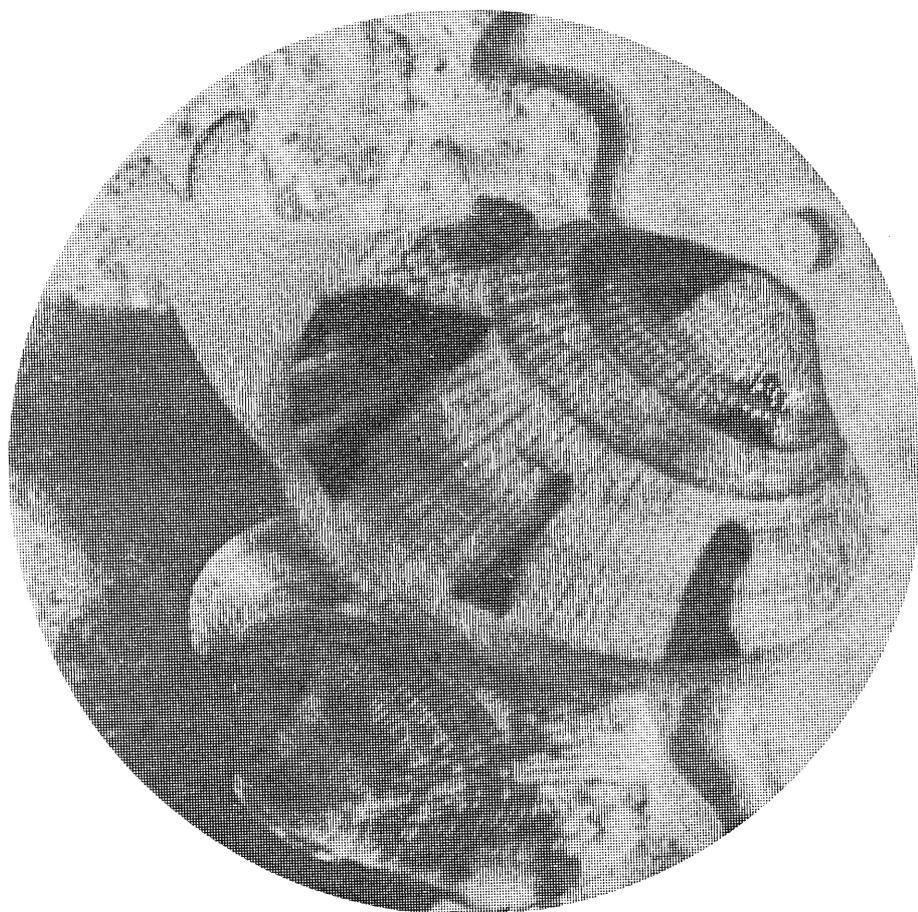


*ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE DE QUELQUES ESPECES
PLANCTONIQUES ET BENTHIQUES LITTORALES
DE LA MANCHE*



VOLUME 3 - ESPECES ZOOBENTHIQUES



**CENTRE DE BREST
DEPARTEMENT ENVIRONNEMENT LITTORAL**

AVRIL 1985

ELECTRICITE de FRANCE

ÉTUDE BIBLIOGRAPHIQUE DE QUELQUES ESPECES

PLANCTONIQUES ET BENTHIQUES DE LA MANCHE

VOLUME III

ZOOBENTHOS

M. BLANCHARD

Collaboration : - C. Chevalier
- B. Guillaumont
- D. Hamon

SOMMAIRE

INTRODUCTION	page	1
ANNELIDE		
<i>Lanice conchilega</i>	page	2
MOLLUSQUES GASTEROPODES		
<i>Patella vulgata, P. aspera, P. intermedia</i>	page	24
MOLLUSQUES BIVALVES		
<i>Nucula nucleus</i>	page	52
<i>Glycymeris glycymeris</i>	page	69
<i>Abra alba</i>	page	86
<i>Spisula ovalis</i>	page	109
<i>Tapes rhomboides</i>	page	133

INTRODUCTION

- - -

Ce document est le troisième volume d'une étude bibliographique concernant des espèces régulièrement suivies en Manche, depuis plusieurs années par le département environnement du Centre de Brest de l'IFREMER.

Le choix des animaux étudiés correspond à une sélection d'espèces caractéristiques de peuplement (ex : *Lanice* ou *Abra*) ou à des populations dont la densité est telle qu'elles sont un matériel idéal pour une étude suivie pluriannuelle (ex : *Nucule*). La répartition géographique régulière le long des côtes de la Manche, pour plusieurs d'entre eux, est une raison supplémentaire de leur sélection.

Pour certaines espèces, facilement accessibles sur l'estran, les travaux sont nombreux et la documentation abondante, notamment dans le domaine de l'éthologie (construction de tube de *Lanice*, déplacement de la Patelle). Par contre la documentation est rare, parfois inexistante pour des espèces récoltées par dragage dans des zones peu fréquentées. Nous avons donc tenté d'équilibrer la présentation de chaque espèce, en insistant sur les critères de répartition, sur l'écologie quantitative et qualitative pour mieux appréhender le comportement des populations zoobenthiques face à l'évolution de leur environnement.

LANICE CONCHILEGA

I. DESCRIPTION.

Systematique :

La classification de ce polychète sédentaire est celle réalisée par Fauvel en 1927, reprise par Day en 1967.

Famille Terebellidae :

Les caractères généraux de cette famille, bien représentée, sont essentiellement : un corps divisé en régions bien tranchées, pas de soies formant un opercule obturant le tube, ni d'antennes. Les filaments tentaculaires nombreux ne sont pas retractiles dans la bouche, le prostomium (ou tête) est indistinct. Les branchies ramifiées ne sont pas en partie distale, mais sont insérées dorsalement sur les 3 premiers segments. A l'intérieur de cette famille existe une grande diversité de caractères.

Sous famille des Amphitritinae :

La caractéristique essentielle est de posséder ventralement des rangées de soies en crochet, ou uncini, disposées en rangées doubles. Elle comprend le genre Amphitrite dont la répartition géographique va des mers arctiques aux eaux chaudes de la Méditerranée, le genre Lanice, et 6 autres genres de moindre importance.

Le genre Lanice :

Il ne comporte qu'une seule espèce : *Lanice conchilega* (Pallas, 1766).

Morphologie :

Ce polychète qui peut atteindre 30 cm de long, est de couleur jaunâtre ou verdâtre à l'état adulte. Il possède de 15 à 20 longs tentacules céphaliques qui lui servent à la collecte de la nourriture. 3 paires de branchies dorsales forment une touffe arborescente de couleur rouge vif (fig. 1). Il vit verticalement enfoncé dans un tube qu'il a lui-même confectionné en agglomérant les grains de sable à du mucus. Seul le sommet du tube, élargi en entonnoir filamenteux, dépasse du sédiment (fig. 2).

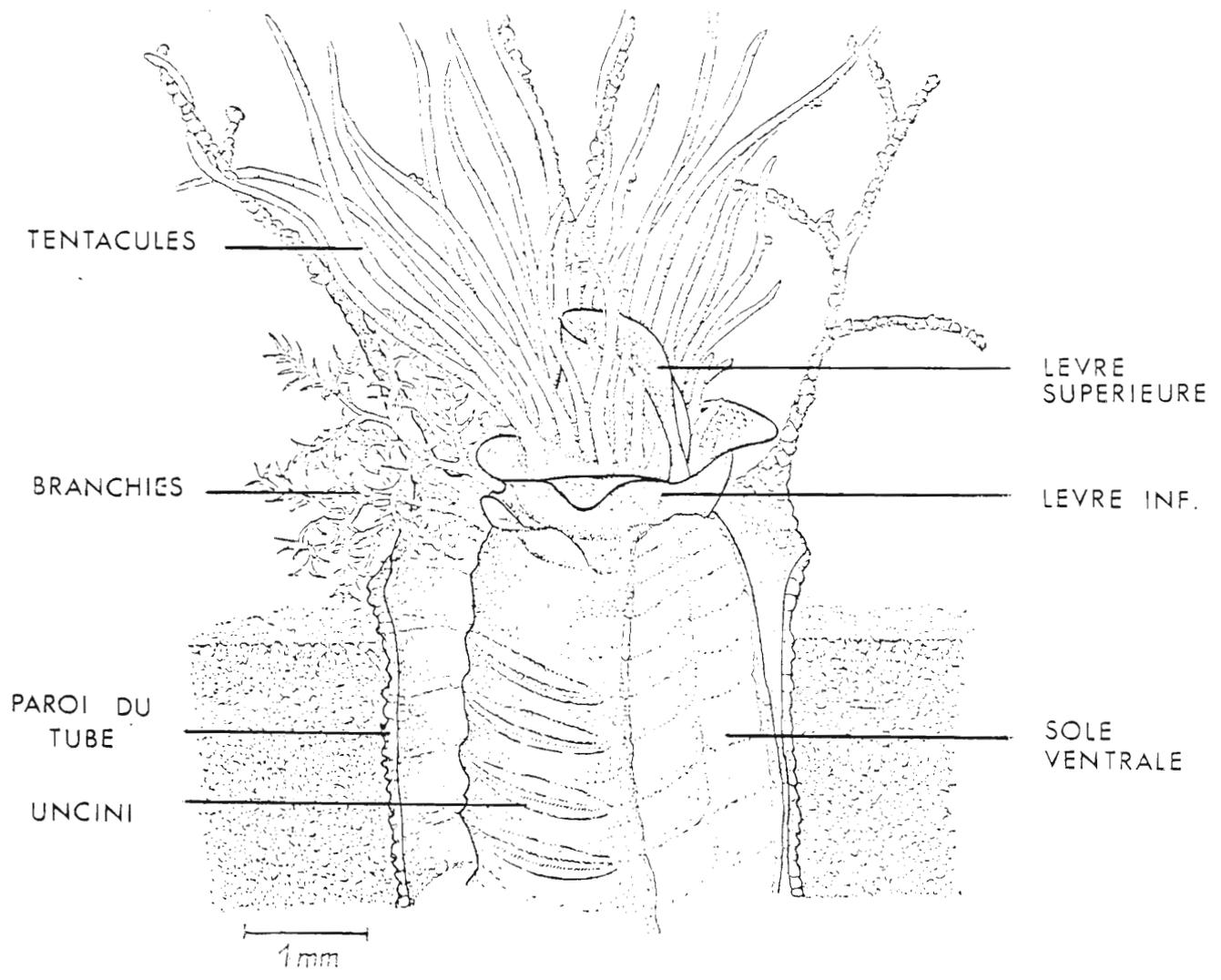


Fig. 1 - Position de *Lanice conchileiga* dans sont tube (vue latéro-ventrale)
SEILACHER 1951

Fig. 2 - Aspect du panache
sableux et du tube
SEILACHER 1951



II. DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE ET BATHYMETRIQUE -

Cet animal est connu sur toutes les côtes d'Europe, depuis les côtes de Suède jusqu'en Adriatique (Fauvel, 1927). On le signale également dans le Golfe Persique, dans le Pacifique, dans le sud de la Californie (Day, 1967) ainsi qu'à Hawaï (Tabrah & coll., 1970). En raison de sa présence dans l'Atlantique, le Pacifique et les eaux tropicales, et de son absence des eaux arctiques, Thorleif (1978) qualifie cette espèce d'amphiboréale, ayant ou ayant eu une répartition continue d'un tropique à l'autre.

Elle pénètre dans les estuaires (Burk & Winter, 1977) où elle survit dans des milieux très turbides et même très pollués.

"Cette espèce se limite à la moitié inférieure de la zone intertidale, quelques individus remontant jusqu'à la mi-marée. Les densités importantes se situent en dessous des moyennes basses mers de morte eau, sauf là où il existe un courant permanent : alors *Lanice* peut se rencontrer en abondance même à des niveaux très élevés" (Bassindale, 1960 ; in Amoureux, 1966). Comme beaucoup d'espèces tubicoles, elle ne remonte jamais au-dessus des dunes de 5 m (Amoureux, 1972).

En dehors de la zone intertidale où elle fait l'objet de nombreuses études, cette espèce est mentionnée jusqu'à 100 m en Manche et dans le Golfe Persique, jusqu'à 500 m en Suède et sur les côtes d'Afrique tropicale (Day, 1967). Amoureux (1980) en remonte même 5 exemplaires lors de dragages à 1500 m sur le plateau continental.

Habitat :

Amoureux (1966) distingue 3 types de peuplements de *Lanice* sur l'estran:

Un type diffus :

"Quelques individus répartis de manière uniforme et sur des étendues importantes, quand la pente de l'estran est faible et suintante".

Un type en "trottoir" :

"Accumulation en des bandes longues et étroites le long d'orientations privilégiées : ligne de niveau marin ou bordure de rivière parallèle à la côte...".

Une accumulation en "touffes" ou "amas" :

Densité exceptionnelle mais toujours à des niveaux qui ne découvrent qu'en vive eau.

Carey (1981) remarque que les *Lanice* se regroupent en lignes, perpendiculaires au courant dominant, et se serrent au maximum face au courant, laissant un intervalle plus grand dans les autres directions.

III. ECOLOGIE.

Substrat :

Cette espèce semble relativement indifférente vis-à-vis du substrat où elle s'installe au moment de la métamorphose benthique. Toute l'étendue de la fraction sableuse, soit jusqu'à 2 mm environ, est colonisée (Buhr & Winter, 1977 ; Buhr, 1979). Ce sédiment peut contenir une fraction péltique, mais peu de graviers.

Rullier, in Vovelle (1963) pense au contraire que l'implantation de ces annélides serait déterminée par la présence d'une importante fraction grossière (maxima 3 mm) et de particules fines. Amoureux (1966), à la suite d'une enquête sur plusieurs plages françaises, trouve une densité maximale pour des sables de 80 à 160 microns, pour 2/3 des cas, le tiers restant se partageant entre la classe 160 200 μ et la classe (40 - 80 μ) soit des sables fins à moyens.

Milieu aquatique :

Parmi les autres paramètres du milieu susceptibles d'orienter le choix des *Lanices* au moment de leur installation sur le substrat, Amoureux (1966) souligne l'importance de la matière organique, de la charge totale de matière en suspension qui doit être élevée, mais aussi du courant qui doit permettre un renouvellement régulier du seston, et une bonne oxygénation (minimum d'oxygène dissous 1.7 mg/l). Buhr et Winter (1977) enregistrent sur les zones de *Lanices* des courants supérieurs à 1 m/sec. Comme de nombreuses espèces intertidales, *Lanice* semble peu sensible à la température, toutefois Buhr (1981) signale la destruction totale d'un peuplement suite à l'hiver rigoureux 1978-79, la densité de *Lanice* passant de 15 000 individus/m²s/m². Toutefois la survie d'un certain nombre de larves en 1979 laisse à penser que la durée de la vie pélagique leur a permis de trouver des conditions d'attente plus clémentes. La recolonisation du peuplement s'effectue très lentement.

du même ordre de grandeur que la teneur calorifique de certaines algues unicellulaires, d'où la présence d'autres filtreurs parmi les *Lanice*.

Depuis longtemps les zones à *Lanice* sont connues comme étant des zones à haute productivité et de nombreuses études font mention des biomasses rencontrées, avec des résultats dépassant généralement tous ceux des autres peuplements (Olivier, 1968 ; Buhr, 1979). Les pêcheurs connaissent bien ces zones très riches, et les champs de *Lanice*, figurent parmi les pêcheries les plus fréquentées.

Prédation :

Outre les nombreuses espèces de carnivores qui cohabitent avec les *Lanice* et s'en nourrissent (*Carcinus*, *Nereis*, *Nephtys*... Buhr, 1979), de nombreux poissons de fond viennent se nourrir de l'importante biomasse disponible. On retrouve fréquemment la partie supérieure du polychète (panache et prostomnium) dans les contenus stomacaux des soles (Quiniou, 1978 ; Menesguen, 1980), des plies (Lockwood, 1972 ; Braber et De Groot, 1973) et des limandes, où les *Lanices* représentent plus de 25 % (Kühl, 1963). Eagle (1975) mentionne que la plie aspire entièrement l'animal hors de son tube, qui étant complètement vidé, devient ainsi un habitat disponible pour d'autres espèces, telles le polychète *Eulalia sanguinea*.

Comme de nombreux polychètes, *Lanice conchilega* peut régénérer tout ou partie de ses tentacules ou d'un morceau d'abdomen, après que ceux-ci aient été détruits par un prédateur. Tabrah (1970) signale qu'à Hawaï, les nouveaux tentacules repoussent en une semaine.

IV. BIOLOGIE.

Physiologie et comportement alimentaire :

Le prostomnium porte une vingtaine de tentacules (fig. 1) qui sont retractiles et peuvent se déployer ou non à l'intérieur du cône formé par le tube dont l'extrémité porte une arborescence rigide (fig. 2). Cette seule arborescence peut avoir plusieurs fonctions : piège à particules, support pour les tentacules, fermeture du tube à marée basse, et grille de protection (Watson, 1890). Plusieurs auteurs dont Ziegelmeier (1969) et Seilacher (1951)

Densité / Biomasse

Les évaluations quantitatives nombreuses qui ont été réalisées dans les champs de *Lanice* donnent des densités allant de quelques individus à plusieurs milliers par m² (Amoureux, 1972). Ces densités atteignent 20 000 ind/m² soit 2/cm² au moment du recrutement (Buhr & Winter, 1977). Un maximum de tubes étant comptés à 20 m de profondeur, jusqu'à 30 000/m² avec une moyenne de 5250. La biomasse, en poids sec, dépasse alors 1 kilo au mètre carré (estuaire de la Weser), (Buhr, 1979). Dans la région de Gravelines, Dewarumez (1979) cite des densités de 69 000/m².

Des touffes d'une telle densité peuvent disparaître très rapidement, ou se maintenir plusieurs années, ainsi Buhr et Winter (1977) observent le maintien d'une même densité de population pendant 14 années.

