

VARIATIONS PHYSIOLOGIQUES DU PHOSPHORE TOTAL DE LA COQUILLE DE *GRYPHAEA ANGULATA* Lmk

par Paul V. CREAC'H

I. - MATERIEL ET METHODE

La farine de coquille d'huîtres plates (*Ostrea edulis* L.) ou d'huîtres portugaises (*Gryphaea angulata* Lmk) est couramment utilisée comme source de calcium alimentaire et incluse, à ce titre, dans les rations composées destinées à la volaille. Comme toutes les coquilles de mollusques, celles des huîtres ne renferment, à côté du carbonate de calcium, qu'un faible taux de phosphore. Dans les farines de *G. angulata* en particulier, ce pourcentage est susceptible de varier dans des proportions notables d'une livraison à l'autre.

D'un autre côté, la littérature scientifique ne fournit aucune précision sur les relations éventuelles entre la richesse en phosphore et la forme extérieure, la structure ou la résistance mécanique d'un test de *G. angulata*.

Il semble donc utile d'aborder le problème de la teneur en phosphore total de la coquille de Gryphée afin de constater et de noter l'amplitude des variations possibles en fonction de l'ensemble des données biologiques.

Origine.

Les Gryphées étudiées proviennent uniquement du Bassin d'Arcachon. Schématiquement, c'est une grande étendue d'eau entourée de formations dunaires et communiquant avec le Golfe de Gascogne par une brèche naturelle creusée dans les dunes par les courants. Le fond du Bassin, vaseux, reçoit de petites rivières et ruisseaux y amenant l'eau des Landes. La proportion de vase diminue dans le sol sableux tandis que s'accroît la salinité de l'eau surnageante. au fur et à mesure qu'on se rapproche du débouché sur l'Océan.

A marée basse, entre les chenaux, d'immenses bancs de sable plus ou moins vaseux sont exondés ; on y pratique l'élevage sur parcs des huîtres portugaises. Là, il est donc possible d'étudier comparativement la teneur en phosphore des coquilles d'huîtres d'âges variés en fonction de la composition du sol.

Chaque jour, pendant une durée plus ou moins longue selon leur niveau, la marée recouvre les parcs d'une eau dont la salinité dépend de leur position géographique.

Préparation des coquilles.

Lors de la récolte sur le parc, un premier triage élimine les Gryphées dont la forme de coquille traduit les perturbations occasionnées dans la croissance par les conditions d'élevage (présence d'étranglement, changement de direction de l'axe de la coquille, étalement anormal de l'extrémité postérieure, etc...).

Grossièrement lavées à l'eau de mer, les huîtres sont amenées au laboratoire et ouvertes en incisant le ligament à l'aide d'un couteau. Chaque coquille ayant perdu de sa matière au cours de cette opération est rejetée. La chair du mollusque étant détachée, la trace de l'insertion musculaire est débarrassée de tout vestige de tissu. Le ligament formant la charnière est également enlevé par grattage. On élimine toutes les coquilles sur lesquelles sont fixées des balanes ou présentant des lésions causées par des organismes parasites. On rejette donc les tests où l'on peut observer un chambrage, quelle que soit son apparence ou son origine. L'extérieur des coquilles retenues pour l'analyse est alors soigneusement lavé et brossé au moyen d'une brosse à soies de nylon jusqu'à disparition complète de toute trace de vase.

Les valves ainsi sélectionnées sont mises à tremper séparément pendant 10 jours dans un bécher rempli d'eau distillée à laquelle on ajoute 0,25 cm³ d'eau de chaux et que l'on renouvelle chaque jour afin d'éliminer les sels solubles provenant de l'eau de mer. Grâce à la légère alcalinité du milieu, les ions PO_4^{3-} ne passent pas en solution.

Analyse.

L'expérience montre qu'il est très long de dessécher jusqu'à poids constant une valve entière placée à l'étuve à 105° C. L'opération est terminée en 24 heures si la coquille est préalablement brisée en petits fragments.

Après séchage et pesée, ces fragments, placés dans une petite capsule de platine à fond plat, sont calcinés au four électrique à 500-525° C pendant 8 heures. En début d'opération les gaz provenant de la carbonisation de la matière organique enfermée au sein de la pseudo-nacre peuvent provoquer des projections et entraîner des pertes sensibles. On y remédie en couvrant provisoirement chaque capsule d'un couvercle ou, mieux encore, d'une toile métallique aux mailles très fines, du type de celle utilisée pour le blutage des farines.

À la température où l'on opère, les carbonates ne sont pas dissociés et la perte au feu correspond, avec une bonne précision, au poids de la matière organique présente dans la coquille.

Le dosage du phosphore s'effectue selon une méthode inspirée de celle de DENIGES, CHELLE et LABAT (1931).

Les fragments calcinés sont placés dans un bécher et dissous dans l'acide azotique au 1/4. Il convient alors, éventuellement, d'éliminer les traces résiduelles de charbon. Le bécher est porté au bain de sable et l'on y verse 5 cm³ K Mn O_4 à saturation. Au bout d'une heure l'excès de permanganate est détruit au moyen d'une solution de K NO_2 à 10 %. On évapore ensuite à siccité le contenu du bécher, on ajoute 25 cm³ H NO_3 (D = 1,33) dilué au 1/2, on revient à siccité et on recommence 4 fois afin de faire flocculer la majeure partie de la silice présente.

Le dernier résidu est enfin repris avec de l'eau distillée chaude et l'on fait passer quantitativement le contenu du bécher dans une fiole jaugée en verre pyrex de 55 cm³ que l'on complète au trait après refroidissement. La liqueur est alors filtrée, au moins à 4 reprises, sur filtre sans cendres à filtration lente, afin d'éliminer autant qu'il est possible la silice qui avait mal flocculé au cours des opérations précédentes.

On recueille 50 cm³ de filtrat dans une fiole jaugée. A ce filtrat, versé dans un bécher, on ajoute 25 cm³ NH_4NO_3 à 40 %. Les ions PO_4^{3-} présents sont précipités à la température de 75° C sous forme de phospho-molybdate d'ammonium en versant d'un seul coup dans le mélange 50 cm³ du réactif nitro-molybdique (*).

Il est indispensable d'agiter fortement le tout pendant 1 min. 1/2 sitôt versé le réactif précipitant, sinon l'insolubilisation du phospho-molybdate n'est pas quantitative. Après au moins une nuit de repos à la température ordinaire, le précipité est recueilli sur filtre de Gooch à plaque de verre fritté, préalablement taré. Les lavages s'effectuent à l'acide azotique dilué à 3 %.

Dans ces conditions expérimentales la silice n'interfère pas, mais si l'on ne prend pas soin de l'éliminer, la plaque poreuse du filtre se colmate rapidement.

Après dessiccation à l'étuve à 100-105° C une nouvelle pesée du creuset permet d'apprécier par différence, le poids de phospho-molybdate apparu. Celui-ci représente, multiplié par 61,4, le poids de phosphore de la prise d'essai de 50 cm³.

(*) Réactif nitro-molybdique : après dissolution de 100 g de molybdate d'ammonium dans l'eau tiède, ajouter 100 cm³ d'ammoniaque diluée au 1/5 et compléter au litre avec de l'eau distillée. Au moment de l'emploi verser un volume de cette solution dans un égal volume d'acide nitrique au 1/2 (D = 1,20).

Cette méthode, permettant le travail en série, fournit des résultats reproductibles et suffisamment précis. Il est toutefois préférable de faire en sorte que le poids de précipité soit compris entre 75 et 350 mg.

II. - RESULTATS EXPERIMENTAUX

1. — TENEUR EN PHOSPHORE ET POIDS SEC DE LA COQUILLE.

Etude d'huîtres de parcs géographiquement voisins au même niveau de marée.

