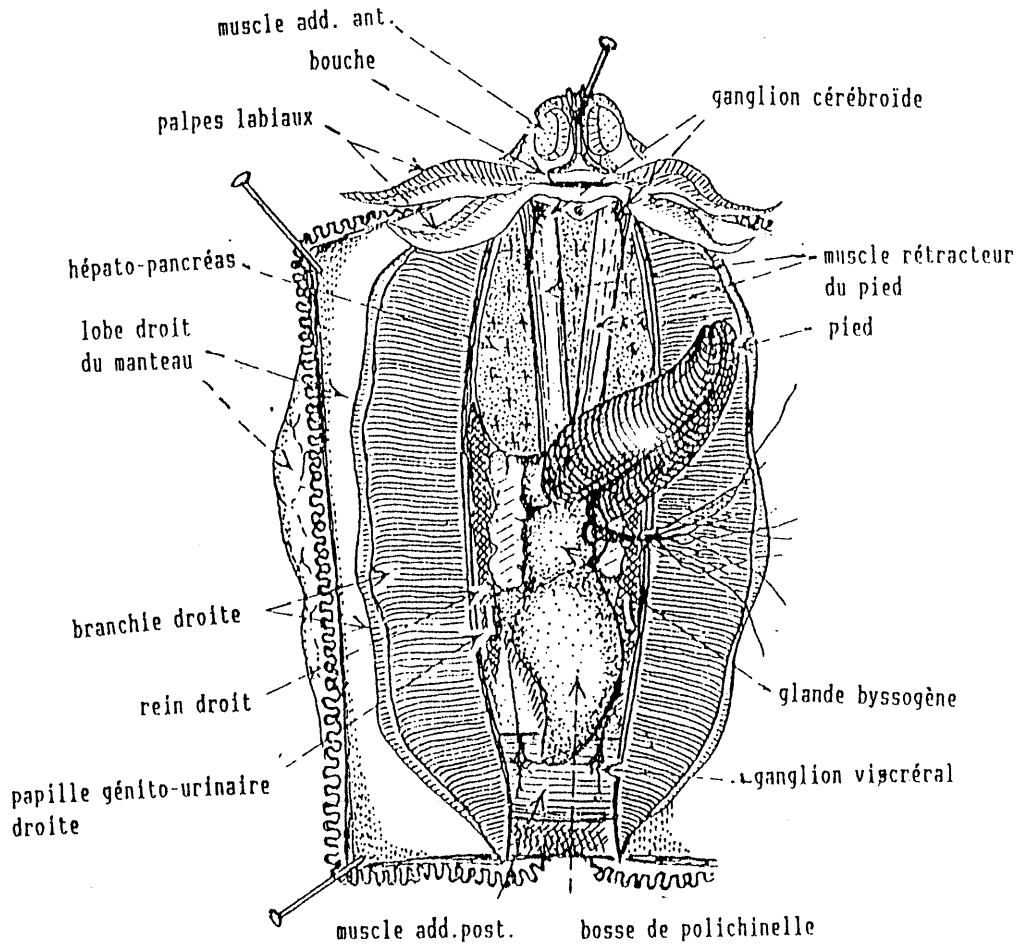


Figure 5 : *Mytilus edulis* vue par la face ventrale .

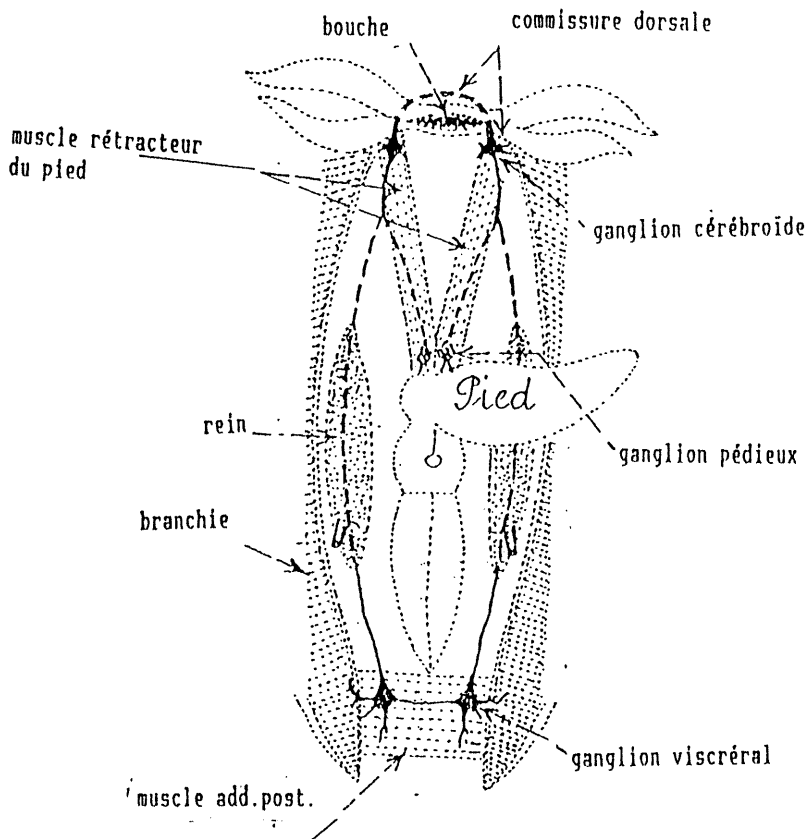


Figure 6: Shéma du système nerveux de *Mytilus edulis* .

On distingue les organes précédemment mentionnés : pied et byssus. Ce dernier est sécrété par la glande byssogène.

La bouche est une fente transversale. Elle est dépourvue de radula et s'ouvre directement dans l'oesophage. 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 surfaces externes sont lisses.

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 du manteau pour être expulsés. Les particules alimentaires sont acheminées vers la bouche.

Les muscles rétracteurs du pied recouvrent l'hépto-pancréas.

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 l'orifice uro-génital situé au sommet d'une papille urinaire.

Enfin, la paire de ganglions cérébroïdes, au niveau des palpes labiaux et la paire de ganglions viscéraux, au niveau du muscle adducteur postérieure, peuvent être observées.

3.1.4 - L'organisation interne des principaux organes :

□- Le système nerveux - les organes des sens :(figure 6)

Il comprend trois paires de ganglions :

- les ganglions cérébroïdes, près de la bouche, réunis entre eux par une commissure dorsale ;
- les deux ganglions pédieux, réunis entre eux par une commissure pédieuse et reliés chacun à un ganglion cérébroïde par un connectif cérébro-pédieux ;
- deux ganglions viscéraux, réunis entre eux par une commissure viscérale et reliés chacun à un ganglion cérébroïde par un connectif cérébro-viscéral.

Des ganglions cérébroïdes et viscéraux partent les nerfs qui innervent le manteau.

Des cellules neuro-épithéliales sont dispersées sur tout le tégument et sont très abondantes au bord du manteau.

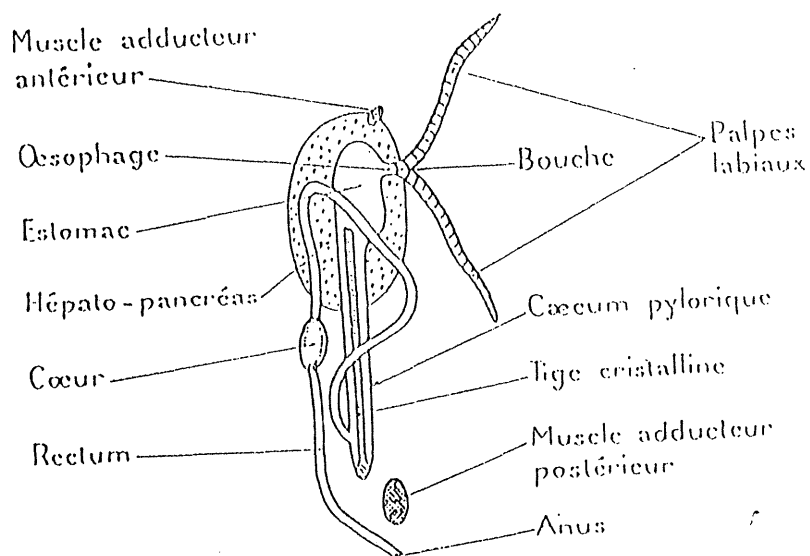
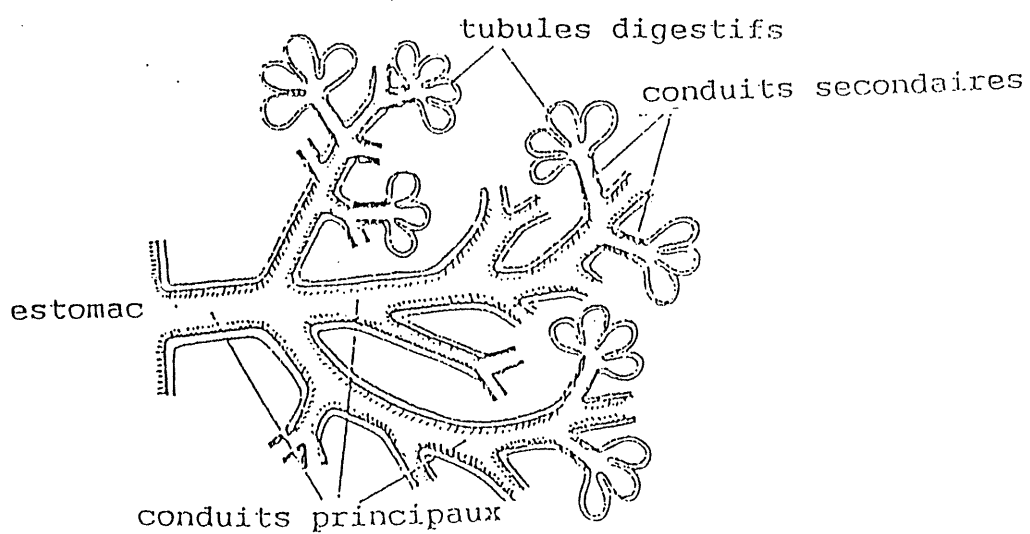


Figure 7 : Shéma du tube digestif de la moule .



bon.

Figure 8: Shéma de la glande digestive des Lamellibranches.

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.

□ L'appareil digestif :(figure 7)

- Anatomie :

La bouche donne accès à un oesophage 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

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

Après avoir traversé le coeur 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.

- Structure histologique :

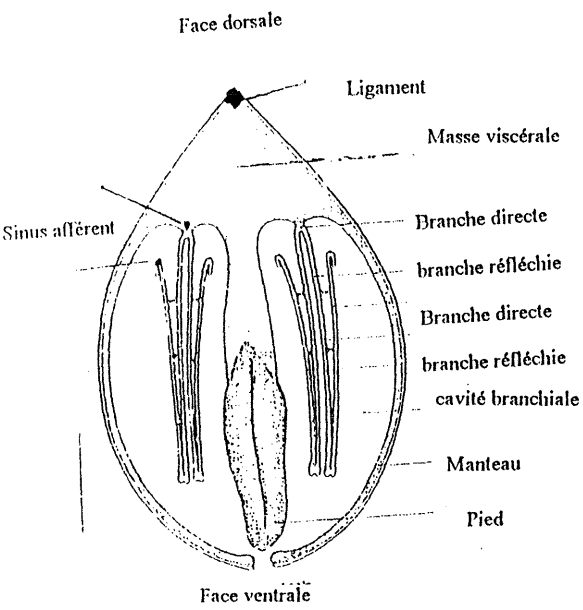
A l'exception du bouclier gastrique (constitué d'une couche de cellules hautes revêtues d'une cuticule épaisse chitineuse), le tractus digestif est tapissé de nombreuses cellules glandulaires à sécrétion glycoprotéique.

La paroi musculaire est très peu développée.

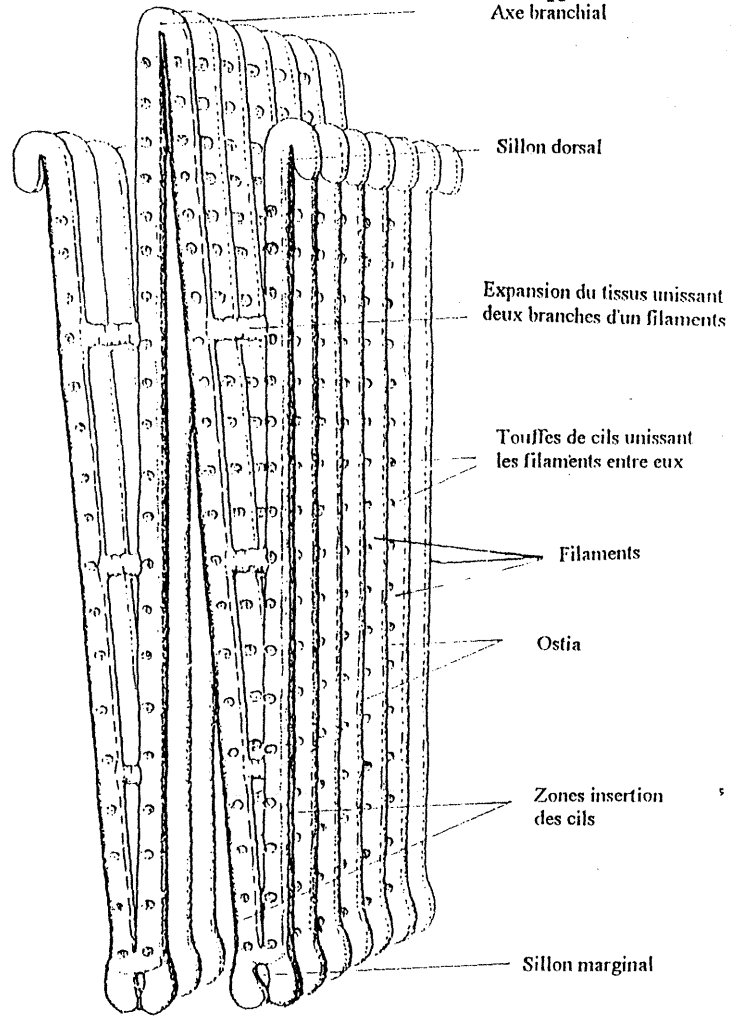
La structure histologique du tractus digestif est uniforme. Seule varient, selon les régions, la hauteur des cellules ciliées et la densité des cellules glandulaires.

La glande digestive est formée par un grand nombre de tubules digestifs à extrémité aveugle, communiquant avec l'estomac par une série de canaux ramifiés.(figure 8)

Les tubules digestifs contiennent deux types de cellules:

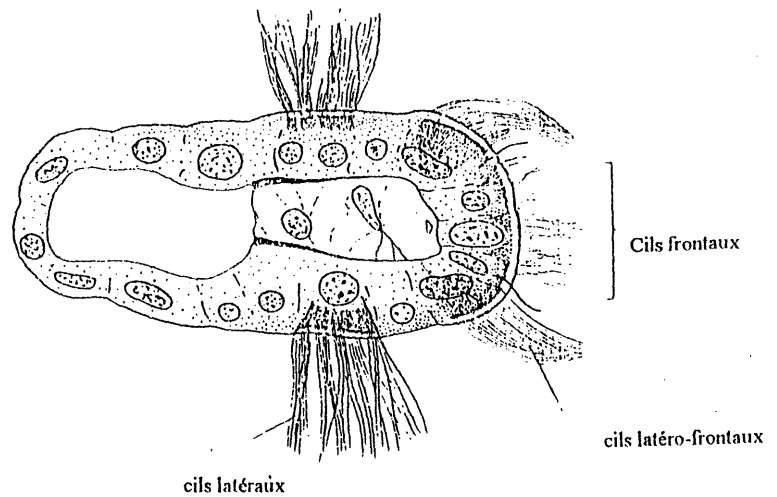
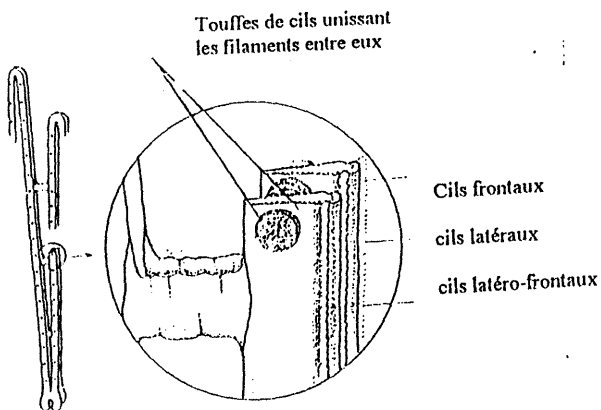


Filament externe
Filament externe



A

B



C

D

Figure 9: A - Coupe transversale de *Mytilus edulis* au niveau du pied .
 B - *Mytilus edulis* . Vue d'ensemble d'une branchie .
 C - Branchie de *Mytilus edulis* . Détail de la ciliature
 D - Coupe transversale d'un filament branchial

- Les cellules digestives, le plus nombreuses, dont la partie apicale porte des microvillosités. Le noyau est basal, les mitochondries nombreuses. Elles se caractérisent par la présence de vacuoles hétérophagiques à différents stades d'exclusion.

Elles jouent un rôle de digestion intracellulaire, mais peuvent présenter les fonctions de digestion extra-cellulaire par émission de sphères de fragmentation.

- Les cellules sécrétrices à cytoplasme riche en vésicules de réticulum endoplasmique. Le noyau présente un nucléole volumineux. La synthèse et la sécrétion protéique y sont intenses.

□ L'appareil branchial :

Deux branchies flottent dans la cavité palléale (figure 9A), reliées chacune à la masse viscérale par l'axe branchial.

En coupe, chaque branchie a la forme d'un "W", chaque "V" étant formé (figure 9B) par un feuillet direct qui descend de l'axe branchial et se replie au niveau du sillon marginal pour former le feuillet réfléchi avec son sillon dorsal. Le bord du feuillet réfléchi est libre et non soudé à la masse viscérale comme chez l'huître.

Trois expansions tissulaires très souples unissent entre eux feuillet direct et feuillet réfléchi (la moule est un Filibranche).

Chaque feuillet est formé de nombreux filaments étroitement unis par des touffes de cils (figure 9C) 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 (figure 9D). 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.

□ L'appareil circulatoire :

Il comprend un coeur dorsal et postérieur logé dans une cavité coelomique, le péricarde.

Le coeur est formé d'un ventricule médian, traversé par le rectum (figure 10)) et deux oreillettes.

Du ventricule partent une aorte antérieure et une aorte postérieure qui se ramifient dans tous les organes. Les artères débouchent dans de vastes lacunes, tapissées d'un endothélium très mince, les sinus sanguins, qui se réunissent en un sinus sous-péricardique. Le sang se dirige alors vers les sinus rénaux où il abandonne ses déchets. Il est ensuite conduit aux branchies par un sinus branchial afférent. Il pénètre les branchies par le bord des feuillets réfléchis et est repris par un sinus branchial efférent, situé au niveau de l'axe branchial, pour être ramené aux oreillettes.

Le sang contient un pigment, l'hémocyanine, et les cellules, les amibocytes, qui peuvent migrer à travers les tissus et circuler dans toutes les parties du corps. Ce sont des phagocytes qui peuvent absorber des particules de matière diverse, d'où leur rôle dans le transport des produits de la digestion vers les différents tissus et leur rôle de transport des déchets vers le système excréteur.

□ L'appareil excréteur :

La moule possède deux reins, de chaque côté de la bosse de polichinelle, près du péricarde (figure 10)

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 plissée 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.

De plus, les glandes péricardiques tapissent la paroi interne du péricarde ; les cellules de ces glandes fixent les substances de déchets et tombent dans la cavité péricardique pour être évacuées au niveau des reins.

□ L'appareil reproducteur :

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.

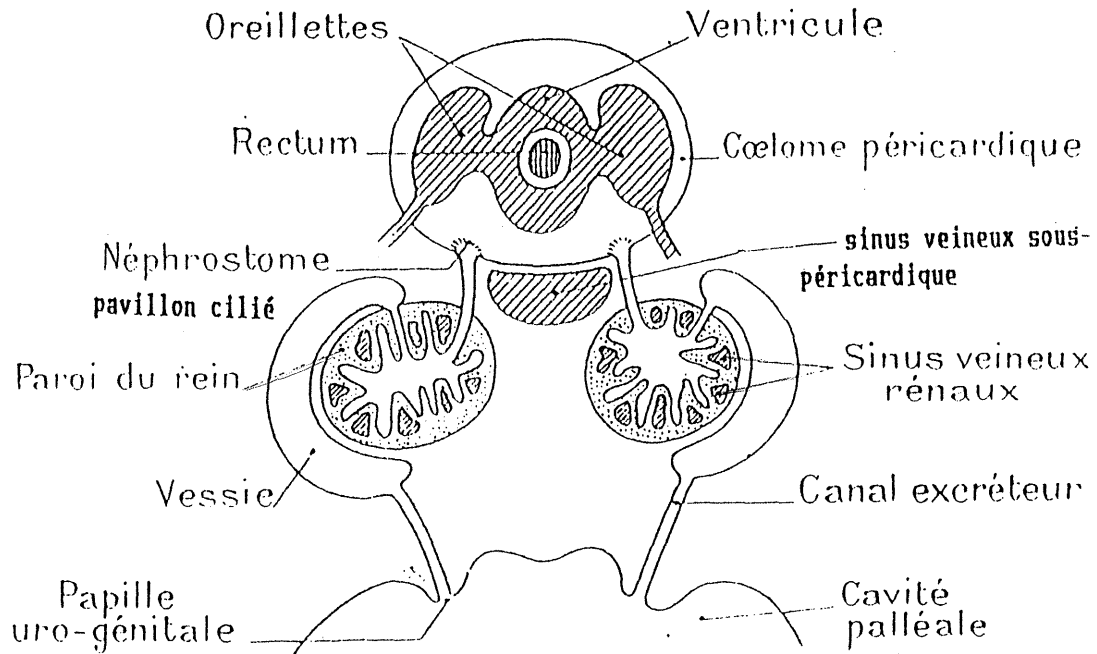


Figure 10: Organisation schématique du cœur et de l'appareil excréteur de la moule .

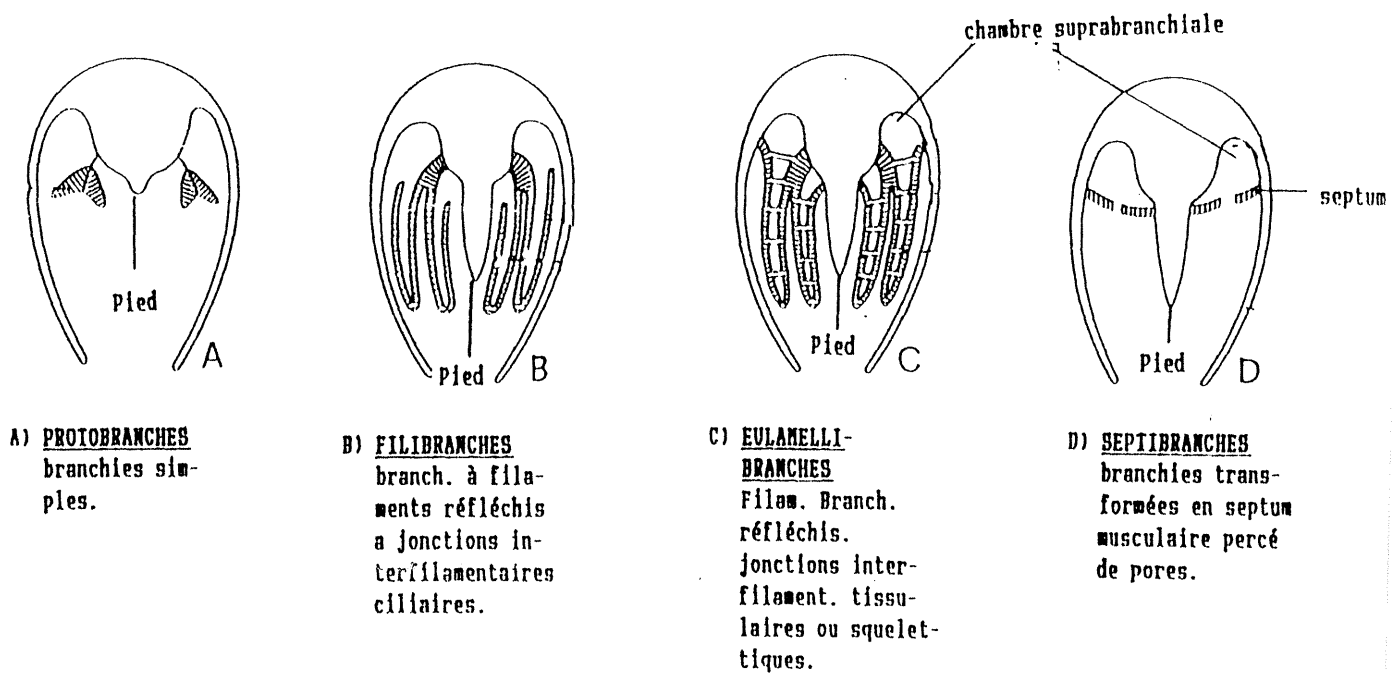


Figure 11 : Les quatre ordres de la classe des Lamellibranches .

3.2 - Systématique des lamellibranches :

La classification de Franc (voir Grassé, 1960) a été retenue ici. (tableau 1)

Elle se base sur les caractères branchiaux et sur la morphologie de la coquille, et plus particulièrement sur celle de la charnière.

3.2.1 - Les caractères branchiaux :

Ils permettent de définir quatre ordres :

- ▣ **Protobranches** : branchies simples (figure 11A)
- ▣ **Filibranches** : branchies à filaments réfléchis à jonction interfilamenteuse ciliaire (figure 11B)
- ▣ **Eulamellibranches** : filaments branchiaux réfléchis ; jonctions interfilamentaire tissulaires ou squelettales (figure 11C)
- ▣ **Septibranches** : branchie transformée en septum musculaire percé de pores (figure 11D)

3.2.2 - Les caractères de la coquille : (figure 12)

Pour reconnaître les valves d'un lamellibranche (valve droite ou valve gauche) :

- placer la charnière vers le haut (côté dorsal)
- le crochet est généralement dirigé vers l'avant
- le ligament occupe une position postérieure

Intérieurement, si les deux empreintes du muscle adducteur antérieur et postérieur sont de même importance, la bivalve est Dimyaire, s'il n'existe qu'un seul muscle adducteur (Monomyaire), ou si un muscle adducteur est plus développé (Anisomyaire ou Hétéromyaire), il s'agit du muscle adducteur postérieur.

La présence d'un sinus palléal sur la ligne palléale (bord d'insertion du manteau) indique la présence des siphons ; il est situé postérieurement.

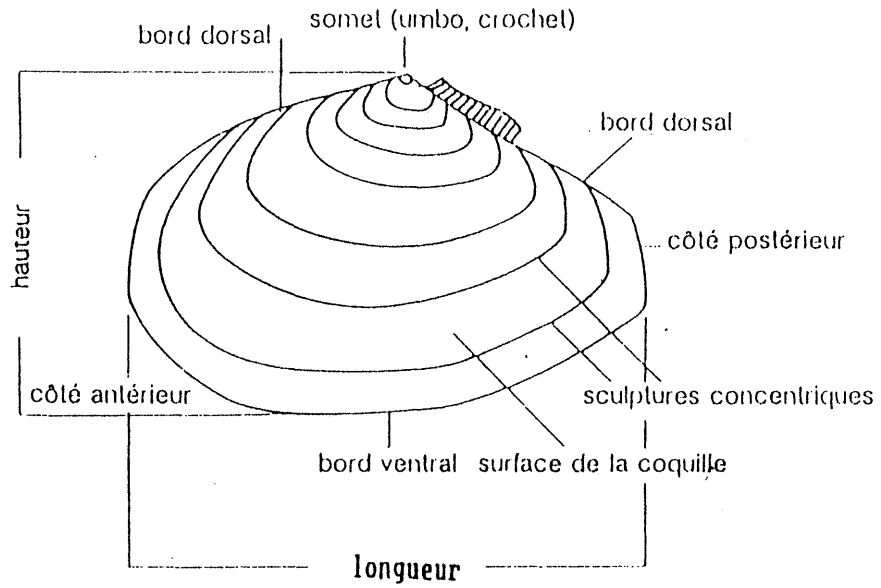
Les caractéristiques de la charnière sont utilisées dans la classification des bivalves, en particulier le nombre et la position des dents et des fossettes qui lors de la fermeture des valves reçoivent les dents de la valve opposée ; on distingue les dents cardinales (situées au niveau de la charnière) et les dents latérales.

On reconnaît essentiellement les différents types suivants :

- ▣ **Type taxodonte** : nombreuses dents presque semblables (*Glycimeris*).

LES CARACTERES DE LA COQUILLE

VALVE GAUCHE FACE EXTERNE



VALVE DROITE FACE INTERNE

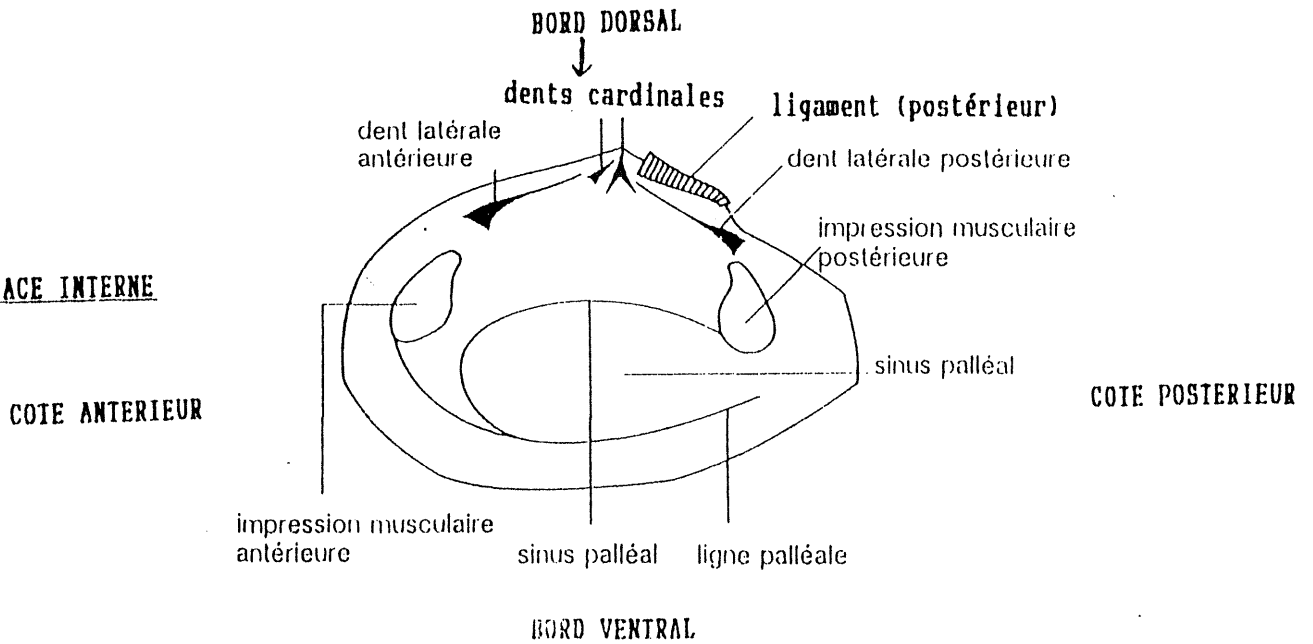


Figure 12.: Les caractères de la coquille .

