

T H E S E

présentée

A L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

pour l'obtention

DU DOCTORAT DE 3ÈME CYCLE

Spécialité : OCEANOGRAPHIE

Mention : BIOLOGIE

par

ANDRÉ GERARD

RECHERCHES SUR LA VARIABILITE DE DIVERSES POPULATIONS DE  
RUDITAPES DECUSSATUS ET RUDITAPES PHILIPPINARUM  
(VENERIDAE, BIVALVIA)

Soutenue : le 23 Septembre 1978 devant la Commission d'Examen

MM. J. GENERMONT	Professeur à l'Université de Paris-Orsay
M. GLÉMAREC	Professeur à l'Université de Bretagne Occidentale
L. LAUBIER	Directeur du Centre Océano- logique de Bretagne
P. LUBET	Professeur à l'Université de Caen
A. LUCAS	Professeur à l'Université de Bretagne Occidentale

## AVANT-PROPOS

Ma reconnaissance la plus sincère et la plus profonde s'adresse, en premier lieu, à Monsieur le Professeur LUCAS pour toute l'aide matérielle et scientifique dont il m'a fait bénéficier durant les années que j'ai passées dans son laboratoire.

Je remercie tout particulièrement Monsieur le Professeur GENERMONT dont j'ai pu apprécier l'enseignement au cours de mes études à Orsay, Monsieur LAUBIER, Monsieur le Professeur GLEMAREC et Monsieur le Professeur LUBET qui m'ont fait l'honneur de participer à ce jury.

Je tiens à exprimer mes sincères remerciements à :

Sylvie LE ROUX, Daniel PRIEUR, Marcel LE PENNEC, Jean Claude MARTINEZ qui m'ont fait profiter de leur expérience dans le domaine des Bivalves marins.

Eduardo ZAMORA et Mario LASTA qui m'ont aidé à veiller sur les élevages.

Alain LE MERCIER, Alain MARHIC, Michel MAZURET et André SCHEUBEL dont l'aide technique a été précieuse dans de nombreux domaines.

Nadine LUCAS qui m'a traduit des publications japonaises.

Mes remerciements vont aussi à tous ceux qui ont contribué à la réalisation technique de ce mémoire, à Madame DENIEL, Madame CORLAY et Madame INIZAN qui en ont assuré la dactylographie et la présentation, et, au personnel de l'atelier d'offset de l'Université de Bretagne Occidentale.

# SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS	
INTRODUCTION	1
<u>CHAPITRE 1</u> - ETUDE SYSTEMATIQUE	3
1.1. ETUDE TAXONOMIQUE	3
1.1.1. <i>Classification et notion d'espèce chez les Bivalves</i>	3
1.1.2. <i>Position systématique des deux espèces étudiées</i>	7
- Choix d'une classification	7
- Synonymie	9
- Distribution géographique	11
1.2. ETUDE MORPHOLOGIQUE	12
1.2.1. <i>Matériel et méthodes</i>	12
1.2.2. <i>Ruditapes decussatus</i>	14
- Descriptions bibliographiques	14
- Observations morphologiques sur la coquille	17
- Observations morphologiques sur les parties molles	18
1.2.3. <i>Ruditapes philippinarum</i>	21
- Descriptions bibliographiques	21
- Observations morphologiques sur la coquille	22
- Observations morphologiques sur les parties molles	25
1.2.4. <i>Tableau synoptique permettant d'établir une distinction entre Ruditapes decussatus (L.) et Ruditapes philippinarum (Adams et Reeve)</i>	28



1.3. ETUDE CARYOLOGIQUE	30
1.3.1. <i>Matériel et méthodes</i>	31
1.3.2. <i>Etude des garnitures chromosomiques de R. decussatus</i>	37
1.3.3. <i>Etude des garnitures chromosomiques de R. philippinarum</i>	37
1.3.4. <i>Conclusions</i>	39
<u>CHAPITRE 2</u> - CARACTERISTIQUES DES POPULATIONS NATURELLES DE <i>R. DECUSSATUS</i>	41
2.1. LOCALISATION DES POPULATIONS	41
- populations bretonnes	41
- stations hors de Bretagne	43
2.2. LES DIFFERENTS TYPES DE VARIATIONS	44
2.3. ETUDE DES VARIATIONS MORPHOLOGIQUES	45
2.3.1. <i>Forme de la coquille</i>	45
2.3.2. <i>Coloration de la coquille</i>	49
2.3.3. <i>Ornementation de la coquille</i>	51
2.3.4. <i>Les siphons</i>	53
2.4. ETUDE BIOMETRIQUE DE LA CROISSANCE RELATIVE	54
2.4.1. <i>Techniques et méthodes</i>	54
2.4.1.1. Mesures	54
2.4.1.2. Traitement des données	55
. La loi d'allométrie	55
. Etude des rapports H/L, E/L et E/H	58
2.4.2. <i>Résultats</i>	59
2.4.2.1. Allométrie de taille	59
2.4.2.2. Relation taille-poids	71
2.4.2.3. Comparaison des populations	83

<u>CHAPITRE 3</u> - CARACTERISTIQUES DES POPULATIONS CULTIVEES DE <i>R. PHILIPPINARUM</i>	91
3.1. ORIGINE DES POPULATIONS ET METHODES DE CULTURE	91
3.2. ETUDE MORPHOLOGIQUE	93
3.2.1. <i>Forme générale de la coquille</i>	93
3.2.2. <i>Etude du polymorphisme de l'ornementation</i>	95
3.3. ETUDE BIOMETRIQUE	97
3.3.1. <i>Etude de la croissance relative</i>	97
3.3.2. <i>Comparaison des résultats</i>	104
CHAPITRE 4 - CROISEMENTS INTRA ET INTERSPECIFIQUES	107
4.1. TECHNIQUES D'ELEVAGE	107
4.1.1. <i>Techniques utilisées dans le laboratoire</i>	107
4.1.2. <i>Mise au point de nouvelles techniques</i>	109
4.1.2.1. Conditionnement des géniteurs	109
. Premier dispositif expérimental	110
. Deuxième dispositif expérimental	114
. Conclusion	117
4.1.2.2. Elevage des larves et postlarves	117
4.2. CROISEMENTS INTRASPECIFIQUES	120
4.2.1. <i>Elevages de <i>Ruditapes decussatus</i></i>	120
4.2.1.1. Taux de fécondation	121
4.2.1.2. Effet de la densité larvaire	121
4.2.1.3. Effet de la température et de la salinité	125
4.2.1.4. Hybridation inter-populations	126

4.2.2. Elevages de <i>Ruditapes philippinarum</i>	127
4.2.2.1. Taux de fécondation	127
4.2.2.2. Effet de la température	127
4.2.2.3. Effet de la salinité	130
4.2.2.4. Elevage du naissain	130
4.3. CROISEMENTS INTERSPECIFIQUES	132
4.3.1. Première expérience	133
4.3.2. Deuxième expérience	135
4.3.3. Conclusions	138
CONCLUSION GENERALE	141
BIBLIOGRAPHIE	145





## I N T R O D U C T I O N

Le nom de "population" désigne l'ensemble des individus d'une même espèce vivant dans un espace déterminé et partageant le même "pool de gènes". L'individu ne détient qu'une infime partie de ce pool de gènes ; il représente l'unité de sélection. Sa contribution est minime par rapport à l'ensemble des génomes de la population, mais il peut, grâce à la mutation, apporter des gènes nouveaux ou accroître légèrement la fréquence de certains gènes du pool s'il possède un génome particulièrement viable et productif. La population est l'unité évolutive qui assure constamment l'échange et la recombinaison de la réserve génétique constituée par l'ensemble des génomes individuels. Elle est le champ d'expérimentation des nouveaux gènes et des nouvelles combinaisons génétiques.

Les populations, comme les individus d'une même espèce, ne sont jamais totalement identiques. On définit ainsi deux grands types de variations :

- les variations individuelles concernant les différences entre les individus d'une même population. On peut les séparer en variations non génétiques du phénotype (adaptation individuelle aux conditions de milieu...) et en variations phénotypiques ayant un support génétique ;

- les variations géographiques qui se rapportent aux différences constatées entre les populations.



"L'espèce est composée dans le temps et dans l'espace d'un certain nombre de populations locales dont chacune intercommunique et intergrade avec les autres" (MAYR, 1970).

L'identification d'une espèce est désormais fondée sur l'étude de la variabilité des populations en mettant en oeuvre des méthodes morphologiques, biométriques, génétiques, physiologiques, écologiques, et biochimiques. Pratiquement toutes les branches de la biologie peuvent apporter leur contribution aux connaissances des processus évolutifs.

Peu de recherches sur les Bivalves ont été entreprises dans cette optique. Toutefois, le développement de l'aquaculture durant ces dernières années a donné un nouvel essor aux recherches fondamentales sur les espèces qui font l'objet d'élevages. C'est dans ce cadre que se situe la présente étude sur les caractéristiques et la variabilité des populations de deux espèces de palourdes : *Ruditapes decussatus* (LINNE, 1758) originaire de l'Atlantique et de la Méditerranée, et *Ruditapes philippinarum* (ADAMS & REEVE, 1850) originaire du Pacifique et récemment introduite en France pour l'aquaculture. Ce travail a un double but :

- faire progresser la recherche fondamentale sur les caractéristiques morphologiques des deux espèces, leurs variabilités, leurs caryotypes jusqu'ici inconnus et sur les possibilités d'hybridations et de sélection ;

- apporter des éléments précis pouvant déboucher sur une application dans le domaine de l'aquaculture, l'étude de la variabilité étant à la base des méthodes de sélections.

CHAPITRE 1

-----

ETUDE SYSTEMATIQUE



## 1 - ETUDE SYSTEMATIQUE

### 1.1. ETUDE TAXONOMIQUE :

#### 1.1.1. *Classification et notion d'espèce chez les Bivalves :*

Depuis le XVIII<sup>e</sup> siècle, de très nombreuses classifications ont été proposées par les néontologistes et les paléontologistes, mais aucune n'a fait l'unanimité.

Le terme de Bivalvia, créé par LINNE en 1758, a d'ailleurs fait l'objet de critiques sévères de la part des partisans des noms de Pelycypoda (GOLDFUSS, 1820) et surtout de Lamellibranchiata créé par BLAINVILLE en 1816. Parmi ceux-ci, nombreux sont les paléontologistes qui trouvent, à juste titre, que le terme de Bivalvia peut prêter à confusion. En effet, il existe d'autres animaux à coquille bivalve comme les Brachiopodes, les Ostracodes et même un groupe de Gastéropodes. Mais le terme de Lamellibranchiata très utilisé pendant la première moitié du XX<sup>e</sup> siècle est aujourd'hui critiqué ; les branchies lamelleuses se rencontrent aussi dans d'autres groupes systématiques. Le terme de Bivalvia prédomine désormais dans les divers traités de Zoologie et de Paléontologie (FRANC, 1960), (NEWELL, 1969), (FISCHER-PIETTE et METIVIER, 1971) bien que ces derniers aient repris le terme de Lamellibranchiata en 1977.

Les différentes classifications proposées par les taxonomistes ont été édifiées d'après des caractères observables sur la coquille : forme, morphologie du ligament, structure de la charnière, nombre et position des empreintes musculaires ; ou sur les parties molles : ouverture palléale, structure de détail des branchies. La coquille étant la seule partie du Bivalve qui se fossilise, les études paléontologiques se ramènent en fait à une minutieuse observation des caractères de celle-ci. L'utilisation des caractéristiques des parties molles par les néontologistes entraîne automatiquement des divergences entre leurs classifications et celles des paléontologistes.

Nous ne reprendrons pas l'historique des diverses tentatives de classification des Bivalves déjà effectué par DECHASEAUX (1952), COX (1960) et commenté par BABIN (1966). Toutefois, nous pouvons dégager de ces historiques, les travaux que l'on peut considérer comme fondamentaux et qui sont à la base de toutes les classifications actuelles :

- En 1883, NEUMAYR utilisant les caractères de la charnière et des muscles adducteurs, définit cinq ordres : les Cryptodonta, Taxodonta, Heterodonta, Desmodonta et Dysodonta. La plupart des termes employés par NEUMAYR sont encore usités de nos jours.

- En 1911, PELSENEER propose une nouvelle nomenclature basée sur les caractères des branchies, il caractérise ainsi cinq ordres : Protobranches, Filibranches, Pseudolamellibranches, Eulamellibranches et Septibranches.

- En 1912, DOUVILLE essaie de retracer l'évolution de la charnière depuis les premiers Bivalves connus. Il distingue ainsi : - des caractères évolutifs : nature du test, structure branchiale ; - des caractères adaptatifs liés au mode de vie ; - des caractères statifs ne se modifiant pas ou très peu comme les charnières et qui ont permis à l'auteur de reconstituer la phylogénie des Bivalves.

Un tableau comparatif de cinq classifications, emprunté à NEWELL (1969) dans le "Treatise on Invertebrate Paleontology" illustre bien la complexité de la taxonomie des Bivalves (Tableau 1).

Beaucoup plus fondamental est le problème de l'espèce chez les Bivalves. Le concept morpho-typologique de l'espèce qui a dominé la taxonomie animale au cours des XIX<sup>e</sup> siècle et début du XX<sup>e</sup>, et qui demeure encore bien ancré chez certains auteurs, a entraîné l'élévation abusive de variétés de forme et de coloration au rang d'espèce (MAYR, 1970). S'il est compréhensible que les paléontologistes aient une idée plutôt morphologique de l'espèce, il est regrettable



DALL, 1913	THIELE, 1934-35		FRANC, 1960		COX, 1960		NEWELL, 1965		
PRIONODESMACEA	TAXODONTA	PROTOBRANCHIA	NUCULIDAE	PROTOBRANCHIA	PALAEO-TAXODONTIDA	PALAEO-TAXODONTA	NUCULOIDA		
			NUCULANIDAE						
			MALLETIDAE						
			SOLEMYIDAE		LIPODONTIDA	CRYPTO-DONTA	SOLEMYOIDA		
					CRYPTODONTIDA		PRAECARDIODA		
	ANISOMYARIA	FILIBRANCHIA	TAXODONTA	PTERIOMORPHIA	EUTAXOSONTIDA	PTERIOMORPHIA	ARCOIDA		
					ISOFILIBRANCHIDA		MYTILOIDA		
			ANISOMYARIA		PTEROCONCHIDA		PTERIOIDA		
					COLLOCONCHIDA				
TELEODESMACEA	EULAMELLIBRANCHIA	EULAMELLIBRANCHIA	SCHIZODONTA	HETEROCONCHIA	SCHIZODONTIDA	PALAEO-HETERODONTA	TRIGONIOIDA		
			EXTINCT		NAIADIDA		UNIONOIDA		
			EXTINCT		PANTODONTIDA		MODIOMORPHOIDA		
			HETERODONTA		RUDISTES	PACHYDONTIDA	HETERODONTA	HIPPURITOIDA	
			ADAPEDONTA		HETERODONTA	HETERODONTIDA		VENEROIDA	
					ADAPEDONTA	ASTHENODONTIDA		MYOIDA	
			ANOMALODESMACEA		ANOMALODESMATA	ANOMALODESMACEA		EUDESMODONTIDA	ANOMALODESMATA
SEPTIBRANCHIA		SEPTIBRANCHIDA							

TABLEAU 1



que beaucoup de zoologistes aient conservé cette étroite conception. Si l'on se réfère à MAYR (1963) "les espèces sont des groupes de populations naturelles capables d'intercroisement et qui sont reproductivement isolées d'autres groupes semblables". Il en résulte que les membres d'une espèce forment "une communauté reproductrice", "une unité écologique", "une unité génétique". Il est évident, comme le soulignent BOCQUET, GENERMONT et LAMOTTE (1976), que cette définition a des limites puisqu'elle ne prend pas en compte les cas des organismes à autofécondation obligatoire et ceux à reproduction purement asexuée. Mais il s'agit là en fait d'un problème biologique différent, et comme le préconisent ces mêmes auteurs, la notion d'espèce dans ce cas, peut être conservée comme une analogie pratique avec le cas des organismes à fécondation croisée.

Désormais, l'identification d'une espèce conduit à l'étude systématique de populations et à la prise en compte simultanée de nombreux caractères : morphologie fine de tous les stades du développement, caractères biométriques, génétiques, biochimiques, physiologiques, éthologiques, écologiques et biogéographiques. Le critère biologique d'interstérilité joue un rôle prépondérant et l'étude de l'hybridation dans la nature et au laboratoire est indispensable pour définir une espèce. Peu de recherches ont été entreprises dans tous ces domaines chez les Bivalves et ceci pour plusieurs raisons énoncées par LUBET (1976) :

- La conservation facile de la coquille et la présence de caractères morphologiques aisément visibles sur celle-ci ont conduit de nombreux malacologistes à n'utiliser que des critères morphologiques pour la diagnose des espèces de Bivalves.

- Les élevages de larves et postlarves ne sont standardisés que depuis les travaux encore récents de LOOSANOFF et DAVIS (1963) ; aussi les études de morphogénèse larvaire et juvénile et celles de l'hybridation ont un retard considérable sur d'autres groupes zoologiques.

- Les études de populations d'une même espèce en provenance de différentes régions de leur aire de répartition géographique sont encore peu nombreuses, surtout dans le domaine marin.

Le concept biologique de l'espèce rallie désormais la majorité des zoologistes actuels mais un travail énorme reste à entreprendre pour analyser la situation taxonomique réelle des formes rencontrées dans la nature. Et ce travail est d'autant plus ardu qu'il n'existe pas de corrélation entre barrière génétique et différence morphologique. En effet, les naturalistes ont découvert des populations sympatriques morphologiquement similaires et isolées reproductivement qui, après l'adoption du concept biologique de l'espèce, se sont avérées être dans la plupart des cas des espèces valides. MAYR (1942) a proposé pour ces espèces morphologiquement identiques, le terme de "sibling species" ou "espèces jumelles" en français. A l'opposé, en absence de barrière d'interstérilité, l'accumulation de mutations géniques peut conduire à des formes morphologiquement différentes mais capables d'interfécondation (BOCQUET, GENERMONT et LAMOTTE, 1976). Ces cas extrêmes rencontrés dans la nature confirment la faiblesse du concept purement morphologique de l'espèce : les critères de ressemblance ne suffisent plus pour définir une espèce.

### 1.1.2. *Position systématique des deux espèces étudiées :*

#### ★ Choix d'une classification

Nous adopterons la classification de NEWELL (1965 et 1969) qui, dans une révision précise des classifications antérieures, propose une synthèse cohérente basée en premier lieu sur l'étude des charnières, mais utilisant également les caractéristiques de la coquille et des parties molles (Tableau 1). Cet auteur conteste, tout comme DOUVILLE (1912), la valeur phylogénétique de la classification de PELSENEER (1911) basée sur l'anatomie microscopique des branchies. En effet, même FRANC (1960) dans son *Traité de Zoologie*, est contraint, pour tenir compte des grandes lignées évolutives mises en évidence par les travaux des paléontologistes, de modifier le modèle de PELSENEER en plaçant certains Eulamellibranchiés parmi des Filibranchiés et inversement.



NEWELL précise que seulement deux des six classes proposées (Palaeotaxodonta, Pteriomorpha) peuvent être considérées comme naturelles. Les quatre autres étant probablement des divisions artificielles sujettes à caution.

Nous considérons donc, pour nos deux espèces étudiées, la position systématique suivante :

Embranchement des	Mollusca	
Classe des	Bivalvia	LINNE, 1758
Sous-classe des	Heterodonta	NEUMAYR, 1884
Ordre des	Veneroidea	ADAMS et ADAMS, 1856
Super famille des	Veneracea	RAFINESQUE, 1815
famille des	Veneridae	RAFINESQUE, 1815
Sous famille des	Tapetinae	ADAMS et ADAMS, 1857
genre des	<i>Ruditapes</i>	CHIAMENTI, 1900

Le choix du genre *Ruditapes* est justifié par les travaux de FISCHER-PIETTE et METIVIER (1971) qui donnent une description détaillée des différents genres de la sous-famille des Tapetinae. De nombreux auteurs dont FRANC (1960) et NEWELL (1969) accordent à *Ruditapes decussatus* deux terminologies possibles : *Tapes* (ou *Ruditapes*) *decussatus*. Les caractéristiques de ces deux genres données par FISCHER-PIETTE et METIVIER sont les suivantes :

- Le genre *Tapes* Mühlfedt, 1811, possède dans la valve droite une dent cardinale antérieure mince, brève et bien saillante ; une dent médiane mince, plus large à la base et bifide ; une dent postérieure, très longue, sub-parallèle au bord dorsal de la coquille, beaucoup plus large à la base et bifide. Dans la valve gauche, l'antérieure est légèrement bifide ; la médiane très large à sa base est très profondément bifide ; la postérieure est longue et très fine, sub-parallèle au bord dorsal.

" Aucun des autres genres ne possède dans la valve gauche une médiane aussi large et aussi nettement bifide, dans la valve droite un aussi grand espace entre la médiane et la postérieure et des dents postérieures aussi longues et sub-parallèles au bord dorsal".

- Le genre *Ruditapes* Chiamenti, 1900, possède dans sa valve droite : une dent antérieure très petite et pointue mais assez épaisse ; les dents médianes et postérieures sont légèrement bifides. Dans la valve gauche : la dent médiane est bifide et la plus importante, elle est un peu plus longue que la dent antérieure ; la postérieure est une fine et longue lamelle de faible hauteur.

" Au moins autant que la charnière, la sculpture caractérise bien ce genre. Il y a des côtes radiales très bien marquées qui croisent des côtes concentriques souvent peu marquées dans la région médiane et qui se renforcent dans la région antérieure et encore plus dans la région postérieure, dans laquelle, de ce fait, les intersections ont l'aspect de granules très saillants".

Pour ces mêmes auteurs, la "palourde" ou "clovisse" de nos régions est un *Ruditapes decussatus* et la "palourde du Pacifique" est un *Ruditapes philippinarum*. Nous retiendrons de la description des genres que les *Ruditapes* sont surtout caractérisés par leur sculpture décussée. Nous verrons en effet plus loin, qu'il est impossible de séparer ces deux genres uniquement en fonction des caractéristiques de la charnière.

#### ★Synonymie

Le but de cette étude n'étant pas d'établir un historique synonymique des deux espèces, seules les différentes terminologies que l'on peut rencontrer dans la littérature seront reprises.

#### Synonymie de *Ruditapes decussatus* (LINNÉ, 1758)

<i>Amygdala decussata</i>	(ROMER, 1857)
<i>Chama fusca</i>	(TURTON, 1822)
<i>Cuneus reticulatus</i>	(DA COSTA, 1778)
<i>Paphia decussata</i>	(GMELIN, 1791)
<i>Pullastra decussata</i>	(BROWN)
<i>Tapes decussata</i>	(FORBES and HANLEY, 1852)
<i>Tapes decussatus</i>	(JEFFREYS, 1863)
<i>Tapes extensus</i>	(LOCARD, 1886)
<i>Tapes truncata</i>	(DESHAYES, 1853)



<i>Venerirupis decussata</i>	(COUCH)
<i>Venerupis decussata</i>	(FLEMING, 1837)
<i>Venus decussata</i>	(LINNE, 1758)
<i>Venus deflorata</i>	(BORN, 1780)
<i>Venus florida</i>	(POLI, 1795)
<i>Venus fusca</i>	(GMELIN, 1789)
<i>Venus litterata</i>	(PENNANT, 1767)
<i>Venus obscura</i>	(GMELIN, 1789)
<i>Venus sanguinolenta</i>	(GMELIN, 1791)
<i>Venus truncata</i>	(LAMARCK, 1818).

A cette liste, nous ajouterons quelques noms communs utilisés dans différentes régions où l'on rencontre cette espèce. Ces termes vernaculaires sont tirés d'une étude de PARTRIDGE (1975) qui comporte en outre, un historique synonymique et une bibliographie complète et commentée des travaux antérieurs à décembre 1975 sur les deux espèces qui font l'objet de notre étude.

Allemagne :	Tappetenmuschel ; Teppichmuschel.
Angleterre :	Butterfish ; Cross-cut carpet shell ; Decussated carpet shell ; Grooved carped shell ; Hen cockle ; Lady cokle ; Ladyfish ; Palour ; Purr ; Queen cockle.
Danemark :	Toppimuslinger.
Espagne :	Almeisca ; Almeja ; Almejoa ; Amayela ; Chirla.
France :	Palourde ; Clovisse.
Grèce :	Archivada ; Chavaro.
Irlande :	Breallach ; Breallacan ; Cearc gheal ; Fathan ; Ruacan ; Smeithin.
Italie :	Archello ; Aroella ; Arzella ; Asella nera ; Capa incrocichiata ; Caperozzolo ; Cocciula masculina ; Gamadia ; Remarje ; Vongola.
Norvège :	Gullskjell.
Portugal :	Amêijoa.
Suède :	Tapesmussla.
Tunisie :	Babouch-essoued ; Sandek.

Synonymie de *Ruditapes philippinarum* (ADAMS et REEVE, 1850)

<i>Amygdala ducalis</i>	
<i>Amygdala semidecussata</i>	
<i>Amygdala philippinarum</i>	(NUMURA, 1940)
<i>Cuneus indicus</i> Sow	(FRAUENFELD, 1869)
<i>Cuneus japonica</i>	(ADAMS, 1869)



<i>Paphia bifurcata</i>	(QUAYLE, 1938)
<i>Paphia philippinarum</i>	(QUAYLE, 1939)
<i>Protothaca philippinarum</i>	(RICKETTS et CALVIN, 1964)
<i>Tapes analis</i>	(ROMER, 1871)
<i>Tapes decussatus</i>	(JEFFREYS, 1873)
<i>Tapes denticulata</i>	(SOWERBY, 1852)
<i>Tapes indica</i>	(SOWERBY, 1852)
<i>Tapes indicus</i>	(FRASER, 1865)
<i>Tapes japonica</i>	(DESHAYES, 1853)
<i>Tapes philippinarum</i>	(DESHAYES, 1853)
<i>Tapes semidecussata</i>	(REEVE, 1864)
<i>Tapes semidecussatus</i>	(CHENG et RIFKIN, 1968)
<i>Tapes violascens</i>	(DESHAYES, 1853)
<i>Venerupis japonica</i>	(QUAYLE, 1964)
<i>Venerupis philippinarum</i>	(NUMURA, 1940)
<i>Venerupis semidecussata</i>	(KURODA et HABE, 1952)
<i>Venus decussata</i>	(DUNKER, 1861) et (SCHRENCK, 1867)
<i>Venus indica</i>	(PFEIFFER, 1872)
<i>Venus japonica</i>	(SHIMIZU, 1967)
<i>Venus philippinarum</i>	(ADAMS et REEVE, 1850)
<i>Venus tessellata</i>	

Les noms scientifiques sans référence bibliographique sont issus de l'étude de PARTRIDGE (1975).

Noms communs : Asari (Japon)  
Baby-necked clam  
Japanese little-neck  
Manila little-neck  
Manila clam  
Short-necked clam  
Palourde japonaise (France).

#### ★ Distribution géographique

*Ruditapes decussatus* est présent depuis le 61e degré Nord en Norvège jusqu'au 12e degré Nord au Sénégal. Dans les îles Britanniques, seules les côtes Ouest et Sud sont occupées. Il est pour ainsi dire absent dans la mer du Nord, sauf en Norvège et au Danemark. Dans la Manche, il ne s'étend pas plus loin que Southampton en Angleterre et Le Havre en France. Au Sud de cette zone, on le rencontre sur toutes les côtes de l'Atlantique (jusqu'au 12°N) et de la Méditerranée. Sa présence a été mentionnée jusque dans le canal de

Suez et même dans la mer Rouge à Ras-Banas (Egypte). A l'Ouest, son extension maximum se situe aux Açores (39°N, 20°W).

*Ruditapes philippinarum* est connu dans une zone allant de Karachi (Pakistan, 65° Est), à Java (10° Sud) et aux Kouriles (50° Nord). Il a été introduit aux îles Hawaï, dans le continent Nord-Américain et récemment en France. Sa distribution géographique s'étend donc plus au Sud que celle de *Ruditapes decussatus*, mais par contre, elle est un peu moins septentrionale.

## 1.2. ETUDE MORPHOLOGIQUE :

### 1.2.1. Matériel et méthodes

Pour *Ruditapes decussatus*, les observations ont été effectuées sur des palourdes de différentes populations naturelles de l'Atlantique et de la Méditerranée. Les sites de prélèvement seront précisés en détail dans le chapitre traitant des populations naturelles de *R. decussatus*.

En ce qui concerne *Ruditapes philippinarum*, nous n'avons malheureusement pas obtenu de populations naturelles. Les observations ne portent que sur des échantillons d'écloserie ; aussi les critères morphologiques retenus sont à prendre avec précaution pour une diagnose complète de l'espèce. Toutefois, la description restera entièrement valable pour les exemplaires actuellement produits sur les côtes françaises. Nous pouvons préciser que les géniteurs de l'écloserie de la SATMAR (Barfleur) d'où proviennent nos échantillons, sont originaires de la région de Seattle (U.S.A., Whashington).

Un aquarium en verre collé (colle silicone) a été mis au point pour l'observation des Bivalves fouisseurs (Figure 1). De petites dimensions (20 cm de longueur, 15 cm de hauteur, 5 cm de profondeur) il est spécialement conçu pour la macrophotographie. Le substrat dans lequel s'enfoncent les Mollusques, est constitué d'un milieu gélosé. l'agar-agar, préalablement mélangé à de l'eau de mer à des concentrations de 3 à 10 ‰, suivant les résultats escomptés, est porté à ébullition et coulé dans l'aquarium sur une épaisseur de 10 cm. Après refroidissement, la masse gélosée obtenue est recouverte d'eau de mer avec précaution pour éviter sa fragmentation. Pour observer l'enfouissement des Mollusques, il est conseillé d'uti-

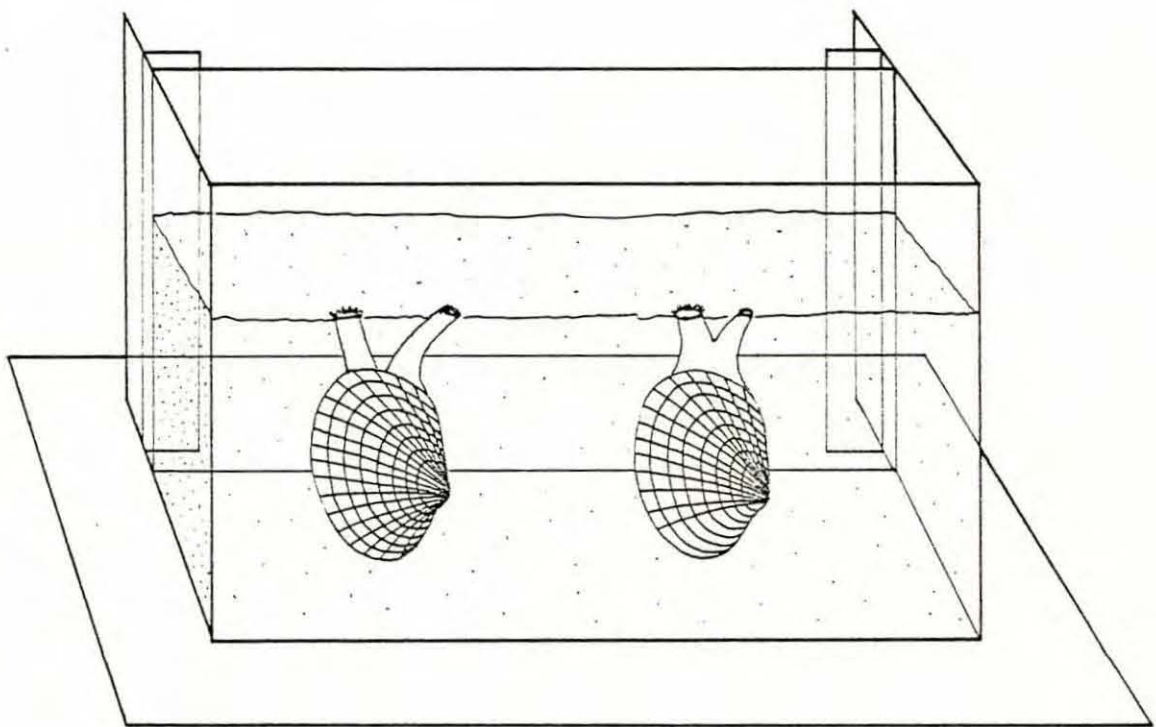


Fig. 1 - Aquarium en verre collé permettant l'observation des Bivalves fouisseurs



liser de la gélose à 3 ou 5 ‰ et de strier légèrement la surface du substrat avec un scapel. Pour effectuer des photographies d'un grand nombre d'individus en position naturelle, un milieu gélosé à 10 ‰ est recommandé. L'enfouissement étant alors impossible, des cavités sont creusées le long de la paroi dans lesquelles sont placés les échantillons. L'avantage de la gélose réside dans sa souplesse et sa transparence aux faibles concentrations ; l'emploi de toute autre substance naturelle ou artificielle pour une telle observation, entraîne inmanquablement la dissimulation de certaines parties de l'animal étudié.

### 1.2.2. *Ruditapes decussatus*

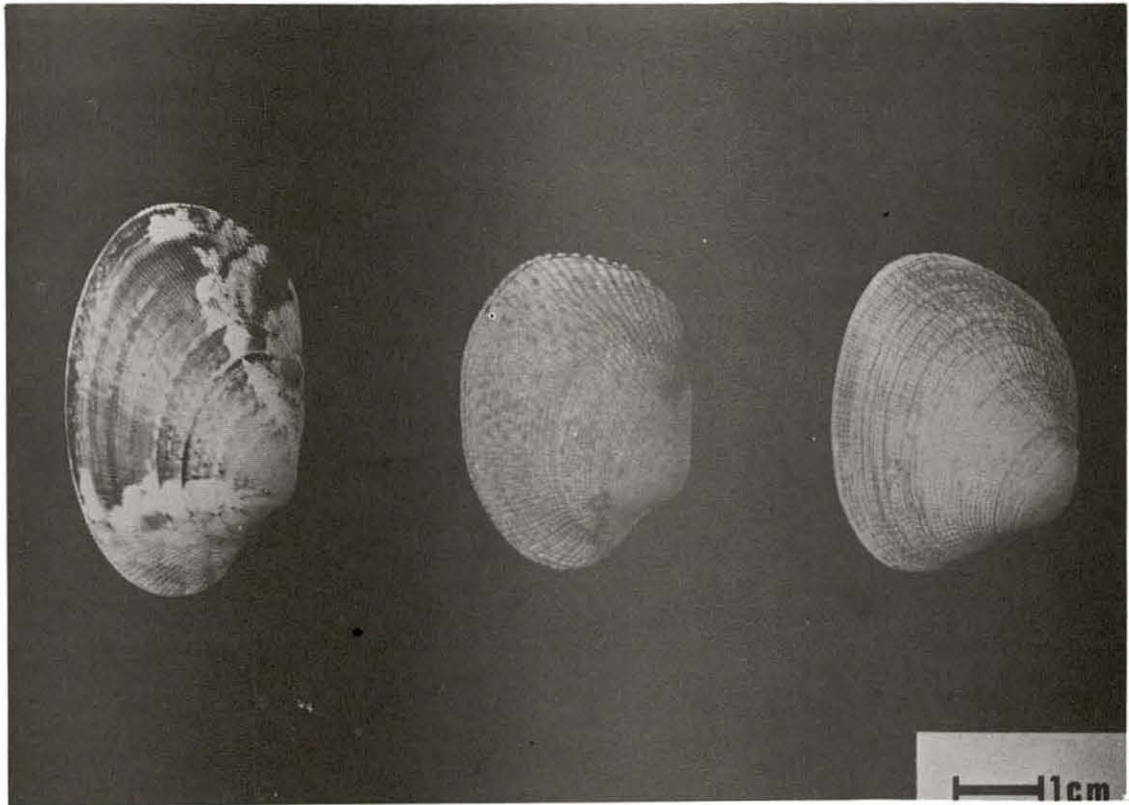
#### ★ Descriptions bibliographiques

Les descriptions de *R. decussatus* ne manquent pas dans la littérature. Pour de nombreux auteurs, la diagnose de LINNE (1758) "Testa ovata antice angulata decussation striata" correspond exactement à la forme type la plus répandue sur nos côtes. Ces auteurs oublient que LINNE donnait pour habitat à l'espèce qu'il décrivait, l'Océan Indien. Comme le démontrent FISCHER-PIETTE et METIVIER (1971), l'espèce en question était certainement *Ruditapes variegatus* et non pas *Ruditapes decussatus*. En 1886, LOCARD fait état de l'erreur de LINNE, mais considère sa diagnose comme celle de la forme type de *R. decussatus*. Ce même auteur, estimant que la palourde des étangs méditerranéens ne correspond pas à la description de LINNE, l'élève abusivement au rang d'espèce sous le nom de *Tapes extensus*.

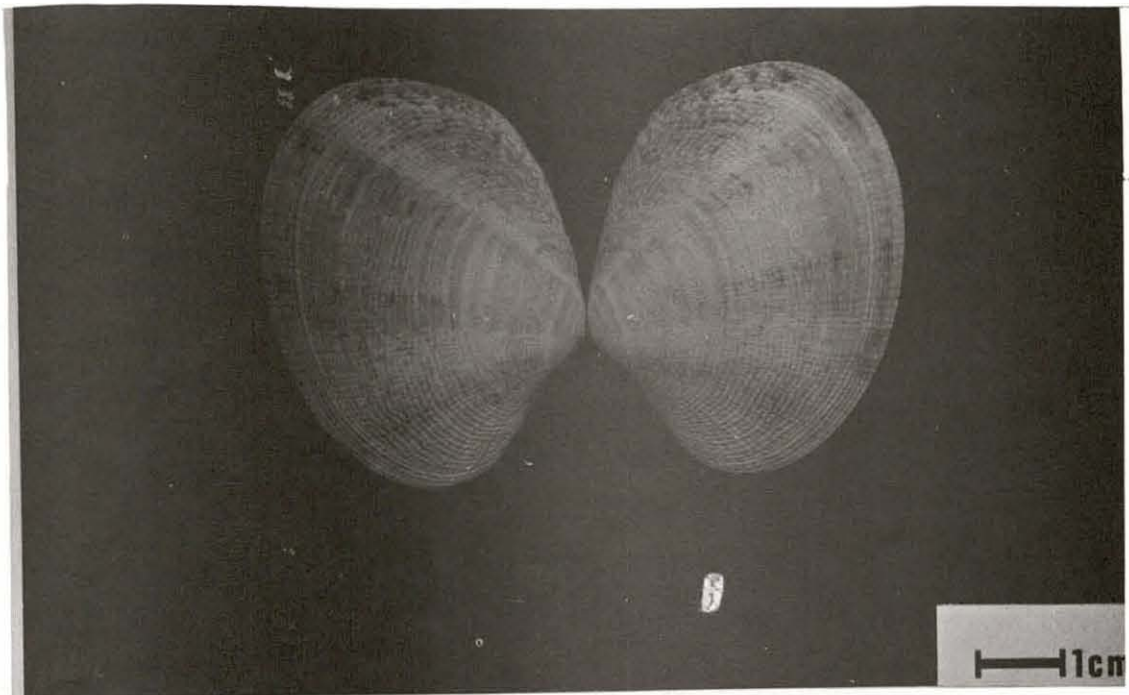
Des divers documents bibliographiques, nous retiendrons la description suivante de l'aspect général de la coquille :

- *Ruditapes decussatus* possède une coquille équivalve, inéquilatérale. La région antérieure est courte et arrondie. La région postérieure est plus développée, plus haute et plus ou moins tronquée à son extrémité. Le test est orné d'un double régime de stries rayonnantes partant du sommet et de stries concentriques ; ces dernières sont particulièrement bien marquées dans la région antérieure et surtout dans la région postérieure formant les décussations caractéristiques. La lunule a une forme de coeur allongé

PLANCHE I



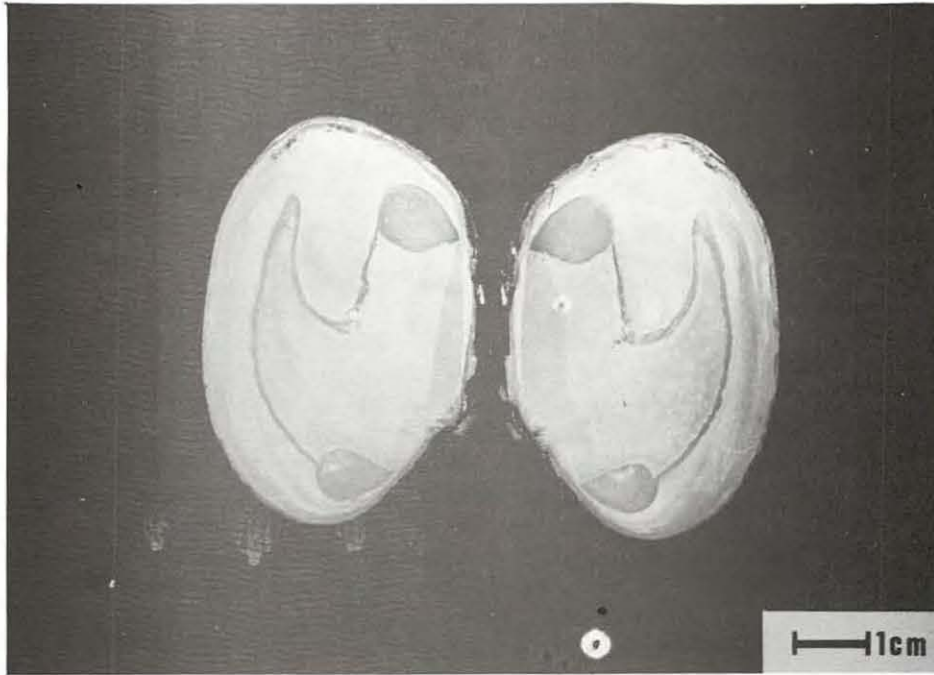
A - Morphologie externe de la coquille de trois populations de *Ruditapes decussatus*. (De gauche à droite : étang de Thau, Locmariaquer, Terenez).



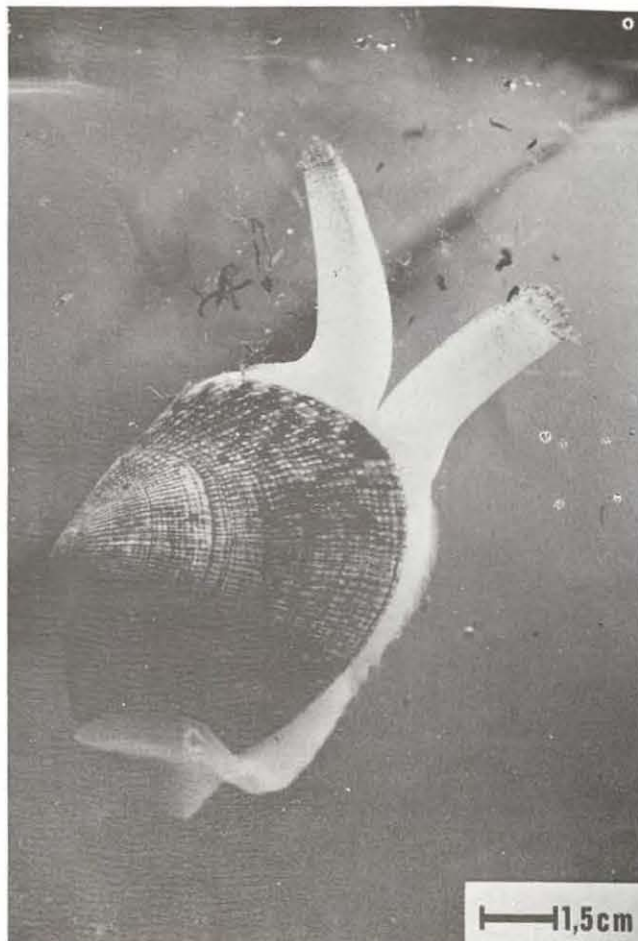
B - Morphologie externe des deux valves d'une palourde de Locmariaquer.



PLANCHE I I



A - Morphologie interne de la coquille de *Ruditapes decussatus*



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

généralement pas très bien définie. L'écusson se réduit à une bordure de la région postérieure du ligament. La charnière comprend trois dents cardinales dans chaque valve ; la dent médiane dans la valve gauche et les dents médianes et postérieures dans la valve droite sont bifides. Il n'y a pas de dents latérales. Le sinus palléal est profond mais ne s'étend pas au-delà du centre de la coquille.

#### ★Observations morphologiques sur la coquille

La description de *R. decussatus* donnée par TEBBLE (1976) est dans son ensemble en accord avec les observations faites sur les individus de diverses populations de Méditerranée et de l'Atlantique. Toutefois pour une diagnose morphologique plus complète de l'espèce, il importe de préciser un certain nombre de caractères.

- La forme générale de la coquille peut varier énormément d'une population à l'autre (planche I). A Térénez (baie de Morlaix) les palourdes sont trapues ; la région postérieure est très développée dans le sens de la hauteur et nettement tronquée à son extrémité ; la région antérieure est très courte. Ces palourdes compensent leur manque de longueur par une épaisseur accrue. Par contre, les palourdes de l'étang de Thau sont longues et fines, et présentent un galbe ovalaire. Nous ne rentrerons pas ici, dans les détails de ces variations morphologiques qui seront analysées dans le chapitre consacré à l'étude des populations naturelles de *R. decussatus*.

- La lunule est lancéolée, sa largeur varie suivant les populations entre le tiers et la moitié de sa longueur. L'écusson est asymétrique : il est peu large et moins bien marqué sur la valve gauche, inexistant sur la valve droite.

- La coloration externe de la coquille est très variée. Les populations septentrionales sont généralement moins colorées que les populations méridionales.

- La charnière (figure 2) comprend trois dents cardinales dans chaque valve et aucune dent latérale. Dans chacune des deux valves, les dents antérieures et postérieures sont symétriquement divergentes par rapport à la médiane ce qui est en accord avec les caractéristiques données par FISCHER-PIETTE et METIVIER (1971) pour le genre *Ruditapes*. Pour TEBBLE (1976) seules les dents, médiane dans la valve gauche et médiane postérieure dans la valve droite, sont bifides. Or si nos observations ont bien confirmé que dans tous les cas les dents médianes et postérieures droites et médianes gauches sont bifides, elles ont également mis en évidence que dans 98 % des cas la dent antérieure gauche l'est aussi, ou tout au moins possède un sillon plus ou moins profond qui divise la dent en deux parties. Ceci est en contradiction avec la description de TEBBLE et avec les schémas de charnières de *R. decussatus* donnés par FISCHER-PIETTE et METIVIER (1971 - figures 1, 5a, 5b). Pourtant nos observations ont été effectuées sur plus de 500 échantillons provenant de 9 populations différentes.

- Le sinus palléal est profond (planche II, A), il atteint généralement le milieu de la coquille et parfois le dépasse (palourdes de l'étang de Thau). Son bord dorsal est le plus souvent rectiligne tandis que le bord ventral est arrondi. Son extrémité se termine en pointe du côté dorsal chez certains individus ; chez d'autres elle est arrondie.

- La coloration interne de la coquille passe du blanc crème au jaune pâle. L'extérieur de la ligne palléale est parfois teintée de bleu très pâle ou d'orangé. La zone située sous la nympe ligamentaire est le plus souvent marquée de violet.

#### ★ Observations morphologiques sur les parties molles

L'étude des parties molles a porté uniquement sur les caractères visibles extérieurement sur des animaux vivants : forme et extrémités des siphons, bord du manteau.