Les huîtres de deux parcs situés au même niveau de part et d'autre du même chenal, l'un à La Réousse et l'autre au Courbey, firent l'objet des premières recherches. La salinité de l'eau, quoique influencée par le débit des cours d'eaux se jetant dans le fond du bassin, y est toujours relativement proche de celle de l'Océan. Elle varie, d'après LE DANTEC (1956) de 22 à 34,5 ‰. Le sol sablonneux de ces parcs est cependant plus vaseux à La Réousse, où la croissance des mollusques est moins rapide. Ces sites avaient été choisis, pour ces raisons, sur la recommandation de M. LE DANTEC, chef de la Station expérimentale de l'Institut des Pêches à Arcachon.

Les analyses ont été faites sur des lots où se trouvaient mélangées des huîtres portugaises de 2 ou 3 ans et ont été d'abord effectuées sur la totalité de la coquille. Il apparut toutefois que le dosage du phosphore réalisé séparément sur chaque valve permettait la mise en évidence de différences plus nettes entre deux populations de Gryphées (fig. 1).

Notons que, pour raison de commodité, la valve gauche, de forme creuse, de la coquille de *G. angulata*, sera dénommée valve inférieure. La valve droite, relativement plane, sera la valve supérieure.

Plusieurs séries de dosage permirent les premières conclusions suivantes établies sur la base du poids de coquille sèche (fig. 1).

1° Le pourcentage de phosphore n'est pas constant et présente des variations de plus grande amplitude dans la valve inférieure que dans la valve supérieure.

2° En règle générale, le taux de phosphore est plus élevé dans la valve inférieure que dans la supérieure.

3° Le taux de phosphore est plus élevé chez les huîtres du parc du Courbey, où la croissance est plus rapide.

4° Les huîtres dont le poids total de la coquille est compris entre 25 et 45 g ont ici un taux de phosphore comparativement plus élevé que les échantillons moins développés. Le phénomène, plus accusé pour les huîtres du Courbey, se dessine plus nettement au sein de la valve inférieure. Par contre, au-delà d'un poids total de 45 g le taux de phosphore diminue dans l'ensemble des échantillons recueillis, aussi bien sur un parc que sur l'autre.

Dans le cas présent il convient de noter que ces dernières gryphées présentaient, à leur extrémité postérieure, une zone d'accroissement d'apparence très compacte proportionnellement plus étendue que chez les exemplaires moins développés.

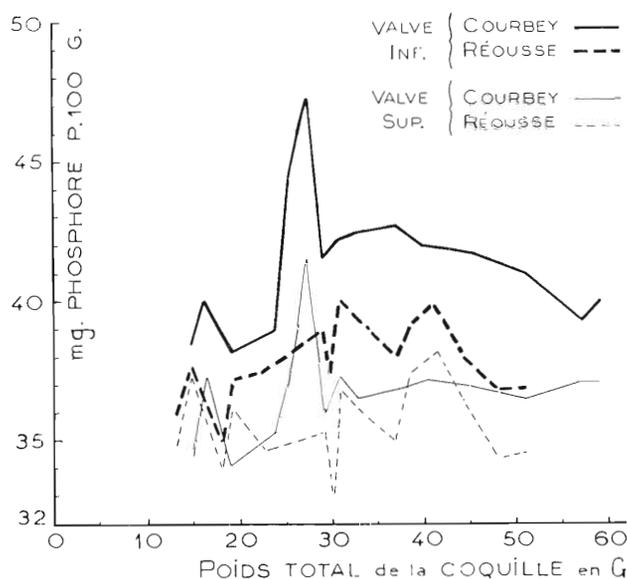


FIG. 1. — Pourcentage pondéral du phosphore dans les valves de Gryphées élevées sur parcs, au Courbey et à La Réousse. Date du prélèvement : octobre 1955 (Chaque point de la courbe représente la moyenne des résultats analytiques relatifs à 5 huîtres).

L'allure des courbes de la fig. 1 se fut peut-être trouvée différente si toutes les huîtres examinées avaient eu le même âge. Au cours des recherches ultérieures relatées ici, elles satisferont donc à cette condition.

A l'examen, on note que les coquilles les plus riches en phosphore sont celles qui présentent l'aspect le plus crayeux. D'apparence compacte et nacrée, elles sont, au contraire, relativement pauvres en phosphore. Il doit donc exister des différences sensibles entre le taux phosphoré des divers dépôts calciques, au sein d'une même coquille.

2. — LES DIVERSES ZONES DE LA COQUILLE.

Avant d'aborder l'exposé de nouveaux résultats biochimiques, il devient nécessaire de rappeler brièvement les données classiques concernant la structure de la coquille de *G. angulata*. Si l'on pratique une coupe dans l'épaisseur d'une valve on rencontre successivement, à partir de l'extérieur, plusieurs couches ou zones.

Péριοstracum.

C'est une membrane protéique pelliculaire mise en évidence par LEENHARDT (1926). Le périostacum joue un rôle dans la formation de la coquille. Étant ici d'un intérêt mineur, il n'est cité que pour mémoire.

Couche prismatique.

Elle est constituée par des écailles brunes légèrement élastiques mais peu résistantes et se détachant facilement à sec, disposées en rangées autour de la zone de croissance. À l'exception des plus récemment formées, dont les toutes dernières apparues contribuent à clore l'huître de façon étanche, les autres « écailles » sont, la plupart du temps, tombées de la coquille des mollusques parqués. Ceci est dû, en grande partie, aux chocs des Gryphées les unes contre les autres, soit du fait des manipulations auxquelles elles sont soumises, soit du fait des courants.

À l'intérieur de ces écailles, une matrice protéique de *Conchyoline* délimite le pourtour de prismes constitués eux-mêmes d'un agrégat de microcristaux de calcite. La couche prismatique d'une huître de parc ne représente qu'une faible partie du poids de la valve supérieure.

Particularité curieuse, la valve inférieure, creuse, ne présente normalement pas de couche prismatique.

Couche subnacrée.

On l'appelle ainsi parce qu'elle n'a pas l'aspect irisé des véritables couches nacrées dont la partie minérale est faite de carbonate de Ca sous forme d'aragonite. Seule la forme calcite se rencontre dans *G. angulata*.

À cette différence près, nacre et pseudo-nacre ont schématiquement la même structure.

Le carbonate de calcium s'y présente sous l'apparence de tablettes polygonales localisées en des espaces lenticulaires ménagés entre les feuillettes parallèles du réseau de la matière protéique (conchyoline).

Hypostracum.

Sous cette appellation on désigne la trace de l'insertion musculaire qui se différencie de la couche nacrée environnante par un aspect légèrement plus brillant et surtout par sa pigmentation violacée.

Fait déjà signalé par RANSON (1951), on rencontre des Gryphées dont l'hypostracum, tout comme celui d'*O. edulis*, est incolore et légèrement plus hyalin que la couche nacrée environnante.

Dépôt crayeux.

De même que l'huître plate, *Gryphaea angulata* présente des masses blanches, opaques et d'apparence crayeuse, encastrées dans les couches sub-nacrées translucides environnantes et, souvent même, alternant avec elles.

Chez l'huître plate le matériel crayeux est utilisé par le mollusque comme un moyen économique de garnir l'intérieur de la coquille (KORRINGA, 1951) en créant une sorte de moule adapté aux dimensions du mollusque et à ses conditions physiologiques. Les observations effectuées systématiquement sur un grand nombre de Gryphées du Bassin d'Arcachon confirment l'opinion de RANSON, adoptée par KORRINGA : elles aussi élaborent des masses crayeuses dans ce même but.

Il existe cependant des coquilles donnant l'impression d'être en presque totalité crayeuses. Même leur partie externe, au contact de l'eau de mer, n'est pas d'apparence subnacrée. L'aspect en est opaque et crayeux, la consistance relativement friable. Des nappes de cette « craie » qui ne diffère apparemment des dépôts de remplissage que par sa texture plus compacte, sont séparées les unes des autres par des pellicules de pseudo-nacre d'une épaisseur de l'ordre de 1/10 de mm. De telles coquilles sont partout nettement plus épaisses que celles de structure normale, où la nacre prédomine.