LAMELLIBRANCHES ou BIVALVES

- DIAGNOSE DES FAMILLES

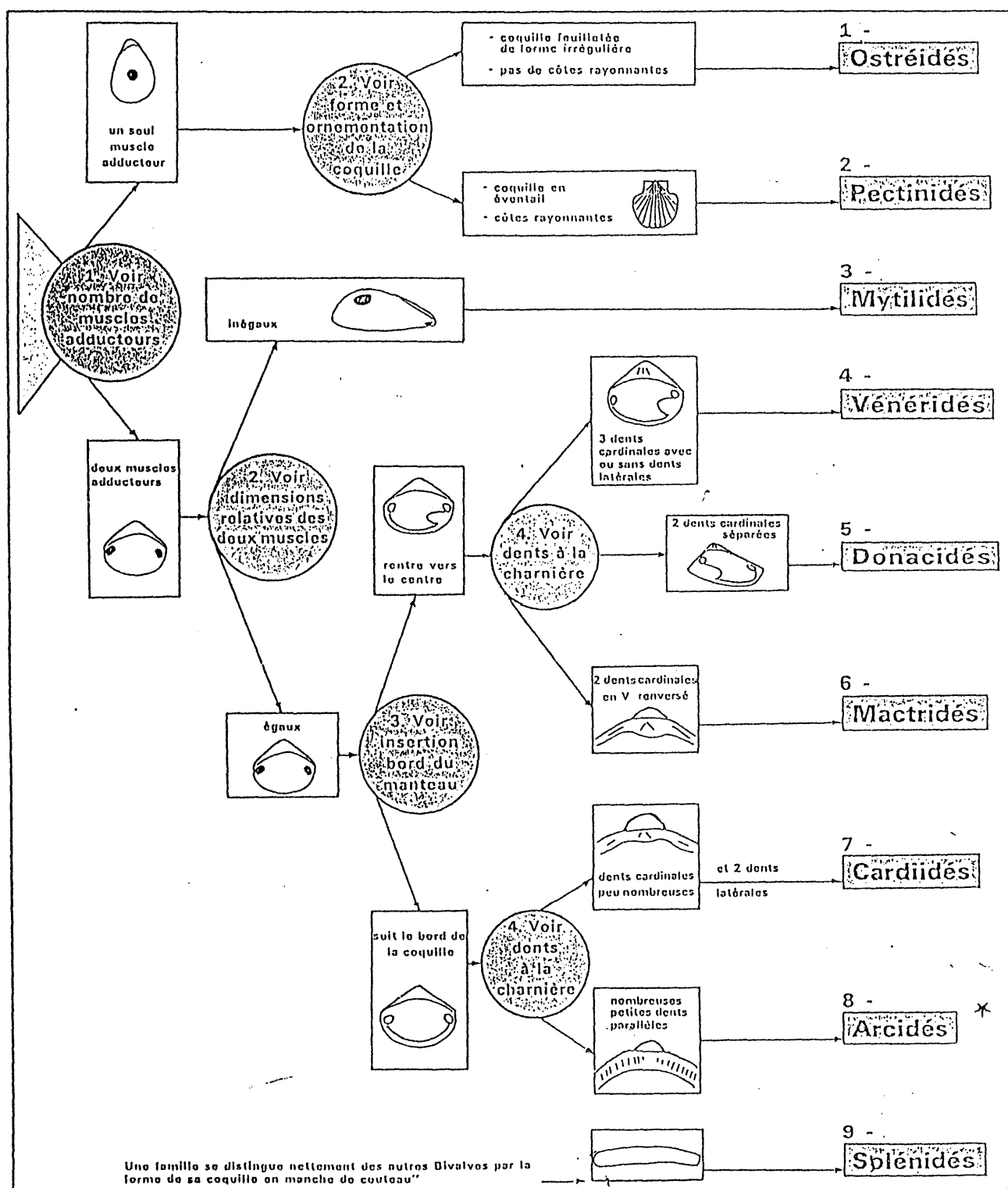


Tableau 2 : Diagnose rapide des différentes familles de Bivalves d'intérêt commercial (extrait de : Inspection des Produits de la Pêche, Inform. techn. Directions Services vétérinaires, 32 (3), 1970).

* ou Glycyméridés

Il faut ajouter les Scrobicularidés et les Tellinidés, proches des Donacidés, ainsi que les Myidés, proches des Solénidés.

CLASSE DES LAMELLIBRANCHES

ORDRE DES FILIBRANCHES

* Sous-ordre : TOXODONTA

▪ Superfamille : Arcoidea

- Famille des Glycymeridae : *Glycymeris glycymeris*

* Sous-ordre : ANISOMYARIA

▪ Superfamille : Mytiloidea

- Famille : Mytilidae : *Mytilus edulis*
M. galloprovincialis

▪ Superfamille: Pectinoidea

- Famille : Pectinidae : *Aequipecten opercularis*
Patinopecten yessoensis
Pecten jacobus
P. maximus
Chlamys varia
Chlamys opercularis

▪ Superfamille : Ostreidea

- Famille : Ostreidae : *Ostrea edulis*
Crassostrea gigas
*Crassostrea angulata*ORDRE DES EULAMELLIBRANCHIA

* Sous-ordre des HETERODONTA

▪ Superfamille des Carditoidea

- Famille des Cardiidae : *Cerastoderma edule*

- Superfamille des Veneroidea

- Famille des Veneridae : *Venus verrucosa*
Dosinia exoleta
Meretrix chione
Ruditapes decussatus
R. philippinarum
Venus aurea
Venerupis rhomboides
Chamelea gallina
Mercenaria mercenaria

- Super-famille des Tellinoidea

- Famille des Tellinidae : *Tellina* sp.
- Famille des Scrobicularidae : *Scrobicularia plana*
S. piperata
- Famille des Donacidae : *Donax trunculus*

* Sous-ordre des ADAPEDONTA

- Superfamille des Solenoidea

- Famille des Solenidae : *Ensis ensis*
Solen marginatus

- Superfamille des Mactroidea

- Famille des Macridae : *Spisula ovalis*
Mactra corralina

- Superfamille des Myoidea

- Famille des Myidae : *Mya arenaria*

Tableau 1 : La classification des Lamellibranches d'après
FRANC, 1960, in P. GRASSE, Traité de Zoologie.

▣ **Type Heterodonte** : dents dissemblables. Dents cardinales fortes, peu nombreuses, séparées par des fossettes. Jusqu'à quatre dents latérales en forme de lamelle. Cas de la plupart des bivalves.

▣ **Type Desmodonte** : la fusion de deux dents cardinales donne un "cuilleron" *Mya, Mactra*

▣ **Type Dysodonte** (charnière faible) : pas de dents nettes (*Mytilus, Ostrea*)

▣ **Type Isodonte** (dents égales) : deux fortes dents semblables + deux fossettes par valve, elles sont disposées de part et d'autre de la partie interne du ligament (*Spondylus*).

▣ **Type Hémidapédonte** (dents peu nombreuses) : Plateau cardinal peu développé, dents centrales peu importantes, dents latérales presque toujours absentes (*Tellina, Scrobicularia*).

Le tableau numéro 1 précise la position systématique des principaux Bivalves commercialisés en France selon la classification de Franc (1960).

Le tableau numéro 2 permet une diagnose rapide des différentes familles. Ils faut lui ajouter les **Scrobicularidae** (*Scrobicularia plana* et *S. piperia*) et les *Tellinidae* (*Tellina sp.*), proches des **Donacidae** et les **Myidae** (*Mya arenaria*), proches des *Solenidae*.

3.3 Quelques bivalves d'intérêt commercial :

3.3.1 - Les moules : *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis* :

Ce sont les deux espèces commercialisées en Europe. *Mytilus edulis* est la plus nordique, elle se rencontre de la Baltique aux côtes du Portugal. *Mytilus galloprovincialis*, commune surtout en Méditerranée, se rencontre aussi sur les côtes Atlantiques et en Manche occidentale. Elle a cependant été signalée en Cornouailles, sur la côte Ouest du Royaume-Uni.

Toutes deux présentent d'importantes variations morphologiques en fonction des conditions du milieu, ce qui rend difficile leur séparation. Les spécialistes basant leurs observations sur un ensemble de critères morphologiques, biométriques, biologiques (même nombre de chromosomes et possibilités d'hybridation, mais cycles sexuels différents) et physiologiques suggèrent qu'il s'agit de deux espèces distinctes, ou de deux races génétiquement distinctes d'une même super-espèce.

Sur le plan pratique, les caractéristiques suivantes permettent de les séparer :

- * Chez *Mytilus edulis*, le bord du manteau est jaune-brun.
- * Chez *Mytilus galloprovincialis*, il est noir-violacé.

Quand on gratte le périostracum, on observe par transparence la présence de bandes longitudinales violacées chez *Mytilus edulis*, ces bandes sont absentes chez *Mytilus galloprovincialis*.

3.2.2 -La coquille Saint-Jacques : *Pecten maximus*

□ La coquille :

Les Pectens sont posés sur le sable par la valve droite qui est très bombée. Ils se déplacent en rabattant brusquement la valve gauche (operculaire), le rejet de l'eau de la cavité palléale fait sauter la coquille en sens inverse.

Une quinzaine de plis rayonnants partent du sommet, marqués par des côtes rayonnantes plus fines.

Les dents sont en lamelles très marquées.

Le ligament noir a une section triangulaire.

□ Masse viscérale :(figure 13)

La valve gauche et le lobe gauche du manteau ont été enlevés.

Le corps est traversé de gauche à droite par un seul muscle adducteur très puissant (muscle postérieur) qui sert à fermer la coquille et à la nage.

La partie postérieure du muscle, très développée, sert à fermer la coquille (fibres musculaires striées) ; elle permet la nage de l'animal. La partie antérieure (fibres musculaires lisses) maintient la fermeture des valves.

Les viscères (foie, coeur et intestin du côté dorsal, rein et glande génitale du côté ventral) encerclent le muscle adducteur.

La glande génitale est hermaphrodite : le testicule forme la partie antérieure et l'ovaire la partie postérieure, c'est le "corail".

Le pied est très réduit.

Les bords du manteau sont garnis de tentacules sensoriels et de nombreux petits yeux. Le développement de ces organes est en rapport avec la vie libre et nageuse des *Pectens*.

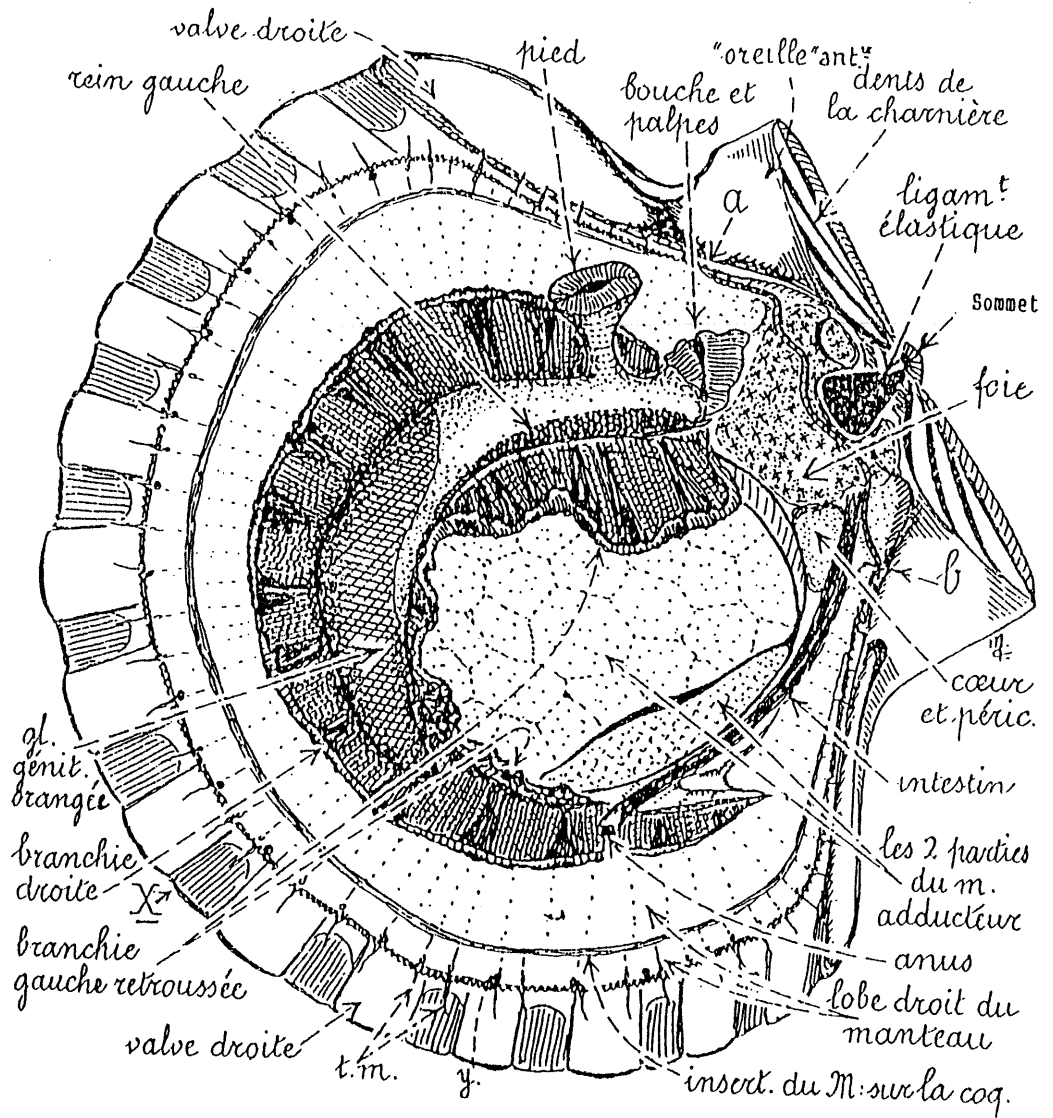


Figure 13: *Pecten maximus* vu par le côté gauche, la valve gauche et le lobe gauche du manteau ont été enlevés M : manteau - Y : yeux , sur les bords du manteau. - S : sommet .

3.3.3 -L'huitre plate : *Ostrea edulis* : (figure 14)

□ La coquille :

La valve gauche est bombée, la droite est operculaire.

La charnière possède de nombreuses petites dents latérales, parfois difficiles à discerner (ceci est important pour distinguer le naissain des *Ostrea sp.* et des *Crassostrea sp.* chez lesquelles les dents sont absentes).

Le bord des valves est plissé et feuilleté.

Un ligament élastique unit les deux valves.

Une seule impression musculaire (muscle adducteur postérieur)

□ Masse viscérale :

Le manteau présente deux lobes soudés l'un à l'autre sur le bord antéro-dorsal, formant le capuchon céphalique qui recouvre la bouche et les palpes labiaux.

Les bords du manteau sont libres ventralement.

La cavité palléale est divisée par les branchies en une chambre inhalante (région ventrale où baignent les feuillets branchiaux) et une chambre exhalante (dorsale) dans laquelle débouchent l'anus et le pore génital unique la gonade est peu visible en dehors de la période de reproduction.

Le bord du manteau présente de nombreux tentacules (en particulier le bourrelet interne) qui commande l'entrée de l'eau dans la cavité palléale.

Le muscle adducteur unique comporte une partie d'apparence vitreuse (portion postérieure formée de fibres musculaires striées) qui permet la fermeture rapide des valves et une partie nacrée (antérieure, formée de fibres musculaires lisses) qui assure une fermeture prolongée.

Il existe deux branchies, composées chacune de deux lames, formées elles même de deux feuillets. Chez l'huitre, les bords dorsaux des feuillets réfléchis externes sont reliés au manteau, séparant la cavité palléale en chambre inhalante et exhalante. Cette situation n'existant pas chez la moule.

Deux paires de palpes labiaux entourent la bouche. Cette dernière débouche par un court oesophage dans l'estomac, entouré de la glande digestive. Dans l'estomac se trouve le stylet cristallin (sac de stylet cristallin) ; lui fait suite l'intestin qui se termine par le rectum et l'anus; ce dernier débouche au niveau de la partie postéro-dorsale du muscle adducteur.

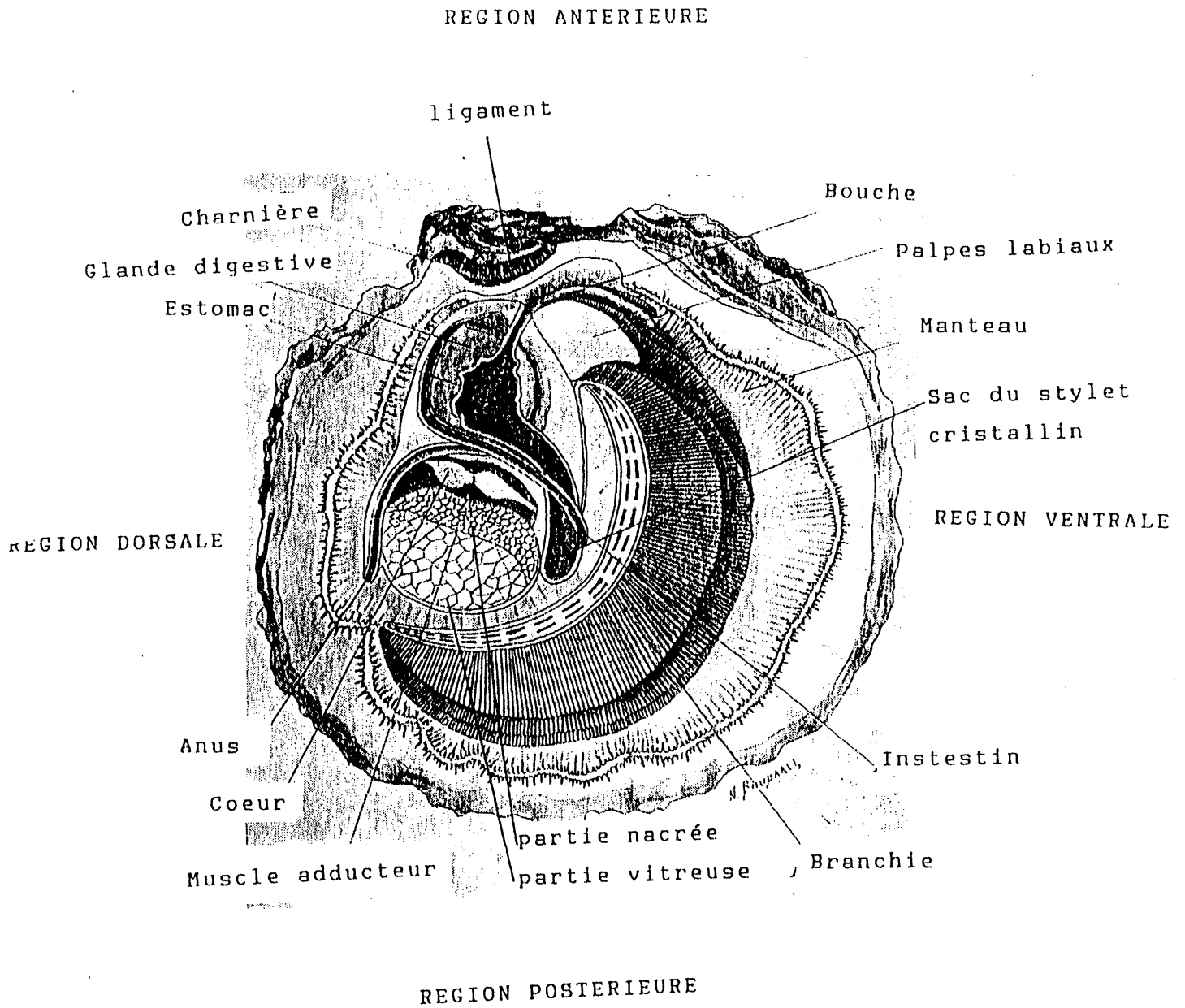


Figure 14: Anatomie de l'huître plate, *Ostrea edulis*. La partie droite du manteau a été enlevée.

Le coeur, placé contre le muscle adducteur, est situé dans la cavité péricardique. Il comprend deux oreillettes et un seul ventricule. Contrairement à la plupart des Bivalves, il n'est pas traversé par le rectum.

3.3.4 -L'huitre japonaise : *Crassostrea gigas* : (Figure 15)

□ La coquille :

Elle est allongée, irrégulière et dépourvue de dents, contrairement à *Ostrea edulis*. Les valves sont très inégales (valve gauche creuse, valve droite operculaire). La forme générale de la coquille dépend fortement du type de sol et du mode d'élevage utilisé.

Comme précédemment, il n'existe qu'une seule impression musculaire (muscle postérieur).

□ Masse viscérale :

L'organisation générale diffère peu de celle des huîtres du genre *Ostrea*. La partie vitreuse du muscle adducteur est plus développée chez les *Crassostrea sp.* ce qui leur permet, nous le verrons, de se débarrasser plus efficacement des pseudofèces, quand elles sont en présence d'une turbidité élevée.

Il existe une chambre promyale, qui est une expansion de la cavité palléale sur le côté droit uniquement, qui connecte chambre inhalante et chambre exhalante en amont du muscle adducteur. Cette particularité anatomique traduit encore une meilleure adaptation des *Crassostrea sp.* à des eaux plus turbides que les *Ostrea sp.*

Il existe aussi une différence essentielle entre les deux genres qui sera étudiée ultérieurement : les *Ostrea* sont larvipares, tandis que la fécondation est externe chez les *Crassostrea* (pas d'incubation de larve).

3.3.5 -La coque : *Cerastoderma edule* :

□ La coquille: (figure 16)

Cordiforme, elle est équivalve. Le ligament se situe du côté postéro-dorsal. La longueur atteint 40 mm, la hauteur 34 mm et la largeur 17 mm. Les valves sont convexes. Le bord ventral est crénelé.

La surface est ornée de 24 à 26 côtes rayonnantes, plus larges que leur intervalle. Les stries d'accroissement sont bien visibles.

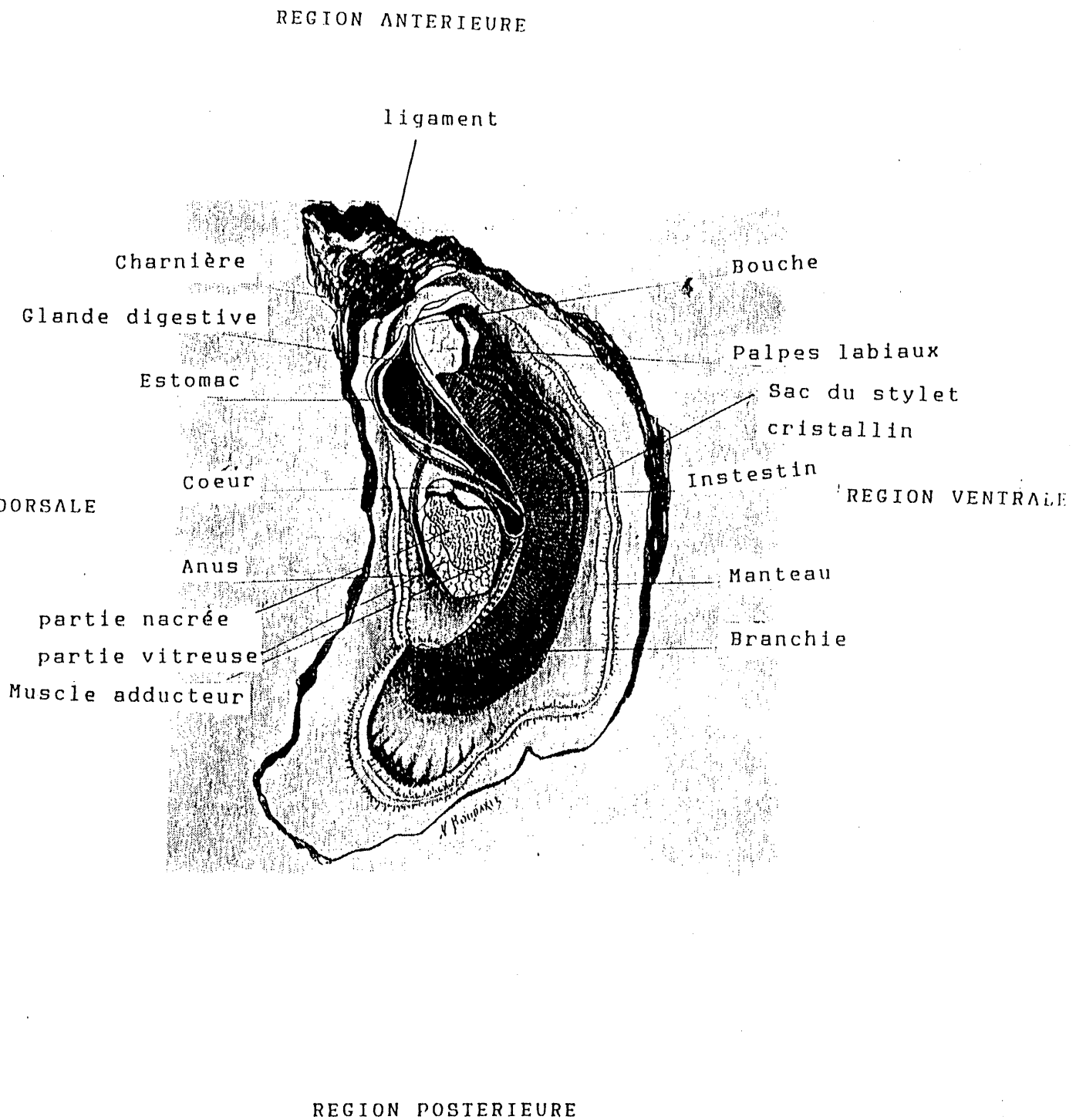


Figure 15: Anatomie de l'huître creuse, *Crassostrea gigas*. La partie droite du manteau a été enlevée.

La face interne porte l'empreinte des deux muscles adducteurs antérieur et postérieur, les deux étant réunis par la ligne palléale continue (siphons peu développés).

La charnière : chaque valve présente deux dents cardinales, inégales, divergentes, deux dents latérales antérieures et deux dents latérales postérieures. (figures 17A et 17B)

Le ligament, du côté externe de la charnière, se situe en arrière du sommet.

□ Masse viscérale : (figures 18A et B)

Le muscle adducteur antérieur est plus petit que le muscle adducteur postérieur.

Le manteau se soude dans la région postéro-ventrale pour former deux siphons dirigés vers l'arrière, d'un centimètre de long environ chez l'adulte.

Le siphon ventral permet le passage de l'eau dans la cavité palléale. Il est pourvu de nombreux petits tentacules. Il est ouvert en permanence.

Le siphon dorsal, un peu plus court, est le siphon exhalant qui permet le rejet de l'eau et des excréments. Il s'ouvre périodiquement.

L'extrémité des siphons porte des organes sensibles aux variations d'intensité lumineuse : les tentacules optiques qui portent les yeux. A l'apex des tentacules se trouvent des cellules ciliées qui sont des organes sensoriels (récepteurs olfactifs probablement).

Le pied, organe locomoteur, est long et coudé en son milieu.

A sa base, se trouve un rudiment de glande à byssus. Il peut être ramené en arrière par deux muscles rétracteurs qui s'insèrent au dessus des deux muscles adducteurs.

Les branchies sont reliées à la base de la masse viscérale par l'axe branchial.

La bouche est entourée de deux paires de palpes labiaux triangulaires. Lui fait suite l'oesophage, l'estomac avec le sac du stylet cristallin et relié aux diverticules de la glande digestive. De l'estomac part l'intestin qui décrit un trajet sinueux et traverse le ventricule pour déboucher à l'anus dans le siphon dorsal, au dessus du muscle adducteur postérieur.

Le coeur comprend deux oreillettes et un ventricule.

Le rein est constitué de deux glandes symétriques, placées en région dorsale à la base des branchies, au dessus du péricarde.

Les canaux excréteurs rénaux s'ouvrent à côté de l'ouverture des organes génitaux.

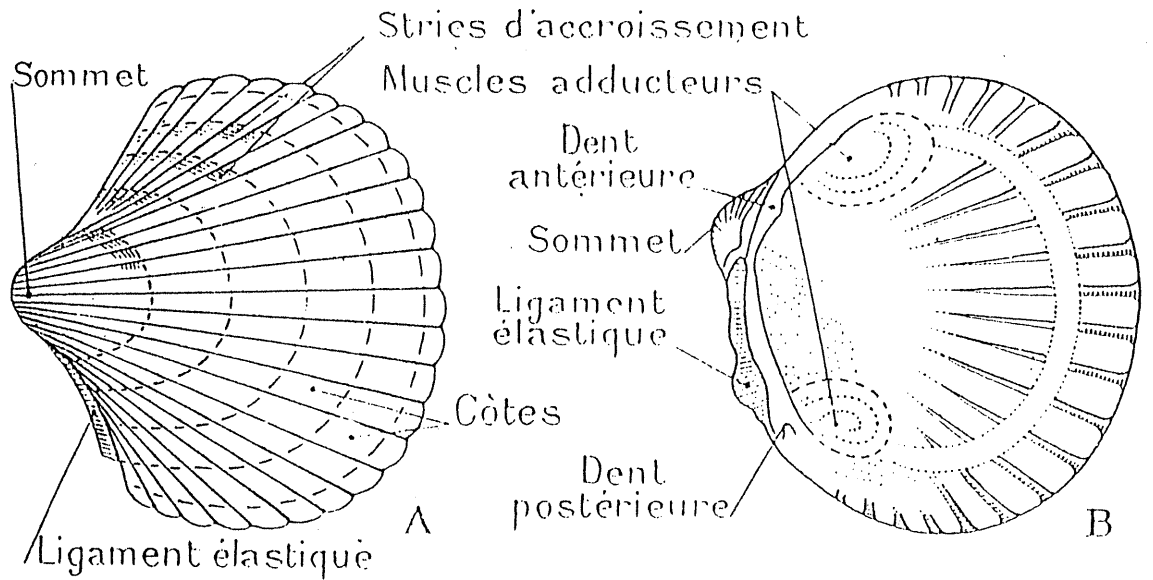


Figure 16: Morphologie de la coquille de *Cerastoderma edule*

A : Valve droite, vue externe

B : Valve gauche, vue interne

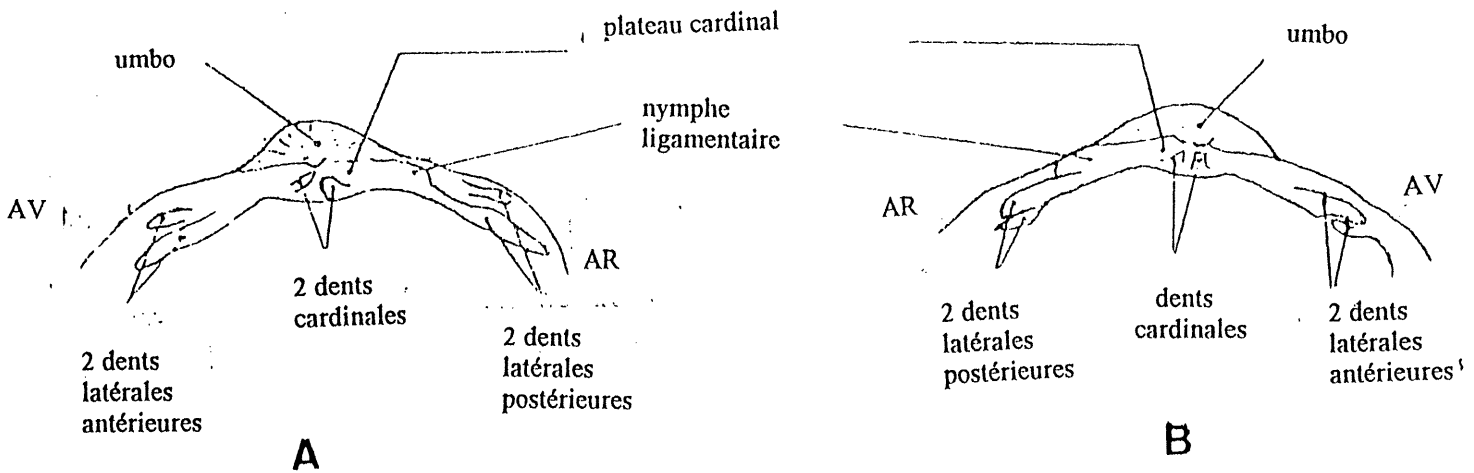


Figure 17: Shéma de la charnière de *Cerastoderma edule*

A : Valve droite, vue externe

B : Valve gauche, vue interne

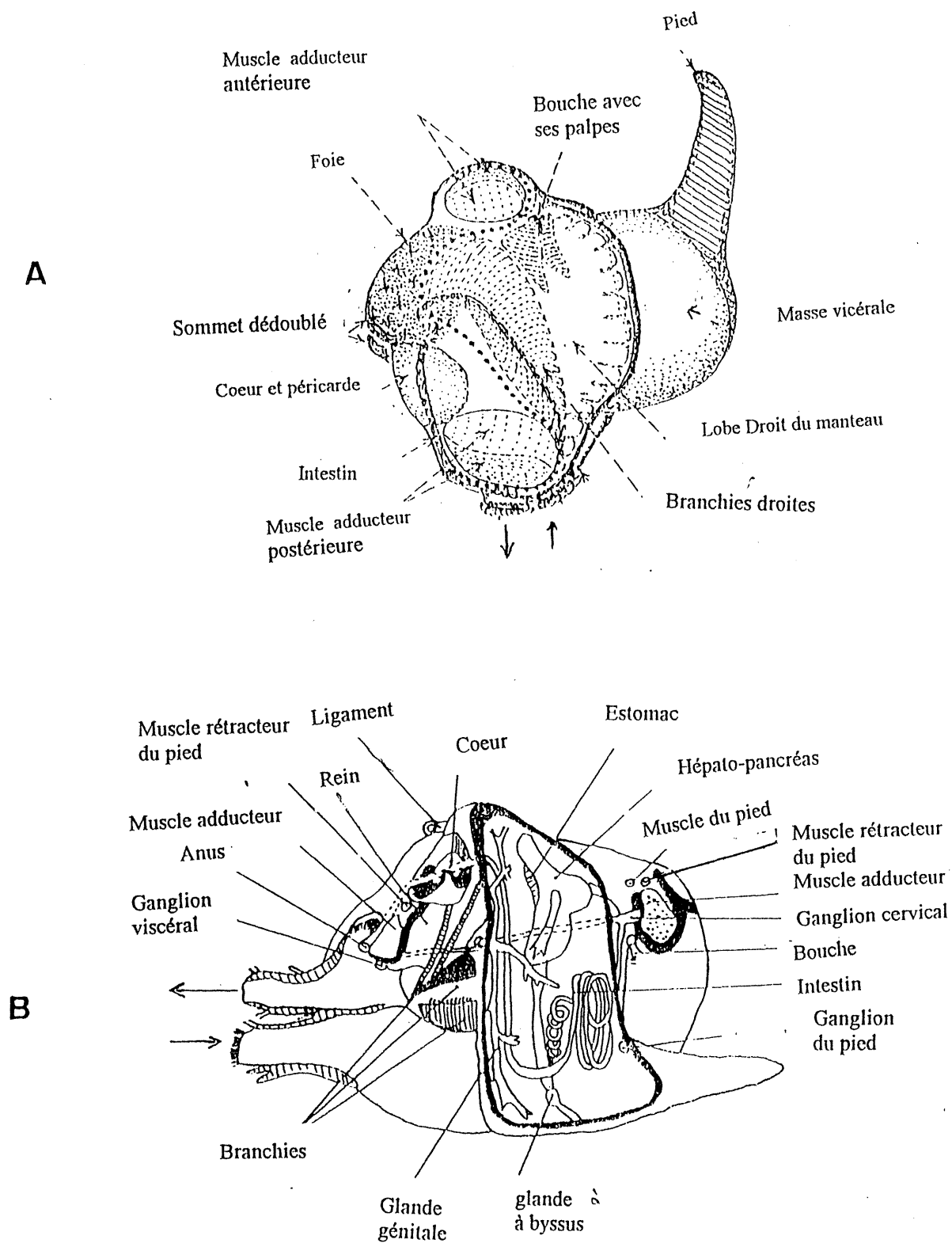


Figure 18: A : Morphologie externe de *Cerastoderma edule*. Animal extrait de sa coquille, vu du côté droit. La bouche, les palpes et les branchies sont vus à travers le lobe droit du manteau.