Modification du milieu :

De telles densités d'individus peuvent modifier le milieu, physiquement, en stabilisant le sédiment sablo-vaseux grâce aux tubes rigides, mais aussi en modifiant l'orientation des courants et leur puissance au ras du fond, (chacun des tubes dépassant de quelques centimètres). Le ralentissement du courant de fond favorise ainsi le dépôt des particules les plus fines qui sont alors attrapées par les tentacules. De nombreux auteurs (Buhr, 1979) ; Eagle, 1975) mentionnent ainsi la liaison étroite que ces animaux filtreurs ont avec le milieu, puisqu'ils sont capables de le modifier à leur profit.

Relations interspécifiques :

Le fait qu'un milieu sableux soit ainsi stabilisé favorise l'installation (quand il y a de la place), non seulement des larves de *Lanice*, mais également de toute une faune associée. Buhr (1979) cite ainsi un peuplement de *Lanice* où, sur 56 espèces, 32 sont des polychètes (*Nephtys hombergii*, *Scoïoplos armiger*, *Harmothoe* spp., *Eumida punctifera* ...), mais également *Asterias rubens*, *Ophiura albida* et *Carcinus maenas*. L'espèce la plus dense après *Lanice* (\bar{x} = 4375/m²) étant l'actinie *Sagartia troglodytes* avec 189 individus/m², leur densité respective croissant simultanément. Les stations où les deux espèces sont associées sont celles qui ont la plus grande richesse spécifique. Buhr et Winter (1977) montrent que ces deux espèces, loin d'être compétitives au niveau alimentaire, sont au contraire très étroitement associées, l'actinie se nourrissant principalement des faeces rejetées par le polychète. La teneur calorifique d'1 mg de poids sec de matériel faecal est d'environ 5 calories (Buhr, 1976), c'est-à-dire

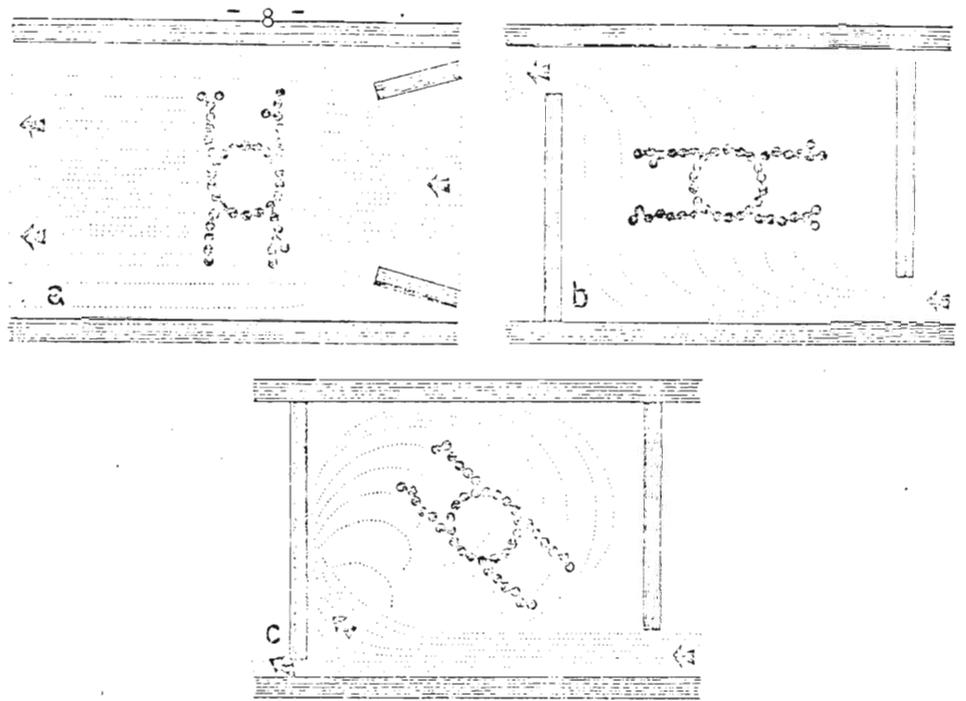


Fig. 3 : Orientation du panache sableux selon l'orientation du courant.
SIEGELMEIR 1969

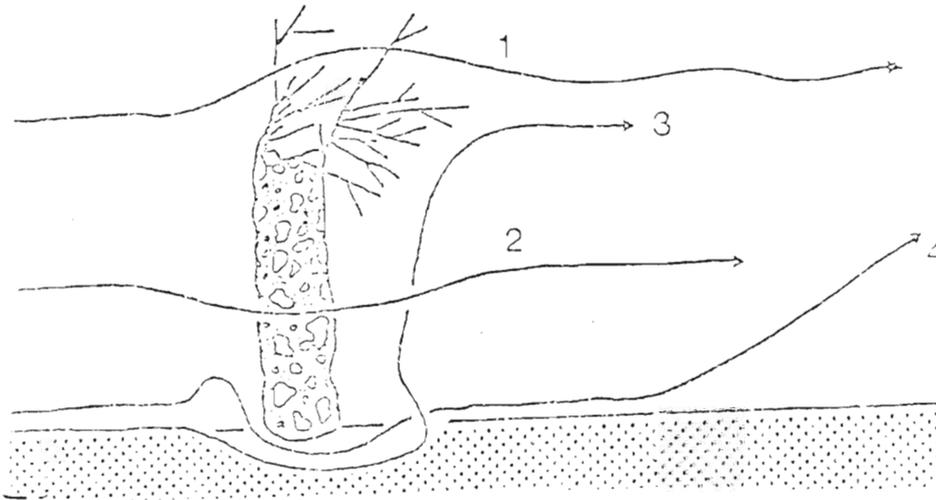


Fig. 4 : Remise en suspension (direction 3 et 4) par la présence du tube
CAREX 1981

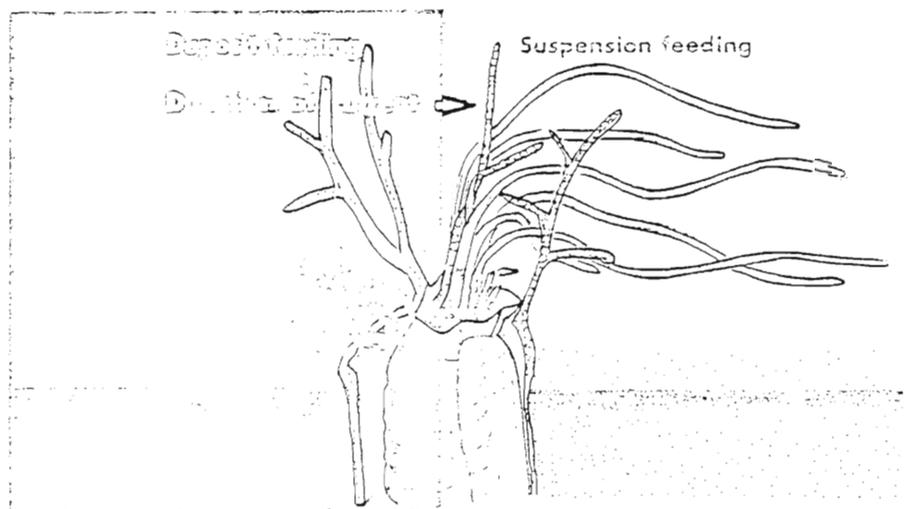


Fig. 5 : Faible mode d'alimentation selon BUHR et WINTER 1977

ont observé que la disposition et l'orientation de l'arborescence du tube (fig. 3) étaient destinées à filtrer le maximum de volume d'eau, en se plaçant perpendiculairement au courant. Les tentacules de l'animal recueillent alors les particules grâce à leur épithélium muqueux, et les dirigent par des mouvements ciliaires jusqu'à la bouche dont les lèvres supérieures et inférieures effectuent le tri (Dales, 1955 ; Fauchald & Jumars, 1979). Les plus grosses particules sont amenées près de la bouche par des contractions musculaires et plusieurs tentacules peuvent participer au mouvement (Watson, 1916 ; Dales, 1955b).

Cette rétention passive des particules a fait classer *Lanice* parmi les suspensivores (Seilacher, 1951 ; Buhr, 1976 ; Buhr & Winter, 1977 ; Kessler, 1969) tandis que d'autres auteurs (Hagmeir, 1951 ; Ziegelmeir, 1952, 1969 a et b) ont observé que les tentacules balayaient la périphérie du tube et recueillent sur le substrat les particules déposées par le courant affaibli. Buhr & Winter (1977) et Carey (1981), lors d'expérimentations *in vitro*, ont observé que la présence même du tube provoque en arrière de celui-ci un mini vortex qui remet les particules en suspension et les remonte au niveau supérieur du tube, où ils sont plus facilement happés par les tentacules (fig. 4).

Il semble en fait que les deux théories, passivité du suspensivore et activité du déposivore, soient exactes (Fauchald & Jumars, 1979) (fig. 5). Le taux de filtration relativement faible des grands individus étant contrebalancé par une récolte active de grosses particules (Buhr, 1976), *Lanice* est ainsi capable de remplacer son mode alimentaire déposivore par un mode suspensivore selon les circonstances. Cette faculté d'adaptation est très importante, surtout quand la quantité de nourriture sur le fond devient rare du fait de densités élevées (Buhr & Winter, 1977) et elle permet ainsi à des populations même très denses de se maintenir.

Des expériences de laboratoire (Buhr, 1976) ont montré que le taux de filtration de *Lanice* est au maximum de 26 ml à l'heure pour un individu de 248 g (poids frais) (fig. 6). Des travaux montrant l'assimilation de glucose marqué au carbone 14 (Ernst & Goerke, 1969) montrent que la vitesse d'assimilation est de 0,0136 mg/h/g de chair. L'essentiel de sa nourriture se trouvant dans les matières organiques en suspension : diatomées et autres algues unicellulaires, détritus, petits invertébrés dont les larves sont fréquemment absorbées. Une intense activité enzymatique, protéase, lipase, amylase, siége

dans la partie antérieure de l'intestin, qui représente 65 à 75 % de la longueur du tube digestif (Dales, 1955).

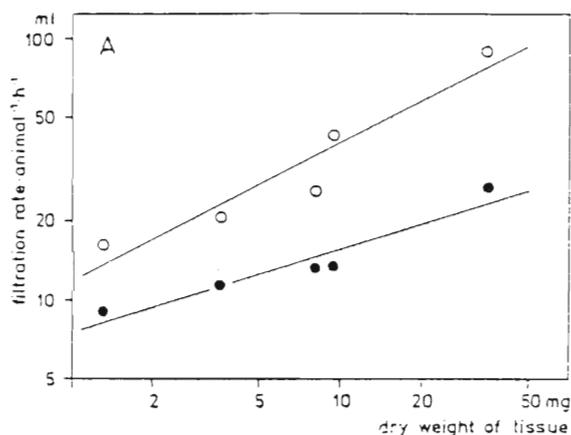


Fig. 6 : Taux de filtration à 12°C en fonction du poids.

Lanice conchilega. Filtration rate at 12°C in relation to body size (dry-tissue weight at an algal concentration of 40×10^6 *Dunaliella marina* cells/l. (A) Filtration rate relative body size; mean filtration rate/h (solid circles): $\log F = 0.3159 \cdot \log W + 0.8766$ ($r = 0.96$); maximum filtration rate/h (open circles): $\log F = 0.5235 \cdot \log W + 1.0716$ ($r = 0.95$).

(Buhr, 1976)

Le tube et son mode de construction :

Construction :

C'est Watson qui, le premier, s'intéressa au mode de construction du tube de *Lanice* pour lequel il ne tarrissait pas d'éloges, allant même jusqu'à publier en 1916 "a case of apparent intelligence exhibited by a tube building worm". D'autres depuis (Ziegelmeir, 1969 ; Wunderlich, 1970) ont complété ses observations. Pour lui, les tentacules, le prostomnium et probablement la lèvre inférieure sont les organes utilisés pour la construction. Bielakoff et col. (1975) précisent en ajoutant les tores uncinigères et la paroi ventrale. Le ver, enfoncé verticalement dans le sol, commence par consolider le trou où il se trouve avant de le fixer en l'enduisant de mucus secrété par des glandes entourant les incinis thoraciques et la paroi abdominale. Il forme ainsi un "manchon fibreux interne" composé de glucides et d'acides aminés (Defretin, 1951 ; Lafon, 1958). Ensuite il construit la partie supérieure qui dépassera du sédiment de 3 ou 4 cm environ. Pour ce faire, il laisse dépasser son prostomnium, et collecte des grains de sable environnant avec ses tentacules enduits de mucus. Le prostomnium se courbe alors en direction des grains que lui apportent les plus petits des tentacules. "Quand

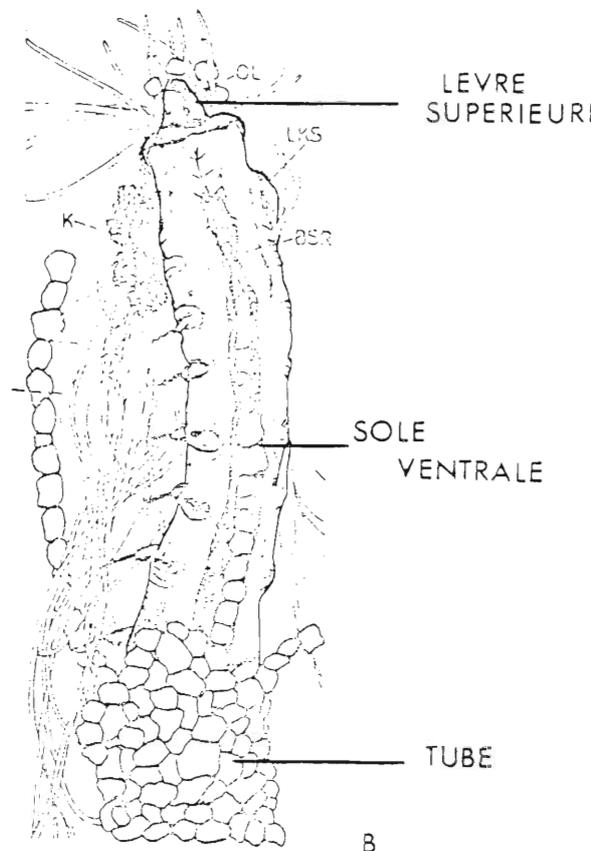
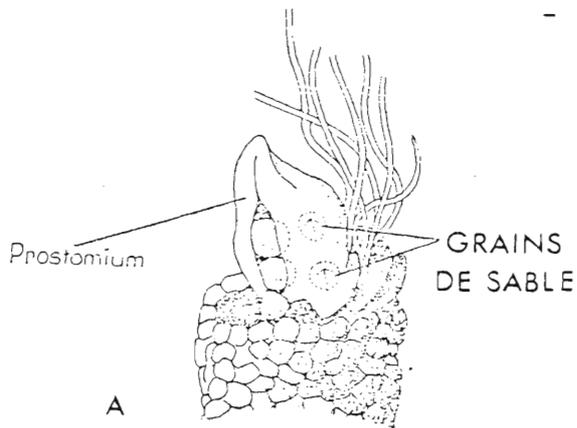


Fig. 7 : Construction du panache sableux d'après Ziegelmeier

- a) - Distribution des grains de sable par la lèvre supérieure
- b) - Montage du filament sableux maintenu par la sole ventrale

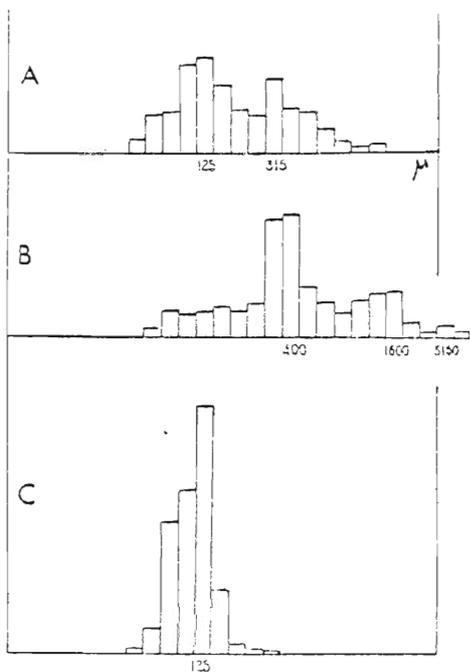


Fig. 8 : Granulométrie montrant la sélection des grains de sable pour la construction du tube d'après VOUELLE 1963

- A. Panache sableux
- B. Tube
- C. Granulométrie du sédiment environnant

le matériel atteint le prostomium, il est rapidement roulé dans la bouche et recouvert d'un ciment blanc transparent". C'est la lèvre inférieure qui enduit les grains de mucus (Dales, 1955). L'animal se penche alors et dépose le ou les grains sur le rebord du tube, avec sa lèvre supérieure cette fois, c'est la "truelle" (Watson). Cette lèvre très souple est l'organe essentiel de celui que Dales nomme "the sand mason". Les quelques centimètres sont ainsi rapidement montés (3 cm/h selon Seilacher, 1951).

La méthode de construction du panache sableux est quelque peu différente : le polychète dépose d'abord un grain d'assez grosse taille qui servira de "soubassement" à la branche puis s'enfonce dans son tube. Ses tentacules collectent ensuite une importante quantité de grains qu'ils amènent jusqu'aux lèvres où ils sont englués. L'animal émerge alors, tenant entre ses lèvres l'ensemble des grains, en dépose un au-dessus de celui qu'il a précédemment scellé, puis un deuxième immédiatement suivi par les autres qui sont contenus dans la lèvre. C'est donc un chapelet de grains qui s'écoule ainsi de la bouche formée en "gouttière" et qui sont empilés, maintenus en place par le mouvement du corps tout entier (fig. 7a et b). Il s'élève alors progressivement jusqu'à avoir l'ensemble des branchies en dehors du tube. L'ensemble de l'opération ne dure qu'une dizaine de secondes (Watson, 1890). Cet auteur donne à ces panaches sableux un rôle de soutien aux tentacules, de rétention des particules, de protection contre des prédateurs, et même de mimétisme dans un milieu corraligène.