Si l'on tient ces huîtres de façon à ce que le ligament charnière soit en haut et la valve supérieure vers soi, on y note toujours sur la valve inférieure — et souvent aussi sur la supérieure — un épaississement marginal nettement exagéré, au niveau de la zone d'apparence lamellaire située à gauche et à proximité de la charnière. On peut rencontrer, bien entendu, des termes de transition entre la coquille normale et celle donnant l'impression d'être entièrement crayeuse.

3. — QUELQUES CARACTERES DES DIFFERENTS DEPOTS CALCIQUES.

Densité.

Les valves d'huîtres ayant séjourné dans l'eau douce (cf. ci-dessus) sont disséquées dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau afin d'en séparer les diverses zones. L'opération est longue et délicate. On peut s'aider de pinces coupantes et d'une petite scie circulaire en acier extra-dur entraînée mécaniquement. Pour le dépôt crayeux, la difficulté consiste à lui conserver son volume primitif, c'est-à-dire à ne pas l'écraser.

Au cours des opérations, chaque fragment recueilli est légèrement essoré sur un papier Joseph pour enlever l'eau qui mouille l'extérieur et placé dans un petit cristalliseur taré, hermétiquement bouché. Ces divers fragments demeurent donc imprégnés d'eau comme ils l'étaient chez le mollusque vivant, avec cette seule différence que l'eau douce remplace maintenant l'eau de mer.

Après avoir rassemblé une quantité suffisante de chacun des dépôts précédemment énumérés, les prises d'essai sont pesées et leur volume apparent est évalué par la classique méthode du flacon.

Une dessiccation à l'étuve à 100-105° C permet de déterminer les poids secs.

Le rapport : $\frac{\text{Poids sec}}{\text{Volume apparent}} = \text{Densité apparente.}$

C'est en somme la densité du dépôt minéral privé de son eau d'imprégnation, mais ayant conservé son volume primitif.

On notera (Tableau I) l'énorme différence qui existe entre la densité de la nacre (2,58) et celle de la craie (0,634-0,511) selon sa friabilité.

KORRINGA (1951) ayant limité ses recherches à ces deux dépôts chez *O. edulis*, cite respectivement les chiffres voisins de : 2,5 et 0,5.

Coefficient volumétrique d'imprégnation aqueuse.

Dans les conditions précédemment exposées, toutes les variétés de dépôts calcaires de *G. angulata* perdent du poids au cours du passage à l'étuve. Ceci implique une certaine infiltration d'eau, aussi bien entre les lamelles subnacrées que les prismes de la zone prismatique ou les lacunes de

la « craie ». Celle-ci est massivement imprégnée d'eau. Il suffit d'ailleurs de briser une coquille présentant « un remplissage crayeux », de l'essorer rapidement, puis de l'écraser sous la presse, pour voir sourdre l'eau qui remplissait les espaces lacunaires.

Le coefficient volumétrique d'imprégnation aqueuse est fourni par la relation :

$$\frac{\text{Poids humide} - \text{Poids sec}}{\text{Volume apparent}} = \frac{\text{Eau d'imprégnation}}{\text{Volume apparent}} = \text{C.V.I.A.}$$

Il est intéressant de constater (Tableau I) qu'à l'intérieur des zones crayeuses les plus friables, 80 % du volume de la masse sont occupés par de l'eau.

Teneur en phosphore et densité phosphorée.

Selon le dépôt calcique envisagé, la teneur en phosphore de 100 g de poids sec varie dans l'ordre croissant : nacre, hypostracum, couche prismatique, zone crayeuse compacte et zone crayeuse très friable.

Or, ce qu'il importe de pouvoir comparer, c'est la quantité de phosphore qu'utilise le mollusque pour élaborer un même volume des diverses sortes de dépôts calcaires. On y parvient en évaluant la densité phosphorée dans chacun des cas (Tableau I).

$$\frac{\text{Phosphore de la prise d'essai en mg}}{\text{Volume apparent de la prise d'essai en ml}} \times 10^3 = \text{Densité phosphorée.}$$

On s'aperçoit alors que l'huître portugaise déposant la pseudo-nacre, l'hypostracum ou les couches prismatiques, dépense approximativement 2,4 à 2,6 fois plus de phosphore que pour former un même volume de craie dont la densité apparente est environ 4 à 5 fois moindre.

Elaborer de la craie est donc pour *G. angulata* une opération économique en ce qui concerne le phosphore.

TABLEAU I. — Quelques caractéristiques des différents dépôts calcaires de la coquille de *G. angulata* Lmk.

	Couches prismatiques	Couches sub-nacrées	Hypostracum	Zone crayeuse	
				compacte	friable
Densité apparente (+)	2,10	2,585	2,51	0,634	0,511
Coefficient volumétrique d'imprégnation aqueuse (:)	17,59	4,10	4,27	69,89	80,14
Perte au feu p. 100 à 525° C. (Mat. organiques %)	3,72	1,10	1,18	4,18	4,57
Phosphore p. 100 en poids	0,040	0,031	0,0335	0,0538	0,062
Densité phosphorée (x)	0,84	0,81	0,84	0,341	0,316

$$(+)\ \frac{\text{Poids sec}}{\text{Volume apparent du dépôt calcique}}$$

$$(x)\ \frac{\text{Poids du Phosphore}}{\text{Volume apparent du dépôt calcique}} \times 10^3$$

$$(:)\ \frac{\text{Eau d'imprégnation}}{\text{Volume apparent du dépôt calcique}}$$

4. — DENSITE PHOSPHOREE ET CONDITION BIOLOGIQUE.

Ces données étant acquises, il convenait de les appliquer à l'étude de diverses populations de Gryphées. Un premier choix s'est porté sur des huîtres de 3 ans primitivement captées sur collecteurs au Courbey puis, après détroquage, parquées à proximité, sur un même sol.

Tout d'abord, et c'est là un lieu commun, toutes les huîtres d'un parc, fut-il, comme c'est le cas, de dimensions restreintes, ne présentent pas la même taille quoique qu'elles soient du même âge, et de santé apparemment bonne (mollusque charnu, coquille exempte d'atteintes parasitaires et de chambrage). En certains endroits, les Gryphées se trouvant entassées, celles des couches inférieures manifestent un développement retardé. D'autres, au contraire, bénéficiant de conditions favorables,

acquièrent une taille nettement supérieure à la moyenne de l'ensemble. Une telle population permet donc d'étudier la répercussion de la vitesse de croissance sur la composition élémentaire de la coquille.

Cette première série expérimentale ne comprenait que des coquilles assez rondes, d'aspect aussi régulier que possible et présentant donc la forme classique ainsi définie par RANSON (1951) pour les huîtres portugaises d'Arcachon.

Le rapport longueur/largeur était compris entre : 1,22 et 1,81 (moyenne : 1,46) et le rapport longueur/épaisseur variait de 2,18 à 3,20 (moyenne : 2,74).

Les résultats concernant les valves inférieures et supérieures de ce lot sont représentés respectivement fig. 2 et fig. 3. Ils y sont exprimés en fonction du poids sec de l'ensemble de la coquille. Chaque point correspond à la moyenne des chiffres fournis par l'analyse de 5 valves prélevées en 1956.

On notera la différence du pourcentage en phosphore de ce lot et de celui de la fig. 1 ramassé six mois plus tôt à moins de 200 m du lieu de l'actuel prélèvement.

On peut en tirer les conclusions suivantes :

— La densité phosphorée de l'une et l'autre valves de la coquille de *G. angulata* Lmk. varie dans le même sens que la densité apparente.