B : Anatomie interne de *Cerastoderma edule*

La gonade se présente sous la forme d'une grappe située à la surface et à la base du pied ; elle se ramifie dans la paroi du corps. La glande génitale débouche près du muscle rétracteur du pied.

3.3.6 -Les palourdes : *Ruditapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum* :

- Les différences entre les deux espèces.

Le tableau 3 établi par Gerard (1978) résume les principales différences observées entre la palourde européenne, *Ruditapes decussatus*, et la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*.

Certaines de ces différences sont illustrées sur la figure 19.

- La masse viscérale (figure : 20)

Les deux muscles adducteurs, antérieur et postérieur, sont égaux.

Le manteau est formé de deux lobes (lobe droit et lobe gauche) qui sont libres dans la région antérieure pour laisser passer le pied lorsque celui-ci se dilate. Ils se soudent en région postérieure pour créer les deux siphons, siphon inhalant situé ventralement et siphon exhalant, plus dorsal. Le bourrelet interne, de nature musculaire, s'insère le long de la ligne palléale, ménageant la présence d'un sinus palléal au niveau des siphons.

Les siphons, entièrement rétractables, portent à leur extrémité distale un nombre variable de couronnes tentaculaires. Sur le siphon inhalant, les tentacules sont longs, courbés vers l'avant et peuvent arrêter la pénétration des plus grosses particules indésirables. Sur le siphon exhalant, ils permettent de mieux canaliser l'eau au moment de son expulsion.

Chez *Ruditapes decussatus*, les siphons sont séparés sur toute leur longueur et ne portent que deux franges ciliaires. Chez *Ruditapes philippinarum*, la soudure est complète et les siphons sont solidaires sur les trois quarts de leur longueur ; ils portent trois couronnes de cils.

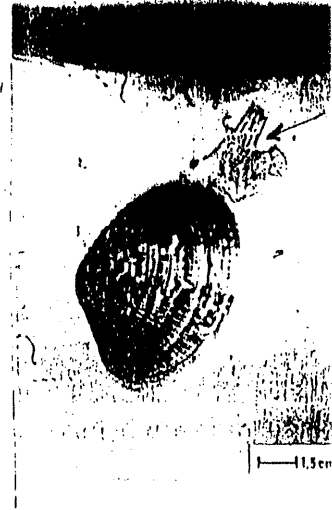
Le pied est très musculeux ; son volume et sa puissance sont en rapport avec le mode de vie fouisseur.

Le byssus et l'appareil byssogène n'existent que chez les Pédivéligère et au début du développement post-larvaire, ou l'animal est souvent fixé sur un gravier ou un fragment de coquille.

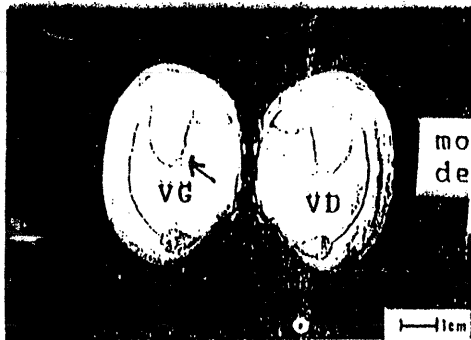
Il existe une paire de branchies symétriques de chaque côté du corps. Les branchies gauches et droites s'unissent par un septum en arrière du pied, divisant la cavité palléale en une chambre suprabranchiale et une chambre infrabranchiale.



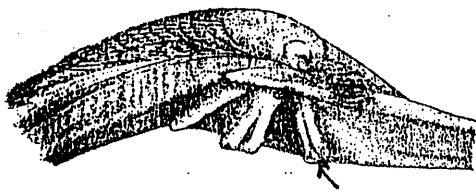
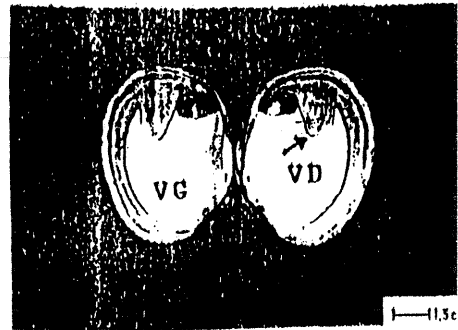
R. decussatus enfoncé dans un bloc de gélose mettant en évidence la position occupée normalement dans le sédiment



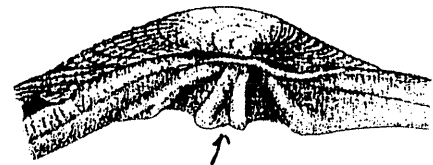
R. philippinarum enfoncé dans un bloc de gélose mettant en évidence la position occupée normalement dans le sédiment



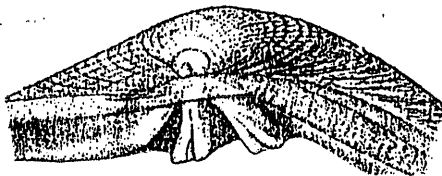
morphologie interne de la coquille



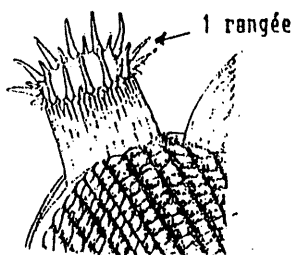
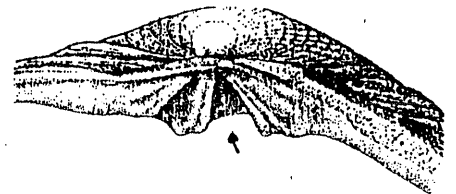
Valve gauche



Charnière



Valve droite



extrémité du siphon inhalant

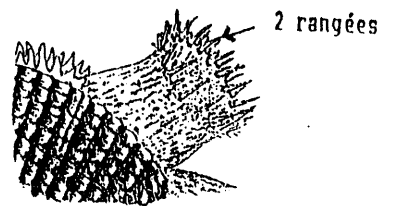


Figure 19: Principaux caractères distinctifs entre *Ruditapes decussatus* et *R. philippinarum* selon Gérard, 1978.

RUDITAPES DECUSSATUSRUDITAPES PHILIPPINARUMCoquille :

- La sculpture est fine et régulière sur toute le test . Les stries concentriques se renforcent dans la région antérieure et postérieure ou elles forment avec les stries rayonnantes les décussations caractéristiques.

- L'écusson est asymétrique et inexistant sur la valve droite .

- La charnière est composée de trois dents cardinales; les dents antérieures et postérieures sont symétriquement divergentes par rapport à la médiane.

- La dent antérieure de la valve gauche est le plus souvent plus ou moins bifide.

- Le sinus palléal atteint le plus souvent la milieu de la coquille et le dépasse parfois .

- La zone située sous l'aire ligamentaire est le plus souvent teintée de violet.

- La coloration externe des valves droite et gauche est toujours symétriques .

La coloration interne de la coquille passe du blanc crémeux au jaune pâle et parfois au bleu très pâle ou à l'orange .

- la sculpture est forte ; les stries rayonnantes sont très nettement marquées, sauf dans les régions entéro-dorsales et postéro-dorsale ou les stries concentriques dominant. Ces dernières sont le plus souvent inexistantes dans la région médio-ventrale .

-L'écusson est asymétrique mais visible sur les deux valves.

- La charnière est composée de trois dents cardinales; dans la valve droite les dents antérieures et postérieures ne sont pas symétriquement divergentes par rapport à la médiane .Il existe un large espace triangulaire entre la médiane et la postérieure, dans lequel vient se loger la dent médiane gauche

- La dent antérieure de la valve gauche dans la majorité des cas n'est pas bifide

- Le sinus palléal n'atteint pas le milieu de la coquille .

- la zone située sous l'aire ligamentaire ne présente pas de coloration qui tranche avec celle de l'intérieur de la coquille.

- La coloration externe des valves droite et gauche peut être asymétrique.

-L'intérieur de la coquille peut être blanc marron, violet, ou jaune. Ces trois dernières couleurs se localisent souvent à l'extérieur de la ligne palléal .

Parties molles :

-Les siphons sont séparés sur toute leur longueur .

-L' extrémité du siphon inhalant ne possède en général qu'une double rangée de tentacules .

- Les siphons son soudés sur les 3/4 de leur longueur .

L'extrémité du siphon inhalant possède trois rangées de tentacules.

Tableau 3 :Tableau synoptique permettant d'établir une distinction entres *Ruditapes decussatus* et *Ruditapes Philippinarum*. *

*sur la face dorsale de la coquille existent deux dépression, l'une en-avant des sommets, *la lunule*, à contour cordiforme l'autre allongée en arrière , *L'écusson* ou *corselet*, au fond de laquelle fait saillie le ligament.

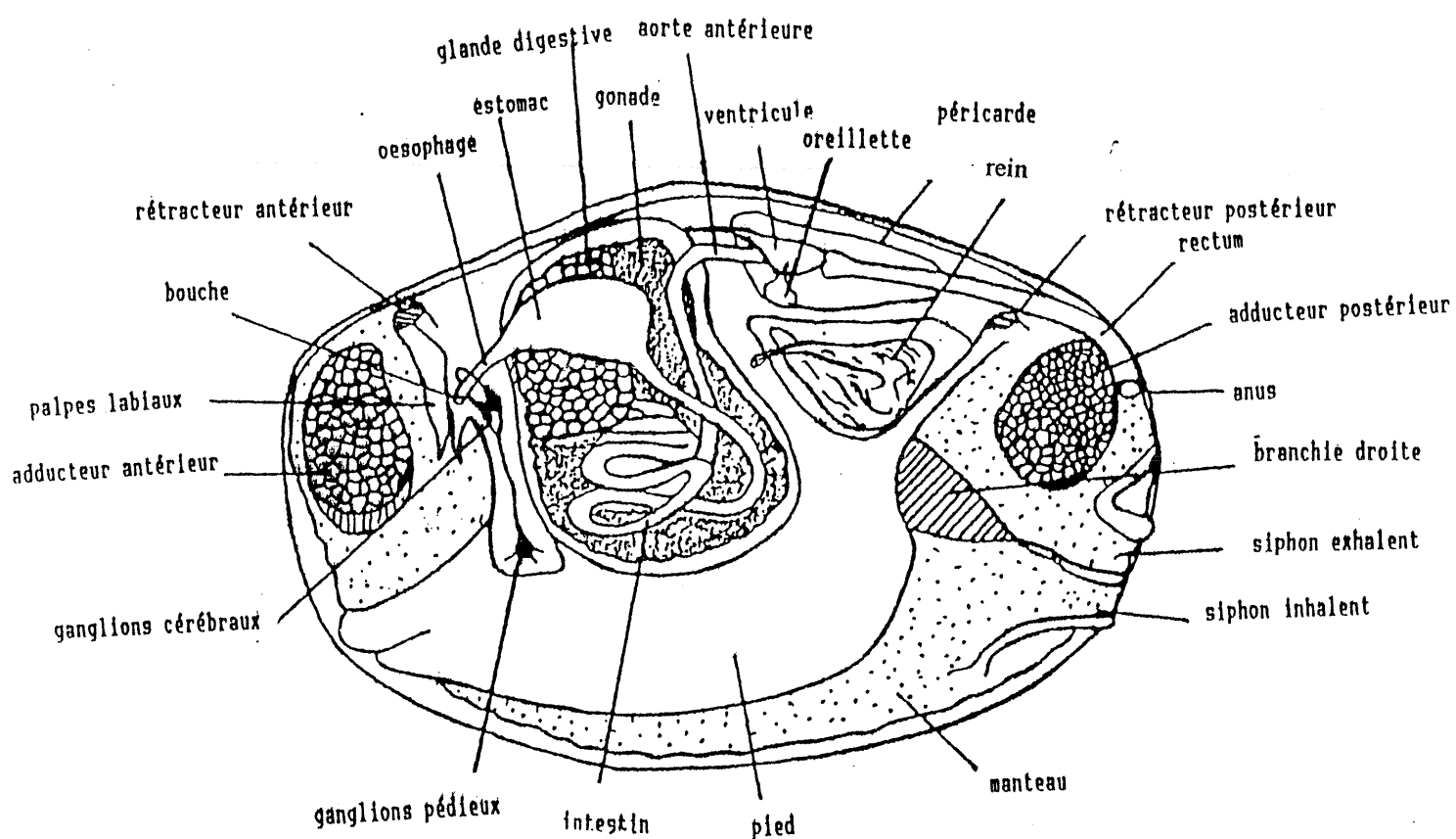


Figure 20: Anatomie interne de la palourde. La valve, le lobe palléal et la branchie gauche ont été enlevés, ainsi que les tissus qui recouvrent les organes.

La bouche est une simple ouverture transversale, située antérieurement au dessus du muscle adducteur ; elle est entourée de deux paires de palpes labiaux. Lui fait suite un oesophage qui débouche dans l'estomac, qui est pourvu d'un sac du stylet cristallin et reçoit les diverticules de la glande digestive.

L'intestin, long, forme quelques circonvolutions qui s'insinuent profondément dans la glande digestive et la gonade. Il quitte la masse viscérale par un rectum terminal qui traverse le ventricule cardiaque et débouche à l'anus dans le siphon exhalant.

L'appareil circulatoire est celui d'un Lamellibranche classique.

Le coeur (un ventricule et deux oreillettes) situé dorsalement, chasse le sang dans deux aortes, antérieure et postérieure, qui se ramifient en artères et artérioles pour aboutir dans les lacunes du tissu conjonctif dans lequel le sang circule librement avant d'être ramené au coeur.

L'appareil excréteur est constitué par le rein (ou organe de Bojanus) et les glandes péricardiques.

Le système nerveux comporte les trois paires de ganglions des lamellibranches : ganglions cérébraux, ganglions pédieux et ganglions viscéraux.

L'appareil reproducteur s'insinue à la surface et à la base du pied et il est très difficile de séparer le tissu gonadique de la masse viscérale et du pied. La gonade se déverse dans la cavité palléale, par un orifice, près du muscle rétracteur du pied. Les sexes sont séparés, bien qu'il existe un hermaphrodisme juvénile assez fréquent mais temporaire.

3.3.7 -La praire : *Venus verrucosa* :

□ La coquille: (figure 21)

La coquille est équivalve, le crochet est dirigé vers l'avant.

Les stries d'accroissement forment de véritables crêtes, les côtes sont moins saillantes.

Les dents de la charnière sont bien développées. On observe trois dents cardinales par valve. A la partie inférieure de la dent cardinale antérieure de la valve gauche, existe un petit tubercule, la dent latérale antérieure, qui correspond à une fossette de la valve droite.

Le sinus palléal est bien marqué. L'empreinte du muscle adducteur antérieur et du muscle adducteur postérieur sont de même importance.

□ Masse viscérale : (figure 22)

L'organisation générale est la même que celle de la palourde.

Venus verrucosa est aussi un bivalve fouisseur.

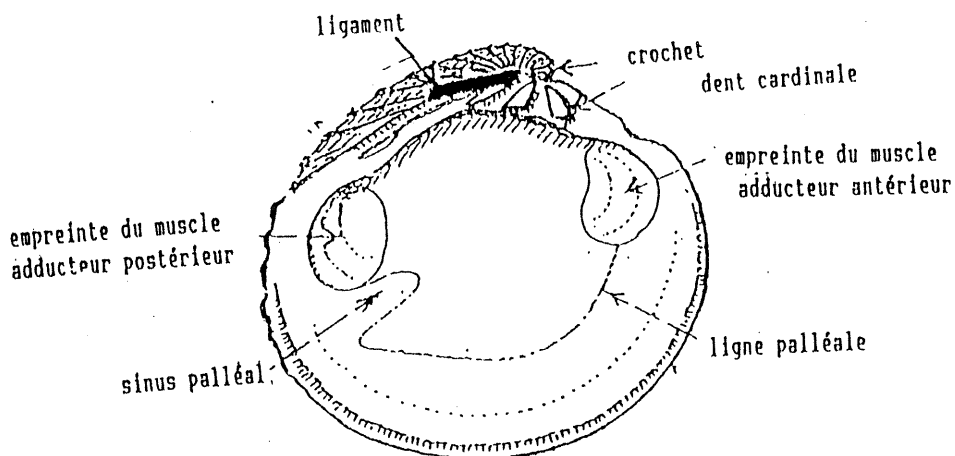
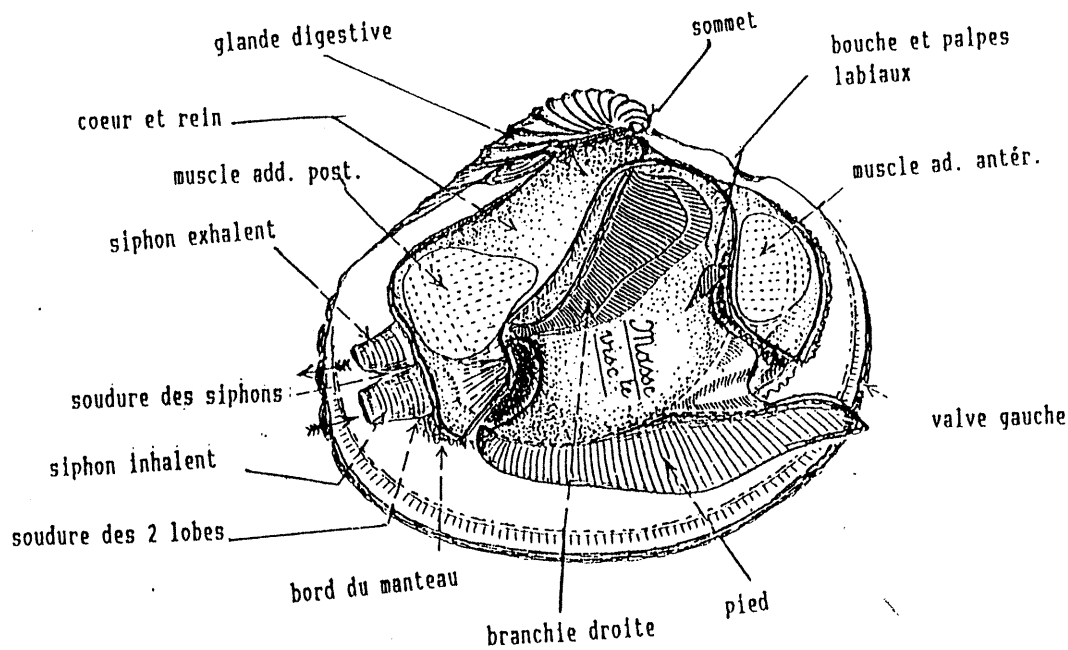


Figure 21: Valve gauche, face interne de la coquille de *Venus verrucosa*



A



B

Figure 22: *Venus verrucosa* A : animal vu du côté droit, après enlèvement de la valve droite et du lobe droit du manteau .
 B : animal vivant du côté droit

4- LA CLASSE DES GASTEROPODES :

Anatomie de quelques Gastéropodes d'intérêt commercial

4.1 - Caractères généraux:

Un pied aplati, en forme de sole, sert à la reptation.

La tête, bien développée, montre la bouche munie d'une radula et de tentacules sensorielles.

La masse viscérale, enroulée en hélice, est généralement protégée par une coquille univalve, également hélicoïde.

L'anatomie interne montre une dissymétrie qui résulte de modifications subies par la masse viscérale au cours du développement : flexion du tube digestif qui prend une forme de "U", puis torsion de la masse viscérale par rapport à la région céphalique. Ce phénomène de torsion, qui intéresse aussi le système nerveux, se produit pendant le stade larvaire.

Puis la masse viscérale s'enroule en hélice.

La classe des Gastéropodes comporte trois sous-classes :

▣ **la sous-classe des Prosobranches** : caractérisés par la position antérieure de la cavité palléale. Les branchies sont en avant du coeur. La chaîne nerveuse montre le croisement en "X" caractéristique. Les sexes sont séparés. C'est le seul groupe qui présente une importance commerciale.

▣ **la sous-classe des Pulmonés** : pas de branchie dans la cavité palléale, formes d'eau douce ou terrestre, ex : limace, escargot.

▣ **la sous-classe des Opisthobranches** : branchie unique en arrière du coeur, coquille réduite (ex : l'Aplysie), ne comportent aucune espèce d'intérêt commercial.

4.2 - Les prosobranches :

4.2.1 Caractères généraux :

Ce sont les Gastéropodes les plus typiques, à chaîne nerveuse croisée, dont les branchies sont situées en avant du coeur.

Les sexes sont généralement séparés. Presque tous présentent une coquille qui peut fermer par un opercule.

On les classe généralement d'après le degré de réduction des organes paires (oreillettes, branchies, reins), ce qui correspond à un caractère d'évolution.

CLASSE DES GASTEROPODES

SOUS-CLASSE DES STREPTONEURA (gastéropodes à nerfs croisés)
= (PROSOBRANCHIA : gastéropodes à deux branchies antérieures)

* Ordre des DIOTOCARDIA (coeur à deux oreillettes)

▪ Superfamille des PLEUROTOMARIACEA
(branchies paires)

- Famille des Haliotidae

Genre *Haliotis*

▪ Superfamille des PATELLACEA

- Famille des Patellidae

Genre *Patella*

* Ordre des MONOTOCARDIA (coeur à une oreillette)

* Sous-ordre des TAENIOGLOSSA (MESOGASTROPODE radula en ruban)

▪ Superfamille des LITTORINACEA

- Famille des Littorinidae

Sous-famille des Littorininae

Genre *Littorina*

* Sous-ordre des STENOGLOSSA (NEOGASTEROPODES radula étroite)

▪ Superfamille des BUCCINACEA

- Famille des Buccinidae

Genre *Buccinum*

Tableau 4 : Classification des Gastéropodes d'intérêt commercial (in G. Lindner, 1976, Guide des Coquillages marins)

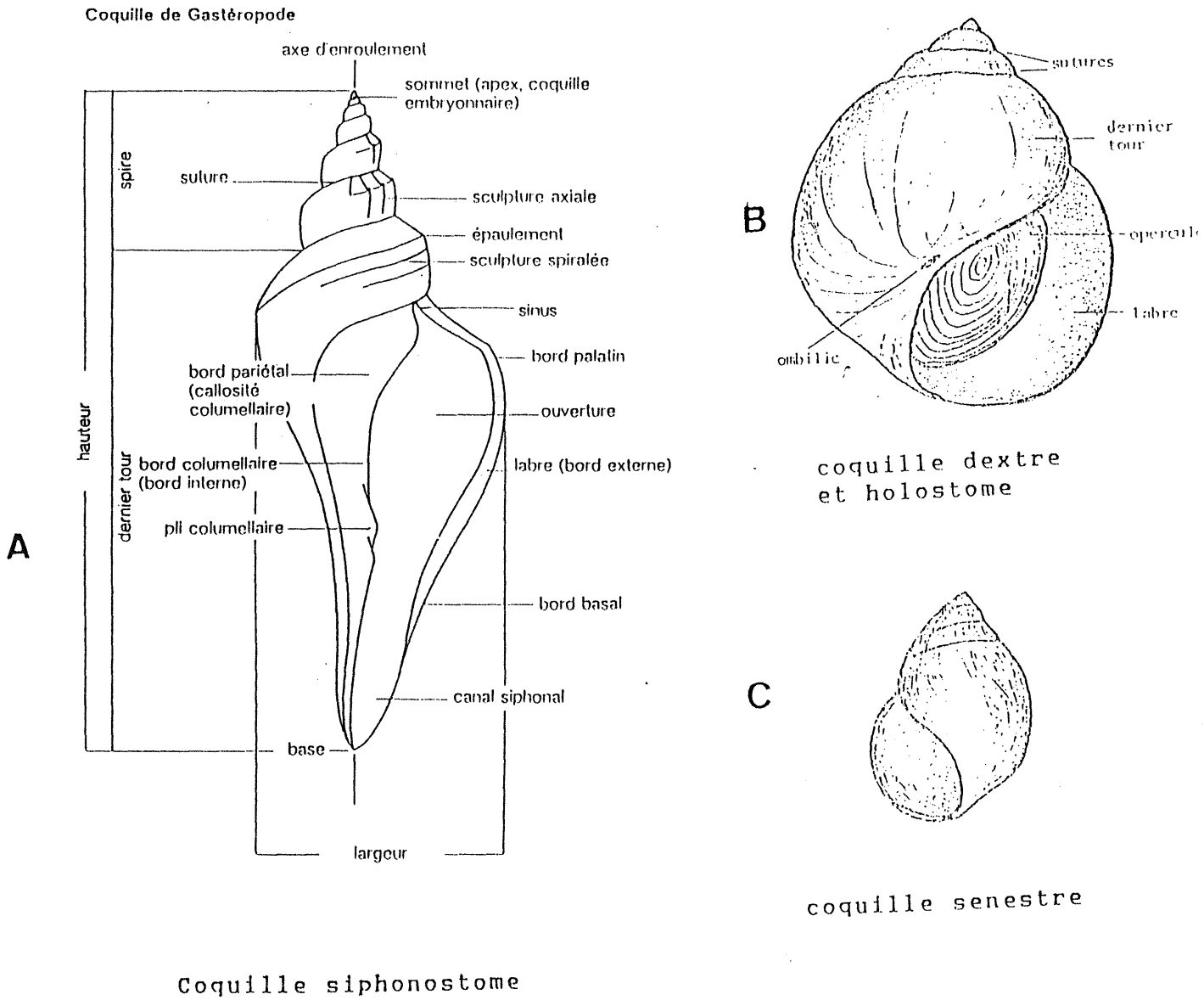


Figure 23: La coquille chez les mollusques gastéropodes

A : Coquille dextre siphonostome

B : Coquille dextre et holostome

C : Coquille senestre et holostome

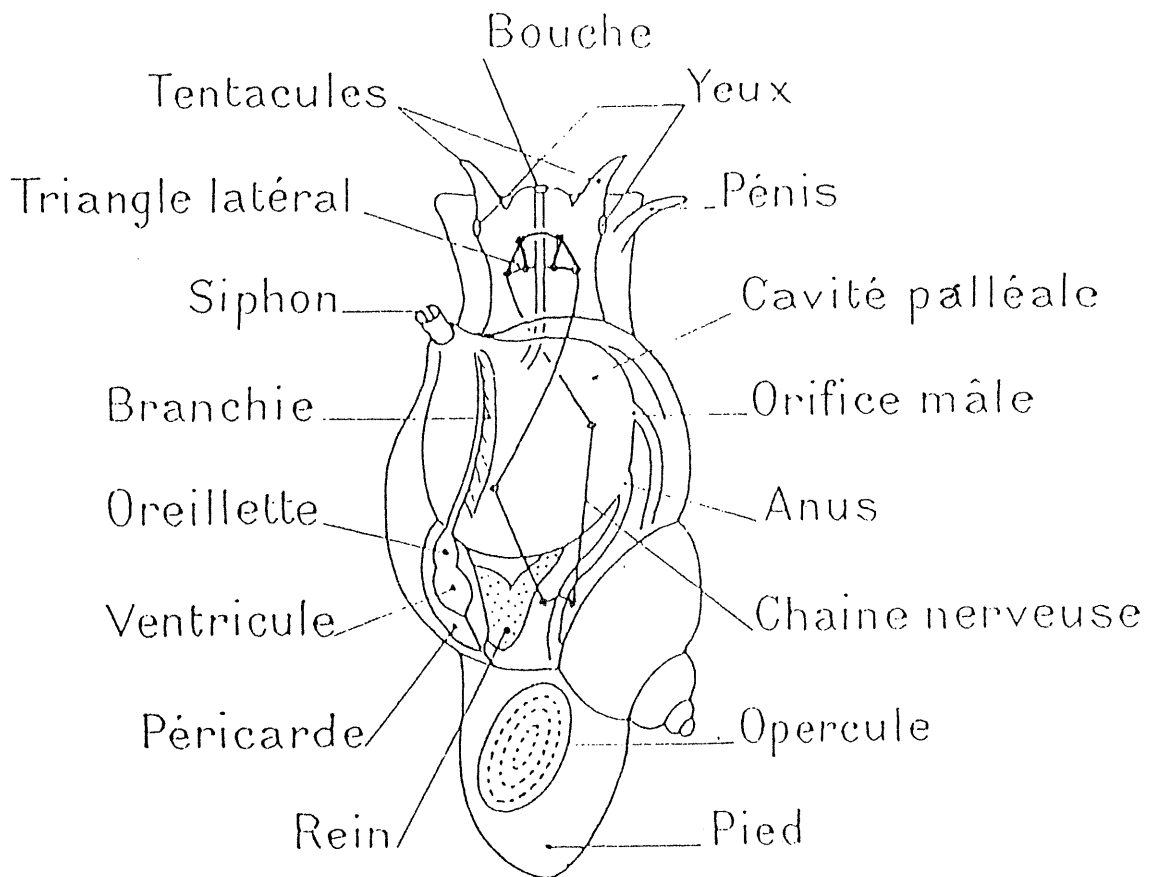


Figure 24: Organisation schématique d'un prosobranch mâle .

4.2.2 La coquille : (figure 23)

Pour décrire les différentes formes de coquilles, il existe une terminologie particulière, dont la connaissance est indispensable à la description des différents types.

La spire est formée de tours juxtaposés au niveau des lignes de suture. Le dernier tour délimite une ouverture dont le bord extérieur constitue le labre.

La columelle (axe autour duquel s'entourent les différents tours) peut être pleine ou creuse. Dans ce dernier cas, elle s'ouvre alors au niveau de l'ombilic (figure 23b).

L'ouverture peut être circulaire, sans échancrure (holostome, figure 23b), ou présenter un canal siphonal (siphonostome, figure 23a).

La coquille est en général dextre (enroulement de gauche à droite (figure 23a et 23b) ou dans le cas contraire senestre (figure 23c).

4.2.3 - Organisation interne :

La figure 24 présente l'organisation schématique d'un Prosobranché.

On distingue :

▣ **Les Diotocardes**, qui ont un cœur avec deux oreillettes flanquant le ventricule qui est traversé par le rectum. Il y a deux reins. Les branchies sont bipectinées (portant deux rangées latérales de filaments).

Les plus primitifs (l'Haliotis par exemple), caractérisés par les orifices de la coquille, présentent deux branchies très inégales et deux reins très inégaux.

▣ **Les Hétérocardes** qui n'ont qu'une seule oreillette et deux reins, situés tous les deux à gauche du péricarde, c'est la patelle qui sera décrite ultérieurement.

▣ **Les Monotocardes** qui n'ont qu'une seule oreillette, un seul rein et une seule branchie. Ils possèdent un organe d'accouplement, la littorine par exemple, et le Buccin qui est carnivore et dont la bouche s'ouvre au sommet d'une trompe protractile.

4.3 - Quelques gastéropodes d'intérêt commercial :

Le tableau 4 précise la classification des principaux Gastéropodes d'intérêt commercial.