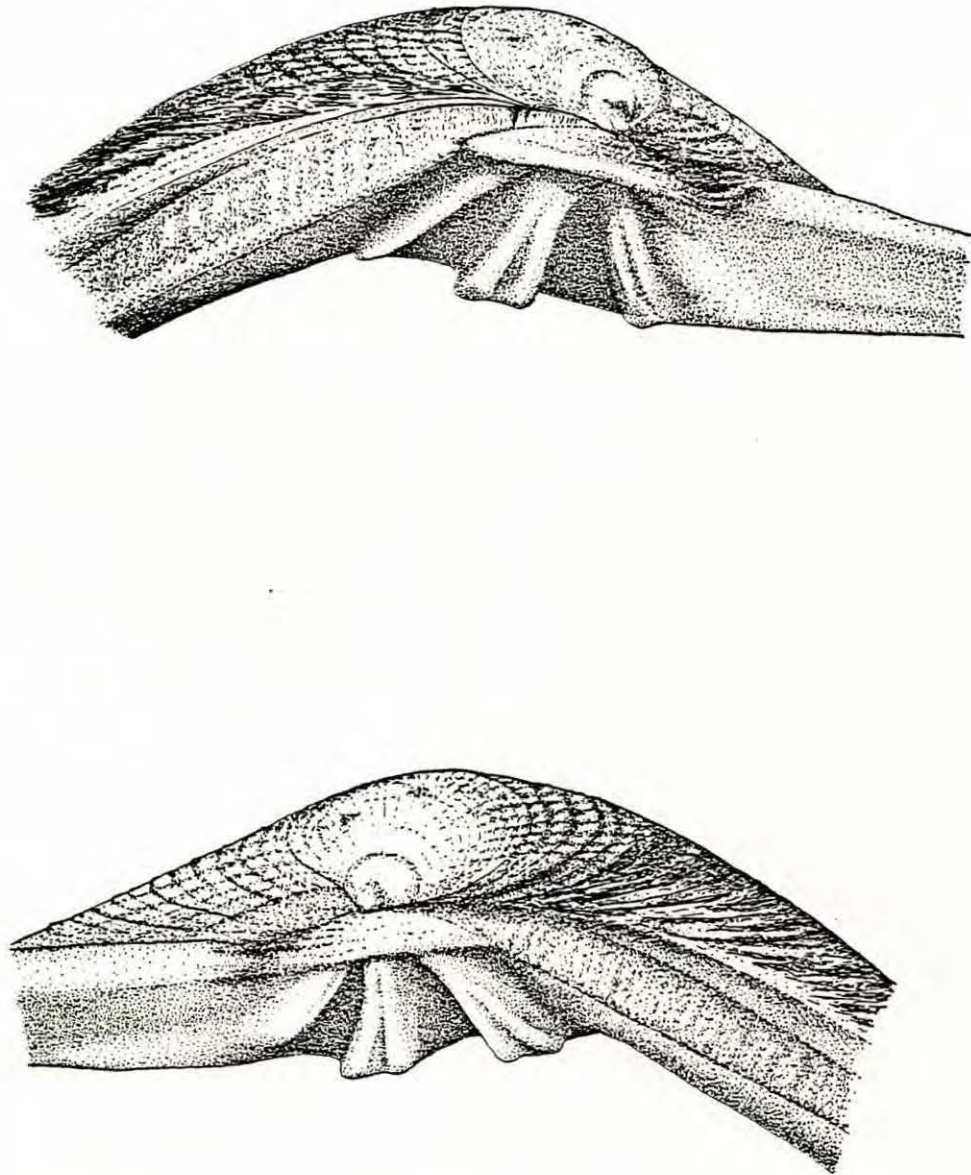


Fig. 2 - Charnière de *Ruditapes decussatus*

Valve gauche (en haut)

Valve droite (en bas)



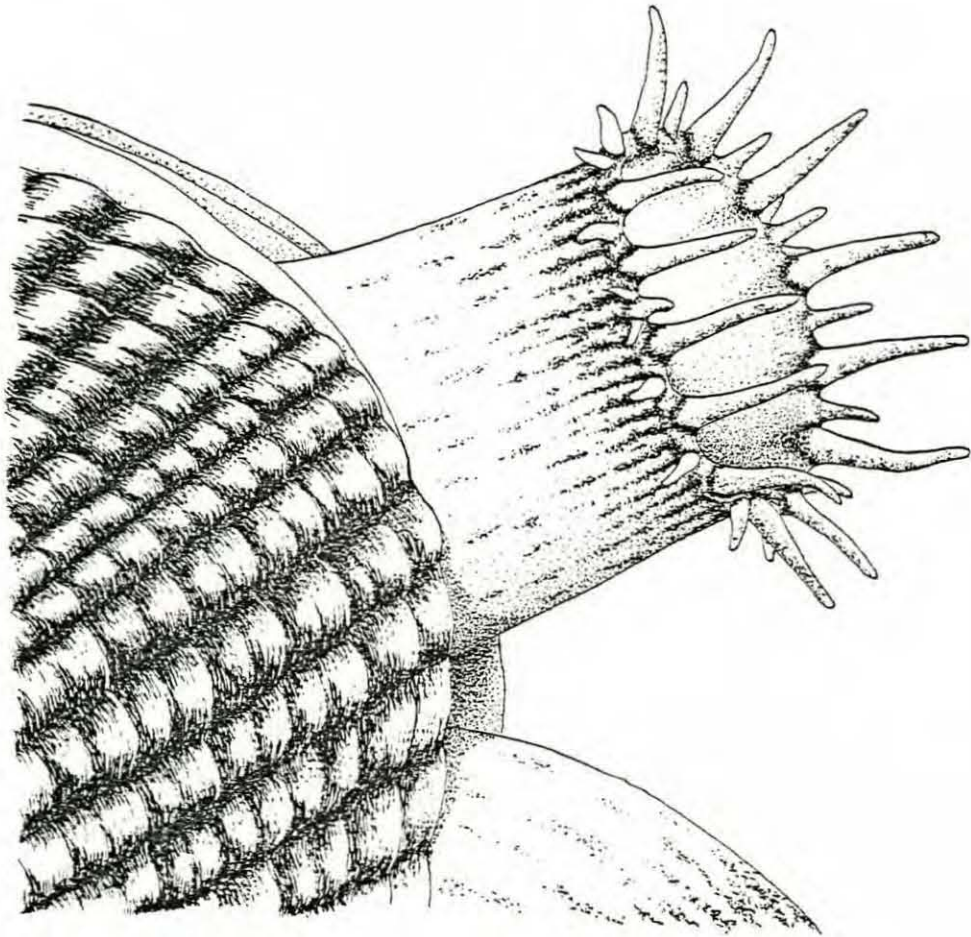


Fig. 3 - Extrémité du siphon inhalant de *Ruditapes decussatus*

- Les siphons (planche II, B) sont séparés sur toute leur longueur et se rétractent entièrement dans la coquille. Ils ne sont pas très longs ; en extension, ils atteignent une fois à une fois et demie la longueur de la coquille. Ils ont sensiblement la même taille ; l'inhalant est le plus souvent rectiligne et l'exhalant courbé vers la région dorsale. Ainsi les courants d'eau inhalants et exhalants sont relativement éloignés et les déchets évacués par le siphon exhalant ont peu de chance d'être repris par l'inhalant.

- L'extrémité du siphon inhalant (figure 3) possède le plus souvent deux rangées de tentacules et parfois trois chez certains individus. Les plus grands tentacules forment le rang interne le plus près de l'orifice du siphon. Selon YONGE (1948) l'origine de ces rangées de tentacules est différente. Les bourrelets interne et moyen du bord du manteau participent à la formation des siphons. Les rangées externes de tentacules proviennent du bourrelet médian, tandis que le bourrelet interne forme autour de l'ouverture inhalante un rang interne de tentacules plus grands. Le siphon exhalant est plus simple, il possède généralement une seule rangée de tentacules de petite taille entourant une membrane qui canalise l'eau expulsée.

### 1.2.3. *Ruditapes philippinarum*

#### ★ Descriptions bibliographiques

En se rapportant à l'analyse de FISCHER-PIETTE et METIVIER (1971), nous remarquons que tout comme *R. decussatus*, *Ruditapes philippinarum* possède une grande variété de forme. Cette variabilité lui a valu d'ailleurs plusieurs dénominations. Nous reprendrons ici la description intégrale donnée par ces auteurs, résumant à leur avis les caractères permettant d'identifier la majorité des exemplaires de *R. philippinarum*.

"Le *Ruditapes philippinarum* possède une forme générale haute pour sa longueur. L'extrémité antérieure peut être camuse, mais elle a le plus souvent une certaine longueur et même un aspect individualisé par un creusement très marqué



"du bord antéro-dorsal. La moitié postérieure, plus haute que la moitié antérieure, s'abaisse rapidement et se termine par un arrondi régulier. La sculpture est forte, plus marquée dans la région postérieure, où l'on peut voir comme dans la région antérieure une décussation qui fait plus ou moins défaut dans la région médio-dorsale. La lunule est lancéolée, et sa largeur est la moitié environ de sa longueur. L'area ligamentaire est asymétrique : elle est large, peu profonde et bien marquée sur la valve gauche, inexistante ou presque inexistante sur la valve droite. Entre elle et le reste de la surface de la valve droite, et parfois aussi de la valve gauche, existe un intervalle presque lisse, brusquement délimité par la première côte de la sculpture rayonnante. L'intérieur des valves présente presque toujours du violacé pouvant passer au brun, quelquefois sur toute la surface, plus souvent localisé en particulier à l'extérieur de la ligne palléale. Le sinus palléal s'approche du milieu de la coquille, et parfois l'atteint ; il est légèrement ascendant, large sur toute sa longueur, arrondi à son extrémité."

Nous pouvons reprocher au travail de ces auteurs, un manque d'illustrations et de données biométriques qui auraient sans aucun doute donné plus de sens à certaines de leurs phrases. D'autre part, aucun renseignement ne nous est fourni sur la charnière.

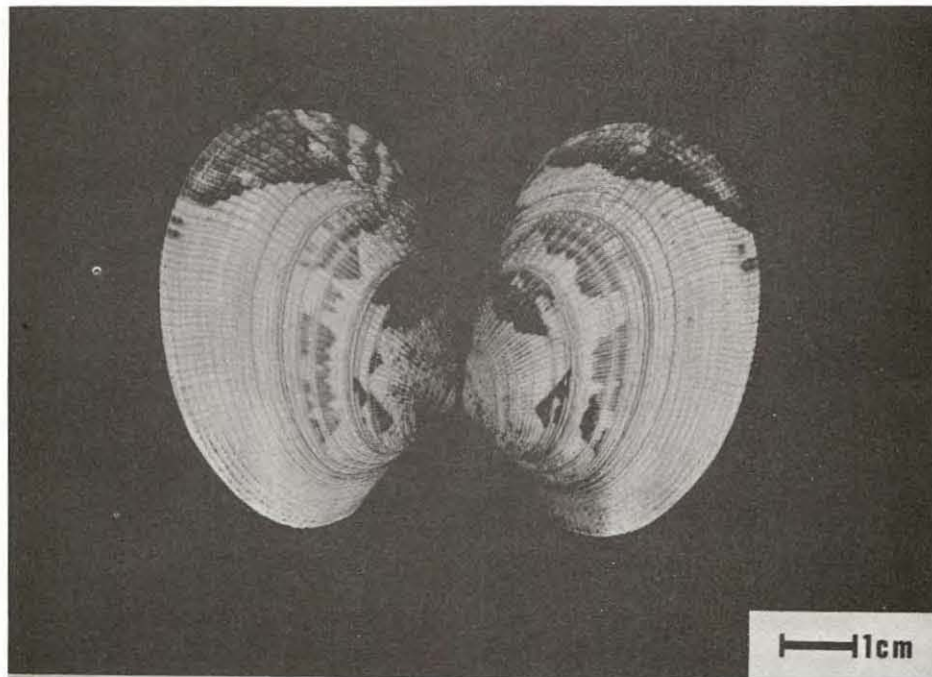
#### ★ Observations morphologiques sur la coquille

- La forme générale (planche III) de nos échantillons se rapproche de celle décrite par FISCHER-PIETTE et METIVIER. La sculpture est forte ; les stries rayonnantes partant du sommet sont très nettement marquées, sauf dans les régions antéro-dorsale et postéro-dorsale où les stries concentriques dominent. Ces dernières sont le plus souvent presque inexistantes dans la région médio-ventrale.

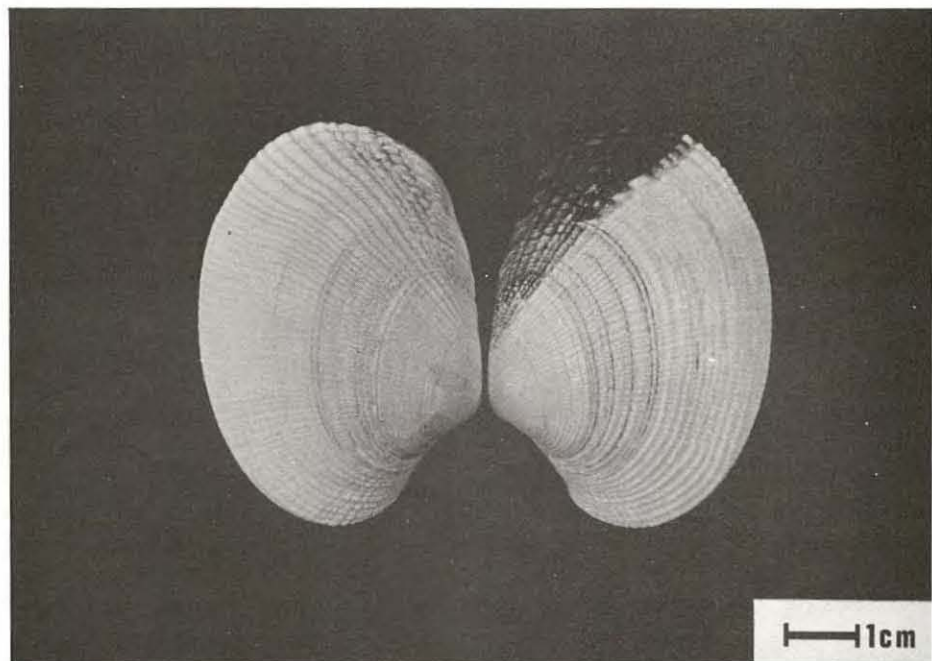
- La lunule est lancéolée, sa largeur varie entre les  $\frac{2}{5}$  et la moitié de sa longueur. L'écusson est asymétrique, il est peu profond et plus large sur la valve gauche que sur la valve droite. Il est néanmoins bien marqué sur les deux valves.



PLANCHE III

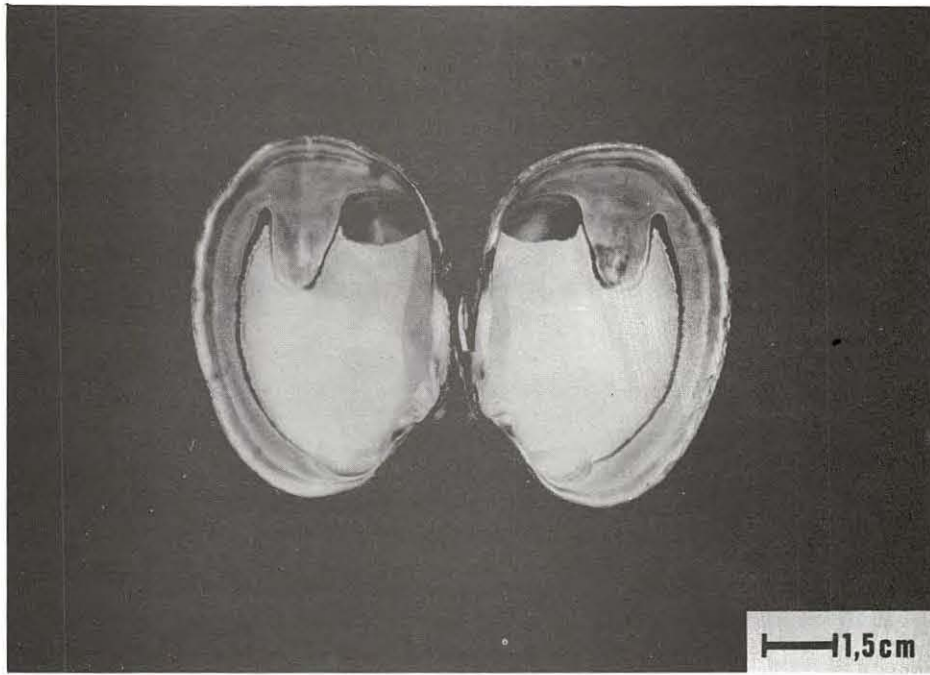


A - Morphologie externe de la coquille de *R. philippinarum*

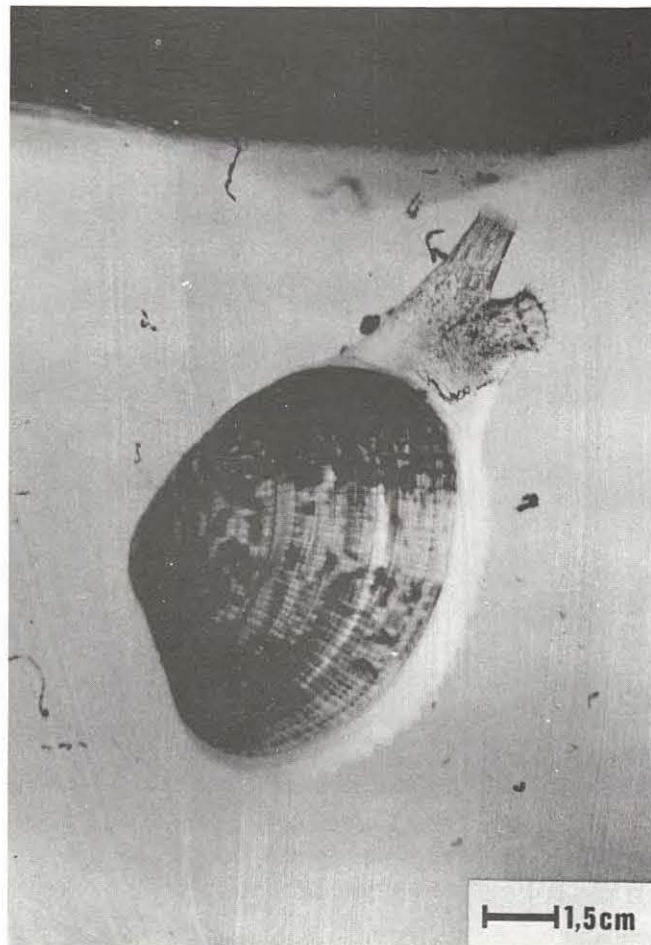


B - Morphologie externe de la coquille de *R. philippinarum*  
avec coloration asymétrique des deux valves.

PLANCHE IV



A - Morphologie interne de la coquille de *R. philippinarum*



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

- Les exemplaires que nous possédons sont dans l'ensemble très colorés ; les teintes dominantes sont le blanc, le marron et le noir. Le test est le plus souvent parsemé de taches et de marbrures plus foncées que le fond.

- La charnière (figure 4) comprend trois dents cardinales dans chaque valve. Un comptage a montré que dans 88 % des cas, la dent antérieure gauche n'est pas bifide ou ne possède pas de sillon plus ou moins profond la divisant en deux parties. Dans tous les cas, dans la valve droite, les dents antérieure et postérieure ne sont pas symétriquement divergentes par rapport à la médiane, il existe un large espace triangulaire entre cette dernière et la postérieure dans lequel vient se loger, lors de la fermeture des valves, la dent médiane gauche. De ce fait, cette dernière est très large à sa base et profondément bifide. Ce type de charnière n'est pas en accord avec les caractéristiques données par FISCHER-PIETTE et METIVIER (1971) pour le genre *Ruditapes* Chiamenti, 1900, et résumé au paragraphe 1.1.2. Il se rapproche plus de celui du genre *Tapes* Mühlfedt, 1811.

- Contrairement à la description de FISCHER-PIETTE et METIVIER, le sinus palléal de nos échantillons n'atteint jamais le milieu de la coquille (planche IV, A). Il est peu profond, large sur toute sa longueur et son extrémité toujours arrondie avoisine les 2/5 de la longueur de la coquille.

- La coloration interne de la coquille peut passer du blanc crème au violet et au jaune. Ces deux dernières colorations se localisent surtout à l'extérieur de la ligne palléale et quelquefois sur toute la surface.

#### ★ Observations morphologiques sur les parties molles

- Les siphons (planche IV, A) sont soudés sur les 3/4 environ de leur longueur. En pleine extension, ils atteignent une fois à une fois et demie la longueur de la coquille. La portion non soudée du siphon exhalant est généralement courbée du côté dorsal. A la surface du sédiment, les extré-



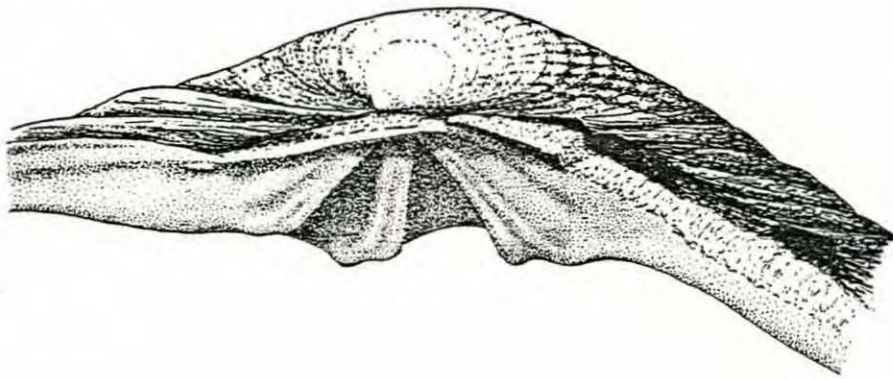
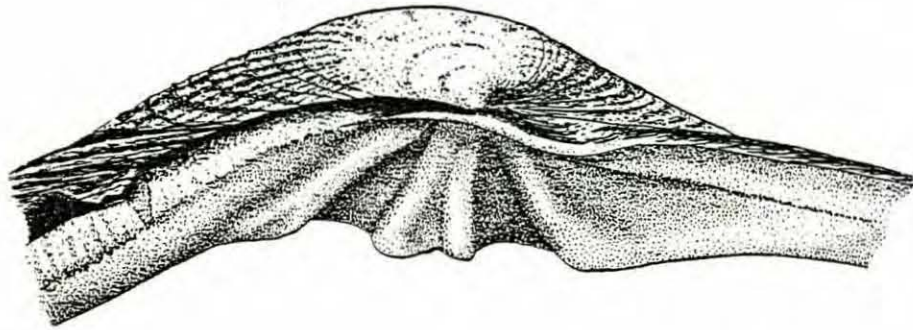


Fig. 4 - Charnière de *Ruditapes philippinarum*

Valve gauche (en haut)

Valve droite (en bas)

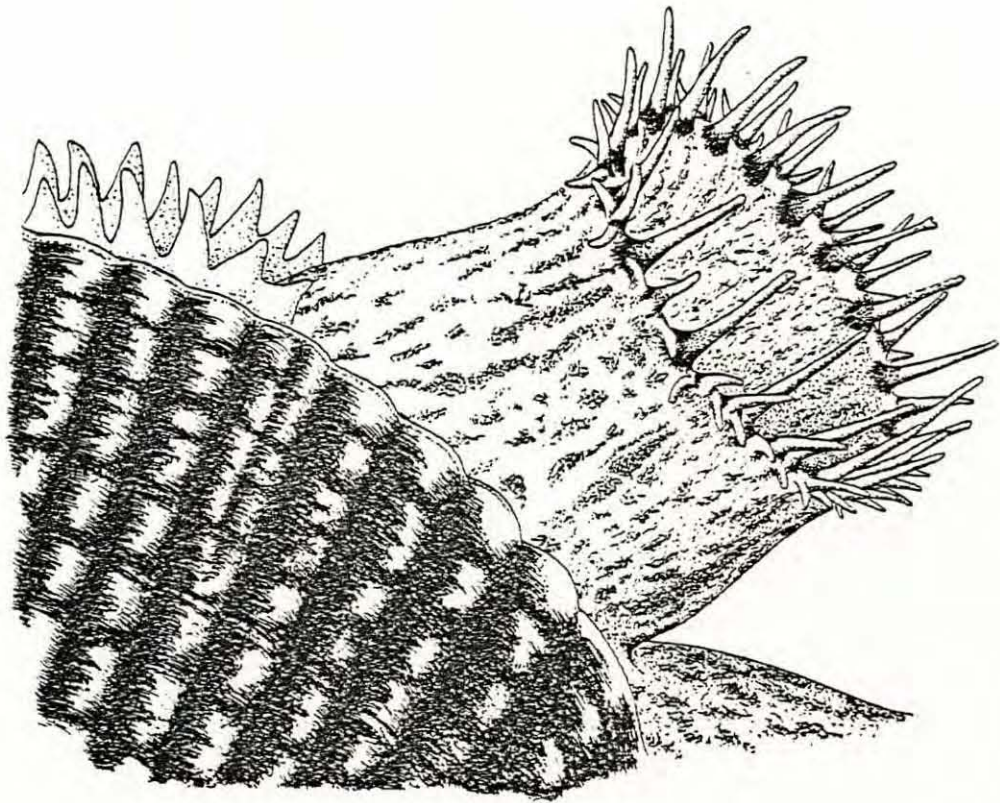


Fig. 5 - Extrémité du siphon inhalant de *Ruditapes philippinarum*

mités des siphons forment, suivant la taille des individus, soit un trou unique, soit deux orifices très peu espacés (1 cm pour une palourde de 4 cm de longueur).

- L'extrémité du siphon inhalant (figure 5) possède trois rangées de tentacules. On note une grande symétrie dans la disposition de ceux-ci. Entre deux tentacules du rang interne, nous trouvons en général deux petits tentacules séparés par un moyen. Le siphon exhalant possède une membrane qui canalise l'eau expulsée, entourée par une rangée de petits tentacules.

1.2.4. Tableau synoptique permettant d'établir une distinction entre *Ruditapes decussatus* (L.) et *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve) :

RUDITAPES DECUSSATUS

RUDITAPES PHILIPPINARUM

Coquille :

- La sculpture est fine et régulière sur tout le test. Les stries concentriques se renforcent dans la région antérieure et postérieure où elles forment avec les stries rayonnantes les décussations caractéristiques. (Planche V,A).

- 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.

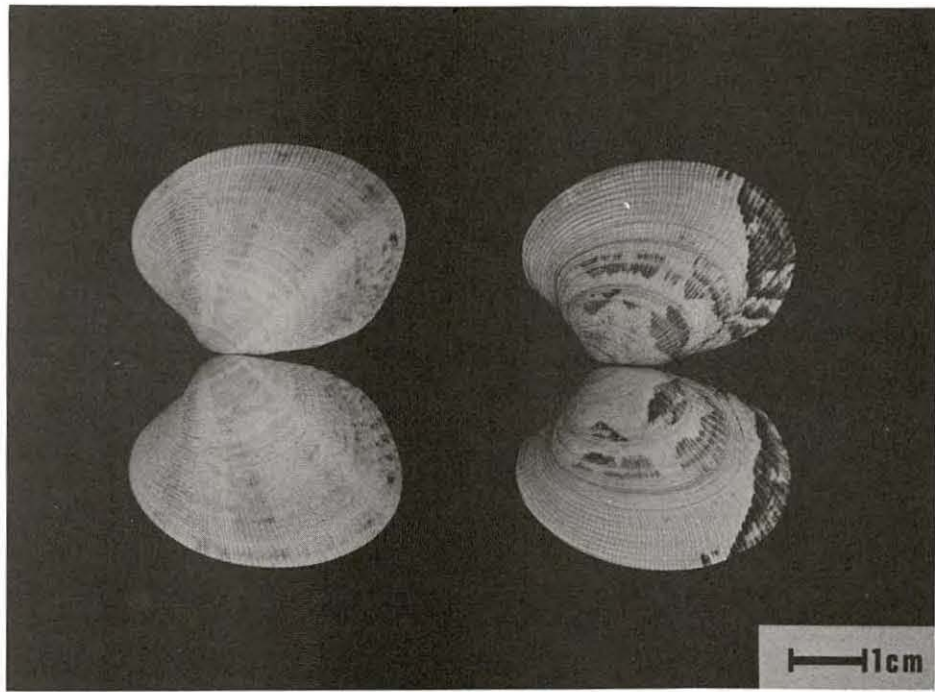
- La sculpture est forte ; les stries rayonnantes sont très nettement marquées, sauf dans les régions antéro-dorsale et postéro-dorsale, où les stries concentriques dominent. Ces dernières sont le plus souvent inexistantes dans la région médio-ventrale.

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

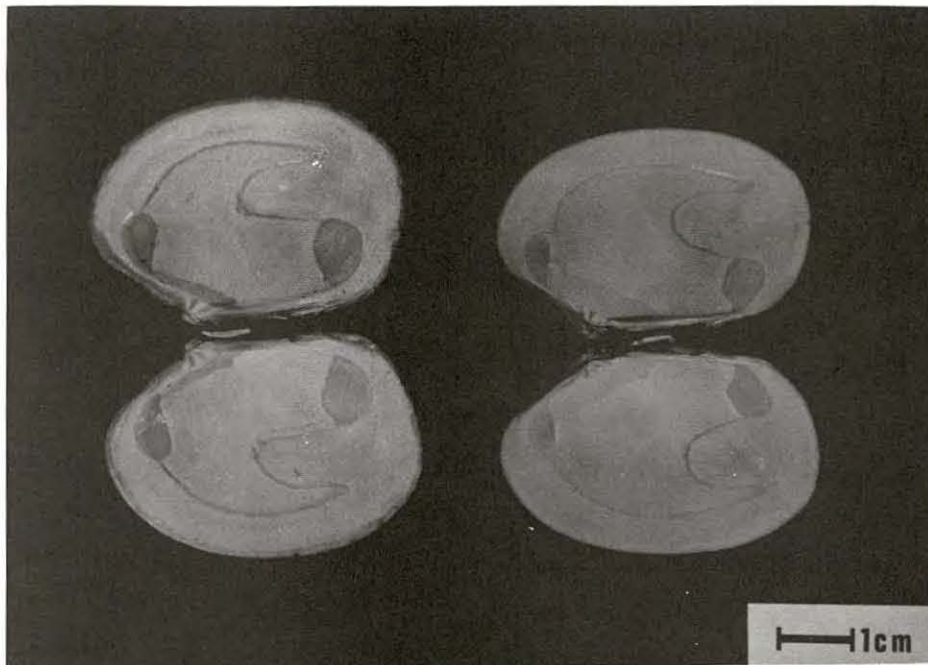
- La charnière est composée de trois dents cardinales ; dans la valve droite, les dents antérieures et postérieures ne sont pas symétriquement divergentes par rapport à la médiane. Il existe un large espace triangulaire entre la médiane et la postérieure, dans lequel vient se loger la dent médiane gauche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



PLANCHE V



A - Morphologie externe des coquilles de *R. decussatus* (à gauche) et *R. philippinarum* (à droite).



B - Morphologie interne des coquilles de *R. decussatus* (à gauche) et *R. philippinarum* (à droite).

- La dent antérieure de la valve gauche est le plus souvent plus ou moins bifide.
- Le sinus palléal atteint le plus souvent le milieu de la coquille et le dépasse parfois (Planche V,B).
- La zone située sous la nympe ligamentaire est le plus souvent teintée de violet.
- La coloration externe des valves droite et gauche est toujours symétrique.
- La coloration interne de la coquille passe du blanc crémeux au jaune pâle et parfois au bleu très pâle ou à l'orange.
- 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 la nympe 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 (Planche III,B).
- 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 sont soudés sur les 3/4 de leur longueur.
- L'extrémité du siphon inhalant possède trois rangées de tentacules.

#### 1.3. ETUDE CARYOLOGIQUE :

Dans l'étude de la spéciation, les caractères caryotypiques revêtent désormais un intérêt particulier. Ces caractères ont conduit à la découverte d'un certain nombre d'espèces jumelles qui diffèrent souvent davantage par leur caryotype que par leur morphologie. Les transformations caryotypiques (inversion, translocation, duplication, fusion, fission...) affectant la structure et le nombre de chromosomes conduisent, le plus souvent au polymorphisme chromosomique de la population, ou, dans de rares cas à la spéciation chromosomique (MAYR, 1970).



Les renseignements fournis par la détermination du nombre chromosomique sont précieux pour la systématique (BURCH, 1962 ; PATTERSON, 1972). Mais malheureusement, les recherches caryologiques sont encore peu avancées chez les Mollusques et plus particulièrement chez les Bivalves. En effet, sur environ 10 000 espèces de Bivalves recensées, seulement une trentaine de caryotypes sont connus (LUBET, 1976). Ce faible nombre est certainement dû aux difficultés techniques que l'on rencontre pour mettre en évidence les chromosomes. La méthode la plus efficace et la plus sûre nécessite, d'une part beaucoup de minutie et d'autre part, l'émission des gamètes des animaux étudiés. Ce dernier point, malgré les progrès de ces dernières années, demeure toujours un problème délicat pour de nombreuses espèces.

Ces difficultés techniques peuvent expliquer le caractère récent des recherches sur les garnitures chromosomiques des Bivalves, qui se limitent le plus souvent au comptage des chromosomes et occasionnellement à l'étude de leur morphologie. En 1972, PATTERSON cite 23 espèces de Bivalves dont le nombre chromosomique est connu ; en 1976, LUBET en donne 25 et dans ce présent travail, en tenant compte de *Ruditapes decussatus* et *R. philippinarum*, nous arrivons à 34 espèces (Tableau 2). Ce tableau nous montre que le nombre haploïde de chromosomes varie entre  $n = 10$  chez les huîtres et  $n = 23$  chez un Petricolidae et comme le souligne LUBET (1976), hormis quelques exceptions qu'il conviendrait de réétudier, le nombre de chromosomes est identique à l'intérieur d'une même famille.

### 1.3.1. Matériel et méthodes

Les deux espèces qui font l'objet de notre étude ont un cycle de reproduction annuel qui passe par une phase mature de fin juin à fin septembre. Cette période a été jugée trop courte pour mener à bien à la fois :

- les différents croisements prévus qui nécessitaient l'obtention de pontes simultanées de populations de l'une ou des deux espèces ;
- la mise au point de la technique mettant en évidence les chromosomes.



T A B L E A U 2

NOMBRE HAPLOIDE DE CHROMOSOMES CHEZ LES BIVALVES

MYTILIDAE

<i>Mytilus edulis</i>	14	France	LUBET,	1959
<i>Mutilus edulis</i>	12	U.S.A.	MENZEL,	1968
<i>Mytilus edulis</i>	14	U.S.A.	AHMED & SPARKS,	1970
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	14	France	LUBET,	1959
<i>Mytilus californianus</i>	14	U.S.A.	AHMED & SPARKS,	1970

PECTINIDAE

<i>Pecten maximus</i>	19	Grande-Bretagne	BEAUMONT & GRUFFYDD,	1974
<i>Chlamys varia</i>	19	Grande-Bretagne	BEAUMONT & GRUFFYDD,	1974
<i>Chlamys distorta</i>	19	Grande-Bretagne	BEAUMONT & GRUFFYDD,	1974
<i>Chlamys islandica</i>	19	Grande-Bretagne	BEAUMONT & GRUFFYDD,	1974
<i>Placopecten magellanicus</i>	19	Grande-Bretagne	BEAUMONT & GRUFFYDD,	1974

OSTREIDAE

<i>Crassostrea amasa</i>	10	Australie	MENZEL,	1968
<i>Crassostrea angulata</i>	10	Grande-Bretagne	MENZEL,	1968
<i>Crassostrea commercialis</i>	10	Australie	MENZEL,	1968
<i>Crassostrea iredalei</i>	10	Philippines	MENZEL,	1968
<i>Crassostrea gigas</i>	10	U.S.A.	MENZEL,	1968
<i>Crassostrea rhizophorae</i>	10	Porto Rico	MENZEL,	1968
<i>Crassostrea virginica</i>	10	U.S.A.	LONGWELL & al.,	1967
<i>Ostrea edulis</i>	10	Europe	LONGWELL & al.,	1967
<i>Ostrea equestris</i>	10	U.S.A.	MENZEL,	1968
<i>Ostrea lurida</i>	10	U.S.A.	AHMED & SPARKS,	1967
<i>Ostrea ariakensis</i>	12	Japon	KOBAYASCHI,	1954
<i>Ostrea laperousi</i>	12	Japon	KOBAYASCHI,	1954

CARDIDAE

<i>Dinocardium robustum</i>	12	U.S.A.	MENZEL,	1968
-----------------------------	----	--------	---------	------

MACTRIDAE

<i>Labiosa plicatella</i>	18	U.S.A.	MENZEL,	1968
<i>Mulinia lateralis</i>	18	U.S.A.	MENZEL,	1968
<i>Spisula solidissima</i>	18	U.S.A.	ROPES,	1972

DONACIDAE

<i>Donax variabilis</i>	19	U.S.A.	MENZEL,	1968
-------------------------	----	--------	---------	------

VENERIDAE

<i>Chione cancellata</i>	19	U.S.A.	MENZEL,	1968
<i>Mercenaria mercenaria</i>	19	U.S.A.	MENZEL & MENZEL,	1965
<i>Mercenaria campechiensis</i>	19	U.S.A.	MENZEL & MENZEL,	1965
<i>Ruditapes decussatus</i>	19	France	Présente étude	
<i>Ruditapes philippinarum</i>	19	France	Présente étude	

PETRICOLIDAE

<i>Petricola pholadiformis</i>	23	U.S.A.	MENZEL,	1968
--------------------------------	----	--------	---------	------

PHOLADIDAE

<i>Cytopleura costata</i>	17	U.S.A.	MENZEL,	1968
<i>Barnea truncata</i>	17	U.S.A.	MENZEL,	1968

SPHAERIIDAE

<i>Sphaerium corneum</i>	18	Europe	KEYL,	1956
--------------------------	----	--------	-------	------

Aussi la recherche d'une méthode de conditionnement hors saison des géniteurs tenant compte des impératifs du laboratoire (eau de mer non courante) s'est-elle imposée. Cette partie technique sera analysée en détail dans le chapitre 4 traitant des croisements inter et intraspécifiques.

La méthode la plus couramment utilisée pour l'observation des chromosomes d'Invertébrés est celle des "squashes" ou de l'écrasement de fragments d'organes entre lame et lamelle après fixation et coloration. Chez les Bivalves, ces "squashes" sont le plus souvent réalisés avec les ovules et les jeunes embryons de 4 à 8 cellules (MENZEL & MENZEL, 1965) (LONGWELL & al., 1967 et 1968) (ROPES, 1972) (AHMED, 1973) (BEAUMONT & GRUFFYDD, 1974). Affinée au cours de l'étude, la méthode employée pour les palourdes s'inspire de celle des travaux cités précédemment.

La ponte des Mollusques sexuellement mûrs est provoquée par thermostimulation et par addition de sperme d'un animal sacrifié. Lorsqu'un Bivalve commence à éjaculer ou à pondre, il est isolé dans un récipient d'eau de mer filtrée. Si la fécondation est désirée, quelques gouttes de sperme sont ajoutées à une suspension d'ovules. Ces derniers sont plus précisément des ovocytes de premier ordre bloqués au stade de prophase de la méiose. Après la ponte, les chromosomes passent au stade diplotène, diacinèse et demeurent en métaphase I si aucun spermatozoïde ne pénètre. En absence de fécondation, cette phase est apparemment assez longue chez la palourde puisqu'il faut conserver les ovules non fécondés pendant 4 ou 5 heures avant de les fixer, pour bien observer les chromosomes métaphasiques. Si la fécondation est provoquée, la méiose se poursuit rapidement, le premier globule polaire apparaît au bout de 10 à 15 minutes suivi de la métaphase II. Le premier clivage est visible 30 à 45 minutes après la fécondation. Ces temps de développement diffèrent sensiblement d'une espèce à l'autre, aussi faut-il effectuer des fixations à intervalles de temps réguliers afin de déterminer le moment le plus favorable pour l'observation de bonnes plaques métaphasiques.



Les échantillons d'ovules et d'embryons sont filtrés pour éliminer les impuretés qui gênent lors de l'observation des chromosomes. L'analyse du caryotype se faisant sur des chromosomes en métaphase mitotique, les embryons doivent être immergés pendant 30 minutes dans une solution d'eau de mer contenant 0,02 % de colchicine. Les chromosomes sont ainsi bloqués en métaphase et leur dispersion sur la plaque équatoriale est obtenue par un choc osmotique en plaçant les embryons pendant 15 minutes dans de l'eau de mer diluée (3 parties d'eau distillée, 1 partie d'eau de mer). Ce dernier traitement est également appliqué aux ovules non fécondées avant leur fixation.

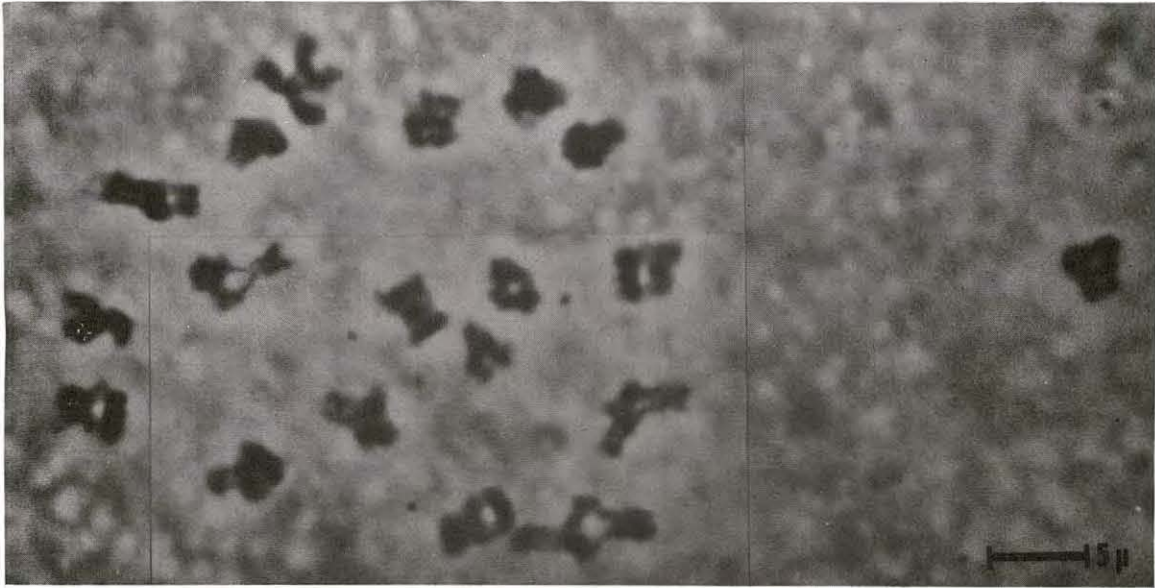
Les échantillons sont ensuite fixés au Carnoy (3 parties d'alcool absolu, 2 parties de chloroforme, 1 partie d'acide acétique glacial) pendant un minimum de 2 heures. Ils peuvent être conservés ainsi pendant plus de deux ans à basse température  $-15^{\circ}\text{C}$  (MENZEL, 1968).

Les "squashes" sont réalisés en laissant sécher à l'air sur une lame, plusieurs centaines d'embryons (ou ovules) prélevés avec quelques gouttes de fixateur. Afin de réduire la coloration du cytoplasme une hydrolyse chlorhydrique est effectuée (8 mn dans de l'HCL, 1N à  $60^{\circ}\text{C}$ ). La préparation est ensuite colorée avec de l'acéto-orcéine (1 à 2 % d'orcéine dans de l'acide acétique à 45 %) et recouverte d'une lamelle. Après 30 minutes de coloration, la préparation est pressée fermement entre plusieurs épaisseurs de papier filtre. Afin de conserver les préparations pendant plusieurs jours, il est utile de recouvrir les bords de la lamelle avec un vernis et de stocker les lames dans un réfrigérateur.

Les ovules et embryons sont examinés au microscope à contraste de phase ( $\times 100$ ) et les meilleures plaques métaphasiques sont photographiées et dessinées à l'aide d'une chambre claire. Sur une préparation, les chromosomes sont généralement visibles dans tous les embryons mais seules quelques plaques métaphasiques bien orientées avec des chromosomes bien individualisés, permettent un comptage précis.



PLANCHE VI



Chromosomes en diacinèse de Méïose I ( $n = 19$ ) dans des ovules non fécondés  
de *Ruditapes decussatus*

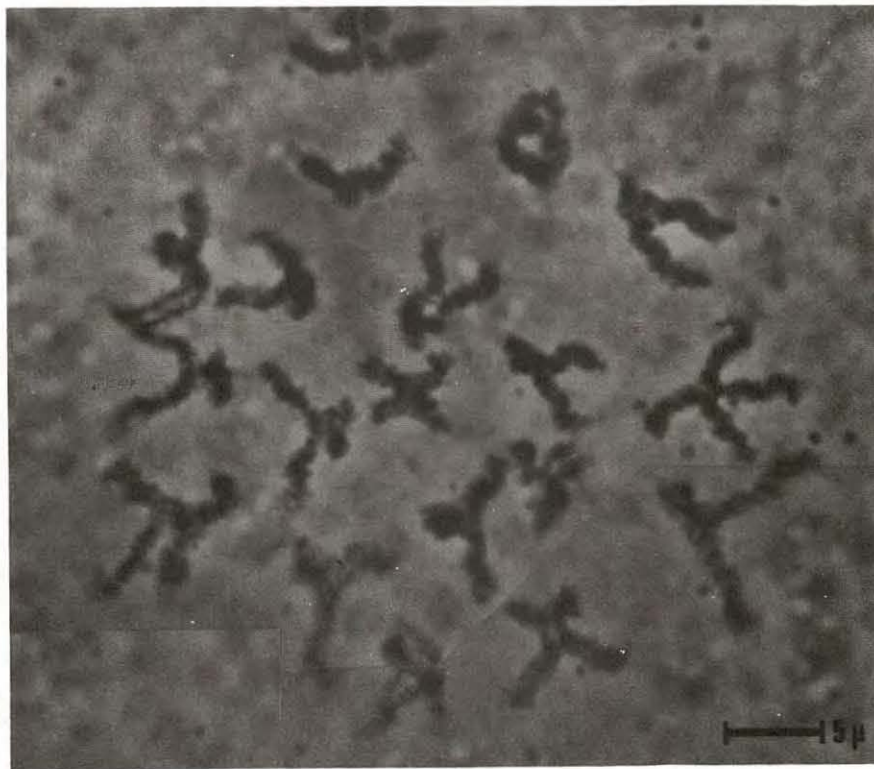
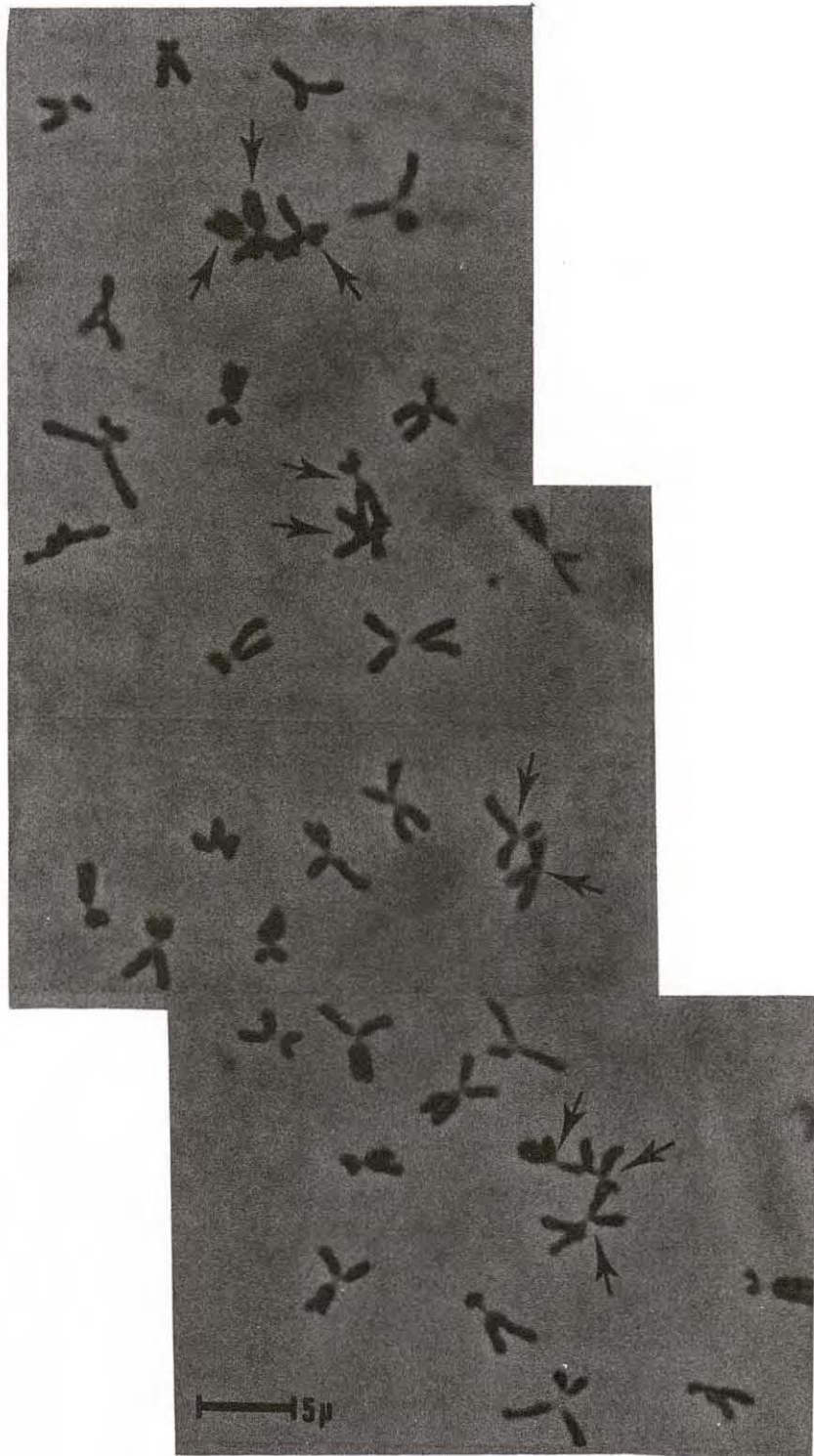


PLANCHE VII



Chromosomes en métaphase mitotique ( $2n = 38$ ) d'un embryon  
de 2 heures de *R. decussatus*

### 1.3.2. Etude des garnitures chromosomiques de *Ruditapes decussatus* :

La recherche du nombre de chromosomes de *Ruditapes decussatus* n'avait fait jusqu'ici l'objet d'aucune publication.