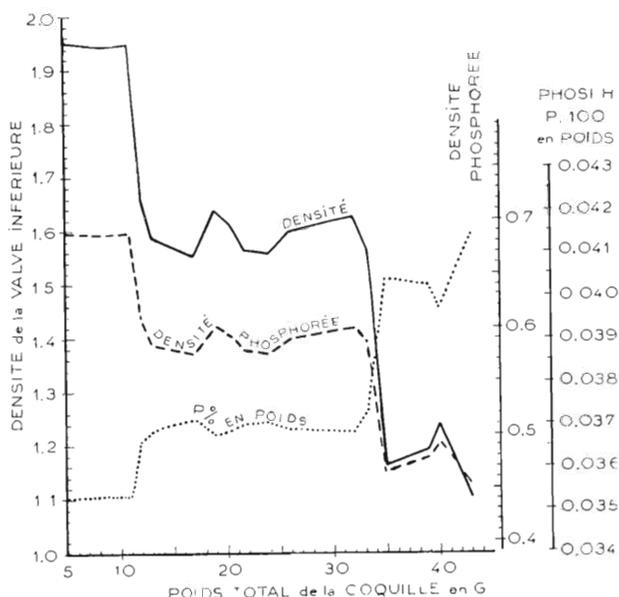


FIG. 2. — Densité, pourcentage de phosphore, et densité phosphorée de la valve inférieure en fonction du poids total de la coquille. Gryphées âgées de 3 ans, provenant d'un parc découvert seulement lors des grandes marées et situé en bordure du chenal du Courbey (Parc A).

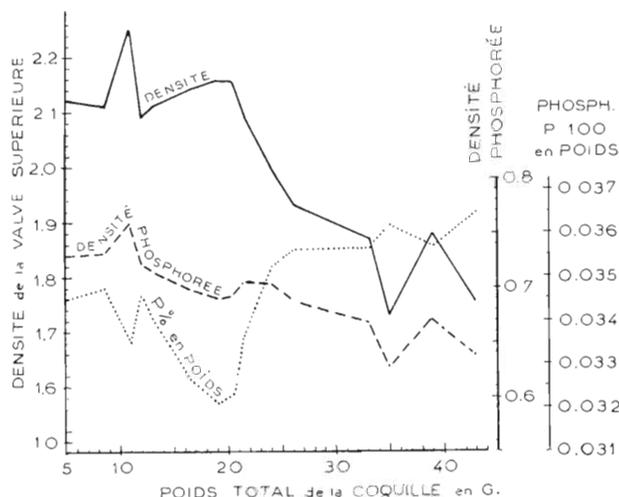


FIG. 3. — Densité, pourcentage de phosphore, densité phosphorée de la valve supérieure des mêmes Gryphées qu'à la figure 2 (Parc A).

— Le pourcentage de phosphore, évalué sur la base pondérale, varie en sens inverse de la densité apparente de la coquille.

— La densité phosphorée de la valve supérieure est plus élevée que celle de la valve inférieure correspondante. Cette dernière, autrement dit, est plus crayeuse.

— Plus la croissance du mollusque est rapide, plus la coquille, chargée en craie, présente une faible densité phosphorée. On note cependant ici un palier pour les valves des coquilles dont le poids total est compris entre 15 et 30 g.

Des recherches analogues entreprises sur des huîtres de 20 mois provenant d'un parc situé à un niveau légèrement plus élevé, mais toujours au Courbey, ont fourni des résultats comparables aux précédents (fig. 4) permettant d'aboutir aux mêmes conclusions d'ordre général. Toutefois le palier précité n'apparaît pas dans le cas présent (fig. 4).

5. — DENSITÉ PHOSPHORÉE ET MORPHOLOGIE DE LA COQUILLE.

Parmi les huîtres de 3 ans, certaines, probablement à la suite d'un enfouissement plus ou moins partiel, présentaient la forme allongée que l'on rencontre couramment chez les huîtres portugaises en provenance de l'embouchure de la Seudre (huîtres dites de Marennes).

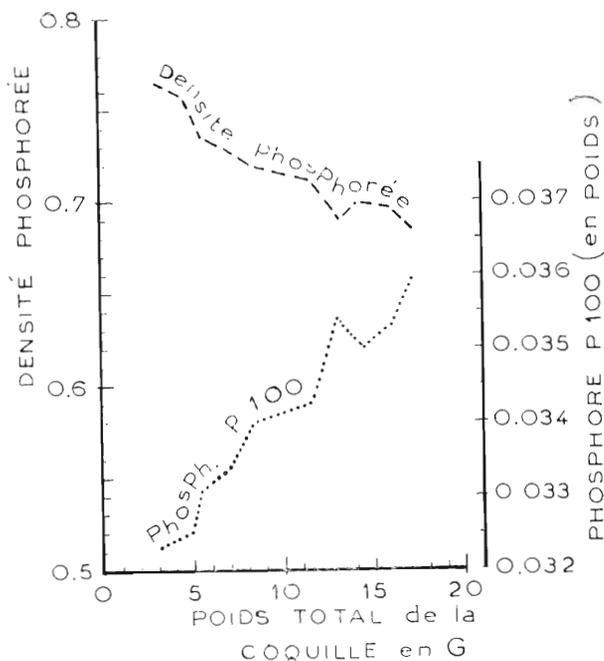


FIG. 4. — Pourcentage de phosphore et densité phosphorée de la valve inférieure des Gryphées âgées de 20 mois prélevées sur le parc du Courbey C au début d'avril 1956. Le niveau est ici plus élevé qu'au Courbey A.

Le volume des solides de la valve inférieure croît, dans chacun des cas envisagés, plus rapidement que celui de la valve supérieure.

Enfin, l'accroissement volumétrique des valves est toujours plus rapide que l'accroissement pondéral ; le phénomène est plus marqué pour la valve inférieure.

Dans le cas des coquilles de forme normale ceci correspond à l'augmentation progressive, déjà notée, de l'importance des zones crayeuses en fonction du poids.

Il est également intéressant de remarquer l'absence de palier sur les courbes de la fig. 5.

Quelques autres Gryphées des parcs du Courbey présentent un aspect costulé des deux valves. Dès l'âge de 18 mois la coquille avait déjà cette allure et l'a conservée.

Une série d'analyses montre que ces valves costulées sont, ici, très denses par suite de leur richesse en nacre : même des coquilles de 35 g conservent, pour cette raison, une densité phosphorée qu'on ne retrouvait ordinairement que dans des exemplaires jeunes et d'aspect courant pesant 5 à 10 g. Rappelons enfin qu'il existe des coquilles dont l'allure tourmentée résulte d'une position défectueuse acquise à un certain moment de leur croissance sur le parc : elles ont été délibérément écartées.

Cas des huîtres « fixées ».

La Gryphée sauvage continue à croître sur le support où s'est fixée la larve. Ce support est souvent une autre huître plus âgée, de sorte qu'au bout de plusieurs années on peut observer des amas compacts de mollusques de diverses générations. Chacun, disputant la place aux voisins, y

Il est évidemment difficile de déterminer à partir de quel rapport entre sa longueur et sa largeur une huître sera « longue ». C'est pourquoi il a été fait appel à un critère biologique qui ne vaut, bien entendu, que dans le cas présent. A la fois l'observation et l'analyse montrent que si le rapport longueur/largeur est supérieur à 1,85, l'huître est, ici, nettement plus crayeuse qu'une autre de même poids et de même âge, mais de forme moins allongée; ce chiffre limite fut donc retenu.

Les valves des huîtres portugaises crayeuses sont plus épaisses que celles des huîtres nacrées de même poids; un simple examen visuel permet de s'en rendre compte. Le volume moyen des solides constituant la coquille des Gryphées de forme allongée doit donc être plus important que celui des huîtres de forme arrondie, moins riches en craie. Le fait a été vérifié sur un grand nombre d'échantillons prélevés sur des parcs du Courbey éloignés de 250 mètres environ de ceux qui font l'objet des figures 2 et 3.

Les courbes 1 et 2 (fig. 5) sont respectivement relatives aux valves inférieures et supérieures d'huîtres « normales », tandis que les courbes 3 et 4 concernent les mêmes valves d'huîtres « longues ».

modèle la forme de sa coquille en fonction de l'espace dont il dispose. On le constate couramment sur les bancs naturels ou *crassats*, ou encore le long des piquets de bois (localement appelés pignots) entourant les parcs du Bassin d'Arcachon.