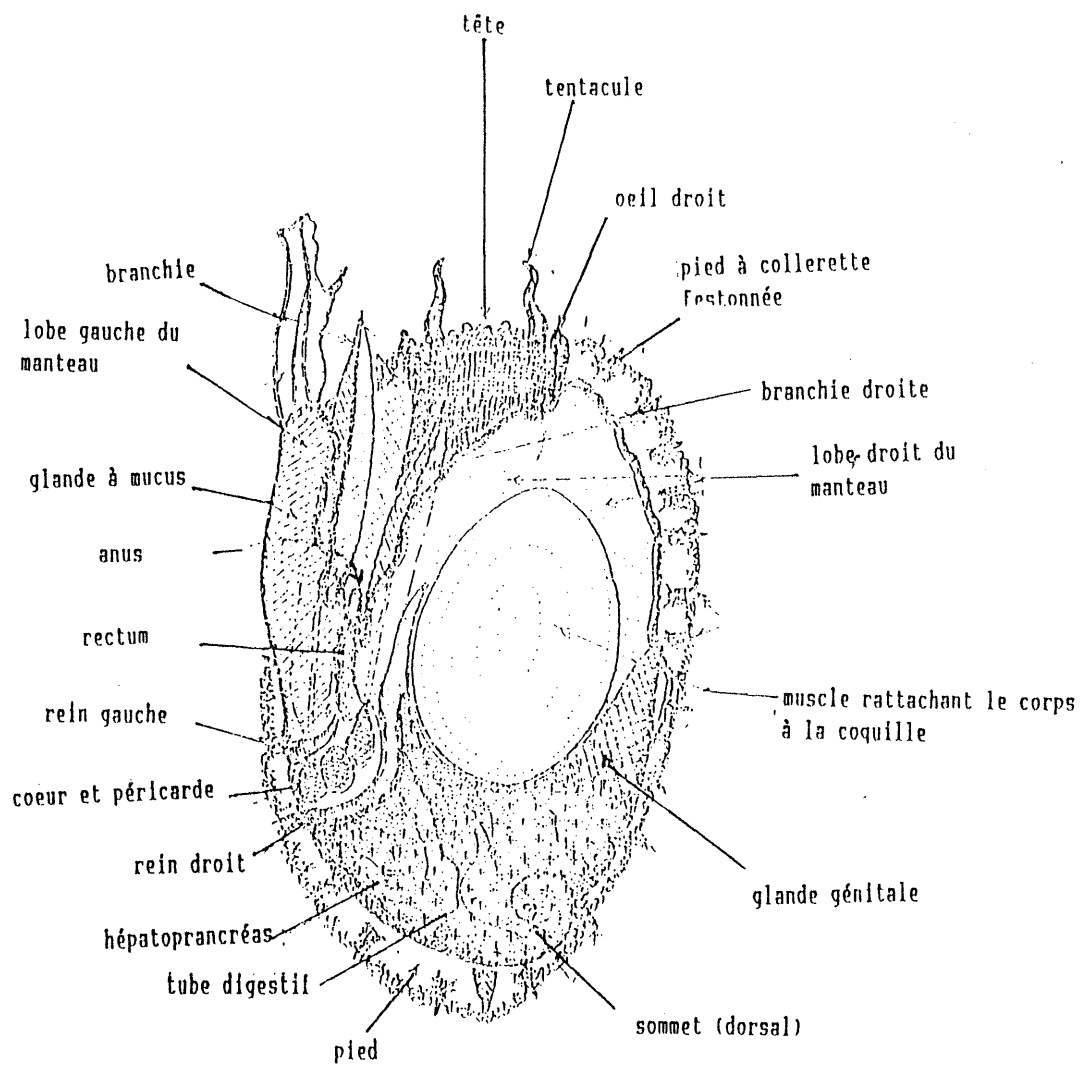


Figure 25: *Haliotis* extrait de sacoquille.

4.3.1 -L ' ormeau : *Haliotis tuberculata* :

▣ - La coquille :

La coquille est large, le dernier tour est très développé. Il présente une série d'orifices correspondant au déplacement de la fente pleurotomarienne (échancrure de la coquille facilitant la sortie de l'eau de la cavité palléale chez les formes primitives) au cours de la croissance.

La couche lamelleuse interne est superbement nacrée

▣ La masse viscérale :(figure 25)

Un muscle rétracteur puissant rattache le corps à la coquille.

Le corps présente une tête distincte qui porte la bouche. La tête est pourvue de deux tentacules antérieures et de deux pédoncules oculaires, postérieurs par rapport aux précédents.

A la bouche fait suite le pharynx qui contient deux mâchoires chitineuses et une râpe buccale puissante, la radula (figure 26A et B); s'y déversent deux glandes salivaires.

La radula est engendrée par une glande en forme de poche, son extrémité antérieure dans le pharynx repose sur des cartilages et des muscles qui la font mouvoir pour râper les aliments. Elle s'use mais est régénérée au fur et à mesure par la poche génératrice.

Le Nombre et la disposition des dents de la radula sont utilisés pour la détermination des Gastéropodes.

L'anus et les branchies sont dirigées vers l'avant (figure 24). L'anus se trouve au sommet d'une papille saillante, allongée entre les lobes du manteau et la base des branchies.

Les deux branchies, en forme de plume, sont inégales, de même que les deux reins.

Le pied est pourvu ventralement d'une sole aplatie sur laquelle l'animal peut ramper.

Le pied est doublé ventralement par une collerette garnie de petits tentacules verts.

Les sexes sont séparés. La gonade enveloppe la glande digestive, dans l'appendice conique situé sur le côté droit de l'animal. Quand elle est bien développée, elle envahit le côté gauche jusqu'à la branchie en longeant le muscle rétracteur sous la masse viscérale.

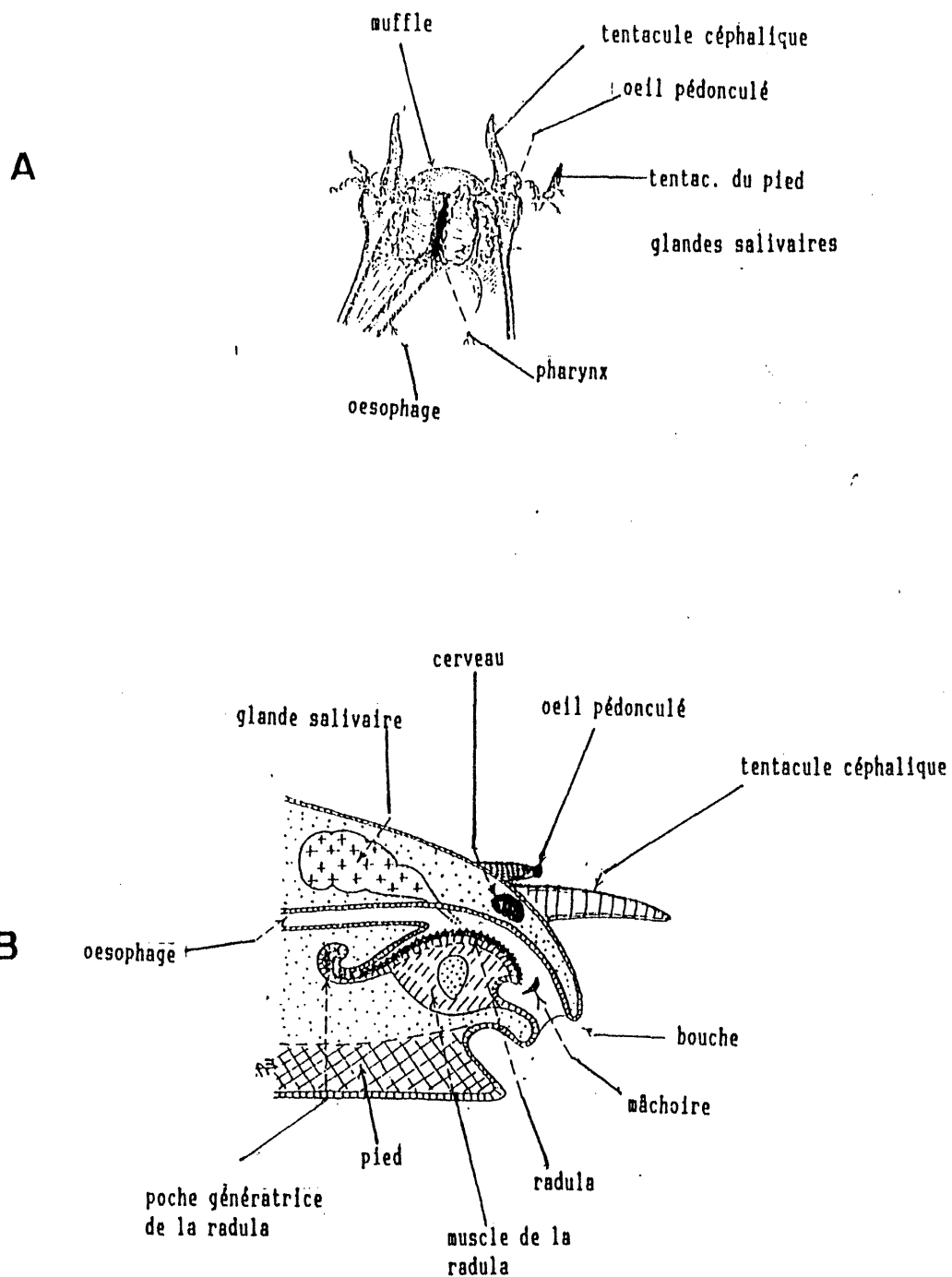


Figure 26: *Haliotis* A : Tête disséquée pour montrer le pharynx .

B : Coupe schématique de la tête au niveau du pharynx .

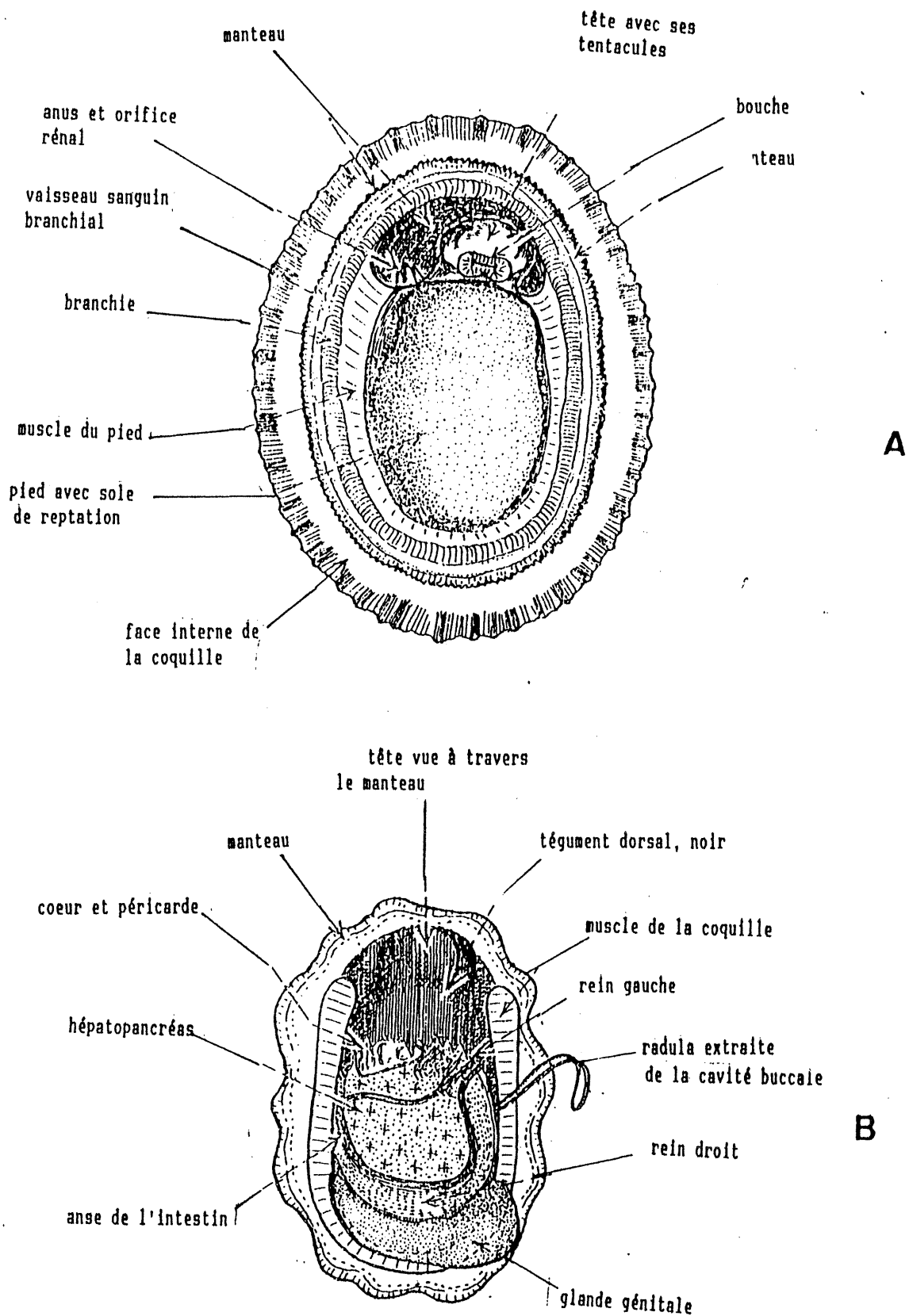


Figure 27: A : Patelle face ventrale

B : Patelle face ventrale de l'animal extrait de sa coquille. La partie supérieure du manteau a été en partie enlevée.

4.3.2 -La patelle : *Patella vulgata* :

□- La coquille :

Chez l'animal très jeune, la coquille est formée d'un petit tortillon hélicoïdal, dextre, auquel fait suite un dernier tour beaucoup plus développé, en forme de chapeau chinois. Par la suite, le tortillon se détache, ne reste que le dernier tour, en forme de cône surbaissé.

La face externe présente des côtes rayonnantes et des stries d'accroissement. La face interne est tapissée d'une couche lamelleuse faiblement nacrée.

L'insertion du muscle rétracteur a la forme d'un fer à cheval ouvert vers l'avant.

□ Masse viscérale :(figure 27A et B)

Le manteau n'abrite pas de branchies ; celles-ci sont remplacées par des branchies accessoires en forme de papilles, disposées en cercle autour de la base du pied.

Il existe deux reins très inégaux : le rein droit est très développé, le gauche, au contraire, est très réduit.

La radula est un long ruban garni de dents chitineuses.

Les sexes sont séparés et la fécondation est externe. Formation d'une larve trochophore.

4.3.3 -La littorine : *Littorina littorea* :

□ La coquille :(figure 28)

Elle s'enroule autour d'un axe calcaire, la columelle ; la coquille est dextre.

L'orifice est arrondi (holostome). Il existe un opercule chitineux.

La surface externe présente des stries d'accroissement et des côtes longitudinales.

□ Masse viscérale :(figure 29)

La tête montre un mufle terminé par la bouche, une paire de tentacules et une paire d'yeux non pédonculés.

Chez le mâle, juste en arrière de l'oeil droit, se trouve un pénis.

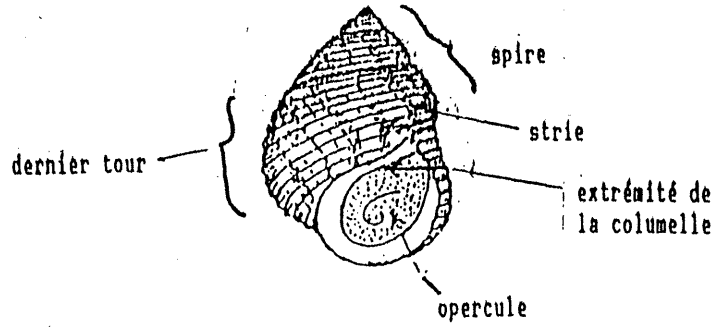


Figure 28: La coquille de *Littorina littorea*

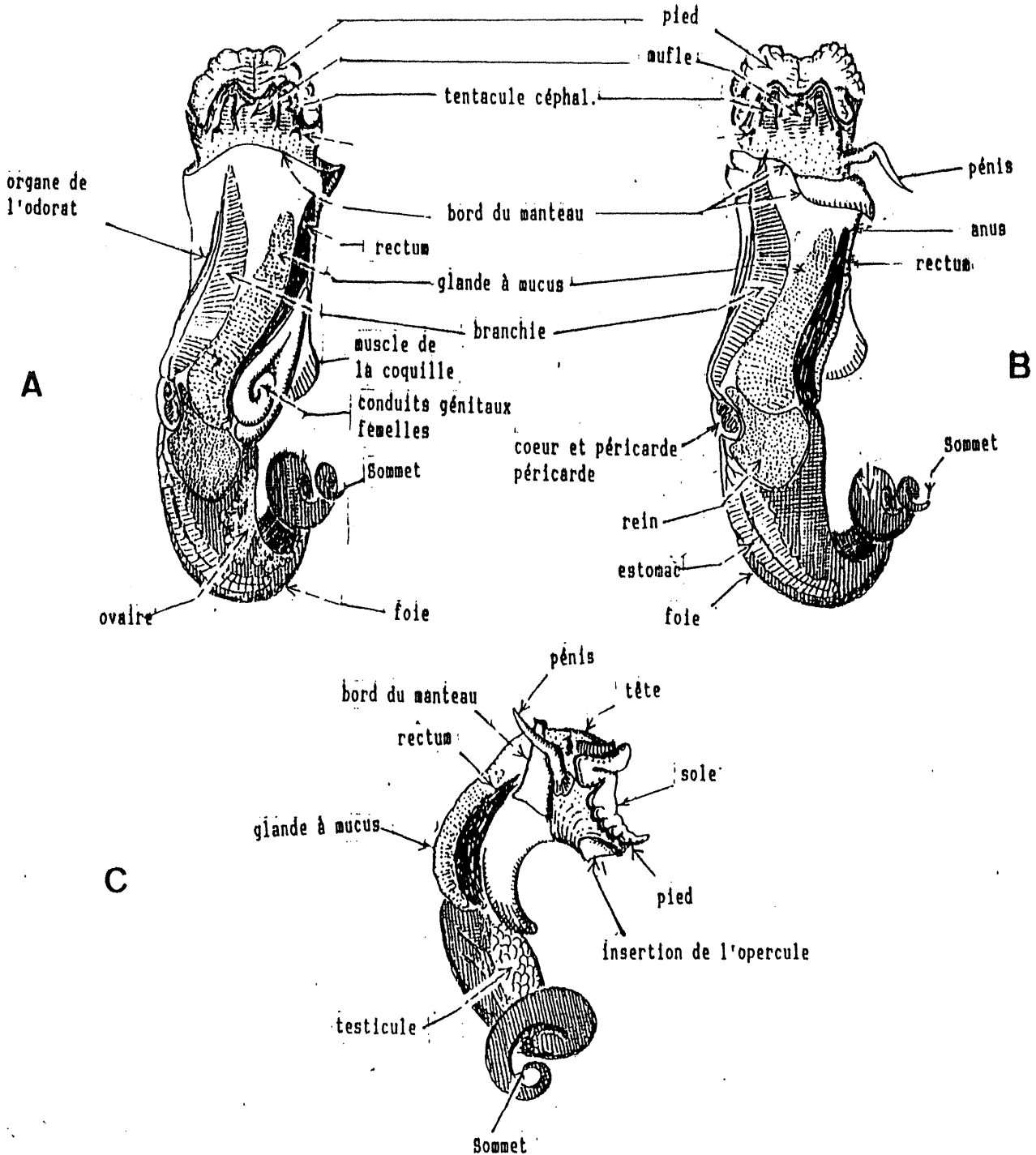


Figure 29: *Littorina littorea* A : Femelle extraite de sa coquille
 B et C : Mâle extrait de sa coquille

Le pied est bien visible avec sa sole de reptation ; sa face dorsale porte l'opercule, ce dernier ferme l'orifice de la coquille quand le pied est rétracté.

Le manteau, en un seul lobe, abrite la branchie unique (c'est la branchie gauche).

A droite de la branchie, les lobes du manteau contiennent une glande à mucus blanchâtre, très volumineuse ; à gauche, on peut observer l'organe de l'odorat.

L'axe de la branchie aboutit au coeur, formé d'une oreillette et d'un ventricule, et logé dans le péricarde. Le sang oxygéné va de la branchie au coeur. Le coeur l'envoie aux lacunes des organes et il est repris par le système veineux qui le renvoie à la branchie.

Le péricarde est flanqué d'un rein unique (c'est le rein gauche, après la rotation de la masse viscérale).

Le rein droit s'est transformé pour constituer une partie des conduits génitaux femelles ; il fait défaut chez le mâle.

Le tortillon est occupé par la glande digestive brune, l'estomac et la glande génitale qui est unique (ovaire ou testicule).

Chez le mâle, les conduits génitaux aboutissent au pénis.

Chez la femelle au contraire, les conduits génitaux sont très développés, ils sont formés par la transformation du rein droit et se situent à proximité du rectum.

Le rectum aboutit à l'anus, à proximité de la base de la tête.

Si on fend longitudinalement la tête et le pied selon le plan de symétrie, on observe le pharynx, l'oesophage et la glande salivaire ainsi que la radula, ruban étroit et allongé garni de dents chitineuses. Son extrémité antérieure fait saillie dans le pharynx et sert à râper les aliments.

5 - CLASSE DES CEPHALOPODES - Anatomie de la seiche -

5.1 - Caractères généraux :

Ce sont les Mollusques les plus évolués. Néanmoins, ils conservent les caractéristiques que l'on retrouve chez les Mollusques typiques : symétrie bilatérale, coelome bien développé, cavité génitale en relation avec l'appareil excréteur. Ils sont nageurs.

Rappelons que les bords du pied entourent complètement la tête et sont divisés en tentacules à rôle préhensile. Une autre partie du pied forme l'entonnoir qui sert à la sortie de l'eau de la cavité palléale.

Les organes des sens sont bien développés, les yeux en particulier.

L'appareil masticateur est puissant. La coquille peut être externe (divisée en loges successives), réduite et recouverte par le manteau ou absente.

La classe des Céphalopodes se divise en deux sous-classes :

5.1.1 - Sous-classe des Tétrabranchiaux :

Ils possèdent deux paires de branchies (ex : le nautilus) ;

5.2.2 - Sous-classe des Dibranchiaux :

Ils possèdent une seule paire de branchies

☐ Ordre des Décapodes :

- dix bras
- entonnoir fixé au manteau par deux boutons-pression
- coquille toujours présente, une nageoire

exemple : sépioles, seiches, calmars

☐ Ordre des Octopodes :

- huit bras
- coquille rudimentaire ou absente
- entonnoir sans bouton-pression
- coeur hors du péricarde
- pas de nageoire, sédentaire

exemple : poulpes, pieuvres

5.2- Etude de la seiche, *Sepia officinalis*

Cet animal de la zone littorale atteint 20 à 30 cm de long.

5.2.1 - Morphologie externe :

Le corps se divise en deux parties, séparées par un sillon (figure 30A et B)

☐ la partie antérieure, avec :

- Deux yeux, une couronne de huit bras buccaux portant des ventouses sur la face interne. Au centre s'ouvre la bouche. Cette région correspond à la soudure de la tête et du pied (Céphalopode).

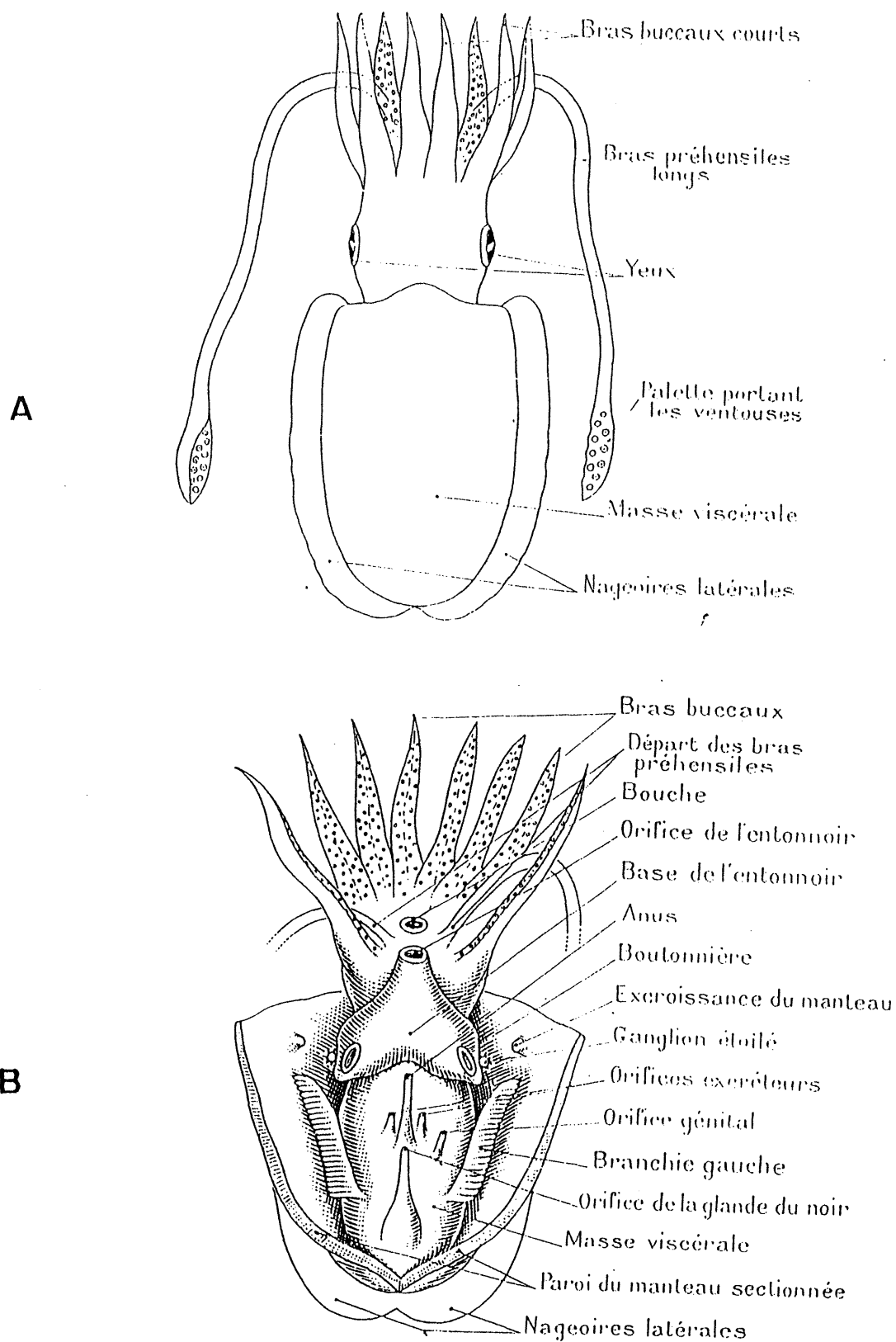


Figure 30: La seiche *Sepia officinalis*

A : Morphologie externe de la seiche, face dorsale

B : Morphologie interne de la seiche : vue face ventrale, la cavité palléale étant ouverte longitudinalement .

- Deux tentacules longs à ventouses sur la face interne de leur extrémité dilatée en palette. Le tentacule ventral gauche, à base finement plissée est le bras hectocothyle qui joue un rôle dans l'accouplement.

- Ventralement, un entonnoir est présent.

□ La masse viscérale :

Elle est entourée entièrement par le manteau qui présente deux nageoires latérales. Il limite la cavité palléale ventralement par rapport à la masse viscérale.

La cavité palléale communique avec l'extérieur par la fente palléale, comprise entre le bord libre du manteau et la base ventrale de l'entonnoir, c'est l'orifice inhalant dont l'ouverture est munie d'un système du type "bouton-pression".

L'eau ressort par l'entonnoir, la fente palléale se fermant, l'expulsion de l'eau par réaction provoque le déplacement rapide de l'animal vers l'arrière.

Si on fend le manteau (figure 30 B), on observe dans la cavité palléale :

- deux branchies
- le rectum et l'anus
- les deux uretères et les orifices excréteurs,
- à gauche, un seul pore génital
- par transparence, deux ganglions nerveux volumineux (ganglions étoilés)
- l'orifice de la glande du noir.

5.2.2 - La coquille :

Pour l'observer, il faut fendre les téguments de la face dorsale, c'est l'os de seiche.

La coquille est externe chez l'embryon, mais le manteau émet deux lobes qui la recouvrent ultérieurement.

5.3.3 - Organisation interne (figure 31)

□ L'appareil digestif :

Le tube digestif débute par un bulbe buccal, muni de deux pièces chitineuses, le bec de perroquet, formé d'une mâchoire supérieure et d'une mâchoire inférieure.

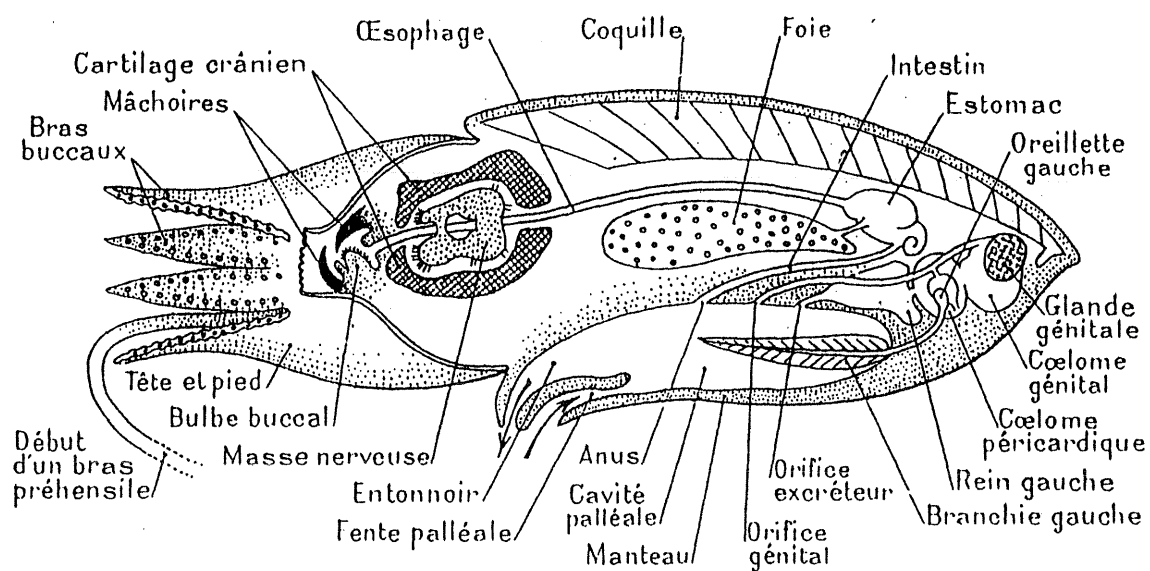


Figure 31: Coupe longitudinale de la seiche, montrant la disposition des principaux organes .

Dans la cavité buccale, en arrière du bec de perroquet, se situe la radula, courte, formée de rangées latérales de sept dents chitineuses. Dans la bouche se déverse le canal salivaire.

L'oesophage, long, étroit et rectiligne traverse la tête et la moitié antérieure du tronc.

Lui fait suite un volumineux estomac avec un caecum pylorique spiralé, puis l'intestin qui se déverse vers l'avant de la cavité palléale, après avoir reçu le canal du noir.

Outre les glandes salivaires et leur canal unique, les glandes digestives comprennent :

- le foie formé de deux lobes volumineux et deux canaux hépatiques.
- le pancréas formé de nombreux tubes glandulaires recouvrant le foie.

□ Appareil circulatoire et excréteur :

Le coeur comprend un ventricule central et deux oreillettes latérales. Chaque oreillette reçoit le sang oxygéné de la branchie par une veine branchiale. Le sang est alors chassé par le ventricule dans les artères. Le coeur ne contient donc que du sang oxygéné (présence d'hémocyanine).

A la base de chaque branchie se situe un "coeur branchial".

De chaque côté, sur le parcours des gros troncs veineux qui aboutissent au coeur branchial se situe le rein. Chaque rein se déverse par un sac urinaire dans la cavité palléale au niveau d'un orifice urinaire.

Un sac médian entoure le coeur, c'est le péricarde.

Il faut préciser que le raccord entre le système artériel et le système veineux se fait principalement au niveau des lacunes.

□ L'appareil reproducteur :

La gonade, impaire dans les deux sexes, occupe une région postérieure de la masse viscérale.

Le gonoducte (oviduce ou spermiducte) est situé à gauche. Il est toujours accompagné d'annexes :

- chez la femelle : la glande de l'albumine
- chez le mâle : la vésicule séminale, la glande muqueuse, la prostate et la poche de Needham.

Chez le mâle, les spermatozoïdes libérés par le testicule se rassemblent dans la vésicule séminale. Accompagnés d'une sécrétion muqueuse, ils sont enfermés dans un étui cylindrique : le spermatophore. Ces derniers s'accumulent dans la poche de Needham.

Au cours de l'accouplement, le mâle prélève les spermatophores à l'aide de son bras hectocotyle et les dépose dans la cavité palléale femelle où les spermatozoïdes sont libérés.

Les oeufs, entourés d'abondantes réserves et protégés par une coque parcheminée sont accrochés aux algues ("raisins de mer").

Le développement s'accomplit entièrement dans l'oeuf.

□ Le système nerveux :

Le "crâne" de nature cartilagineuse, protège un véritable centre nerveux qui comprend :

- vers le haut, les ganglions cérébroïdes avec le nerf optique ;
- vers le bas et l'avant, les ganglions pédieux (avec les nerfs des tentacules et l'entonnoir) ;
- vers le bas et vers l'arrière, les ganglions pleuro-viscéraux auxquels se rattachent les nerfs palléaux (ganglions étoilés) et les nerfs viscéraux.

Les yeux de la seiche, volumineux, sont très perfectionnés et rappellent, par leur aspect d'ensemble, les yeux des vertébrés.

DEUXIEME PARTIE : NUTRITION, RESPIRATION ET EXCRETION

CHEZ LES BIVALVES

1 - INTRODUCTION :

A l'exception des Pectinidés qui sont susceptibles nous le savons de se déplacer, la plupart des lamellibranches 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 enfin, vivent enfouis dans le sédiment (palourdes, coques).

Ces types de vie impliquent un mode particulier de collecte des aliments. Les Bivalves sont dépourvus de tout appareil buccal permettant le broyage ou le broutage (radula, bec de perroquet). Ils ne peuvent se nourrir qu'en captant les particules ou les éléments présents dans l'eau. Ce sont essentiellement des **microphages** ou des **planctonophages**, au sens large du terme.

Ainsi, les lamellibranches 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 principales fonctions (nutrition, respiration, excrétion) dépendent donc de l'importance de ce courant qui traverse le Bivalve.