Les photographies de la planche VI montrent 19 paires de chromosomes au stade diacinèse dans des ovules non fécondés de *Ruditapes decussatus*. Les ovules fixés 4 heures après la ponte (photo VI, B) présentent des chromosomes dont la spiralisation n'est pas achevée. Cinq heures après la ponte (photo VI, A) les chromosomes, toujours en diacinèse, ont considérablement raccourci. La garniture chromosomique d'une centaine d'ovules a pu ainsi être observée et le même nombre de chromosomes a été trouvé.

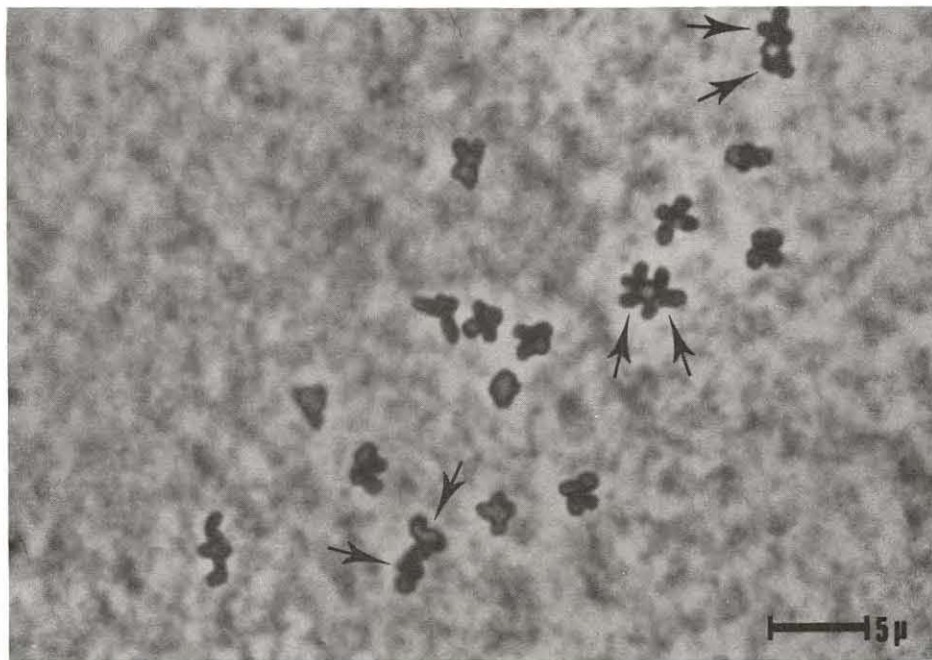
Dans les jeunes embryons de deux à quatre cellules, les chromosomes bloqués en métaphase mitotique par la colchicine (planche VII) sont au nombre de 38 dans chaque division mitotique dont le dénombrement est possible. Sur 48 métaphases mitotiques, une seule anomalie a été trouvée ; il s'agissait d'un chromosome surnuméraire.

### 1.3.3. Etude des garnitures chromosomiques de *Ruditapes philippinarum* :

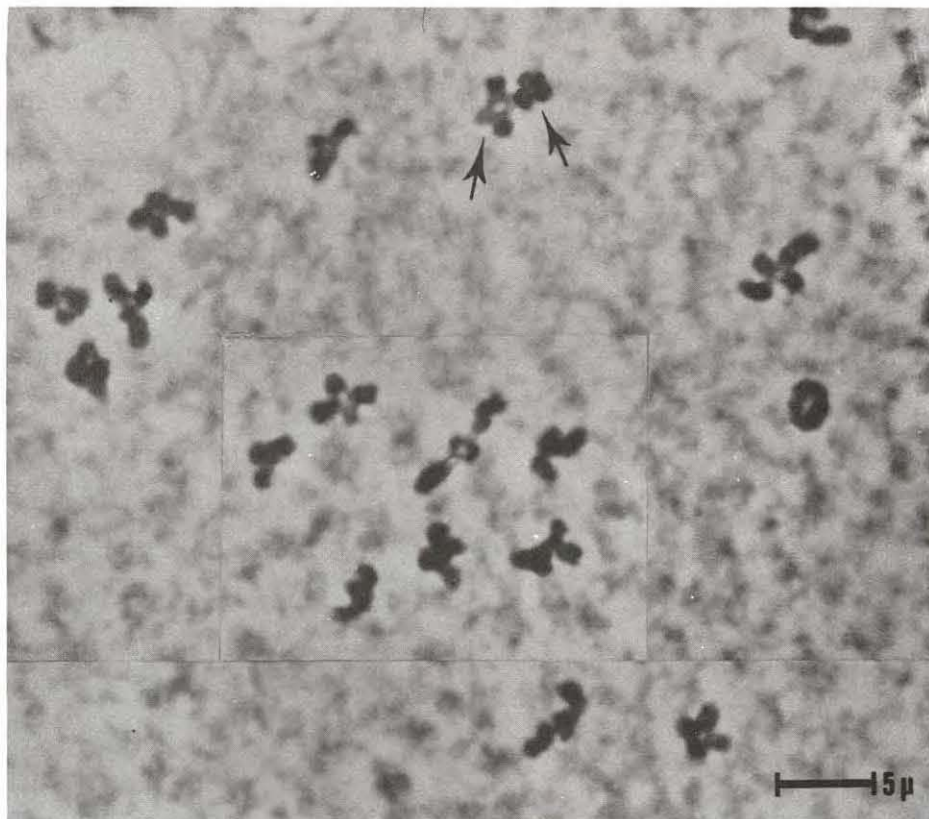
Le dénombrement des chromosomes a déjà été fait en 1959 par NISHIKAWA et HISATOMI. Ces auteurs ont attribué 14 paires de chromosomes au *Tapes japonica* Deshayes, qui n'est autre que le *Ruditapes philippinarum* de notre étude. La méthode qu'ils ont employée est celle des coupes histologiques sur des gonades mâles. Celle-ci n'est pas très sûre car, d'une part, les spermatogonies sont très petites comparées aux ovules et aux jeunes embryons et, d'autre part, comme le souligne PATTERSON (1972), la technique histologique a tendance à comprimer les chromosomes. Ainsi, pour un même matériel, les chromosomes d'une préparation histologique sont 1/3 à 1/2 fois plus petits que dans la méthode des "squashes" acéto-orcéine. Leur publication ne comporte aucune photo mais seulement des dessins ; dans le texte il est spécifié que le dénombrement exact est extrêmement difficile à réaliser, car les chromosomes ont tendance à s'agglutiner.



PLANCHE VIII



Chromosomes en métaphase de Méïose I ( $n = 19$ ) dans des ovules non fécondés de *R. philippinarum*



Par la méthode des "squashes" d'ovules non fécondés et de jeunes embryons de deux à quatre cellules, nous arrivons à un résultat tout à fait différent. Les ovules non fécondés de *Ruditapes philippinarum* (planche VIII) fixés 4 heures après la ponte, présentent 19 paires de chromosomes en métaphase de Méïose I. Sur 65 garnitures chromosomiques ainsi étudiées, nous avons trouvé deux fois 18 paires de chromosomes, une fois 20 paires et dans tous les autres cas, 19 paires.

Dans les jeunes embryons de 2 à 4 cellules, traités à la colchicine, on dénombre, quand le comptage est possible, 38 chromosomes métaphasiques par division mitotique.

#### 1.3.4. Conclusions :

Cette étude caryologique a permis de mettre en évidence que les deux espèces étudiées ont le même nombre de chromosomes, soit 19 paires. Ce nombre est également celui des trois espèces de la famille des Veneridae qui ont été jusqu'ici étudiées par MENZEL (1965-1968) : *Chione cancellata*, *Mercenaria mercenaria* et *Mercenaria campechiensis*. Ce fait renforce l'idée émise par différents auteurs (MENZEL, 1968 - PATTERSON, 1972 - LUBET, 1976) de l'unicité du nombre chromosomique au sein d'une même famille.

Le nombre de chromosomes de *Ruditapes decussatus* et *R. philippinarum* étant le même, permet d'envisager la possibilité d'une hybridation interspécifique. Mais celle-ci n'est réalisable que si les différences structurales entre les chromosomes des deux espèces ne sont pas de nature à empêcher l'appariement. L'étude des caryotypes, actuellement en cours, apportera de précieux renseignements sur ce sujet.



## CHAPITRE 2

-----

CARACTERISTIQUES DES POPULATIONS NATURELLES DE

*RUDITAPES DECUSSATUS*



## 2 - CARACTERISTIQUES DES POPULATIONS NATURELLES DE *Ruditapes decussatus*

### 2.1. LOCALISATION DES POPULATIONS :

L'étude des populations naturelles de *Ruditapes decussatus* a été effectuée sur des échantillons en provenance de différentes aires de l'Atlantique et de la Méditerranée (figure 6). Les palourdes de Bretagne ont été prélevées par nos soins ; pour les autres régions nous avons eu recours aux services de mareyeurs ou de stations biologiques du littoral. Les seules palourdes de l'étranger, que nous avons pu obtenir par l'intermédiaire d'un mareyeur, ont malheureusement toutes la taille commerciale ; les analyses biométriques sont alors difficilement applicables. Par ailleurs, certaines populations ne nous sont parvenues que très tard et n'ont pu faire l'objet de toutes les études.

#### \* Populations bretonnes :

Douron : l'estuaire du Douron, petit fleuve côtier à faible débit, se situe dans la baie de Lannion. C'est une zone largement ouverte sur la mer, la dessalure est donc peu importante. Le sédiment est formé de sable et de graviers qui tapissent les failles dans les rochers. Les palourdes vivent dans ces dépressions de la zone rocheuse à la périphérie de celles-ci dans du sédiment constitué parfois uniquement de sable.

Terenez : l'anse de Terenez se situe dans la baie de Morlaix. Les prélèvements ont été effectués à Barnenez, dans une zone comprise entre le niveau de mi-marée et de haute mer de morte eau. Les palourdes de cette population subissent à chaque marée de longues périodes d'émergence et des grandes variations de température, car elles vivent à faible profondeur entre des galets cimentés



Fig. 6 - Localisation des populations  
de *R. decussatus*

par du sable argileux. Les variations de salinité sont faibles dans cette zone.

Bindy : anse située dans l'estuaire de l'Aulne, en rade de Brest. Le substrat est constitué soit de graviers et de galets cimentés par du sable vaseux, soit uniquement de sable vaseux. La salinité varie entre 25 et 35 ‰ suivant les saisons.

Tibidy : situé dans l'anse de Queroulle, en rade de Brest, à proximité de l'estuaire de la rivière du Faou. Les variations de salinité sont très importantes par suite de l'influence de l'Aulne. La salinité peut être inférieure à 10 ‰ pendant les périodes pluvieuses. Le sédiment est constitué de gravier (résidus de la dégradation du schiste) et de vase.

Moulin mer : situé dans l'estuaire de la rivière de l'Hopital-Camfrout, en rade de Brest. Le sédiment est constitué de graviers et de sable très vaseux. La salinité peut descendre en dessous de 10 ‰ pendant les saisons pluvieuses ; elle atteint 34 à 35 ‰ en été.

Kerity : plage située entre la pointe de Penmarch et Le Guilvinec. Le substrat est constitué de sable grossier légèrement vaseux et de gravier. Cette population ne subit que l'influence de la mer puisqu'il n'existe pas d'estuaire à proximité.

Locmariaquer : plage située près de la pointe de Kerpenhir, à l'embouchure du golfe du Morbihan. Les variations de salinité sont faibles. Le sédiment est constitué de sable et de graviers légèrement vaseux par endroit.

★ Stations hors de Bretagne :

Nous ne possédons que très peu de renseignements sur les zones de prélèvements de ces différentes populations. En France nous avons : Arcachon, Banyuls, Etang de Thau, île des Embiez ; et à l'étranger : Poole (Angleterre) et Galway (Irlande).



## 2.2. LES DIFFERENTS TYPES DE VARIATIONS :

Au premier chapitre, dans le paragraphe consacré à la description morphologique de *R. decussatus*, nous avons vu qu'il existe de grandes différences morphologiques entre certaines populations. Cette "variation de groupe" que l'on nomme en général "variation géographique", traduit en fait l'adaptation de la population aux conditions du milieu dans lequel elle vit. Elle est une conséquence inévitable de la variation géographique de l'environnement qui impose à chaque population des conditions locales particulières. Selon MAYR (1970), il faut considérer deux groupes principaux de facteurs capables d'exercer une pression sélective sur le phénotype :

- Les facteurs climatiques qui se traduisent par des variations lentes et continues sur des aires étendues ;

- Les facteurs biotiques et ceux concernant l'habitat qui sont souvent très locaux et irréguliers et qui expliquent les différences importantes que l'on peut observer chez des populations voisines.

Tout caractère morphologique ou physiologique peut varier géographiquement. Les génotypes d'une population locale sont le produit d'un processus continu de sélection, mais il ne faut pas en déduire que chaque caractère phénotypique est adaptatif de façon optimale. Ainsi si les variations géographiques de certaines caractéristiques de couleurs peuvent ne pas sembler directement adaptatives, elles sont néanmoins souvent la manifestation externe de génotypes sélectionnés pour leurs caractéristiques physiologiques.

Le problème primordial dans l'étude de la variation géographique des populations est de pouvoir distinguer dans les variations phénotypiques enregistrées celles qui dépendent de facteurs génétiques de celles qui n'en dépendent pas. Malheureusement dans la nature, cette distinction est rarement possible si l'on ne fait pas appel à des expériences minutieuses de croisements.

Bien souvent les variations observées sont "non génétiques" et s'expliquent par le fait que chaque génotype a la capacité de produire différents

phénotypes suivant les conditions de milieu. Ainsi chez les coques, le nombre de côtes décroît de façon significative lorsque la salinité diminue et chez les Mytilidés la forme du test est conditionnée par les facteurs hydrodynamiques (LUBET, 1976). L'effet direct de l'environnement physique est très prononcé chez les Bivalves et on nomme parfois "écophénotypes" les phénotypes qui correspondent à une adaptation aux conditions écologiques (substrat, salinité, courants, vagues, nutrition...).

Enfin, il faut signaler que les variations "non génétiques" ne deviennent pas génétiques ; selon MAYR (1963) la nature de la base moléculaire de l'hérédité fait que cette transformation est impossible.

### 2.3. ETUDE DES VARIATIONS MORPHOLOGIQUES :

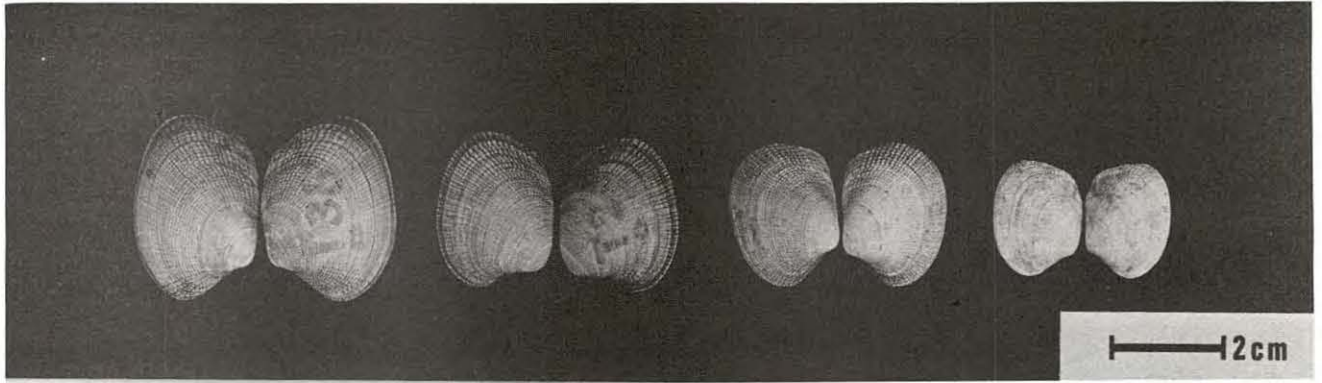
#### 2.3.1. *Forme de la coquille*

Dans les diverses populations étudiées, deux formes particulières de coquille, qui diffèrent de la normale, ont été rencontrées. Leur description qui va suivre, sera complétée au paragraphe 2.4. par une analyse biométrique.

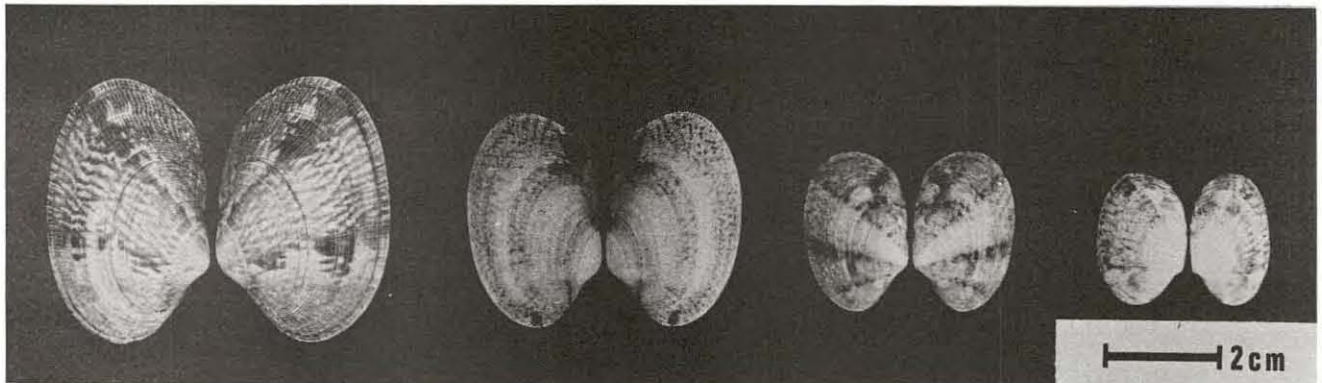
La population de Térénez (planche IX, 1) possède une petite coquille à galbe renflé ; la région antérieure est très courte et la région postérieure est très nettement tronquée avec un plan de sectionnement plus ou moins vertical. Nous avons vu dans la description des sites de prélèvements que les palourdes de cette population vivent dans la faible épaisseur de sable argileux qui cimente les galets et les blocs rocheux. Ces conditions édaphiques difficiles défavorisent la croissance en longueur de la coquille, ce qui lui donne son aspect renflé qui la caractérise. Les stries d'arrêt de croissance hivernale étant assez nettement marquées, permettent de conclure que ces palourdes ne vivent pas plus de 8 à 9 ans pour une taille maximum de quatre centimètres.



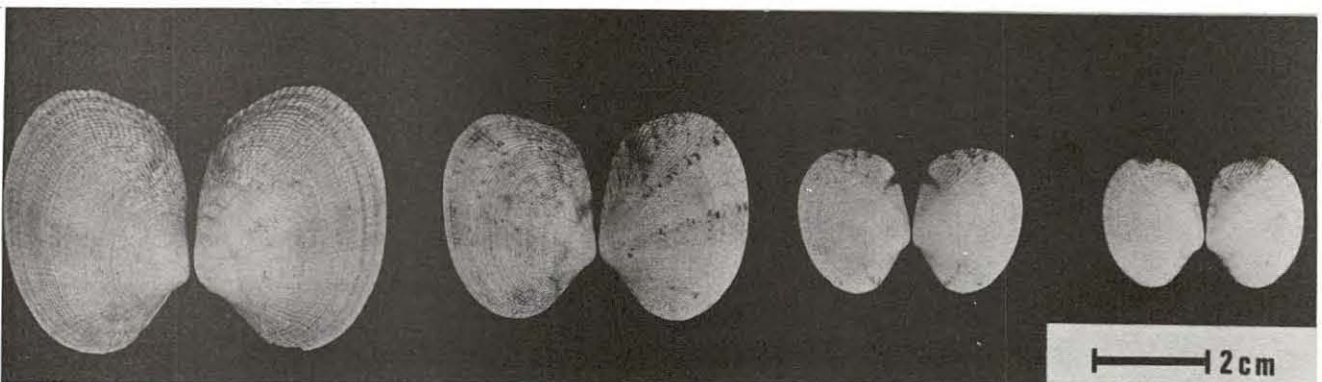
PLANCHE IX



A - Population de Terenez



B - Population de l'étang de Thau



C - Population de Locmariaquer



La proximité d'autres populations de forme "plus classique" dans la même baie, laisse à penser que la variation phénotypique enregistrée est "non génétique". Néanmoins, il doit sûrement exister une sélection génotypique car les contraintes mécaniques du substrat et les variations thermiques sont considérables. De plus, certaines palourdes non soumises à ces conditions écologiques très dures ont été trouvées dans des petites zones sablonneuses entre les rochers et les galets ; elles présentent la même forme caractéristique. Ce fait ne constitue nullement une preuve que la variation observée est de nature génétique puisque les palourdes peuvent migrer. Seule une étude de croissance de jeunes individus dans un milieu différent peut permettre de statuer sur la nature de cette variation. Les expériences que nous avons entreprises n'ont malheureusement pas été assez longues pour que les résultats enregistrés puissent être significatifs.

La population de l'étang de Thau (planche IX, 2) présente une coquille qui diffère de celle des autres populations par de nombreux caractères. Ce sont ces variations morphologiques qui ont poussé BORN en 1780 à la décrire en tant qu'espèce sous le nom de *Venus deflorata* et LOCARD en 1886 sous le nom de *Tapes extensus*.

La coquille présente un galbe ovalaire étroit à contour régulier. La région postérieure est allongée, arrondie ou très obtusément subtronquée à son extrémité. Le test a une faible épaisseur et se brise souvent lorsque l'on ouvre un animal avec un scalpel. Le double régime de stries rayonnantes et concentriques forme un réseau beaucoup plus finement treillissé que chez les autres populations étudiées. Par ailleurs, la charnière est grêle ; les dents sont fines mais on n'observe pas de variations quant au nombre et à la place des dents bifides.

Cette forme particulièrement allongée que présentent les palourdes de l'étang de Thau a son origine dans les conditions écologiques favorables du milieu lagunaire. Les conditions édaphiques ne sont pas contraignantes puisque les palourdes vivent dans du sable fin plus ou moins vaseux.

Le phytoplancton, principale source de nourriture des Bivalves, est très abondant. Les conditions météorologiques sont très favorables surtout pendant la période estivale où la température de l'étang est comprise entre 20 et 25°C ; l'activité de filtration des palourdes est optimale pour une température de 23°C (GALLOIS, 1973). De plus, contrairement aux populations du littoral atlantique, les palourdes sont toujours immergées ; selon RAIMBAULT (1966) elles passent en moyenne 80 % de leur temps à filtrer l'eau.

Il est très difficile de déterminer l'âge des individus, car les stries marquant les arrêts de croissance sont généralement très nombreuses et irrégulièrement espacées. Pour les palourdes dont l'âge peut être évalué, nous avons trouvé qu'à 2 ans elles peuvent atteindre 40 mm. Cette observation est confirmée par les travaux de GUELORGET et MICHEL (1976) sur l'étang du Prevost, voisin de celui de Thau.

L'isolement géographique des palourdes de l'étang de Thau n'est pas parfait, car les échanges de génomes avec les populations externes sont rendus possibles par :

- L'action de la marée, du vent et de la pression atmosphérique qui sont responsables d'échanges hydriques entre la mer et l'étang, pouvant atteindre plusieurs millions de mètres cubes par jour (GALLOIS, 1973) ;

- Le canal du Rhône à Sète qui traverse plusieurs étangs lagunaires avant de se déverser dans l'étang de Thau ;

- Les importations commerciales.

La nature de toutes les variations phénotypiques enregistrées est une nouvelle fois difficilement décelable ; des expériences de croisements actuellement en cours au laboratoire pourront peut-être apporter des éclaircissements sur ce point.



Les coquilles des autres populations présentent une forme intermédiaire entre celles de Térénez et celles de l'étang de Thau (planche IX, 3). Se rapprochant de la forme "type" décrite dans de nombreux ouvrages, ces coquilles ne montrent pas de grandes variations de forme décelables à l'oeil nu. Seule, dans ce cas, l'étude biométrique peut permettre de les différencier.

### 2.3.2. Coloration de la coquille

La coloration des coquilles est très variable selon les populations. Les teintes fondamentales sont le jaune très pâle, le brun roux, les gris vert et le gris bleuté. Le test de certaines populations est monochrome, mais dans la majorité des cas il est parsemé de marbrures ou de taches plus foncées que le fond, tantôt confuses et irrégulières, tantôt disposées en zones rayonnantes partant du sommet vers la périphérie.

Dans bien des cas, la coloration semble liée à la nature du substrat ; ainsi les populations comme celles de Moulin-Mer (rade de Brest), qui vivent dans un milieu très vaseux, présentent des coquilles d'un brun roux ferrugineux qui tend vers le noir violacé quand le pourcentage de vase augmente. En Bretagne, les populations vivant dans un substrat constitué presque exclusivement de sable sont généralement jaune très pâle et souvent monochromes. En règle générale, plus les populations sont méridionales, plus les colorations sont vives et variées. Ainsi les palourdes de l'étang de Thau ont des couleurs chatoyantes et sur les 200 palourdes que nous avons reçues, 5 % d'entre elles présentaient des teintes rouges : cette coloration n'est rencontrée que très rarement dans les populations du littoral atlantique.

Lors de la description morphologique de *R. decussatus* au paragraphe 1.2.2., nous avons signalé la présence, chez certaines palourdes, d'une coloration violette de la zone interne de la coquille située sous la nympe ligamentaire. Cette caractéristique a été relevée dans toutes les populations étudiées, mais avec des pourcentages plus ou moins forts selon qu'il existe, ou pas,



de coloration, ou, que celle-ci est faiblement ou fortement marquée. Les résultats compilés dans le Tableau 3 ci-dessous semblent indiquer que les populations de Poole (Angleterre) et Galway (Irlande) ont une plus forte proportion de palourdes sans marque violette que les populations du littoral français. Dans ces dernières, la présence de la coloration est beaucoup plus fréquente dans les populations du littoral atlantique.

TABLEAU 3 - Pourcentage de coloration violette de la zone ligamentaire

POPULATIONS	Absence de coloration	Présence de coloration	Nombre de coquilles examinées
GALWAY	55 %	45 %	45
POOLE	42,5 %	57,5 %	122
TERENEZ	12 %	88 %	122
DOURON	20 %	80 %	80
BINDY	20 %	80 %	103
MOULIN MER	22 %	78 %	50
KERITY	32 %	68 %	115
LOCMARIAQUER	10 %	90 %	50
BANYULS	(31 %)	(69 %)	(16)
ETANG DE THAU	41 %	59 %	59
EMBIEZ	40 %	60 %	40

Aucune recherche, à notre connaissance, n'a été jusqu'à présent consacrée à l'étude de la variation de ce caractère qui peut, par définition, être soit "continue", soit "discontinue". La principale différence génétique entre ces deux types de variation est constituée par le nombre de gènes qui affecte le caractère en question. Plus la variation est discontinue (polymorphisme), plus le nombre de gènes en cause est petit.

Dans le cas qui nous préoccupe, la variation est discontinue puisque l'on note seulement deux types : la présence ou l'absence de coloration dans

la zone ligamentaire. En fait ce nombre pourrait être augmenté car la coloration, quand elle existe, est plus ou moins nuancée, mais une telle classification basée sur des nuances de couleur est difficile à réaliser.

Rappelons que les gènes ont le pouvoir d'affecter plusieurs aspects du phénotype ; on dit qu'ils sont pléiotropes. Ainsi la présence ou l'absence d'une coloration peut très bien être liée à des caractéristiques physiologiques, qui sont le résultat d'une sélection, en ce qui les concerne.

Dans le cas des palourdes, le nombre de populations et de données n'est pas encore suffisant pour pouvoir statuer sur les causes de la variation géographique du caractère étudié. Cette étude demande à être complétée afin de rechercher les facteurs qui déterminent ce polymorphisme.

### 2.3.3. Ornementation de la coquille

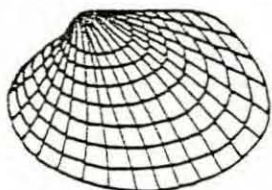
Le mode d'ornementation dû à la disposition des stries présente des variations intra et interpopulations.

Le réseau formé par le double régime de stries transversales et rayonnantes est plus ou moins finement strié. Ce sont les populations méditerranéennes de l'étang de Thau et de Banyuls qui présentent les réseaux les plus fins, tandis que les populations de Térénez (Bretagne) et de Galway (Irlande) ont des stries fortement burinées.

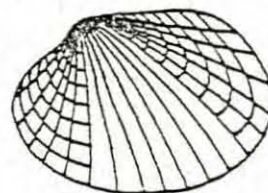
En règle générale, les stries rayonnantes sont bien accusées sur toute la surface de la coquille. Les stries concentriques peuvent soit être bien marquées sur l'ensemble de la coquille, soit peu accusées ou inexistantes dans la région médiane. Nous n'avons pas trouvé dans nos échantillons la disposition mentionnée par LOCARD (1886) où les stries concentriques sont plus accusées que les stries rayonnantes, ce qui, selon lui, représenteraient la forme de passage entre le *Ruditapes decussatus* et le *Venerupis corrugata* (*Tapes pullastra*). Les fréquences de ces types d'ornementation observées dans les diverses populations étudiées sont résumées dans le Tableau 4.

TABLEAU 4 - Variations de l'ornementation des coquilles de  
*Ruditapes decussatus*

*Stries concentriques  
bien marquées sur  
l'ensemble de la coquille*



*Stries concentriques  
peu accusées ou inexistantes  
dans la région médiane*



GALWAY	★	★ ★ ★
POOLE		★ ★ ★
TERENEZ	★ ★ ★	★
DOURON	★ ★ ★	★
BINDY	★ ★ ★	★
KERITY	★ ★ ★	★
LOCMARIAQUER	★ ★	★ ★
BANYULS	★	★ ★ ★
ETANG DE THAU		★ ★ ★
EMBIEZ	★ ★ ★	★

★ forme peu fréquente

★ ★ ★ forme très fréquente



#### 2.3.4. Les siphons

Il existe une grande variabilité dans la disposition et le nombre de couronnes tentaculaires à l'extrémité des siphons inhalants. Contrairement aux populations d'élevage de *R. philippinarum*, les tentacules de *R. decussatus* sont souvent disposés anarchiquement. Ceci peut s'expliquer par le fait que les siphons sont très vulnérables et font certainement l'objet d'attaques de la part des prédateurs. De nombreuses palourdes ont ainsi été observées en pleine reconstitution d'une partie ou de la totalité de leurs rangées de tentacules. En élevage, les conditions sont différentes puisque les palourdes sont en général à l'abri des prédateurs.

Les rangées de tentacules à l'extrémité du siphon inhalant sont le plus souvent au nombre de deux ; la disposition la plus simple étant une alternance d'un grand tentacule avec un petit. Dans les populations de Bretagne étudiées, les palourdes de 3 à 4 cm de long ont entre 10 et 15 grands tentacules alors que, pour une taille identique, dans les trois stations étudiées en Méditerranée, les palourdes en ont entre 15 et 20.

Les siphons, et surtout les extrémités siphonales, peuvent présenter des colorations variées. Une particularité de la population de Térénez (Bretagne) est d'avoir entre 2 et 5 % de palourdes avec des extrémités siphonales rouges. Cette coloration est rare et le plus souvent inexistante dans les autres populations étudiées. Les considérations du paragraphe précédent sur les variations discontinues de coloration et le fait que cette population vit dans des conditions de milieu très dures, font que ce détail morphologique ne doit pas être négligé.

## 2.4. ETUDE BIOMETRIQUE DE LA CROISSANCE RELATIVE :

Dans la croissance relative, la croissance de deux paramètres d'un même individu est comparée. Cette étude biométrique sert à établir des relations, par exemple sous forme d'équations mathématiques, permettant de passer d'une mensuration à une autre (longueur, hauteur, épaisseur), et à observer si ces relations représentent des phénomènes biologiques constants dans les populations étudiées.

### 2.4.1. Techniques et méthodes

#### 2.4.1.1. Mesures

Les mensurations ont été effectuées à l'aide d'un pied à coulisse au 1/10<sup>e</sup> de millimètre sur 100 individus d'une taille supérieure à 1 cm par population. Les différents paramètres retenus pour cette étude (figure 7) sont :

- la longueur (L) qui est la plus grande mensuration dans le sens antéro-postérieur ;
- la hauteur (H) allant de la charnière dorsale au bord ventral ;
- l'épaisseur maximale (E).

Pour le poids vif, les palourdes (en repos sexuel) sont séchées extérieurement sur du papier filtre et pesées sur une balance de précision à 0,05 g près.

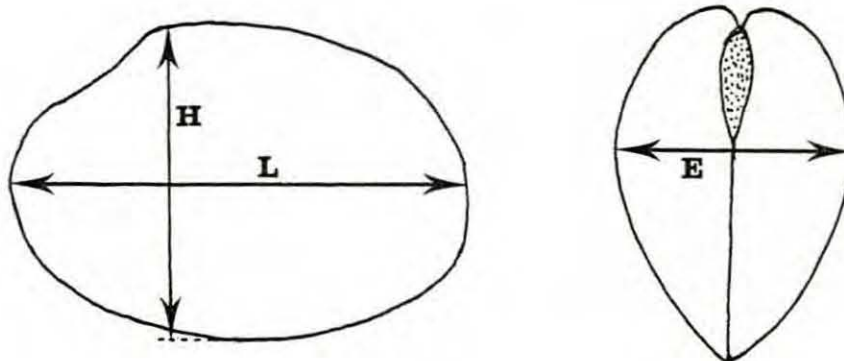


Fig. 7 - Paramètres étudiés

#### 2.4.1.2. Traitement des données

Tous les calculs et les graphes qui vont suivre ont été réalisés à l'aide d'une calculatrice programmable HEWLETT PACKARD 9825 munie d'une table traçante.

##### ☆ La loi d'allométrie

Le rapport entre la taille de deux ou plusieurs organes peut varier au cours de la vie d'un individu : la croissance est alors allométrique. C'est le cas de la majorité des Bivalves, si l'on considère la variation de forme des coquilles larvaires, postlarvaires et adultes. Dans la présente étude, seules les palourdes d'une longueur supérieure à 1 cm ont été mesurées : l'allométrie enregistrée est alors très faible ou inexistante.

De nombreux modèles ont été proposés pour l'étude de la croissance relative de deux organes, la majorité d'entre eux peut être ramenée à la loi d'allométrie simple de HUXLEY et TEISSIER (1936) qui s'énonce ainsi :

$$y = bx^a \quad (1)$$

où  $y$  et  $x$  sont les dimensions des organes étudiés

$a$  est le coefficient d'allométrie

$b$  est l'indice d'origine

Si  $a = 1$ , il y a isométrie : les deux organes étudiés ont la même croissance. Si  $a > 1$ , il y a allométrie positive et si  $a < 1$  allométrie négative : les deux organes n'ont pas la même croissance.

Une transformation logarithmique s'impose pour rendre linéaire la relation d'allométrie. Après cette transformation la relation (1) est du type

$$Y = aX + b \quad (2)$$

avec  $Y = \text{Lny}$  et  $X = \text{Lnx}$

Les points représentatifs  $(x, y)$  fournis par les logarithmes de mesures des individus se disposent suivant un nuage de points plus ou moins allongé.



Trois types de droite d'ajustement ont été proposées comme axe de ce nuage. Elles passent toutes par le centre de gravité de l'échantillon  $(\bar{x}, \bar{y})$  et ont donc une équation de la forme :

$$y - \bar{y} = a (x - \bar{x}) \quad (3)$$

où  $\bar{x}$  et  $\bar{y}$  sont les moyennes des  $x$  et  $y$  mesurés.

On distingue :

- les droites des moindres carrés (régression de  $y$  en  $x$  ou de  $x$  en  $y$ ),
- l'axe majeur réduit ou droite de Teissier,
- l'axe majeur.

La méthode la plus ancienne et la plus couramment employée consiste à calculer la droite de régression de  $y$  en  $x$  qui rend minimale la dispersion selon l'axe des  $y$ . Elle a pour pente :

$$a = \frac{\sum (x - \bar{x}) (y - \bar{y})}{\sum (x - \bar{x})^2} = \frac{S_{xy}}{S^2_x} = r \frac{S_y}{S_x} \quad (4)$$

avec  $S^2_x$  = variance de  $\ln x$

$S^2_y$  = variance de  $\ln y$

$S_{xy}$  = covariance de  $\ln x$  et  $\ln y$

$r = \frac{S_{xy}}{S_x S_y}$  = coefficient de corrélation

Selon MAYRAT (1970) la droite de régression de  $y$  en  $x$ , souvent la seule connue, ne convient absolument pas pour décrire une croissance et son emploi est à proscrire. En effet, sa théorie suppose que  $y$  dépend de  $x$  sans réciprocité, ce qui est totalement faux car chez tout organisme, quel que soit le caractère  $x$  choisi, les corrélations qui existent ne permettent pas de penser que la croissance de  $y$  soit sans répercussion sur  $x$ . La droite de régression de  $x$  en  $y$  qui se justifie tout autant est différente de celle de  $y$  en  $x$ . Leurs pentes diffèrent d'autant plus que le nuage de point est dispersé ou, par conséquent que le coefficient de corrélation  $r$  est faible.

Les équations de l'axe majeur et l'axe majeur réduit font jouer un rôle symétrique aux deux variables x et y. L'axe majeur a pour pente :

$$a = \frac{2 S x y}{S^2_x - S^2_y + (S^2_x - S^2_y)^2 + 4 S^2_{xy}} \quad (5)$$

La pente de l'axe majeur réduit est :

$$a = \sqrt{\frac{S^2_y}{S^2_x}} \quad \text{avec le signe de } r \quad (6)$$

D'après MAYRAT (1970), les axes majeur et majeur réduit sont très voisins dans presque tous les cas rencontrés en biologie. TEISSIER (1948) et MAYRAT (1970) préconisent l'emploi de l'axe majeur réduit qui présente un double avantage : - d'une part on peut donner une justification physiologique et pas seulement statistique à son emploi, - d'autre part, sur le plan pratique, le calcul de l'axe majeur réduit est beaucoup plus simple et il possède un certain nombre de propriétés mathématiques intéressantes énoncées par MAYRAT (1967).

L'emploi de l'ordinateur permet sans difficulté de calculer les équations de toutes ces droites d'ajustement ; pour les graphes, seule l'équation de l'axe majeur réduit a été utilisée.

Mais le calcul des droites d'ajustement ne suffit pas ; il faut encore pouvoir les comparer. Le problème n'est vraiment résolu sur le plan mathématique que pour les axes majeurs et les droites de régression. La technique mise au point par MAYRAT (1967) pour l'axe majeur réduit n'est malheureusement valable que pour la comparaison de deux échantillons. Il faut toutefois rappeler que dans le cas d'un coefficient de corrélation proche de l'unité, les 4 droites d'ajustement sont très voisines les unes des autres. Dans ce cas, même si sur le plan théorique les droites de régression ne sont pas valables, elles peuvent être utilisées pour la comparaison de plusieurs échantillons.

La variance de la pente de l'axe majeur réduit a été calculée par TEISSIER (1948), elle est égale à celle de la droite de régression de y en x, soit :

$$S^2_a = \frac{S^2_y}{S^2_x} \frac{1 - r^2}{N - 2} \quad (7)$$

En utilisant la relation (6), l'écart type de la pente est égal à :

$$S_a = a \sqrt{\frac{1 - r^2}{N - 2}} \quad (8)$$

N = nombre d'individus dans l'échantillon.

Connaissant la variance de la pente il est possible de calculer l'intervalle de confiance. Il est estimé avec une probabilité de 0,95 de la façon suivante :

$$a - t_{0,05} S_a < \alpha < a + t_{0,05} S_a \quad (9)$$

avec  $t_{0,05}$  = valeur du t de Student pour une probabilité de 0,95 et N - 2 degrés de liberté.

En utilisant les tables de Student, il est possible de comparer la valeur de la pente à une valeur théorique "c". Pour cela on calcule le rapport suivant :

$$t = \frac{a - c}{S_a} \quad (10)$$

dont on lit le seuil pour N - 2 degrés de liberté dans les tables. La différence entre la pente et la valeur théorique est significative si le t calculé (relation 10) est supérieur au seuil lu dans la table pour 5 % ; très significative si t est supérieur au seuil de 1 %, et hautement significative si t est supérieur au seuil de 0,1 %. En prenant c = 1, il est possible de tester l'existence d'une allométrie ou d'une isométrie.

#### ★ Etude des rapports H/L, E/L et E/H

Pour étudier la variabilité au sein d'une même espèce ou comparer deux espèces, l'analyse statistique des variations des rapports H/L et E/L en fonction de L a souvent été employée (LUBET, 1976).

Dans la présente étude, ces rapports morphologiques ont été utilisés afin de comparer les différentes populations entre elles. Pour cela, une analyse de variance des moyennes de ces différents rapports a été effectuée.



L'analyse de variance est applicable à tous les échantillons même si les effectifs sont différents. Le test n'est valide que si les distributions des échantillons sont normales et que leurs variances sont égales. Pour vérifier cette dernière condition, il convient d'effectuer un test de Bartlett d'homogénéisation des variances.

Quand ces conditions sont remplies, le test peut être appliqué. Si l'on trouve une différence significative des moyennes, il est légitime de les comparer deux à deux à l'aide d'un test t ou d'une analyse de variance sur deux échantillons. Les deux méthodes sont tout à fait équivalentes puisque dans un cas, on compare un rapport t à une limite x, et dans l'autre cas un rapport F (qui est égal à  $t^2$ ) à une limite y (égale à  $x^2$ ).

Enfin, pour une meilleure visualisation des différences biométriques entre les populations, les graphes suivants ont été réalisés : E/L en fonction de H/L ; E/H en fonction de H/L et E/H en fonction de E/L.

## 2.4.2. Résultats

### 2.4.2.1. Allométrie de taille :

Les résultats sont présentés sous forme de graphes (figures 8 à 16) et de tableaux (n° 5 à 15) indiquant pour chaque population : le coefficient de corrélation (r) et son intervalle de confiance, les pentes (a) et indices d'origine (Ln b) des différentes droites d'ajustement, l'écart type de la pente de l'axe majeur réduit et son intervalle de confiance et les résultats du test t sur l'isométrie.

Pour ce test, les sigles employés dans les tableaux ont la signification suivante :

- différence non significative (N.S.)
- significative ( \* )
- très significative ( \* \* )
- hautement significative ( \* \* \* )
- allométrie positive (Allométrie +)
- allométrie négative (Allométrie -)

Les graphes, pour plus de clarté, ont été réalisés en coordonnées arithmétiques. Les hauteurs, longueurs et épaisseurs sont exprimées en centimètres.