Sélection des grains :

Outre la construction qui est en elle même remarquable, un deuxième phénomène que n'avait pas souligné Watson a été, depuis, maintes fois observé. C'est la sélection des grains (Amoureux, 1966 ; Vovelle, 1963 ; Lafon, 1958 ; Hommeril, 1961 ; Ziegelmeir, 1952, 1969a ; Seilacher, 1951 ; Buhr, 1979...) (fig. 8). En dessous de l'interface eau-sédiment, il n'y a pas de sélection (Carey, 1981), l'animal se contentant d'une consolidation de son trou par les grains qui l'entourent en le tapissant intérieurement d'un enduit de polysaccharides. Les grains formant la paroi du tube qui émerge du sédiment sont, eux, sélectionnés avec élimination des éléments les plus fins. "*Lanice* choisit de gros débris, de la taille de petits graviers, qui sont en grande majorité coquilliers (Lafond, 1958)". Il semble que le tri s'effectue au niveau des tentacules par la présence de cellules sensorielles (Schulte & Riehl, 1976) mais surtout au niveau de la lèvre supérieure qui peut rejeter les éléments indésirables.

Les grains formant le panache sableux sont, eux, généralement de même granulométrie que le sédiment environnant (Vovelle, 1963). Toutefois, Carey (1981) note que si se présentent des éléments allongés (spicules) pour la réalisation de ce panache, ceux-ci seront disposés dans le sens de l'allongement.

Bielakoff, Damas et Vovelle (1975) reprenant les travaux de Defretin (1951) ont détaillé la localisation et la composition chimique des sécrétions muqueuses de *Lanice*, les massifs glandulaires les plus importants étant localisés dans les lobes latéraux de la lèvre inférieure, les tores incinigères et la sole ventrale. A ceux là s'ajoutent l'appareil tentaculaire, la lèvre supérieure et ses deux lobes triangulaires. "Les quatorze catégories glandulaires que l'histologie a permis de définir, et l'histochimie de caractériser dans la région antérieure de *Lanice*, sont à des titres divers, implicables dans les processus de collecte et de pose des matériaux exogènes, et dans le "gommage" de la paroi interne du tube...

... La sécrétion principale de mucopolysaccharides plus ou moins acides, s'associe extemporanément à une fraction protéique où dominant des composés sulfhydrés, les composés aromatiques apparaissant accessoires. Si l'intervention de l'acide hyaluronique dans le durcissement du tube (proposée par Defretin, 1951) semble douteuse, l'imprégnation calcique du ciment intervient à divers niveaux" (Bielakoff et col., 1975).

Dans le cas d'un enfouissement accidentel, *Lanice conchilega* reconstruit au fur et à mesure un nouveau panache et une fraction de tube augmentant ainsi sa hauteur qui peut atteindre jusqu'à 50 cm (Buhr, 1979).

Reproduction et vie larvaire :

Comme la plupart des polychètes, *Lanice conchilega* présente des sexes séparés. Les organes génitaux sont ici contenus dans des organes diffus, dans les segments 5 - 6 - 7 - 8. Les premiers spermatocytes ainsi que les premiers ovocytes d'environ 6 μ apparaissent en janvier - février (Kabler, 1963) pour des individus observés en Mer du Nord. Ils se développent rapidement jusqu'à atteindre leur maximum de la mi-avril à la fin juin, les spermatocytes devenant alors spermatides puis spermatozoïdes libres.

On observe au moment de la maturité sexuelle une coloration des organes génitaux, rouge brun pour les femelles, blanc-jaune pour les mâles. L'émission, dans le milieu, des produits sexuels s'effectue d'août à décembre. La rencontre de l'oeuf et du sperme s'effectue dans l'eau de mer (Keßler, 1963). L'oeuf s'entoure rapidement d'une coque présentant des ornements et d'un diamètre de 175 μ (fig. 9).

Le développement de la vie larvaire a été observé par de nombreux auteurs (Keßler, 1963 ; Bhaud, 1982, 1972, 1979 ; Delage, 1899 ; Heimler, 1980, 1981a et b ; Claparède, 1863 ; Thorson, 1946...). C'est Claparède qui décrit le premier les stades larvaires de *Lanice*, récoltés durant l'été 1861 à Cherbourg. L'intérêt de tous ces observateurs est dû au fait que la larve construit un petit tube translucide, dans lequel elle va se maintenir dans une phase pélagique. Le résumé qui suit est tiré du travail très détaillé d'Heimler (1981), réalisé en laboratoire : 6 heures après la fécondation, l'oeuf présente un stade à 64 cellules. Au bout de 18 heures apparaît le premier stade larvaire dit prototrochophore, suivi après 30 à 34 heures de la larve trochophore ciliée (fig. 10). C'est un stade pélagique par excellence doté d'une grande capacité natatoire alliant la vitesse à l'amplitude des déplacements (Bhaud et Cazaux, 1982). C'est ensuite le stade metatrochophore au cours duquel la larve tombe sur le sédiment, soit au bout de 4 jours. Après la formation d'un tube larvaire, formé de détritits (fig. 11), la larve entreprend une 2e phase planctonique (stade aulophore) qui durera environ 2 mois jusqu'à son retour sur le fond et sa métamorphose. C'est la seule espèce, dans la famille des Terebellidae, à avoir une phase planctonique aussi longue (Heimler, 1981). Cette vie planctonique prolongée est vraisemblablement en relation avec la présence d'un tube qui tient lieu d'appareil de sustentation (Bhaud, 1982) et qui est connu chez les Terebellidae et les Amphictenidae. Il a une longueur d'environ 1600 μ pour un diamètre de 150 μ , légèrement supérieur à celui de la larve, et est formé grâce au massif glandulaire dorsal, qui secrète des mucopolysaccharides sulfatés (Tiberi et Vovelle, 1975). Le taux de survie durant la phase planctonique est voisin de 70 % (Bhaud, 1979). Heimler (1978) a mis en évidence la présence d'un parasite "discocilium" sur les parapodes de la larve aulophore.

A 60 jours, la larve est donc prête pour la métamorphose, elle possède alors 5 à 7 tentacules et 25 à 27 segments pour une longueur de 3 mm. Après la métamorphose apparaissent les trois paires de branchies sur le pre-

Fig. 9 : Oeuf de *Lanice* mûr
avec sa coque
KEPLER 1963

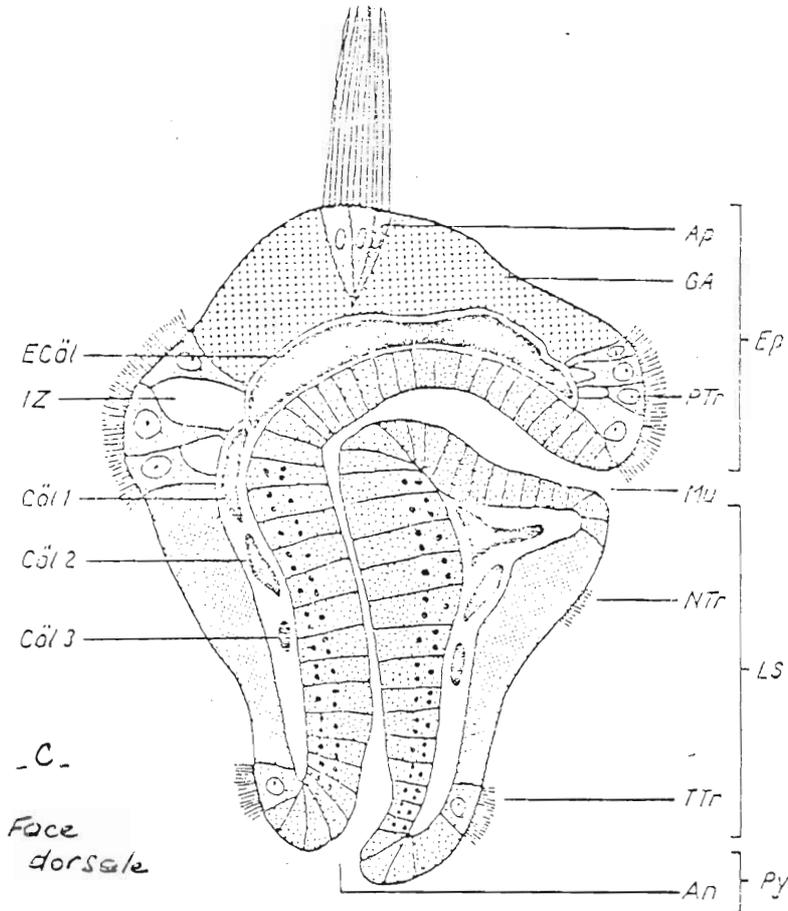
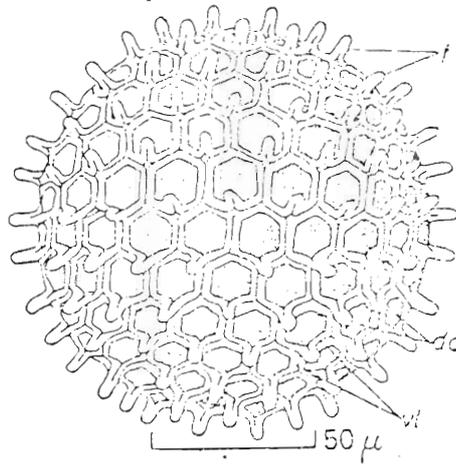


Fig. 11 : Stade âgé d'une larve
Aulophore de *Lanice*
(THORSON, 1946)

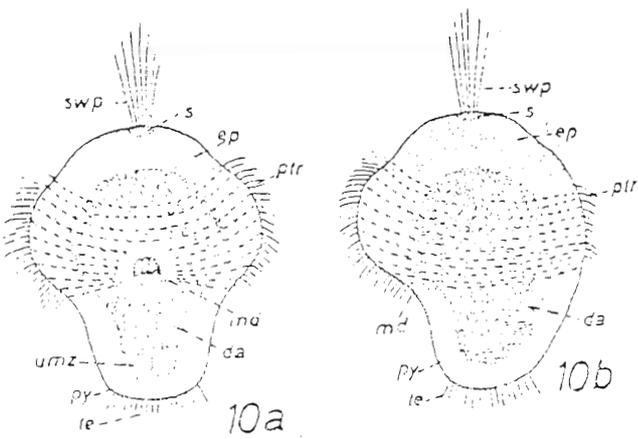
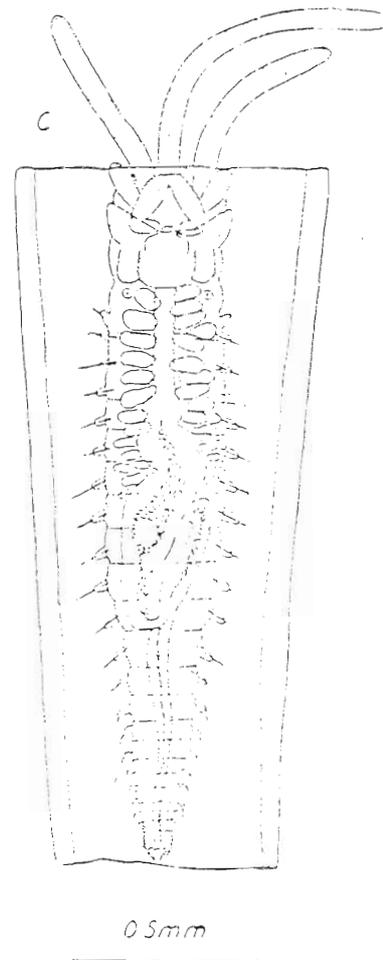


Fig. 10 : Larve trochophore

- a) vue ventrale
- b) vue latérale (KEBLER 1963)
- c) vue en coupe (HEIMLER 1981)

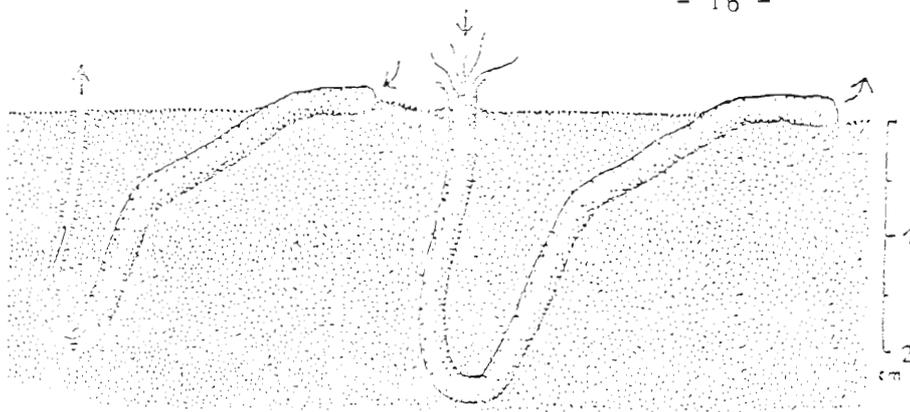


Fig. 12 a
Construction du tube provisoire après la métamorphose
et circulation du courant d'eau

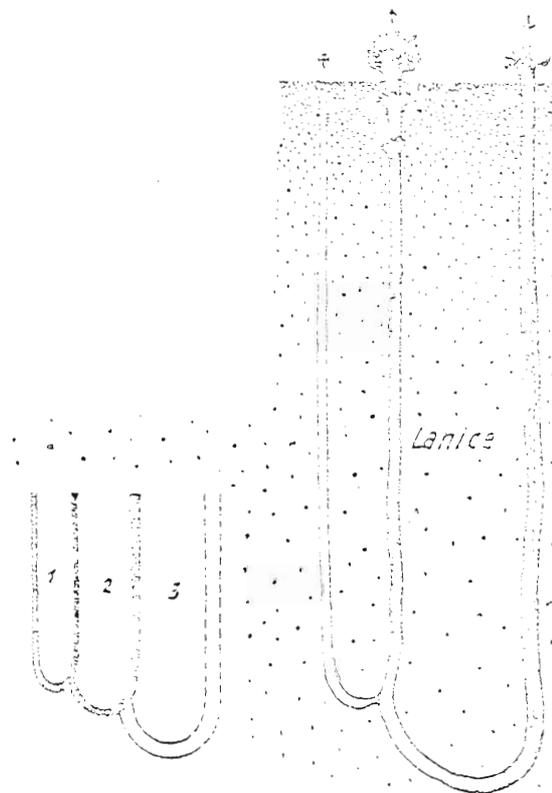


Fig. 12 b
Construction en U du tube
en fonction de l'accroissement
de la taille.
SEILACHER 1951

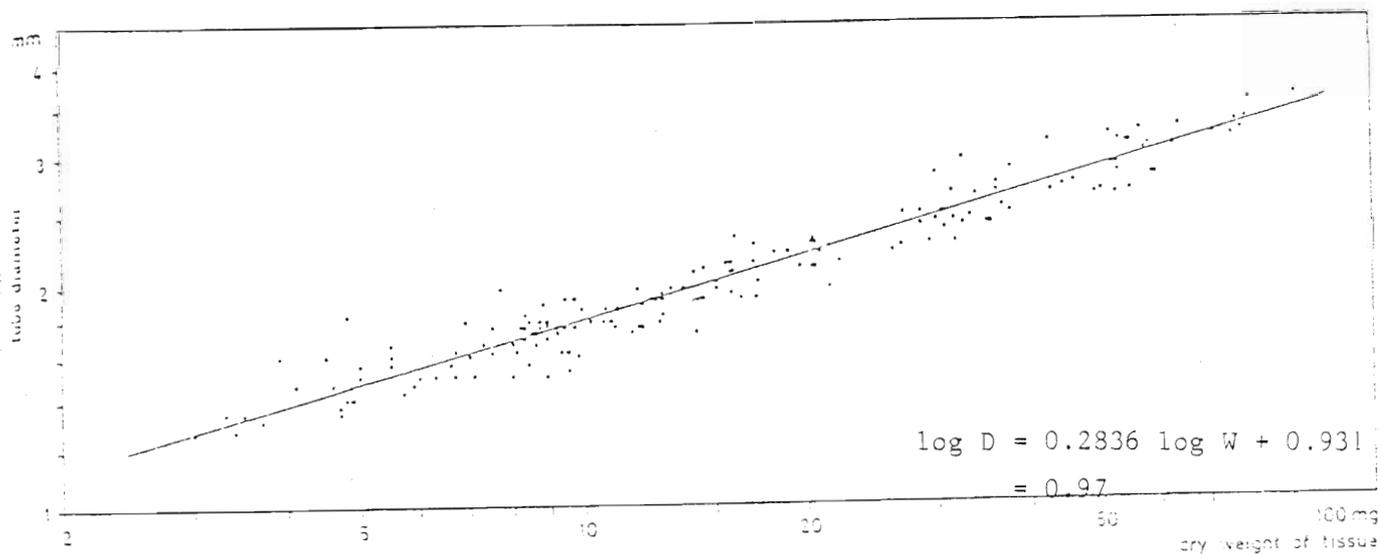


Fig. 13
Augmentation du diamètre du tube en fonction de l'accroissement de "taille" BUHR 1976

mier segment. Le petit polychète, après avoir testé la granulométrie grâce à ses tentacules, s'enfonce alors dans le sédiment, et construit un tube provisoire (Seilacher, 1951) en s'enfonçant la tête la première dans le sédiment, avec des mouvements de vrille de tout son corps (fig. 12). Ce tube reste ouvert aux deux extrémités, car il semble que le jeune animal ait besoin d'un courant d'eau important, l'eau pénétrant par l'arrière, ressortant par l'avant (Seilacher, 1951). Cet auteur a observé différentes formes de tube, forme de U ou de W, expliquant qu'ainsi le vers s'enfonce dans le sédiment de plus en plus profondément au fur et à mesure qu'il grandit. Le diamètre du tube nouvellement formé sera d'un diamètre supérieur au précédent, et est directement corrélé à la taille de l'animal (fig. 13).

L'animal se déplace rarement à la surface du sédiment mais il peut y être contraint pour rechercher un nouvel emplacement et serpente alors sur quelques mètres. La durée maximum du déplacement n'excède pas une minute (Buhr, 1979).