2 - NUTRITION :

2.1 - Débit palléal - taux de filtration:

2.1.1 - Débit palléal, mécanismes entrant en jeu :

□ Définition :

Le **débit palléal**, ou **taux de pompage**, est le débit d'eau qui transite dans la cavité palléale du Bivalve pendant l'unité de temps. Il s'exprime en ml ou litre par heure.

Cette valeur n'est accessible que par mesure directe. Le volume d'eau déplacé est canalisé par un manchon en caoutchouc qui enrobe la partie postéro-latérale exhalante de l'huître. Dans le cas des Bivalves siphonnés, une canule permet de recueillir l'eau de mer qui est expulsée du siphon exhalant.

En effet, les méthodes indirectes (basées sur les mesures comparatives entre concentrations soit en substances inertes - colorants, particules diverses - soit en cellules algales de culture, en fonction du temps), permettent, nous le verrons d'évaluer le **taux de filtration**.

La différence entre ces deux notions, taux de pompage et taux de filtration, n'est pas toujours faite par les différents auteurs.

□ Mécanismes entrant en jeu :

- Rôle du ligament et du muscle adducteur

Le ligament joue un rôle passif tandis que le muscle adducteur joue un rôle actif. Leur action combinée permet l'adaptation de l'amplitude d'ouverture des valves à l'importance du courant inhalé.

Il existe une relation étroite entre les différents types d'**activité valvaire** observés par enregistrement des mouvements des valves, et l'importance du courant transporté.

Ainsi l'étude de l'activité valvaire des Bivalves peut donner des indications sur leur comportement et sur leur réaction aux conditions de milieu (détection d'éventuelles perturbations).

- Rôle du manteau :

Les bords du manteau délimitent la zone de pénétration de l'eau dans la cavité palléale. Le repli palléal médian joue un rôle sensitif et ses tentacules ont la possibilité de s'opposer au passage des particules en suspension.

Le repli interne musculéux peut arrêter partiellement ou totalement le courant inhalé, même lorsque les valves sont bâillantes.

L'existence d'une chambre promyale chez les *Crassostrea sp* offre un passage supplémentaire au courant exhalé qui est plus puissant que chez les *Ostrea sp*. Le nettoyage de la cavité palléale est plus efficace et permet une adaptation aux eaux plus turbides.

En ce qui concerne les Bivalves siphonnés, les tentacules des bords du siphon peuvent eux aussi former une barrière qui module l'importance du courant inhalant.

- Rôle des branchies :

Pour pouvoir véhiculer les particules alimentaires vers le fond de la cavité palléale où se trouve la bouche de l'animal, l'eau de mer doit être mise en mouvement. Ceci est réalisé par les cils vibratiles qui agissent "comme des petites pompes montées en parallèle" et créent un courant continu au niveau des branchies.

Le rôle des branchies est double :

- elles agissent comme une pompe grâce à leurs cils latéraux, dont les battements synchrones maintiennent la pression hydrostatique de la cavité palléale.

- elles assurent une fonction régulatrice grâce à leurs muscles dont la contraction entraîne une diminution du diamètre des ostias ou leur fermeture. Le débit palléal diminue et la porosité du filtre branchial est modifiée.

Le changement de position des lamelles branchiales et la contraction des ostias s'accompagnent généralement d'une augmentation de l'activité du muscle adducteur et du manteau.

Ces mécanismes de régulation du débit palléal permettent au Bivalve de s'adapter aux différentes conditions de milieu.

2.1.2 - Taux de filtration. La sélection des particules

▣ Définition :

Le **taux de filtration** est le volume d'eau théoriquement épuré ou filtré de particules par unité de temps. Il est exprimé généralement, lui aussi, en ml ou litre par heure.

Le taux de filtration ne peut être mesuré que par les méthodes indirectes permettant d'apprécier en fonction du temps la diminution de concentration en particules d'un bac dans lequel est placé le lamellibranche. Ces particules peuvent être des colloïdes inorganiques ou organiques (rouge neutre par exemple), ou du phytoplancton de culture.

Les bivalves sont placées soit en enceinte close, soit dans une chambre avec un système de circulation d'eau. Les dispositifs les plus élaborés permettent le maintien à un niveau constant de la concentration en élément en suspension. En effet, nous verrons que le taux de filtration dépend en particulier de la concentration en éléments présents dans le milieu.

▣ Sélection des particules :

- Mécanisme :

De la notion de "filtration" découle de celle de l'efficacité ou de la "**porosité**" du filtre. En fait, la nourriture n'est pas simplement filtrée. Elle est retenue par différents mécanismes. Il vaudrait mieux parler de taux de rétention pour des animaux qui ne sont pas en fait des filtreurs, mais plus précisément des **microphages** ou des **suspensivores**.

Les particules en suspension sont entraînées par le courant créé nous l'avons vu par les cils vibratiles des branchies ; ce courant les amène vers l'orifice buccal.

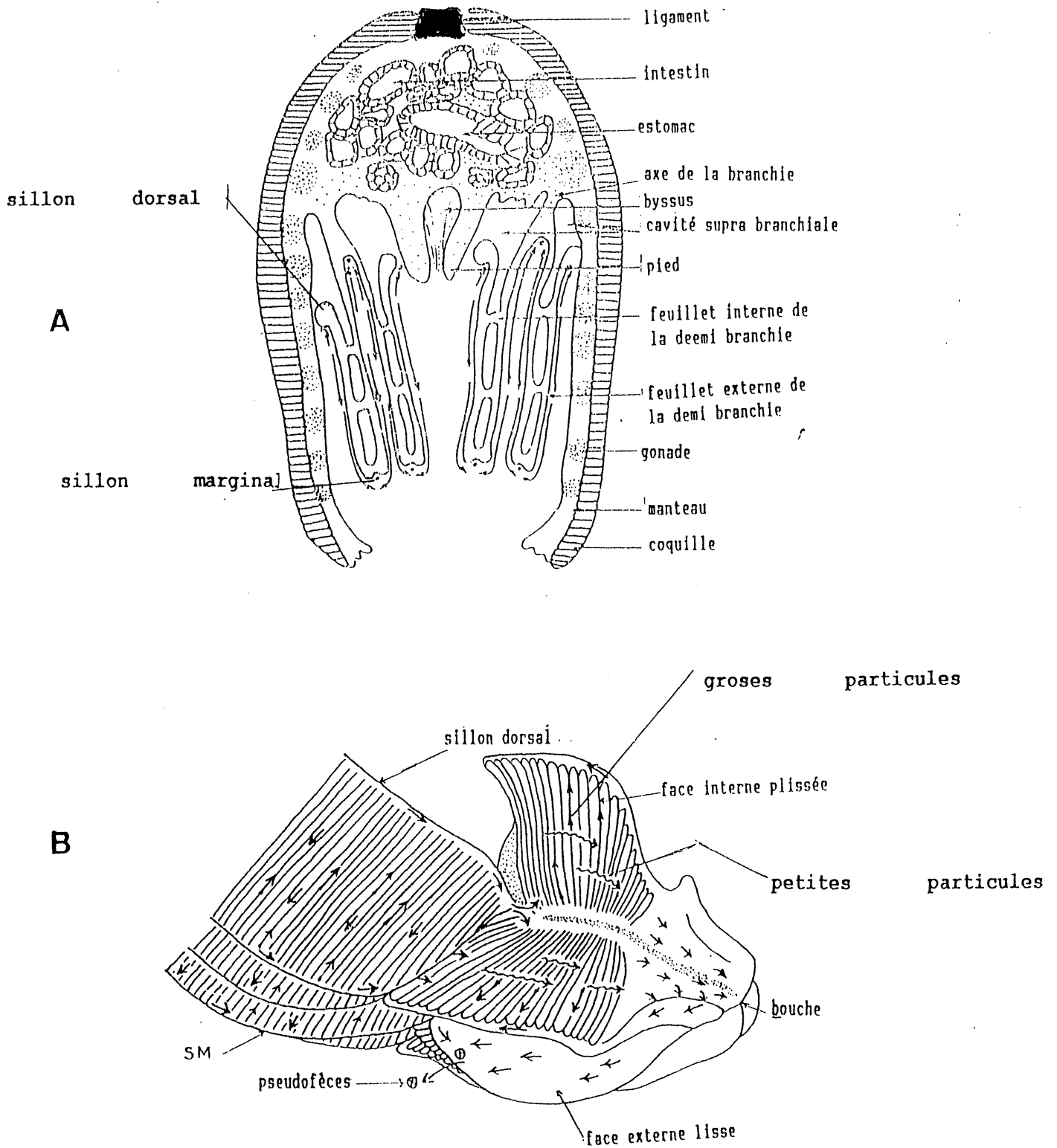


Figure 32: Courants ciliaires et principaux trajets des particules chez les bivalves
 A : Coupe schématique transversale d'une moule. La direction des courants ciliaires est représentée par des flèches.
 B : Détail des palpes et de la partie antérieure des branchies de l'huître avec figuration des principaux trajets suivis par les particules.

Les particules sont plaquées sur les filtres branchiaux. Elles sont entraînées par le jeu de cils frontaux qui transporte les aliments vers l'orifice buccal. Ce courant ne se crée qu'en présence de nourriture, ce qui implique la présence de récepteurs sensoriels.

Il faut ajouter que le mucus qui recouvre les branchies retient les plus petites particules qui sont ensuite reprises par les mouvements ciliaires pour être transportées vers les palpes labiaux.

Au voisinage de la bouche, les particules sont triées par les palpes labiaux. Les plis des faces internes des palpes sont garnis de cils qui déterminent une grande diversité de parcours (figure 32A et 32B) :

- les petites particules passent de crête en crête et sont dirigées vers la bouche.

- les gros éléments descendent généralement au fond des sillons d'où ils sont dirigés vers les bords libres des palpes, puis vers leur pointe postérieure et rejetés sur les bords du manteau.

La viscosité du mucus serait un facteur de tri important.

Enfin, toutes les particules enrobées de mucus et éliminées soit par les palpes, soit par les branchies sans être ingérées, constituent les **pseudofèces**, contrairement aux **pelotes fécales** ou **fèces** qui sortent du tube digestif.

- Sélection selon la taille :

La taille des particules est le premier critère de sélection.

Chez les **mollusques siphonnés**, le diamètre du siphon inhalant limite l'entrée des particules (rôle des tentacules des bords du siphon précédemment mentionné).

De même, au niveau des branchies et des palpes labiaux, les particules qui ne peuvent pas pénétrer dans la bouche, du fait de leur taille, sont rejetées sous forme de pseudofèces.

Il existerait une corrélation entre la taille des palpes labiaux et l'efficacité de sélection : plus les palpes sont développés, plus grosses sont les particules rejetées dans les pseudofèces.

De même, les cils branchiaux, par le jeu de leurs battements jouent un rôle non négligeable. Selon les besoins de l'organisme, ils peuvent accélérer leurs battements et détourner les particules les plus grosses. La limite de taille des particules captées serait limitée par l'écartement entre deux cils latéro-frontaux (1 à 1,5 μm), soit un maillage théorique de 1 à 1,5 μm x 3 μm .

On obtient alors 100 % de rétention pour des diamètres supérieurs à 4 à 5 μm . La taille supérieure des particules ingérées est d'environ 100 μm selon les espèces et les conditions expérimentales. De même, la taille inférieure, variable selon les espèces, peut descendre au dessous du micron. Ces tailles expliquent que de nombreuses bactéries

(taille comprise entre 1 et 5 μm) peuvent être ingérées par les Bivalves.

L'optimum de nutrition serait atteint avec des particules supérieures à 3 μm chez l'huître et 4 μm chez la moule et la coque.

- Sélection chimique :

En dehors du critère de taille, il est généralement admis que les particules ingérées (observations des contenus stomacaux), reflètent toujours plus ou moins la composition du milieu en matière particulaire. Il n'existerait pas de sélection des particules selon la nature chimique. Néanmoins, certains auteurs ont pu observer que chez les huîtres en particulier, lorsqu'elles sont mises en présence de différentes algues unicellulaire, il peut exister une sélection de certaines d'entre elles, qui ne peut être mise en relation avec aucun critère de taille ou de morphologie.

2.2 - Variation du taux de pompage et du taux de filtration :

Taux de pompage et taux de filtration chez les différents bivalves ont été rapportés par les différents auteurs, soit à la taille (longueur, poids des individus), soit au poids total de tissus humide, soit enfin au poids de matière organique sèche, jusqu'à poids constant. Dans ces conditions, et pour une même espèce, il est difficile de comparer les résultats obtenus par les différents auteurs.

Enfin, malgré toutes les précautions qui peuvent être prises au laboratoire (acclimatation plus ou moins longue des animaux aux conditions expérimentales), il est pratiquement impossible d'éviter les artéfacts (vibration du sol, modifications de la qualité de l'eau de mer liée au pompage ou au séjour dans les installations). Il est donc vraisemblable que les données des différents auteurs (période d'activité journalière, intensité du taux de pompage ou du taux de filtration) diffèrent de celles qui seraient obtenues avec le même bivalve dans le milieu naturel.

2.2.1 - Facteurs internes :

Les particularités anatomiques, l'âge et l'état physiologique modifient le taux de pompage et le taux de filtration.

La surface des branchies, variable selon la taille des individus, est un élément primordial. L'existence d'une chambre promyale chez le genre *Crassostrea* augmente le taux de pompage.

Il existe une relation entre l'âge et l'intensité du transfert d'eau. Ceci a été mis en évidence chez la moule où a été établie une corrélation entre la taille des individus (donc leur âge) et la filtration, exprimée en ml/h/gr de poids frais. Les individus jeunes, de petite taille, ont un taux de filtration plus élevé que les individus adultes de grosse taille (figure 33).

Une relation du même ordre a été retrouvée chez *M. galloprovincialis*, *Cerastoderma edule*, *Mercenaria mercenaria*, *Pecten* sp.

Par ailleurs, les espèces sessiles épigées, telles que *M. Galloprovincialis* et *Ostrea edulis* sont beaucoup plus actives en ce qui concerne le taux de filtration que les espèces endogées telles que *Ruditapes aureus* et *Ruditapes decussatus*. Ceci pourrait s'expliquer par une charge particulaire plus faible pour les premières que pour les secondes.

Le taux de filtration est influencé par l'état de maturité sexuelle des animaux. Ainsi, en fin d'hiver et au début du printemps, la filtration est maximum pour *Mytilus edulis* et *Cerastoderma edule*. Il en est de même en été pour l'huître et la palourde. En dehors de ces périodes, le taux est constant tout au long de l'année.

Néanmoins, pour une espèce donnée, chaque animal peut manifester une sensibilité individuelle. Chez deux *Crassostrea virginica* de même origine, de même taille et âge, placées dans des conditions expérimentales identiques pendant deux jours, les quantités d'eau pompée ont été respectivement de 77,5 l et 457 l, avec des fluctuations fréquentes de 5 l à 13 l par heure.

Ces variations individuelles pourraient être expliquées par l'intervention de facteurs internes de contrôle liés à l'action des ganglions nerveux.

2.2.2 - Facteurs externes :

L'activité valvaire et l'activité ciliaire sont sous la dépendance de nombreux facteurs externes dont les principaux, outre la durée d'émergence, sont la température, la salinité, le pH, le débit du courant, la teneur en matière en suspension et la présence de certaines substances dissoutes.

□ -Emergence :

Dans la zone de balancement des marées, les durées quotidiennes de pompage sont plus faibles pour les mollusques qui restent longtemps émergés. Ceci aura bien évidemment une influence sur la croissance des Bivalves.

Chez les sujets constamment immergés, l'activité valvaire journalière est généralement comprise entre 19 et 24 heures. Une huître peut même rester en activité plusieurs jours consécutifs quand les conditions de milieu sont favorables. Ni l'influence du cycle de marée, ni celle de l'éclairement n'ont pu être démontrées chez les huîtres.

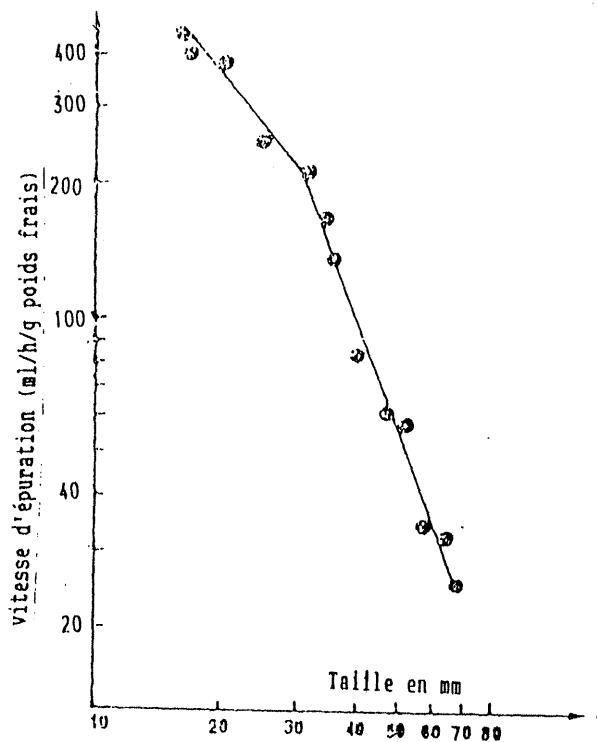


Figure 33 : Taux de filtration en fonction de la taille chez *Mytilus edulis*

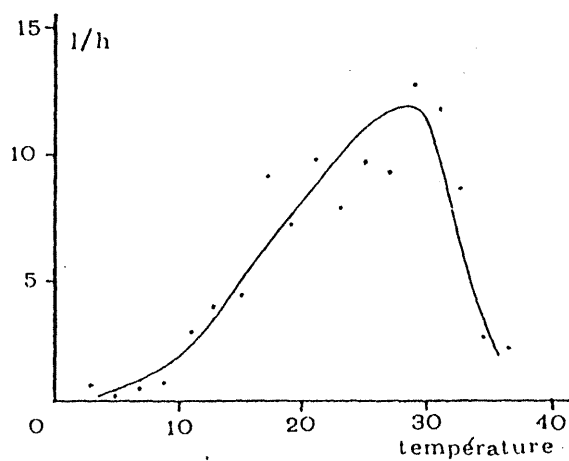


Figure 34: Taux de pompage en fonction de la température chez *Crassostrea virginica*

□-Température :

Taux de pompage et taux de filtration augmentent avec la température jusqu'à une valeur optimum, puis il y a une décroissance marquée (figure 34).

Chez *Crassostrea gigas*, des études en bassin dégorgeoir ont montré qu'il existait encore des possibilités réduites de pompage à la température de 5°C, alors que les *C. angulata* étaient en état d'hibernation.

Le débit palléal serait à son maximum à 20°C chez *Crassostrea gigas* ; il a pu être estimé à la valeur 30 l/h à cette température.

Il serait de 11,5 l/h en moyenne chez *Ostrea edulis*, avec des valeurs de $14,4 \pm 3$ l/h/g de tissus secs entre 20 et 28°C chez *Crassostrea virginia*.

Chez l'huître américaine, la filtration serait faible au dessous de 8°C mais persisterait essentiellement chez quelques individus à 1°C. Il y aurait ensuite augmentation régulière entre 8 et 16°C ; le maximum est atteint entre 30 et 32°C avec une valeur moyenne de 13 l/heure. Au delà de 34°, l'activité chute brusquement. Il faut préciser que la valeur de 37,5 l/h a pu être observée chez cette espèce.

Chez *Mytilus galloprovincialis*, l'influence de la température est bien marquée avec un optimum de filtration très net à 20°C ($12,7 \pm 3,8$ l/h/g de tissus secs). A 28°C on obtient pratiquement un arrêt de la filtration selon certains auteurs, une activité élevée selon d'autres.

Mytilus edulis a une activité normale à toutes les températures comprises entre 0 et 26°C, la croissance des moules danoises se poursuit jusqu'à des températures proches de 0°C. La filtration serait bonne sur la moule de Hollande entre 18 et 20°C, et réduite de 10 à 14°C. Lorsque la température descend de 20 à 10°C, la vitesse de filtration chez *Mytilus edulis* est réduite de 25 %.

Le tableau n° 5 permet de comparer les taux de filtration chez les trois principales espèces commerciales : *Ostrea edulis*, *Crassostrea gigas* et *Mytilus edulis*. Il permet de constater qu'à taille égale, la moule présente un taux de filtration inférieur à celui des huîtres.

Taille (en mm)	<i>Ostrea edulis</i>	<i>Crassostrea gigas</i>	<i>Mytilus edulis</i>
40	4,14	5,76	2,46
50	5,16	6,30	3,18
60	6,18	6,84	3,84
70	4,32	7,20	4,56

Tableau 5 : Taux de filtration, en l/h, de *O. edulis*, *C. gigas*, et *M. edulis* à 20-21° C, selon Walne

Chez la palourde, *Ruditapes decussatus*, le taux de filtration varie de $2,1 \pm 1,5$ à 12°C à $3,8 \pm 1,5$ l/h/g de tissus secs à 20°C et $3,6 \pm 2,9$ l/h/g de tissus secs à 27°C .

Enfin, chez la coque *Cerastoderma edule*, le taux de filtration est estimé à 0,5 l/h. Le métabolisme de base est peu affecté par des variations de température comprises entre 6° et 23°C ; l'activité ciliaire et musculaire diminuent rapidement au dessus de 23° . La coque supporte moins bien la chaleur que le froid.

On estime généralement que le taux de filtration est à son maximum aux alentours de 15 à 20° pour de nombreuses espèces littorales.

□- Salinité :

L'optimum de salinité est très variable selon les espèces.

Des taux de pompage élevés sont obtenus chez *Mytilus galloprovincialis* pour des salinités variant de 22 à 42 ‰ avec un optimum entre 32 et 37 ‰

Le pompage et de la filtration ne s'effectue plus à 15° au dessous de la salinité de 10 ‰ et au dessus de 43 ‰, l'optimum se situant entre 28 et 34 ‰.

Chez *Mytilus edulis*, à la même température, la limite létale saline inférieure voisinerait 7 à 10 ‰. Chez ces deux espèces euryhalines, il existe des différences de comportement qui permettent d'expliquer l'abondance de *M. edulis* dans les eaux plus saumâtres ; dans un cas extrême, la croissance de *M. edulis* a été observé dans la nature à la salinité de 6 ‰

Chez *Ostrea edulis*, si le rendement est excellent entre 32 et 37 ‰, et encore bon à 27 ‰, il devient médiocre à 22 et 42 ‰.

En fait, la réaction des Bivales au facteur salinité dépend des conditions de salinité auxquelles ils sont acclimatés sur le lieu de culture ou de développement.

Chez *Crassostrea gigas*, adaptée à des eaux de salinité comprises entre 25 et 29 ‰, une chute à 20 ‰ modifie peu le débit palléal qui s'arrêtera entre 13,5 et 10 ‰. Chez *Crassostrea virginica*, acclimatées à 27 ‰ et transférées directement à 20, 15, 10 et 5 ‰, il y a réduction du taux de pompage respectivement de 24, 85, 90 et 99,6 % du taux mesuré à 27 ‰. De même, le transfert d'un milieu plus saumâtre dans des eaux de 20 à 25 ‰ s'accompagne d'une chute temporaire du débit palléal qui redeviendra normal au bout d'une heure ou deux.

Bien qu'il n'existe pas de données concernant le taux de pompage en fonction de la salinité chez les palourdes, on sait que *Ruditapes decussatus* supporte des salinités variant entre 20 et 50 ‰ ; 2 % des individus d'une population sont encore actifs à ‰ et aucun à 14 ‰. Chez *Ruditapes philippinarum*, la fourchette des salinités supportées par l'espèce varie de 15 à 50 ‰.

La coque quant à elle tolère des variations de salinité très grandes. On la trouve dans des biotopes très déssalés ou au contraire hypersalés.

De façon générale, on s'entourera de garanties, en ce qui concerne le bon comportement des bivalves en cours de stabulation, en évitant les différences de salinité supérieures à 20 ‰, entre celle du lieu de pêche et celle du lieu de tranfert.

□- Le pH :

Le pH naturel de l'eau de mer varie de 7,5 à 8,4. Des changements de pH peuvent provoquer la fermeture de valves. Un milieu acide ralentit l'activité ciliaire chez *Mytilus*. Tout battement cesserait à pH = 5.

Chez l'huître américaine, *C. Virginica*, le taux de pompage est normal à 7,5. Il augmente fortement pendant quelques heures entre 6,75 et 7 et diminue ensuite. Il se réduit sensiblement à 6,5 avec augmentation du temps de fermeture des valves. Il se situe encore à 10 % de la normale à pH = 4,25.

□ Concentration des particules dans le milieu :

L'activité de filtration est fonction de la concentration des particules en suspension dans l'eau. Ceci a été démontré expérimentalement chez les Bivalves en utilisant des particules inorganiques ou organiques (algues monocellulaires de culture).

Les particules doivent d'abord présenter une taille compatible avec les exigences "anatomiques" de la filtration. Dans ces conditions, quelle que soit la nature organique ou inorganique, les faits suivants ont été mis en évidence par les différents auteurs :

- pour des faibles concentrations, au dessous d'un seuil C1, l'activité de filtration est réduite.

- pour les concentrations comprises entre le seuil C1 et un seuil C2, correspondant à de fortes concentrations, l'activité de filtration est stimulée et dépend de la concentration en particules du milieu.

- pour des concentrations supérieures au seuil C2, l'activité de filtration se réduit progressivement. La présence de ce seuil est marquée par l'apparition de pseudo-fèces qui est le témoignage d'une défense du bivalve contre la surcharge en particules. La quantité de pseudo-fèce augmente avec les fortes concentrations puis l'animal arrête la filtration. Ce dernier seuil se situerait généralement au niveau de 5 mg/l de matière organique en suspension.

Une turbidité de 100 mg/l détermine une chute marquée de l'activité des huîtres creuses qui sont pourtant adaptées aux eaux turbides (muscle adducteur puissant, chambre promyale).

□ Débit du courant :

La filtration est stimulée à partir d'un seuil du courant auquel sont soumis les mollusques et qui se situe aux alentours de 100 ml/mn ; il n'existerait pas de relation entre intensité du courant et intensité de la filtration au-delà de cette valeur chez *M. edulis* et *C. edule*, et il y aurait stabilité jusqu'à 500 ml/mn ; au delà, la filtration se ralentit.

□ Substances organiques dissoutes :

Le sperme des huîtres creuses contient une substance organique, la **diantline**, qui relaxe le muscle adducteur et stimule les battements ciliaires. Il s'en suit une augmentation de l'importance du taux de pompage.

Des hydrates de carbone, mis en évidence en solution dans l'eau de mer du Golfe du Mexique, seraient indispensables au pompage des huîtres dont ils augmentent le débit palléal.

Certaines substances organiques, issues du métabolisme des organismes marins ("**métabolites externes**", tels que vitamines, hormones, toxines) peuvent avoir une action favorable ou défavorable sur la physiologie des organismes marins.

Lors de la **phase stationnaire de croissance**, certaines algues unicellulaire secrèteraient aussi des substances organiques qui favoriseraient pompage et filtration chez les Bivalves. A l'inverse, en **phase de dégénérescence**, le milieu de culture contiendrait des éléments défavorables.

De même, l'accumulation des déchets du métabolisme des huîtres en milieu confiné est accompagnée d'une perturbation très sensible de leur activité valvaire, avec augmentation des battements de l'opercule, augmentation des périodes d'occlusion de la cavité palléale et réduction de l'importance du courant transporté.))

2.3 - Nature des aliments utilisés :

Les bivalves marins se nourrissent de la matière organique présente dans l'eau en retenant les particules en suspension (**suspensivores**) ou en récoltant, grâce à leur siphon allongé, celles qui sont déposées sur le sédiment (**dépositivores**). Beaucoup d'espèces siphonnées alternent les deux modes de nutrition.

Néanmoins, outre les particules alimentaires, parmi lesquelles figurent les bactéries, la matière organique dissoute joue un rôle dans l'alimentation des bivalves.

2.3.1 - Phytoplancton :

En milieu expérimental et en aquaculture, une dizaine d'algues monocellulaires (taille des cellules généralement comprise entre 3 et 20 μm) sont utilisées pour alimenter les Bivalves. On constate que les meilleurs résultats sur la croissance et l'engraissement sont obtenus à l'aide d'une nourriture pluri-spécifique "d'algues fourrage".

Parmi les éléments planctoniques dont la taille permet l'ingestion par les Bivalves, les Diatomées qui constituent la classe prédominante, jouent très certainement un rôle prépondérant. A côté de celles-ci, les Péridiniens ou Dinoflagellés sont parfois très représentés. Enfin, les Flagellés ainsi que les Dinoflagellés peuvent parfois jouer un rôle important. Ce sont généralement les éléments du nanoplancton (taille inférieure à 20 μm) qui jouent un rôle prépondérant dans l'alimentation des bivalves.

2.3.2 - Bactéries et virus :

Des moules ont pu être alimentées uniquement à l'aide de bactéries de culture. Les lamelibranches sont de remarquables accumulateurs de micro-organismes. En filtrant l'eau, ils retiennent une grande partie des bactéries et virus présents à l'état libre dans l'eau.

Les Diatomées précédemment mentionnées, semblent être d'excellents capteurs de virus et contribuent ainsi à la contamination des coquillages.

La flore bactérienne des bivalves est donc fortement influencée par la nature des micro-populations du milieu d'élevage ; elle est très variable et très variée : Pseudomonas, Enterobacteriaceae, Microcoques, Clostridies, Vibrions...etc...

Après filtration, les micro-organismes se concentrent dans le tube digestif, le manteau et la glande digestive, et forment une **flore commensale**, non pathogène ou une **flore accidentelle** témoin de la pollution des eaux ou des souillures secondaires à la récolte.

A titre d'exemple, il faut signaler que les Salmonelles conserveraient leur vitalité et leur virulence dans les coquillages jusqu'à 7 à 8 jours et même un mois selon certains auteurs. Les virus peuvent survivre jusqu'à 5 mois dans la chair des coquillages en hiver.

Néanmoins, les bactéries ne représentent généralement que de 0,1 à 1 % de la matière organique du milieu et ne deviennent une source de nourriture que lorsque les algues font momentanément défaut, ou lorsque les bactéries forment la majeure partie de la matière nutritive.

2.3.3 - Détritus organiques :

Ils peuvent jouer un rôle prépondérant dans certaines zones littorales, mais leur valeur nutritive est variable selon la décomposition et il est difficile de faire la part des bactéries qui les accompagnent. La coque et la moule absorbent de grandes quantités de détritus organiques. Par contre, les *Crassostrea gigas* semblent moins bien tirer partie du matériel sestonique.

2.3.4 - Particules inorganiques :

Lorsqu'elles sont en faible quantité dans l'eau, elles favorisent le taux de filtration et par suite la prise en charge de la nourriture. Leur potentiel alimentaire est nul, mais elles peuvent jouer indirectement un rôle nutritif car elles constituent un pôle d'attraction pour les bactéries et les substances organiques dissoutes.

2.3.5 - Matière organique dissoute

Elle ne représente quantitativement qu'une très faible proportion de la matière organique disponible dans l'eau de mer. Par la technique des substances marquées, on a pu montrer que son absorption se fait au niveau des branchies et de la cavité palléale avant passage dans le sang.

La moule est susceptible d'absorber une dizaine d'acides aminés trouvés dans le milieu (alanine, glutamine, glycine, sérine ...).

Parmi ces substances organiques dissoutes, figurent des vitamines, des facteurs de croissance, mais aussi des micro-polluants (dérivés d'hydrocarbure ou de matières plastiques industrielles, pesticides, herbicides ...etc...).

Il faut ajouter pour mémoire l'absorption par les branchies de la **marennine**, pigment des Navicules, lors du verdissement des huîtres en claires.

2.4 - Digestion :

Chez *Crassostrea gigas*, des expériences d'alimentation séquentielle contrôlée à l'aide de cultures d'algues unicellulaires, ont permis d'établir une chronologie précise de la digestion (figure n° 35).