Tableau 5		G A L W A Y		
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,984		0,969	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,977 < r < 0,989		0,954 < r < 0,979	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,936	- 0,229	1,016	- 0,698
X EN Y	0,966	- 0,274	1,082	- 0,796
AXE MAJEUR REDUIT	0,951	- 0,251	1,048	- 0,746
AXE MAJEUR	0,950	- 0,250	1,050	- 0,749
ECART TYPE DE LA PENTE	0,016976		0,026175	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	0,951	± 0,0337	1,048	± 0,0520
TEST t	* *		N.S.	
HYPOTHESES RETENUES	Allométrie -		Isométrie	

Tableau 6		T E R E N E Z		
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,985		0,960	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,977 < r < 0,990		0,941 < r < 0,973	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,985	- 0,221	1,142	- 0,779
X EN Y	1,016	- 0,250	1,240	- 0,871
AXE MAJEUR REDUIT	1,000	- 0,236	1,190	- 0,824
AXE MAJEUR	1,000	- 0,236	1,199	- 0,832
ECART TYPE DE LA PENTE	0,017588		0,033794	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	1	± 0,0350	1,190	± 0,0672
TEST t	N.S.		* * *	
HYPOTHESES RETENUES	Isométrie		Allométrie +	

Fig. 8

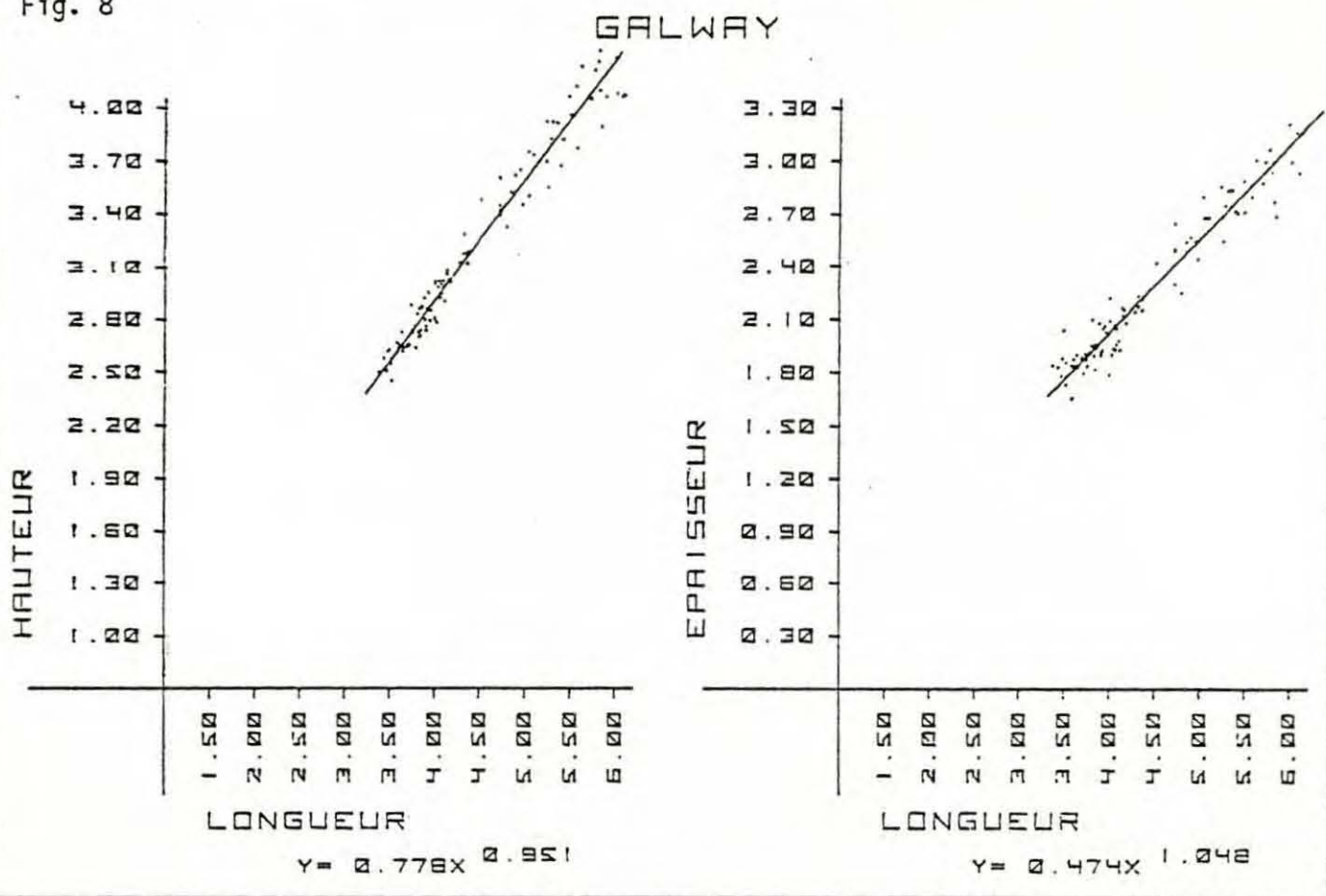


Fig. 9

**TERENEZ**

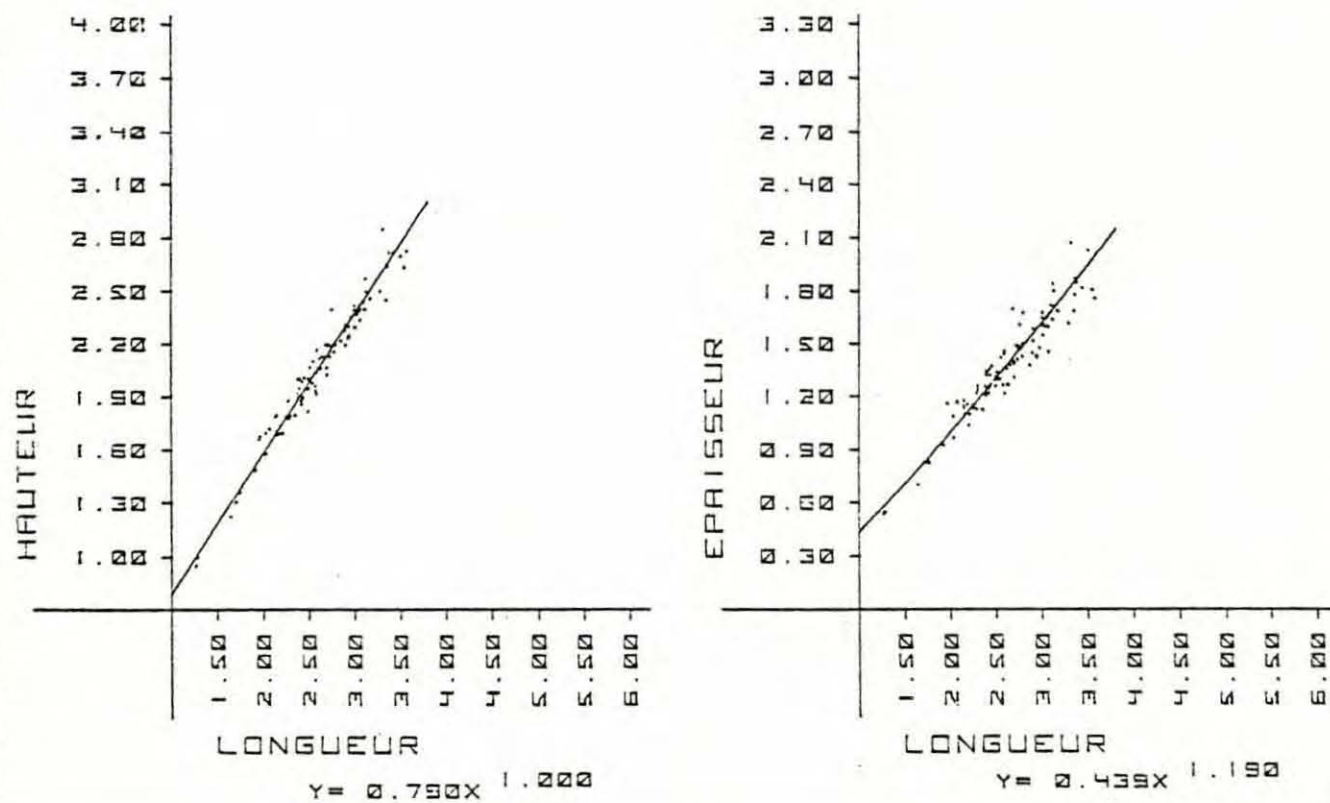




Tableau 7		D O U R O N		
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,997		0,991	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,995 < r < 0,998		0,987 < r < 0,994	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,953	- 0,236	1,087	- 0,812
X EN Y	0,960	- 0,242	1,106	- 0,829
AXE MAJEUR REDUIT	0,957	- 0,239	1,096	- 0,820
AXE MAJEUR	0,956	- 0,239	1,097	- 0,821
ECART TYPE DE LA PENTE	0,007741		0,014509	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	0,957 ± 0,0154		1,096 ± 0,0288	
TEST t	* * *		* * *	
HYPOTHESES RETENUES	Allométrie -		Allométrie +	

Tableau 8		T I B I D Y		
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,995		0,989	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,993 < r < 0,997		0,983 < r < 0,992	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,955	- 0,263	1,065	- 0,815
X EN Y	0,964	- 0,272	1,089	- 0,838
AXE MAJEUR REDUIT	0,960	- 0,268	1,077	- 0,826
AXE MAJEUR	0,959	- 0,268	1,078	- 0,827
ECART TYPE DE LA PENTE	0,009417		0,016257	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	0,960 ± 0,0187		1,077 ± 0,0323	
TEST t	* * *		* * *	
HYPOTHESES RETENUES	Allométrie -		Allométrie +	

Fig. 10

DOURON

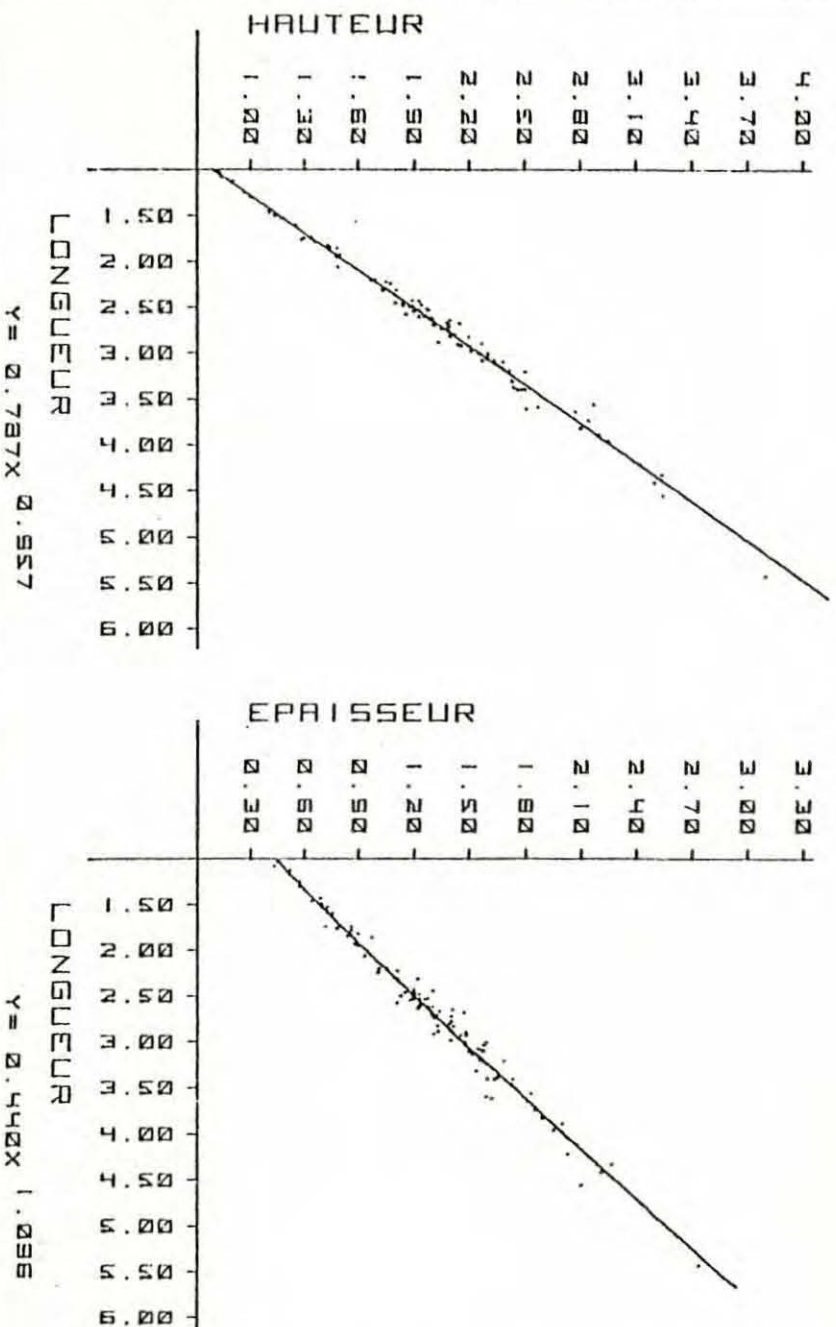


Fig. 11

TIBIDY

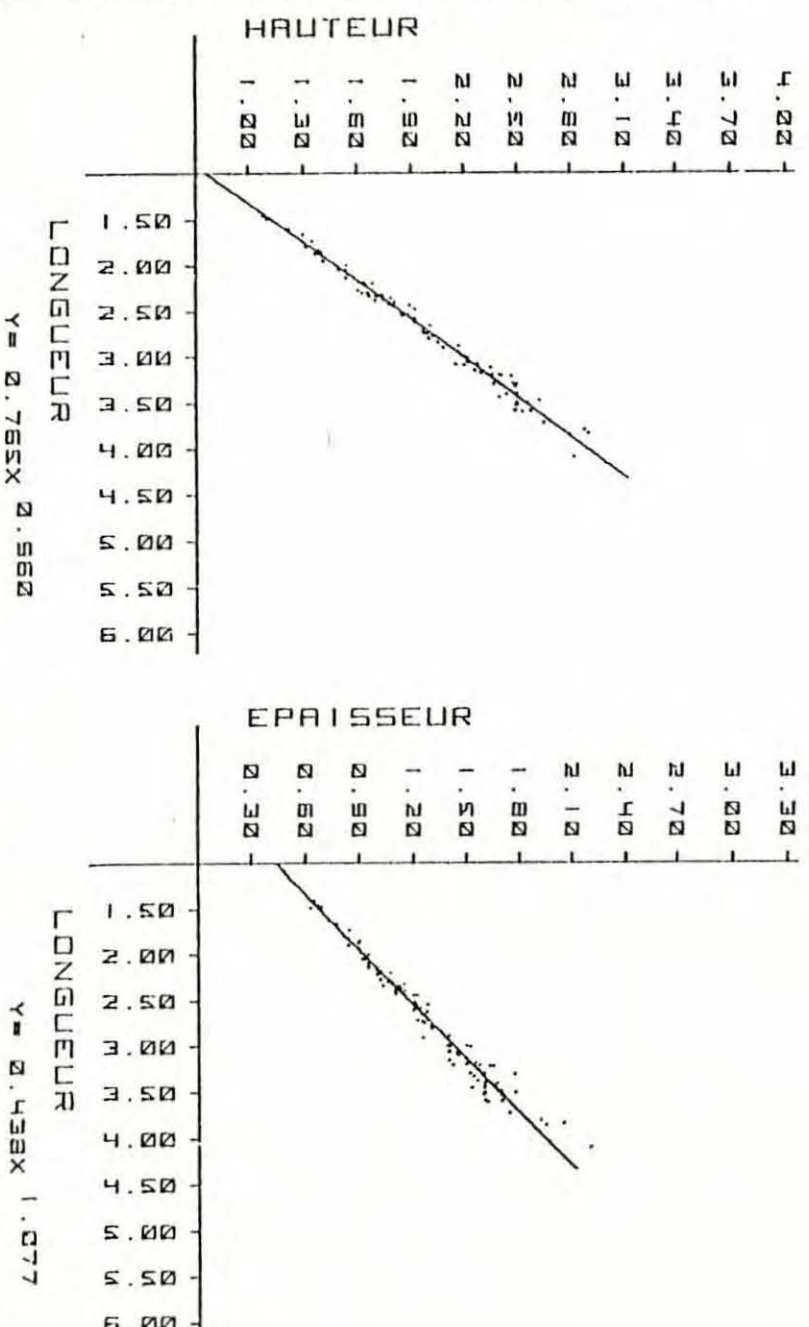


Tableau 9		B I N D Y		
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,991		0,984	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,987 < r < 0,994		0,976 < r < 0,989	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,928	- 0,228	1,063	- 0,812
X EN Y	0,945	- 0,245	1,099	- 0,848
AXE MAJEUR REDUIT	0,937	- 0,237	1,080	- 0,830
AXE MAJEUR	0,936	- 0,236	1,082	- 0,831
ECART TYPE DE LA PENTE	0,012430		0,019730	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	0,937	± 0,0247	1,080	± 0,0392
TEST t	* * *		* * *	
HYPOTHESES RETENUES	Allométrie -		Allométrie +	

Tableau 10		M O U L I N M E R		
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,987		0,983	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,981 < r < 0,992		0,975 < r < 0,989	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,926	- 0,206	1,121	- 0,830
X EN Y	0,950	- 0,232	1,159	- 0,872
AXE MAJEUR REDUIT	0,938	- 0,219	1,140	- 0,850
AXE MAJEUR	0,937	- 0,218	1,142	- 0,853
ECART TYPE DE LA PENTE	0,015012		0,020896	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	0,938	± 0,0298	1,140	± 0,0415
TEST t	* * *		* * *	
HYPOTHESES RETENUES	Allométrie -		Allométrie +	



Fig. 12

BINDY

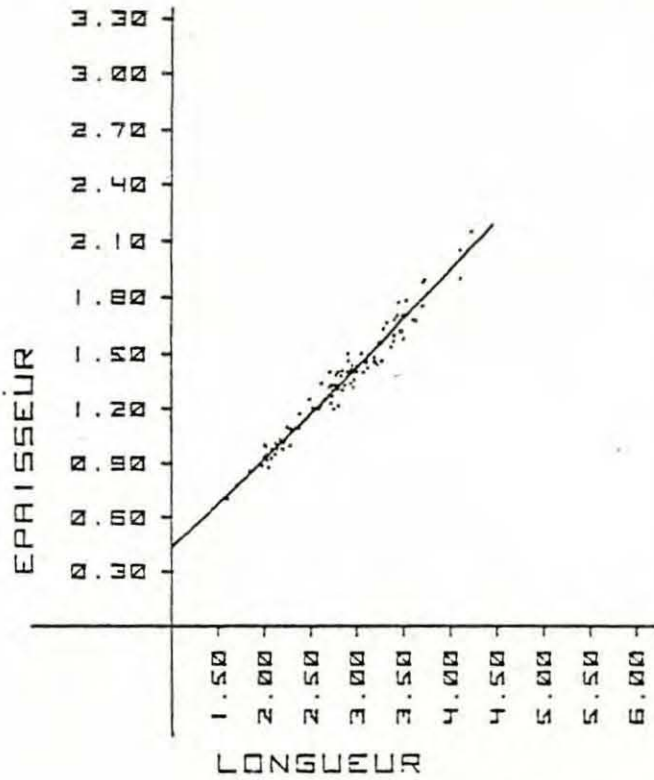
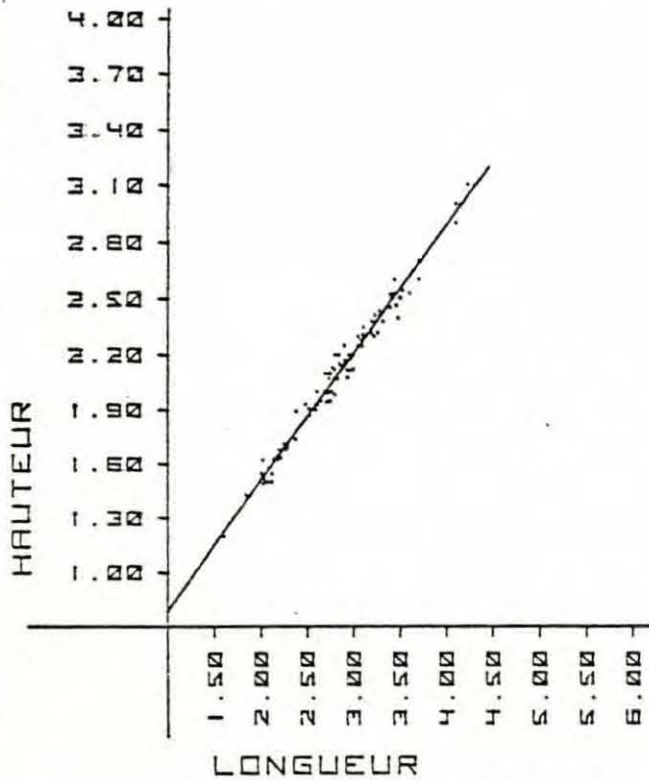


Fig. 13

MOULIN MER

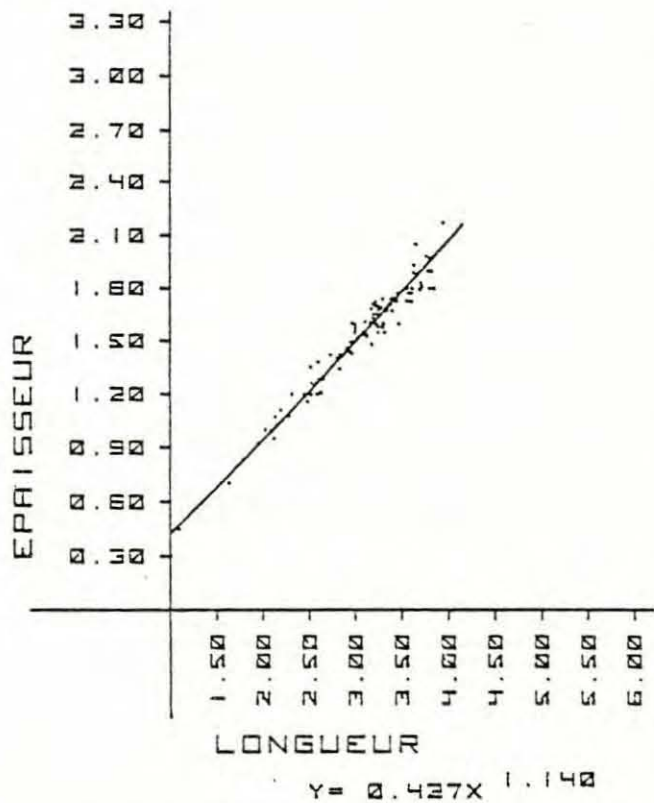
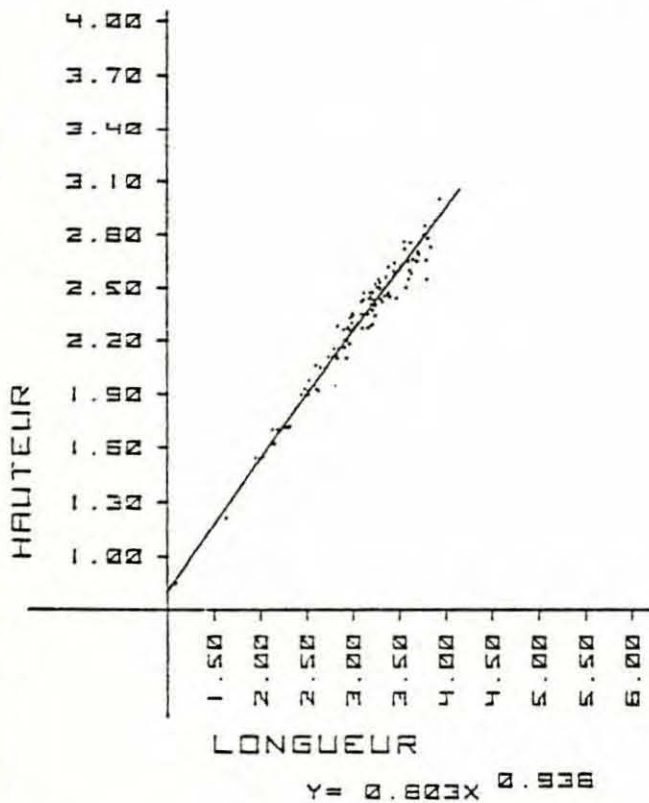


Tableau 11		KERITY		
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,995		0,988	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,992 < r < 0,996		0,982 < r < 0,992	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,979	- 0,313	1,078	- 0,861
X EN Y	0,990	- 0,324	1,106	- 0,890
AXE MAJEUR REDUIT	0,985	- 0,318	1,092	- 0,876
AXE MAJEUR	0,985	- 0,318	1,093	- 0,877
ECART TYPE DE LA PENTE	0,010279		0,017354	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	0,985	± 0,0204	1,092	± 0,0345
TEST t	N.S.		* * *	
HYPOTHESES RETENUES	Isométrie		Allométrie +	

Tableau 12		LOCMARIAQUER		
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,994		0,998	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,990 < r < 0,996		0,982 < r < 0,992	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,899	- 0,176	0,997	- 0,753
X EN Y	0,910	- 0,190	1,021	- 0,780
AXE MAJEUR REDUIT	0,904	- 0,183	1,009	- 0,766
AXE MAJEUR	0,904	- 0,182	1,009	- 0,767
ECART TYPE DE LA PENTE	0,010320		0,015672	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	0,904	± 0,0205	1,009	± 0,0311
TEST t	* * *		N.S.	
HYPOTHESES RETENUES	Allométrie -		Isométrie	

Fig. 14

KERITY

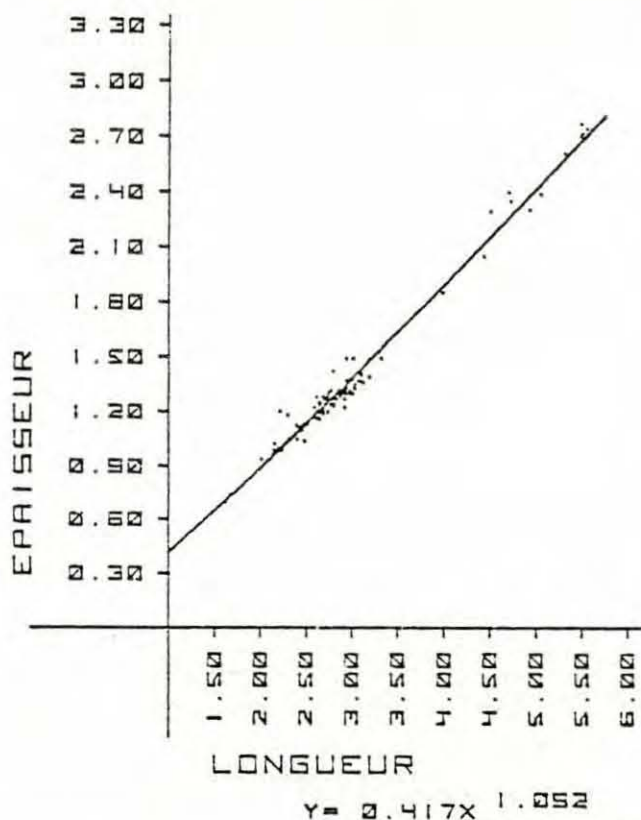
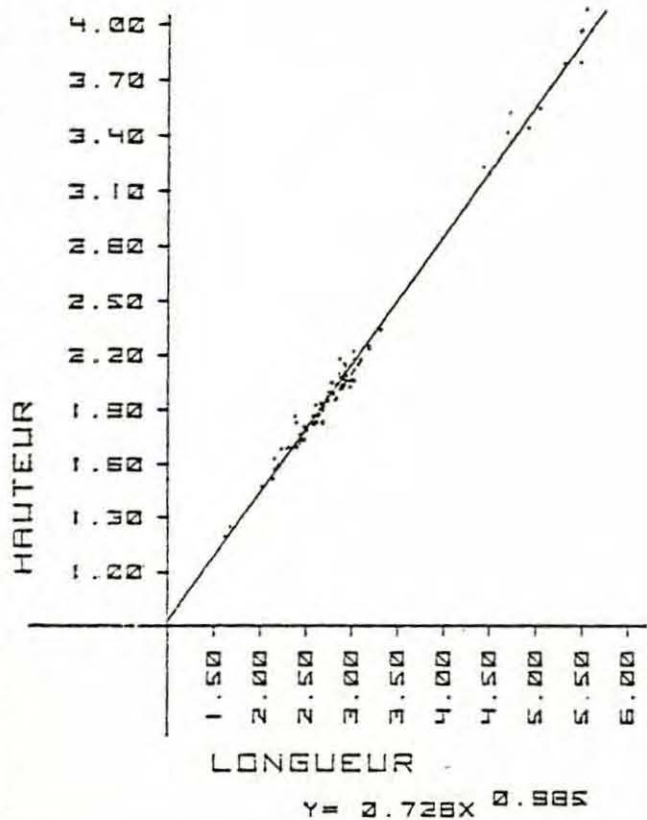


Fig. 15

LOCMARIAQUER

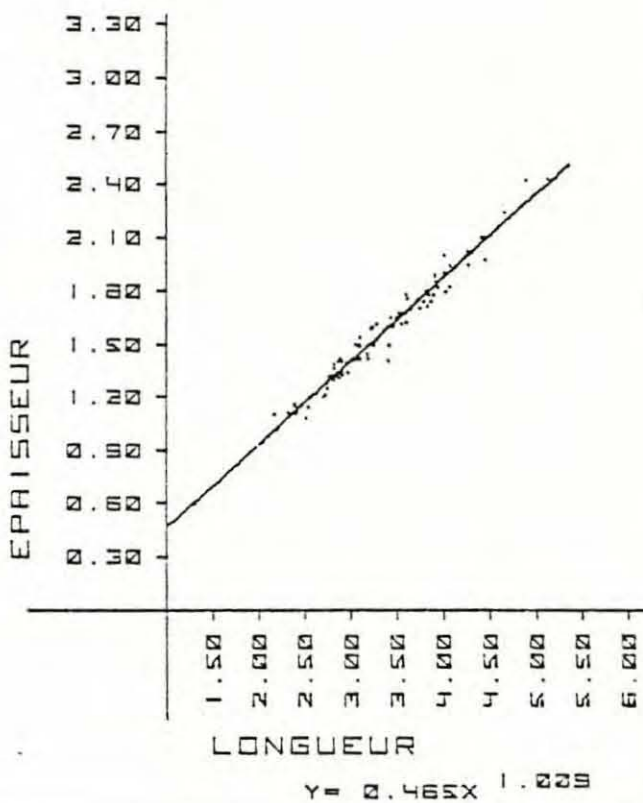
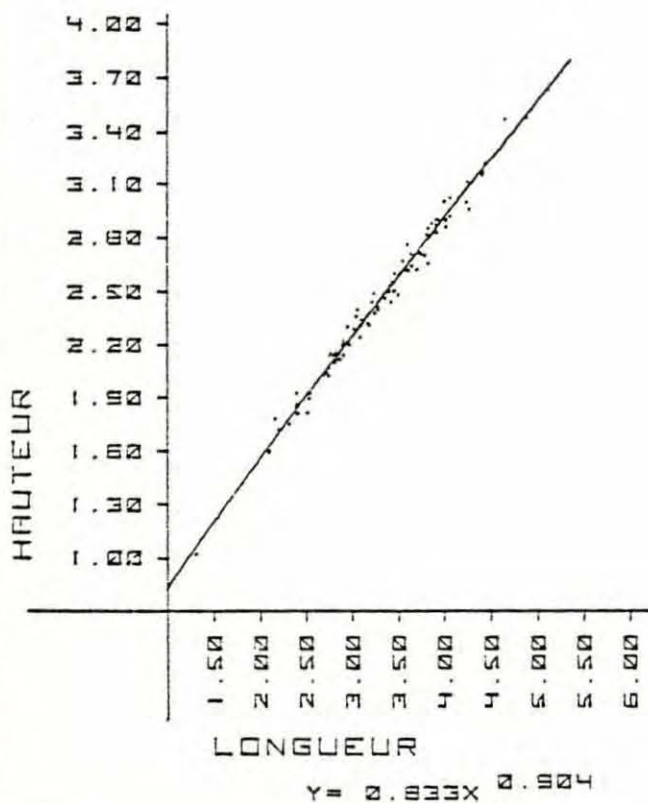




Tableau 13 ETANG DE THAU				
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,984		0,974	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,976 < r < 0,989		0,962 < r < 0,983	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,960	- 0,359	1,049	- 0,924
X EN Y	0,991	- 0,398	1,105	- 0,994
AXE MAJEUR REDUIT	0,976	- 0,378	1,077	- 0,959
AXE MAJEUR	0,975	- 0,378	1,079	- 0,951
ECART TYPE DE LA PENTE	0,017575		0,024516	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	0,976 ± 0,0349		1,077 ± 0,0487	
TEST t	N.S.		* *	
HYPOTHESES RETENUES	Isométrie		Allométrie +	

Tableau 14 EMBIEZ				
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,989		0,974	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,977 < r < 0,995		0,947 < r < 0,988	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,936	- 0,230	1,099	- 0,793
X EN Y	0,957	- 0,250	1,158	- 0,849
AXE MAJEUR REDUIT	0,947	- 0,240	1,128	- 0,821
AXE MAJEUR	0,946	- 0,239	1,132	- 0,824
ECART TYPE DE LA PENTE	0,026215		0,047132	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	0,947 ± 0,0536		1,128 ± 0,0963	
TEST t	N.S.		*	
HYPOTHESES RETENUES	Isométrie		Allométrie +	

Fig. 16

ETANG DE THAU

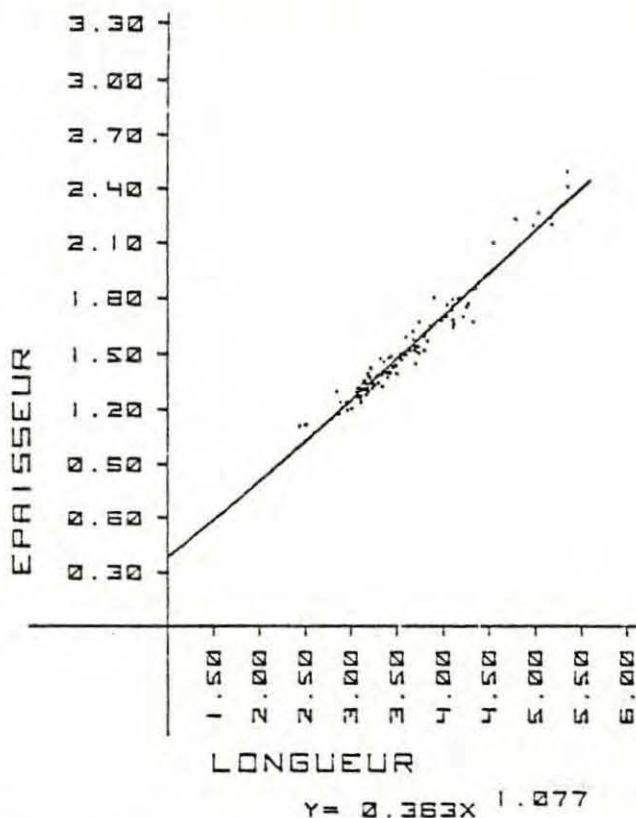
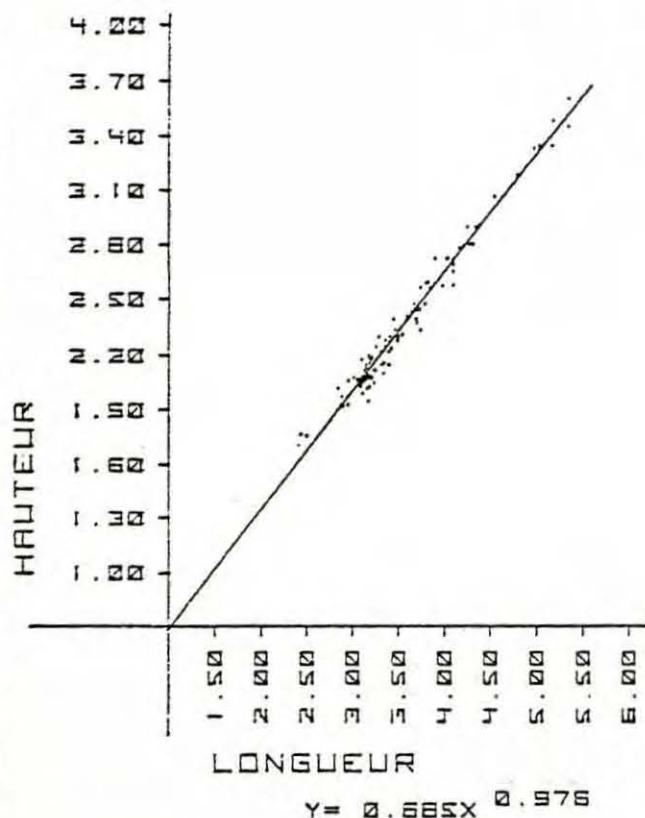
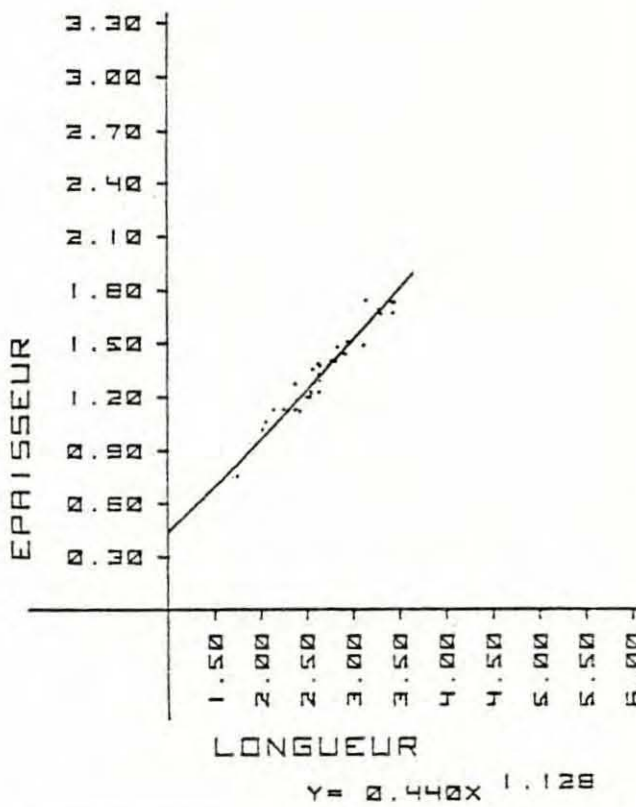
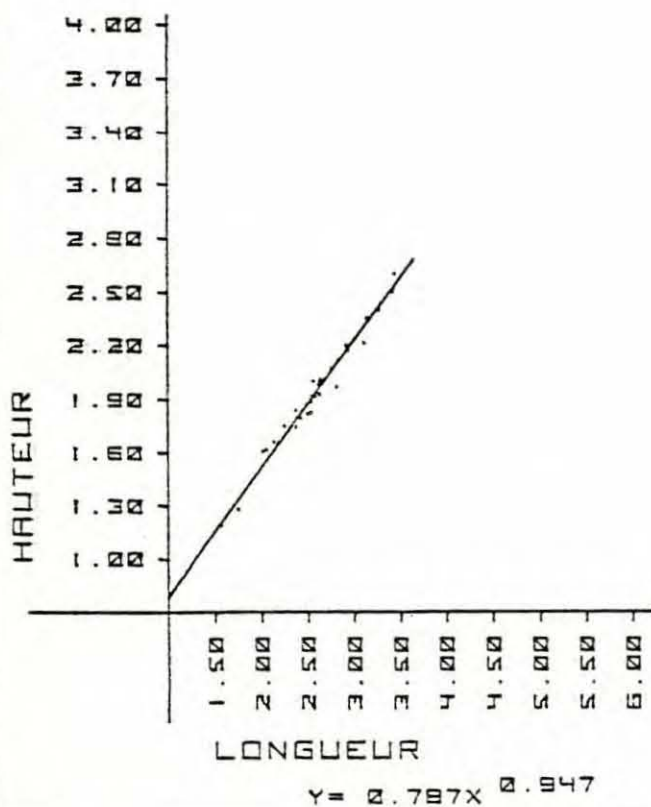


Fig. 17

EMBIEZ



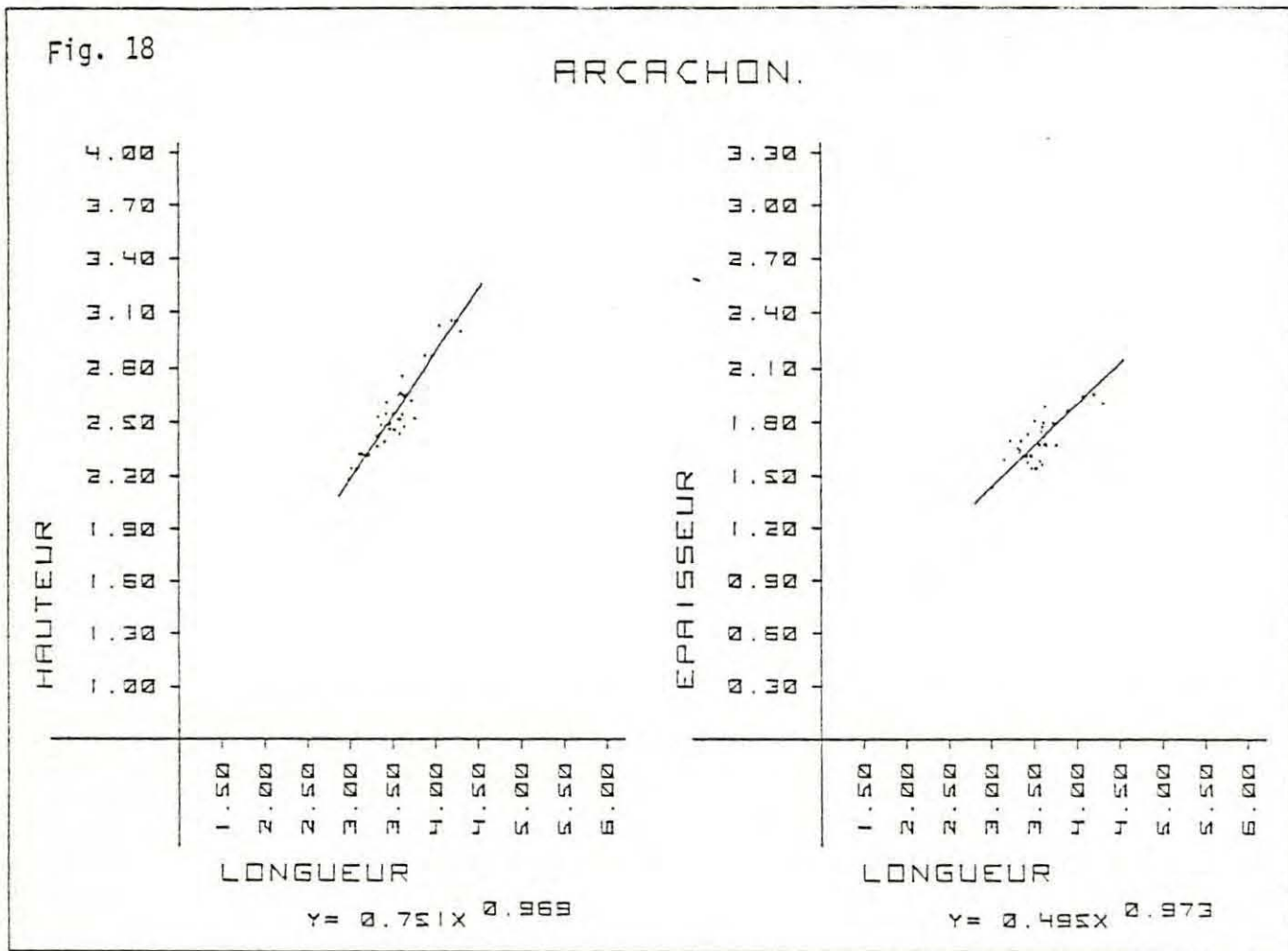


Tableau 15		ARCACHON		
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,916		0,307	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,836 < r < 0,958		0,642 < r < 0,901	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,288	- 0,184	0,786	- 0,468
X EN Y	1,058	- 0,399	1,205	- 0,996
AXE MAJEUR REDUIT	0,369	- 0,287	0,973	- 0,704
AXE MAJEUR	0,967	- 0,293	0,967	- 0,596
ECART TYPE DE LA PENTE	0,069858		0,103130	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	0,969	= 0,1426	0,973	= 0,2105
TEST t	N.S.		N.S.	
HYPOTHESES RETENUES	Isométrie		Isométrie	



D'une manière générale, les croissances en longueur et en hauteur sont soit isométriques, soit faiblement allométriques (Tableau n° 16). Cette allométrie est négative, ce qui équivaut à une croissance légèrement plus rapide en longueur qu'en hauteur.

A l'inverse, on observe soit une isométrie, soit une allométrie positive entre les croissances en longueur et en épaisseur ; cette dernière ayant tendance à être un peu plus rapide que la précédente.

Les conclusions de ce test t sont toutefois à prendre avec prudence pour les populations dont l'échantillonnage ne couvre pas toutes les classes de taille.

TABLEAU 16 - Résultats du test t

Populations	LONGUEUR-HAUTEUR		LONGUEUR-EPAISSEUR	
	Pentes	Résultats du test t	Pentes	Résultats du test t
GALWAY	0,951	Allométrie -	1,048	Isométrie
TERENEZ	1,000	Isométrie	1,190	Allométrie +
DOURON	0,957	Allométrie -	1,096	Allométrie +
TIBIDY	0,960	Allométrie -	1,077	Allométrie +
BINDY	0,937	Allométrie -	1,080	Allométrie +
MOULIN MER	0,938	Allométrie -	1,140	Allométrie +
KERITY	0,985	Isométrie	1,092	Allométrie +
LOCMARIAQUER	0,904	Allométrie -	1,009	Isométrie
ETANG DE THAU	0,976	Isométrie	1,077	Allométrie +
EMBIEZ	0,947	Isométrie	1,128	Allométrie +
ARCACHON	0,969	Isométrie	0,973	Allométrie -

#### 2.4.2.2. Relation taille-poids :

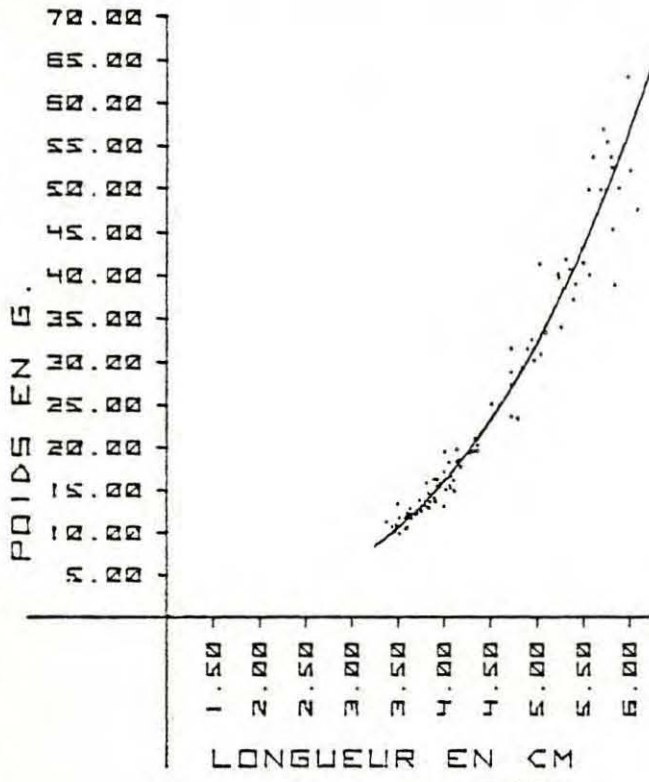
Les graphes (figures 19 à 27) de chaque population étudiée ont été tracés en coordonnées logarithmiques et arithmétiques. Les tableaux de résultats indiquent le coefficient de corrélation entre la longueur et le poids et son intervalle de confiance, les pentes (a) et indices d'origine (Ln b) des différentes droites d'ajustement, l'écart type de la pente de l'axe majeur réduit et son intervalle de confiance (risque de 5 %), le résultat du test t effectué sur la différence entre cette pente et la valeur théorique 3.

Tableau 17		GALWAY	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,986		
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,979 < r < 0,990		
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	
Y EN X	3,061	- 1,464	
X EN Y	3,151	- 1,597	
AXE MAJEUR REDUIT	3,105	- 1,530	
AXE MAJEUR	3,142	- 1,584	
ECART TYPE DE LA PENTE	0,052941		
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	3,105 ± 0,1053		
TEST <sub>t</sub>	*		

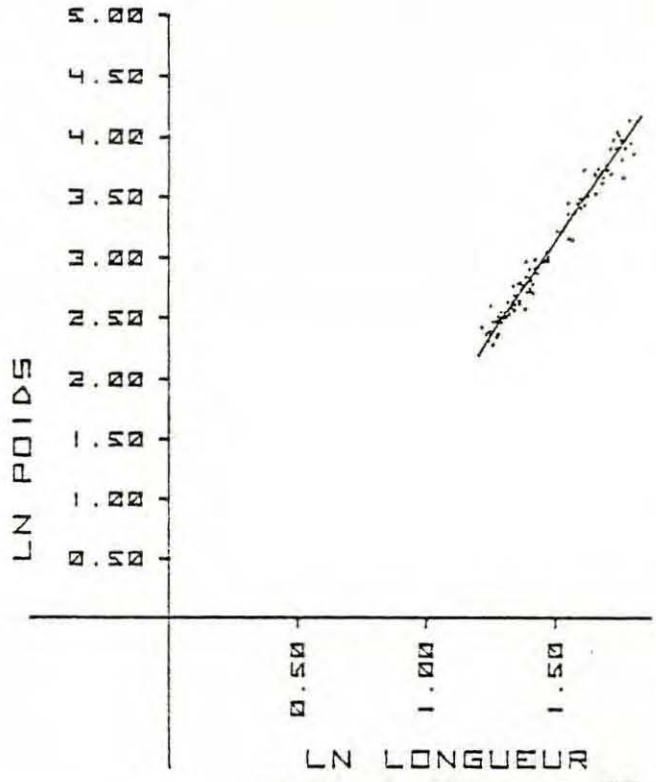
Tableau 18		TERENEZ	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,979		
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,969 < r < 0,986		
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	
Y EN X	3,104	- 1,287	
X EN Y	3,239	- 1,413	
AXE MAJEUR REDUIT	3,171	- 1,349	
AXE MAJEUR	3,227	- 1,402	
ECART TYPE DE LA PENTE	0,065470		
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	3,171 ± 0,1302		
TEST <sub>t</sub>	*		

Fig. 19

GALWAY



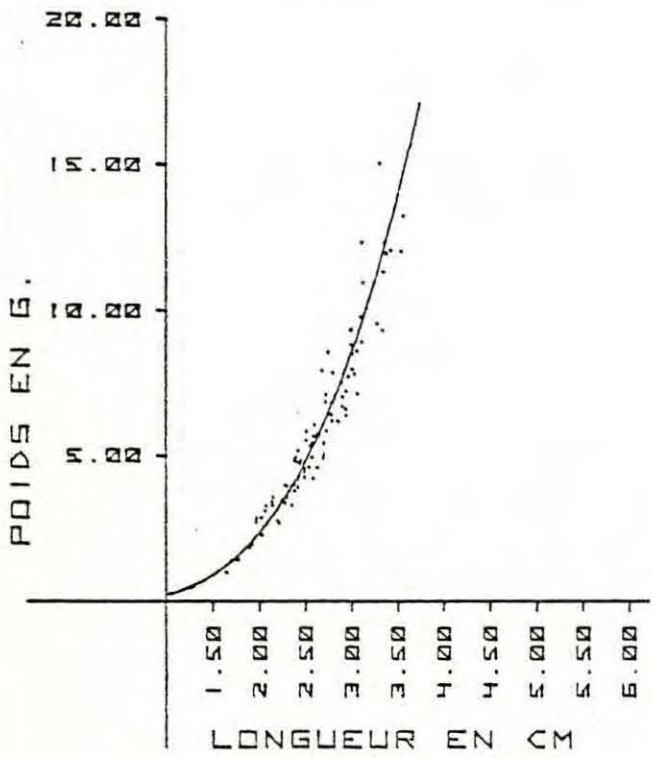
$$P = 0.217 L^{3.185}$$



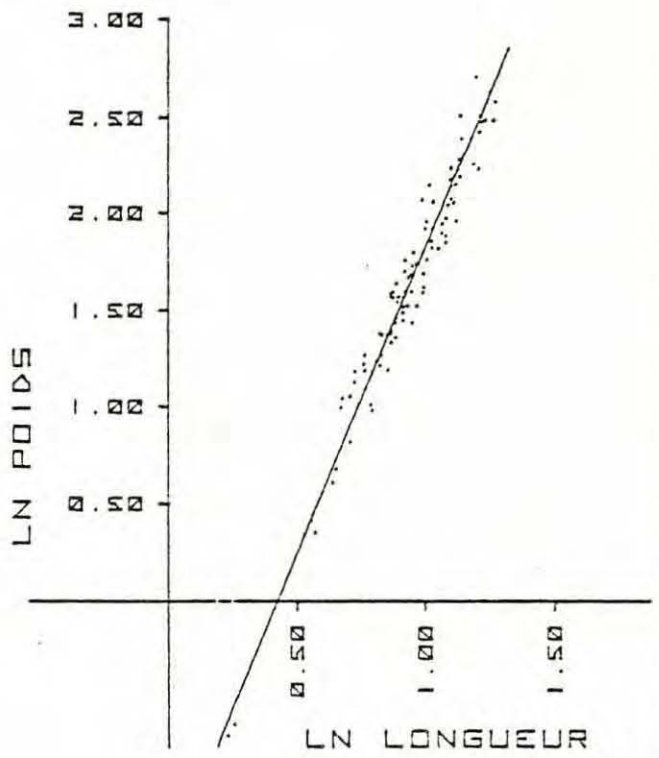
$$\ln(P) = 3.125 \ln(L) - 1.532$$

Fig. 20

TERENEZ



$$P = 0.255 L^{3.171}$$



$$\ln(P) = 3.171 \ln(L) - 1.348$$



Tableau 19		DOURON	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,996		
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,994 < r < 0,997		
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	
Y EN X	2,960	- 1,337	
X EN Y	2,983	- 1,358	
AXE MAJEUR REDUIT	2,971	- 1,348	
AXE MAJEUR	2,980	- 1,356	
ECART TYPE DE LA PENTE	0,026384		
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	2,971	±	0,0525
TEST t	N.S.		