L'animal vit environ 3 ans au bout desquels il atteint une longueur de 27 cm (Heimler, 1981). Certains individus peuvent peser jusqu'à 300 mg (Buhr, 1979). La taille moyenne en Méditerranée serait de 8 cm de long (Bhaud, 1979). Cet auteur donne la dépense énergétique en phase larvaire pour un accroissement ΔP du poids de 4.7 mg et un accroissement correspondant de la longueur ΔL de 600 à 3400 μ , de 3.7 calories par milligramme, (ΔE de 24.5 calories pour 5 mesures).

Pour une densité de 20 000 individus par mètre carré, Buhr (1979) calcule une biomasse de plus d'1 kg en poids sec / m² correspondant à une valeur calorifique de plus de 20 000 kilojoules par mètre carré. La production d'un peuplement de *Lanice*, dont le turn-over est de 2 à 3 ans est donc considérable, en ne comptant que les individus de cette espèce. Si l'on ajoute à celà les nombreux individus de la faune associée (crustacés, polychètes), la communauté à *Lanice* est donc une des zones les plus productives.

Utilisation de *Lanice* en laboratoire :

Tabrah et ses collaborateurs (1970) signalent qu'après avoir appris l'utilisation médicinale que font les Hawaïens de l'Ile de Molokai, d'une infusion de tentacules contre le cancer, ils ont pu montrer, sur 60 % de souris traitées, une inhibition de la croissance des cellules tumorales d'Er-

lich, après traitement par des extraits frais, suggérant ainsi une activité antitumorale, liée à des composants non protéiques.

Weber et Ernst (1978) ont mis en évidence chez *Lanice conchilega* la présence de bromophénols (mono- di et tri), à raison de 0.6 à 2.3 mg par kilo de poids frais. L'absence dans l'eau de mer de ce composé leur indique une synthèse probable par le polychète lui-même, montrant ainsi le risque à choisir cette espèce comme indicatrice d'une pollution. Les travaux réalisés par Ernst (1979) chez *Lanice* montrent que cette espèce accumule 10 fois plus que la moule de composés organiques pesticides (2 HCH, 8 HCH et pentachlorophenol). Cette accumulation se faisant dans les lipides.

BIBLIOGRAPHIE

- AMOUREUX, L., 1966. Etude bionomique et écologique de quelques Annélides polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France. Arch. Zool. exp. gen., 107 : 1-218.
- AMOUREUX, L., 1982. Annélides polychètes recueillies sur la pente continentale de Bretagne à l'Irlande. Campagne Thalassa 1973. Cahiers de Biologie Marine, 23 (2), 179-214.
- AMOUREUX, J.M., 1972. Données sur la structure et l'instabilité des peuplements infralittoraux de la côte du Roussillon. Thèse Doct. 3e cycle, Université Paris VI.
- BHAUD, M., 1972. Quelques données sur le déterminisme écologique de la reproduction des Annélides polychètes. Mar. Biol., 17 : 115-137.
- BHAUD, M., 1979. Estimation du transfert énergétique entre domaine pélagique et domaine benthique par l'intermédiaire du méroplancton larvaire. C. R. Acad. Sc. Paris, 288 (21) : 1619-1622.
- BHAUD, M. & C. CAZAUX, 1982. Les larves de polychètes des côtes de France. Océanis, 8 (2) : 57-160.
- BIELAKOFF, J., D. DAMAS & J. VOVELLE, 1975. Histologie et histochimie des formations glandulaires impliquées dans l'élaboration du tube chez *Lanice conchilega* (Annélide polychète). Arch. Zool. exp. gen., 116 : 499-520.
- BLEGVAD, H., 1914. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals on or in the sea-bottom in Danish waters. Reports, Danish Biol. Sta., 22 : 41-78.
- BRABER, L. & S.S. DE GROOT, 1973. The food of five flatfish species (Peuro-nectiformes) in the Stouthern North Sea. Netherlands Journal Sea Research, 6 (1-2) : 163-172.
- BUHR, K.J., 1976. Suspension-feeding and assimilation efficiency in *Lanice conchilega* (Polychaeta). Mar. Biol., 38 (4) : 373-383.
- BUHR, K.J., 1979. Eine massensiedlung von *Lanice conchilega* (Polychaeta : Terebellidae) in Weser-Astuar. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 17 : 101-149.
- BUHR, K.J., 1981. Auswirkungen der kalten winters 1978/79 auf das makrobenthos der Lanice. Siedlung in Weser-Astuar. Effects of the cold winter 1978/79 on the macrobenthos of the Lanice. Association in the weser estuary. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 1981, vol. 19, n° 1, p. 115-131.
- BUHR, K.J. & J.E. WINTER, 1977. Distribution and maintenance of a *Lanice conchilega* association. 11th European symposium on Marine Biology, Galway, IRE., oct. 5-11, Oxford, ENG., Pergamon press, 101-113.

- CAREY, D.A., 1983. Particle resuspension in the benthic boundary layer by a tube building Polychaete.
Can. J. Fish Aquat. Sci. : 301-308.
- CLAPAREDE, E., 1863. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Thiere (Anneliden) an der küste der Normandie.
Leipzig, Verl. Wilh. Engelmann.
- DALES, R.P., 1955. Feeding and digestion in Terebellid Polychaetes.
J. mar. biol. Ass. U.K., 34 : 55-79.
- DAY, J.K., 1967. A monograph on the Polychaeta of Southern Africa. Part 2 :
Sedentaria.
Trustees of the British Museum (Natural History), London.
- DEFRETIN, R., 1951a. Sur les acides aminés entrant dans la constitution des mucoprotéides des tubes de quelques polychètes sédentaires.
C. R. Soc. Biol., Paris, 145 : 115-117.
- DEFRETIN, R., 1951b. Les constituants glucidiques des mucoprotéides des tubes de quelques Annelides polychètes tubicoles.
C. R. Soc. Biol., Paris, 145 : 117-119.
- DEFRETIN, R., 1951c. Sur la présence et le rôle de l'acide hyaluronique dans certaines glandes de polychètes tubicoles.
C. R. Soc. Biol., Paris, 232 : 888-890.
- DEFRETIN, R., 1952. Le système glandulaire de *Lanice conchilega* (Pallas) et ses aspects histochimiques.
C. R. Soc. Biol., 146 : 91-93.
- DELAGE, Y., 1899. Etudes sur la mérogonie.
Arch. Zool. exp. gen., 3e ser., 7 : 383-417.
- DE VLAS, J., 1979. Annual food intake by plaice and flounder in a tidal flat in the Dutch Wadden Sea, with special reference to consumption of regenerating parts of macrobenthic preys.
Netherlands Journal Sea Research, 13 (1) : 117-153.
- EAGLE, R.A., 1975. Natural fluctuations in a soft bottom benthic community.
J. mar. biol. Ass. U.K., 55 : 865-878.
- ELRINGTON, G.A., 1909. Some points in the structure of larva of *Lanice conchilega*.
La Cellule, Louvain, 25 : 103-104.
- ERNST, W., 1979. Factors affecting the evaluation of chemicals in laboratory experiments using marine organisms.
Ecotoxicol. Environment. Safety. U.S.A., 3 (1) : 90-98.
- ERNST, W. & H. GOERKE, 1969. Aufnahme und umwandlung gelöster glucose ¹⁴C durch *Lanice conchilega* (Polychaeta Terebellidae).
Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 11 : 313-326.
- FAUCHALD, K. & P.A. JUMARS, 1979. The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds.
Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 17 : 193-284.

- FAUVEL, P., 1927. Polychètes sédentaires.
Faune de France, 16 : 494 p.
- GOERKE, H., 1979. *Nereis virens* (Polychaeta) in marine pollution research : culture methods and oral administration of polychlorinated biphenyl.
Veröff. Inst. Meeresforsch. Bermerh., 17 (2) : 151-161.
- HAGMEIER, A., 1951. Die nahrung der meerestiere.
Handl. Seefisch. Nordeur., 1 (5b) : 86-242.
- HAGMEIER, A. & R. KÄNDLER, 1927. Neue untersuchungen in nordfriesischen wattenmeer und auf den fiskalischen austernbänken.
Helgoländer Wiss. Meeresunters. (N.F.), 16 : 1-90.
- HEIMLER, W., 1977. Funktionelle interpretation der cölomgliederung von *Lanice conchilega* (Polychaeta, Terebellomorpha).
Verh. Dtsch. Zool. Ges. : 281.
- HEIMLER, W., 1978a. Discocilia. A new type of kinocilia in the larvae of *Lanice conchilega* (Polychaeta, Terebellomorpha).
Cell. Tissue Res. Germ., 187 (2) : 271-280.
- HEIMLER, W., 1978b. Ueber bau und funktion der larvaltentakel bei *Lanice conchilega* (Polychaeta, Terebellomorpha).
Zool. Jb. Anat., 99 (1) : 59-63.
- HEIMLER, W., 1980. Derbau des Nervensystems bei der Trophora von *Lanice conchilega* (Polychaeta, Terebellomorpha).
Verh. Dtsch. Zool. Ges. : 299.
- HEIMLER, W., 1981a. Untersuchungen zur larvalentwicklung von *Lanice conchilega* (Pallas) (Polychaeta, Terebellomorpha). Teil I : Entwicklungsablauf.
Zool. Jb. Anat., 106 : 12-45.
- HEIMLER, W., 1981b. Untersuchungen zur larval entwicklung von *Lanice conchilega* (Pallas). 1766 (Polychaeta, Terebellomorpha). Teil II : Bau und ultrastruktur der Trochophora larve.
Zool. Jb. Anat., 106 : 236-277.
- HEIMLER, W., Untersuchungen zur larvalentwicklung von *Lanice conchilega* (Pallas) 1766 (Polychaeta, Terebellomorpha). Teil III : Bau und ultrastruktur der Aulophora larve.
Zool. Jb. Anat. (sous presse).
- HERPIN, R., 1925. Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annélides polychètes.
Bulletin Soc. Sciences Natur., Ouest France Nantes, 4, 5 : 1-250.
- HOMMERIL, P., 1961. Etude locale (Gouville-sur-Mer, Manche) de la retenue des sédiments par deux polychètes sédentaires : *Sabellaria alveolata* (Hermelle) et *Lanice conchilega*.
Cahiers Océanographiques, 4 : 245-257.
- HUNT, O.D., 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds.
J. mar. biol. Ass. U.K., 13 : 560-599.

- KESSLER, M., 1963. Die entwicklung von *Lanice conchilega* (Pallas) mit besonderer berücksichtigung der lebensweise.
Helgoländer Wiss. Meeresunters., 8 : 425-476.
- KÜHL, H., 1963. Über die nahrung der Scharbe (*Limanda limanda* L.).
Arch. Fischwiss., 14 : 8-17.
- LAFON, M., 1958. Recherches sur les tubes de deux polychètes sédentaires.
Arch. Zool. Exp. Gen., 96 : 90-102.
- LOCKWOOD, S.J., 1972. An ecological survey of an O-group plaice (*Pleuronectes platessa*, L.) population, Filey Bay, Yorkshire.
Thesis, University of east Anglia, England : 167 p.
- MENESGUEN, A., 1980. La macrofaune benthique de la baie de Concarneau. Peuplement, dynamique de populations, prédation exercée par les poissons.
Thèse 3e cycle, Brest, 1980, 127 p.
- OHLROGGE, E., 1979. Ökologische Voransetzungen der Verbreitung un von Massenvorkommen das Polychaeten *Lanice conchilega* (Pallas).
Dipl. Arbeit. Univ. Kiel, 78 p.
- OLLIVIER, M.T., 1968. Etude des peuplements de Zoostere, Lanices et Sabelles de la région dinardaise.
Thèse 3e cycle d'Océanographie, Marseille, 54 p.
- QUINIYOU, L., 1978. Les poissons démersaux de la baie de Douarnenez. Alimentation et écologie.
Thèse 3e cycle, Brest, 222 p.
- REMANE, A., 1940. Einführung in die zoologische ökologie der Nord und Ostee.
Tierwelt N.V., Ostee, 1a : 1-238.
- RULLIER, F., 1959. Etude bionomique de l'Aber de Roscoff.
Trav. Stat. Biol. Roscoff (N.S.), 10 : 350 p.
- SCHÄFER, W., 1962. Aktuo - Paläontologie nach studien in der Nordsee.
W. Kramer, Frankfurt an Main, 666 p.
(Ecologie and palaeoecologie of Marine Environment. University of Chicago press, 1972, 568 p.).
- SCHULTE, E. & R. RIEHL, 1976. Elektronenmikroskopische untersuchungen an den tentakeln von *Lanice conchilega* (Polychaeta, sedentaria).
Helgoländer Wiss. Meeresunters., 28 (2) : 191-205.
- SEILACHER, A., 1951. Der röhrenbau von *Lanice conchilega* (Polychaeta).
Senckenbergiana, 32 : 267-280.
- TABRAH, F.L., M. KASHIWAGI & T.R. NORTON, 1970. Antitumoral activity in mice of tentacles of two tropical sea annelids.
Science, 170 (3954) : 181-183.
- THORLEIF, H., 1978. The zoogeography of the Terebellomorpha (Polychaeta) of the Northern European waters.
Sarsia, 63 (3) : 191-197.

- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. With special reference to the planctonic larvae in the sound (Øresound).
Meddelelser. Dann. Fisk. Havund. ser. : Plancton 4 (1) : 518 p.
- TIBERI, J. & J. VOVELLE, 1975. Données histochimiques sur la nature et la formation du tube larvaire chez *Lanice conchilega* (Pallas), Polychète Terebellidae.
Arch. Zool. exp. gen., 116 (2) : 303-318.
- VOVELLE, J., 1963. Données granulométriques sur le tube de quelques Annélides polychètes de la plage de Saint-Efflam.
Cah. biol. mar., 4 : 315-319.
- VOVELLE, J., 1971. Sélection des grains du tube chez les Amphictenidae (Polychètes sédentaires).
Cah. biol. mar., 12 : 365-380.
- WATSON, A.T., 1890. The tube building habits of *Terebella littoralis* (= *Lanice conchilega*).
Journ. Roy. Micr. Soc. 2e ser., 10 : 685-689.
- WATSON, A.T., 1916. A case of apparent intelligence exhibited by a marine tube building worm, *Terebella conchilega*. n.s.
- WEBER, K. & W. ERNST, 1978. Occurrence of brominated phenols in the marine polychaete *Lanice conchilega*.
Naturwissenschaften., 65 (5) : 262 p.
- WOLFF, W.J., 1973. The estuary as an habitat. An analysis of data of the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheld.
Zool. Verh., 126 : 1-242.
- WUNDERLICH, F., 1970. Korngrößenverschiebung durch *Lanice conchilega* (Pallas).
Senckenbergiana Marit., 2 : 119-125.
- ZIEGELMEIER, E., 1952. Beobachtungen über den röhrenbau von *Lanice conchilega* (Pallas) im experiment und am natürlichen standort.
Helgoländer Wiss. Meeresunters., 4 : 107-129.
- ZIEGELMEIER, E., 1969a. Neue untersuchungen über die Wohnröhren-bauweise von *Lanice conchilega* (Polychaeta, sedentaria).
Helgoländer Wiss. Meeresunters., 19 : 216-229.
- ZIEGELMEIER, E., 1969b. Wohnröhren-bauweise von *Lanice conchilega* (Polychaeta sedentaria).
Zool. Anz. (suppl. bd), 33 : 639-642.

PATELLA VULGATA

P.INTERMEDIA

P.ASPERA

I. SYSTEMATIQUE.

- Embranchement des Mollusques.
- Classe des Gastéropodes.
- Sous-classe des prosobranches.
- Ordre des Diotocardes.
- Superfamille des Patellacea.
- Famille des Patellidae.
- Genre *Patella*.

La famille des Patellidae comprend, outre le genre *Patella*, le genre *Patina*. La forme générale est celle d'une coquille conique sans opercule.

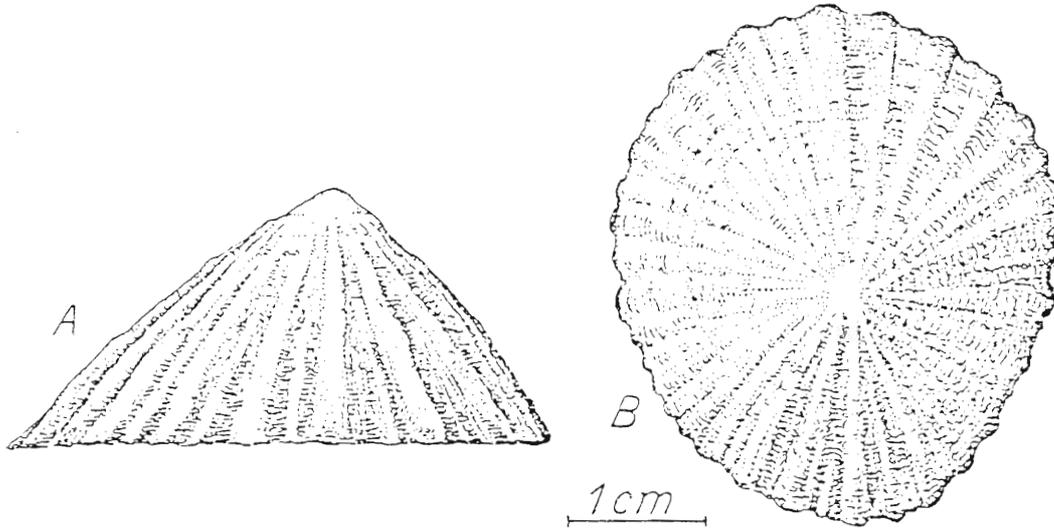
Sur les côtes françaises, le genre *Patella* est représenté par 4 espèces :

- Océan Atlantique et Manche :
 - * *Patella vulgata* (Linnée)
 - * *Patella aspera* (Röding)
 - * *Patella intermedia* (Jeffreys)
- Marseille et côte basque :
 - * *Patella lusitanica* (Gmelin).