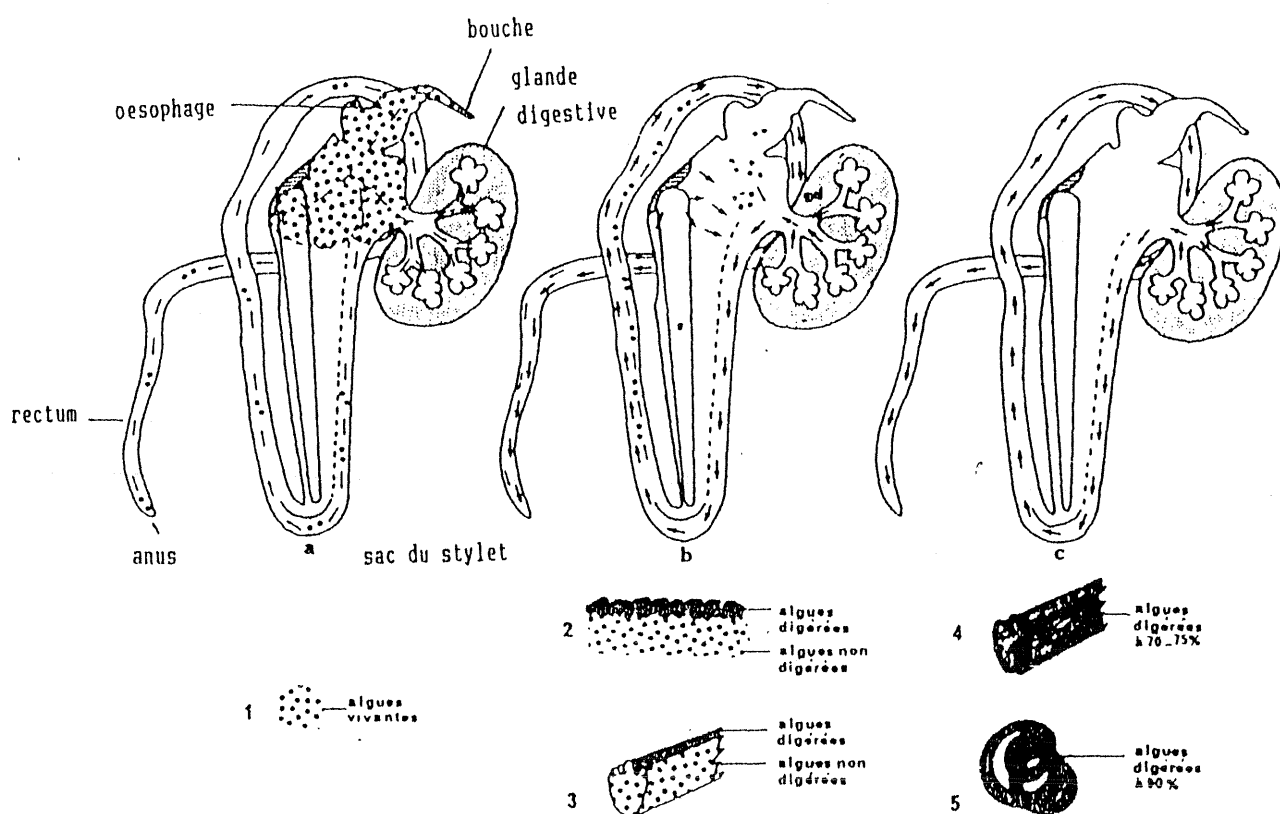


Figure 35 :Représentation schématique du transit digestif chez *Crassostrea gigas* (résultats d'expériences d'alimentation contrôlée)

a : remplissage du tube digestif : le tube digestif se remplit complètement d'algues dont une bonne partie est émise par l'anus .

b : digestion: les résidus de la digestion en provenance de la glande digestive et de l'estomac se mêlent aux algues non digérées . Les fèces d'abord rubanées(2)se moulent à la forme du rectum (3) .

c: fin de la digestion :la proportion des résidus de digestion l'emporte sur celle des algues intactes (4) .En fin de digestion, il; n'y a pratiquement plus d'algues dans le tube digestif . Les fèces se déshydratent et s'enroulent en cordon (5)

← . . : Trajet des algues vivantes.

← : Trajet des algues digérées .

2.4.1 - Transit digestif :

□ 1ère étape : remplissage du tube digestif (fig. 35a)

Le remplissage est rapide. On observe des algues intactes dans l'estomac, les canaux principaux de la glande digestive et l'intestin. Il faut de 3 à 5 heures environ entre 10 et 20° pour que les algues aient complètement traversé le tube digestif. Celles-ci sont alors émises dans l'anus, enrobées de mucus.

□ 2ème étape : le début de la digestion (fig. 35b)

Dès leur entrée dans les canaux de la glande digestive (1ère heure de digestion), les algues sont attaquées alors que les algues vivantes sont observées assez longtemps dans l'estomac (6 heures) et surtout dans l'intestin (8 à 16 heures). Trois à 6 heures après le début de l'expérience, les premiers résidus de la digestion apparaissent dans les fèces mêlés à de nombreuses algues vivantes.

Progressivement, le pourcentage de résidus va augmenter, tandis que les fèces se solidifient et se moulent à la forme du rectum. Les résidus sont accumulés en un ruban plissé, nettement séparé du ruban droit formé par les algues intactes (b3). L'ensemble est moulé dans la gouttière rectale, ce qui suppose des voies séparées pour les algues et les résidus, au moins au début de la digestion.

□ 3ème étape : fin de la digestion (figure 35c)

Les résidus vont dominer sur les algues intactes, envahissant toute la lumière du rectum et l'on obtient, au bout d'une dizaine d'heures environ, des fèces homogènes (c4), mais il faut attendre 40 heures pour ne pas trouver d'algues vivantes dans les fèces. Celles-ci durcissent alors et s'enroulent en tortillon (c5). Elles ne vont plus être émises en continu, mais par intermittence, mêlées à un abondant mucus. Le tractus digestif s'est totalement vidé au bout de 50 heures à 20° C mais la digestion peut durer jusqu'à 75 heures à 10° C.

Des observations basées sur la dissolution du stylet cristallin et la structure des tubules digestifs sembleraient indiquer une rythmicité de la digestion en fonction des cycles de marée. De nombreux auteurs ont montré que cette rythmicité disparaît quand les animaux sont immergés ou alimentés en permanence.

2.4.2 - Enzymes digestives et l'absorption :

Les glucanases (amilase, cellulase, laminarase) digèrent les parois des algues et leurs substances de réserve (amidon, laminarine). Ces activités glucanasiques sont présentes dans tous les épithéliums du tube digestif et principalement dans les tubules digestifs. En début de digestion, il semble qu'il y ait sécrétion d'amilase dans l'estomac, et l'on rencontre des glucanases à la surface du stylet cristallin. Ce dernier incorporerait les enzymes sécrétées par la paroi stomacale.

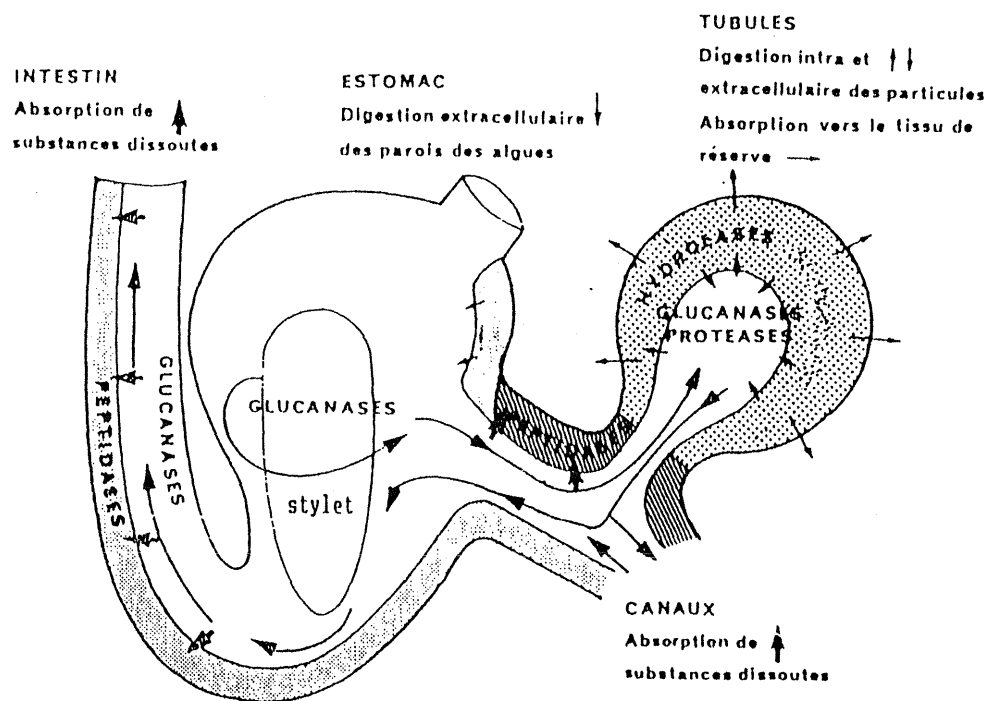


Figure 36: Représentation schématique des différents sites de la digestion chez *Crassostrea gigas*

- ← Trajet des aliments
- ↑ absorption transmembranaire
- ↑ absorption par pinocytose
- ↓ sécrétion d'enzymes

Des lipases et des protéases, toujours faibles, sont présentes dans la lumière des tubules digestifs et de l'estomac. Ponctuellement des protéases se rencontrent dans l'intestin. La digestion des protéines semblerait plutôt réalisée par des enzymes à optimum de pH acide.

La digestion se poursuit de façon intracellulaire dans les cellules à bordure en brosse et dans les cellules digestives par l'action d'enzymes lysosomales comme la D-glucosidase pour les glucides, la phosphatase acide, l'acetyl-glucosaminidase et des peptidases. Il existe aussi au niveau des bordures en brosses des canaux digestifs et dans l'épithélium stomacal des enzymes membranaires (peptidases, phosphatases alcalines) qui doivent être en rapport avec l'absorption.

Ainsi, un schéma de la digestion de *Crassostrea gigas* (figure 36) est proposé : "les huîtres rempliraient complètement leur tube digestif dès le premier apport de nourriture. Un flux particulaire pénétrerait simultanément dans l'estomac et dans les canaux de la glande digestive. Toute les substances directement assimilables seraient alors absorbées grâce aux enzymes membranaires des cellules à bordure en brosse. L'attaque des parois algales se produirait dès l'entrée dans les canaux digestifs sous l'action des glucanases particulièrement actives à ce niveau, puis progressivement dans l'estomac grâce à l'action mécanique puis chimique du stylet cristallin, à l'aide des enzymes sécrétées par la paroi stomacale et la glande digestive. Les aliments ayant subi la digestion stomacale pourraient être à leur tour dirigés vers la glande digestive ou bien digérés et absorbés par la paroi stomacale". Dans l'intestin, l'absorption et la digestion intracellulaire se poursuivent.

Enfin, en ce qui concerne l'absorption, il faut rappeler la possibilité d'absorption des matières dissoutes présentes dans l'eau de mer (acides aminés, sucres, acides gras). Cette absorption est réalisée en particulier au niveau de l'épiderme branchial, des bords du manteau, de l'estomac et de l'intestin moyen.

2.5 - Respiration :

Les échanges gazeux avec le milieu hydrique s'effectuent principalement au niveau des branchies et pour une moindre part au niveau du manteau qui est assez fortement vascularisé.

2.5.1 - Les deux types de respiration. L'anaérobiose :

Les bivalves utilisent l'oxygène dissous dans l'eau de mer pour leur métabolisme. Cet oxygène sert à la **respiration aérobie** pour l'oxydation des métabolites, avec production de CO₂ et libération d'énergie.

Quand la respiration aérobie est insuffisante, beaucoup d'espèces utilisent l'énergie obtenue par dégradation des substances de réserve (glycogène principalement) : c'est l'**anaérobiose**.

On a pu montrer que les deux types de respiration peuvent être concomitants. Les mollusques intertidaux utilisent ces deux voies. De plus, certains, tels que la coque, *C.edule* et la moule, *M.edulis* seraient susceptibles d'utiliser l'oxygène de l'air lors de l'exondation jusqu'à des taux atteignant les 3/4 de ceux atteints pendant l'immersion.

Ces différentes possibilités permettent aux bivalves de survivre pendant des périodes plus ou moins longues, selon l'espèce, hors de l'eau.

L'huître américaine, *Crassostrea virginica*, peut rester vivante pendant 18 jours à 23° C, et au maximum 7 jours entre 26 et 32° C. Elle peut rester plusieurs semaines à 5° et même 4 mois à 1° si elle se trouve au départ en bonne condition physiologique et si un degré hygrométrique élevé est maintenu.

Chez *Crassostrea gigas*, des individus peuvent survivre hors de l'eau pendant 8 jours à 11° C, mais ils perdent de leurs qualités organoleptiques au bout de 5 jours et demi. Ils conservent par contre cette qualité pendant 13 jours s'ils sont maintenus à 2-3° C et pendant 17 jours au moins à 0° C.

Enfin, le tableau 6 ci-dessous donne les durées de survie à l'air libre saturé en eau chez *Ruditapes philippinarum*.

Température en °C	Temps moyen de survie
10 - 15	7 jours
20	3,5 jours
25	68 heures
30	24 à 60 heures
37,5	7 à 9 heures
40	5 à 7 heures
42	2 heures
44	1/2 heure

Tableau 6 :Durée de survie à l'air libre saturé en eau chez *Ruditapes philippinarum*

Au cours de la survie hors de l'eau un phénomène de glycolyse anaérobie permet d'assurer les besoins énergétiques. Un système tampon, fonctionnant avec le carbonate de calcium de la coquille stabilise le pH de l'eau intervalvaire en deçà des valeurs létales.

2.5.2. - Les quantités d'oxygène consommées et ses variations :

Les facteurs environnementaux jouent un rôle important sur la respiration des bivalves. Tous les facteurs n'ont pas la même importance, mais toute variation de l'un d'eux provoque une variation dans la réponse métabolique de l'animal.

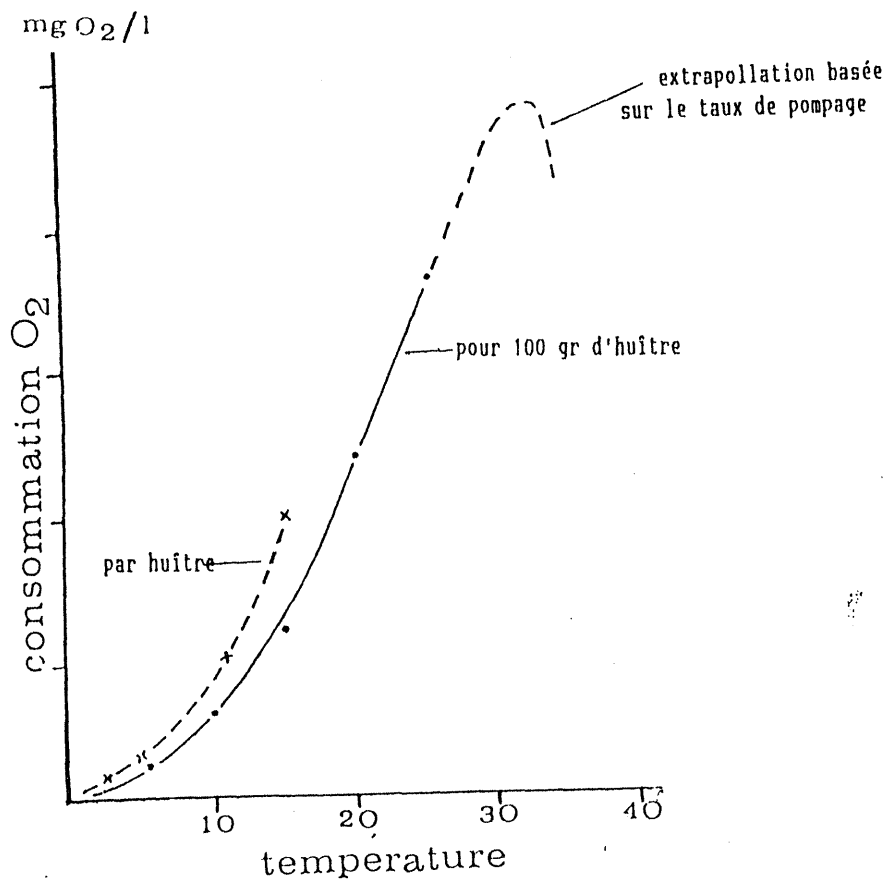


Figure 37 : Consommation oxygène en mg/l , en fonction de la température chez *Ostrea edulis*

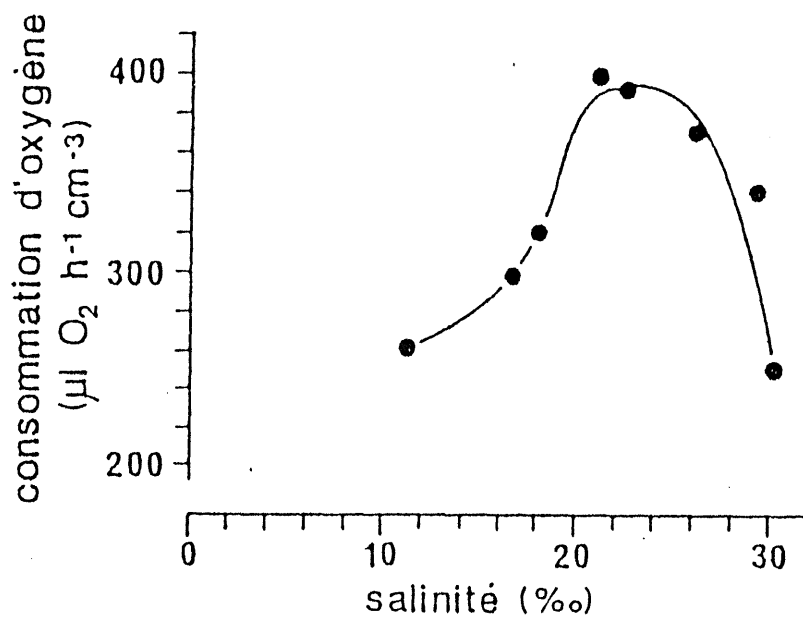


Figure 38: Relation entre la consommation d'oxygène et la salinité chez *Mytilus edulis*

Les données concernant la respiration ont été obtenues en plaçant les bivalves dans un volume d'eau déterminé, à l'abri de l'air, en milieu confiné ; on suit dans le temps les quantités d'oxygène dissous, exprimées en mg/l. Les techniques les plus sophistiquées impliquent une remise en circulation de l'eau de mer par un système de pompage.

□ L'influence de la température :

Le facteur température agit à deux niveaux. D'une part, indirectement en modifiant la solubilité de l'oxygène dans l'eau (diminution de la teneur en O₂ dissous avec élévation de la température) ; d'autre part, l'action est directe, comme nous l'avons vu sur le taux de pompage, donc sur la consommation d'oxygène par l'animal.

En général, la consommation d'oxygène augmente avec la température de l'eau jusqu'à un palier. Au delà de cette valeur optimum, la consommation chute rapidement (figure 37).

Chez *Ostrea edulis*, pour une huître de 100 grammes, la consommation horaire passe de 0,12 mg à 5° C à 0,30 mg à 10° C, 0,60 mg à 15° C, 1,2 mg à 20° C et 1,8 mg à 25° C.

La consommation des huîtres creuses, *Crassostrea virginica* en particulier, serait supérieure pour des températures comprises entre 19 et 28° C. La consommation pourrait atteindre 3,4 mg/heure pour un individu de 100 gr.

De la même façon, on observe une augmentation de la prise en charge de l'oxygène chez la palourde entre 10 et 25° C, puis il y a décroissance, surtout à partir de 30° C ; cette décroissance serait plus forte chez *Ruditapes philippinarum* que chez *Ruditapes decussatus*.

□ Influence de la salinité :

Tout d'abord, la solubilité de l'oxygène dissous diminue (quantité d'O₂ disponible moindre) quand la salinité augmente.

Par ailleurs, la salinité intervient fortement, nous l'avons vu, sur le taux de pompage des Bivalves. Elle intervient donc différemment selon que les animaux sont euryhalins (la moule par exemple) ou sténohalins. Dans ce dernier cas, toute variation de salinité s'accompagne d'un stress d'autant plus grand que la variation est importante ; il s'en suit un ralentissement brutal de la consommation d'oxygène.

Chez *M. edulis*, on a pu montrer (figure 38) que la respiration se ralentit brusquement quand la salinité varie.

Chez *M. galloprovincialis*, l'influence de la salinité sur la respiration se traduit, à 20°, par une augmentation de la consommation d'oxygène en fonction de l'abaissement de salinité. Il faut noter que cette espèce semble moins euryhaline que *M. edulis* et que son taux de consommation d'oxygène serait plus élevé.

□ La pression partielle en oxygène dissous :

Chez les clams, la consommation d'oxygène serait indépendante de la concentration en O₂ du milieu jusqu'à la valeur de 2,8 mg/l ; de plus, la consommation serait augmentée pendant les 2 ou 3 premières heures, après un assec prolongé ou après basse mer.

De même, chez les *C. Virginica*, la consommation d'oxygène n'est pas influencée jusqu'à la valeur 3,5 mg/l ; elle est au contraire fortement affectée en dessous de cette valeur.

□ Matières en suspension :

On sait que la turbidité augmente jusqu'à un seuil variable selon l'espèce, le taux de pompage. Il en est de même de la consommation d'oxygène.

La matière organique en suspension (particulaire ou dissoute), agit positivement sur le taux de respiration). Les animaux qui s'alimentent augmentent leur consommation en oxygène (maximum de 25 % par rapport à des animaux à jeun).

□ Enfouissement :

Chez les espèces endogées, *Cerastoderma edule* par exemple, la consommation d'oxygène augmente quand elles sont enfouies.

Chez *Spisula subtruncata*, elle chute de 50 % en absence de sédiment.

□ La maturation sexuelle :

Longtemps imputée à l'élévation de la température, l'augmentation de la consommation d'oxygène est de plus en plus rattachée à la gamétogénèse qui lui est généralement concomitante chez de nombreux mollusques.

On a pu montrer que chez les pétoncles, la consommation d'oxygène est en relation avec la maturation ; en avril, elle atteint jusqu'à trois fois la consommation hivernale, bien que l'eau soit encore froide à cette époque, c'est la fin de la maturation.

Un phénomène identique a été observé chez la palourde où l'on observe une respiration plus importante dans les périodes précédant les pontes (figure 39).

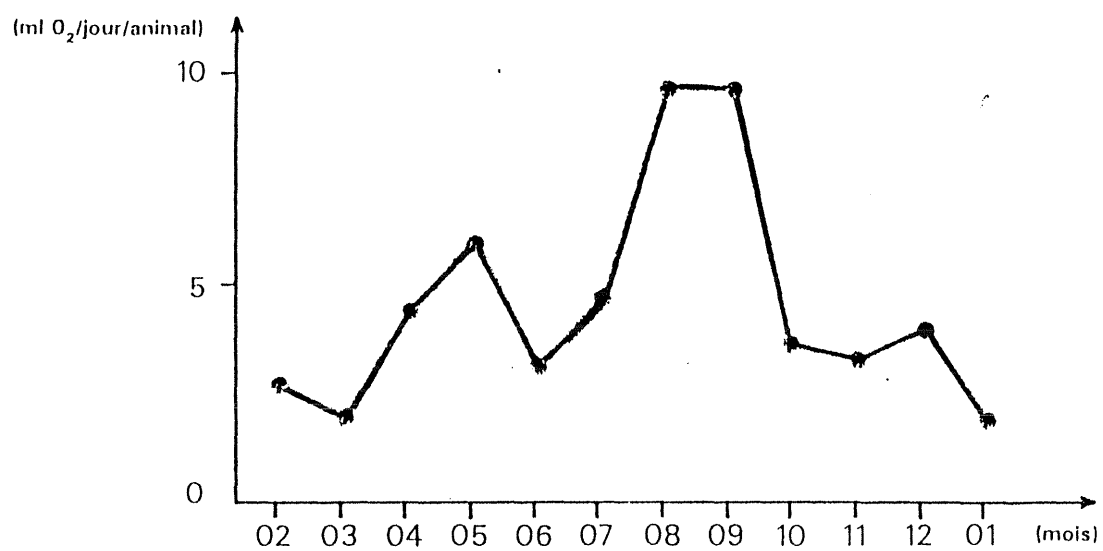


Figure 39: Evolution annuelle de la respiration chez une palourde de deux ans .

2.6 - Excrétion :

2.6.1 - Excrétion particulaire :

Ce sont tout d'abord les pseudo-fèces, c'est à dire les particules qui ont été admises dans la cavité palléale, mais qui ne pénètrent pas par la bouche.

Les pseudo-fèces sont rejetées périodiquement par une violente contraction musculaire. Elles sont constituées de particules inorganiques indigestes, mais aussi de particules organiques lorsqu'elles sont en excès dans le milieu et ne peuvent être absorbées. Leur apparition se fait généralement chez les Bivalves à partir de la concentration de 5 mg/l.

Les fèces quant à elles sont rejetées au niveau de l'anus.

Fèces et pseudo-fèces constituent les **bio-dépôts**.

Dans les secteurs conchylicoles, la bio-déposition a pu être estimée à 6,6 kg de matière sèche/m² et par mois. Leur teneur en matière organique varie de 15 à 30 %.

2.6.2- L'excrétion dissoute :

C'est l'excrétion azotée, qui provient de la dégradation des protides et qui donne par hydrolises successives différents acides aminés. Ils peuvent être éliminés directement ou subir une dégradation en ammoniac et urée. L'acide urique ne semble pas exister chez les Bivalves. L'azote ammoniacal est éliminé soit par l'urine au niveau des reins, soit par diffusion à travers toute la surface du corps, soit dans les fèces au niveau du tube digestif.

Cette excrétion ammoniacale augmente comme les autres fonctions avec la température et la taille de l'animal.

3 - APPLICATION : Le comportement des bivalves en milieu confiné

Avant d'être livrés à la consommation, les Bivalves d'intérêt commercial sont transférés de leur lieu de récolte ou de cueillette dans des établissements conchylicoles pour y être conditionnés.

Ils séjournent obligatoirement soit dans un bassin dégorgeoir s'ils proviennent d'une zone salubre, soit dans un bassin d'épuration s'ils proviennent d'une zone insalubre.

Dans le premier cas, ils sont stockés dans une eau naturellement bactériologiquement pure afin de nettoyer leur cavité palléale des pseudo-fèces qu'elle pourrait contenir. Il s'agit essentiellement d'un problème de disponibilité des mollusques, avant leur conditionnement et leur expédition.

Dans le second cas, ils sont maintenus dans une eau de mer stérilisée (par chloration, ozonisation ou par action des ultra-violetts), pendant un laps de temps suffisant pour leur permettre de se débarrasser des micro-organismes indésirables, par un processus biologique.

L'épuration est le processus par lequel des coquillages de qualité hygiénique douteuse sont rendus acceptables pour la consommation humaine tout en restant dans un bon état physiologique.

Dans les deux cas, il faut donc maintenir les coquillages dans des conditions de milieu aussi proches que possible de celles de leur biotope, afin qu'ils s'auto-épurent et conservent toute leur vigueur en vue de l'emballage et du transport.

Les considérations présentées ici découlent des données précédemment exposées relatives à la biologie des Bivalves

3.1 - Rappel concernant la relation entre coquillages et microbes :

Nous avons vu que les Bivalves, en filtrant de grandes quantités d'eau, retiennent une grande partie des bactéries et virus présents dans l'eau ou fixés sur les particules en suspension et les Diatomés. Ce sont donc de remarquables accumulations de micro-organismes.

La flore bactérienne des Bivalves est donc fortement influencée par la nature de micropopulations du milieu ambiant.

Rappelons qu'après filtration, les micro-organismes se concentrent dans le tube digestif, le manteau, la glande digestive et forment :

- une flore commensale non pathogène,
- une flore accidentelle, témoin de la pollution des eaux ou des souillures secondaires à la récolte.

Si certaines bactéries peuvent être digérées par les Bivalves, d'autres, au contraire, peuvent se reproduire dans le tractus digestif.

C'est en filtrant une eau de qualité bactériologique irréprochable, que ces lamellibranches pourront se débarrasser de ces micro-organismes indésirables. Il faut donc que les conditions de stabilisation permettent un bon déroulement de cette fonction de filtration.

3.2- L'auto-épuration et les principaux paramètres physico-chimique :

Tout d'abord, le bassin dégorgeoir ou la station d'épuration devront être situés le plus près possible du lieu d'élevage de façon à réduire au maximum le temps de transport, non seulement sur le plan des possibilités de multiplication de la microfaune bactérienne, mais aussi de façon à réduire le stress des coquillages.

L'eau de mer utilisée doit elle aussi présenter des caractéristiques aussi proches que possible de celles du lieu d'élevage afin, là encore, d'éviter au maximum les chocs physiologiques.

Les principaux facteurs qui interviennent sur l'auto-épuration sont les mêmes que ceux qui interviennent sur les principales fonctions physiologiques des Mollusques : température, salinité, oxygène dissous, pH, turbidité, état sexuel des mollusques. Mais avant tout, ne seront introduit dans les installations que des coquillages qui auront été préalablement nettoyés.

3.2.1 - Nettoyage des coquillages et des bassins :

Les coquillages doivent être nettoyés et triés pour éliminer les individus morts ; ces derniers se décomposent dans l'eau et les multiplications bactériennes qui en découlent peuvent contaminer l'eau de mer.

Le lavage (voir fiches techniques IFREMER) doit précéder le tri car il le facilite. Il débarrasse les coquillages de la vase et des sédiments qui contiennent souvent des germes pathogènes. De plus, il débarrasse les coquilles des **épibiontes** qui sont eux-mêmes consommateurs d'oxygène, et dont certains, plus sensibles que les coquillages, en changeant de milieu peuvent mourir et se décomposer dans le bassin.

Il faut éviter de mélanger des lots auto-épurés et des lots provenant de zones d'élevage (recontamination possible).

Enfin, il vaut mieux renouveler l'eau du bassin toutes les 24 heures et relaver les mollusques afin de les débarrasser de nouveau des fèces et pseudo-fèces. De même, le bassin doit être soigneusement lavé. Les déjections sont en effet le lieu de fixation des germes pathogènes qui étaient présents dans le tube digestif des Bivalves.

On peut laver au jet la paroi des bassins à l'eau de mer javalisée (10 mg/l de chlore résiduel), puis rinçage à l'eau de mer pure, pour éliminer toute trace de chlore.

3.2.2 - Température :

La température joue un rôle déterminant dans l'activité des Bivalves, mais aussi, nous le savons, sur la teneur en oxygène dissous de l'eau de mer.

Pour les basses températures, les Bivalves entrent en hibernation. L'eau des bassins ne doit donc pas descendre en dessous d'une température de 8° C pour que la plupart d'entre eux conservent leur possibilité d'auto-épuration.

De même, les températures supérieures à 25° C sont à éviter : la solubilisation de l'oxygène est moindre et à l'inverse, la consommation d'oxygène importante. De plus, pour les Bivalves qui se reproduisent en été (huîtres, palourdes), l'immersion en bassin peut déclencher le frai, ce qui pose quelques problèmes pour la tenue des coquillages (excès de matière organique libérée dans l'eau).

3.2.3 - Salinité :

Bien que la plupart des Bivalves d'intérêt commercial soient euryhalins, tout transfert d'un milieu dans un autre de salinité très différente entraîne, dans les cas extrêmes, des phénomènes de mortalité. La sensibilité des organismes est, là encore, augmentée en période de maturité sexuelle. Même si des possibilités d'adaptation existent, l'activité des bivalves est perturbée et il existe une période d'adaptation plus ou moins longue.

A titre d'exemple, pour des *C. Virginica* élevées à la salinité de 27 ‰, le taux de pompage sur une période de 6 heures est affecté de la façon suivante :

- 20 ‰ 75 % du taux normal
- 15 ‰ 11 % du taux normal
- 10 ‰ 9 % du taux normal
- 5 ‰ 0,4 % du taux normal

Pour que le stockage et l'épuration s'effectuent de façon satisfaisante, il faut éviter une variation positive ou négative de plus de 20 % par rapport à la salinité d'origine du mollusque.

Le conchyliculteur devra donc connaître autant que faire se peut la salinité moyenne de la zone d'où proviennent les coquillages, mais aussi surveiller celle de l'alimentation de son bassin.

Les spécialistes considèrent que l'adjonction de sel pour corriger une basse salinité n'est pas souhaitable car on ne connaît pas ses conséquences à l'heure actuelle.

Les américains recommandent l'eau de mer de synthèse suivante pour les huîtres :

Pour 1 000 litres d'eau à 35 ‰ :

- 23,5 kg de NaCl
- 5,8 kg de Mg SO₄, 7 H 20
- 4,5 kg de Mg Cl₂, 6 H 20
- 1,2 kg de Ca Cl₂, 2 H 20
- 0,6 kg de KCl

Une eau de mer fossile peut être utilisée si sa charge en sels dissous (ammoniaque, sels de fer) n'est pas trop importante, et après oxygénation.

3.2.4 - pH :

La concentration en ions hydrogène joue un rôle dans l'activité des coquillages. Le pH de l'eau de mer varie peu (7,5 à 8,4 au maximum).

Un pH inférieur à 7 ou supérieur à 8,4 doivent être proscrits car il se produit une réduction d'activité chez les Bivalves particulièrement marquée au delà de ces deux valeurs (abaissement du taux de pompage et de la prise en charge de l'oxygène).

3.2.5 - Turbidité :

Elle intervient tout d'abord sur l'activité des coquillages, mais aussi sur les possibilités de stérilisation de l'eau de mer par les rayons ultraviolets. Une trop forte turbidité empêche leur pénétration à travers la couche d'eau et une mauvaise épuration naturelle de celle-ci.

C'est une des raisons qui ont amené à préconiser l'utilisation de bassin de stockage (les "malines") pour alimenter les bassins dégorgeoir ; ils permettent la décantation et l'épuration par les U.V. d'origine solaire.

On sait en ce qui concerne les Bivalves qu'une faible turbidité favorise le taux de pompage, mais au-dessus d'un seuil variable selon les espèces, l'activité physiologique est perturbée ; l'animal, pour empêcher le colmatage de sa cavité palléale, réagit en produisant les pseudofèces, ce qui réduit le taux de pompage et de filtration et augmente sa consommation en oxygène dissous.

En ce qui concerne les huîtres, on peut estimer qu'une teneur en élément en suspension de 100 mg/l réduit fortement l'activité du mollusque.