Tableau 20		TIBIDY	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,996		
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,994 < r < 0,997		
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	
Y EN X	2,977	- 1,443	
X EN Y	3,003	- 1,468	
AXE MAJEUR REDUIT	2,990	- 1,455	
AXE MAJEUR	3,000	- 1,465	
ECART TYPE DE LA PENTE	0,028080		
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	2,990	±	0,0558
TEST t	N.S.		

Fig. 21

DOURON

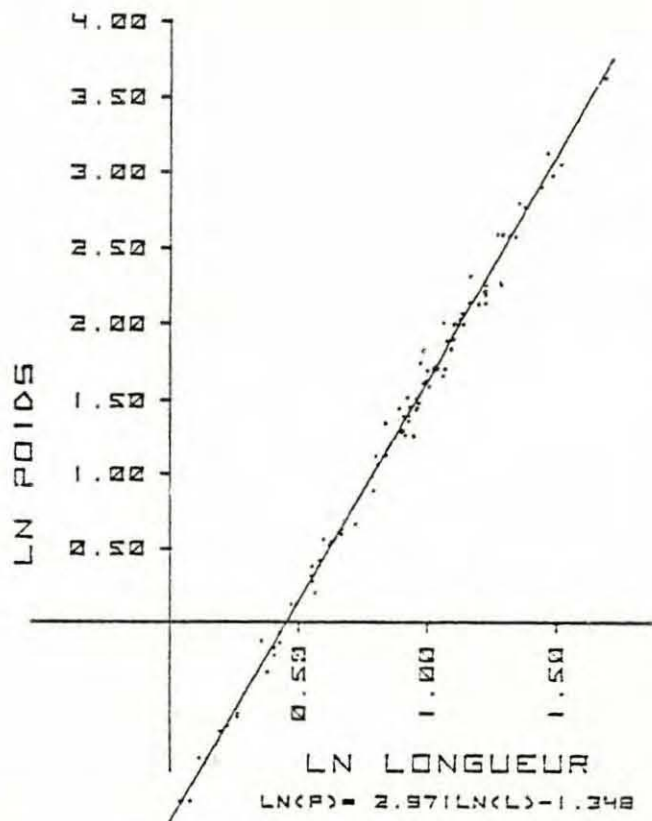
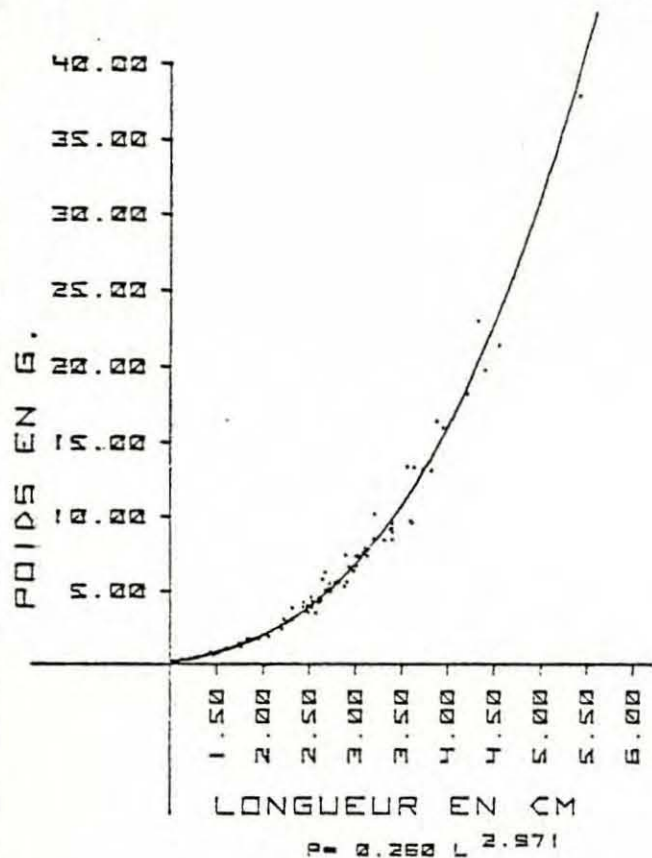


Fig. 22

TIBIDY

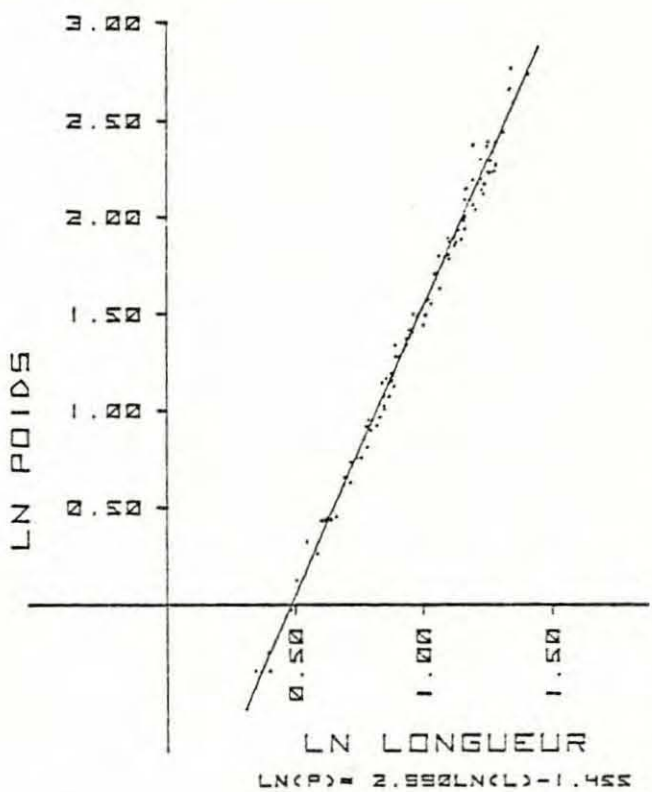
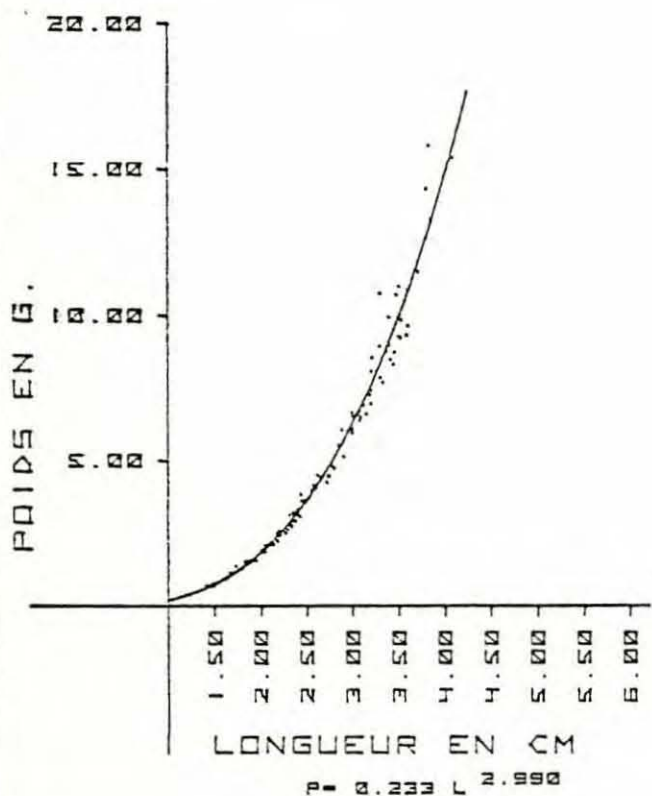


Tableau 21		B I N D Y	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,991		
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,987 < r < 0,994		
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	
Y EN X	2,867	- 1,288	
X EN Y	2,918	- 1,340	
AXE MAJEUR REDUIT	2,892	- 1,314	
AXE MAJEUR	2,912	- 1,335	
ECART TYPE DE LA PENTE	0,038710		
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	2,892	±	0,0770
TEST t	* *		

Tableau 22		M O U L I N M E R	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,989		
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,983 < r < 0,992		
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	
Y EN X	3,037	- 1,383	
X EN Y	3,107	- 1,421	
AXE MAJEUR REDUIT	3,072	- 1,421	
AXE MAJEUR	3,101	- 1,453	
ECART TYPE DE LA PENTE	0,046809		
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	3,072	±	0,0931
TEST t	N.S.		



Fig. 23

BINDY

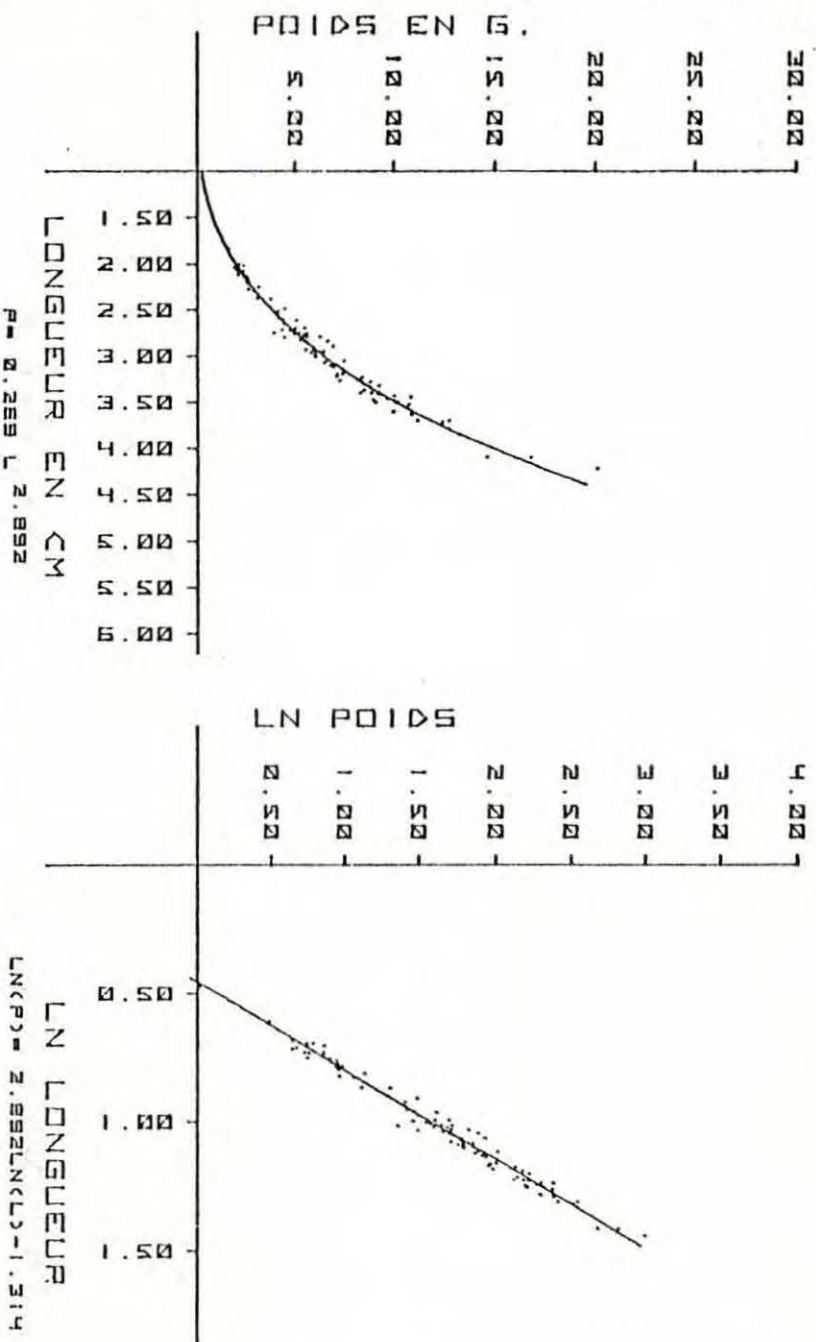


Fig. 24

MOULIN MER

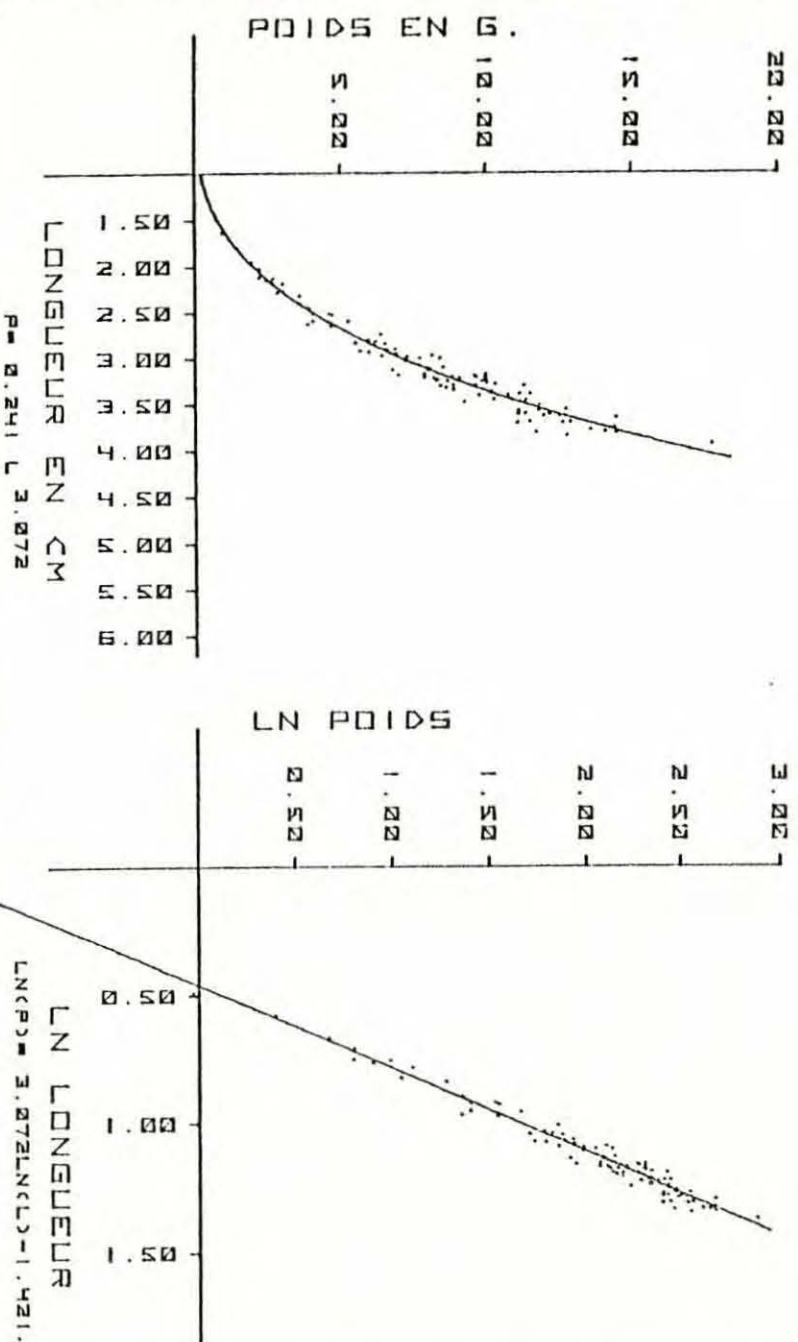


Tableau 23		KERITY	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,996		
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,993 < r < 0,997		
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	
Y EN X	3,106	- 1,651	
X EN Y	3,133	- 1,680	
AXE MAJEUR REDUIT	3,119	- 1,666	
AXE MAJEUR	3,131	- 1,677	
ECART TYPE DE LA PENTE	0,029550		
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	3,119 ± 0,0588		
TEST t	* * *		

Tableau 24		LOCMARIAQUER	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,996		
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,994 < r < 0,997		
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	
Y EN X	2,791	- 1,206	
X EN Y	2,814	- 1,232	
AXE MAJEUR REDUIT	2,802	- 1,219	
AXE MAJEUR	2,811	- 1,229	
ECART TYPE DE LA PENTE	0,025230		
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	2,802 ± 0,0502		
TEST t	* * *		

Fig. 25

KERITY

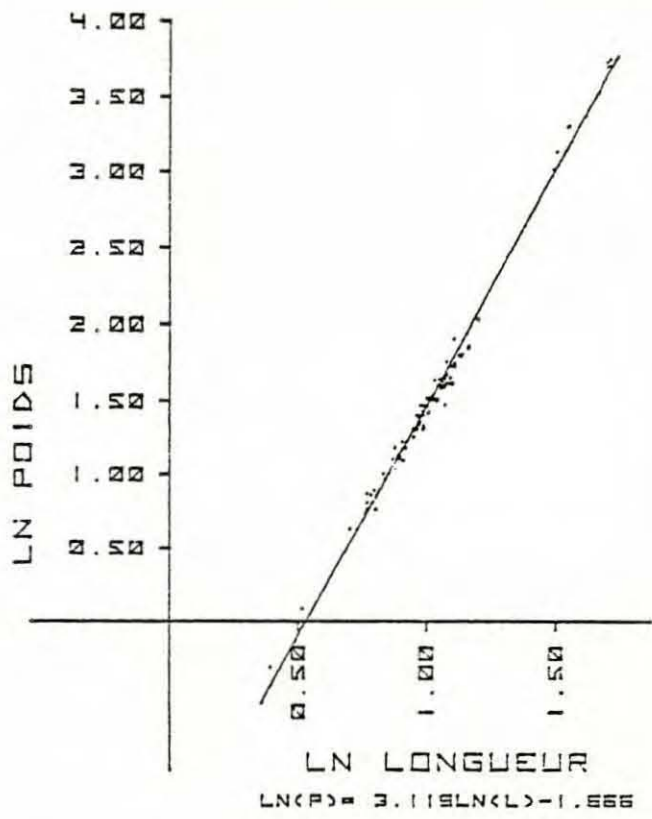
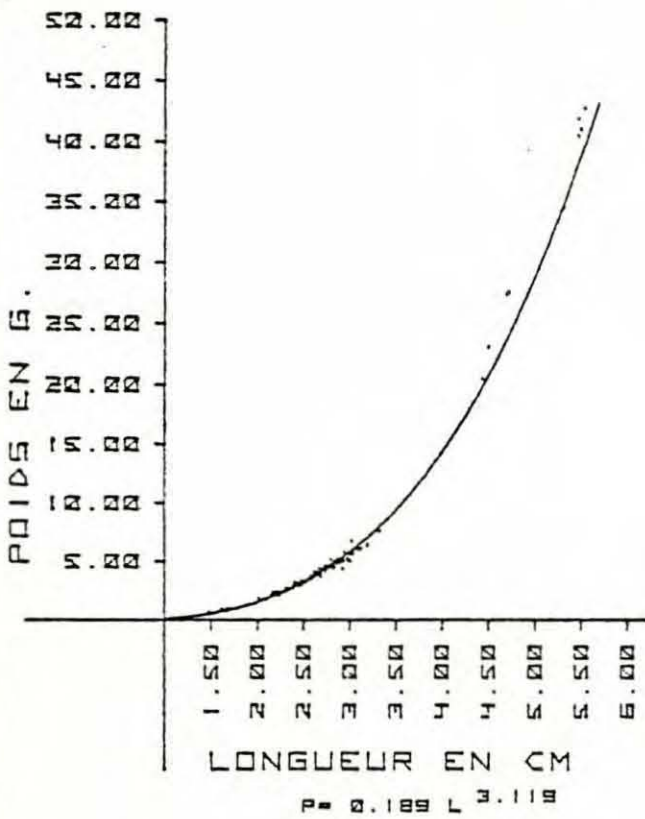


Fig. 26

LOCMARIAQUER

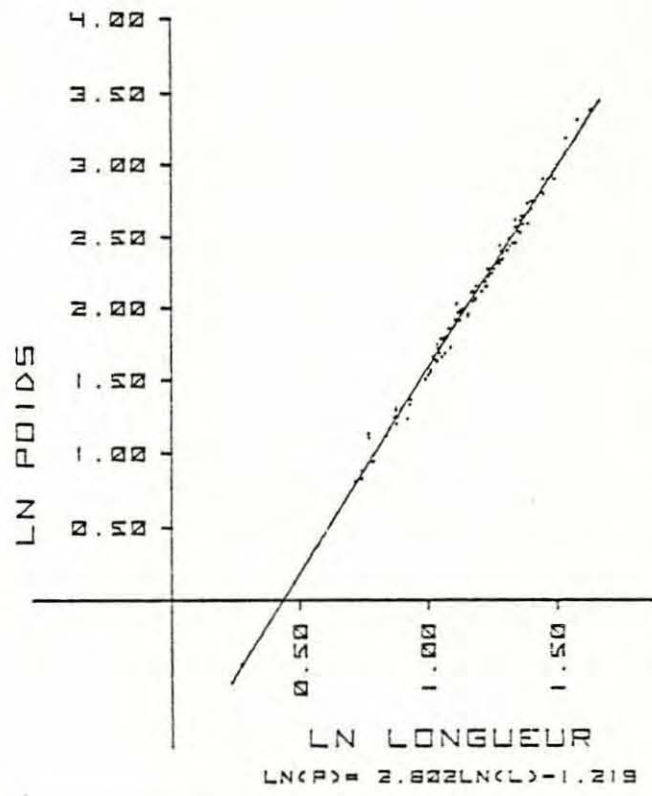
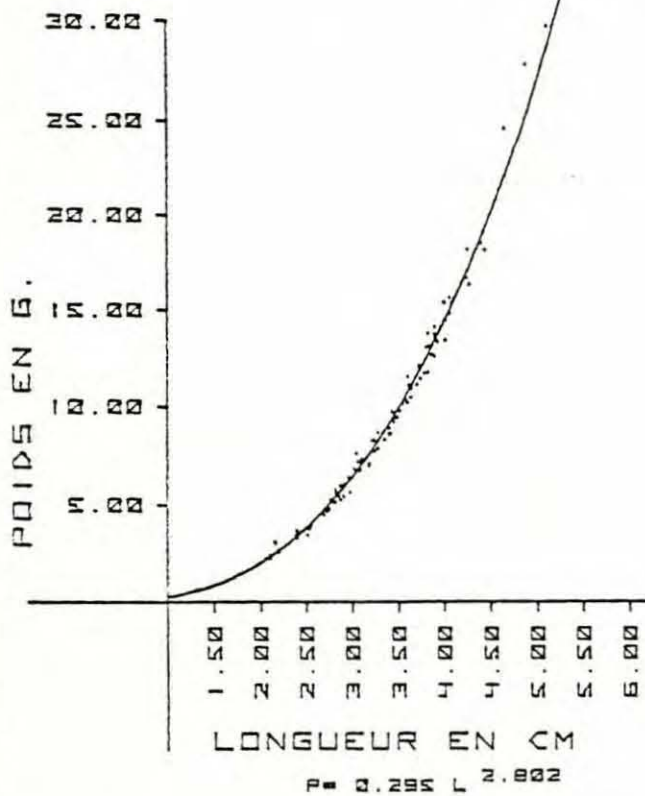




Fig. 27

ETANG DE THAU

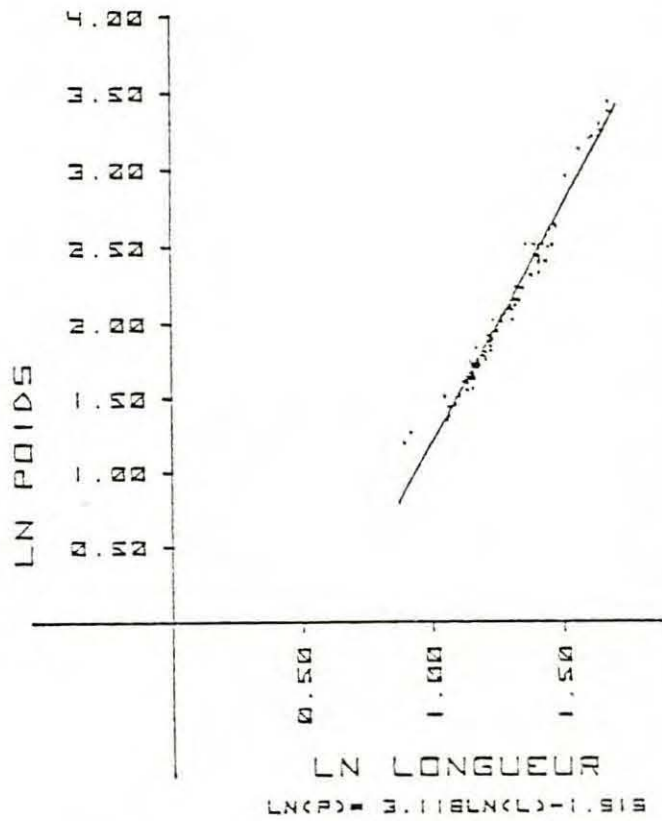
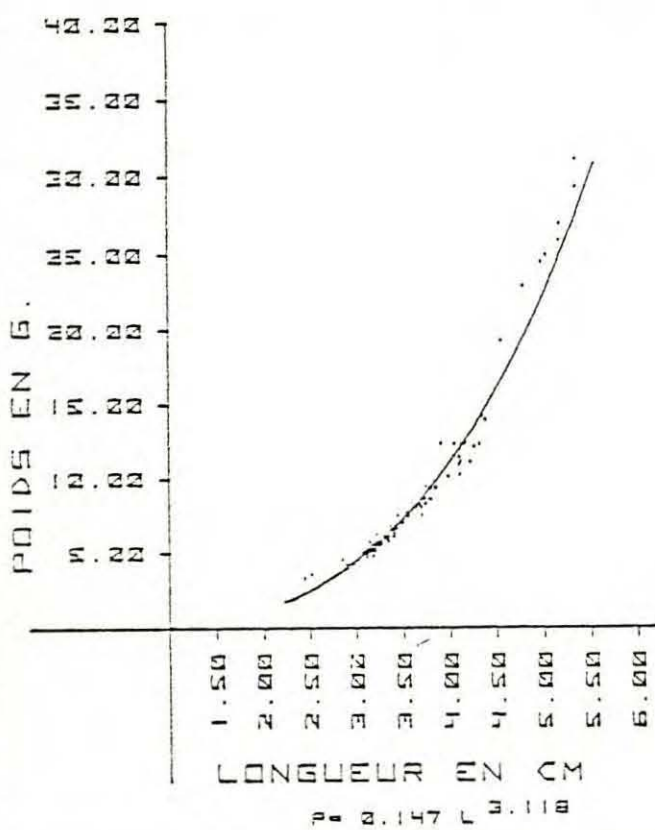


Tableau 25 ETANG DE THAU		
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,987	
INTERVALLE DE CONFIANCE	$0,980 < r < 0,991$	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	3,076	- 1,866
X EN Y	3,160	- 1,972
AXE MAJEUR REDUIT	3,118	- 1,919
AXE MAJEUR	3,152	- 1,962
ECART TYPE DE LA PENTE	0,061351	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	3,118 $\pm$ 0,1021	
TEST t	*	

Les résultats du test t effectué sur la différence entre la pente et la valeur théorique 3, sont compilés dans le Tableau 26. Pour trois populations (Douron, Tibidy, Moulin-Mer) cette différence est non significative ; le poids total des palourdes est proportionnel au cube de la longueur :

$$P = b L^3$$

TABLEAU 26

Populations	Résultats du test t	Pentes a	Indices à l'origine b
GALWAY	*	3,105	0,217
TERENEZ	*	3,171	0,259
DOURON	N.S.	2,971	0,260
TIBIDY	N.S.	2,990	0,233
BINDY	* *	2,892	0,269
MOULIN MER	N.S.	3,072	0,241
KERITY	* * *	3,119	0,189
LOCMARIAQUER	* * *	2,802	0,295
ETANG DE THAU	*	3,118	0,147

Dans l'ensemble les pentes enregistrées diffèrent significativement d'une population à une autre. Elles varient de 2,802 pour Locmariaquer à 3,171 pour Terenez. Ceci se répercute sur les valeurs théoriques du poids total calculées d'après les équations de chaque population (Tableau 27). Les palourdes de Moulin-Mer, par exemple, sont plus légères que celles du Douron pour des longueurs inférieures à 2 cm et inversement pour des tailles supérieures.

TABLEAU 27 - Valeurs théoriques du poids total  
calculées pour des longueurs définies

Populations	Poids théorique en grammes d'une palourde de :				
	1 cm	2 cm	3 cm	4 cm	5 cm
GALWAY	"0,21"	"1,86"	6,57	16,06	32,11
TERENEZ	0,26	2,33	8,43	"21,01"	"42,63"
DOURON	0,26	2,03	6,79	15,98	31,01
TIBIDY	0,23	1,85	6,22	14,70	"28,66"
BINDY	0,27	1,99	6,45	14,82	"28,26"
MOULIN MER	0,24	2,02	7,04	17,04	"33,82"
KERITY	0,19	1,64	5,81	14,26	28,61
LOCMARIAQUER	0,29	2,05	6,40	14,34	26,81
ETANG DE THAU	"0,15"	"1,27"	4,51	11,08	22,21

Dans ce tableau, sont placées entre guillemets, les valeurs théoriques qui ne peuvent être vérifiées par les mesures que nous avons effectuées, nos échantillons ne comprenant pas ces classes de taille.

Les valeurs théoriques obtenues pour les palourdes de 1 et 2 cm de l'étang de Thau sont certainement erronées si l'on en juge par les travaux de ARNAUD et RAIMBAULT (1963) et RAIMBAULT (1969). Les palourdes de 1,2 cm font d'après leurs résultats 0,5 g en moyenne et non pas 0,25 g ; par contre, entre 3 et 5 cm, les poids qu'ils trouvent sont identiques aux nôtres. RAIMBAULT (1969) a montré qu'il existe entre 1,2 cm et 2,5 cm une variation du pourcentage du poids des valves par rapport au poids total (de 55 % à 47 %). Au-dessus de 2,5 cm, ce pourcentage se stabilise aux alentours de 46 %. Cette remarque permet d'envisager l'existence d'une rupture de pente dans le graphe Ln P en fonction de Ln L au niveau du logarithme népérien de 2,5. L'absence, dans notre échantillon, de petites palourdes ne nous permet malheureusement pas de le vérifier.

Le Tableau 27 met également en évidence les variations du poids total pour une même longueur entre les différentes populations. Ainsi par exemple, une palourde de Terenez est presque deux fois plus lourde qu'une palourde de l'étang de Thau. Ces variations ont deux causes principales :



- d'une part, le rapport épaisseur-longueur que nous étudierons au paragraphe suivant, varie d'une population à l'autre.

- d'autre part, le pourcentage du poids des valves par rapport au poids total varie également. Les valves des palourdes de l'étang de Thau sont minces et se brisent facilement, tandis que les palourdes de Galway par exemple ont une coquille épaisse et très résistante.

En se plaçant du point de vue économique, les palourdes de l'étang de Thau sont les plus avantageuses pour le consommateur puisque pour un même poids, le pourcentage de chair est plus élevé dans cette population.

#### 2.4.2.3. Comparaison des populations :

Cette comparaison a été effectuée par des analyses de variance sur les moyennes des rapports H/L, E/L et E/H et par les graphes de ces moyennes prises deux à deux pour chaque population (figures 28 à 30).

Les résultats des analyses de variance sont compilés dans les tableaux 28 à 30. Les différences entre les moyennes sont significatives (\*) si  $F$  est supérieur au seuil lu dans la table pour 5 %, très significatives (\*\*) si  $F$  est supérieur au seuil de 1 %, hautement significatives (\*\*\*) si  $F$  est supérieur au seuil de 0,1 %. Quand  $F$  est inférieur au seuil de 5 %, la différence entre les moyennes n'est pas significative (N.S.).

Nous avons vu que l'analyse de variance n'est valide que si les distributions des échantillons sont normales et que leurs variances sont égales. L'effectif des échantillons étant grand ( $N = 100$ ) on peut considérer leur distribution comme normale. L'homogénéité des variances a été vérifiée par un test de Bartlett. Les variances diffèrent significativement si l'on utilise les moyennes obtenues sans transformation des données. Par contre, avec une transformation logarithmique des différents rapports étudiés, les moyennes trouvées ont des variances qui ne diffèrent pas significativement. Les analyses de variance ont donc été effectuées sur les moyennes des logarithmes de H/L, E/L et E/H.

TABLEAU 28 - Résultats des analyses de variance  
sur les moyennes des log H/L

Populations	F calculé	Seuils pour 5 %, 1 % et 0,1 %	La différence entre les moyennes est :
Ensemble des populations	194,90	5 % → 1,85 1 % → 2,35 0,1 % → 3,00	***
DOURON TIBIDY LOCMARIAQUER ARCACHON KERITY GALWAY BINDY EMBIEZ MOULIN MER	34,71	5 % → 1,94 1 % → 2,51 0,1 % → 3,27	***
TIBIDY LOCMARIAQUER BINDY	4,8017	5 % → 2,99 1 % → 4,60 0,1 % → 6,91	*
TIBIDY BINDY	1,87	5 % → 3,84 1 % → 6,64 0,1 % → 10,83	N.S.
EMBIEZ MOULIN MER	0,25	5 % → 3,84 1 % → 6,64 0,1 % → 10,83	N.S.

TABLEAU 29 - Résultats des analyses de variance  
sur les moyennes des log E/L

Populations	F calculé	Seuils pour 5 %, 1 % et 0,1 %	La différence entre les moyennes est :
Ensemble des populations	134,05	5 % → 1,85 1 % → 2,35 0,1 % → 3,00	***
DOURON TIBIDY LOCMARIAQUER KERITY BINDY EMBIEZ	19,97	5 % → 2,21 1 % → 3,02 0,1 % → 4,10	***
DOURON TIBIDY LOCMARIAQUER BINDY	5,24	5 % → 2,60 1 % → 3,78 0,1 % → 5,42	**
TIBIDY LOCMARIAQUER BINDY	1,01	5 % → 2,99 1 % → 4,60 0,1 % → 6,91	N.S.
MOULIN MER EMBIEZ	0,04	5 % → 3,84 1 % → 6,64 0,1 % → 10,83	N.S.



Fig. 28

H/L EN FONCTION DE E/L

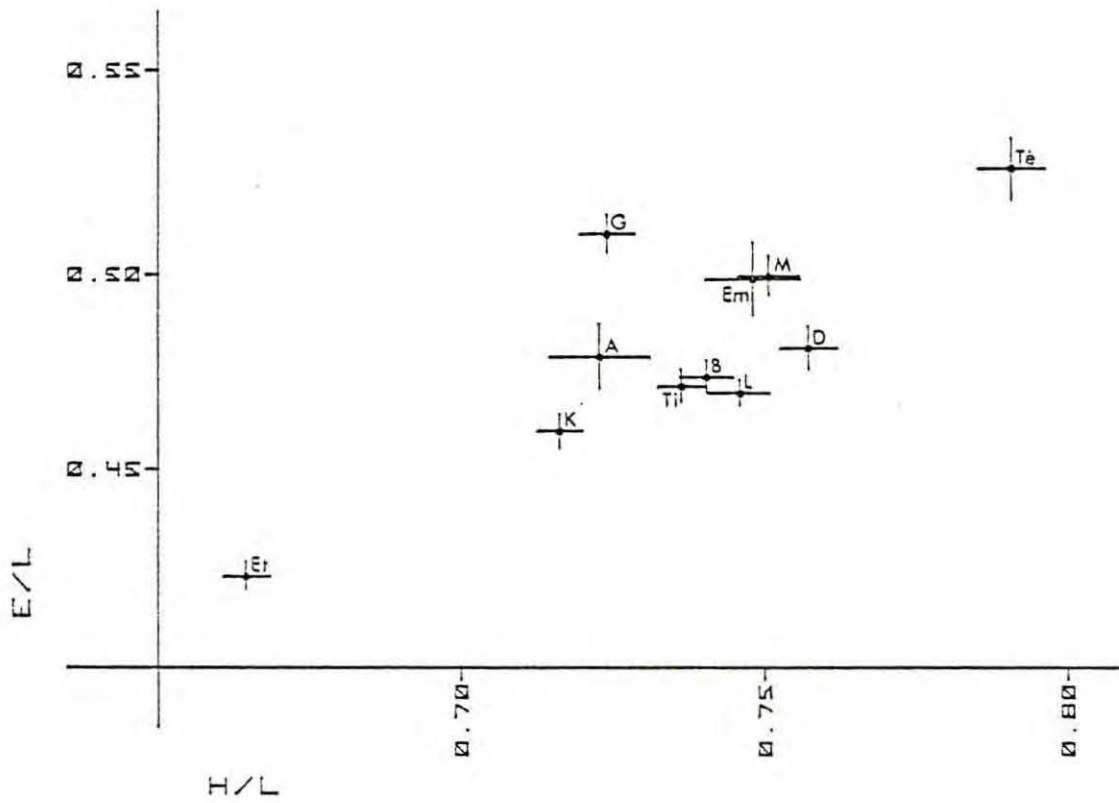


Fig. 29

H/L EN FONCTION DE E/H

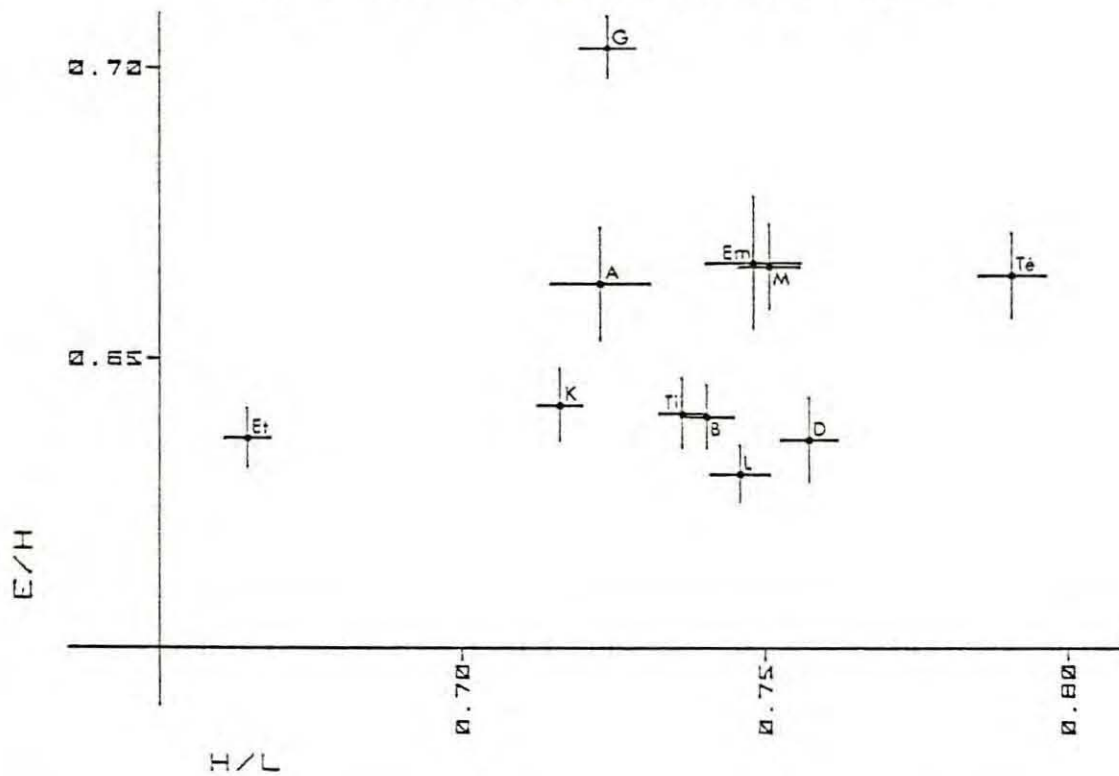
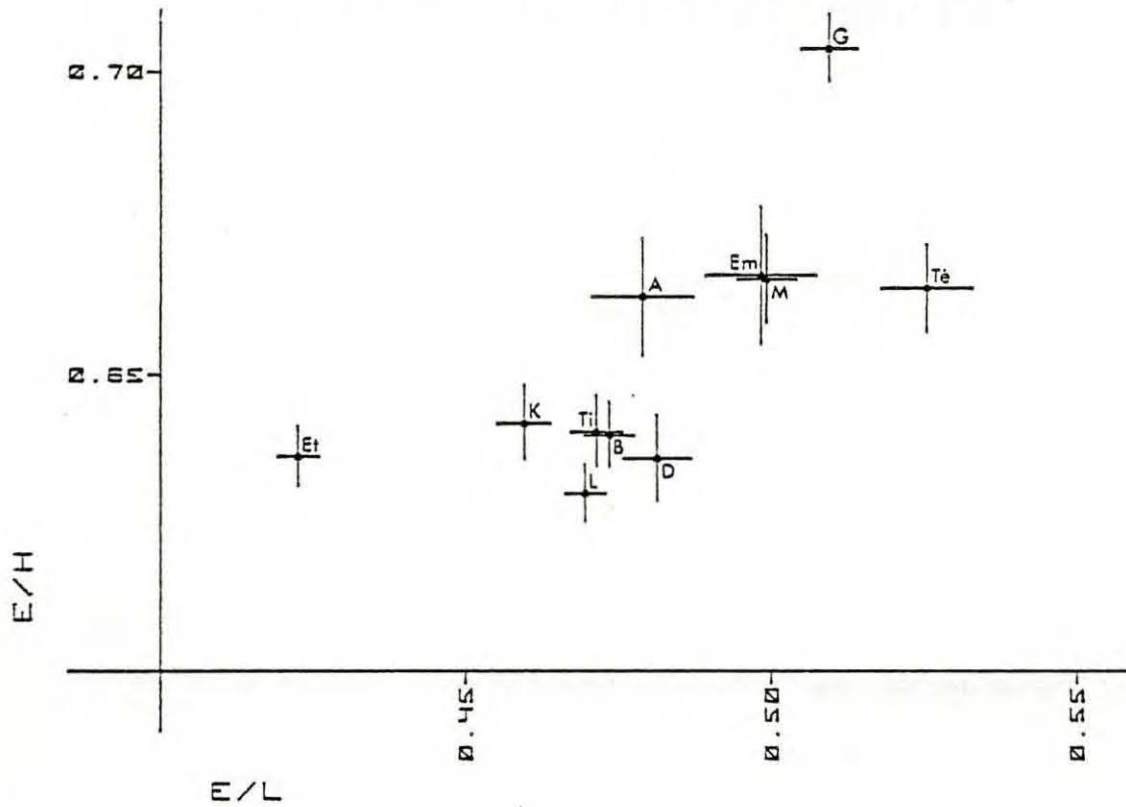


Fig. 30

E/L EN FONCTION DE E/H



- Légende :
- G Galway
  - Te Terenez
  - D Douron
  - Ti Tibidy
  - B Bindy
  - M Moulin-mer
  - K Kerity
  - L Locmariaquer
  - A Arcachon
  - Em Embiez
  - Et Etang de Thau

TABLEAU 30 - Résultats des analyses de variance sur les moyennes des log E/H

Populations	F calculé	Seuils pour 5 %, 1 % et 0,1 %	La différence entre les moyennes est :
Ensemble des populations	44,77	5 % → 1,85 1 % → 2,35 0,1 % → 3,00	***
DOURON TIBIDY LOCMARIAQUER ETANG DE THAU KERITY BINDY	2,14	5 % → 2,21 1 % → 3,02 0,1 % → 4,10	N.S.
TERENEZ MOULIN MER ARCACHON EMBIEZ	0,08	5 % → 2,60 1 % → 3,78 0,1 % → 5,42	N.S.

Si l'on considère la figure 28, nous retrouvons matérialisés les trois types morphologiques de coquille décrits au paragraphe 2.3.1. En haut et à droite, se trouve la population de Terenez, au centre un groupe de neuf populations dont les rapports H/L et E/L diffèrent significativement (Tableaux 28 et 29) et en bas à gauche les palourdes de l'étang de Thau.

Les figures 29 et 30 nous font par contre découvrir des variations non soupçonnées lors de l'étude morphologique.

De ces figures, trois populations particulières peuvent être dégagées. Ce sont celles de :

- Terenez, qui est caractérisée par des rapports H/L et E/L très élevés et un rapport E/H un peu au-dessus de la moyenne, ce qui traduit bien la forme trapue et globuleuse décrite au début de ce chapitre.
- Galway qui est caractérisée par un rapport E/H très élevé.
- Etang de Thau qui est caractérisée par des rapports H/L et E/L très faibles mettant en évidence la prédominance de la longueur par rapport à l'épaisseur et à la hauteur ; le rapport E/H ne diffère pas significativement de celui d'autres populations (Tableau 30, 2ème analyse).



Hormis ces trois populations, il faut signaler celles qui présentent des formes très similaires puisque leurs rapports H/L, E/L et E/H ne diffèrent pas significativement au seuil de 5 %. Il s'agit des populations des Embiez et de Moulin-Mer d'une part, et de Tibidy et du Bindy d'autre part.

Enfin il faut noter, comme le montrent la figure et le tableau 30, que pour le rapport E/H on peut distinguer deux groupes homogènes et une population isolée (Galway).

## CHAPITRE 3

-----

CARACTERISTIQUES DES POPULATIONS CULTIVEES DE  
*RUDITAPES PHILIPPINARUM*

### 3 - CARACTERISTIQUES DES POPULATIONS CULTIVEES DE *RUDITAPES PHILIPPINARUM*

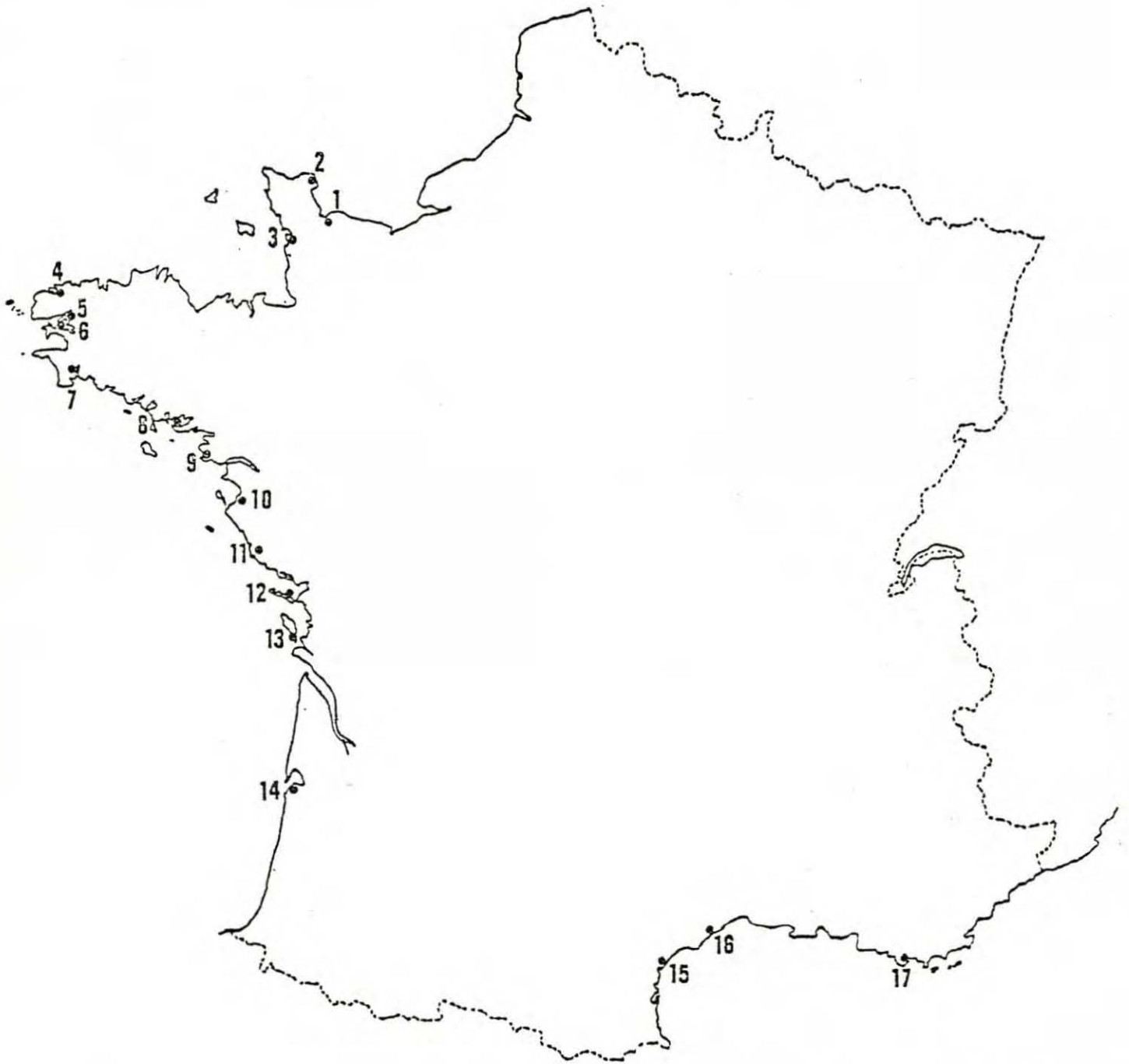
#### 3.1. ORIGINE DES POPULATIONS ET METHODES DE CULTURE

Seulement deux populations ont fait l'objet de cette étude : ce sont celles des années 1975 et 1976 élevées à la ferme conchylicole du Tinduff et issues de l'écloserie de la S.A.T.M.A.R. à Barfleur (Normandie), dont les géniteurs proviennent de Seattle (U.S.A. Whashington). A titre de documentation, la figure 31 indique les lieux de France où sont cultivées actuellement les "palourdes japonaises".