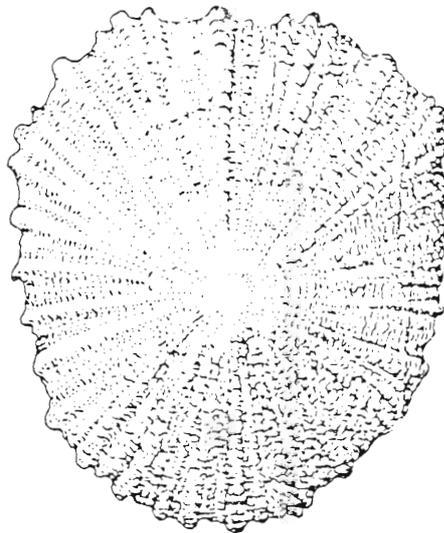
Synonymie :

- *Patella vulgata* (Linnée, 1758)
- *Patella aspera* (Röding, 1798)
 - = *P. athletica* (Bean, 1844)
 - = *P. depressa* (Jeffreys, 1865)
- *Patella intermedia* (Jeffreys, 1865)
 - = *P. vulgata* var. *intermedia* (Jeffreys, 1865)
 - = *P. depressa* (Pennant, 1777).

Du point de vue nomenclature, *P. depressa* (Pennant, 1777) est le nom le plus correct pour *P. intermedia*, mais il n'est pas toujours retenu, afin d'éviter les confusions possibles avec *P. aspera*, qui a été également nommé *P. depressa* par plusieurs auteurs dont Fischer-Piette (1932-1935), Eslick (1940), Orton (1946).



Patella vulgata L. A, side view, anterior end to right; B, apical view, anterior end below. Thorshavn, Faeroes, CZM.



Patella aspera Röding. Apical view, anterior end below. Dorset, BMNH.

Fig 1 :
Morphologie de *Patella vulgata* (FRETTER et GRAHAM 1976)

Pour plus de compréhensions, nous garderons donc la terminologie ci-dessus.

Clé de détermination - Morphologie :

Si l'on met à part l'espèce méridionale *Patella lusitanica*, très distincte, les trois autres espèces présentes sur les côtes de l'Atlantique et de la Manche sont très voisines.

Ci-dessous nous résumons les différents travaux de Fretter et Graham (1962), Bowman (1961).

	<i>P. vulgata</i>	<i>P. intermedia</i>	<i>P. aspera</i>
Longueur . (Angle-terre)	50 mm jusqu'à 70 mm	30 mm	50 mm
Couleur de la coquille.	jaunâtre jamais blanc	souvent noire	jaunâtre parfois blanc
Forme de la coquille.	circulaire - ovale bord postérieur arrondi.	sub-triangulaire bord postérieur plat ou concave.	ovoïde, bord postérieur souvent rectiligne.
Position de l'apex chez les juvéniles L < 1 cm.	central.	1/3 vers l'avant.	1/4 vers l'avant.
Rayures marginales.	brun - rouge à la périphérie seulement.	nettes et foncées.	pas nettes.
Couleur du pied.	gris - vert.	gris - vert foncé.	crème à orange.
Tentacules marginaux.	transparents, non blancs.	crème ou blancs.	crème.
Surface interne de la coquille.	verte ou bleue nacré, plus jaune chez les vieilles.	foncée.	blanche.
Empreinte de la tête.	argentée, blanc opaque.	crème sombre.	crème à orange.
Nombre de rayures chez les juvéniles L < 1 cm.	11, parfois 12.	8	10

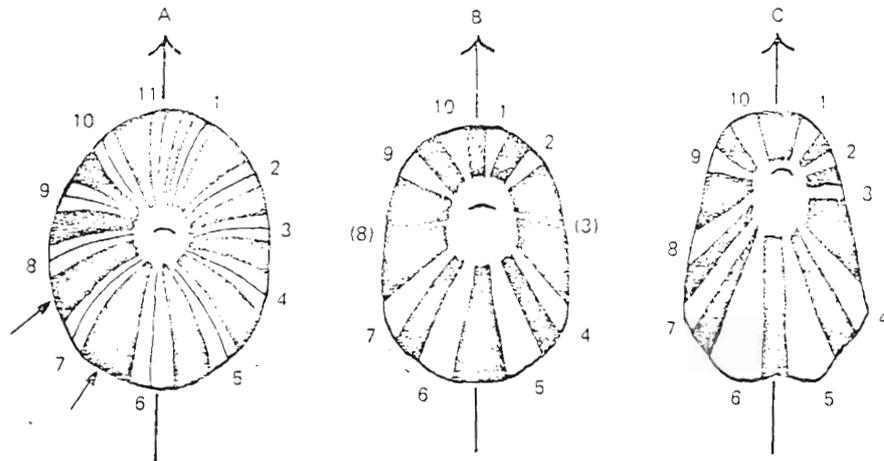


Fig. 2. Basic shell shape and arrangement of primary ribs in the three species: (A) *P. vulgata*, (B) *P. aspera*, (C) *P. depressa*. Shells aligned along antero-posterior axis. Alternative positions where rib 12 develops in *P. vulgata* indicated by small arrows.

Fig 2 : Forme des juvéniles et rayures apicales (Bowman 1981)

Pour les trois espèces, la forme et la longueur de la coquille sont très variables selon le milieu, ce qui explique la difficulté de détermination.

De nombreux auteurs ont trouvé dans la radula, un caractère spécifique permettant de distinguer ces trois espèces, tant dans la forme (Evans, 1953) que dans le rapport longueur de la radula / longueur de la coquille, lequel permet surtout d'isoler *P. aspera* des deux autres espèces (Fretter & Graham, 1962), (voir tableau ci-après).

La présence, en certaines zones géographiques limitées, de formes intermédiaires, a fait surgir la notion d'espèce-souche. C'est ainsi qu'une souche groupant *P. depressa* (*intermedia*) et *P. coerulea* serait à l'origine des quatre espèces : *P. depressa* s'individualisant vers le Nord et *P. coerulea* vers le Sud à partir de la côte basque (Fischer-Piette, 1948). Evans (1953) observant les individus de l'Ile de Wight trouve également des formes intermédiaires formant une sorte d'échelle continue entre les trois espèces, et il propose de faire de *P. vulgata* l'espèce originelle d'où seraient issues les deux autres. Ce phénomène selon lui ne serait pas dû à des hybridations. Pour Purchon (1968) les rares formes intermédiaires observées dans la région de l'Ile de Wight seraient plutôt des variations phénotypiques, plus ou moins marquées selon les régions, ce qui est confirmé par les analyses enzymatiques (Gaffney, 1980).

Rapport R/C	<i>P. vulgata</i>	<i>P. intermedia</i>	<i>P. aspera</i>
Fischer-Piette, 1935	1.66 Le Conquet $\bar{x} = 1.75$ moyenne française	1.08 Le Conquet	1.03 Le Conquet
Fischer-Piette, 1941	1.70 Dieppe	1.6 - 2.7 Dinard $\bar{x} = 2.1$	0.8 - 1.4 Dinard $\bar{x} = 1.15$
Fischer-Piette, 1948	1.80 Dinard 1.60 Côte basque	1.2 - 2.2 Côte $\bar{x} = 1.67$ basque	0.7 - 1.3 Côte $\bar{x} = 1.03$ basque
Eslick, 1940	1.51 Ile de Man		0.93 - 1.25 Ile $\bar{x} = 1.05$ de Man
Evans, 1953	1.46 - 1.87 Sud de l'Angleterre	1.48 - 1.93 Sud de l'Angleterre	1.03 - 1.18 Sud de l'Angleterre
Fretter et Graham, 1962	1.51 - 1.75 S et SW de l'Angleterre	1.60 - 2.10 S et SW de l'Angleterre	1.05 - 1.15 S et SW de l'Angleterre

Il reste néanmoins curieux que les deux régions citées, comme étant des zones de présence de formes intermédiaires (côte basque et Ile de Wight), correspondent à des limites nord de répartition géographique (*P. lusitanica* pour la première, *P. aspera* et *P. depressa* pour la deuxième).

II. DISTRIBUTION.

Répartition géographique (fig. 3) :

Patella vulgata se répartit en Europe du sud du Portugal aux Iles Arctiques au nord de la Norvège (Vader, 1975). On la trouve sur toutes les côtes anglaises (Fretter et Graham, 1976). Elle est la seule patelle présente sur la côte est de l'Angleterre. Elle est par contre absente sur la façade sud de la Mer du Nord, de la Belgique au Danemark. En France, Fischer-Piette note qu'elle diminue en abondance du nord au sud du littoral (Crips et Fischer-Piette, 1959).

P. aspera se répartit sur la façade atlantique de l'Europe, du nord de l'Angleterre à Gibraltar, avec un prolongement en Méditerranée du nord jusqu'au sud de l'Italie. Sa limite de répartition en Manche correspond à une radiale Barfleur - Ile de Wight. Elle est présente sur l'Archipel des Açores (Purchon, 1968) transportée sans doute par bateau depuis la Méditerranée.

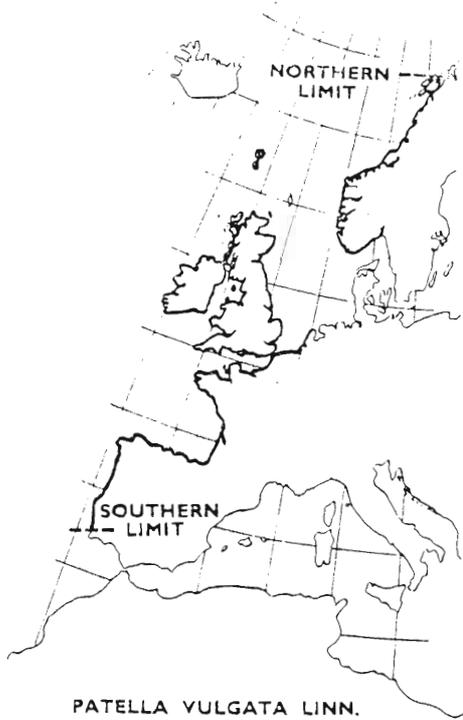


Fig 3 : Distribution des patelles sur les côtes européennes (PURCHON 1968)

P. intermedia est une espèce beaucoup plus méridionale, puisque son aire de répartition s'étend sur les côtes atlantiques, depuis le Sénégal jusqu'en Angleterre (entrée du canal St-Georges). Elle ne pénètre pas en Méditerranée, tout comme elle est absente à l'est de la radiale Ile de Wight - Barfleur. Le fait qu'on ne la trouve pas sur les côtes irlandaises ne serait pas dû à la température mais à la courantologie du canal St Georges, où les courants sont parallèles à la côte, et ne permettent pas la traversée des larves (Crisp et Southward, 1953). *Patella vulgata* et *P. aspera* auraient atteint ces côtes par un autre chemin.

Répartition verticale :

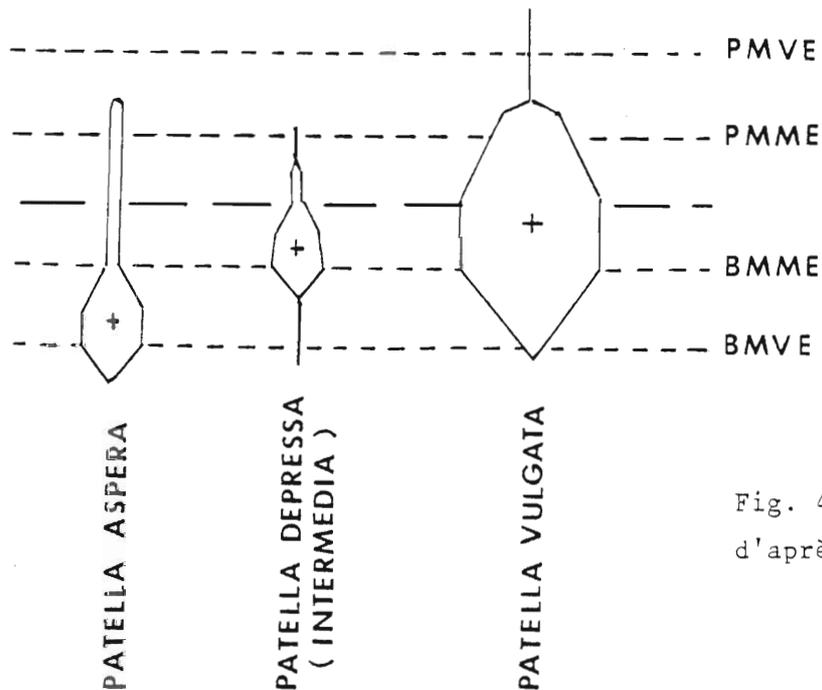


Fig. 4 :
d'après PURCHON, 1968

Patella vulgata se répartit verticalement sur l'ensemble de l'estran, avec un optimum aux alentours du niveau moyen (Choquet, 1969 ; Southward et Orton, 1954 ; Purchon 1968). Elle est rare sinon absente au-dessous des basses mers de vive eau et se retrouve jusqu'aux plus hauts niveaux, jusqu'à la limite des embruns. Sa tolérance à la dessiccation (Davies, 1968) et à l'eau douce (Arnold, 1957) lui permet d'atteindre les zones les plus hautes, avec des densités souvent élevées.

P. intermedia est absente en dessous des basses mers de vive eau (Evans, 1947), elle est la moins tolérante à l'immersion continue (Purchon, 1968) son optimum de densité étant situé au niveau des basses mers de morte eau. Elle

ne semble pas non plus très tolérante à l'émersion puisqu'on ne la trouve qu'en densité faible au-dessus du niveau moyen. Avec *P. aspera*, elle est considérée comme une espèce de bas niveaux (Orton, 1946).

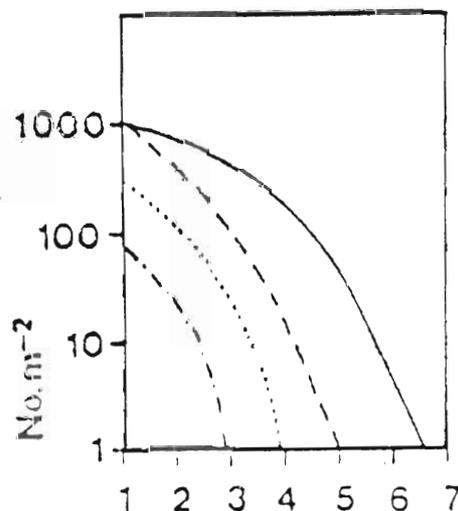
P. aspera est la plus basse dans l'échelle de répartition verticale puisqu'elle a son optimum de répartition près du niveau des basses mers de vive eau (Evans, 1947 ; Purchon, 1968) ; Thompson, 1979), sa limite supérieure étant celle de la pleine mer de morte eau.

Répartition selon l'exposition :

P. intermedia et *P. aspera* sont dominantes dans les endroits les plus exposés aux vagues, et rares en zones abritées (Crisp et Fischer-Piette, 1959 ; Fretter et Graham, 1976 ; Evans, 1947). *P. vulgata*, par contre, est tolérante aux vagues si elles ne sont pas trop fortes (Purchon, 1968) et colonise toutes les côtes abritées (Crisp et Fischer-Piette, 1959). Outre la résistance à la pression due aux vagues, les individus se répartissent différemment suivant la résistance à l'émersion, et des individus de très hauts niveaux qui sont régulièrement aspergés par les embruns se retrouveront à un niveau beaucoup plus bas dans un lieu abrité.

C'est surtout le cas pour *P. aspera* qui est très sensible à la dessiccation (Thompson, 1979). Davies (1969) a montré qu'elle perd rapidement de l'eau, surtout à l'état jeune, et que, si en zone exposée sa limite supérieure peut atteindre le niveau de pleine mer moyenne, en zone très abritée elle est absente au-dessus du niveau de basse mer moyenne (Purchon, 1968).

Fig. 5
Densité de *P. aspera*
suivant le degré d'exposition.
THOMPSON, 1979



Densités :

Les densités observées au sein des peuplements varient suivant la taille des individus (petits individus : grande densité et inversement) et l'abondance de nourriture. Les chiffres cités pour *P. vulgata* varient de 300 à 400 ind./m² (Das et Seshappa, 1948 ; Workman, 1983). Les chiffres sont plus faibles pour *P. intermedia* et *P. aspera* (160 et 80 ind. (Southward et Orton, 1954) . Néanmoins pour *P. aspera*, Thompson relève un maximum de 1729 individus par mètre carré

III. BIOLOGIE.

Sexualité :

C'est Orton en 1920 qui, le premier, envisage la possibilité d'un hermaphrodisme protandrique chez *Patella vulgata*, c'est-à-dire que le même individu passerait par une phase sexuée mâle avant de devenir femelle. En 1946, des études statistiques le confortent dans son hypothèse. Les travaux histologiques de Bacci en 1952 confirment l'inversion sexuelle chez *P. vulgata*. Orton, Southward et Dodd en 1956 considèrent que 90 % des individus ont une première maturation mâle.

La première année, les patelles sont immatures et deviennent mâles la 2e année. Lors de la 3e année, quelques femelles apparaissent et ce n'est que lors de la 4e année que les femelles sont abondantes (Blackmore, 1969 ; Ballantine, 1961b in Thompson, 1979). L'égalité des sexes est atteinte pour la classe de tailles 36-40 mm, et chez les exemplaires de grande taille, les femelles représentent 80 % de la population (Das et Seshappa, 1947).

Pour Choquet (1969) la gonade serait bi-sexuée à l'état juvénile, puis les spermatogonies se développeraient alors que les ovogonies resteraient à l'état de repos sexuel. Plus tard, sous impulsion hormonale, la vitellogénèse se déclencherait entraînant le changement de sexe de la gonade.