On recommande donc une turbidité maximum de 20 NTU*
(* Manuel des analyses chimiques en milieu marin, CNEXO, 1983).

3.2.6 - Oxygène dissous :

Les Bivalves utilisent l'oxygène dissous de l'eau de mer indépendamment de la concentration jusqu'à une valeur que l'on peut situer globalement entre 2,8 et 3,5 mg/l. En dessous de ce seuil, il y a perturbation de l'activité et une mauvaise auto-épuration. De plus, on a pu observer que le besoin en oxygène des mollusques était plus élevé pendant les deux à trois premières heures qui suivent une période d'assec.

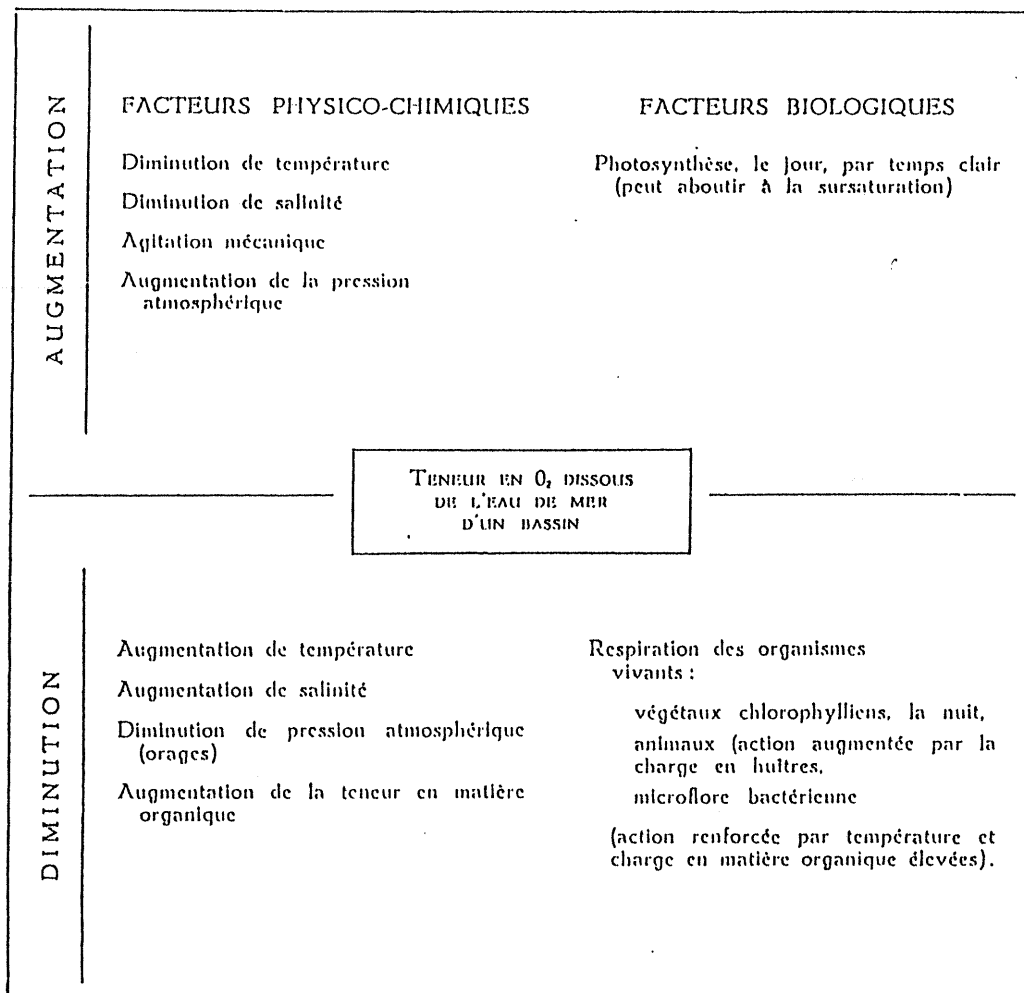


Tableau 8 : Les différents facteurs intervenant pour déterminer la teneur en oxygène dissous de l'eau de mer .

En ce qui concerne les milieux confinés, l'absence de renouvellement de l'eau, et l'absence de courant véhiculant une eau oxygénée vers les mollusques, rend leur situation plus précaire.

Ainsi, des chercheurs américains ont montré qu'avec un courant inférieur au litre par minute, pour un lot de 500 *Mya arenaria*, l'oxygène était consommé à 90 % entre 16 et 20° C, tandis que si on augmentait le débit à 1,5-2,5 l/mn, 50 % seulement de l'oxygène était consommé, et la purification bactérienne des Bivalves était plus rapide.

La stagnation de l'eau de mer dans les bassins est donc un élément défavorable.

La teneur en oxygène dissous de l'eau de mer est influencée par la pression atmosphérique, la température et la salinité. Lorsque la salinité et la température augmentent, la quantité d'oxygène dissous diminue.

La solubilité de l'oxygène dans l'eau de mer en fonction de la température et de la salinité est donnée par le tableau 7. Les valeurs sont ici exprimées en ml.l^{-1} ; pour les obtenir en mg.l^{-1} , il faut multiplier la valeur du tableau par 1,429.

La teneur en oxygène dissous peut être exprimée en valeur absolue (tableau 7) mais aussi en valeur relative, par le pourcentage de saturation (rapport de la quantité d'oxygène mesurée, divisée par la quantité correspondant à la saturation donnée par les tables). Ainsi, une eau de mer peut être sous-saturée ou sur-saturée en oxygène dissous.

La saturation de l'eau en oxygène est variable, et résulte d'un ensemble de facteurs physiques, chimiques et biologiques (tableau 8).

- La pression atmosphérique : les valeurs de la saturation augmentent ou diminuent avec la pression. C'est pourquoi, des accidents de stockage des huîtres sont courants par temps d'orage, particulièrement lorsqu'une dépression brutale se produit en été, en fin d'après-midi lorsque le réchauffement des eaux est à son maximum. C'est aussi par temps orageux que les huîtres ont tendance à frayer.

- L'accumulation des matière organique : jointe à des températures élevées, elle utilise l'oxygène dissous qui sert à son oxydation et favorise le développement d'une microflore bactérienne qui contribue aussi à l'appauvrissement du milieu en oxygène. Ceci explique l'intérêt de débarasser les coquillages de leurs épibiontes avant de les entreposer et de vider et laver les bassins après un frai (au cours d'une ponte, une huître peut déverser dans le milieu jusqu'à la moitié en volume de sa masse viscérale initiale sous forme de gamètes très riches en matières de réserve).

De même, les déchets du métabolisme des huîtres (fèces, pseudo-fèces, urine) participent d'une façon non négligeable au phénomène, compte tenu des quantités importantes de Bivalves dans les bassins.

- L'agitation de l'eau : quelle soit naturelle (vent, courants) ou artificielle, l'agitation permet une augmentation des surfaces de contact avec l'air et facilite la diffusion de l'oxygène dans la couche superficielle.

- L'action des organismes chlorophylliens : le phytoplancton dégage plus d'oxygène au cours de la photosynthèse qu'il n'en consomme par respiration ; à l'inverse, la nuit, seule la fonction de respiration s'exerce, tendant à appauvrir le milieu en oxygène dissous.

- la respiration des animaux : zooplancton, mollusques stockés et éventuels épibiontes consomment de l'oxygène et contribuent à diminuer sa concentration dans les eaux.

Il est donc recommandé aux conchyliculteurs de maintenir la teneur en oxygène dissous des bassins à un niveau convenable par les différents systèmes d'aération du commerce, et de ne pas trop surcharger les bassins pour que l'oxygénation de l'eau puisse se propager au niveau des différents mollusques. Les spécialistes américains préconisent le maintien à une valeur de 5 mg/l pour que l'auto-épuration se fasse avec toutes les garanties nécessaires.

TROISIEME PARTIE: LA REPRODUCTION DES BIVALVES

1 - SEXUALITE :Gonochorisme et hermaphrodisme

Les modalités de la reproduction chez les Bivalves sont très variées. Certains sont gonochoriques (à sexe séparé) ou hermaphrodites (à la fois mâle et femelle), et les modalités de cet hermaphrodisme sont complexes.

La saison de reproduction peut s'étendre sur toute l'année, ou seulement pendant quelques semaines. Il peut y avoir fécondation externe ou incubation des larves.

Les caractères généraux de la reproduction seront présentés, en attirant l'attention sur les particularités des principales espèces commerciales, huîtres, moules et palourdes.

1.1 - *Mytilus* spp et *Tapes* sp:

Mytilus edulis et *M. Galloprovincialis* sont des espèces gonochoriques sans dimorphisme sexuel. De très rares cas d'hermaphrodisme simultané ont été signalés ; ovogénèse et spermatogénèse se déroulent alors dans des tubules gonadiques distincts, répartis en zones mâles et femelle dont l'importance et la situation varient selon les animaux. Néanmoins, ce phénomène n'intéresse au maximum qu'un individu sur mille.

Les *Tapes* sp. sont eux aussi gonochoriques avec de rares cas d'hermaphrodisme.

2.2 - *Crassostrea* spp:

Il y a ici hermaphrodisme avec sexualité alternative irrégulière.

On rencontre des individus qui sont soit en phase mâle, soit en phase femelle pendant de longues périodes, avec seulement 0,35 % d'individus à hermaphrodisme simultané.

Il existe en général une certaine protandrie (fort pourcentage de mâles atteignant 70 % chez les individus d'un an). Au cours de la seconde saison, on observe 50 % de mâles et 50 % de femelles. Puis, les femelles dominent chez les animaux âgés. Il peut y avoir inversion du sexe soit au cours d'une même saison, soit au cours de saisons consécutives.

2.3 - *Ostrea* spp:

Il y a hermaphroditisme consécutif, le changement de sexe est répété, soit annuellement, soit au cours d'une même saison, amenant une alternance plus ou moins régulière du sexe. Il y a protandrie marquée. Le changement de femelle en mâle est plus rapide et peut intervenir en quelques jours après le vidage de tous les ovocytes. Le passage du stade mâle au stade femelle est plus lent, bien que l'été, quand la température est élevée et les conditions nutritionnelles excellentes, le phénomène puisse intervenir en quelques semaines.

2.4 - Pectinidés :

Il peut exister des Bivalves à hermaphroditisme simultané : chez les Pecten en particulier, une partie de la gonade est mâle, et une autre partie est femelle. Il peut y avoir sous certaines conditions auto-fécondation (*Pecten irradians*). Les gamètes, quoique produits dans des zones différentes de la gonade, sont déversés par les mêmes conduits génitaux. A l'inverse, chez *P. maximus* et *Chlamys opercularis*, les possibilités d'auto-fécondation sont réduites car la partie testiculaire se vide généralement avant la pleine maturité des ovocytes.

2 - GONADE ET MATURITE SEXUELLE :

2.1 - Situation de la gonade :

Les gonades chez les Bivalves ne constituent pas un organe anatomique distinct ; elles sont formées de tubules envahissant la masse viscérale chez les Ostreidés. Elles se présentent sous forme de grappes acineuses qui s'insinuent à la surface et à la base du pied vers la masse viscérale, chez les palourdes et les coques. Les acinis envahissent la masse viscérale et le manteau chez les Mytilidés.

L'appareil reproducteur est réduit aux gonades. Il n'existe aucune formation annexe (glande accessoire, organe copulateur...) ce qui facilite le changement de sexe.

2.2 - L'évolution de la gonade :

Différentes étapes ont été décrites dans le développement de la gonade.

2.2.1 - Mytilidés :

L'échelle de Chiperfield comprend quatre stades

- stade 0 : repos sexuel. Cette période débute dès la fin des émissions des gamètes. Il y a accumulation de réserves (glucidiques, lipides). Manteau homogène, de couleur ivoire ou orangée. Il s'épaissit en comprimant les follicules et les gonoductes. Pas de produits génitaux visibles.
- stade I : Manteau moins homogène. Les follicules commencent à se développer et dessinent un fin réseau que l'on peut apercevoir.
- stade II : Follicules de plus en plus apparents ; le manteau prend une teinte propre à chaque sexe (femelles : rouge-orangé, mâles : jaune-crème). Ovules et spermatozoïdes encore immatures.
- stade III : La maturité sexuelle est atteinte. Les gamètes sont prêts à être émis. La glande sexuelle peut se vider en une ou plusieurs fois. Le manteau devient translucide et rougeâtre.

L'échelle de Lubet subdivise le stade 3 en stades III A1 (qui recouvre grossièrement la fin du stade 2 précédent), III A2 (phase "instable", les individus sont prêts à frayer), stade III B (ponte ou éjaculation partielles ou totales) et stade III C (phase de restauration de la gonade, avec sensiblement les mêmes images histologiques que le stade 2).

2.2.2 - Ostreidés :

Comme dans le cas précédent, à côté de méthodes histologiques fines qui permettent d'évaluer le degré de maturité des huîtres, des échelles pratiques, basées essentiellement sur l'observation macroscopique de la gonade, ont été mises au point, l'une pour les huîtres plates, l'autre pour les huîtres creuses (tableau n° 9).

2.3 - Séquences du cycle sexuel:

2.3.1 - Les rythmes sexuels :

Les modalités des rythmes sexuels (séquences de la gametogénèse, période de maturation et rythmes des émissions de gamètes) sont très variées selon les espèces. Dans la plupart des cas, la maturation génitale est cyclique, mais chez certaines espèces, elle est continue pendant toute l'année.

Les cycles sexuels sont sous l'influence de facteurs climatiques, hydrologiques et nutritionnels ; des facteurs internes, génétiques, nerveux, endocriniens et métaboliques, commandent ces phénomènes.

Stade	<i>O. edulis</i>	Stade	<i>C. angulata</i> et <i>C. gigas</i>
0-5	Gonade vide; correspond au repos sexuel ou à la fin de l'expulsion des gamètes.	0-5	ibid.
1	Début de la gamétogénèse; multiplication des gonies.	1	ibid.
2	Gonade bien développée mais la dissociation des gamètes reste difficile.	2	ibid.
3	Stade dit de réplétion maximale; gonade hypertrophiée; une épaisse couche blanc-crème enveloppe la masse viscérale; les gamètes sont très abondants et obtenus par pression très légère.	3	Ce stade se divise en deux:
		3 P	état moyen de réplétion de la gonade; gamètes abondants et facilement dissociables;
		3 H	état maximum de réplétion; gonade hypertrophiée; couche blanc-crème épaisse entourant la masse viscérale; gamètes très abondants et obtenus par très légère pression.
4	Stade de ponte et chez la femelle d'incubation. On peut le diviser en deux:	4	Stade d'émission des gamètes; il y a régression du volume de la gonade dont la coloration devient jaunâtre, la partie antérieure de la glande digestive est visible; les gamètes sont moins abondants.
4 a	les œufs viennent d'être émis, ils forment dans la cavité palléale une masse blanche « laiteuse »;		
4 b	l'incubation est terminée; les coquilles larvaires donnent à la masse des embryons une coloration gris-ardoise.		
5	Gonade entièrement vide; masse digestive bien visible; coloration grisâtre de la chair. Stade se confondant avec le stade 0.	5	Déplétion presque complète; animal maigre; stade se confondant avec le stade 0.

Tableau 9: Echelle pratique d'évaluation des stades du cycle sexuel chez *Ostrea edulis*, *Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*

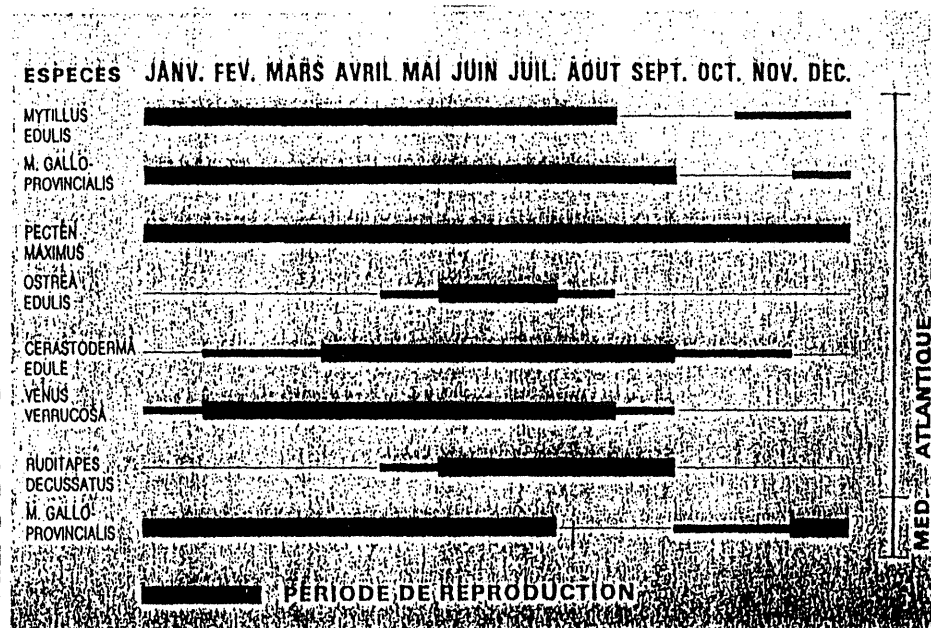


Tableau 10 : Calendrier de maturité de quelques espèces de mollusques bivalves de en Atlantique et en Méditerranée

On distingue les espèces **Bradychtiques**, qui ont une saison de ponte très étalée dans l'année et les espèces **Tachydictiques** où elle est plus courte.

Pour des Bivalves des mers chaudes, le cycle sexuel est très étalé et souvent même continu toute l'année.

Les espèces des mers tempérées et froides pondent le plus souvent pendant les mois de printemps et d'été. La période de repos sexuel pouvant se situer en hiver (Ostreidae, Pectinidae, Cardiidae, Veneridae, Solenidae). Mais il reste des exceptions : les Mytilidae des mers tempérées ont un cycle très étalé dans l'année ; les moules présentent une activité génitale réduite pendant l'été et même l'automne. Les phénomènes sexuels sont identiques chez *M. edulis* et *M. galloprovincialis* ; toutefois, lorsque les deux variétés coexistent dans un biotope donné, *M. galloprovincialis* présente un cycle plus long, la durée du repos sexuel pourrait être presque nulle.

Le tableau 10 présente le calendrier de maturité des principales espèces de Bivalves d'intérêt commercial en Atlantique et Méditerranée. Il faut lui ajouter les huîtres creuses, *Crassostrea gigas*, qui se reproduisent de la mi-juin aux premiers jours de septembre.

2.3.2 - Facteurs influençant le rythme sexuel :

Les facteurs externes agissent à la fois sur la vitesse de la gamétogénèse et la fréquence des pontes ou des éjaculations.

L'influence de la latitude est interprétée par l'action thermique de l'eau. L'étude des espèces à large répartition géographique a permis de constater que le facteur thermique joue un rôle prépondérant ; chez ces espèces, il existe des "races physiologiques" caractérisées par une température minimale favorable au déroulement de la gamétogénèse et une température minimale critique au-dessous de laquelle les émissions de produits sexuels ne peuvent se produire.

Un exemple de ce phénomène est illustré par les *Crassostrea gigas* qui peuvent murer leurs gamètes, mais ne les émettent généralement pas sur le littoral de la Manche, sauf lors des étés exceptionnellement chauds.

La durée de la gamétogénèse, pour les espèces à ponte printanière ou estivale, est conditionnée par les températures hivernales (pontes plus précoces à l'issue d'hivers peu rigoureux).

Le rôle de la température est bien mis en évidence par le "conditionnement" des géniteurs en écloserie (huîtres, palourdes par exemple). La ponte peut être obtenue en dehors de la saison normale de la reproduction lorsque ces Bivalves sont maintenus à une température convenable, en présence d'une nourriture abondante.

A l'inverse, chez *M. edulis*, espèce à repos sexuel estival, la gamétogénèse peut s'effectuer à 7 ou 8° mais elle est arrêtée à 18° C.

□ Salinité :

Les basses salinités automnales et hivernales retardent la gamétogénèse des jeunes individus de *Mytilus edulis*.

Chez les huîtres creuses, une légère dessalure favoriserait la maturation, mais il ne faut pas descendre en dessous de 25 ‰. En période de pleine maturité, les *Crassostrea gigas* sont particulièrement sensibles à la dessalure, celle-ci peut engendrer des mortalités.

□ Nutrition :

L'apport nutritionnel joue un rôle très important sur le commencement et la durée de la gamétogénèse. Le jeûne provoque l'arrêt des phénomènes sexuels et la lyse des gamètes.

La période de reproduction augmente chez *Mytilus edulis* avec la durée d'immersion -donc d'alimentation- des mollusques. Les individus constamment immergés montrent un cycle sexuel presque continu.

Le cycle sexuel chez les Bivalves est aussi sous la dépendance de facteurs internes.

Les ganglions cérébroïdes et viscéraux exercent un contrôle important sur l'initiation et le déroulement de la gamétogénèse, la ponte et l'éjaculation (sécrétions hormonales).

Enfin, le système nerveux intervient un rôle dans le déroulement des émissions : présence de récepteurs sensoriels excitables par les stimuli, coordination de la contraction musculaire, des mouvements ciliaires, qui facilitent l'émission.

3 - EMISSION DES GAMETES, LA FECONDATION :

La maturité des gamètes intervient à la fin de la gamétogénèse. Cette étape de l'évolution génitale ne peut être discernée ni macroscopiquement, ni microscopiquement. Ce stade de correspond à un état physiologique particulier : "la phase instable" ; l'application brutale d'un stimulus (mécanique, électrique, thermique, chimique...etc...) provoque ponte ou éjaculation. Celles-ci peuvent être partielles, généralement en début de saison de reproduction, ou plus importante en cours de saison.

3.1 - Modalités de l'émission :

Chez les espèces à fécondation externe (huîtres creuses, moule, palourdes), l'éjaculation se produit sous forme d'un mince filet continu, sans mouvement valvaire particulier, l'amplitude de bâillement étant plus importante que lors du pompage. La relaxation du muscle adducteur est provoquée par une substance, la diantine, présente dans le sperme.

Lors de la ponte, chez la moule et la palourde, les ovules sont émis sous forme de cordonnet qui se désagrège rapidement dans l'eau sous l'influence des courants. Des contractions musculaires peuvent faciliter l'expulsion des ovules hors de la cavité palléale.

Chez les huîtres creuses, au contraire, la ponte s'accompagne d'une activité valvaire particulière qui s'observe pendant toute l'émission avec une rythmicité remarquable : la valve droite operculaire se soulève lentement avec une amplitude inhabituelle (action de la **diantline**), en marquant un léger palier, puis elle s'abaisse brutalement pour provoquer l'expulsion d'un nuage d'ovocytes par un orifice ménagé par les tentacules des bords du manteau dans la partie inhalante.

Les ovocytes sont propulsés à contre courant de la cavité exhalante où débouche le pore génital, vers la cavité inhalante à travers les ostias des branchies.

Cette activité valvaire particulière est tout à fait reconnaissable sur les myogrammes de l'activité valvaire, et a permis d'étudier durée et fréquence des pontes chez *Crassostrea gigas* dans leur biotope.

Chez les huîtres plates, les oeufs sont expulsés dans la chambre inhalante ; les spermatozoïdes sont émis par les mâles du voisinage, amenés par le courant et pompés par la femelle, viennent les féconder. L'embryogénèse et la formation des larves se produisent dans la cavité palléale femelle où les larves sont incubées.

3.2 - Fécondité :

Chez les espèces à fécondation externe, le nombre d'oeufs pondus atteint de un million pour une moule *Mytilus galloprovincialis* de 33 mm, à plusieurs dizaines de millions chez les *Crassostrea gigas*.

Chez les *Ostrea edulis* "larvipares", les valeurs de 500 000 à 1 500 000 sont rapportées dans la littérature.

Les variations individuelles sont généralement très importantes. Elles dépendent moins de l'âge que de la taille et de l'état d'engraissement des mollusques.

3.3 - Facteurs influençant l'émission des produits sexuels :

Lorsque les Bivalves sont en "phase instable", toute variation brutale d'un facteur de milieu déclenche l'émission des produits sexuels.

Le facteur thermique intervient sur le phénomène. Les *Mytilus edulis* de la région de Concarneau ne fraient que lorsque la température atteint 10° C. Il existe une température limite au delà de laquelle les émissions n'auraient pas lieu ; cette limite inférieure dépendant de la salinité, elle serait d'autant plus basse que la salinité serait plus faible : de 7,5 à 9° C entre 20 et 27 ‰, et 10-11° C à 29-31 ‰. Le seuil supérieur se situerait vers 20° C. Les basses températures

ont une action inhibitrice sur le déclenchement des émissions : les *Mytilus galloprovincialis* sexuellement mûres émettent des produits génitaux à 13-14° C, mais cessent toute émission entre 2 et 6° C. Par contre, des pontes ont pu être obtenues à des températures supérieures à 20° C.

En laboratoire, des chocs thermiques répétés (passage de 15° C à 27° C) provoquent pontes et éjaculations chez les huîtres et les palourdes en phase instable.

Tout changement brusque et entre certaines limites, des facteurs de milieu provoquent ponte ou éjaculation. Il ne semble pas exister de stimuli électifs et l'action simultanée de plusieurs excitants est plus efficace que celle que donne chacun d'entre eux séparément.

C'est ce qui explique une fréquence plus importante des pontes et des éjaculations en période de vives eaux. Plus qu'une action d'un **rythme sélénien** (phases lunaires), le phénomène s'explique par la plus grande instabilité des conditions de milieu subies par les Bivalves : variations de pression, chocs thermiques, variations de salinités plus importantes, en liaison avec l'amplitude de la marée et la durée des périodes d'assec.

Il faut préciser, tout au moins en ce qui concerne les *Crassostrea gigas*, que le frai intervient principalement pendant le descendant et non pendant le montant, à la suite de l'assec.

Enfin, les mâles sont généralement plus sensibles que les femelles et leur éjaculation stimule les individus voisins.

Il existe donc une interaction entre les individus de la même espèce. Rappelons que le sperme contient, chez les huîtres, une substance, la **diantline**, de nature nucléoprotidique, soluble dans l'eau, qui agit sur les individus des deux sexes.

Des substances de nature lipo-protéique agissent de même chez les *Mytilus* et les *Chlamys*.

3.4 - Fécondation :

La fécondation se produit dans le milieu naturel, dans les premières minutes après la rencontre de l'ovocyte et du spermatozoïde.

C'est elle qui déclenche la maturation des ovocytes.

En effet, la spermatogénèse s'effectue selon le processus habituel (cellules mères des gonies, spermatogonies, spermatocyte de premier ordre, spermatocyte de second ordre, spermatide et spermatozoïde). La réduction chromosomique s'effectuant lors du passage du spermatocyte de 1er ordre (2n chromosome) au spermatocyte de 2^d ordre (n chromosomes), au cours de la première division de maturation réductionnelle ; le passage du spermatocyte de 2^d ordre au spermatide se faisant par la seconde division de maturation qui est équationnelle.

Chez la femelle au contraire, le gamète reste au stade d'ovocyte de 1er ordre à 2n chromosomes jusqu'à la ponte (stade métaphasique de la mitose hétérotypique)

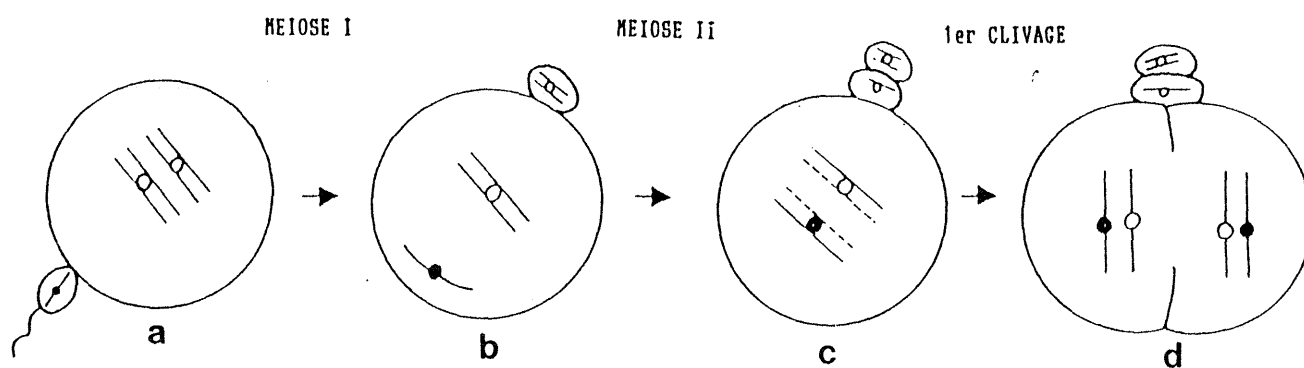


Figure 40: Le développement normal de l'oeuf chez les Bivalves (a à d)
 Pour simplifier une seule paire de chromosome est représentée.
a : l'oeuf lors de sa libération au stade métaphase de la méiose I ,activation par le spermatozoïde.
b : méiose I complète ; le premier globule polaire est émis ;le nucleus mâle a pénétré l'oeuf .
c : méiose II achevée ; le second globule polaire a été émis ; les pronucléus mâle et femelle s'unissent .
d : premier clivage, perpendiculairement au point d'émission des globules polaires .

C'est la fécondation qui déclenche la maturation des ovocytes.
(figure 40)

La division hétérotypique se poursuit sans qu'il y ait fusion du pronucléus femelle et du pronucléus mâle, avec émission du premier globule polaire.

Au cours de la seconde division de maturation, qui est homotypique, le second globule polaire est émis, le pronucléus mâle et le pronucléus femelle fusionnent. C'est la fin de la meiose.

Le premier clivage intervient alors dans un plan perpendiculaire à celui de l'extrusion des globules polaires.

Le blocage d'un ou des deux globules polaires par action mécanique ou chimique, permet d'obtention d'individus triploïdes (3n chromosomes) ou tétraploïdes (4n chromosomes).

4 - LA PHASE EMBRYONNAIRE : (figure 41)

Après émission des globules polaires, les oeufs commencent à se diviser de 50 à 80 minutes après la fécondation. La première division (stade II) est légèrement inégale, le blastomère AB étant plus petit que le blastomère CD (lobe polaire).

La seconde division (stade IV) isole trois blastomères (A,B,C) au pôle animal et un volumineux blastomère au pôle végétatif.

A partir de la troisième division, le clivage est de type spiral (divisions successives à angle droit), et il aboutit à la formation du **stade morula** ; la division des micromères (pôle animal) est plus rapide que celle des macromères (pôle végétatif) ; les micromères deviennent progressivement plus petits et enveloppent le pôle végétatif. C'est la **blastula** qui est ciliée ; l'embryon peut donc se déplacer en tournant doucement.

La **gastrulation** a lieu 10 heures après la fécondation chez la moule, et entre 4 à 6 heures après la fécondation chez l'huître. Elle se produit par épibolie (recouvrement) des micromères du pôle animal, et par une légère invagination qui donne l'endoderme, communiquant avec l'extérieur par un petit blastopore. Toute la surface de l'embryon est ciliée, mais on distingue une touffe de cils plus volumineux au pôle végétatif.

Il n'y a pas augmentation de volume au cours de l'embryogénèse, mais simplement division cellulaire.

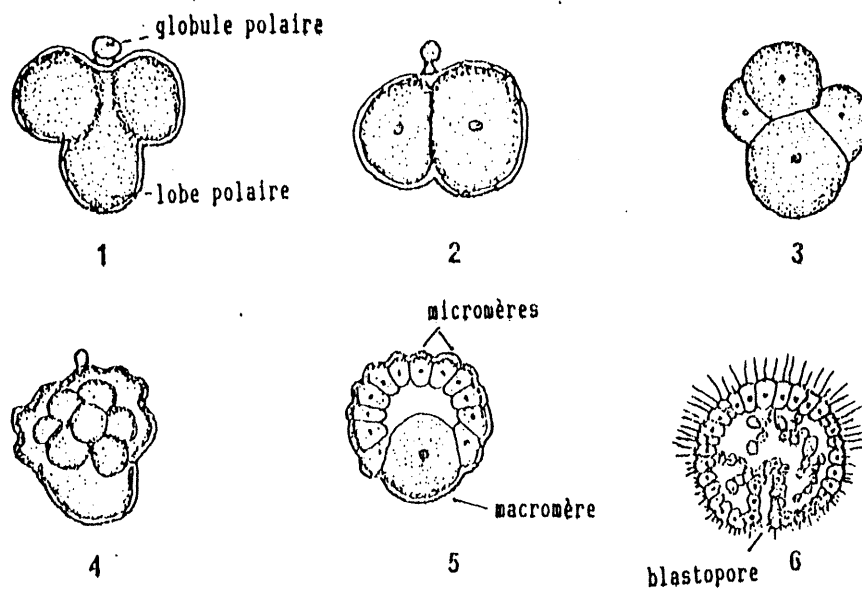


Figure 41 : Embryologie de *Mytilus edulis*

- 1 à 4 : segmentation .
- 5 : blastula .
- 6 : gastrula ciliée .