Ces populations d'élevage n'ont pas les mêmes caractéristiques que les populations naturelles. En premier lieu, tous les individus ont le même âge, aussi certains tests biométriques sont difficilement applicables. Toutes les palourdes étant issues d'un petit lot de parents, la variabilité génétique des populations d'élevage est moindre que dans des populations naturelles. Par ailleurs, ces palourdes doivent subir de nombreux changements de milieu au cours de leur vie. Elles naissent en écloserie et y atteignent la métamorphose dans des conditions écologiques contrôlées. Les postlarves d'une taille de 1 à 2 mm sont transférées dans la nourricerie du Tinduff où les conditions d'élevage sont plus rustiques : l'eau de mer est brute mais elle est enrichie par des cultures d'algues monocellulaires et sa température est plus élevée que dans le milieu naturel par suite de l'effet de serre. Le rôle de la nourricerie est de permettre la croissance du jeune naissain en toute saison tout en le protégeant des prédateurs et des conditions hivernales difficiles. Le passage en nourricerie ne se prolonge pas au-delà du stade de gros naissain, soit environ 8 à 10 mm ; ensuite, plusieurs possibilités sont offertes à l'éleveur :

- La culture en suspension qui s'effectue dans des endroits abrités qui n'assèchent pas à marée basse. Dans la rade de Brest, ce sont les structures





- |               |                      |                   |
|---------------|----------------------|-------------------|
| 1. Isigny     | 7. Ile Tudy          | 13. Saint Trojan  |
| 2. Barfleur   | 8. Golfe du Morbihan | 14. Arcachon      |
| 3. Agon       | 9. Le Croisic        | 15. Gruissan      |
| 4. Le Paluden | 10. Bouin            | 16. Etang de Thau |
| 5. St Jean    | 11. Sables d'Olonne  | 17. Le Brusac     |
| 6. Tinduff    | 12. Ile de Ré        |                   |

Fig. 31 - Lieux de culture de *R. philippinarum* en France

flottantes des cages à saumons de l'Oberlah qui servent de support aux caisses grillagées dans lesquelles sont placées les palourdes.

- La culture en surélévation qui s'effectue au niveau des B.M.V.E. ; les caisses grillagées ou les sacs maillés ("pochons") contenant les palourdes sont placées sur des armatures métalliques ("tables") à quelques dizaines de centimètres du sol.

- La culture dans le sol.

Il est possible également de combiner ces différents modes de culture en cultivant les palourdes en suspension ou en surélévation jusqu'à une taille de 15 mm environ et en les plaçant ensuite dans le sol.

Ces multiples changements de milieu peuvent avoir une répercussion sur la morphologie des palourdes. Ainsi les palourdes cultivées en suspension présentent généralement une forme plus globuleuse que celles élevées dans le sol.

### 3.2. ETUDE MORPHOLOGIQUE

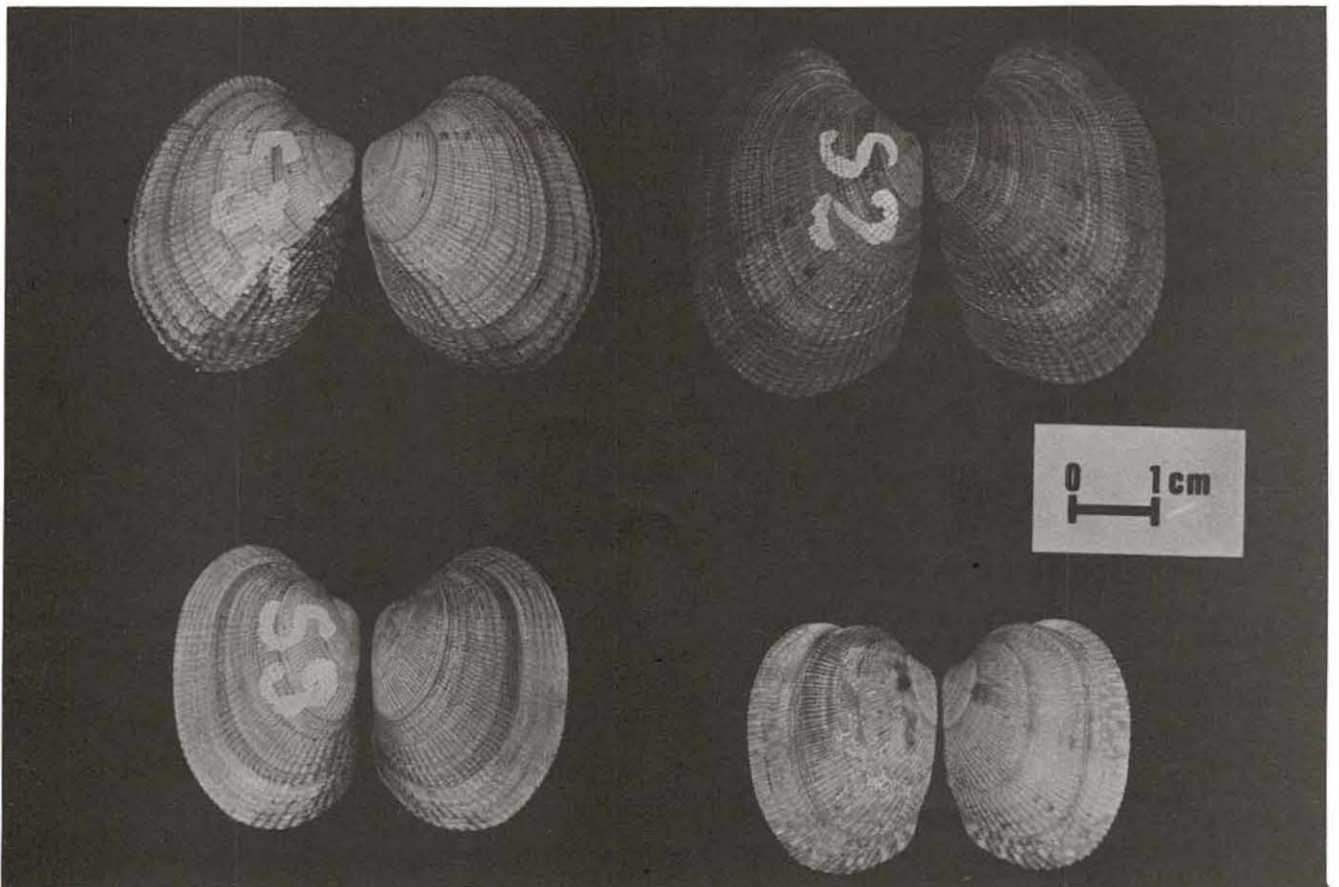
#### 3.2.1. *Forme générale de la coquille*

La ferme conchylicole du Tinduff a débuté ses expériences en 1975. Comme dans tout élevage semi-industriel une période de rodage est nécessaire. Les nombreux changements de milieu, les erreurs de manipulations, la mauvaise alimentation..... sont autant de facteurs responsables de la médiocre croissance du naissain enregistrée pendant la première année d'expériences. Trois ans après, ces multiples perturbations se répercutent toujours sur la forme des palourdes (Barfleur 75) comme on peut en juger sur la photo B de la planche X. Ce polymorphisme ne se retrouve pas dans la population de 1976 qui a bénéficié de meilleures conditions d'élevage (photo A de la planche X).

PLANCHE X



A - Population de *R. philippinarum* (Barfleur 76)



B - Population de *R. philippinarum* (Barfleur 75)



Il faut toutefois souligner le fait que les palourdes de 1975, ayant été placées en 1977 dans de bonnes conditions d'élevage, des modifications de la forme du test ont été alors enregistrées chez certains individus. Nous avons ainsi des palourdes difformes avec une zone globuleuse correspondant à leurs deux premières années de croissance et un aplatissement brutal durant la troisième année.

Ces observations mettent l'accent sur l'action des facteurs de l'environnement sur les phénotypes et sur la possibilité pour les génotypes d'engendrer différents phénotypes selon les conditions de milieu.

### 3.2.2. Etude du polymorphisme de l'ornementation

Nous avons vu au paragraphe 1.2.3. que le double régime de stries rayonnantes et concentriques forment un réseau fortement marqué chez *Ruditapes philippinarum*. Des dessins caractéristiques apparaissent lorsque ces stries sont parfois absentes ou peu visibles dans certaines régions de la coquille. Six types différents d'ornementation de la coquille ont été trouvés dans les deux populations étudiées. Ceux-ci sont représentés dans le tableau 31 ainsi que les fréquences observées.

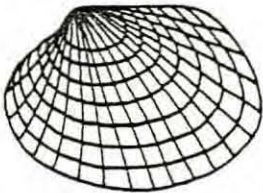
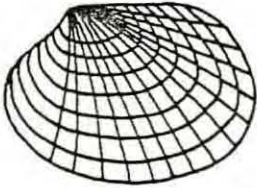
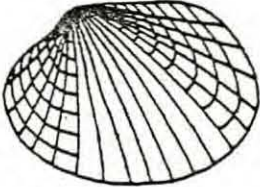
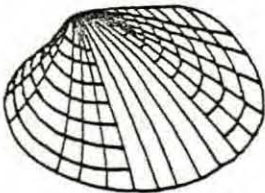
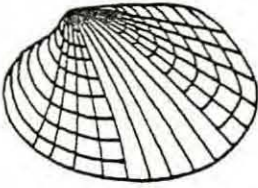
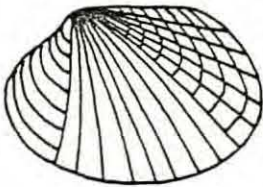
	BARFLEUR 75	BARFLEUR 76
	16 %	4 %
	16 %	1 %
	34 %	19 %
	13 %	10 %
	16 %	32 %
	5 %	34 %

TABLEAU 31 - Polymorphisme de l'ornementation chez *R. philippinarum*

### 3.3. ETUDE BIOMETRIQUE

L'analyse de la croissance relative, pour une population d'élevage où les individus ont le même âge et à peu près la même taille, doit théoriquement être effectuée sur plusieurs échantillons espacés dans le temps. Une telle étude n'a pu être réalisée dans le cadre de ce travail car elle doit être poursuivie pendant plusieurs années. Les résultats qui vont suivre, ne portant que sur un seul échantillon par population, seront donc à prendre avec beaucoup de réserve.

#### 3.3.1. Etude de la croissance relative

Les résultats sont réunis dans les tableaux 32 et 33 pour l'allométrie de taille et les tableaux 34 et 35 pour la relation taille-poids.

Les coefficients de corrélation sont un peu plus faibles que dans le cas des populations de *R. decussatus*, surtout en ce qui concerne la longueur et l'épaisseur. La variabilité de ces paramètres serait plus importante au sein de ces populations d'élevage.

Les résultats des test t donnent une croissance isométrique entre la longueur et la hauteur, alors qu'entre la longueur et l'épaisseur il y aurait une faible allométrie positive pour Barfleur 75 et une forte allométrie positive pour Barfleur 76. Par ailleurs, le poids de chaque palourde de ces deux populations serait proportionnel au cube de leur longueur.



Tableau 32		BARFLEUR 75		
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,958		0,849	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,924 < r < 0,965		0,783 < r < 0,896	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,999	- 0,338	0,974	- 0,708
X EN Y	1,111	- 0,444	1,352	- 1,064
AXE MAJEUR REDUIT	1,054	- 0,390	1,147	- 0,871
AXE MAJEUR	1,057	- 0,392	1,176	- 0,898
ECART TYPE DE LA PENTE	0,033793		0,061325	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	1,054 ± 0,0672		1,147 ± 0,1220	
TEST t	N.S.		*	
HYPOTHESES RETENUES	Isométrie		Allométrie +	

Tableau 33		BARFLEUR 76		
	LONGUEUR HAUTEUR		LONGUEUR EPAISSEUR	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,942		0,868	
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,915 < r < 0,961		0,809 < r < 0,909	
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	PENTE	INDICE A L'ORIGINE
Y EN X	0,990	- 0,377	1,131	- 1,007
X EN Y	1,116	- 0,473	1,503	- 1,292
AXE MAJEUR REDUIT	1,051	- 0,424	1,304	- 1,139
AXE MAJEUR	1,054	- 0,426	1,356	- 1,179
ECART TYPE DE LA PENTE	0,035621		0,065464	
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	1,051 ± 0,0708		1,304 ± 0,1302	
TEST t	N.S.		***	
HYPOTHESES RETENUES	Isométrie		Allométrie +	

Fig. 32

BARRILEUR 75

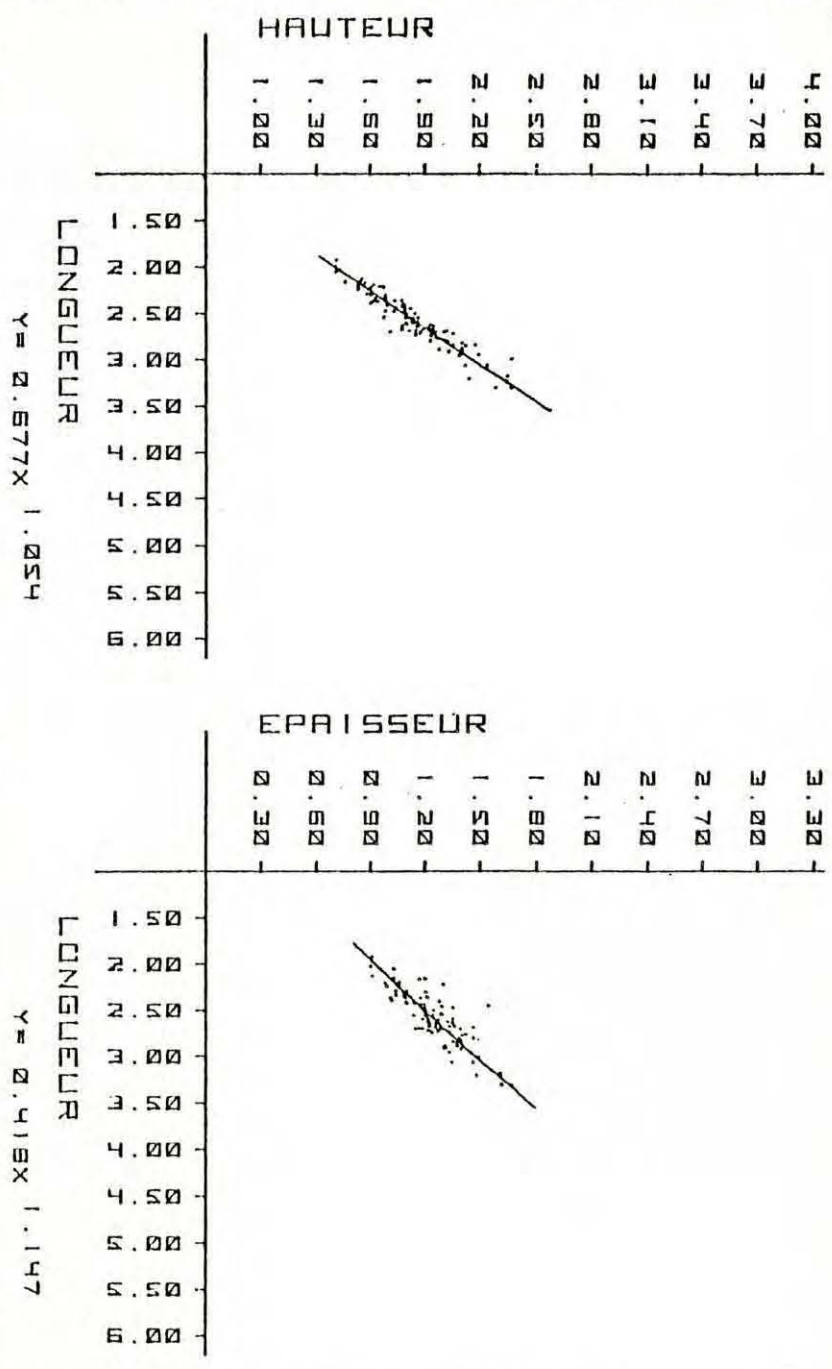


Fig. 33

BARRILEUR 76

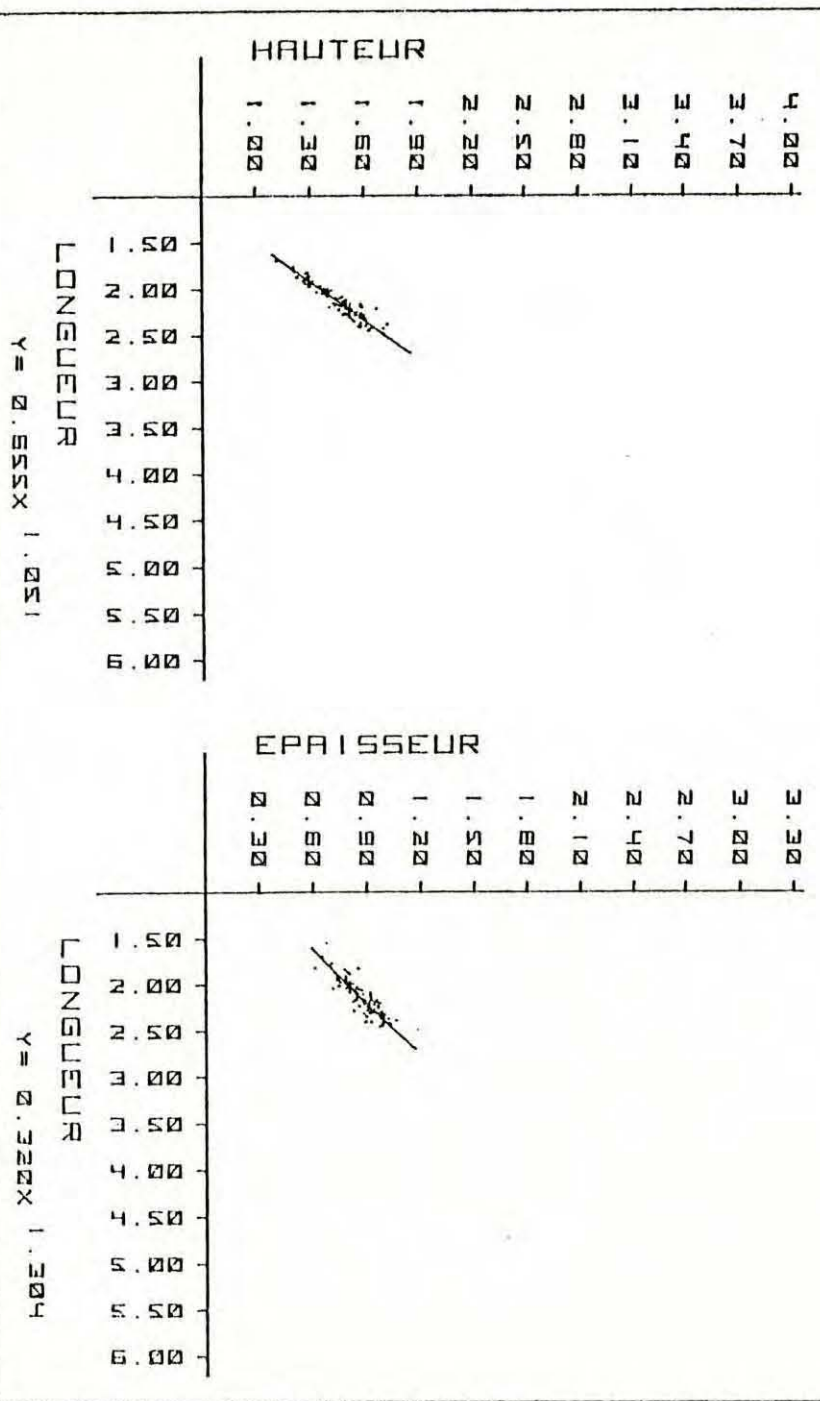


Tableau 34		BARFLEUR 75	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,955		
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,934 < r < 0,970		
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	
Y EN X	2,307	- 1,302	
X EN Y	3,076	- 1,556	
AXE MAJEUR REDUIT	2,938	- 1,426	
AXE MAJEUR	3,048	- 1,529	
ECART TYPE DE LA PENTE	0,08784		
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	2,938	± 0,1748	
TEST <sub>t</sub>	N.S.		

Tableau 35		BARFLEUR 76	
COEFFICIENT DE CORRELATION	0,959		
INTERVALLE DE CONFIANCE	0,940 < r < 0,972		
DROITES D'AJUSTEMENT	PENTE	INDICE A L'ORIGINE	
Y EN X	2,975	- 1,700	
X EN Y	3,234	- 1,898	
AXE MAJEUR REDUIT	3,102	- 1,797	
AXE MAJEUR	3,209	- 1,879	
ECART TYPE DE LA PENTE	0,08853		
INT. DE CONFIANCE DE LA PENTE	3,102	± 0,1761	
TEST <sub>t</sub>	N.S.		



Fig. 34

BARFLEUR 75

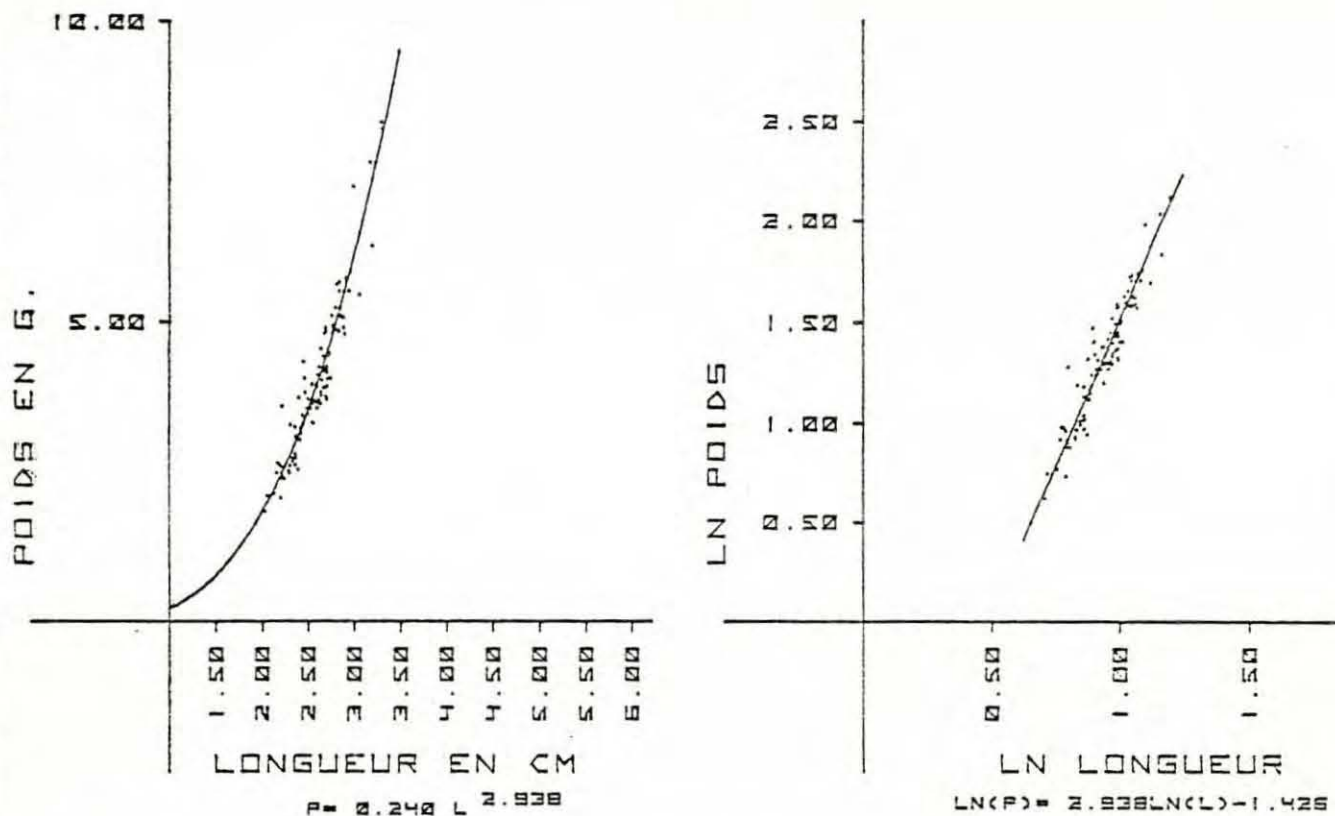


Fig. 35

BARFLEUR 76

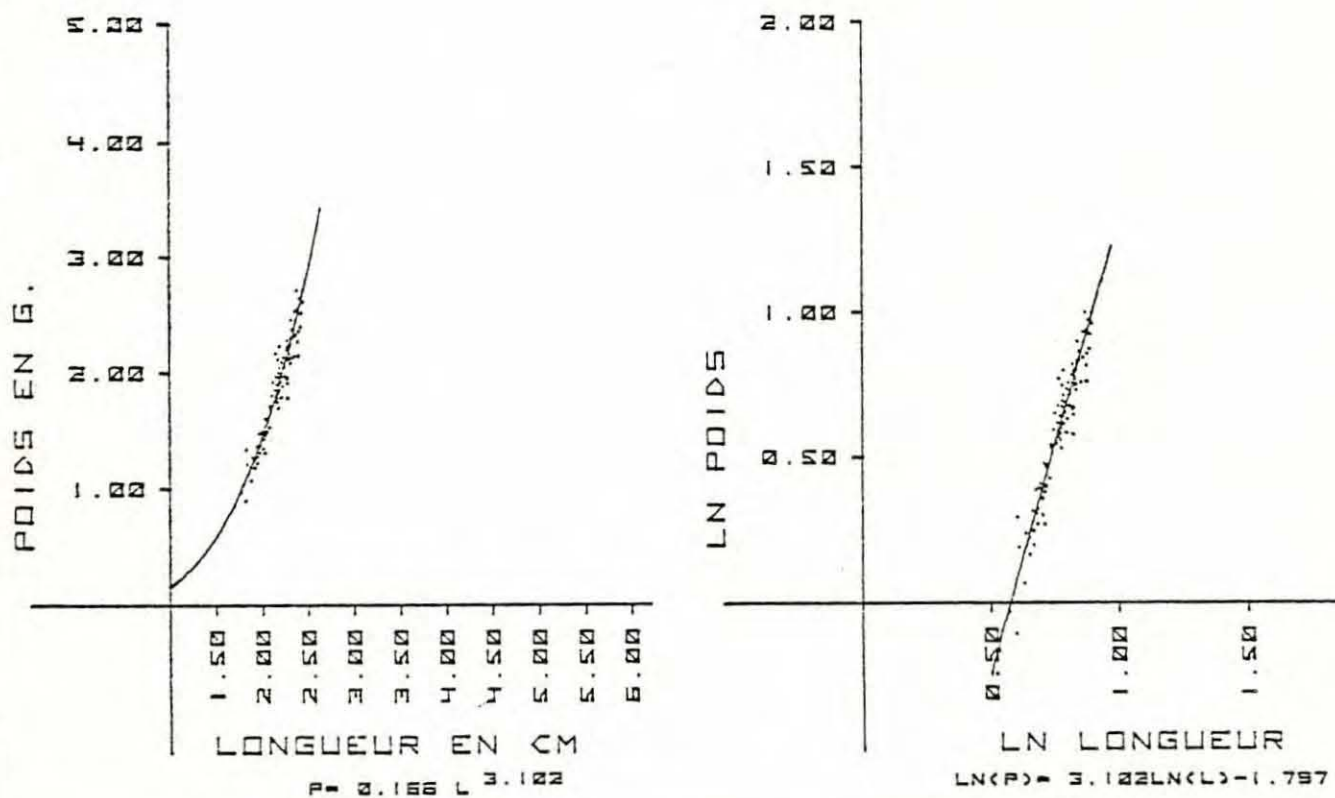


Fig. 36

H/L EN FONCTION DE E/L

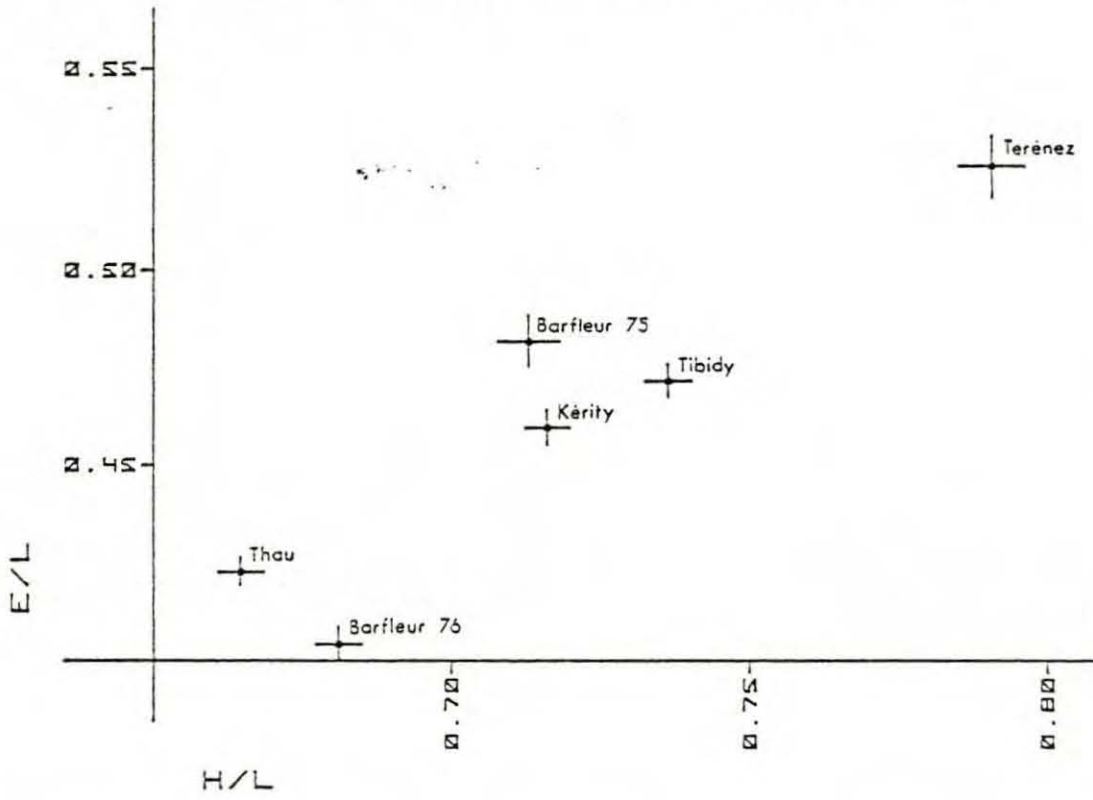


Fig. 37

H/L EN FONCTION DE E/H

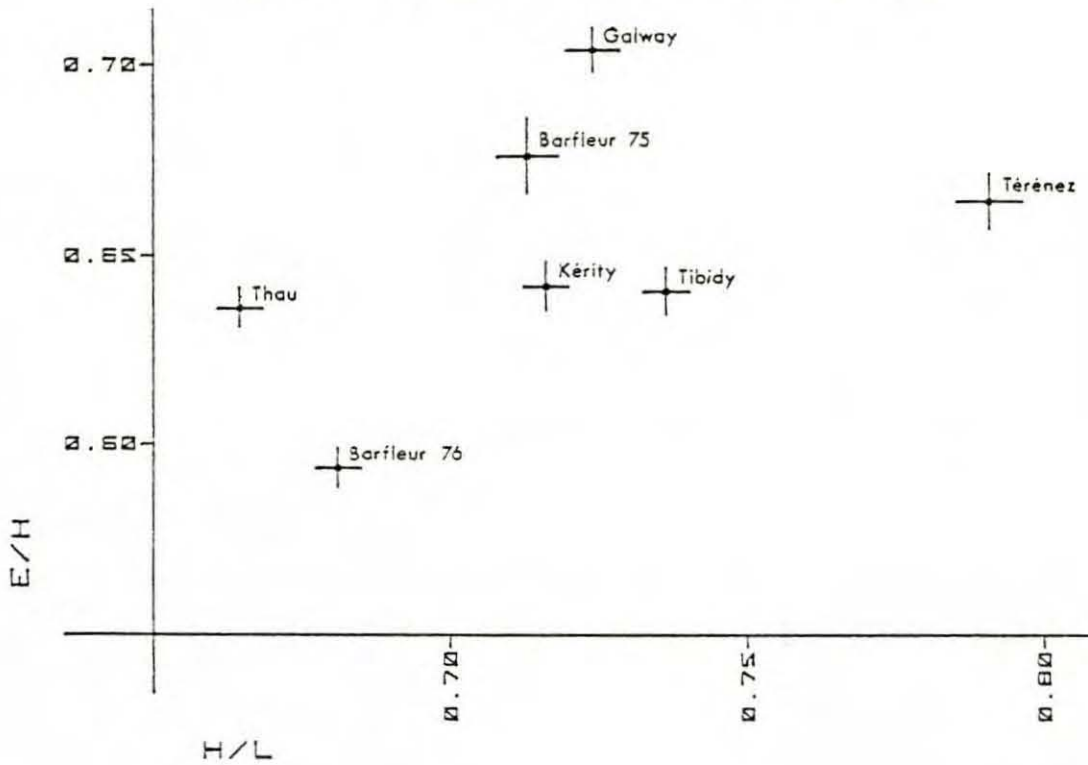
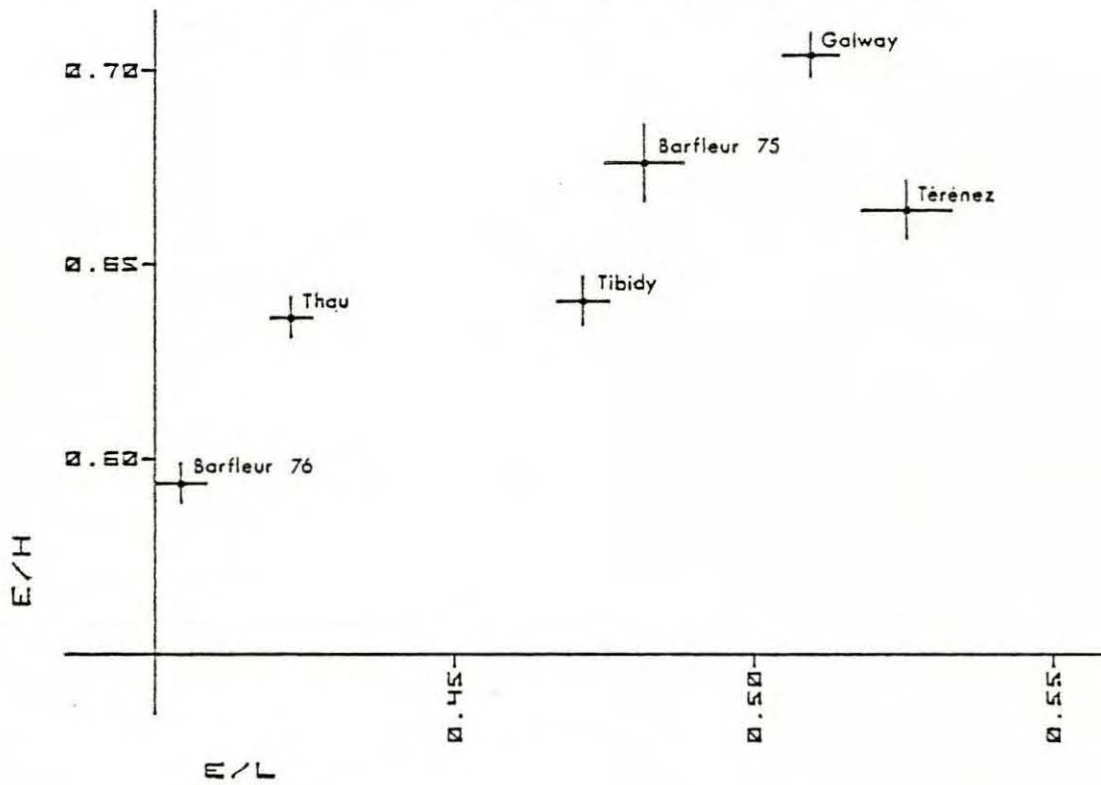


Fig. 38

E/L EN FONCTION DE E/H





### 3.3.2. Comparaison des populations

Les résultats des analyses de variance sur les rapports H/L et E/L sont réunis dans le tableau 36. Ce test n'a pas été réalisé sur les rapports E/H car la différence entre les variances est hautement significative même après transformation des données.

TABLEAU 36 - Résultats des analyses de variance sur les moyennes des rapports H/L et E/L de Barfleur 75 et Barfleur 76

Rapport étudié	F calculé	La différence entre les moyennes est :
H/L	99,96	***
E/L	431,87	***

Dans les figures 36 à 38 ont été indiqués les emplacements des deux populations de *R. philippinamm* et, en référence, ceux de quelques populations caractéristiques de *R. decussatus*. Bien que d'origine commune, les deux populations d'élevage sont très différentes, ce qui confirme les observations morphologiques faites au paragraphe 3.2. Nous retrouvons matérialisé ici le résultat de l'action des facteurs de l'environnement sur les phénotypes de deux populations qui auraient dû être proches l'une de l'autre, puisque issues d'un même pool de gènes. Ces variations morphologiques n'ont certainement pas de support génétique.

Avec les données que nous possédons sur la croissance des populations de Terenez, de l'étang de Thau, de Barfleur 75 et 76, nous avons constaté que le graphe de H/L en fonction de E/L (figure 36) qui fait ressortir les variations morphologiques entre les populations, dispose également ces dernières selon un gradient de croissance. Les populations de pelourdes à croissance rapide sont situées en bas et à gauche du graphe (Etang de Thau, Barfleur 76), alors que les populations à croissance lente le sont dans le haut et à droite

(Terenez). En reportant dans ce graphe les valeurs moyennes des rapports H/L et E/L pour une population donnée, il est possible de se faire une idée sur la rapidité de la croissance des palourdes qui la composent. Si l'on désigne, comme BABIN en 1966, l'indice d'allongement comme étant le rapport H/L et l'indice de convexité le rapport E/L, ces deux indices sont faibles dans les populations à croissance rapide et forts dans les populations à croissance lente. Ce type d'observation peut rendre un grand service lors de la recherche d'un site propice à la culture des palourdes autochtones ou japonaises.

## CHAPITRE IV



CROISEMENTS INTRA ET INTERSPECIFIQUES



#### 4 - CROISEMENTS INTRA ET INTERSPECIFIQUES

Ces croisements ont été réalisés dans un double but : - comparer la croissance larvaire et postlarvaire de *Ruditapes decussatus* et *R. philippinarum*. - savoir si l'hybridation entre ces deux espèces est possible au laboratoire et dans quelle mesure elle peut se dérouler dans la nature depuis que l'homme a rompu les barrières géographiques, en important l'espèce japonaise sur nos côtes pour les besoins de l'aquaculture.

Au cours de ce travail, seuls les taux de fécondation et les croissances larvaires et postlarvaires ont retenu notre attention. Nous n'avons pas étudié la mortalité dans les élevages dont les causes peuvent être multiples (PRIEUR, 1974 ; LUCAIN et MARTIN, 1974) et le plus souvent non liées à des caractéristiques génétiques spécifiques.

##### 4.1. TECHNIQUES D'ELEVAGE

###### 4.1.1. Techniques utilisées dans le laboratoire

L'élevage des larves de Bivalves marins est à la base des activités de notre laboratoire. Les techniques employées, inspirées de celles mises au point par LOOSANOFF et DAVIS (1963), ont déjà fait l'objet de descriptions détaillées (LUCAS, 1970 ; LE PENNEC, 1970 et 1975 ; PRIEUR, 1974 ; LE ROUX, 1975). Aussi les différentes opérations nécessaires à la réalisation d'un élevage seront simplement résumées.

###### L'eau de mer

Le laboratoire ne possédant pas l'eau de mer courante, celle-ci est prélevée, soit à l'écloserie d'ormeaux d'Argenton (Finistère), soit à la ferme conchylicole du Tinduff. Elle est véhiculée dans des bidons en plastique

et stockée au laboratoire dans une cuve de 3 mètres cube. Avant son utilisation, l'eau est filtrée sur membrane à 0,45  $\mu$  ou 0,22  $\mu$  de porosité.

#### Les algues monocellulaires

La variété et la bonne qualité de la nourriture sont des conditions indispensables au bon déroulement des élevages. Aussi un certain nombre d'espèces d'algues unicellulaires sont cultivées en permanence au laboratoire :

- . *Monochrysis lutheri*
- . *Isochrysis galbana*
- . *Phaeodactylum tricoratum*
- . *Dinaliella primolecta*
- . *Tetraselmis suecica*

#### Méthode de fécondation et d'élevage

Avant la stimulation, les géniteurs sont brossés afin d'éliminer les impuretés et l'épifaune. Puis ils sont placés dans des cristallisoirs en verre épais contenant de l'eau de mer filtrée à 10°C. Une circulation d'eau chaude (60°C) est assurée autour de ce récipient dont l'épaisseur des parois assure une élévation assez lente de la température. Quelques gouttes de sperme d'un animal sacrifié sont ajoutées à l'eau du cristallisoir. Quand la température de celle-ci atteint 26 à 28°C, la circulation d'eau chaude est supprimée et les palourdes sont laissées ainsi pendant une 1/2 heure. Un choc brutal est ensuite réalisé en remplaçant l'eau du cristallisoir par de l'eau de mer filtrée à 14-15°C ; puis une nouvelle circulation d'eau chaude est assurée. En général, lorsque les palourdes sont bien mûres, elles répondent dès la première stimulation ou à la deuxième. Pour réaliser de bons élevages, il n'est pas conseillé de prolonger la stimulation au-delà, car les larves que l'on obtient sont alors moins viables et les géniteurs supportent mal ces variations répétées de température.

Les individus qui émettent des gamètes sont isolés dans de petits récipients contenant de l'eau de mer filtrée. Quelques gouttes de sperme sont additionnées aux ovocytes pour réaliser la fécondation. Les oeufs sont filtrés



sur un tamis de 40  $\mu$  et transférés dans des cristallisoirs de 10 litres ou dans des bacs en polyéthylène. Au bout de 48 heures, les larves véligères sont formées et pourvues d'une coquille à charnière droite, d'où leur nom de larves D par analogie avec le D majuscule. Elles sont à nouveau filtrées sur un tamis de 40  $\mu$  de vide de maille. L'eau de mer des élevages est ainsi renouvelée tous les jours pendant la première semaine et ensuite tous les deux jours jusqu'à la métamorphose des larves. A chaque renouvellement d'eau les larves sont nourries avec une suspension d'algues monocellulaires (de 20 000 à 40 000 cellules/ml d'eau d'élevage en fonction de la taille des larves).

Le dénombrement des oeufs ou des larves est assuré en homogénéisant l'élevage dans une éprouvette d'un litre et en y prélevant 10 échantillons de 0,1 ml. Tous les oeufs ou larves de ces prélèvements sont comptés sous microscope à faible grossissement.

Pour étudier la croissance des larves, un échantillon est prélevé au moment de chaque filtration. Il est examiné et photographié sur une lame creuse au microscope. Les larves sont mesurées sur ces photographies à l'aide d'un plan film transparent d'un micromètre objet photographié à la même échelle. Une seule mesure est effectuée sur les larves : celle de la plus grande longueur de la coquille dans l'axe antéro-postérieur.

#### *4.1.2. Mise au point de nouvelles techniques*

##### *4.1.2.1. Conditionnement des géniteurs*

Le conditionnement des géniteurs n'avait jamais été réalisé dans le laboratoire. Tous les élevages étaient effectués à partir de géniteurs prélevés dans la nature pendant leur période de maturité. L'émission des gamètes des palourdes a lieu dans la nature de fin juin à début septembre. Cette période de 2 ou 3 mois environ ayant été jugée trop courte pour réaliser les différentes expériences de croisement et les prélèvements pour l'étude caryologique, une méthode de conditionnement hors saison des géniteurs a été recherchée.



Avant cette présente étude, la palourde européenne, contrairement à l'espèce japonaise, était réputée difficile à conditionner. En 1974, LUCAIN et MARTIN avaient tenté sans succès son conditionnement en circuit ouvert et fermé. Pourtant en Angleterre et en Irlande il a déjà été réalisé (PARTRIDGE, 1977).

Ce sont LOOSANOFF et DAVIS (1963) qui ont jeté les bases du conditionnement hors saison des géniteurs. Le principe repose sur le fait que la gamétogénèse est fonction de la température et de la nourriture. Suivant les saisons, les démarches sont différentes : - en hiver et au printemps, les animaux prélevés dans la nature subissent une augmentation plus ou moins lente de la température jusqu'au niveau désiré. Ainsi on déclenche l'apparition de pontes précoces en diminuant la longueur de l'arrêt hivernal.

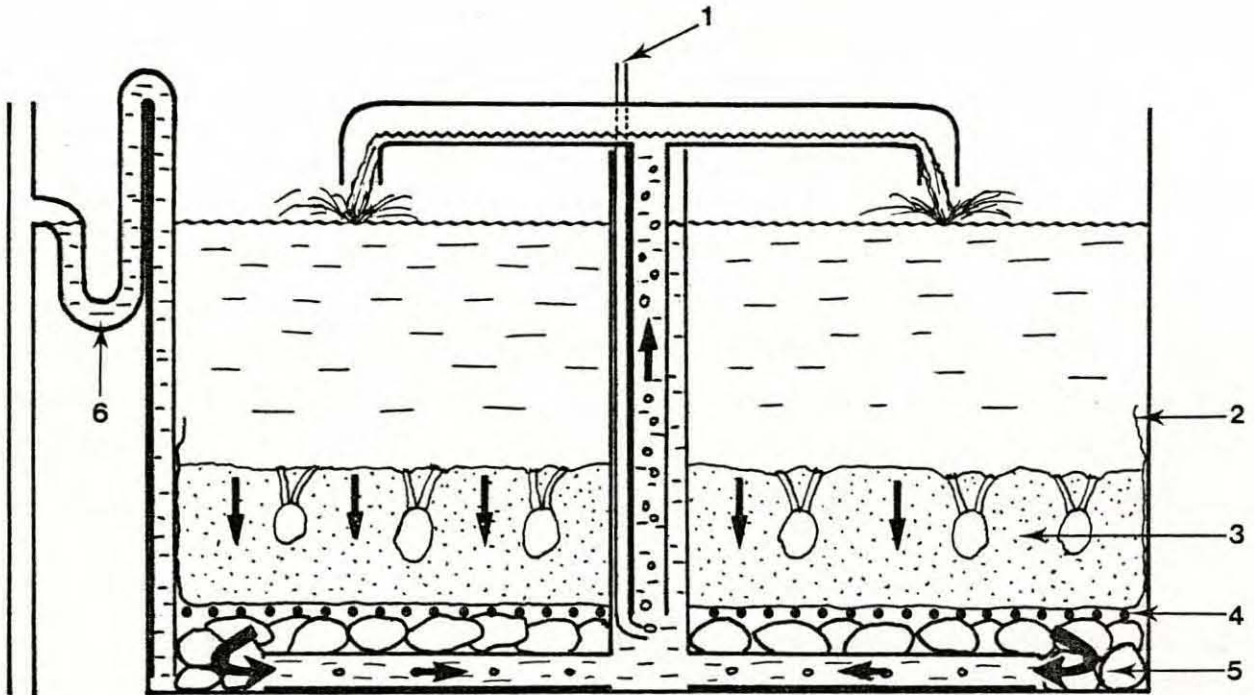
- pour obtenir des pontes en automne et au début de l'hiver, il faut à l'inverse ralentir le développement des gonades en prélevant les animaux avant le début du frai naturel et en les conservant dans des eaux à basse température.