Il arrive cependant qu'une huître portugaise se développe solitairement, soit sur un pignot, soit sur tout autre support inerte de dimension satisfaisante. Son aspect extérieur est alors très différent de celui des huîtres de crassats ou encore des huîtres de parcs; adulte, elle conserve l'aspect général du naissain (fig. 6).

Sur un support approximativement plan, la valve inférieure qui en épouse la forme sera mince et plane. Ventralement, c'est-à-dire du côté droit, s'y retrouve le plan abrupt caractéristique de cette valve chez le naissain. Eventuellement un autre plan, moins élevé, se dressera du côté gauche. La valve supérieure est légèrement bombée.

Un peu de craie peut se déposer au sein de la portion plane de la valve inférieure, notamment si la surface du support est un peu raboteuse. Il en apparaît aussi, de façon très limitée, dans l'angle que forment le ou les pans abrupts avec la portion plane (fig. 6).

Tout le reste de la coquille, exception faite de la couche primastique bien développée, est de pseudo-nacre. Ce n'est en général qu'à partir de la troisième année que quelques petites masses de craie apparaissent dans la valve supérieure et que cette forme de dépôt prend une importance un peu plus grande au sein de la valve inférieure.

Divers détails peuvent être immédiatement notés qui différencient une telle huître de celle de parc :

1° Que son support suffisamment vaste soit plan ou cylindrique, la valve inférieure de l'huître fixée et s'y développant sans contrainte, n'affecte jamais la forme conchoïdale de celle de l'huître parquée : sa section transversale comporte toujours une importante fraction plane (F, fig. 6) ou légèrement incurvée selon son orientation à la surface d'un support cylindrique. L'huître portugaise est susceptible d'élaborer des quantités massives de « craie » pour s'établir le moins incommodément possible dans une coquille comprimée au sein d'une grappe d'individus fixés. Dans des lieux voisins et dans des conditions hydrobiologiques identiques, ce même processus devrait permettre à l'huître isolée de colmater l'angle du pan latéral (ou occasionnellement des pans latéraux) avec le plan de fixation et d'arrondir en forme de conque l'intérieur de la valve inférieure. Comme elle n'en fait rien, il faut en conclure que cet étalement lui convient mieux.

2° Toujours à condition que son support soit assez vaste et suffisamment uni, le mollusque fixé ne semble éprouver aucun besoin d'en détacher partiellement sa valve inférieure. Ceci s'est

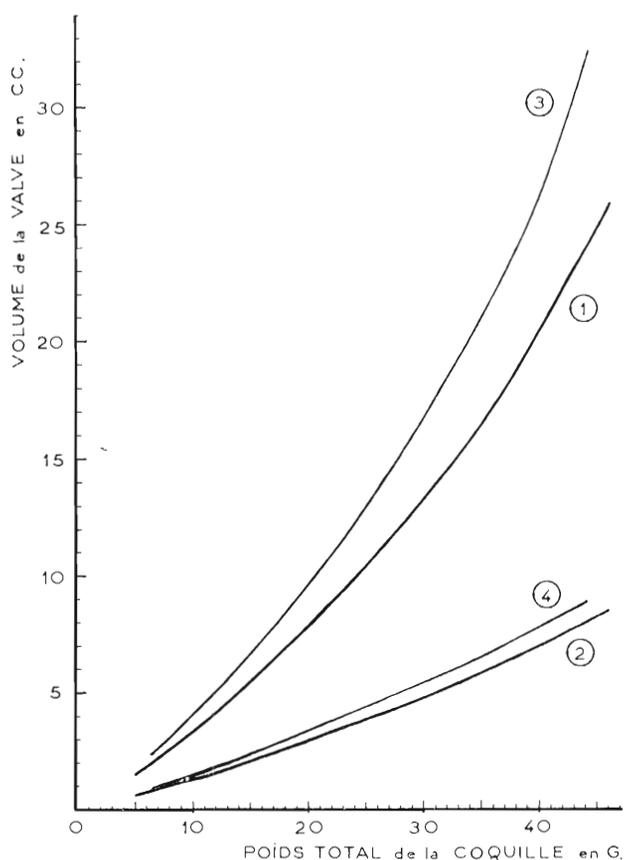


FIG. 5. — Variations du volume des valves de Gryphées en fonction du poids total de la coquille (1 et 2 : valves inférieure et supérieure de Gryphées de forme « normale » c'est-à-dire régulières et relativement arrondies. 3 et 4 : les mêmes valves de Gryphées de forme « longue »).

trouvé vérifié quelle que soit l'orientation de la coquille, pour tous les échantillons examinés jusqu'à présent. L'huître arcachonnaise de parc, au contraire, est pratiquement privée de support dès le détroquage. Au cours des années suivantes, elle ne conservera comme vestige de sa fixation pri-

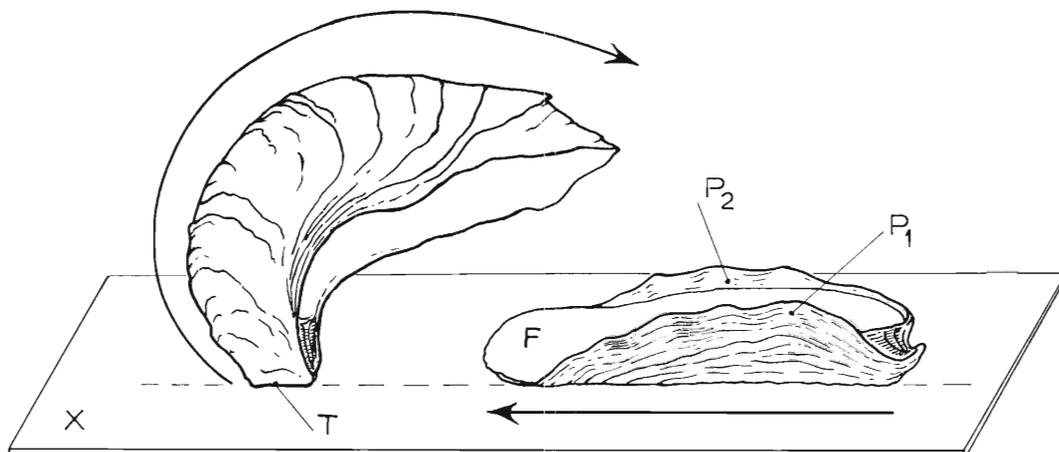


FIG. 6. — Développement comparé de la valve inférieure de la coquille de *Gryphée* demeurée sur le support plan où s'est fixé le naissain, et de la *Gryphée* placée sur parc après détroquage. Chez la *Gryphée* fixée, on note toujours une surface plane *F* bordée d'un plan abrupt *P*₁, auquel s'ajoute parfois un second *P*₂. La croissance se poursuit dans le sens de la flèche, la valve inférieure demeurant accolée au plan de fixation du naissain. Par rapport au même plan évoqué par le « talon » *T* la coquille de *Gryphée* libre s'incurve et modèle l'intérieur de sa valve inférieure par les dépôts successifs de couches crayeuses et nacrées.

mitive qu'un « talon » plan auquel peut encore adhérer un peu du mortier qui recouvrait les collecteurs. Ce talon représente donc le plan de fixation du naissain.

Dans l'un et l'autre cas, le développement de la coquille à partir de ce plan est tout à fait dissemblable, comme le met en évidence la fig. 6.

3° Outre l'aspect corné de la valve supérieure, il est une autre différence de structure entre la même huître, ainsi fixée, et l'huître de parc. Chez celle-ci, le poids de la valve supérieure représente 33 à 56 % de celui de la valve inférieure alors qu'il est de 74 à 124 % (moyenne : 93,5 pour 46 exemplaires) chez l'huître fixée. En l'occurrence, le mollusque ne répartit donc pas de la même façon entre ses valves les quantités de matières minérales utilisées pour élaborer la totalité de sa coquille.

4° D'après ce qui précède, on peut supposer que la gryphée ainsi fixée isolément se développe dans les meilleures conditions physiologiques. Aux caractères morphologiques particuliers de la coquille se trouve liée une absence de chambrage et une remarquable résistance aux attaques de divers parasites. Jusqu'à présent, plusieurs centaines de mollusques ont été examinés sans qu'il ait été possible de déceler la moindre lésion.