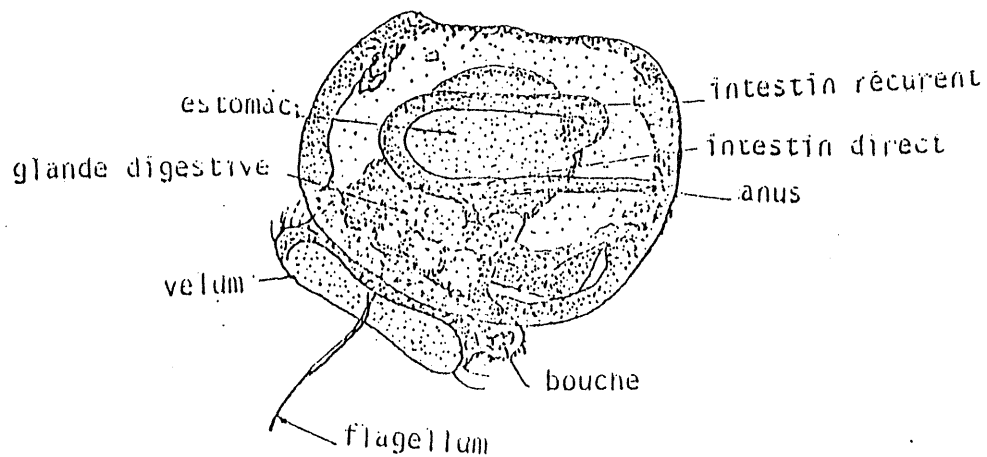


Figure 42: Larve D de *Mytilus edulis* .

5 - LA PHASE LARVAIRE :

5.1 - La trochophore :

Le premier stade larvaire est la **trochophore** qui est couverte de cils courts. Elle a une forme générale de toupie et présente, chez la moule, une longue touffe apicale de cils, le flagellum. Une glande coquillère se développe à partir de l'ectoderme dorsal ; une couronne de cils ou prototroche, située au pôle apical joue le rôle d'organe nageur.

Le tube digestif est formé avec la bouche, l'estomac, un court intestin et l'anus. Il y a un passage progressif au stade suivant.

5.2 - La Vélière :

Ce stade est atteint dans les premières 24 heures après la fécondation chez les huîtres, et au bout de 48 heures chez la moule. Il se caractérise par un organe de nage bilobé, le vélum cilié. La coquille, d'abord impaire, est formée des deux valves qui entourent la masse viscérale. Le vélum est rétractable dans la coquille (prodissoconque I). La jeune larve a une forme de "D" majuscule, la charnière est droite (figure 42).

Le tube digestif est fonctionnel, il y a un passage de la phase endotrophe (utilisation des réserves vitellines), à la phase exotrophe (capture de la nourriture).

Apparaît ultérieurement une coquille secondaire (Prodissoconque 2). L'umbo ou crochet commence à se développer. La morphologie de la larve change complètement.

La figure 43 et le tableau 11 rappellent les différents stades larvaires que l'on peut observer chez les huîtres creuses, avec la correspondance entre les appellations des biologistes conchylicoles et celles des malacologistes.

Lorsque la larve approche de la métamorphose, une tache sombre apparaît au niveau de l'emplacement des futurs filaments branchiaux : la larve est dite "oeillée". Ce phénomène annonce de profondes transformations qui intéressent de nombreux organes.

Lorsque la vélière approche et dépasse la hauteur de 300 µm, le pied, caractérisé par un épithélium cilié, se développe ; le vélum est encore fonctionnel. C'est la pédivélière (figure 44). La larve peut encore nager grâce à son vélum, ou ramper sur les supports grâce à son pied. Son phototropisme devient négatif ; elle cherche un support approprié pour se fixer et subir la métamorphose.

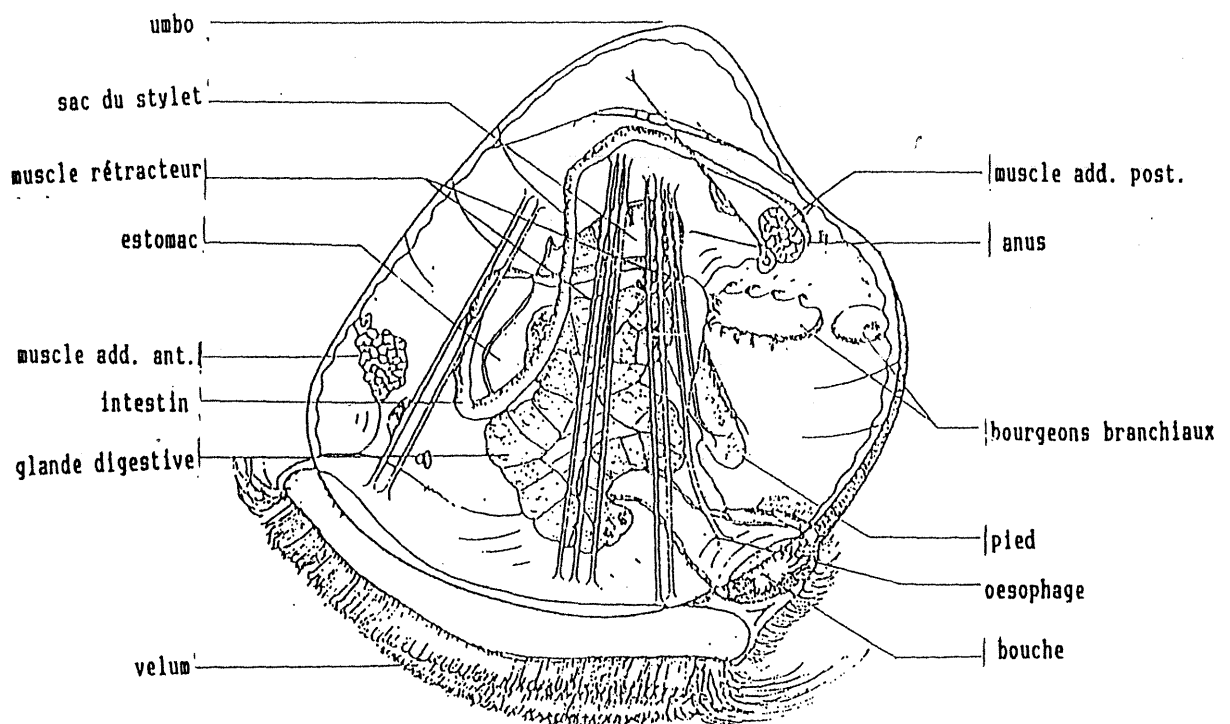


Figure 44.: Pédiveligère de *Crassostrea* sp. vue de côté.

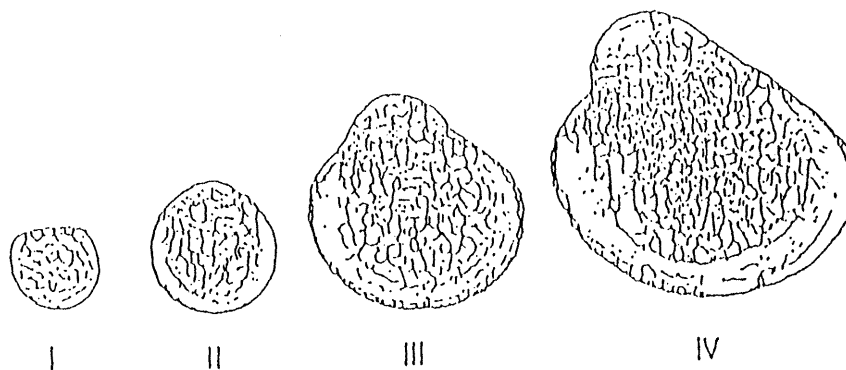


Figure 43: Les quatre stades de développement des larves d'huîtres creuses, selon Medcof. Le stade I est divisé en deux par les biologistes conchylicoles français: "grises" (larves âgées au plus de 24 h) et larves "en évolution" (début de l'apparition de l'umbo).

Jours après la fécondation	Appellations des malacologistes	Hauteur (µm)	Stades des biologistes conchylicoles	Hauteur (µm)
1 - 6	Véligères larves D	57 - 105	Petites dont * grises (âge 24 h) * en évolution	57 - 105
6 à 18	Véligères umbonées	105 - 260	Evoluées Moyennes Grosses	105 - 150 150 - 235 235 - 260
18 à 22	Véligères oeuillées	260 - 280	Oeuillées	260
22 à 24	Pédivéligères	280 - 300		
> 24	Plantigrades	> 300	Naissains	> 300

Tableau 11: Stades employés par les biologistes conchylicoles pour décrire le développement larvaire de *Crassostrea gigas* et leur équivalence avec les appellations des malacologistes.

6 - LA METAMORPHOSE :

Le passage de la vie pélagique à la vie benthique comporte deux stades successifs :

- le premier est la fixation sur le support ; il peut ne pas être définitif et comporte plusieurs tentatives. C'est une réaction de comportement à l'action de facteurs externes de l'environnement ;

- le second, la métamorphose est un phénomène physiologique irréversible ; il s'agit d'une réponse morphogénétique induite par des facteurs endogènes de type neurobiologiques.

Lorsque la pédivéligère se fixe définitivement, sur le substrat, la métamorphose se produit. Le vélum dégénère. Quatre ébauches branchiales apparaissent ainsi que les palpes labiaux qui permettent les apports nutritionnels en remplacement du vélum. Le pied, qui joue un rôle sensitif dans le choix du support, sécrète un ciment chez l'huître, qui permet la fixation lorsque le support a été choisi. Il disparaîtra ultérieurement, tandis qu'il persiste chez la moule, la palourde et la coque en particulier.

C'est le commencement de la vie benthique, une nouvelle coquille se forme dans le prolongement de la prodissoconque, la dissoconque. C'est le stade plantigrade qui est fixée par quelques filaments byssaux chez la moule ou chez la palourde.

7 - PHASE JUVENILE :

Le jeune lamelibranche (naissain) est semblable à l'adulte. Tous les organes sont en place à l'exception de la gonade.

La première maturation ne sera atteinte que 5 à 8 mois après la fixation chez la moule, l'année suivante chez l'huître, bien que l'on ait pu observer des gamètes viables sur du naissain de *C. gigas*, âge de 3 mois, début septembre dans le Bassin d'Arcachon.

8 - ACTION DE DIFFERENTS FACTEURS SUR LA VIE LARVAIRES :

Les facteurs de milieu agissent sur la durée de la vie pélagique et par suite sur la survie des larves. Toute augmentation de la durée de la phase nageuse augmente la mortalité des véligères pour une cohorte donnée (dispersion par les courants, action des prédateurs)

Les connaissances actuelles relatives à l'influence des principaux facteurs de milieu reposent sur les observations effectuées dans le milieu naturel, pour les principales espèces d'intérêt commercial (*Mytilus sp*, *Crassostrea sp*, *O. edulis*) mais aussi sur les données plus récentes de la biologie expérimentale, grâce aux élevages larvaires en milieu contrôlé (écloseries expérimentales ou industrielles).

8.1 - Influence de la lumière :

Rien ne permet d'affirmer à l'heure actuelle que la croissance larvaire est affectée par la lumière. Néanmoins, à l'approche de la métamorphose, la lumière affecte le comportement des larves ; elles acquièrent un phototropisme négatif et tendent à choisir des surfaces sombres pour subir la métamorphose.

8.2 - Température :

Les basses températures augmentent la durée de la vie pélagique ; à l'inverse les températures élevées réduisent cette durée, augmentant par la même les chances de survie des véligères.

Ceci a été démontré clairement par Walne chez *Ostrea edulis* (figure 45). Les larves peuvent se développer pour des températures comprises entre 14 et 25° C. Cependant, des expériences menées avec les huîtres plates de Méditerranée ont montré que la meilleure croissance était obtenue à 30° C.

Chez *Crassostrea gigas*, en Colombie Britannique, la durée de la vie pélagique serait de 30 jours à 18° C et de 18 jours à la valeur de 22° C. On a pu montrer expérimentalement que la température la plus favorable au développement larvaire est de 30° C.

Chez *Mytilus edulis*, les larves placées dans des conditions optimum en ce qui concerne la nourriture se métamorphosent en 16 à 20 jours à 16° C et 34 à 38 jours à 11° C.

On considère généralement que l'optimum de température se situe entre 18° et 20° C.

Chez la palourde japonaise le développement larvaire est bon entre 18 et 23° C, avec cependant un optimum situé entre 23 et 26° C.

Enfin, en ce qui concerne le facteur thermique, dans le milieu naturel, il ne faut pas oublier qu'il joue aussi un rôle très important dans le développement des populations phytoplanctoniques, donc dans l'abondance de la nourriture disponible pour les larves.

8.3 - Salinité :

La limite inférieure de la salinité semble dépendre de l'origine des géniteurs. Chez *M. edulis* par exemple, si les parents ont subi la maturation sexuelle dans une zone dessalée, les larves peuvent se développer à 14 ‰, pour d'autres, il faudra au contraire plus de 20 ‰

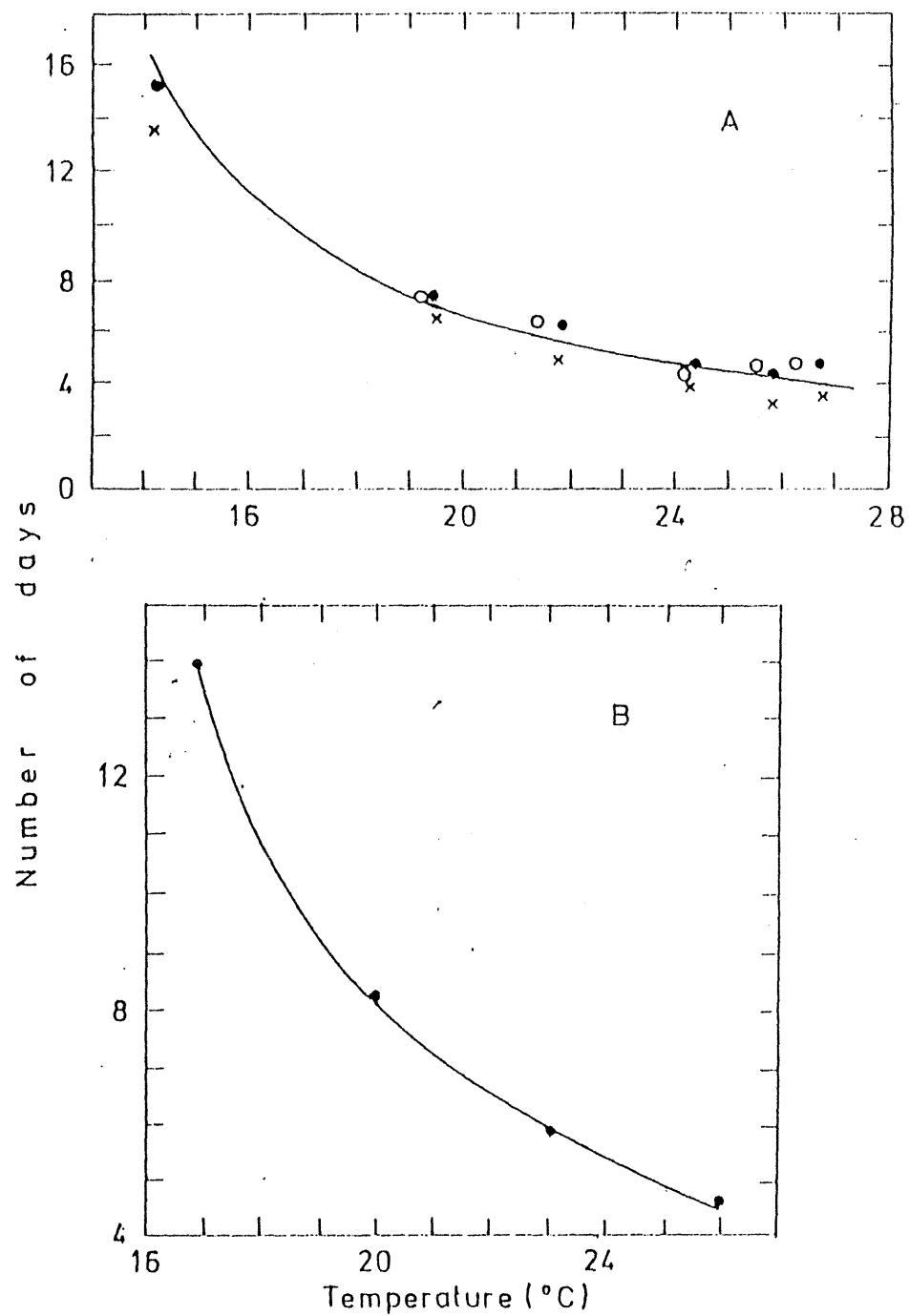


Figure 45.: Action de la température sur les larves d'*Ostrea edulis* .

A: Temps nécessaire pour atteindre la hauteur moyenne de 160 μm .

B : Temps nécessaire pour passer de 175 μm à 250 μm .

Chez les *M. galloprovincialis*, ou l'influence de la salinité est moindre que celle de la température, pour une fourchette comprise entre 15 et 30° C et 20 et 35 ‰ (la température explique de 85 à 89 % de la variance observée en ce qui concerne la croissance, contre 10 à 14 % pour la salinité), l'optimum de salinité a pu être situé expérimentalement à 35 ‰.

Le même type d'expérience a permis de montrer que chez *Crassostrea gigas*, pour les mêmes gammes de température et de salinité que les précédentes, le facteur thermique explique encore 85 % et le facteur salinité de 4 à 11 % de la variance observée sur la croissance larvaire. L'optimum de salinité a pu être situé à 30 ‰, certains auteurs ayant toutefois noté la valeur de 25 ‰. Tous s'accordent à penser qu'une salinité élevée (35 ‰) est défavorable au développement larvaire chez l'huître japonaise.

Enfin, chez les *Ostrea edulis* d'origine méditerranéenne, la température explique encore de 68 à 90 % de la variance observée sur la croissance larvaire et la salinité 7 % au maximum, l'optimum de salinité se situant entre 25 et 30 ‰, alors qu'une croissance réduite est observée à la valeur de 20 ‰.

En ce qui concerne la palourde, *R. philippinarum*, pour les limites de températures comprises entre 18 et 23° C, la meilleure croissance est obtenue entre 26 et 33 ‰.

8.4 - Le facteur nutritionnel :

Il a été démontré expérimentalement, dans la limite des facteurs thermiques (15 à 30° C) et salinité (20 à 35 ‰) précédemment définis, que le facteur nutritionnel jouait un rôle prépondérant sur la croissance larvaire chez les huîtres (*O. edulis* et *C. gigas*) et la moule (*M. galloprovincialis*). Il explique à lui seul de 85 à 88 % de la variance totale observée sur la croissance chez la larve de plate, de 54 à 70 % chez *C. gigas* et de 64 à 75 % chez *M. galloprovincialis*.

Les aliments ingérés par les larves sont très divers.

□ Le nanoplancton végétal :

Le nanoplancton végétal représente l'essentiel de la nourriture. De nombreux travaux expérimentaux ont été consacrés à l'étude de ce problème depuis la mise au point des techniques de reproduction en milieu contrôlé. On constate à l'heure actuelle qu'une dizaine d'espèces d'algues unicellulaires seulement sont régulièrement utilisées dans les écloséries. Trois critères permettent de sélectionner ces algues :

- une taille adéquate (le faible diamètre de la bouche et de l'oesophage empêche l'ingestion de particules de plus de 10 µ) ;
- une bonne qualité nutritionnelle ;
- une relative facilité de culture.

En ce qui concerne la qualité nutritionnelle, il existe des différences dans le comportement des larves de bivalves vis à vis de la nourriture. Les huîtres du genre *Crassostrea* sont particulièrement exigeantes et le nombre d'algues utilisables pour les nourrir est restreint. Les *Mytilus sp* et les *Mercenaria* sont plus tolérantes, et les *Ostrea sp.* appartiennent à un groupe intermédiaire.

Les larves jeunes sont généralement plus exigeantes que les larves plus âgées.

La qualité nutritionnelle des algues dépend de différents facteurs ; la présence d'une paroi cellulaire épaisse serait un élément défavorable. La composition biochimique globale ne peut expliquer à elle seule les différences notées entre les différentes algues. Par contre, la nature de certains lipides (acides gras insaturés) pourrait faire la différence.

Outre l'aspect qualitatif des algues utilisées, des rations alimentaires ont été mises au point pour nourrir les larves ; de plus, on a pu constater qu'une nourriture de type pluri-algal est préférable.

□ Les bactéries :

S'il existe en éclosure des bactéries pathogènes qui peuvent décimer les élevages en quelques jours, d'autres peuvent être ingérées par les larves et traverser le tractus digestif sans dommage, ou participer à l'alimentation.

□ Particules inertes :

L'addition de particules d'argiles dans les élevages à de faibles concentrations, pourrait stimuler la croissance larvaire. Des essais récents ont tenté de mettre au point des régimes alimentaires à base d'algues monocellulaires liophylisées. Les résultats obtenus sur la croissance larvaire semblent irréguliers. Certaines particules telles que les trichocystes émis par des Flagellés dans le milieu naturel peuvent être toxiques pour les larves.

□ Substances organiques dissoutes :

Elles peuvent jouer un rôle déterminant en raison de leur rôle favorable (accélération de la croissance) ou défavorable (toxicité).

C'est ainsi que la qualité de l'eau de mer est un élément essentiel de la réussite des élevages larvaires ou du succès de la reproduction dans le milieu naturel.

La grande sensibilité des véligères à la présence de micropolluants, généralement à l'état dissous dans l'eau de mer, a d'ailleurs fait retenir les larves des Bivalves comme "organismes sentinelles" pour les études en écotoxicologie.

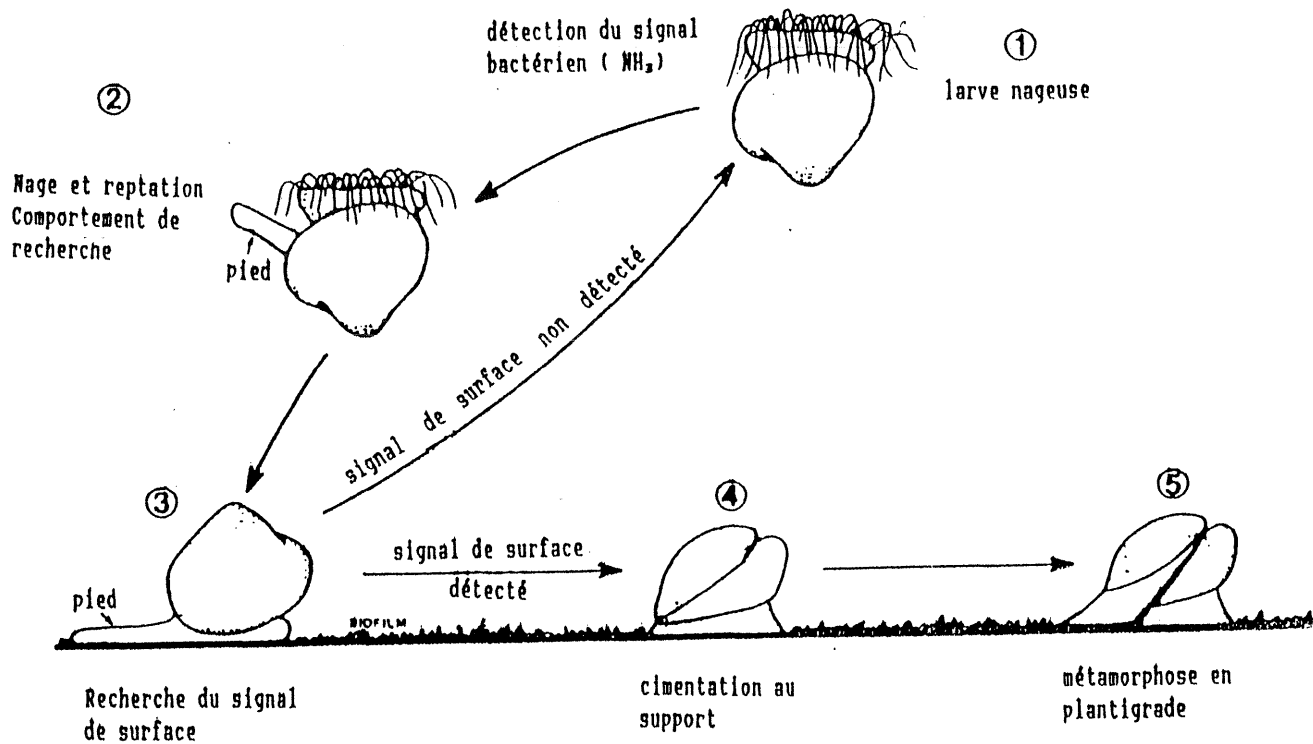


Figure 46: Induction de la fixation par les bactéries chez l'huître .

Modèle à deux signaux

- Stades 1 à 3 : choix du support et fixation proprement dite . La larve nageuse (1) perçoit un "signal bactérien" soluble, NH_3 . Elle adopte un comportement de nage et de reptation sur le support (2) et cherche un "signal" sur la surface de fixation (3) .

- Stade 4 : sécrétion du ciment et fixation définitive, après réception du "signal" provenant du microfilm bactérien (L-Dopa, mélanines...)

- Stade 5 : métamorphoses et passage au stade plantigrade (naissain)

8.5 - Substances induisant la fixation sur le support :

Des expériences anciennes avaient été conduites pour tenter d'expliquer "l'aspect grégaire" du captage chez les Bivalves, comme chez les autres invertébrés (vers marins sédentaires, balanes).

Le rendement au captage est meilleur chez les huîtres et la moule lorsque l'on enduit le collecteur avec de la chair broyée d'un sujet de la même espèce (extrait filtré d'un broyat en eau de mer). La substance active spécifique pour chaque espèce serait une macromolécule de nature protidique.

De même, des collecteurs portant déjà du naissain, favoriserait de façon sensible la fixation de nouveau stades plantigrades.

Les microfilms formés sur les supports par certaines bactéries favorisent la fixation des pedivélégères. La L-Dopa (L3,4 dihydroxyphenylalaline) et ses produits de dégradation, les mélanines (pigments noirs) isolés de cultures de ces microfilms bactériens, induisent la fixation chez les *Crassostrea sp* et de nombreuses espèces de Bivalves.

De même, l'ammoniac (NH_3) émis par les bactéries stimule la recherche du support par les larves, sans agir néanmoins sur la fixation elle-même. D'autres facteurs (Dopa, mélanines) auraient quant à eux une action sur la fixation et la métamorphose.

Les résultats de ces recherches récentes, qui ont des applications pratiques dans les écloseries, permettent de proposer un schéma (figure 46) de la fixation chez les Bivalves.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) Anonyme, 1988 - La palourde - dossier d'élevage, *IFREMER* Paris.
- (2) AMINOT A. et M. CHAUSSEPIED, 1983 - Manuel des analyses chimiques en milieu marin - *CNEXO, BNDO/DOCUMENTATION*, Brest.
- (3) BEAUMONT R. & J. E. FAIRBROTHER, 1991. Ploidy manipulation in molluscan shellfish : a review. *J. Shellfish Res.*, **10 (1)** : 1-18.
- (4) BLANCHARD M., 1989 - Analyse fonctionnelle et méthodologique pour l'étude bioénergétique de mollusques - *Publication IFREMER DERO/EL 89-18*, Brest, 100 p.
- (5) BOUCAUD-CAMOU E., C. LEBESNERAIS, P. LUBET, I. LIHRMANN, 1983 Dynamique et enzymiologie de la digestion chez l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Bases biologiques de l'Aquaculture* - Montpellier 1983, IFREMER, *Actes des colloques n°1*, p. 75 à 96.
- (6) BOUE H. et CHANTON R., 1958 - Biologie animale. Zoologie . I Invertébrés - *DOIN Edit.*, Paris.
- (7) CESARI P. et M. PELLIZZATO, 1990 - Biologie of *Tapes philippinarum* in *Tapes philippinarum* Biologia et Sperimentazione - *Ente Sviluppo Agricolo Veneto*, Trieste, 23-46.
- (8) CHADEFAUD M; et V. REGNIER, 1961 - Sciences naturelles, classe de 1ère C' M. *DELAGRAVE Edit.*, Paris, 560 p.
- (9) ELSTON, R., 1980. Functional anatomy, histology and ultrastructure of the soft tissues of the larval American oyster, *Crassostrea virginica*. *Proc. natn. Shellfish. Ass.*, **70**, 65-93.
- (10) FURFARI S.A., 1966 - Depuration plant design, *U.S. Departement of Health, Education and Welfare, Public Health Service*, Publication n°999, 119 p.
- (11) GALTSOFF P S, 1964 - The American Oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin) - *Fish. Bull.* **64**, fish and wildlife service, Washington, U.S.A., 480 p.
- (12) GERARD A., 1978 - Recherches sur la variabilité de diverses populations de *Ruditapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum* Thèse 3ème cycle, Brest.
- (13) GOUSSET J., G. TIXERANT et M. ROBLOT (non daté). Les produits de la pêche. Poissons, Crustacés, Mollusques. *Informations techniques des Services Vétérinaires*, 5, rue E. Renan, 92 Issy les Moulineaux. 191 p.

- (14) GRASSE P., 1960 - Traité de zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie - tome V, fascicule II, *Maçon edit.* Paris.
- (15) HENNEBELLE J-M., 1975 - La coque - Thèse Doctorat Vétérinaire, n° 70, Maison-Alfort .
- (16) HENRY M., 1987 - Glande digestive de la palourde, *Ruditapes philippinarum*,. *Vie et Milieu* - Hors série 9 (1-2), *Annales de la Fondation Océanographique Ricard*, Ile Les Embiez, Var.
- (17) HIS E., 1977 - Aspects biologiques du stockage des huîtres en bassin. Conseils pratiques aux ostréiculteurs - *Science et Pêche, Bull; Inform. Inst. Pêches maritimes*, 272, 14 p.
- (18) HIS, E. et R. ROBERT, 1985. Développement des véligères de *Crassostrea gigas* dans le Bassin d'Arcachon. Etudes sur les mortalités larvaires. *Rev. Trav. Inst Pêches marit.*, 47 (1 et 2), 63-88.
- (19) JORGENSEN, C.R. 1966 - Biology of suspension feeding *Pergamon press* - Oxford, Londres, New-York, Paris.
- (20) LE TREUT Y., 1986 - La palourde - Thèse Doctorat Vétérinaire, Nantes.
- (21) LINDNER G., 1976 - Guide des coquillages marins - Delachaux et Niestlé Edts, Neuchâtel, Paris.
- (22) LUBET P., 1973 - Exposé synoptique des données biologiques sur la moule, *Mytilus galloprovincialis* - *Synopsis FAO sur les pêches*, 88, SAST, Moule 3, 16(13).
- (23) MARTEIL et al., 1976 - La conchyliculture française, 9ème partie, biologie de l'huître et de la moule - *Rev; Trav. Inst. Pêches marit.*, 40(2), 125.320.
- (24) MASSON, M., 1975. Etude expérimentale de la croissance et de la nutrition de la larve de *Mytilus galloprovincialis* (LMK) (Mollusque pélécy-pode). *Thèse Dictorat Spécialité en Biologie marine*, Caen, tome 1 et 2.
- (25) OWEN G., 1974. Feeding and digestion in bivalvia. *In Advances in comparative Physiology and Biochemistry*, 5, Academic Press, New York et Londres, 1-35.
- (26) PURCHON R. D., 1961. The Biology of Mollusca, *Pergamon Press*, Oxford, New York , Toronto et Paris.
- (27) QUAYLE D.B., 1969. Pacific Oyster Culture in British Columbia. *Bull. Fish. Res. Board Canada*, 169, Ottawa.

- (28) RAIMBAULT R., 1966. PLancton et coquillages, éléments de planctonologie appliquée. édité par l'Inst. scient. techn. Pêches marit, 112-153.
- (29) RIVA A. et MASSE H., 1985 - Etude écophysiological de quelques mollusques bivalves. *Bases biologiques de l'aquaculture* - Montpellier 1983, actes des colloques n° 1, Publication IFREMER, p.45-61.
- (30) WALNE P.R., 1974 - Culture of bivalve molluscs, 50 years of experience at Conwy - *Fishing News ltd*, Surrey, England.
- (31) WEINER R., M. WALCH, M. P. LABARE, D. B. BONAR & R. R. COLWELL, 1989. Effect of biofilms of the marine bacterium *Alteromonas colwelliana* (LST) on set of the oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) and *C. virginica* (Gmelin, 1791). *J. Shellfish Res.* 8(1), 117-123.
- (32) YONGE C.M., 1960 - Oysters - *Collins edit*, Londres.
-

Origine des différents tableaux et figure. Les numéros en gras correspondent à ceux de la liste de références bibliographiques. Les numéros en italiques correspondent aux tableaux et figures du texte.

Tableaux :

1 : 6 ; 2 : 7 ; 12 : 3 ; 13 : 2 ; 14 : 1 ; 17 : 8 ; 18 : 11 ; 21 : 4 ; 23 : 9 ; 29 : 10 ; 30 : 5.

Figures :

1 : 39 ; 3 : 40 ; 5 : 35 et 36 ; 6 : 1A, 1B, 7, 10, 16, 30,, 31 ; 8 : 2, 3, 4A et B, 5, 6, 13, 18A, 21, 22A et B, 24, 25, 26A et B, 27A et B, 28, 29A, B et C.9 : 44 ; 10 : 34, 37 ; 12 : 19 ; 15 : 17 et 18B ; 18 : 43 ; 20 : 20 ; 21 : 11, 12, 23A, B et C. 22 : 32A, 33, 38 ; 23 : 9A, B et C, 14, 15 ; 24 : 41, 42 ; 25 : 8, 9D ; 30 : 45 ; 31 : 46 ; 32 : 32B.