En appliquant ce principe, GIMAZANE (1971) a réalisé le conditionnement de *Cardium edule* en montrant que la température avait une double influence sur la reprise du cycle sexuel et sur la cinétique de la gamétogénèse. Une période réfractaire a été mise en évidence pendant laquelle la température ne peut déclencher la reprise du cycle sexuel.

Tenant compte de ces renseignements bibliographiques, un dispositif expérimental en circuit fermé permettant le conditionnement de *Ruditapes decussatus* a été recherché.

#### Premier dispositif expérimental

Cette espèce étant réputée difficile à conditionner, toutes les précautions ont été prises pour placer les palourdes dans des conditions proches du milieu naturel et pour éviter les traumatismes dus à des élévations brutales.



- 1 - Air comprimé
- 2 - Filet à plancton
- 3 - Sédiment
- 4 - Grillage en plastique
- 5 - Galets
- 6 - Système de trop plein et de vidange

Fig. 39 - Dispositif expérimental utilisé pour le conditionnement de *Ruditapes decussatus*



de la température. Le premier dispositif expérimental, réalisé en décembre 1976, est constitué d'un aquarium de 200 litres (figure 39) dont le substrat sert de filtre. Une arrivée d'air comprimé assure d'une part une bonne circulation de l'eau (5 à 8 litres/mn) qui traverse en permanence le sédiment dans lequel sont enfouies les palourdes, et d'autre part, la saturation du milieu en oxygène. Un tel dispositif évite l'accumulation des déchets azotés, car la microflore bactérienne située dans le sédiment assure la nitrification de ces éléments, en transformant l'ammoniaque et les nitrites en nitrates. Pour limiter la concentration de ces derniers dans le milieu, des macrophytes sont placées dans l'aquarium (Entéromorphes, Ectocarpales...) qui est continuellement éclairé par des tubes Sylvania Grolux. Afin d'élever graduellement la température de l'eau, un système de thermostatation a été installé comprenant deux résistances électriques de 200 W et un serpentin de réfrigération tapissant une des parois de l'aquarium. La nourriture qui est distribuée en discontinu, est constituée uniquement de phytoplancton (*Dunaliella primolecta* et *Monochrysis lutheri*).

Deux lots de 18 palourdes de 3 à 4 cm de longueur, prélevées dans la nature à Tibidy et à l'anse du Roz (rade de Brest), ont été placés le 15 décembre 1975 dans ce dispositif expérimental à une température de 10°C. Cette dernière a été élevée graduellement à raison de 2°C par semaine jusqu'à 20°C. La nourriture était distribuée une fois par jour pendant les cinq premières semaines et deux fois par jour ensuite. A chaque distribution était fourni un mélange de 3 litres de *Monochrysis* et 3 litres de *Dunaliella* de concentration moyenne :  $5 \cdot 10^5$  cellules/ml.

Les résultats de cette première expérience sont réunis dans le tableau 37.

Seulement 3 palourdes de la population de l'anse du Roz (2 femelles et 1 mâle) et une palourde de Tibidy (1 mâle) ont émis leurs gamètes après une stimulation thermique prolongée. Mais les produits génitaux obtenus n'étaient pas complètement mûrs ; les oeufs n'étaient pas bien sphériques et les larves furent, pour la plupart, anormales. L'élevage a dû être abandonné au bout de 48 heures. Par cette stimulation prolongée, nous avons certainement obtenu la réponse d'animaux dont les gamètes paraissaient mûres à l'observation microscopique, mais dont la maturité physiologique n'était pas atteinte.



TABLEAU 37

Nombre de semaines	T°C	Mortalité cumulée	Contrôles effectués sur 2 palourdes sacrifiées		
			Croissance moyenne en longueur (cm)	Croissance moyenne en poids (g)	Stade de maturité *
1	10	0			
2	12	0			
3	14	0			
4	16	0			
5	18	0			
6	20	0			
7	20	0	0,10	0,50	A
8	20	1			
9	20	1			
10	20	3			
11	20	3			
12	20	4	0,15	1,50	B
13	20	4			
14	20	4			
15	20	4			
16	20	4			
17	20	4			
18	20	4	0,25	2,60	C

\* Les stades de maturité ont été identifiés selon "l'échelle pratique" de LUCAS (1965) :

Stade A : sexe indéterminable

Stade B : sexe déterminable par grattage de la glande et examen microscopique de frottis

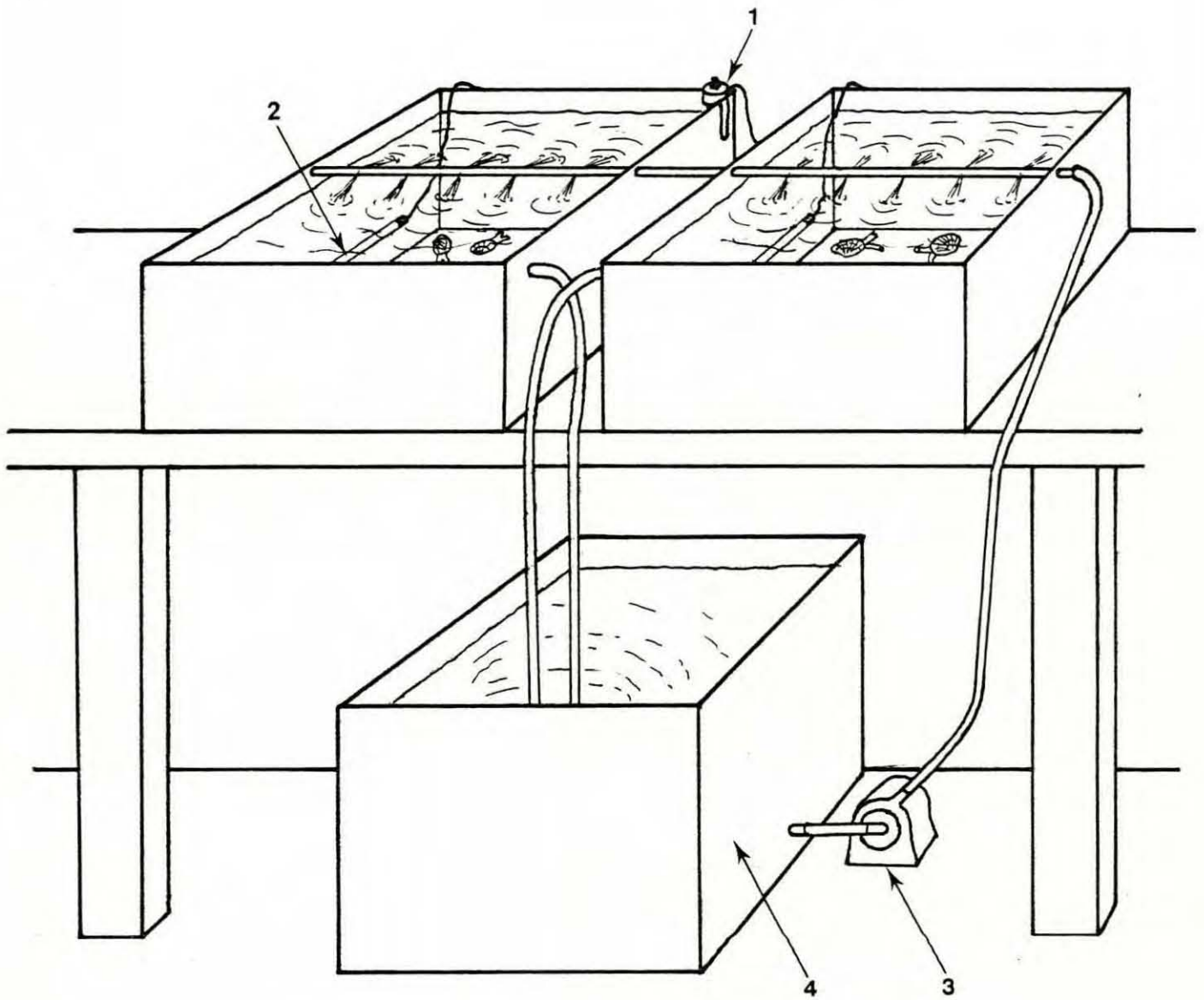
Stade C : produits sexuels abondants

Cette première expérience de conditionnement de *R. decussatus* a permis de prouver qu'il est possible expérimentalement, dans un système en circuit fermé, de provoquer hors saison le déroulement du cycle sexuel. Mais la méthode employée est longue puisqu'il faut plus de 4 mois pour obtenir des animaux sexuellement mûrs, alors que pour l'espèce japonaise quatre à cinq semaines suffisent.

#### Deuxième dispositif expérimental

Pour diminuer le temps de conditionnement, nous avons tenté d'une part de remplacer la lente augmentation de la température par une variation brutale, ce qui permettait de gagner 6 semaines sur le protocole expérimental précédent, et d'autre part de supprimer le sédiment pour limiter les pertes de nourriture.

Aussi le nouveau dispositif de conditionnement (figure 40), mis en service le 28/10/1977, a été réalisé de manière à amener à maturité les palourdes des deux espèces étudiées. Ce dispositif comprend deux bacs de 40 litres où les palourdes sont disposées sur le fond, et, en contrebas, un bac de réserve de 80 litres. L'eau de ce dernier est pompée continuellement afin d'alimenter les bacs supérieurs qui restent à niveau constant grâce à un système de trop plein renvoyant l'eau dans le bac de réserve. Le débit de la pompe est de 1 litre par minute et par bac. Bien qu'étant dans des récipients de dimensions modestes, les palourdes vivent en fait dans un circuit fermé, comprenant 160 litres d'eau de mer. La température de celle-ci est constamment maintenue à 20°C. En début d'expérience, les palourdes sont placées directement dans cette eau, quelle que soit la température du milieu dans lequel elles ont été prélevées (soit une augmentation brutale de 10°C dans la majorité des cas).



- 1 - Thermostat
- 2 - Résistance
- 3 - Pompe
- 4 - Réserve d'eau de mer

Fig. 40 - Dispositif expérimental utilisé pour le conditionnement de *Ruditapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum*



Ce système de conditionnement ne comporte pas que des avantages ; l'absence de filtration par le sédiment nécessite un changement hebdomadaire de l'eau, car les taux de nitrite et d'ammoniaque deviennent rapidement très élevés. Pour limiter l'accumulation des déchets organiques dans le fond du bac, ceux-ci doivent être éliminés quotidiennement pendant toute la durée de l'expérience.

La première expérience avec ce nouveau dispositif a débuté le 28/10/1977. Une quarantaine de palourdes européennes, entre 2,5 cm et 3,5 cm de longueur, de la population du Douron, conservées au laboratoire en chambre froide (10°C) depuis le mois d'avril de la même année, ont été réparties dans les deux bacs du système de conditionnement. Toutes ces palourdes étaient au stade de repos sexuel (stade A). 6 litres d'un mélange de *Phaeodactylum* et *Dunaliella* ou *Phaeodactylum* et *Monochrysis* étaient distribués 2 fois par jour. Les résultats ont été très rapides et de ce fait aucun prélèvement n'a été effectué pour suivre la maturation des gonades. Au bout d'une dizaine de jours, un petit anneau de croissance était déjà visible. Le 24 novembre, soit 27 jours après le début de l'expérience, l'émission des gamètes de 6 mâles et 3 femelles était obtenue après une brève stimulation thermique de 10 individus. Le 25 novembre, sur vingt palourdes stimulées, 9 mâles et 11 femelles ont émis leurs gamètes.

Ce dispositif a permis ensuite de conditionner tous les 30 à 40 jours des lots de palourdes européennes et japonaises avec de rares mortalités. A l'issue de l'un des conditionnements, après que l'émission des gamètes ait été obtenue, les mêmes lots de *Ruditapes decussatus* et *R. philippinarum* ont été replacés dans le dispositif de conditionnement. Seules les palourdes européennes (Tibidy et étang de Thau) ont repris leur gamétogénèse, les palourdes japonaises n'ont pas répondu à cette nouvelle stimulation.

### Conclusion

Le conditionnement hors saison des géniteurs de *Ruditapes decussatus* et *R. philippinarum* est réalisable au laboratoire en toute période de l'année, dans des systèmes en circuit fermé. La palourde européenne qui, avant cette étude, était réputée difficile à conditionner, s'est avérée au contraire aussi facile à conditionner que l'espèce japonaise. Le choix des animaux est primordial pour une telle opération, leur taille ne doit pas excéder 4 centimètres de longueur.

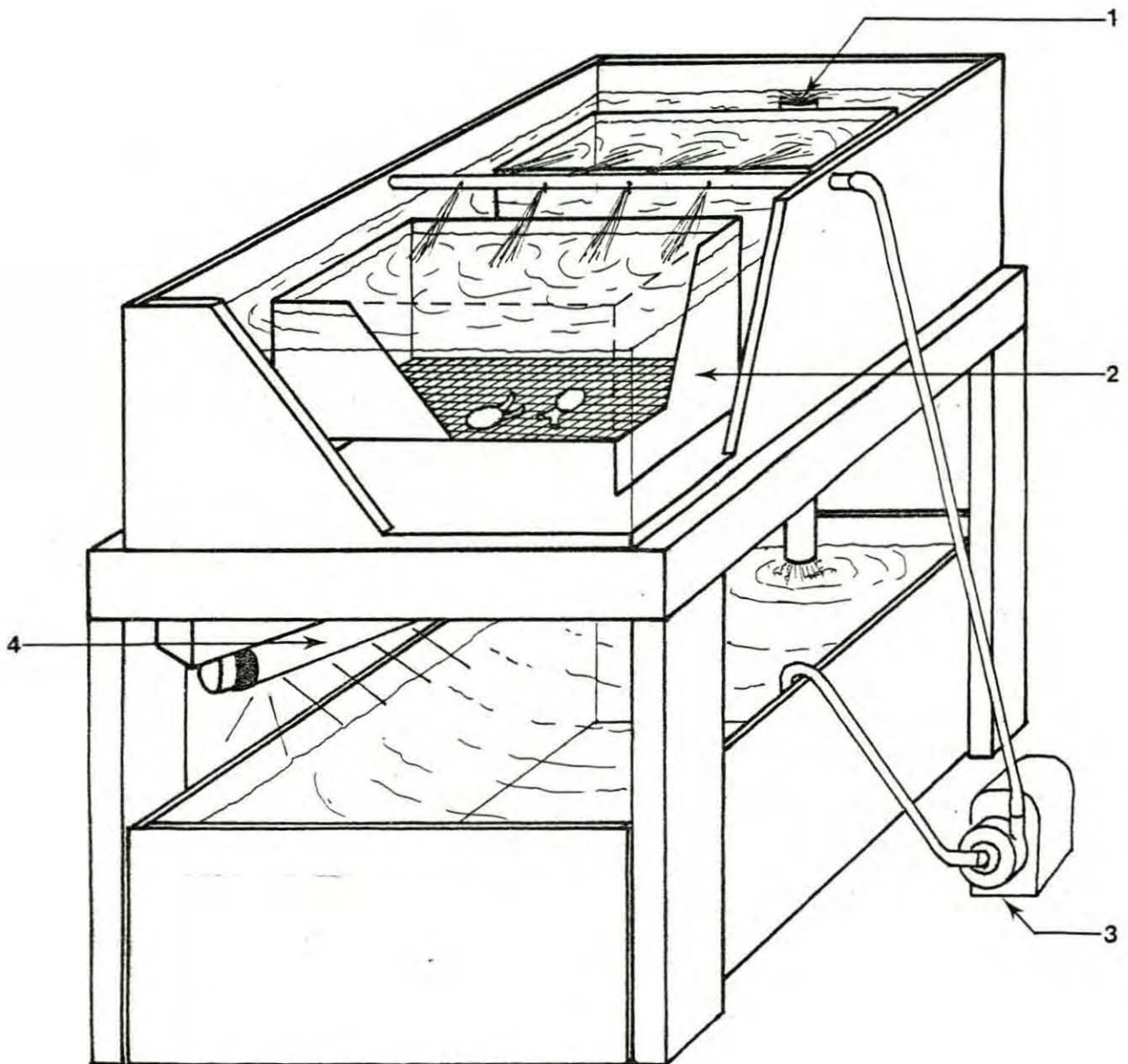
La méthode de conditionnement peut certainement être perfectionnée :

- d'une part en améliorant la qualité des algues fournies. Nos connaissances dans ce domaine sont encore limitées, mais il semble que certaines algues soient susceptibles de favoriser la croissance et d'autres la maturation.
- d'autre part en améliorant le deuxième dispositif de conditionnement qui nécessite trop de soins. Actuellement, afin de limiter les changements d'eau, une légère modification de ce dispositif est à l'étude. La réserve d'eau de mer a été aménagée avec un système de filtre sur sédiment pour limiter la concentration des nitrites et de l'ammoniaque dans le milieu.

#### 4.1.2.2. Elevage des larves et postlarves

Habituellement au laboratoire, les larves sont élevées jusqu'à la métamorphose dans le même récipient et rarement conservées au-delà de ce stade. Au cours de cette étude un nouveau dispositif a été mis en place. Il est constitué de deux bacs de 40 litres superposés (figure 41). Le bac supérieur contient deux récipients rectangulaires à fond en toile de 100 microns, dans lesquels se trouvent les jeunes palourdes. La circulation de l'eau en circuit fermé est assurée par une pompe qui prélève l'eau dans le bac inférieur et la déverse dans les récipients qui contiennent les palourdes. Dans un tel dispositif, les larves peuvent être placées 8 à 10 jours après leur naissance. La métamorphose survient plus rapidement que dans les bacs classiques sans circulation d'eau. L'élevage du jeune naissain peut se poursuivre jusqu'à une taille de 1 cm dans le même dispositif avec des taux de croissance satisfaisants.

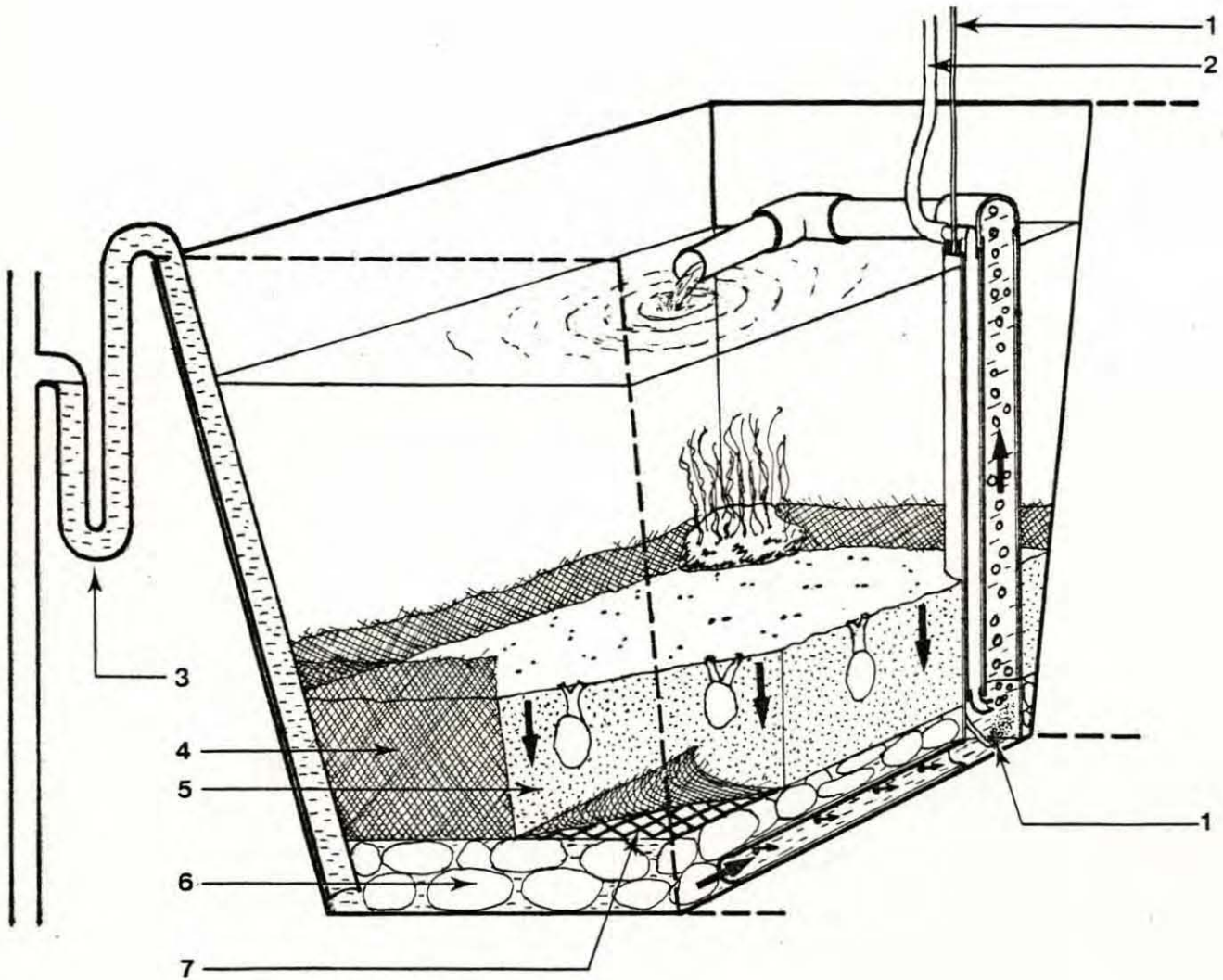




- 1 - Surverse
- 2 - Récipient à fond en toile  
( 0,1 à 1 mm de vide de maille )
- 3 - Pompe
- 4 - Tube fluorescent

Fig. 41 - Dispositif expérimental utilisé pour  
l'élevage des larves et du jeune naissain





- 1 - Algues phytoplanctoniques distribuées en continu par l'intermédiaire d'une pompe péristaltique
- 2 - Air comprimé
- 3 - Système de trop plein et de vidange
- 4 - Filet à plancton ( 1 mm de vide de maille )
- 5 - Sédiment calibré ( entre 1 et 5 mm )
- 6 - Galets
- 7 - Grillage en plastique

Fig. 42 - Dispositif expérimental utilisé pour l'élevage du naissain

Pour conserver ce jeune naissain au laboratoire, avec un minimum d'entretien et dans de bonnes conditions physico-chimiques, des bacs de 80 litres à circulation d'eau en circuit fermé ont été mis au point (figure 42). Ces dispositifs sont du même type que celui de l'aquarium de la figure 39, mais ici le sédiment est calibré (entre 1 et 5 mm) et la nourriture est distribuée en continu au moyen d'une pompe péristaltique. L'eau est maintenue à 20°C. Un système de trop plein assure un niveau constant à l'intérieur des bacs et permet leur vidange.

#### 4.2. CROISEMENTS INTRASPECIFIQUES

Au cours de cette étude de nombreux croisements intraspécifiques ont été réalisés chez les deux espèces étudiées ; mais tous les résultats ne seront pas commentés dans ce présent travail. Ainsi pour l'étude de la croissance larvaire et postlarvaire, seuls seront analysés les élevages qui ont bénéficié des meilleures conditions d'expérimentation.

##### 4.2.1. Elevages de *Ruditapes decussatus*

De nombreux facteurs, tels que la température, la salinité, la densité larvaire, la nutrition... ont une incidence sur le temps qui sépare chacun des stades de la vie larvaire illustré dans la planche XI.

Les ovules, au moment de leur émission, sont translucides et ont un diamètre de 60 à 70  $\mu$  (planche XI, A). A 20°C, la longueur moyenne des larves D de 48 heures est le plus souvent inférieure à 100  $\mu$  (planche XI, B,C). Les larves pédivéligères apparaissent entre le 8<sup>e</sup> et le 16<sup>e</sup> jour (planche XI, E).

La métamorphose est assez longue chez les palourdes ; entre le stade pédivéligère et la disparition complète du velum il faut 7 à 15 jours.



#### 4.2.1.1. Taux de fécondation

Le 27/3/78, divers croisements entre des populations de *Ruditapes decussatus* et *R. philippinarum* ont été effectués afin de calculer les pourcentages de fécondation. Pour *R. decussatus*, nous disposions d'une vingtaine de palourdes conditionnées des populations de Tibidy et de l'étang de Thau. Le pourcentage d'oeufs en division deux heures après la fécondation est supérieur à 99 % dans les croisements intra-population :

♀ x ♂ de Tibidy

♀ x ♂ de l'étang de Thau

Il est seulement de 80 % dans le croisement inter-population :

♂ Thau x ♀ Tibidy

Pour le croisement inverse ♀ Thau x ♂ Tibidy, ce pourcentage n'a pu être déterminé avec sûreté, car une faible proportion des ovules des palourdes de l'étang de Thau, mal isolée du sperme des mâles de la même population, présentait déjà un clivage au moment de la fécondation expérimentale.

Une telle expérience mériterait d'être renouvelée car si le taux de fécondation est réellement inférieur dans le cas de l'hybridation entre ces deux populations, cela signifierait qu'il existe entre ces dernières un début d'isolement reproductif. L'éloignement géographique pourrait facilement expliquer un tel phénomène.

#### 4.2.1.2. Effet de la densité larvaire

La courbe 1 de la figure 43 nous montre la croissance larvaire d'un élevage effectué le 21/9/77 à partir de géniteurs de la population de Tibidy.



Fig. 43 : Croissance larvaire  
de *R. decussatus*

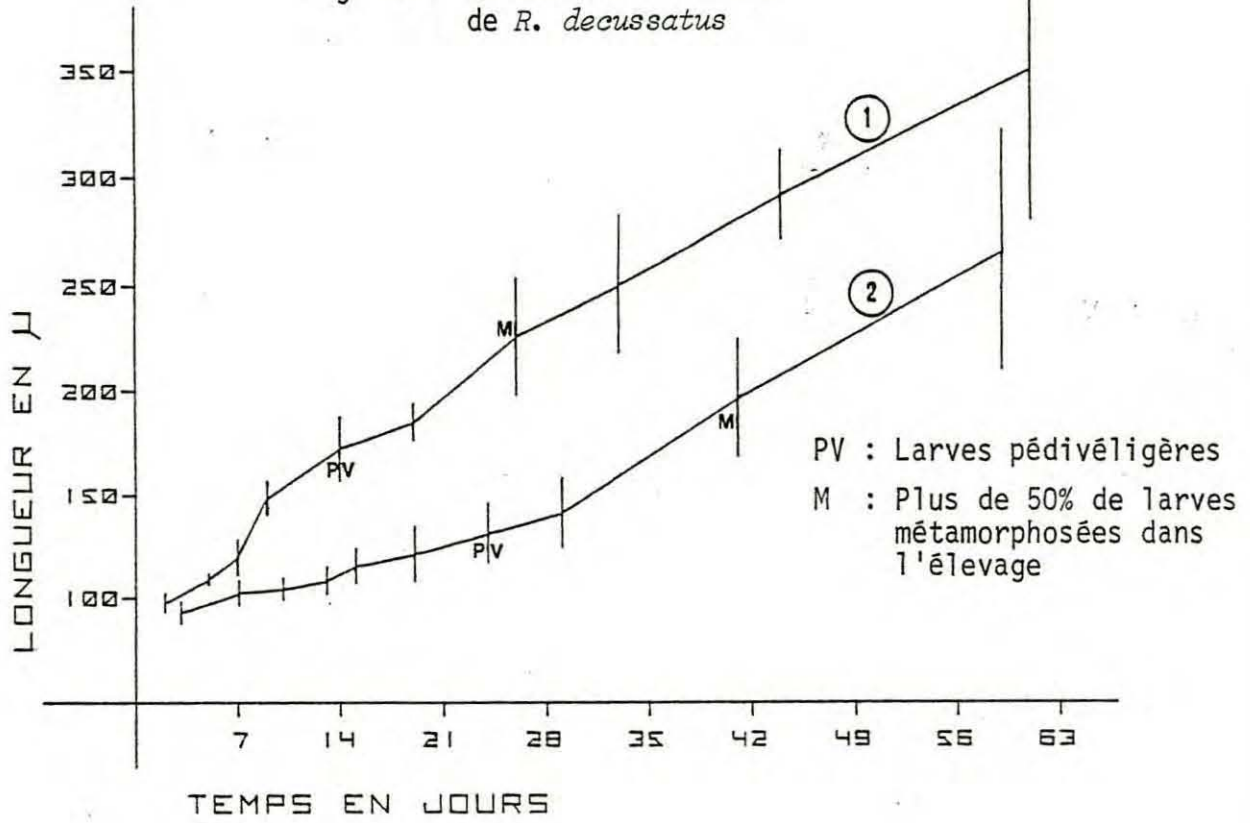
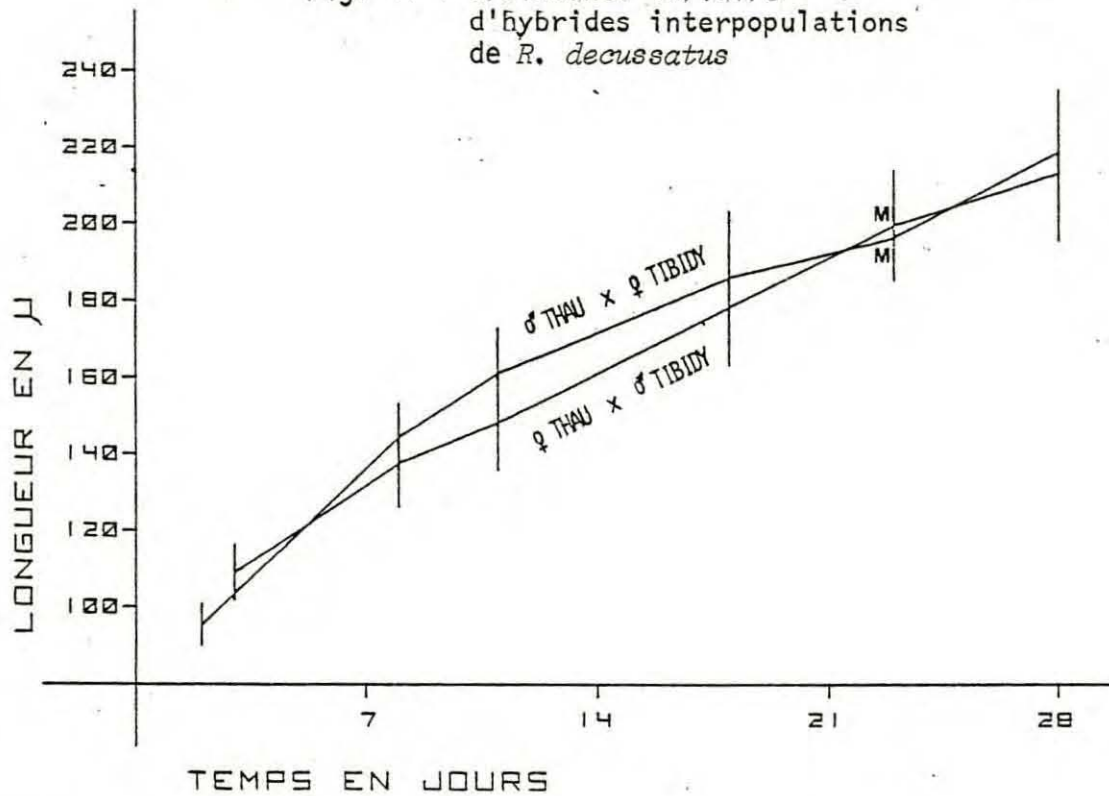
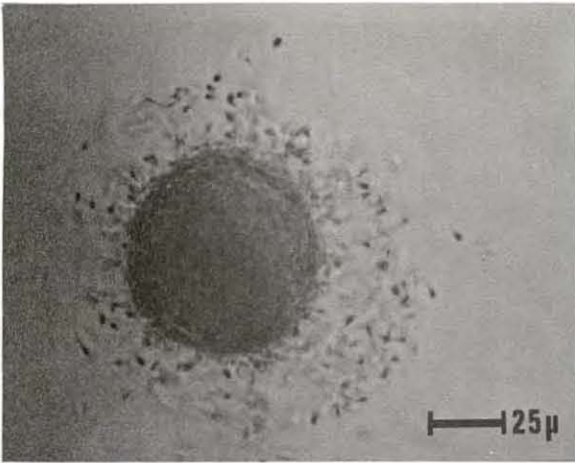


Fig. 44 : Croissance larvaire  
d'hybrides interpopulations  
de *R. decussatus*

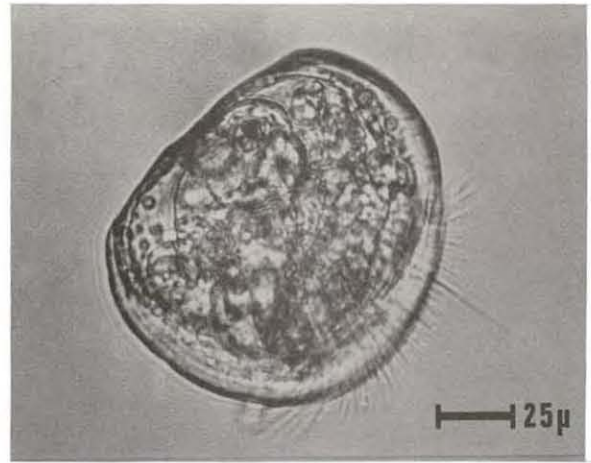


# PLANCHE XI

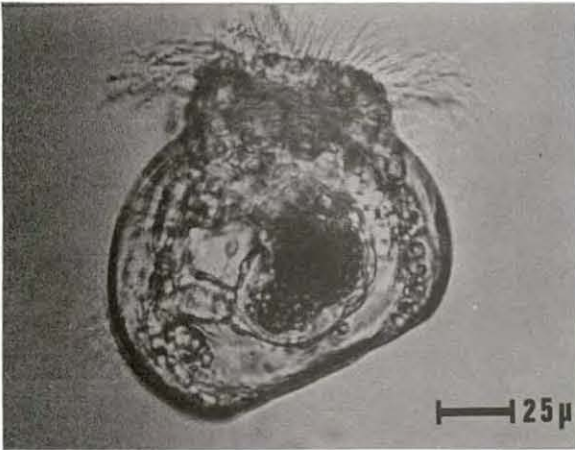
*RUDITAPES DECUSSATUS*



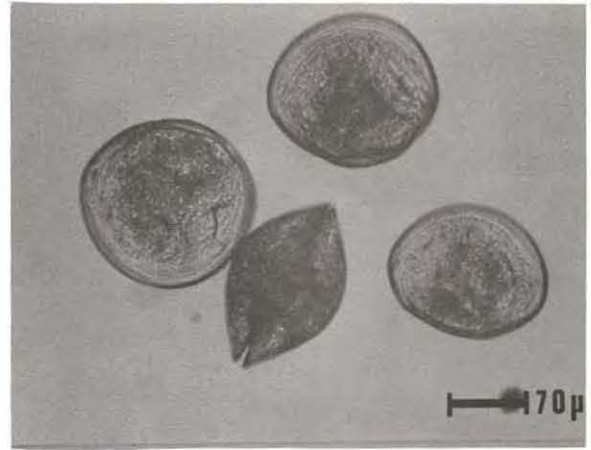
A - Fécondation



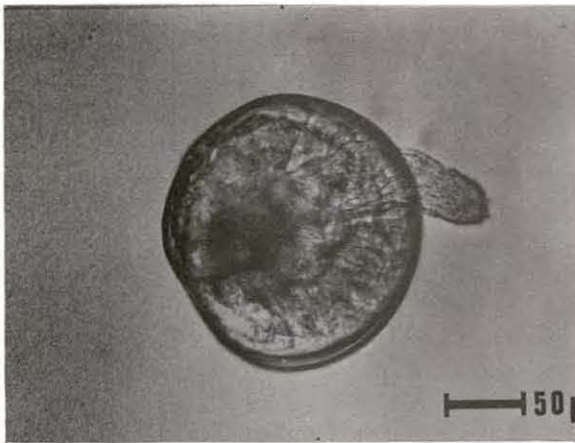
B - Larve D de 48 heures



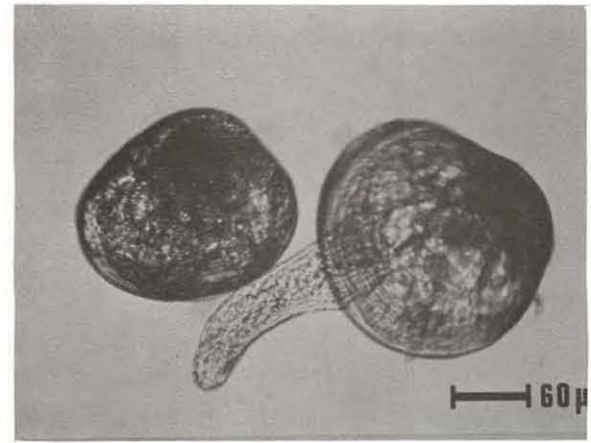
C - Larve D de 48 heures



D - Larve véligère de 9 jours



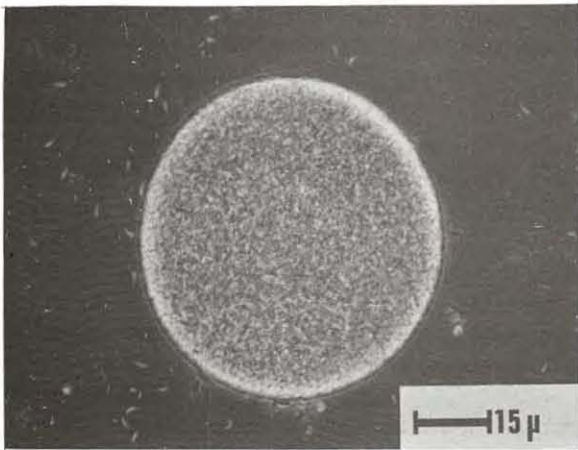
E - Larve pédivéligère de 14 jours



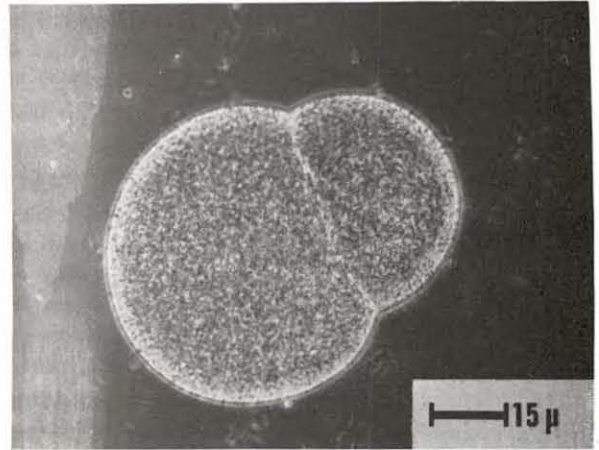
F - Larve de 18 jours en métamorphose

# PLANCHE XII

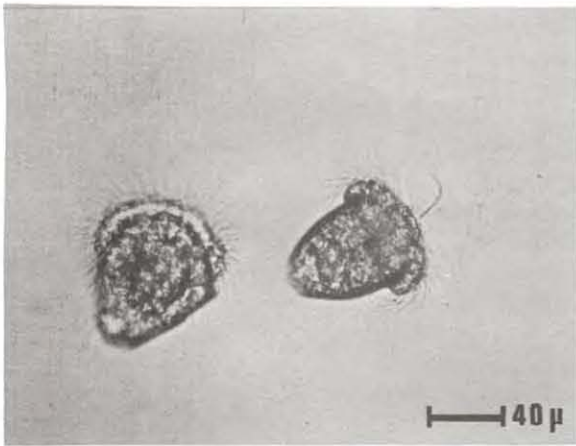
## *RUDITAPES PHILIPPINARUM*



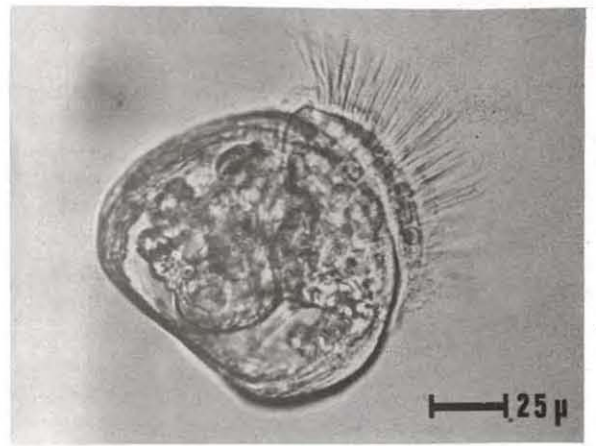
A - Fécondation



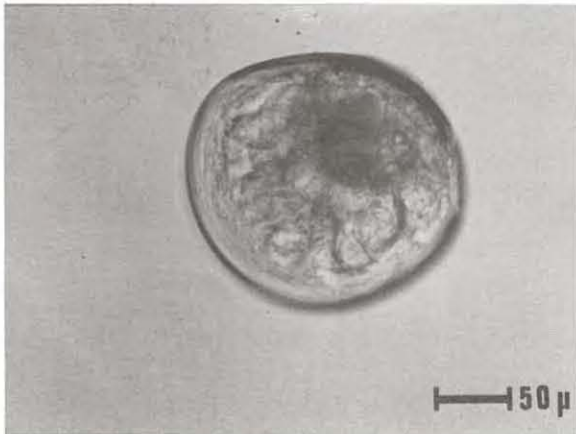
B - Première division (+ 1 heure)



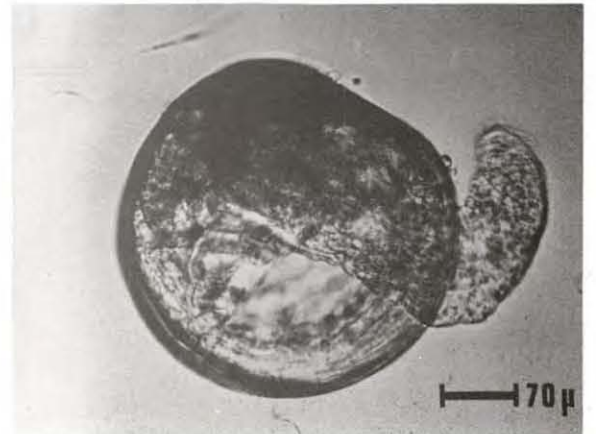
C - Larve trochophore de 24 heures



D - Larve D de 48 heures



E - Larve véligère de 14 jours



F - Postlarve de 30 jours



La densité de larves D au deuxième jour était seulement de 3 000 larves par litre. Le 25/11/77, un deuxième élevage (courbe 2, figure 43) a été effectué à partir de géniteurs de la population du Douron ; la densité larvaire a été limitée au deuxième jour à 35 000 larves par litre. Ces deux élevages ont bénéficié des mêmes conditions de température (température du laboratoire : 18 à 20°C) et de nutrition. La différence de densité larvaire se répercute sur le taux de croissance. Dans le premier cas, la métamorphose est obtenue au bout de 26 jours, alors que la longueur moyenne des larves est de 226  $\mu$ . Dans le deuxième élevage, la métamorphose n'est apparue que 41 jours après la fécondation pour une longueur moyenne de 196  $\mu$ . La mortalité larvaire est beaucoup plus importante dans ce dernier cas, il ne reste que 3 000 postlarves par litre après la phase critique de la métamorphose, soit un rendement inférieur à 1 %. Par contre, dans le premier élevage, 40 % des larves se sont métamorphosées.

#### 4.2.1.3. Effet de la température et de la salinité

Au cours de ce présent travail, l'incidence de ces paramètres sur la vie larvaire n'a malheureusement pu être étudié. Si l'on se réfère aux récents travaux de PARTRIDGE (1977) la croissance et la survie larvaire seraient maximales entre 25° et 28°C. Cet auteur obtient, à partir d'élevages de 2 000 larves D par litre mesurant 94  $\mu$ , des larves de 8 jours mesurant plus de 200  $\mu$  pour des salinités comprises entre 25‰ et 35‰ et des températures entre 25 et 30°C. Dans notre expérience du 21/9/77, pour une concentration larvaire à peu près équivalente mais pour une température de 18-20°C, les larves ne font que 150  $\mu$  au 9<sup>e</sup> jour. Cette taille se situe bien entre les valeurs trouvées par PARTRIDGE pour 17°C et 22°C, respectivement 130  $\mu$  et 180  $\mu$ . Les expériences de cet auteur ont été effectuées avec des palourdes d'Irlande ; il ne semble pas qu'il y ait de grandes différences de tolérance thermique entre ces palourdes situées à la limite nord de l'extension géographique de l'espèce et les palourdes des étangs méditerranéens si l'on se réfère aux travaux de GALLOIS (1973), GUELORGET et MICHEL (1976).

Par contre, pour la salinité, les seuils de tolérance varient certainement beaucoup plus entre les populations. PARTRIDGE (1977) a montré que les larves de palourdes d'Irlande ont un taux de survie maximum entre 32 et 35 ‰. GUELORGET et MICHEL (1976) signalent que durant les étés chauds, les palourdes de l'étang du Prévost (Méditerranée) vivent à des salinités de 40 ‰ ; le taux de survie des larves de cette région est certainement différent. Dans la rade de Brest, au fond des estuaires comme celui de l'Aulne, la dessalure n'est pas négligeable et pourtant de nombreuses populations de palourdes y vivent.

Une expérience effectuée dans le cadre de cette étude a montré que des adultes de plusieurs populations naturelles transposés dans une zone où la dessalure est importante en hiver ( $S < 10$  ‰) supportent différemment ce changement de milieu. Ce sont les populations qui vivent dans le fond des estuaires qui ont le mieux résisté à cette transplantation.

#### 4.2.1.4. Hybridation inter-populations

Les croisements effectués le 27/3/78 entre les populations de Tibidy et de l'étang de Thau ont été conservés jusqu'à la métamorphose. L'élevage des larves a été effectué à 20°C avec une densité de 20 000 larves par litre. Les courbes de croissance représentées dans la figure 44 ne font apparaître aucune différence significative entre les deux croisements :

♂ Tibidy × ♀ Thau

♀ Tibidy × ♂ Thau

La métamorphose a été obtenue au bout de 23 jours pour des tailles voisines de 200 µ, aussi bien dans les croisements inter-populations que dans les croisements intra-populations. Au niveau larvaire, il ne se manifeste donc aucune vigueur hybride.



#### 4.2.2. Elevages de *Ruditapes philippinarum*

Le diamètre des ovules de *R. philippinarum* est compris entre 60 et 70  $\mu$  comme ceux de *R. decussatus*, mais contrairement à ceux-ci, ils sont blanchâtres (planche XII, A). La longueur moyenne des larves D de 48 heures qui est, à 20°C, égale ou supérieure à 100  $\mu$  chez *R. philippinarum* et comprise entre 90 et 95  $\mu$  chez *R. decussatus* (planche XII, D) constitue une autre différence caractéristique. La durée de la métamorphose chez *R. philippinarum* dépend surtout, comme nous le verrons ci-après, de la température (planche XII, F).

##### 4.2.2.1. Taux de fécondation

Le pourcentage d'oeufs en division deux heures après la fécondation est supérieur à 99 % dans les croisements intra-populations. L'origine parentale des populations de Barfleur 75 et de Barfleur 76 étant la même, aucune différence n'est notée entre les croisements intra et inter-populations.

##### 4.2.2.2. Effet de la température

Le 21/9/77, deux élevages ont été réalisés à partir de géniteurs de la population de Barfleur 75. La densité larvaire a été limitée au deuxième jour à 3 000 larves par litre dans le premier élevage (figure 45, courbe 1), et à 10 000 larves par litre dans le deuxième (figure 45, courbe 2). Au départ ces élevages ont bénéficié des mêmes conditions de nutrition et de température (température du laboratoire : 18-20°C).

Durant les 30 premiers jours de l'expérience, l'élevage possédant la plus faible densité larvaire a eu un taux de croissance légèrement supérieur.