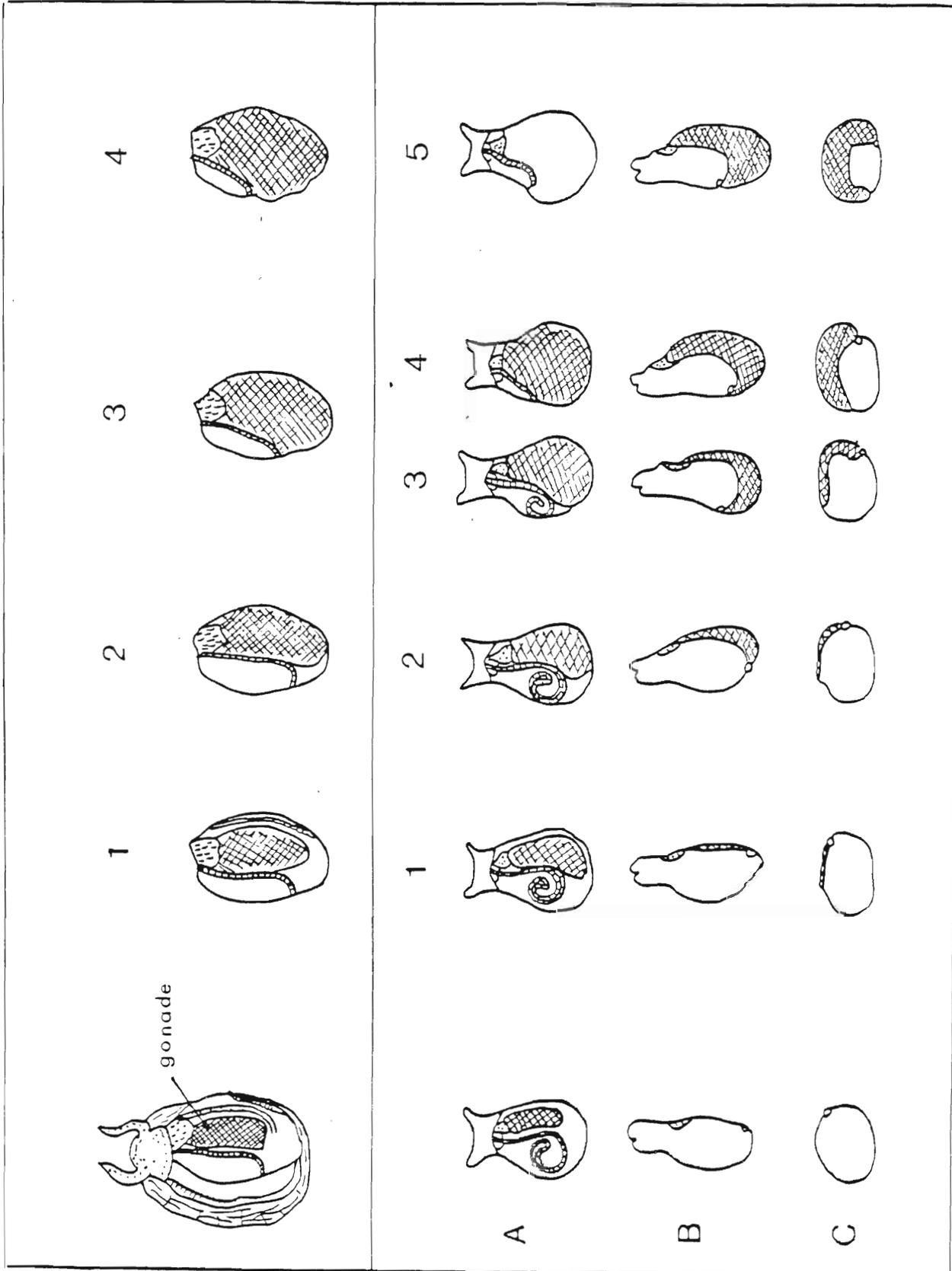
Si l'hermaphrodisme protandrique est généralement admis en ce qui concerne *Patella vulgata*, chez les deux autres espèces atlantiques ce phénomène est rare ou absent (Orton et Southward, 1961 pour *P. intermedia* ; Dodd, 1956). Cependant, une étude récente du sex-ratio de *P. aspera*, réalisée par Thompson (1979) en Irlande, montre qu'il pourrait y exister un hermaphrodisme

Fig. 6 : Représentation schématique des stades de maturation sexuelle chez *Patella vulgata*

- A ; Vue dorsale
- B ; Vue en coupe longitudinale
- C ; Vue en coupe transversale

CHOQUET 1966

ORTON & AL. 1956



protandrique identique à celui de *P. vulgata* mais cela reste à confirmer par l'observation de l'ovogénèse sur des individus mâles ou l'ayant été.

Maturation sexuelle - Cycle reproducteur :

L'évolution de la gonade de *Patella vulgata* est marquée de 4 stades lors de sa maturation (Choquet, 1966-1969). Orton, Southward et Dodd (1956) en distinguent cinq : un stade neutre ou nul, un stade 1 de formation, un stade 2 où le sexe se distingue à l'oeil nu, un stade 3 où les gamètes sont nombreux et atteignent leur taille maximum (stade 3 et 4 d'Orton *et al.*) et un dernier stade d'émission des produits génitaux (fig. 6). La gonade mâle est alors rosée, la gonade femelle verdâtre.

Chez les patelloïdes, la gonade débouche dans le rein droit ou dans le conduit réno-pericardique. Il n'y a pas de pénis ni d'oviducte glandulaire, les gamètes sont émis dans l'eau et la fécondation est externe.

a) *Patella vulgata* :

Patella vulgata présente une longue période d'inactivité sexuelle de fin février à fin août à Roscoff (Chapron, 1971), de janvier à juin en Angleterre (Orton *et al.*, 1956), de février à juillet dans le boulonnais (Choquet, 1969) et à Robin Hood's bay (North Yorkshire) (Blackmore, 1969).

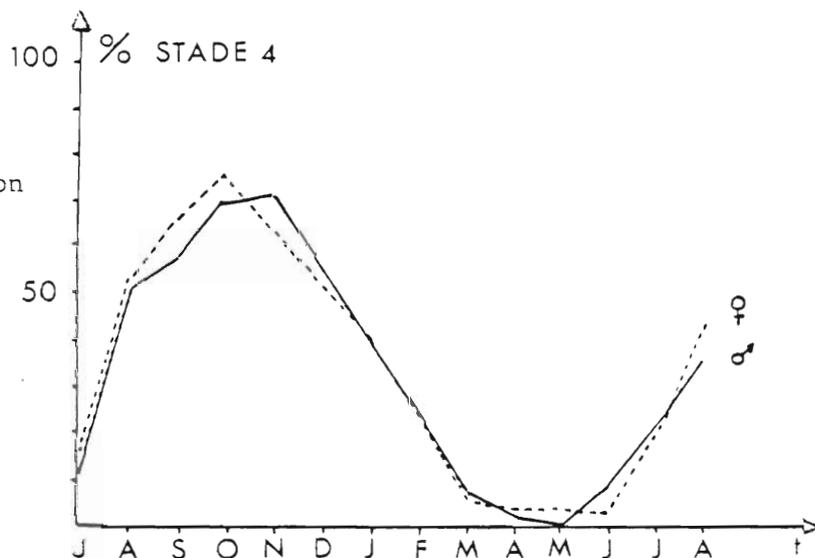
Orton *et al.* (1956) considèrent que cette phase peut durer jusqu'à 9 mois chez certains individus, mais qu'elle est en général de 3 mois pour 50 % de la population. La durée de cette phase, donc du cycle de reproduction, serait fonction du lieu et de l'année.

Cette période est suivie d'une période de maturation plus courte qui survient de juin à octobre (Orton *et al.*, 1956), de fin août à octobre - novembre (Chapron, 1971), d'août à octobre - novembre (Choquet, 1969), et de juillet - novembre (Blackmore, 1969).

La ponte a lieu entre octobre et décembre - janvier (Orton *et al.*, 1956 ; Chapron, 1971 ; Blackmore, 1969 ; Choquet, 1969). La période optimale de reproduction étant novembre et décembre.

La ponte de *P. vulgata* est stimulée par le choc mécanique dû aux fortes vagues déferlantes. Orton, Southward et Dadd (1956) constatent qu'elle coïncide avec des vents supérieurs à 20 noeuds.

Fig. 7 :
Evolution de la maturation sexuelle chez *Patella vulgata*.
CHOQUET, 1969



b) *Patella intermedia* :

Sa maturation sexuelle débute au printemps (avril - mai) (Orton et Southward, 1961) dans le S - W de l'Angleterre, et dès mars - avril à Roscoff (Chapron, 1971).

Le maximum de maturité à Roscoff se situe en juillet pour les mâles et en juin pour les femelles (Chapron, 1971). La ponte intervient sans doute de façon importante à partir de juin (Chapron, 1971). Elle coïncide avec les températures maximales de l'air en juillet, août et début septembre dans le S - W de l'Angleterre (Orton et Southward, 1961).

Cependant, cette espèce semble se reproduire à Roscoff en faible quantité tout au long de l'année (Chapron, 1971). Même observation de Fischer-Piette à Dinard (in Evans, 1953).

Orton et Southward (1961) avaient déjà supposé un redéveloppement de la gonade survenant juste après la ponte, étant donné la faible proportion d'individus en repos trouvée jusqu'au début du printemps.

De même, Hatch (1977, in Bowman, 1981) signale que la ponte a eu lieu à Freshwater bay (Ile de Wight) en juin - juillet 1974 et septembre - octobre 1975 mais qu'un grand nombre de gonades pleines ont été observées entre ces deux périodes.

Lewis (1964) signale des pontes en Angleterre d'avril à juillet.

c) Patella aspera :

Il semble que la maturation débute pour *P. aspera* vers mai - juin (Orton, in Evans, 1953) en Cornouaille, (Evans, 1953) à l'Ile de Wight, en juin à Plymouth (Ballantine, 1961b in Thompson, 1979) et également en mai - juin dans le sud - ouest de l'Irlande (Thompson, 1969). Elle aurait lieu plus tard à Roscoff (juin - juillet) pour Chapron (1971).

La ponte aurait lieu au plus tard en septembre (d'après les travaux d'Orton in Thompson, 1979), en octobre pour Evans (1953) à l'Ile de Wight, entre le 1er et le 23 octobre pour Ballantine (1961b) (in Thompson, 1979), également en octobre dans le sud - ouest de l'Irlande (Thompson, 1979).

Sur les côtes françaises de la Manche, la taille maximale des gonades serait atteinte entre juillet et novembre à Dinard (Fischer-Piette, 1948 in Evans, 1953). A Roscoff, la totalité de la population est mature entre les mois de juillet et octobre, la ponte étant étalée d'août à fin octobre. Chapron, (1971). L'étude d'Evans en 1953 laissait supposer qu'il existait un second maximum en février, mais cette hypothèse ne semble pas avoir été confirmée.

Développement larvaire :

"L'étude du développement des Patellidae a été entreprise à la fin du siècle dernier (...), mais c'est à Smith (1935), Crofts (1955) et Dodd (1957) que l'on doit les résultats les plus marquants : ils apportent des données précises sur la torsion et l'organogénèse de *Patella vulgata*" (Choquet, 1969).

D'après Fretter et Graham (1962), la larve trochophore (fig. 8a) mesurant 0,18 mm de diamètre apparaît 24 heures après la fertilisation de l'oeuf, et au bout de 2 jours elle devient une larve véligère présentant déjà un pied et une coquille avec un operculum. C'est alors qu'au moyen de contractions musculaires, la larve subit deux torsions de 90°, en deux phases de 15 et 30 heures chacune, pendant lesquelles la larve (fig. 8b) se déplace par des battements ciliaires et des ondulations. Le maximum de présence de larves dans le plancton se trouve en hiver avec un pic en décembre - janvier. Cette vie

pélagique très courte de 3,5 à 4 jours aboutit à une métamorphose où la coquille définitive plate remplace la coquille larvaire. Le velum se maintient pendant environ trois semaines chez le jeune animal benthique (Smith, 1935).

Selon cet auteur, la fixation se produirait à une taille d'environ 0,2 mm ce qui correspondrait à un âge de 10 jours après fécondation en élevage (Dodd, 1957). Pour *P. vulgata*, cette période de fixation s'étalerait sur environ deux mois (mars - avril) tant à Plymouth (Orton, 1928) qu'à St-Malo (Hatton, 1938).

Les jeunes individus peuplent une zone verticale plus large que celle de répartition des adultes (Hatton, 1938) et il apparaît que l'alternance immersion - émergence soit indispensable pour les jeunes individus. Cependant, selon Jones (1948) in Choquet (1969), la première fixation surviendrait dans les mares peu profondes suivie d'une migration sur les rochers lorsqu'ils atteignent la taille de 3 mm.

Des conditions climatiques clémentes (tant pendant la maturation des gonades en été, que lors de la ponte en septembre - octobre) sont indispensables pour favoriser un bon recrutement (Bowman et Lewis, 1977). La place disponible (absence de couverture algale trop importante, ou de balanes, étant également un facteur prépondérant (Fretter et Graham, 1962).

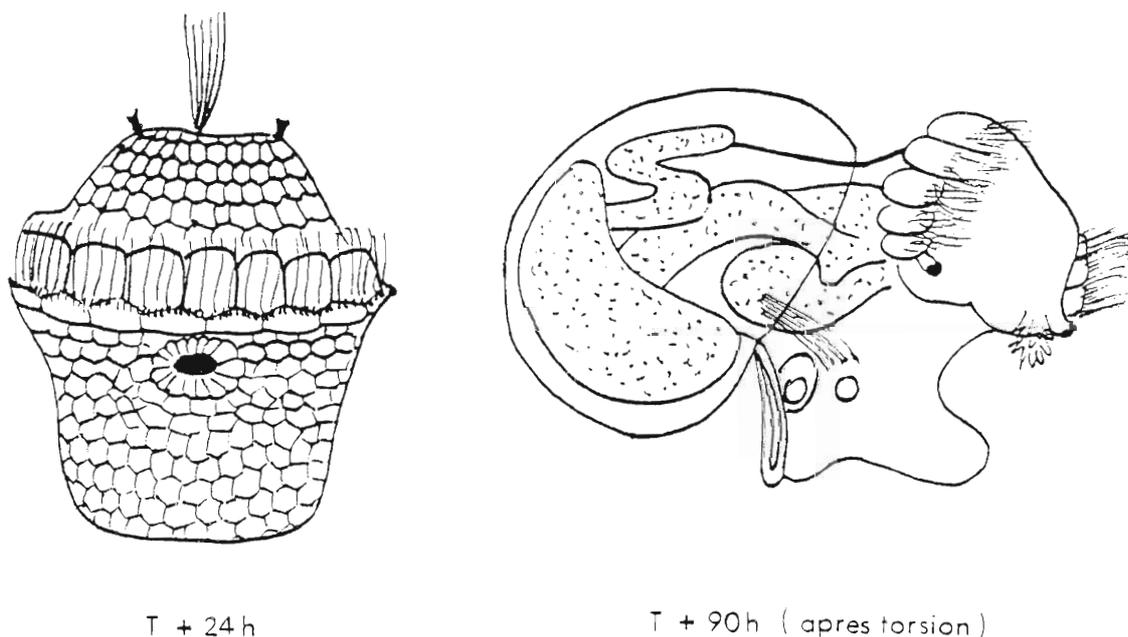


Fig. 8 : Larves pélagiques de *Patilla vulgata* trochophore (T + 24 h' ; \emptyset 18 mm, et véligère après torsion (84 < T < 96 h) d'après FRETTER et GRAHAM, 1962).

Croissance et longévité :

"Les données relatives à la croissance et à la longévité varient énormément selon les régions prospectées, et dans une même région." Croissance et longévité varient selon les conditions bionomiques de chaque station" (Choquet, 1969). C'est ainsi que la longévité de *Patella vulgata* peut varier de 2 à 16 ans : à croissance rapide longévité faible, et à croissance lente grande longévité.

La plupart des études de croissance se rapportent à *Patella vulgata* tant en Angleterre (Russel, 1909 ; Orton, 1928 ; Blackmore, 1969 ; Lewis et Bowman, 1975 ; Wright et Hartnoll, 1981) qu'en France (Hatton, 1936, 1938 ; Fischer-Piette, 1939, 1941, 1946 ; Choquet, 1968, 1969 ; Guillaumont et Hamon, 1978).

a) Variations saisonnières :

Alors que certains observateurs, Hatton (1938) et Fischer-Piette (1941) à St-Malo, Antoine (1980) à St-Efflam, ne constatent aucun arrêt de croissance hivernale chez *P. vulgata* sur les côtes bretonnes, Choquet (1968-1969) note qu'elle est très faible en hiver, pouvant même cesser complètement chez les animaux âgés dans la région de Boulogne. Plus au nord, Russel (1909) en Ecosse, et Orton (1928) dans le sud-est de l'Angleterre notent un arrêt de croissance dès octobre, pour des individus de plus d'un an. Ces résultats différents pourraient s'expliquer par des conditions climatiques sensiblement identiques dans des mêmes latitudes (Choquet, 1969).

b) Variations selon l'âge :

"Quelle que soit la localité où ont été faites les observations, on constate que la croissance de *P. vulgata* est relativement rapide lors de la première année, se ralentit ensuite beaucoup, et devient insignifiante chez des individus de plus de 20 mm" (Hatton, 1938). Pour Choquet (1969) le taux de croissance estival est de 2 mm, l'été du 3e cycle annuel, soit à peu près trois fois moins que pendant la première année, et deux fois moins qu'au cours de la seconde.

c) Variations selon l'habitat :

La position par rapport au niveau marégraphique serait un facteur de variation de croissance, le niveau de mi-marée et surtout les bas niveaux

favorisant la croissance chez *P. vulgata* (Hatton, 1938 ; Lewis et Bowman, 1975 ; Wright et Hartnoll, 1981). La présence d'algues fucales, liée au niveau bathymétrique serait également un facteur favorisant la croissance, contrairement aux rochers colonisés par des cirripèdes (respectivement 17,1 mm/an et 14,7 mm/an) d'après Choquet (1968). Même constatation dans la comparaison rochers à *Fucus* et rochers nus (Lewis et Bowman, 1975).

d) Variations selon la température :

Selon Choquet (1968 - 1969) "la température de l'eau peut être considérée comme un facteur important dans les variations de croissance enregistrées dans les populations de *P. vulgata* du nord de la France, de l'Angleterre et de l'Ecosse, (...). La relative constance de température existant en Bretagne peut être la cause de la croissance continue des patelles, tout au moins entraîne-t-elle un ralentissement moins marqué que dans le nord".

e) Variations selon l'exposition :

"La vitesse de croissance est plus forte sur un point battu que sur un point peu battu pendant la première année, elle est ensuite uniforme d'environ 1 mm par an" (Hatton, 1938).