Sur le plan chimique, on a étudié les deux valves d'huîtres fixées depuis un stade jeune (poids moyen sec de la coquille entière : 1,23 g ; longueur et largeur moyennes : 31,7 et 24,7 mm respectivement) jusqu'à l'âge de 30 mois environ (poids : 22 g ; longueur et largeur : 68 et 60 mm).

La densité phosphorée s'y trouve notablement plus élevée (fig. 7) que dans les coquilles des huîtres parquées présentant une forme régulière ou même un aspect soit ondulé, soit costulé.

Par suite du léger dépôt crayeux mentionné dans les angles, et éventuellement sur le « fond plat », la densité phosphorée de la valve inférieure est toujours plus faible.

III. - INFLUENCE DE LA COMPOSITION DES SOLS SUR LA TENEUR EN PHOSPHORE DE LA COQUILLE

La répercussion possible de la teneur en phosphore du sol des bancs naturels ou des parcs de pleine eau sur la composition des coquilles d'huîtres portugaises n'a pas encore, à notre connaissance, fait l'objet de recherches systématiques.

La précédente étude concernant le phosphore coquillier a donc, pour cette raison, été complétée par celle du sol des parcs sur lesquels ont été prélevées les Gryphées analysées.

1. — RESERVE PHOSPHOREE DES SOLS.

Si l'on procède à une analyse granulométrique du sol plus ou moins vaseux de divers parcs du Bassin d'Arcachon, on y rencontre toujours, en proportions variables, des fractions comprenant :

— Des débris plus ou moins volumineux de coquilles de mollusques, et principalement d'huîtres.

— Du sable siliceux de finesse variable.

— Des débris impalpables constituant la phase suspensoïde.

Selon leurs dimensions, sable et débris coquilliers passent ensemble à travers un tamis de tel ou tel numéro.

L'analyse chimique y révèle la présence de phosphore, de même que dans la vase demeurée en suspension au cours des opérations de séparation mécanique.

L'examen séparé des débris coquilliers montre qu'ils renferment approximativement 0,035 g % de phosphore. Il est évident qu'ils constituent la principale source du phosphore de chaque portion sableuse tamisée.

D'autre part, l'étude du contenu stomacal des Gryphées a montré la présence simultanée de microorganismes planctoniques, débris animaux ou végétaux et de vase. D'après RANSON (1951) ce mollusque ne pratique aucune sélection et absorbe toutes les particules de dimensions satisfaisantes qui lui parviennent à la bouche.

Au point de vue qui nous occupe, le seul phosphore du sol que l'huître soit capable d'ingérer semble donc contenu dans les éléments de la phase suspensoïde.

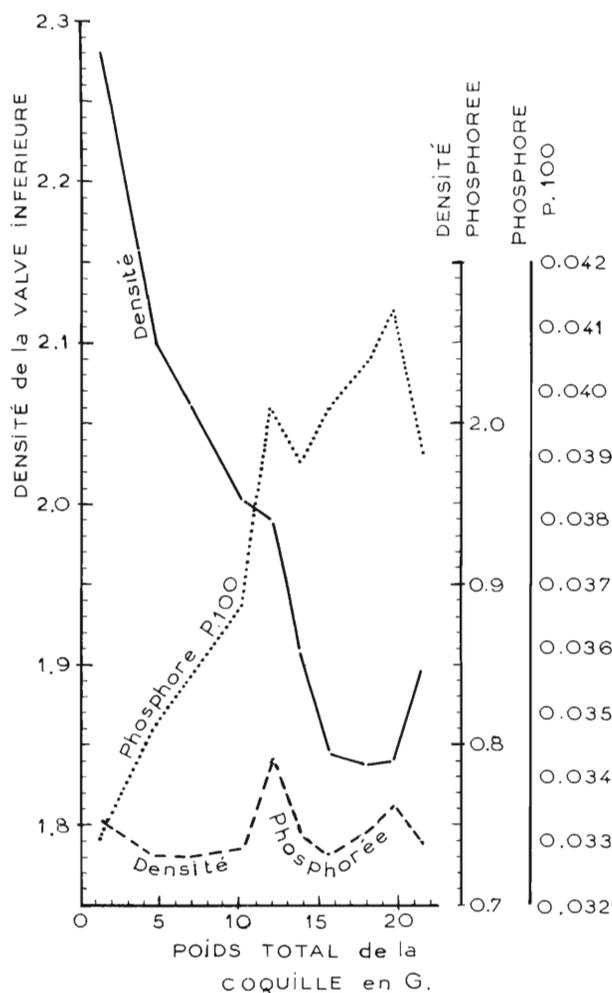


FIG. 7. — Densité, pourcentage de phosphore et densité phosphorée en fonction du poids total de la coquille de Gryphées sauvages fixées isolément. Ces trois valeurs sont ici plus élevées que pour des huîtres libres croissant sur des parcs situés dans le voisinage immédiat.

Le phosphore total du sol des parcs — et ceci en fonction de l'état de division des éléments solides — peut donc être partagé en une fraction de *réserve* (débris grossiers et sable) et une fraction *biologiquement utilisable*. En plus du phosphore minéral, celle-ci renferme le phosphore provenant de débris organiques insolubles et de microorganismes vivants.

Reflétant les cycles de la microfaune et de la microflore, la teneur en phosphore des sédiments organiques ou non, en suspension dans l'eau de la mer, varie très sensiblement au cours d'une année. POSTMA (1954) l'a démontré dans le cas de la mer de Wadden.

Il en est probablement de même pour les sédiments du sol des parcs du Bassin d'Arcachon, mais ces variations n'ont pas encore fait l'objet d'études systématiques.

A plus longue échéance et par action mécanique, la réserve phosphorée constituée par les débris de coquilles deviendra biologiquement utilisable par suite de sa division progressive en particules de plus en plus fines.

2. — METHODES D'ANALYSE.

Granulométrie.

Un échantillon moyen est prélevé sur une épaisseur de 4 cm à partir de la surface. Afin d'éliminer les sels solubles de l'eau de mer, il est brassé à 5 reprises avec son volume d'eau distillée saturé de CO₂ Ca. L'opération est conduite dans de gros tubes de centrifugeuse. Après chaque centrifugation, on conserve l'eau surnageante qui devient de plus en plus opalescente. Le dépôt est alors pratiquement débarrassé des chlorures. Pour récupérer le phosphore en suspension dans les eaux de lavage, on y ajoute la quantité de chlorure de Mg nécessaire pour en provoquer la floculation, le pH étant ajusté à 8,2.

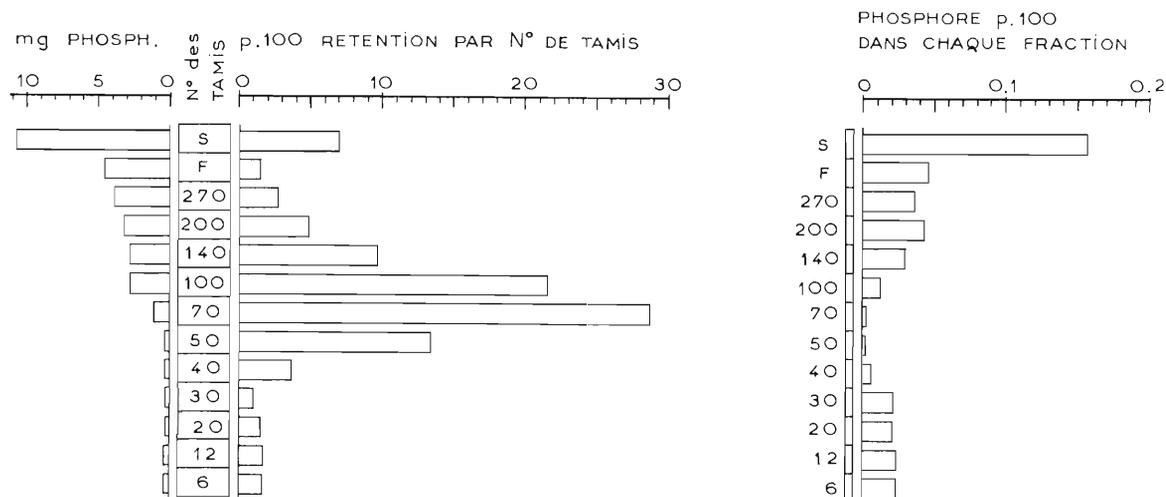


FIG. 8. — Analyse du sol d'un parc découvert seulement par grande marée et situé sur le banc de La Réousse en bordure du chenal du Courbey. (A droite : résultats de l'analyse granulométrique exprimés en pourcentage de rétention par numéro de tamis. F = fines, S = suspensoides. La teneur en phosphore de chaque fraction ainsi séparée est indiquée en regard. A gauche : pourcentage de phosphore dans chacune de ces fractions).