Fig. 45 : Croissance larvaire  
de *R. philippinarum*

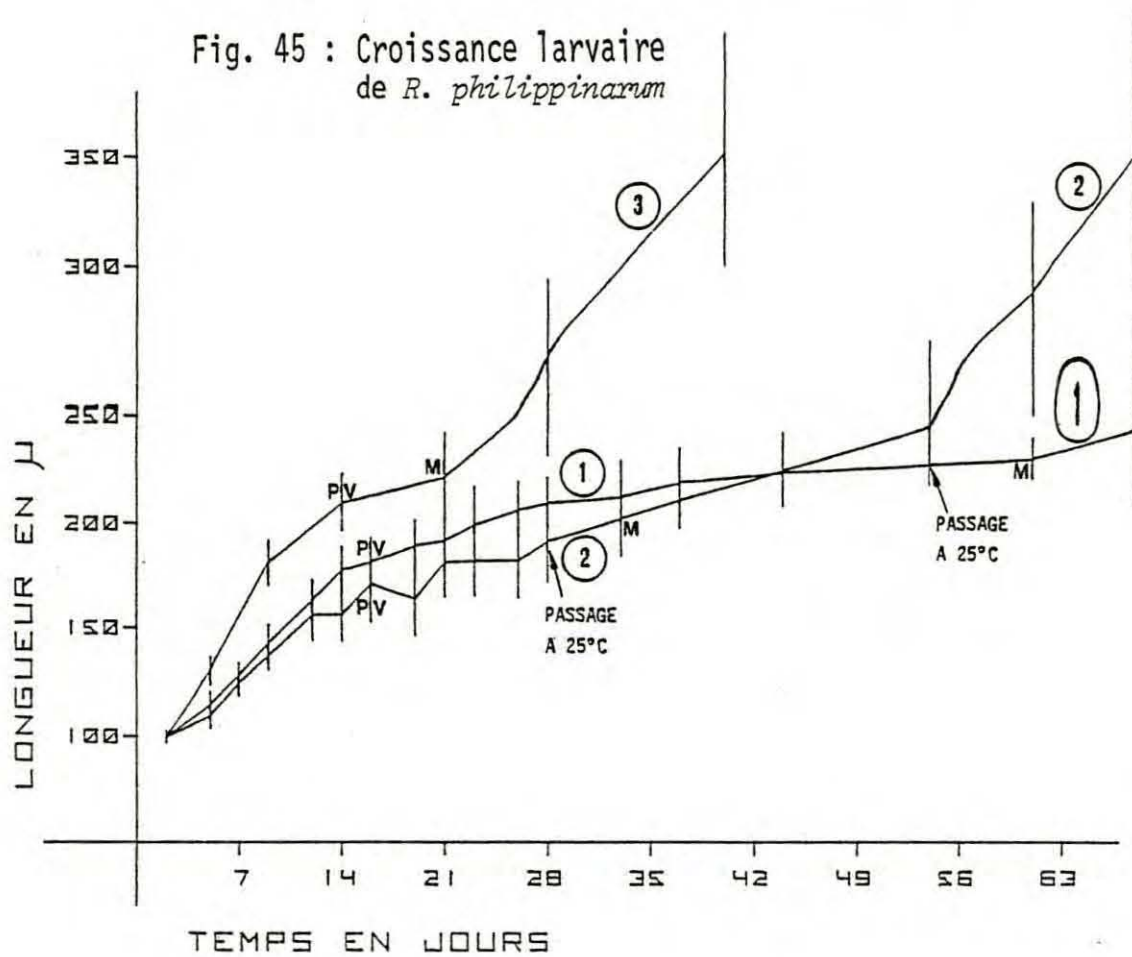
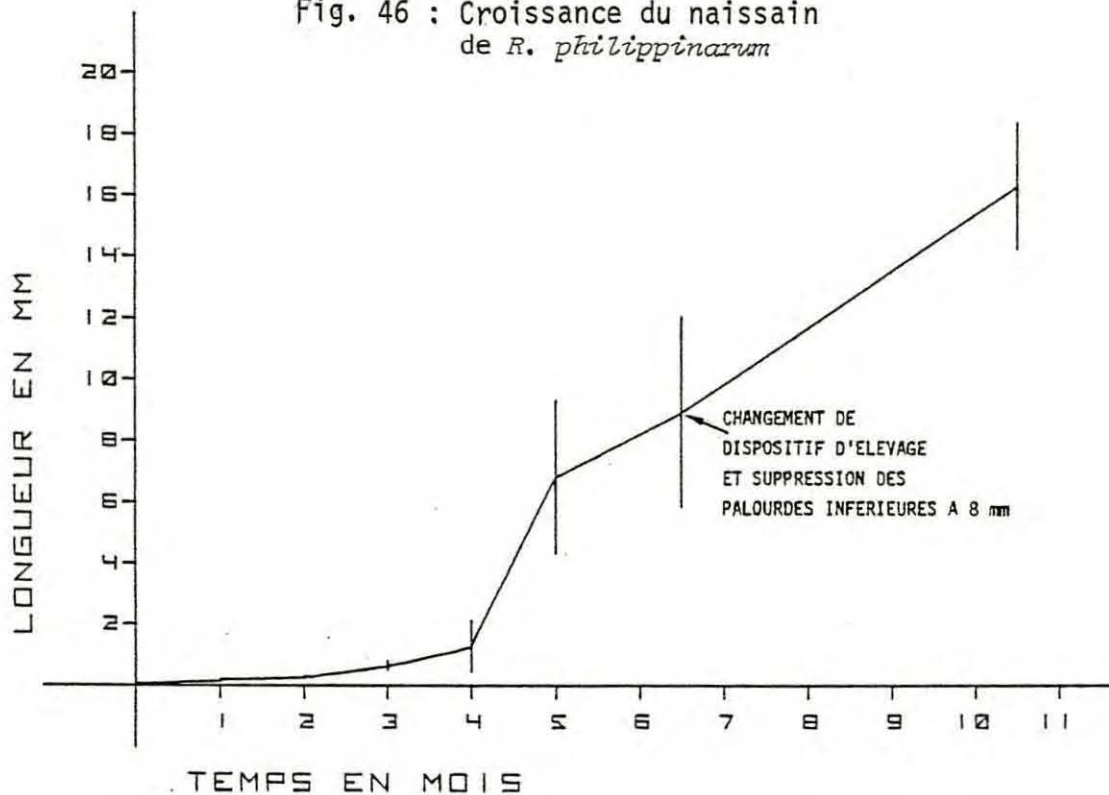


Fig. 46 : Croissance du naissain  
de *R. philippinarum*



Après l'apparition des larves pédivéligères, le 16<sup>e</sup> jour dans les deux élevages, les taux de croissance se sont considérablement affaiblis. Le 28<sup>e</sup> jour, ne notant pas plus de 1 % de larves métamorphosées alors qu'elles l'étaient toutes dans l'élevage de *R. decussatus* mené en parallèle, la température de l'élevage à forte densité larvaire a été montée à 25°C. Cinq jours plus tard, plus de 50 % des larves étaient métamorphosées et le taux de croissance augmentait de nouveau. Le premier élevage, conservé à la température du laboratoire jusqu'au 54<sup>e</sup> jour, ne présentait à cette date, pas plus de 5 % de larves métamorphosées. La température du milieu était alors portée à 25°C et sept jours plus tard l'élevage comprenait plus de 80 % de postlarves. Il semble d'après ces expériences que, pour *R. philippinarum*, il existe un seuil de température situé entre 18 et 25°C, au-dessous duquel la phase critique de la métamorphose se bloque ou s'effectue très lentement.

Une telle différence physiologique au niveau larvaire entre les palourdes européennes et japonaises a d'importantes conséquences. L'implantation sauvage de l'espèce japonaise dans des lieux comme la rade de Brest sera très lente voire même impossible, car les températures estivales de l'eau de mer ne dépassent guère 18 à 20°C. Sa culture ne devrait donc pouvoir se faire que par l'intermédiaire d'écloseries.

A partir du 22/3/78, un élevage de *R. philippinarum* a été entièrement réalisé à 25°C depuis la fécondation jusqu'à la métamorphose, avec une densité de 3 000 larves par litre (figure 45, courbe 3). La croissance est beaucoup plus rapide à cette température ; les larves pédivéligères apparaissent vers le 14<sup>e</sup> jour et l'on observe plus de 50 % de métamorphose le 21<sup>e</sup> jour pour une longueur moyenne de 220  $\mu$ . Au 40<sup>e</sup> jour, les postlarves mesurent déjà 350  $\mu$ .

#### 4.2.2.3. Effet de la salinité

L'incidence de ce paramètre sur la survie et la croissance larvaire n'a pu être étudiée dans le cadre de ce travail, mais les références bibliographiques suffisent à montrer l'intérêt d'une telle étude dans un proche avenir. Selon PHIBBS (1970) les larves de *R. philippinarum* sont capables de survivre et de croître à des salinités variant entre 12 et 32 ‰ avec un maximum de croissance et de survie entre 20 et 28 ‰. Toutes nos expériences et les élevages de l'écloserie de Barfleur sont généralement réalisés à des salinités supérieures au seuil de 32 ‰ donné par cet auteur. Les populations de *R. philippinarum*, comme celles de *R. decussatus*, semblent adaptées différemment aux conditions de salinité.

Il faut tout de même souligner ici la grande résistance de l'ensemble de cette espèce aux basses salinités. Ainsi pour LOOSANOFF et DAVIS (1963) les adultes de *R. philippinarum* sont capables de supporter des salinités proches de 0 ‰ pendant plusieurs jours. Pour OKUBO et OKUBO (1965) le seuil minimum serait de 5,5 ‰. Dans l'expérience que nous avons mentionnée au paragraphe 4.2.1.3. où les populations naturelles de *R. decussatus* ont supportées différemment la transplantation dans une zone à basses salinités hivernales, les *R. philippinarum* dans les mêmes conditions n'ont aucunement souffert de ce transfert. Une expérience complémentaire au laboratoire a montré que les adultes de cette espèce peuvent vivre au moins 15 jours dans une eau de mer à 10 ‰.

#### 4.2.2.4. Elevage du naissain

Les jeunes palourdes de l'élevage du 21/9/78 ont été placées dès leur métamorphose en suspension dans le dispositif expérimental décrit au début de ce chapitre et représenté dans la figure 41. La température du milieu a été maintenue à 25°C.



Jusqu'au 5<sup>e</sup> mois (figure 46) le taux de croissance est régulier, ensuite il diminue du fait de la trop forte densité d'individus. A 6 mois 1/2 ce dispositif expérimental n'étant plus adapté, les palourdes d'une taille supérieure à 8 mm ont été transférées dans le sédiment du dispositif représenté dans la figure 42 (densité de 18 palourdes par 100 cm<sup>2</sup>). Au cours des quatre mois qui ont suivi aucune mortalité n'a été enregistrée. Le taux de croissance, compte tenu de la sélection opérée au départ (suppression des palourdes de taille inférieure à 8 mm), est plus faible que dans le dispositif précédent. Il est difficile au laboratoire d'obtenir la croissance maximum de jeunes Bivalves quand ceux-ci dépassent 1 cm de longueur, les quantités de nourriture nécessaire sont trop importantes.

De cette expérience il faut surtout retenir la grande variabilité de taille que l'on trouve dans l'élevage au 5<sup>e</sup> mois avant toute compétition importante entre les individus et toute sélection. La longueur des palourdes s'échelonne alors entre 2 et 12 mm. Rappelons que l'évaluation de la variabilité phénotypique totale est à la base de tout processus de sélection génétique. L'amélioration génétique d'un caractère n'est possible que si ce caractère présente des différences d'un individu à un autre ou d'une population à une autre (CHEVASSUS, 1976). La variabilité est mesurée par le coefficient de variation :

$$\frac{\text{écart type}}{\text{moyenne}} \times 100$$

Ce paramètre reste sensiblement constant même lorsque la valeur moyenne du caractère mesuré change au cours de la vie de l'animal. Nous constatons que chez les palourdes si l'on se réfère aux valeurs données par CHEVASSUS (1976) la croissance en longueur présente une très grande variabilité puisque le coefficient de variation est égal à 36%. Ceci laisse supposer qu'une amélioration génétique de ce caractère est possible. Mais pour déterminer la bonne stratégie de sélection, il est nécessaire d'effectuer une étude préalable sur des croisements intra et inter-familles, intra et inter-populations selon une méthodologie voisine de celle décrite

par CHEVASSUS (1976) ou de celle employée aux Etats-Unis pour les huîtres par LONGWELL et STILES (1973 a).

#### 4.3. CROISEMENTS INTERSPECIFIQUES

Dans le domaine conchylicole, quelques essais d'hybridations interspécifiques ont déjà été effectués surtout chez les huîtres (DAVIS, 1950) (IMAI et SAKAI, 1961) (MENZEL, 1967). Chez les Vénéridés seule l'hybridation de *Mercenaria mercenaria* et *Mercenaria campechiensis* a été réalisée (LOOSANOFF, 1954) (MENZEL, 1962). Ces deux espèces sont des clams de la côte atlantique des Etats Unis : *M. mercenaria* étant surtout nordique et *M. campechiensis* plus méridionale. Cette dernière espèce est peu pêchée, car hors de l'eau, elle meurt rapidement car elle ne referme pas ses valves. Par contre son taux de croissance est supérieur à celui de *M. mercenaria* d'où l'idée de MENZEL de réaliser l'hybridation de ces deux espèces. Les hybrides obtenus se sont révélés féconds, plus résistants que *M. campechiensis* à la dessiccation et avec un taux de croissance comparable. Ils représentent selon MENZEL, un produit intéressant pour la conchyliculture sur les côtes méridionales des U.S.A.

Dans notre travail, l'hybridation de *R. decussatus* et *R. philippinarum* a été tentée :

- d'une part pour savoir si la palourde japonaise, récemment introduite sur les côtes françaises, est capable de s'hybrider avec la palourde autochtone.
- d'autre part pour rechercher le taux de fécondation dans le cas où l'hybridation est possible et comparer la morphologie et la croissance des hybrides avec celles de leurs parents.

Dans la réalisation de cette hybridation interspécifique, deux types de difficultés ont été rencontrées :

- l'induction du frai chez les palourdes étant déjà un problème délicat quant il s'agit d'effectuer des croisements intraspécifiques, il l'est



- encore plus pour les croisements interspécifiques. En effet pour obtenir l'émission des gamètes, surtout chez *R. decussatus*, il est nécessaire lors de la stimulation thermique d'ajouter un peu de sperme d'un animal sacrifié. La présence de ces spermatozoïdes augmente le risque de fécondation intraspécifique,
- la deuxième difficulté est d'obtenir le même jour et à peu près à la même heure, l'émission des gamètes des deux espèces.

#### 4.3.1. Première expérience

Lors de notre premier essai, le 21/9/77, nous n'avons pu réaliser que le croisement

♂ *R. decussatus* x ♀ *R. philippinarum*

le nombre d'ovules de *R. decussatus* obtenu ce jour là ne nous permettant pas d'effectuer les croisements dans les deux sens. La méthodologie employée pour la stimulation diffère peu de celle utilisée pour les croisements intraspécifiques. Quelques géniteurs des populations de Tibidy et de Barfleur 75 ont été placés séparément dans deux cristallisoirs. Lors de la stimulation thermique, un peu de sperme de chacune de ces espèces a été ajouté dans leur cristallisoir respectif. Lorsqu'un animal commençait à émettre ses gamètes, il était immédiatement isolé dans un petit récipient contenant de l'eau de mer filtrée. Au bout de 5 à 10 mn, l'eau de ce récipient était entièrement renouvelée. La fécondation était effectuée une heure après, en s'assurant auparavant au microscope qu'aucun clivage n'était visible dans les ovules (Le premier clivage apparaît en général 3/4 d'heure après la fécondation).

Les spermatozoïdes de *R. decussatus* observés au microscope lors de la fécondation, ne semblaient pas très attirés par les ovules de *R. philippinarum*. Il ne se formait pas de couronne de spermatozoïdes autour des ovules comme dans le cas d'une fécondation intraspécifique



Fig. 47 : Croissance larvaire  
d'hybrides interspécifiques  
de *R. decussatus* et *R. philippinarum*

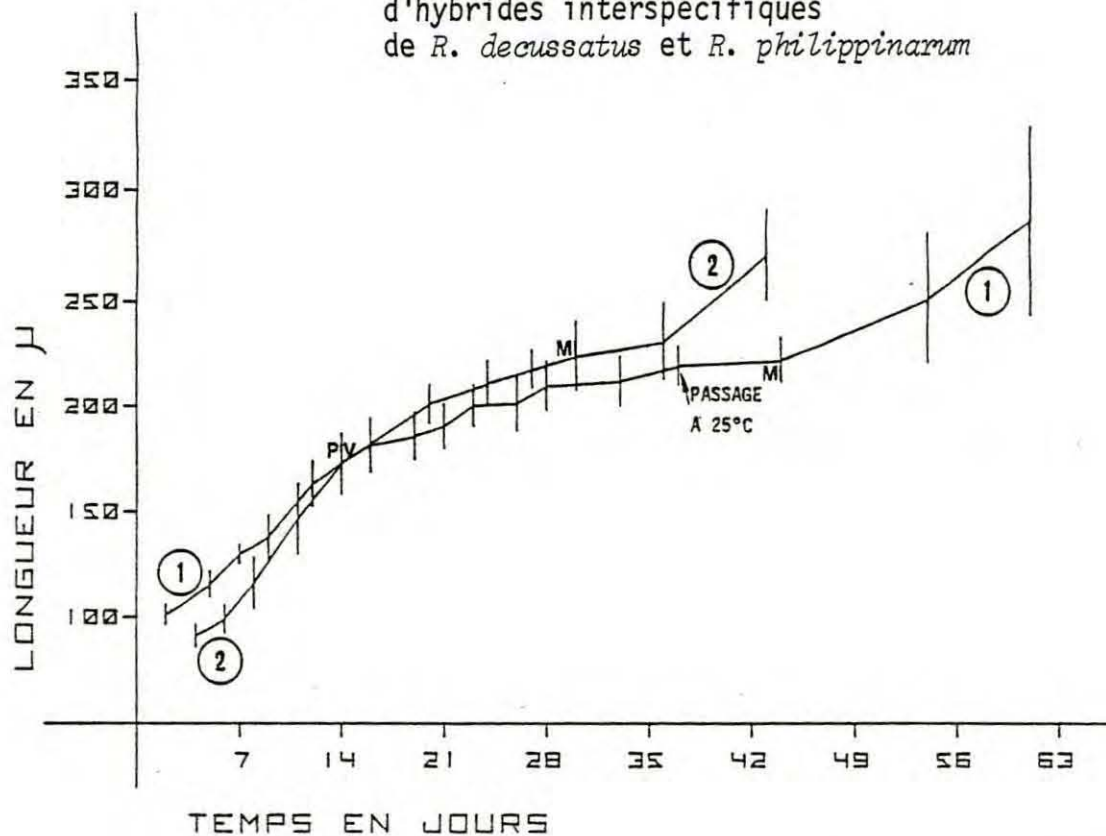
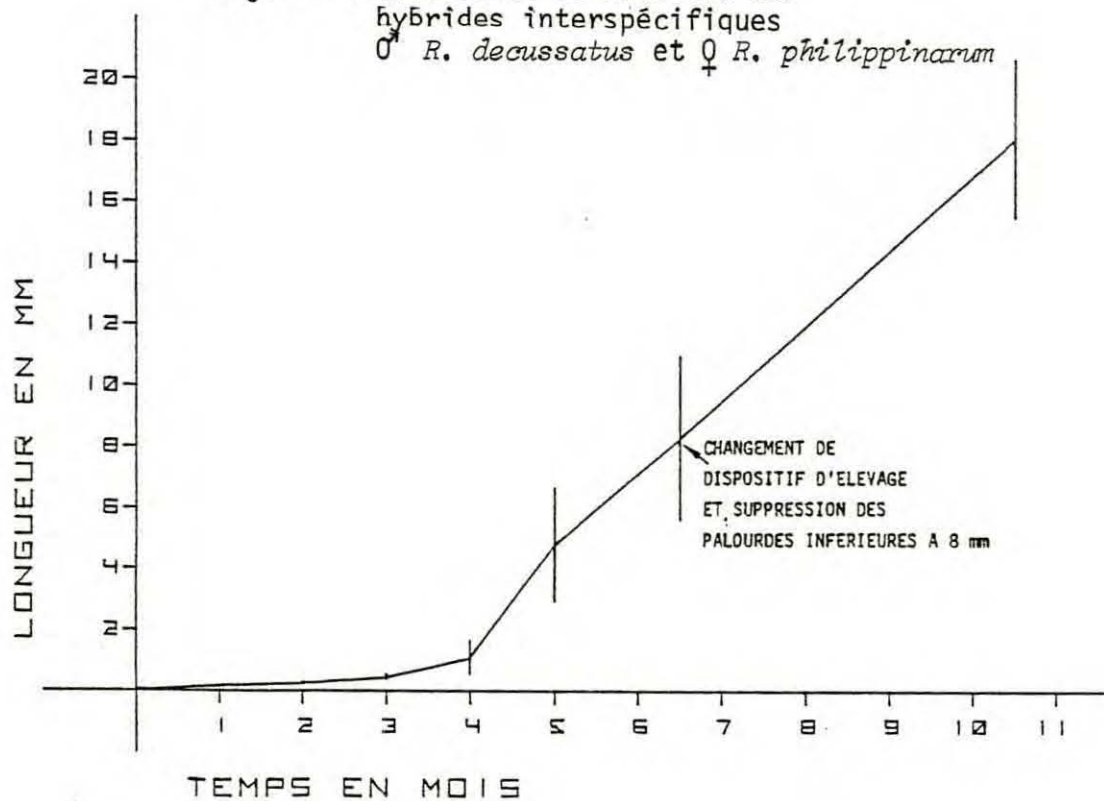


Fig. 48 : Croissance du naissain des  
hybrides interspécifiques  
♂ *R. decussatus* et ♀ *R. philippinarum*



(planche XI,A). Le pourcentage d'oeufs en division deux heures après la fécondation expérimentale était de 20%. Après filtration les jeunes embryons placés dans un bac de 20 litres d'eau de mer filtrée à 20°C, ont donnés deux jours après, 70 000 larves D d'apparence normale (planche XIII,C). Le développement larvaire est comparable à celui des élevages intraspécifiques *R. philippinarum* effectués en parallèle. Les larves D avaient une longueur moyenne de 100  $\mu$  au deuxième jour ; les larves pédivéligères sont apparues le 16<sup>e</sup> jour et la métamorphose n'a pu se dérouler normalement qu'après augmentation à 25°C de la température du milieu (figure 47, courbe 1). Environ dix mille palourdes se sont métamorphosées ; l'élevage du naissain a été effectué de la même façon que celui des croisements intraspécifiques de *R. philippinarum* (figure 48). Durant les 6 premiers mois d'élevage, la longueur moyenne des hybrides a été légèrement inférieure à celle des *R. philippinarum* de même âge. Par contre au dernier prélèvement effectué à 10 mois 1/2 leur longueur moyenne était légèrement supérieure : 18,02 mm contre 16,28 mm.

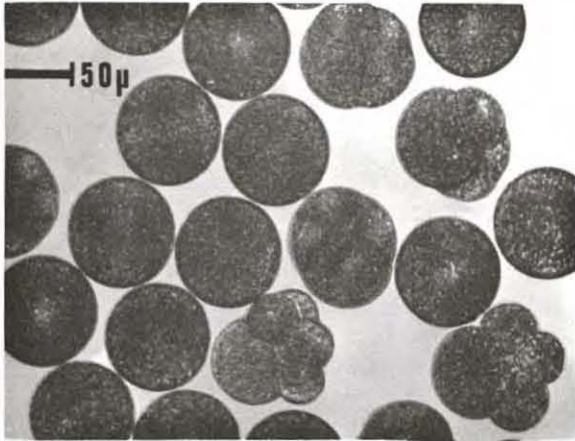
Devant la similarité de ces deux élevages, on peut se demander si l'hybridation interspécifique a bien été réalisée et si une fécondation accidentelle n'a pas eu lieu, malgré les précautions prises, entre les gamètes de la même espèce.

#### 4.3.2. Deuxième expérience

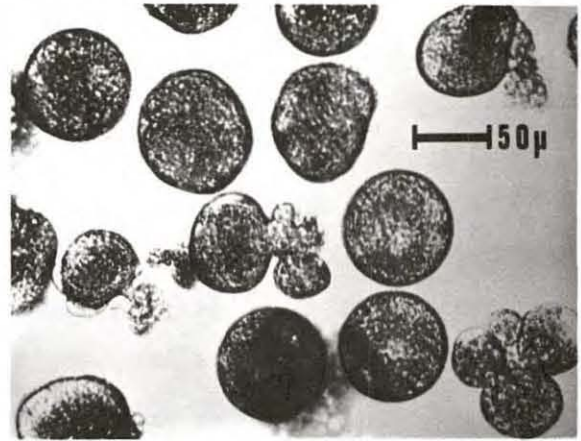
Le 1/2/78 une nouvelle hybridation a été tentée selon une technique différente. Chaque palourde durant la stimulation thermique, était isolée dans un petit récipient en verre. Le sperme ajouté à l'eau de ces récipients était celui d'une palourde japonaise sacrifiée quand l'occupant était une palourde européenne et inversement. Ainsi chaque palourde stimulée par un stress thermique, n'était en contact qu'avec le sperme de l'espèce opposée. Trois femelles et deux mâles de *R. philippinarum* et seulement deux femelles de *R. decussatus* ont répon-



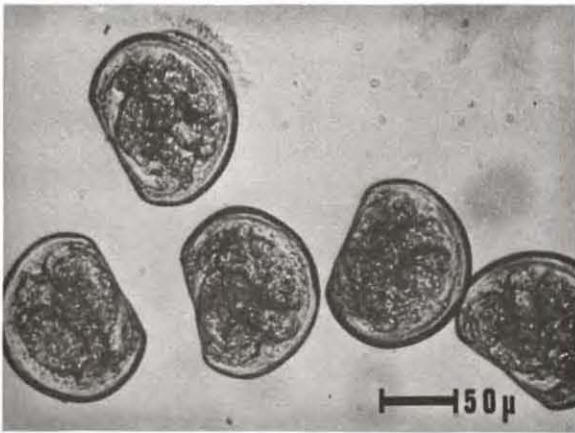
PLANCHE XIII  
CROISEMENTS INTERSPECIFIQUES



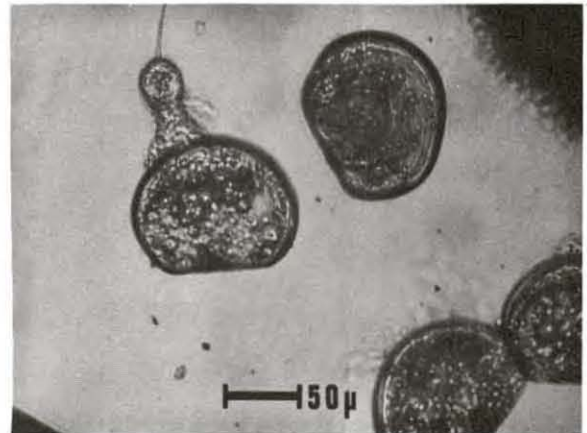
A - Hybrides du 21/9/77, 2 heures après la fécondation



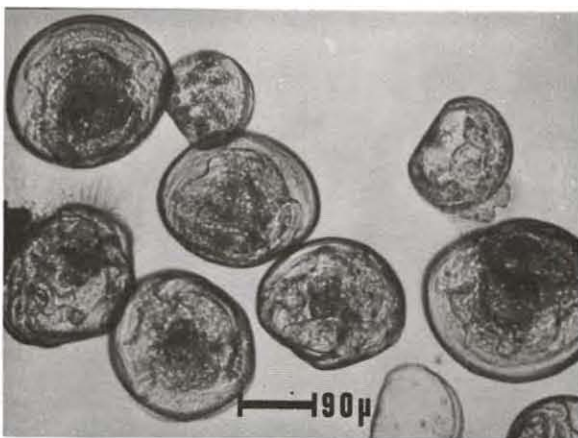
B - Hybrides du 22/3/78, 2 heures après la fécondation



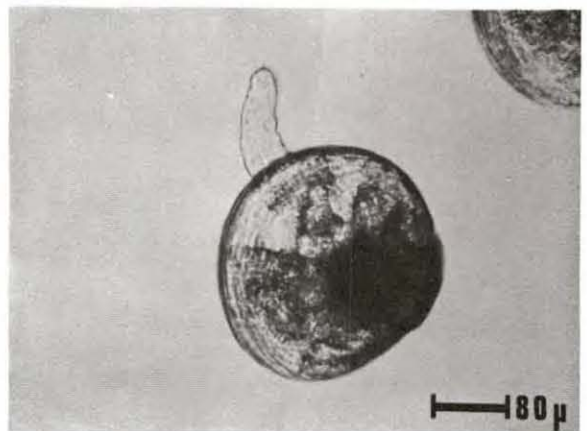
C - Larves D normales (hybrides du 21/9/77)



D - Larve D anormale (hybrides du 22/3/78)



E - Larve véligère de 10 jours (hybrides du 1/2/78)



F - Larve de 19 jours en cours de métamorphose (hybrides du 1/2/78)



du à cette stimulation. Dans ces conditions, seul le croisement inverse de la précédente expérience a pu être réalisé :

♂ *R. philippinarum* × ♀ *R. decussatus*

Le taux de fécondation des ovules a été beaucoup plus faible que dans la première hybridation ; seulement 5% d'embryons étaient visibles deux heures après la fécondation. Au bout de 48 heures l'élevage ne contenait que 1000 larves D dont 30% présentaient des anomalies telles que celle illustrée dans la photo D de la planche XIII. Au 7<sup>e</sup> jour ces larves anormales avaient complètement disparu et le stade pédivéligère est apparu le 14<sup>e</sup> jour (figure 47, courbe 2). Le 30<sup>e</sup> jour sans qu'aucune augmentation de température soit nécessaire, plus de 50% des larves étaient métamorphosées. Le développement larvaire de ces hybrides est similaire à celui des croisements intraspécifiques de *R. decussatus* : la métamorphose se déroule normalement à 20°C et la taille des larves D de 48 heures est proche de 90 µ. Le faible nombre de larves métamorphosées (inférieur à 100) ne nous a pas permis de poursuivre l'élevage au delà du 2<sup>e</sup> mois.

La technologie employée lors de cette expérience pour l'induction du frai ne devrait théoriquement laisser aucun doute sur la nature des larves obtenues, pourtant trois phénomènes différents ont pu se produire lors de la fécondation :

- le croisement interspécifique a bien eu lieu, les palourdes de l'élevage sont bien des hybrides.
- une palourde hermaphrodite se trouvant dans le lot de palourdes stimulées a pu effectuer une fécondation intraspécifique. Un tel phénomène est en fait très peu probable ; si l'hermaphroditisme est relativement commun chez les juvéniles de *R. decussatus* (LUCAS, 1968, 1969 et 1975) il est très rare chez les adultes. Un seul cas a été jusqu'ici signalé par PARTRIDGE (1977) sur un total de 2 000 adultes examinés par différents auteurs (VILELA, 1950) (FIGUERRAS, 1957) (CAHOUR, 1968) (GALLOIS 1973).

- Le développement parthénogénétique des oeufs. Un tel processus a déjà été observé cytogénétiquement chez l'huître *Crassostrea virginica* par LONGWELL et STILES (1973b) à des pourcentages variant entre 0 et 35% dans des croisements intraspécifiques normaux et des croisements consanguins, et, par STILES (1973) à des pourcentages compris entre 15 et 31% dans une tentative d'hybridation des huîtres *Crassostrea angulata* et *C. virginica*. Trois types de développement parthénogénétique sont possible chez cette huître :

- dans certains cas il y a suppression de la méiose et formation de l'embryon à partir des chromosomes bivalents de la prophase,
- dans d'autres cas le premier clivage s'effectue avec le premier globule polaire,
- enfin dans le dernier cas, après réduction des chromosomes femelles, ceux-ci fusionnent avec le premier globule polaire.

Une telle étude cytogénétique n'a pu être envisagée lors de nos travaux, mais elle demeure un de nos objectifs pour une prochaine série d'expériences.

#### 4.3.3. Conclusions

A ce stade de l'étude, nous ne sommes pas encore certain que l'hybridation interspécifique entre *R. decussatus* et *R. philippinarum* ait été réalisée.

De ces deux expériences, seules les jeunes palourdes nées le 21/9/77 sont encore en notre possession. Avec une taille moyenne de 18 mm à 10 mois il est possible d'effectuer quelques observations morphologiques. Extérieurement elles ont l'apparence de *Ruditapes philippinarum*, les colorations sont très vives et l'ornementation très marquée. Toutefois la morphologie des siphons présente plus de diversités.



Parmi les palourdes que nous avons observées, une très faible minorité a des siphons séparés comme chez *R. decussatus* ou soudés sur une faible partie de leur longueur. Deux palourdes à coloration asymétrique (planche III, B ; page 23) caractéristique de l'espèce *R. philippinarum* ont leurs siphons entièrement séparés alors que leurs frères et soeurs de même coloration ont des siphons soudés. A notre connaissance aucune description de ce type n'a été faite chez *R. philippinarum* ; Y. LE BORGNE (écloserie de la SATMAR, Barfleur) n'a jamais observé une telle morphologie dans les palourdes japonaises qu'il produit.

Un autre détail morphologique a retenu notre attention, il s'agit du pourcentage de dents antérieures gauches bifides. Sur 44 palourdes hybrides sacrifiées, 54% d'entre elles possèdent ce caractère. Nous avons vu au premier chapitre qu'une telle morphologie a été rencontrée dans 12% des cas chez *R. philippinarum* et dans 98% des cas chez *R. decussatus*.

De tels détails morphologiques sont encore insuffisants pour statuer sur la nature des palourdes obtenues, des analyses enzymatiques et cytogénétiques seront nécessaires. Si l'hybridation interspécifique est prouvée, il restera encore à savoir si ces hybrides sont féconds et s'ils présentent des caractéristiques biologiques intéressantes pour l'aquaculture.



CONCLUSION GENERALE

## CONCLUSION GENERALE

Au cours de ce travail nous nous sommes efforcés d'analyser la variabilité de populations naturelles de *R. decussatus* et de populations d'élevage de *R. philippinarum* et d'étudier les possibilités d'hybridation et de sélection. Aucune recherche de ce type n'ayant été effectuée sur ces espèces, c'est une première approche du problème qui a été présentée ici.

Une telle recherche nécessitait avant tout une connaissance approfondie des deux espèces, aussi, dans un premier temps, par une étude taxonomique et morphologique nous avons pu mettre en évidence des caractéristiques morphologiques propres à chacune d'elles. Dans un deuxième temps, l'étude caryologique nous a révélé que ces deux palourdes possédaient un nombre identique de chromosomes et que par conséquent, une hybridation interspécifique pouvait être tentée.

L'étude de la variabilité des populations met en oeuvre de nombreuses méthodes : morphologiques, biométriques, génétiques, physiologiques, écologiques et biochimiques. Tous ces domaines n'ont pu être explorés ; seul les aspects morphologiques et biométriques et quelques caractéristiques physiologiques ont été abordées. Il faut toutefois signaler, qu'une étude biochimique du polymorphisme enzymatique est actuellement en cours avec la collaboration de l'Université de Galway (Irlande). Elle est effectuée sous la direction du professeur WILKINS sur des échantillons de nos populations. Les résultats permettront de

mieux caractériser le patrimoine génétique de ces populations et de se faire une idée sur leur degré d'isolement.

Dans les populations de *R. decussatus* et de *R. philippinarum* des variations morphologiques de la coquille ont été observées. Ces variations se sont révélées dans l'étude biométrique, être directement fonction des conditions écologiques dans lesquelles vivent ces palourdes. Quand les facteurs de l'environnement favorisent la croissance des palourdes, leurs indices d'allongement et de convexité sont beaucoup plus faibles que dans le cas inverse.

Les croisements intraspécifiques ont mis en évidence au niveau larvaire, des caractéristiques biométriques et physiologiques propres à chacune des deux espèces. La phase critique de la métamorphose chez *R. philippinarum* semble avoir des exigences thermiques particulières qui devraient freiner son implantation naturelle dans des eaux dont la température maximale ne dépasse pas 20°C.

Bien que certains détails morphologiques aient déjà été notés, l'étude du produit des croisements interspécifiques entre ces deux espèces n'est pas achevée. L'hybridation même si elle est possible, ne semble pas donner aux palourdes de vigueur hybride en ce qui concerne la croissance. Le développement larvaire du croisement ♀ *R. decussatus* × ♂ *R. philippinarum* est similaire à celui d'un croisement intraspécifique de *R. decussatus* et inversement le croisement ♂ *R. decussatus* × ♀ *R. philippinarum* a tendance à se comporter comme un élevage de *R. philippinarum*.

De tous ces résultats peuvent se dégager plusieurs directions de recherche :



- Etude caryologique : le nombre de chromosomes des deux espèces étant déterminé, il reste désormais à établir les cartes chromosomiques en recherchant s'il n'existe pas de polymorphisme des structures chromosomiques et si les caryotypes ne varient pas entre les populations.
  
- Etude physiologique : nous avons mis l'accent au cours du dernier chapitre sur le rôle joué par les paramètres : température et salinité. L'étude de l'incidence de ces paramètres au niveau de chaque population tant sur la vie larvaire que sur celle des adultes, est indispensable avant toute tentative de repeuplement ou de sélection.
  
- Recherche d'une méthodologie de sélection : nous avons vu au dernier chapitre que chez les palourdes la croissance en longueur présente une importante variabilité intraspécifique permettant de penser qu'une amélioration génétique de ce caractère est possible. L'application à l'aquaculture des techniques d'amélioration génétique n'est possible avec succès que moyennant un certain nombre d'études préalables.

En agriculture, l'homme a commencé par apprendre à cultiver les plantes, à domestiquer certains animaux, puis longtemps après, il s'est créé un outil génétique pour les sélectionner et les améliorer ; il en est de même pour l'aquaculture, à ceci près que l'outil génétique existe déjà : il n'y a plus qu'à l'utiliser.

BIBLIOGRAPHIE



B I B L I O G R A P H I E

---

- AHMED, M., 1973 - Cytogenetics of Oysters. *Cytologia*, 38 : 337-346
- ARNAUD, P., et RAIMBAULT, R., 1963 - Note préliminaire sur la palourde (*Tapes decussatus* L.) de l'étang de Thau. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 27 (2) : 195-202
- BABIN, C., 1966 - Mollusques Bivalves et Céphalopodes du Paléozoïque armoricain. Thèse Doctorat ès-Sciences, 8 oct. 1965, Fac. Sci. Rennes
- BEAUMONT, A.R., and GRUFFYDD, Ll.D., 1974 - Studies on the chromosomes of the scallop *Pecten maximus* (L.) and related species. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 54 : 713-718
- BOCQUET, C., GENERMONT, J., et LAMOTTE, M., 1976 - Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. *Mémoire n° 38, Soc. Zool. Fr.*, tome 1
- BORN, 1780 - *Test. Mus. Caes. Vindobon*, pl. V, fig. 2, 3
- BURCH, J.B., 1962 - Cytotaxonomic studies of freshwater limpets (Gastropoda ; Basommatophora). I. The European lake Limpet, *Acroloxus lacustris*. *Malacologia*, 1 (1) : 55-72
- CAHOUR, A., 1968 - Cycle de reproduction et sexualité de huit espèces de Mollusques Bivalves. D.E.S. Fac. Sci., Univ. Bretagne Occidentale, 33 p.
- CHEVASSUS, B., 1976 - Génétique et aquaculture. *Oceanis*, 2, fasc. 5 : 187-218
- COX, L.R., 1960 - Thoughts on the classification of the Bivalvia. *Malacolog. Soc. London Proc.*, 34 : 60-88
- DAVIS, H.C., 1950 - On interspecific hybridization in *Ostrea*. *Science*, 111 : 522
- DECHASEAUX, C., 1952 - Classe des Lamellibranches. "Traité de Paléontologie". Masson ed., Dir. Piveteau, t. 2 : 220-364
- DOUVILLE, H., 1912 - Classification des Lamellibranches. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 4è sér., 12 : 7
- FIGUERAS, A., 1957 - Moluscos de las playas de la Ria de Vigo. II. Crecimiento y reproducción. *Investigacion pesq.*, 7 : 49-97



- FISCHER-PIETTE, E., et METIVIER, B., 1971 - Revision des Tapetinae (Mollusques Bivalves). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., nouvelle série, A Zoologie*, t. LXXI
- FRANC, A., 1960 - Classe des Bivalves. "Traité de Zoologie". Masson ed., Dir. Grassé, t. 5, fasc. 2 : 1845-2133
- GALLOIS, D., 1973 - Etude de deux Veneridae de l'étang de Thau : *Venerupis decussata* et *Venerupis aurea*. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, 23 juin 1973, Fac. Sci. Orléans
- GIMAZANE, J.P., 1971 - Introduction à l'étude expérimentale du cycle sexuel d'un Mollusque Bivalve : *Cardium edule* L. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, 19 juin 1971, Fac. Sci. Caen
- GUELORGET, O., et MICHEL, P., 1976 - Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne : l'étang du Prévost (Hérault). Thèse 3<sup>e</sup> cycle, 29 juin 1976, Fac. Sci. et Tech. du Languedoc
- HUXLEY, J.S., et TEISSIER, G., 1936 - Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *C.R. Soc. Biol.*, 121 : 934
- IMAI, T., and SAKAI, S., 1961 - Study of breeding of Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. *J. Agric. Res.*, 12 : 125-171
- LE PENNEC, M., 1970 - Elevage au laboratoire de Mollusques Bivalves. Morphogénèse de la coquille des Veneridae. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, 27 nov. 1970, Fac. Sci. Paris
- LE PENNEC, M., 1975-1976 - Elevages expérimentaux de larves de mollusques marins. *Haliotis*, 5 : 53-59
- LE ROUX, S., 1975 - Valeur comparée de diverses algues monocellulaires pour l'alimentation des larves de *Mytilus edulis* (L.) en élevages expérimentaux. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, 11 avril 1975, Fac. Sci. Brest
- LOCARD, A., 1886 - Etude critique des *Tapes* des côtes de France. *Bull. Soc. Malacol. Fr.*, 2 : 239-328
- LONGWELL, A.C., STILES, S.S., and SMITH, D.G., 1967 - Chromosome complement of the American Oyster *Crassostrea virginica*, as seen in meiotic and cleaving eggs. *Can. J. Genet. Cytol.*, 9 : 845-856
- LONGWELL, A.C., and STILES, S.S., 1968 - Fertilization and completion of meiosis in spawned eggs of the American Oyster, *Crassostrea virginica* Gmelin. *Caryologia*, 21 : 65-73
- LONGWELL, A.C., and STILES, S.S., 1973a - Oyster genetics and the probable future role of genetics in aquaculture. *Malacological Rev.*, 6 : 151-177
- LONGWELL, A.C., and STILES, S.S., 1973b - Gamete cross incompatibility and inbreeding in the commercial American Oyster, *Crassostrea virginica* Gmelin. *Cytologia*, 38 : 521-533

- LOOSANOFF, V.L., 1954 - New advances in the study of Bivalve larvae. *Amer. Scient.*, 42 : 607-624
- LOOSANOFF, V.L., and DAVIS, M.C., 1963 - Rearing of bivalve mollusks. *Advances in Marine Biology*, 1, Acad. Press, London and N.York, 130 p.
- LUBET, P., 1976 - L'espèce chez les Lamellibranches marins. In "Les problèmes de l'espèce dans le règne animal", Bocquet C., Genermont J., Lamotte M. ed. *Mémoire n° 38, Soc. Zool. fr.*
- LUCAIN, C., et MARTIN, Y., 1974 - Culture expérimentale de Mollusques Bivalves : essais sur *Cardium glaucum* Brugnière 1789. Thèse 3è cycle, 21 janv. 1974, Fac. Sci. Aix : 72-84
- LUCAS, A., 1965 - Recherche sur la sexualité des Mollusques bivalves. Thèse Doctorat d'Etat, 25 mars 1965, Fac. Sci. Rennes
- LUCAS, A., 1968 - Mise en évidence de l'hermaphrodisme juvénile chez *Veneropsis decussata* (L.). *C.R. Acad. Sci., Paris*, t. 267 : 2332-2333
- LUCAS, A., 1969 - Remarques sur l'hermaphrodisme juvénile de quelques Veneridae (Bivalvia). *Malacologia*, 9 (1) : 275-276
- LUCAS, A., 1970 - Conchyliculture expérimentale. Publ. CNEXO, sér. Biol., n° 70-01
- LUCAS, A., 1975 - Sex differentiation and juvenile sexuality in Bivalves Molluscs. *Publ. Zool. Napoli*, 39 suppl. : 532-541
- MAYR, E., 1942 - Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New-York
- MAYR, E., 1967 - Animal species and evolution. Belknap Press of Harward Univ. Press, Cambridge, Mass.
- MAYR, E., 1970 - Populations, espèces et évolution. Ed. Hermann, 496 p
- MAYRAT, A., 1967 - Croissance et développement chez les crustacés. Leur étude biométrique (avec quelques remarques sur les insectes). *Mem. Inst. fondam. Afri. noire*, 77 : 499-648
- MAYRAT, A., 1970 - Allométrie et taxinomie. *Rev. Statistique Appliquée*, XVIII, (4) : 47-58
- MENZEL, R.W., 1962 - Seasonal growth of northern and southern quahogs, *Merccenaria mercenaria* and *M. campechiensis*, and their hybrids in Florida. *Proc. Natl. Shellfish. Assoc.*, 53 : 111-119
- MENZEL, R.W., and MENZEL, M.Y., 1965 - Chromosomes of two species of quahog clams and their hybrids. *Biol. Bull.*, 129 (1) : 181-188



- MENZEL, R.W., 1967 - Hybridization in species of *Crassostrea*. *Proc. Natl. Shellfish. Assoc.*, 58 : 6 (Abs)
- MENZEL, R.W., 1968 - Chromosome number in nine families of marine Pelecypod mollusks. *Nautilus*, 82 : 45-58
- NEUMAYR, M., 1883 - Zur morphologie des Bivalvenschlosses. *Sitz. Akad. Wiss., Wien*, 88 : 385-419
- NEWELL, N.D., 1965 - Classification of the Bivalvia. *Am. Museum Novitates*, 2206 : 1-25
- NEWELL, N.D., 1969 - Classification of Bivalvia. "Treatise on Invertebrate Paleontology". Dir. and ed. by R.C. Moore, part N, 1 : 205-224
- NISHIKAWA, S., and HISATOMI, Y., 1959 - Chromosomes of *Tapes (Amygdala) japonica* Deshayes. *Zool. Mag. Tokyo*, 68 : 279-280
- OKUBO, K., and OKUBO, T., 1965 - Influence of diluted sea-water on the physiological activity of babyneck clam, *Venerupis japonica*, and the toxic effect of a herbicide, P.C.P., pentachlorophenate. *Bull. Tokai. reg. Fish. Res. Lab.*, 44 : 31-40
- PARTRIDGE, J.K., 1975 - Annotated bibliographics of the genus *Tapes* (Bivalvia ; Veneridae). Part I : *Tapes decussatus* L. Part II : *Tapes semidecussatus* Reeve. *Proc. R.I.A.*, 77, sect. B
- PARTRIDGE, J.K., 1977 - Studies on *Tapes decussatus* (L.) in Ireland. P.H.D. of National University of Ireland.
- PATTERSON, C.M., 1972 - Chromosomes of Molluscs. Proceeding of Symposium on Mollusca, 2 : 635-686
- PELSENEER, P., 1889 - Sur la classification phylogénétique des Pélécypodes. *Bull. Sci. Nat. Fr. et Belg.*, 20, ser. 3 : 27-52
- PHIBBS, F.D., 1970 - Temperature, salinity and clam larvae. *Proc. Natl. Shellfish. Assoc.*, 61 : 12 (Abs)
- PRIEUR, D., 1974 - Les bactéries associées aux élevages de Bivalves marins. Thèse 3è cycle, 29 avril 1974, Fac. Sci. Brest
- RAIMBAULT, R., 1966 - L'alimentation des Mollusques planctonophages. In "Elements de planctologie appliquée". Ed. Inst. Sc. Techn. Pêches marit. : 112-138
- RAIMBAULT, R., 1969 - Nouvelles données biométriques sur la palourde (*Tapes decussatus* L.) de l'étang de Thau. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 19 (5) : 871-872
- ROPES, J.W., 1972 - Chromosome number of the surf clam, *Spisula solidissima*. *Nautilus*, 85 (3) : 93-95



- STILES, S.S., 1973 - Cytogenetic analysis of an attempted inter-species hybridization of the oyster. *Incompatibility News Letter*, 3 : 41-45
- TEBBLE, N., 1976 - British Bivalve seashells. Published for the Royal Scottish Museum, 212 p. et planches.
- TEISSIER, 1948 - La relation d'allométrie : sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, 4 (1) : 14-53
- VILELA, H., 1950 - Vida bentonica de *Tapes decussata* L. *Trav. Sta. Biol. mar. Lisb.*, 53
- YONGE, 1948 - Formation of siphons of Lamellibranchia. *Nature, London*, 161 : 198