De même les courants paraissent, au moins autant que les vagues, favorables à la croissance (Hatton, 1938 ; Fischer-Piette, 1941).

f) Variations selon la richesse du milieu :

Dans les milieux riches en matières organiques, la croissance est plus rapide (5,5 à 8 mm/an) contre 2,3 mm par an en milieu propre (Hatton, 1938). Dans la Rance, Fischer-Piette (1941 - 1946) confirme ces résultats : la croissance linéaire y est 13 fois plus forte par unité de temps, dans l'estuaire que sur la côte, par contre la durée de vie y est de 2,5 ans au lieu de 16.

Croissance de *P. intermedia* et *P. aspera* :

La vitesse de croissance de *P. intermedia* serait inférieure à celle de *P. vulgata* de la même localité (Fischer-Piette, 1941 à St-Malo). Elle serait régulière au cours de l'année, 1 mm/an en moyenne avec fort peu d'écart autour de cette moyenne. La taille maxima est de 2,5 à 5 cm, pour une longévité de plus de 20 ans.

Pour *P. aspera* la longévité serait d'environ 11 ans ce qui correspondrait à une taille de 46,5 mm dans une zone à forts courants et 41,2 mm dans une zone où le courant est plus faible (Fischer-Piette, 1941 à St-Malo). Thompson (1979) estime la durée de vie supérieure à 10 ans dans le sud de l'Irlande.

La variation de croissance selon l'âge est vérifiée de même que la variation selon la saison puisqu'elle s'arrête de grandir en hiver (Fischer-Piette, 1941). Thompson (1979) observe une croissance de 7 mm/an chez les plus jeunes, mais de 5 mm/an chez les individus de 6 ans. Cet auteur note également que la vitesse de croissance est plus lente et plus régulière que celle de *P. vulgata*, ajoutant que *P. aspera* est beaucoup moins sensible aux variations du milieu.

Production :

Les quelques données de production qui existent nous montrent qu'elle varie considérablement suivant les conditions locales. Ainsi le P/B est de 0,47 pour Wright et Hartnoll (1981) mais de 0,1 à 1,7 pour Workman (1983) pour *Patella vulgata*.

IV. ÉCOLOGIE - ÉTHOLOGIE.

Broutage :

Les patelles sont des herbivores et la corrélation abondance algale - abondance des patelles a été maintes fois mentionnée. Le contenu stomacal est composé de la flore qui entoure l'animal. Il ne semble pas qu'il y ait de sélection de nourriture. Pour Graham et Fretter (1962), la première année de sa vie, la patelle a besoin de 75 cm² d'algue pour 1 cm³ de volume de coquille. Ce sont généralement des Ascophyllum, des Fucus et des Enteromorpha. L'algue est un facteur limitant la densité des patelles. Elle est également un abri contre les prédateurs et l'insolation en milieu exondé. La patelle porte sur sa coquille une flore à peu près identique à celle de la couche superficielle du rocher environnant (Koumans, 1965).

La radula de la patelle, est un épithélium buccal chitineux plus robuste chez *P. vulgata* que chez les autres gastéropodes (Purchon, 1968). Elle est deux fois plus longue que la coquille (Brian et Owen, 1952) et possède des rangées de dents dures comme du diamant, agissant comme une râpe (en latin Radere = râpe) . La masse buccale se dévagine et se balance de gauche à droite comme un pendule, orientant la radula (Fretter et Graham, 1962).

Déplacement :

Il est utilisé pour la recherche de nourriture et d'un support stable (fig. 9). Quand le milieu est défavorable, l'animal se déplace plus (Jones, 1948). Mais en milieu favorable, l'animal se déplace peu, et, fait surprenant, il revient généralement à sa place, moyenne de 0,4 m à la vitesse de 0,64 cm/minute à l'aller et 0,55 cm/minute au retour (Hartnoll et Wright, 1977). C'est le "homing" souvent observé chez les individus adultes (Cook et coll., 1969 ; Funke, 1968 ; Fretter et Graham, 1962 ; Punt, 1968 ; Orton, 1929). Le retour se ferait grâce à des moyens olfactifs d'après le mucus laissé sur le rocher. Ce déplacement se ferait en milieu humide. Quand l'animal est revenu à sa place, il retrouve exactement sa position et s'encastre grâce aux indentations laissées par la coquille, permettant une fermeture hermétique contre les agressions extérieures (Grenon et Walker, 1981). La force d'adhésion est grande, estimée à 3,5 kg/cm² par Fischer-Piette (1948) ce qui lui permet de résister au choc des vagues, d'autant que sa forme conique présente une moindre résistance.

Interactions spécifiques :

a) Compétition spatiale :

Il existe une compétition spatiale intraspécifique et ce sont les conditions de milieu qui favorisent l'espèce la plus résistante : *P. vulgata* en milieu élevé, ou *P. aspera* dans une mare, mais la compétition spatiale la plus importante se fait avec les balanes (Evans, 1947 ; Hatton, 1938 ; Choquet, 1968 ; Hawkins, 1981 ; Hawkins et Hartnoll, 1981).

b) Prédation :

La prédation des patelles s'exerce principalement par les oiseaux et les crabes (Workman, 1983 ; Franck, 1982).

c) Parasitisme :

Rees (1934) observe la présence d'un cercaire et ses actions sur *P. vulgata*. Brouardel (1948) met en évidence un parasite cilié chez les patelles : *Urceolaria patella*, avec une variété à Zooxanthelle chez *P. vulgata*, *P. aspera* et *P. intermedia* portant le même cilié sans l'algue microscopique. Fischer (1977) mentionne comme ennemi des patelles, le nemertien *Lineus marinus*.

Pollution :

De par sa faible mobilité et sa facilité de récolte, la patelle est l'objet de très nombreuses expérimentations quant à sa réaction vis-à-vis des polluants, tant dans son milieu qu'en laboratoires (Amiel et coll., 1974 ; Boyden, 1974 ; Dicks, 1973 ; Howard et Nickless, 1977 ; Lobel et coll., 1982 ; Myers, 1980 ; Noel-Lambot et coll., 1978-1980 ; Norton, 1978 ; Nuwayhid, 1980 ; Southward, 1979 ; Wood, 1979).

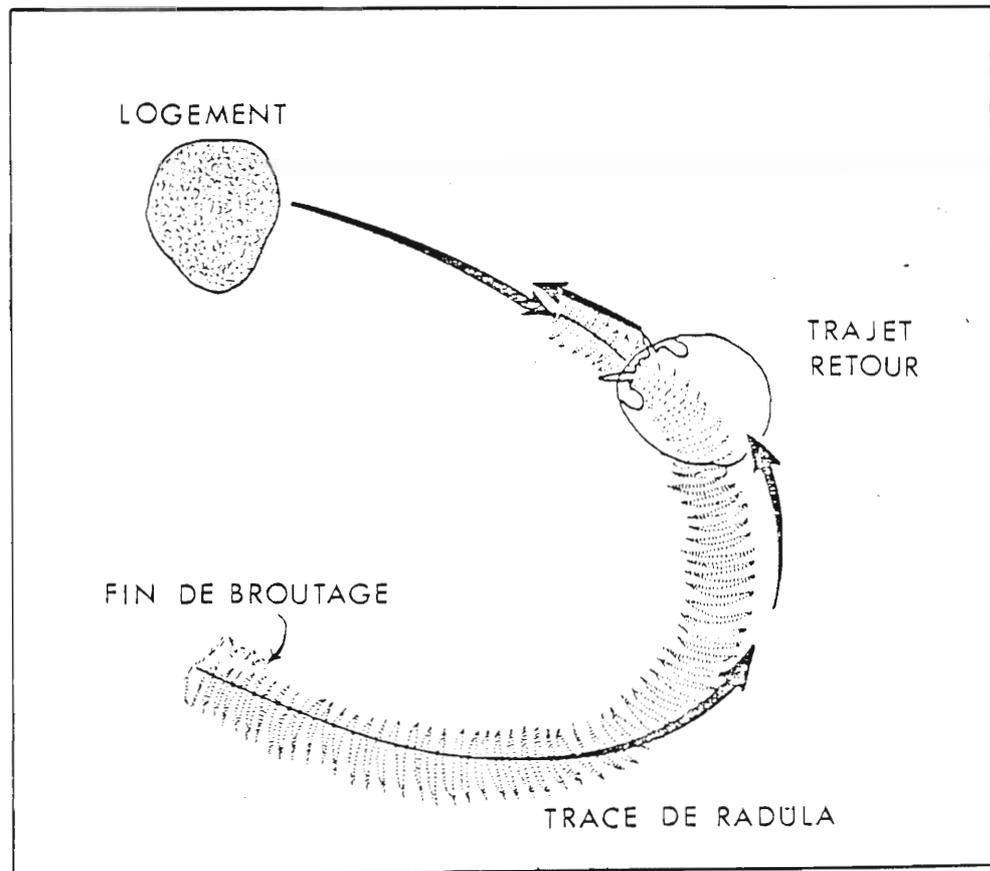


Fig 9 : Déplacement de *Patella vulgata* NEWELL 1979 (d'après FLINKE 1968)

BIBLIOGRAPHIE

- AMIEL, A.J., J. KRONFELD & J. NAVROT, 1974. *Patella vulgata* : a biological monitor of coastal metal pollution, a preliminary study. Environmental pollution, 7 (4) : 303-308.
- ANTOINE, L. & D. QUEMERAIS-PENCREACH, 1980. Stries et rythmes de croissance chez la patelle *Patella vulgata* (L.). C.R. Acad. Sc. Paris, T 290, série D : 1127-1130.
- ARNOLD, D.C., 1957. The reponse of the limpet *Patella vulgata* to waters of different salinities. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 36 : 121 p.
- ARNOLD, D.C., 1959. The reaction of the limpet *Patella vulgata* (L.) to certain of the ionic constituents of sea water. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 38 : 596 p.
- AZEVEDO, C., 1981. The fine structure of the spermatozoon of *Patella lusitana* with special reference to acrosome formation. J. Submicrosc. Cytol., Vol. 13, n° 1 : 47-56.
- BACCI, G., 1952. Osservazioni citologiche sulla inverzione sessuale della *Patella vulgata* di Plymouth. Boll. Zool., 19 : 57-63.
- BADINO, G. & G. SELLA, 1980. Phosphoglucose isomerase variability in sympatric populations of mediterranean species of patella. Mar. Ecol. Progr. Ser. Deus., V 2, n° 4 : 315-320.
- BANNISTER, J.V., 1975. Shell parameters in relation to zonation in mediterranean limpets. Marine Biology, 31 (1) : 63-67.
- BANNISTER, J.V., 1976. Some physiological factors in the ecology of mediterranean limpets. Acta Adriatica : 103-112.
- BANNISTER, J.V., W.H. BANNISTER & L. TENTORI, 1972. The radular muscle myoglobin of the limpet *Patella vulgata* (L.). Comparative biochemistry and physiology, 43 (1 B) : 5 p.
- BANNISTER, W.H., J.V. BANNISTER & H. MICALLEF, 1969. The green pigments of *Patella ova*. Comparative biochemistry and physiology, 31 (2) : 319-321.
- BIANUCCI, G. & A. LONGINELLI, 1982. Biological behaviour and accretion rates of *Patella coerulea* as indicated by oxygen isotop mesurement. Paleogeo. Paleoclim. Paleoecol., 37 (2-4) : 313-318.
- BLACKMORE, D.T., 1969. Studies of *Patella vulgata* (L.). 1) Growth, reproduction and zonal distribution. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 3 : 200-213.
- BLACKMORE, D.T., 1969. Studies of *Patella vulgata* (L.). 2) Seasonal variations in biochemical composition. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 3 (3) : 231-245.

- BOLOGNARI, A., A. LICARA & M.B. RICCA, 1976. Primary nucleolus and amphinucleoli in the oocytes of *Patella coerulea*.
Experientia Suisse, 32 (8) : 1008-1010.
- BOUTANT, L., 1900. La patelle commune (*Patella vulgata* L.).
Zoologie descriptive, 2 : 343-380.
- BOWMAN, R.S., 1974. Local and annual variation in the recruitment of *Patella* species.
Proc. Challenger Soc., 4 (5) : 252 p.
- BOWMAN, R.S., 1981. The morphology of *Patella* spp. juveniles in Britain, and some phylogenetic inferences.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 61 (3) : 647-666.
- BOWMAN, R.S. & J.R. LEWIS, 1977. Annual fluctuations in the recruitment of *Patella vulgata* (L.).
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 57 : 793-815.
- BOYDEN, C.R., 1974. Trace element content and body size in molluscs.
Nature, 251 (5473) : 311-314.
- BOYDEN, C.R. & J.R. ZELDIS, 1979. Preliminary observations using an attached microphonic sensor to study feeding behaviour of and intertidal limpet.
Estuar. Coast. Mar. Sci., 9 (6) : 759-769.
- BRIAN, M.V. & G. OWEN, 1952. The relation of the radula fraction to the environment in *Patella*.
J. Anim. Ecol., 21 (2) : 241-249.
- BRINKHOFF, W., K. STOECKMANN & M. GRIESHABER, 1983. Natural occurrence of Anaerobiosis in molluscs from intertidal habitats.
Oecologie, Vol. 57, n° 1-2 : 151-155.
- CASSIDY, M.D. & S.M. EVANS, 1981. Foraging behaviour in relation to position on the seashore in the limpet *Patella vulgata*.
Animal behaviour, 29 (1) : 300-301.
- CHAPRON, F., 1971. Observations sur le genre *Patella* à Roscoff. Cycle biologique et étude biométrique.
Thèse 3e cycle, Fac. Sci. Paris VI : 78 p.
- CHOQUET, M., 1966. Biologie de *Patella vulgata* (L.) dans le Boulonnais.
Cahiers de Biologie Marine, T 7 : 1-22.
- CHOQUET, M., 1968. Croissance et longévité de *Patella vulgata* (L.), gastéropode prosobranché dans le Boulonnais.
Cahiers de Biologie Marine, T 9 : 449-468.
- CHOQUET, M., 1969. Contribution à l'étude du cycle biologique et de l'inversion du sexe chez *Patella vulgata*.
Thèse, Fac. Sci. Lille : 234 p.
- CHOQUET, M., 1970. Etude cytologique du changement de sexe au cours du cycle naturel de *P. vulgata*.
C.R. Acad. Sci., Paris, T 271 : 1387-1390.

- COMFORT, A., 1946. *Patella vulgata*, relation of habit to form.
J. of Conchyliology, 22 : 216-217.
- COOK, A., O.S. BAMFORD, J.D.B. FREEMAN & D.J. TEIDEMAN, 1969. A study of the homing habit of the limpet.
Animal behaviour, 17 (2) : 330-339.
- COOPER-WILLIS, C.A., 1979. Changes in the acid phosphatase levels in the haemocytes and haemolymph of *Patella vulgata* after challenge with bacteria.
Comp. Biochem. Physiol., 63 (4) : 627-631.
- CRISP, D.J. & E. FISCHER-PIETTE, 1959. Répartition des principales espèces intercotidales de la côte atlantique française en 1954-1955.
Ann. Inst. Oceano., T 36 : 275-388.
- CRISP, D.J. & A.J. SOUTHWARD, 1958. The distribution of intertidal organisms along the coasts of the english Channel.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 37 : 157-208.
- DAS, S.M. & G. SESHAPPA, 1948. A contribution to the biology of *Patella*. Population, distribution and sex proportions in *Patella vulgata* (L.) at Cullercoats England.
Proc. Roy. Soc., London, 117 : 411-423.
- DAVIES, P.S., 1965. Environmental acclimatation in the limpet *Patella vulgata* (L.)
Nature, Vol. 205, n° 4974 : 924 p.
- DAVIES, P.S., 1966. Physiological ecology of *Patella*. 1) The effect of body size and temperature on metabolic rate.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 46 (3) : 647-658.
- DAVIES, P.S., 1967. Physiological ecology of *Patella*. 2) Effect of environmental acclimatation on the metabolic rate.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 47 (1) : 61-74.
- DAVIES, P.S., 1968. Physiological ecology of *Patella*. 3) Dessication effects.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 49 (2) : 291-304.
- DAVIES, P.S., 1970. Physiological ecology of *Patella*. 4) Environmental and limpet body temperatures.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 50 (4), 1069-1077.
- DEARNALEY, R., C.B. DEL MAR, M.J. PARR & E.J. POPHAM, 1969. When limpets move.
Nature, Vol. 221, n° 5179 : 491-492.
- DICKS, B., 1973. Some effects of Kuwait crude oil on the limpet *Patella vulgata*.
Environmental pollution, 5 (3) : 219-229.
- DI NATALE, A., 1978. Osservazioni su alcune forme aberranti di haliotidae e patellidae dello stretto di Messina.
Mem. Biol. Mar. Oceano., 8 (1) : 13-22.
- DODD, J.M., 1956. Studies on the biology of limpets III Hermaphroditism in the three British species of *Patella*.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 35 (2) : 327-340.
- DODD, J.M., 1957. Artificial fertilization, larval development and metamorphosis in *Patella vulgata* (L.) and *P. coerulea* (L.).
Pubbl. Staz. Zool., Napoli, 29 : 172-186.