Après une nuit de repos, le floculat est séparé du liquide par centrifugation. Toujours par centrifugation, on procède à deux lavages successifs du dépôt à l'aide d'une solution de chlorure de Mg à 15 ‰, en prenant la précaution de faire tomber les particules restées le long de la paroi des tubes.

Après avoir éliminé les eaux de lavage, le culot de centrifugation est remis en suspension dans de l'eau distillée. Le tout est intimement mélangé au premier dépôt obtenu.

Une légère cause d'erreur est due au faible volume de solution saline imprégnant le dernier dépôt de flocculat. Elle est de l'ordre de 15 mg et peut être évaluée plus exactement par un dosage chlorométrique pratiqué au cours d'une expérience témoin.

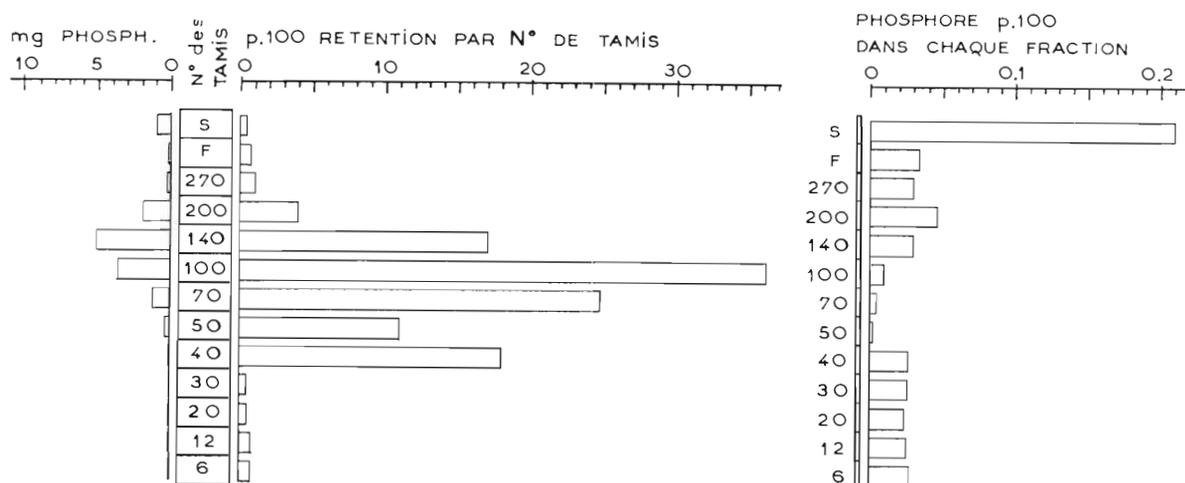


FIG. 9. — Analyse du sol d'un parc découvert seulement par grande marée et situé sur le banc du Courbey (Courbey A) en bordure du chenal du même nom, mais sur la rive opposée au banc de La Réousse. Notations identiques à celles de la légende de la fig. 8.

L'échantillon de sol est alors étalé sur une capsule plate et porté à l'étuve à 45° C. La dessiccation jusqu'à poids constant est très délicate car il faut obtenir un produit final pulvérulent qui, rehydraté, se divisera aussi facilement que le sol primitif. Elle est plus aisée en présence d'une assez grosse proportion de sable, comme c'est généralement le cas pour les sols du Bassin d'Arcachon.

Une prise d'essai de 100 g de ce sol séché est soumise au fractionnement granulométrique par tamisage selon la méthode classique, en utilisant la gamme américaine des tamis (fig. 8 et 9).

Des lavages successifs mettent en suspension les très fines particules. Après sédimentation, toutes les eaux de lavage sont recueillies et mélangées. Afin d'y provoquer une floculation, on ajoute du nitrate de soude, on laisse reposer une nuit et on recueille le dépôt par centrifugation. Il renferme la totalité du phosphore biologiquement actif. Le reste des matières solides du sol est alors recueilli quantitativement, séché à l'étuve à 100-105°C et pesé pour obtenir, par différence, le poids de vase éliminé par lavages. Il est ensuite passé à travers une série de tamis dont les numéros vont de 6 à 270 inclus. Le phosphore est dosé aussi bien dans la phase suspensoïde (fraction S) que dans chaque fraction correspondant à un numéro de tamis. Chacune d'elles, séchée puis pesée, est enfin calcinée à 500-525° dans une capsule de platine.

Dosage du phosphore.

Il s'effectue selon la méthode utilisée pour le dosage de cet élément au sein des coquilles.

3. — RESULTATS.

Ils sont exprimés dans les figures 8 et 9.

Sur le même graphique ont été groupées les données concernant :

— Le pourcentage de rétention à travers chaque numéro de tamis.

— La teneur en phosphore de chaque fraction ainsi recueillie.

— Le pourcentage du phosphore dans ces mêmes fractions.

Les résultats analytiques cités ci-dessous concernent les parcs de La Réousse (fig. 8, cf. légende fig. 1) et du Courbey A (fig. 9, cf. légende fig. 2).

Un examen comparatif montre des différences notables du pourcentage de phosphore dans la fraction S selon le lieu du prélèvement. Celle qui imprègne les sables A du Courbey est plus riche que celle de La Réousse.

Un rapide examen microscopique montre que la densité des micro-organismes vivants au sein de la couche superficielle du sol est plus élevée au Courbey A qu'à La Réousse.

Entre ces résultats et ceux de l'analyse des coquilles, essayons de dégager des rapports possibles.

Ces deux parcs sont situés au même niveau de part et d'autre du même chenal, mais le sol du dernier est un peu plus chargé d'une vase où les particules utilisables par l'huître sont moins riches en P qu'au Courbey A.

Dans des conditions de salinité et de températures identiques, la croissance de l'huître sur sol sableux est plus rapide et la coquille plus crayeuse quand la vase imprégnant ce sol présente un pourcentage plus élevé de phosphore.

Les parcs du Courbey A et C (cf. légende fig. 4) diffèrent surtout par leur niveau ; la composition des sols est voisine.

Les Gryphées, étant plus longtemps exondées en C s'alimenteront pendant une durée moindre qu'en A où la croissance est plus rapide. Les coquilles de même taille sont un peu plus crayeuses en A qu'en C.

4. — TENEUR EN PHOSPHORE ET RESISTANCE MECANIQUE DE LA COQUILLE.

En ouvrant les huîtres de façon courante, c'est-à-dire en brisant d'abord le ligament à l'aide d'une lame, il arrive, conséquence de l'effort développé, que la valve supérieure se casse. Parfois même les deux sont brisées.

Parmi les huîtres fragiles, quelques-unes ont une valve supérieure fort mince, mais c'est là une exception. Presque toutes les coquilles détériorées possèdent au contraire des valves relativement épaisses et crayeuses. Il est du reste évident, *a priori*, qu'une coquille présentant une succession de couches sub-nacrées rigides et compactes, est plus résistante que celle en grande partie formée de couches friables.

Les gryphées dont la coquille est fragile étant peu recherchées, les ostréiculteurs les retirent des parcs où elles avaient acquis cette consistance pour les placer sur d'autres, longtemps exondés par la marée. Le mollusque tapisse alors de nacre sa coquille dont la rigidité se renforce. On dit, à Arcachon, que la coquille se « corse ».

A la lumière des résultats précédents, cette pratique empirique trouve une explication :

La consistance crayeuse était la conséquence d'une croissance rapide. Placé en des conditions biologiquement moins favorables, le mollusque va sécréter de la pseudo-nacre, augmentant ainsi parallèlement la densité, la densité phosphorée et la résistance mécanique de sa coquille.

IV. - CONCLUSIONS ET RESUME

Morphologie et constitution de la coquille de *G. angulata* sont certainement la résultante de multiples facteurs capables d'interférer. En dépit de nombreux travaux déjà effectués, il est raisonnable d'admettre que certains de ces facteurs sont encore insoupçonnés.

Dans l'état actuel des recherches, il semble donc difficile de définir des règles biologiques ne souffrant pas d'exception. Pour s'en convaincre, il suffit de considérer les huîtres portugaises d'un même parc au sol sableux. Selon RANSON (1951, p. 115) ces huîtres possèdent, à Arcachon « une coquille assez ronde, très régulière ».

Dans l'ensemble, le fait est exact, et pourtant au sein d'une population de ce type, certains mollusques présentent la forme allongée de ceux qui croissent dans la vase ; d'autres seront costulés. Dans le lot examiné provenant du Courbey, cette dernière forme traduit une densité phosphorée élevée, c'est-à-dire une texture compacte, fortement sub-nacrée. Venant directement de l'embouchure du Tage, bien des huîtres costulées sont, au contraire, très crayeuses. Dans tous les cas, il s'agit pourtant, insistons sur ce fait, de mollusques sains dont le développement, apparemment normal, n'a pas subi d'entraves entraînant des déformations de la coquille.

Examinons maintenant le lot de Gryphées ayant fait l'objet des recherches résumées fig. 1. Six mois plus tard, sur le même banc du Courbey, provenant d'un parc éloigné de moins de 200 mètres, un autre lot fournit une image différente du pourcentage de phosphore que renferment les valves du mollusque, en fonction du poids total de celui-ci (figures 2 et 3).

Morphologiquement, la valve inférieure des huîtres de plus grande taille du premier lot (fig. 1) présente, avant la « pousse » terminale, une dernière zone de croissance très large, particulièrement compacte et nacrée, renfermant visiblement moins de craie que le reste de la coquille. Il s'ensuit une diminution du pourcentage en phosphore de chaque valve, au moment de l'analyse.

Il est possible que, six mois plus tard, ces mêmes huîtres ayant entre temps élaboré de la craie de remplissage, aient, par là même, accru leur taux de phosphore. Le fait n'a pu être vérifié. Les raisons de l'apparition d'une zone extérieure plus compacte dans la valve inférieure des huîtres de ce premier lot n'en demeure pas moins inexplicée.

Inexplicables encore sont les causes du palier constaté fig. 2 pour les échantillons de 15 à 30 g, bien que l'hypothèse d'une origine alimentaire puisse être retenue dans ces deux cas.

Il s'ensuit que les conclusions auxquelles aboutit le présent travail ne valent que pour la grosse majorité des cas et ne s'appliquent qu'à des lieux géographiques bien définis.

En ce qui concerne le phosphore des sols, il a été implicitement admis (puisque l'on retrouve de la vase dans le tube digestif de *G. angulata* et que cette vase renferme du phosphore) que l'huître peut utiliser cet élément quelle que soit son origine, minérale ou non.

Enfin, au sein des farines de gryphées provenant du Bassin d'Arcachon, le taux de phosphore n'est pratiquement susceptible de varier qu'entre des limites inférieure et supérieure respectivement voisines de 0,033 et 0,050 p. 100.

Exprimés en P_2O_5 , ces faibles pourcentages atteignent 0,075 et 0,114.

Comparées au phosphore total d'une ration d'élevage, les quantités de cet élément qui s'y trouvent apportées par l'addition de farine de gryphées demeurent donc toujours négligeables en dépit des variations précitées.

En résumé :

-- Les quatre dépôts calciques de structure différente de la coquille de l'huître portugaise élevée sur le parc : pseudo-nacre, hypostracum, couche prismatique et masses crayeuses, présentent, dans l'ordre précité, des densités décroissantes allant de 2,58 à 0,51.

— Sur la base du poids de matière sèche, la teneur en matière organique totale et en phosphore croît, au contraire, dans le même ordre.

— Le calcul montre que la densité phosphorée (D.P.), c'est-à-dire la quantité de phosphore $\times 10^3$ par unité de volume de ces dépôts, suit le même ordre décroissant que les densités. Autrement dit, pour élaborer 1 cc de coquille en pseudo-nacre (D.P. = 0,81), la gryphée utilisera davantage de phosphore que pour déposer le même volume de craie (D.P. = 0,31). En cette dernière occurrence, elle économise le phosphore.

— Au fur et à mesure que l'huître croît (fait déjà signalé pour *Ostrea edulis* L.) elle dépose en sa coquille une proportion de plus en plus importante de craie.

Ce phénomène est plus sensible à la valve inférieure, et plus net à partir de la 2^e année.

En application de ce qui précède, on en déduira qu'en vieillissant, une huître utilise moins de phosphore pour élaborer un volume donné de coquille, qu'elle ne le faisait aux stades plus jeunes.

— Sur certains parcs du Courbey, plus la croissance d'une huître est rapide, plus sa coquille est crayeuse.

— L'accroissement du volume des solides constituant les valves des Gryphées est toujours plus rapide que l'accroissement pondéral, le phénomène étant plus marqué pour la valve inférieure.

— Les valves de faible densité phosphorée (c'est-à-dire riches en masses crayeuses) accusent une résistance mécanique plus faible que les coquilles sub-nacrées.

— Les huîtres sauvages ayant la totalité de la valve inférieure fixée sur un support, présentent un aspect corné particulier de la valve supérieure devenant moins net après la troisième année. Morphologiquement, leurs coquilles diffèrent nettement de celles des gryphées proliférant sur un parc ou sur des crassats. A l'analyse, elles sont sensiblement plus riches en phosphore.

L'analyse granulométrique du sol des parcs où avaient proliféré les huîtres dont les coquilles font l'objet des précédentes conclusions, suivie du dosage du phosphore dans chaque fraction séparée, permettent les constatations suivantes :

Tous les sols renferment du sable siliceux et des débris coquilliers retenus aux divers numéros de tamis, ainsi qu'un pourcentage de fines et de suspensoïdes.

— Dans chaque échantillon de sol on peut distinguer une fraction phosphorée, dont la finesse des grains fait qu'elle est biologiquement utilisable par la Gryphée, et une autre fraction phosphorée dont le diamètre des constituants est supérieur. Celle-ci est surtout constituée de débris coquilliers.

— Dans la limite du nombre des recherches effectuées, ce n'est pas la richesse absolue d'un sol en phosphore des suspensoïdes, mais le pourcentage de phosphore dans cette phase, qui paraît être en relation directe avec la vitesse de croissance de la coquille de Gryphée. Plus ce pourcentage est élevé, plus on constate une abondante prolifération de microorganismes dans le sol.

BIBLIOGRAPHIE

- DENIGES, G.; CHELLE, L. & LABAT, A. — Précis de Chimie analytique. — Paris, Maloine, 1931.
KORRINGA, P. — *Proc. California acad. Sci.* 4^e Ser. 1951; **27** (5), p. 133-158.
LE DANTEC, J. — *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **20**, 1956, 171-182.
LEENHARDT, H. — *Ann. Inst. Océan. Paris*, **3** (2), 1926, p. 1-90.
POSTMA, H. — *Arch. Neerl. Zoologie*, **10**, 1954, p. 405-511.
RANSON, G. — Les Huîtres. — Biologie-Culture. — Paris, P. Lechevalier, 1951.