- EBLING, F.J., J.F. SLOANE, J.A. KITCHING & H.M. DAVIES, 1962. The ecology of Lough Ine XII : the distribution and characteristics of *Patella* species.
J. Anim. Ecol., 31 (3) : 457-470.
- EKARATNE, S.U.K. & D.J. CRISP, 1982. Tidal micro-growth bands in intertidal gastropod shells with an evaluation of band dating techniques.
Proc. Roy. Soc. London, B 214 : 305-323.
- EKARATNE, S.U.K. & D.J. CRISP, 1984. Seasonal growth studies of intertidal gastropods from shell microgrowth band measurements including a comparison with alternative methods.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 64 : 183-210.
- ESLICK, A., 1940. An ecological study of *Patella* at Port St Mary Isle of Man.
Proc. Roy. Soc. London, 152 (1) : 45-58.
- EVANS, R.G., 1947. Studies on the biology of british limpets. 1) The genus *Patella* in Cardigan Bay.
Proc. Roy. Soc., London, 117 : 411-423.
- EVANS, R.G., 1948. The lethal temperature of some common british littoral molluscs.
J. Anim. Ecol., 17 : 165-173.
- EVANS, R.G., 1952. Studies on the biology of british limpets : the genus *Patella* on the south of England.
Proc. Roy. Soc., London : 357-376.
- EVANS, R.G., 1958. The genus *Patella* on the west coast of France.
J. Conchyliologie, 98 : 126-151.
- EVANS, T.G., L.D. LEAKE & R.J. WALKER, 1975. Evidence for the presence of 5 hydroxytryptamine dopamine and acetylcholine in the nervous system and heart of the limpet *Patella vulgata*.
Comp. Biochem. Physiol., 51 (2 C) : 205-213.
- FISCHER, P.H., 1977. Un ennemi des Patelles, le nemertien *Lineus marinus*.
Journal de Conchyliologie, 114 (3-4) : 128 p.
- FISCHER-PIETTE, E., 1932. Répartition des principales espèces fixées sur les rochers battus des côtes et des îles de la Manche, de Lannion à Fécamp.
Ann. Inst. Oceano., Vol. 12 : 105-213.
- FISCHER-PIETTE, E., 1935. Systématique et biogéographie des Patelles d'Europe et d'Afrique du Nord.
J. of Conchyliology, 79 : 5-66.
- FISCHER-PIETTE, E., 1939. Sur la croissance et la longévité de *Patella vulgata* en fonction du milieu.
Journal de Conchyliologie, 83 (4) : 303-310.
- FISCHER-PIETTE, E., 1941. Croissance, taille maxima et longévité possible de quelques animaux intercotidaux en fonction du milieu.
Ann. Inst. Oceano., T 21 : 1-28.
- FRANCK, P.W., 1982. Effects of winter feeding on limpets by black oysters-catchers, *Haematopus blackmani*.
Ecology, 63 (5) : 1352-1362.

- FRETTER V. & A. GRAHAM, 1962. British Prosobranch molluscs.
Ray Society - London - Bartholomew Press - DORWING - 755 p
- FRETTER, V. & G. ALLASTAIR, 1962. British prosobranch molluscs : their functional anatomy and ecology.
in Rocky shore limpets. Ray Society, chap. 19 : 477-509.
- FRETTER, V. & G. ALLASTAIR, 1976. The prosobranch molluscs of Britain and Denmark. 1) Pleurotomariacea, Fissurellacea and Palettacea.
J. Mollusc. Stud., Suppl. 1, T 1.
- FUNKE, W., 1968. Heimfindevermögen und Ortstreue bei *Patella* (L.).
Oecologia, Berlin, 2 : 19-142.
- GAFFNEY, P.M., 1980. On the number of *Patella* species in south west England.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 60 : 565-574.
- GRENON, J.F. & G. WALKER, 1978. The histology and histochemistry of the pedal glandular system of two limpets : *Patella* and *Acmea tessulata*.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 58 (4) : 803-816.
- GRENON, J.F. & G. WALKER, 1980. The biochemical and theological properties of the pedal mucus of the limpet *Patella vulgata*.
Comp. Biochem. Physiol., 66 (4) : 451-458.
- GRENON, J.F. & G. WALKER, 1981. The tenacity of the limpet *Patella vulgata* : an experimental approach.
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 54 (3) : 277-308.
- GRENON, J.F. & G. WALKER, 1982. Further fine structure of the "space" layer with underlies the foot sole epithelium of the limpet *Patella vulgata*.
J. Molluscan Studies, 48 (1) : 54-63.
- GUILLAUMONT, B. & D. HAMON, 1978. Etude de surveillance écologique du site de Paluel. 2e cycle.
Contrat EDF. Rapport CNEOX/COB/ELGMM.
- HARTNOLL, R.G. & J.R. WRIGHT, 1977. Foraging movements and homing in the limpet *Patella vulgata* (L.).
Animal behaviour, 25 (4) : 806-810.
- HARTNOLL, R.G. & S.J. HAWKINS, 1980. Monitoring rocky shore communities : a critical look at spatial and temporal variation.
Helgol. Meeres., 33 (1-4) : 484-494.
- HATTON, H., 1936. Observations sur l'habitat et sur la croissance de *Patella vulgata* (L.). Note préliminaire.
Bull. Labo. Marit. Dinard, 15 : 17-20.
- HATTON, H., 1938. Essais de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux.
Ann. Inst. Oceano., 17 : 241-348.
- HAWKINS, S.J., 1981. The influence of season and barnacles on the algal colonization of *Patella vulgata* exclusion areas.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 61 : 1-15.
- HAWKINS, S.J. & R.G. HARTNOLL, 1982. The influence of barnacle cover on the number, growth and behaviour of *Patella vulgata*, on a vertical pier.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 62 (4) : 855-867.

- HOULIHAN, D.F. & J.R.L. NEWTON, 1978. Respiration of *Patella vulgata* on the shore.
12th European Symposium on Marine Biology, Stirling, Scotland, Pergamon Press : 39-46.
- HOULIHAN, D.F. & D. ALLAN, 1982. Oxygen consumption of some antarctic and british gastropods, an evaluation of cold adaptation.
Comp. Biochem. Physiol., B 73 (3) : 383-387.
- HOWARD, A.G. & G. NICKLESS, 1977. Heavy metal complexation in polluted molluscs. 1) Limpets *Patella vulgata* and *P. intermedia*.
- IBANEZ, M. & B. VILLAR, 1981. Seasonal cycle of macrophyte in the upper middle shore zone of the Guipuzcoa coast.
Ecologia Aquatica, n° 5 : 75-78.
- JONES, A.M., Y.M. JONES & J.M. BAXTER, 1979. Seasonal and annual variations in the allometric relationship of shell and soft body characters of *Patella vulgata*.
13th European Marine Biology Symposium, Port Erin, Isle of Man, 27 sept. - 04 oct. 1978, Pergamon Press, Oxford : 199-206.
- JONES, H.D., 1970. Hydrostatic pressures within the heart and pericardium of *Patella vulgata*.
Comp. Biochem. Physiol., 34 (2) : 263-272.
- JONES, H.D. & E.R. TRUEMAN, 1970. Locomotion of the limpet *Patella vulgata*.
J. Exp. Biol., 52 (1) : 201-216.
- JONES, N.S., 1948. Observations and experiments on the biology of *Patella vulgata* at Port St Mary, Isle of Man.
Proc. Trans. Li. Biol. Soc., 56 : 60-77.
- KOUMANS-GOEDBLOED, A., 1965. L'influence du broutage des patelles sur le peuplement algal.
Rev. Trav. St. Mar. Endoume, Bull. 39 (55) : 221-235.
- LEWIS, J.R., 1976. Long term ecological surveillance : practical realities in the rocky littoral.
Oceano. Mar. Biol. Ann. Rev., 14 : 371-390.
- LEWIS, J.R. & R.S. BOWMAN, 1975. Local habitat induced variations in the population dynamics of *Patella vulgata* (L.).
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Vol. 17 : 165-203.
- LOBEL, P.B., P. MOGIE & D.A. WRIGHT, 1982. Metal accumulation in four molluscs.
Mar. Poll. Bull., 13 (5) : 170-174.
- MARTOJA, M., 1965. Données relatives à l'organe juxtaganglionnaire des prosobranches diotocardes.
C.R. Acad. Sci., Vol. 261, n° 16 : 3195-96.
- MIYARES, P. & R. ANADON, 1981. Minimal area in animal assemblages of the high intertidal levels : an example in *Patella* sp. populations.
Oecologie Aquatica, n° 5 : 185-193.

- MOORE, M.B., 1934. The relation shell-growth to environment in *Patella vulgata*.
Proc. Malacol. Soc., London, 21 : 277-288.
- MYERS, A.A., T. SOUTHGATE & T.F. CROSS, 1980. Distinguishing the effects of
oil pollution from natural cyclical phenomena of the biota of Bantry
Bay, Ireland.
Mar. Pol. Bull., 11 (7) : 204-207.
- NEWELL, R.C., 1979. Biology of intertidal animals.
Marine Ecological surveys, G.B. edit. : 781 p.
- NOEL-LAMBOT, F., J.M. BOUQUEGNEAU & A. DISTECHE, 1980. Some mechanisms pro-
moting or limiting bioaccumulation in marine organisms.
ICES-CM-1980/E, n° 39 : 26 p.
- NOEL-LAMBOT, F., J.M. BOUQUEGNEAU & F. FRANKENNE, 1978. Le rôle des metallo-
thioneines dans le stockage des métaux lourds chez les animaux marins.
Inst. Rev. Oceano. Med. : 13-20.
- NOEL-LAMBOT, F., J.M. BOUQUEGNEAU, F. FRANKENNE & A. DISTECHE, 1980. Cadmium,
zinc and copper accumulation in limpet (*Patella vulgata*) from the
British Channel with special reference to metallothioneins.
Marine Ecology Progress, serie 2 (1) : 81-89.
- NORRIS, A., 1981. Notes on Yorkshire mollusca. III : *Patella intermedia*, its
status in Yorkshire.
Naturalist, Vol. 106, n° 956 : 40 p.
- NORTON, M.G., F.L. FRANKLIN & R.A.A. BLACKMAN, 1978. Toxicity testing in the
United Kingdom from the evaluation of oil stick dispersants.
Spec. Techn. Publ. Am. Soc. Testing and Material, n° 659 : 18-34.
- NUWAYHID, M.A., P.S. DAVIES & H.Y. ELDER, 1978. Gill structure in the common
limpet *Patella vulgata*.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 58 (4) : 817-823.
- NUWAYHID, M.A., P.S. DAVIES & H.Y. ELDER, 1980. Changes in the ultrastructure
of the gill epithelium of *Patella vulgata* after exposure to north
sea crude oil and dispersant.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 60 (2) : 439-448.
- ORTON, J.H., 1928. Observation on *Patella vulgata*. Part 1 : Sex phenomena,
breeding and shell-growth.
J. M. B. A., 15 (3) : 851-862.
- ORTON, J.H., 1928. Observation on *Patella vulgata*. Part 2 : Rate of growth
of shell.
J. M. B. A., 15 (3) : 863-874.
- ORTON, J.H., 1929. Observation on *Patella vulgata*. Part 3 : Habitat and habits.
J. M. B. A., 16 (1) : 277-288.
- ORTON, J.H. & A.J. SOUTHWARD, 1961. Studies on the biology of limpets. IV. The
breeding of *Patella depressa* (P.) on the north cornish coast.
J. M. B. Ass. U.K., 41 (3) : 653-662.
- ORTON, J.H., A.J. SOUTHWARD & J.M. DODD, 1956. Studies on the biology of lim-
pets. II. The breeding of *Patella vulgata* in Britain.
J. M. B. Ass. U.K., 35 : 149-176.

- PARRY, G.D., 1982. Reproductive effort in four species of intertidal limpets. *Marine Biology*, 67 (3) : 267-282.
- PARRY, G.D., 1982. The evolution of the life histories of four species of intertidal limpets. *Ecol. Monogr.*, 52 (1) : 65-91.
- PUNT, A., 1968. Some remarks on ecological problems in *Patella vulgata*. *Beaufortia*, 15 (204) : 169-173.
- PURCHON, R.D., 1968. Biology of mollusca. International series of monographs in pure and applied biology. *Zoology*, Vol. 57, Pergamon Press, Oxford : 560 p.
- REES, G., 1934. Cercaria patellae (Lebour, 1911) and its effects on the digestive gland and gonads of *Patella vulgata*. *Proc. Roy. Soc., London*, 104 : 45-53.
- RUNHAM, N.W. & P.R. THORNTON, 1967. Mechanical wear of the gastropod radula. A scanning electromicroscope study. *Journal of Zoology*, 153 (4) : 445-452.
- RUSSEL, E.S., 1909. The growth of the shell of *Patella vulgata*. *Proc. Roy. Soc., London*, 1 : 235-253.
- SALVAT, F., 1967. Addition aux patelles du bassin d'Arcachon. *Bull. Mus. Hist. Nat.*, 39 (3) : 583-587.
- SELLA, G., 1976. Biometrical analysis of mesolittoral and infralittoral populations of *Patella coerulea* and *P. aspera*. *Archivo di Oceanog. e Limno*, 18 (sup. 3) : 543-544.
- SELLA, G., 1976. Biometrical relationships between mesolittoral and infralittoral *Patella* populations in the Mediterranean. *Publ. St. Zool., Napoli*, 40 (1) : 123-132.
- SMITH, F.G.W., 1935. The development of *Patella vulgata*. *Phil. Trans. B.*, 225 (520) : 95-125.
- SNAITH, S.M., G.A. LEVVY & A.J. HAY, 1970. Purification and properties of a A-D-Mannosidase from the limpet *Patella vulgata*. *Biochemical Journal*, 117 (1) : 129-137.
- SOUTHWARD, A.J., 1979. Cycling fluctuations in population density during eleven years recolonisation of rocky shores in west Cornwall, following the Torrey Canyon oil spill in 1967. 13th European Marine Biology Symposium, Port Erin, Isle of Man, 27 sept. - 04 oct. 1978, Pergamon Press, Oxford, England : 85-92.
- SOUTHWARD, A.J. & J.M. DODD, 1956. Studies on the biology of limpets. Part 1 : The late J.H. Orton's work on *Patella*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, Vol. 35 : 10-12.
- SOUTHWARD, A.J. & J.H. ORTON, 1954. The effects of wave action on the distribution and numbers of the commoner plants and animals living on the Plymouth breakwaters. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, Vol. 33 : 1-19.

- THOMPSON, G.B., 1979. Distribution and population dynamics of the limpets *Patella aspera* (L.) in Bantry Bay.
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 40 : 115-135.
- THOMPSON, G.B., 1980. Distribution and population dynamics of the limpet *Patella vulgata* in Bantry Bay.
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 45 (2-3) : 173-217.
- VADER, W., 1975. Range extension of *Patella vulgata* (mollusca prosobranchia) on the island of Skjerv Nonoy, Northern Norway between 1933 and 1973.
Astarte, Vol. 8, n° 1 : 49-51.
- VAN DEN BIGGELAAR, J.A.M., 1977. Development of dorsoventral polarity and mesentoblast determination in *Patella vulgata*.
Journal of Morphology, 154 (1) : 157-186.
- VAN DEN BIGGELAAR, J.A.M. & P. GUERRIER, 1979. Dorsoventral polarity and mesentoblast determination as concomitant results of cellular interactions in the mollusc *Patella vulgata*.
Develop. Biol., 68 (2) : 462-471.
- VINCENT, J.F.V., 1980. The hardness of tooth of *Patella vulgata* (L.). Radula a reappraisal.
J. Mollusc. Stud., 46 (1) : 129-133.
- WILKINS, N.P., 1977. Genetic variability in littoral gastropods : phosphoglucose isomerase and phosphoglucosylase in *Patella vulgata* and *P. aspera*.
Marine Biology, 40 (2) : 151-155.
- WOOD, P.C., 1979. Public health aspect of shellfish from polluted waters. Biological indicators of water quality 12-15.09.1978 Newcastle, John Wiley & Sons editors, New York, 1979 : 1-18.
- WOOLMINGTON, A.D., 1983. P.H. and P.O. sub (2) levels beneath marine macrofouling organisms.
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 66 (2) : 113-124.
- WORKMAN, C., 1983. Comparaison of energy partitioning in contrasting age structured populations of the limpet *Patella vulgata*.
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 68 (1) : 81-103.
- WRIGHT, J.R. & G. HARTNOLL, 1981. An energy budget for a population of the limpet *Patella vulgata*.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 61 : 627-646.

NUCULA NUCLEUS

I. SYSTEMATIQUE - MORPHOLOGIE.

La systématique des bivalves, basée sur les structures branchiales (Grassé, 1960), divise cet embranchement en 4 ordres :

- Protobranches
- Filibranches
- Eulamellibranches
- Septibranches.

Ordre des Protobranches (Woodward, 1892) :

Il regroupe des espèces dont les branchies ont des filaments simples, non réfléchis, en contact par des bases ciliées. La charnière est du type taxodonte (fig. 2) c'est-à-dire d'un type également primitif tout comme le système nerveux. On note la présence de palpes labiaux permettant la capture directe de la nourriture.

Il est divisé en 4 familles :

- Nuculidae (Gray, 1824)
- Nuculanidae (H. et A. Adams, 1858)
- Malletiidae (H. et A. Adams, 1858)
- Solemyidae (Gray, 1840) = Solenomyidae.

(La famille de Malletiidae, non représentée sur nos côtes, est parfois intégrée au Nuculanidae du fait de son anatomie comparable).

Famille des Nuculidae (Gray, 1824) décrite ainsi par Grassé :

"Coquille équivalve, trigone ou ovale inéquilatérale à côté postérieur court et sommets opistogyres. Charnière taxodonte coudée sur chaque valve de part et d'autre d'un résilifer sous-umbonal supportant la couche interne du ligament qui est alivinculaire à couche externe développée surtout en avant des umbos. Ligne palléale simple. Manteau largement ouvert. Pied puissant apte à provoquer l'enfouissement et l'ancrage dans le substratum. Adducteurs grands et égaux. Glande hypobranchiale sur la paroi de la cavité supra-branchiale. Palpes labiaux très grands à longs appendices. Ctenidies à filaments simples, divisant la cavité palléale en une vaste chambre inhalante antérieure, et petite chambre exhalante postérieure. Courant inhalant dû aux cils latéraux. Pas de siphons."

Un seul genre en Europe, le genre *Nucula* (Lamarck).

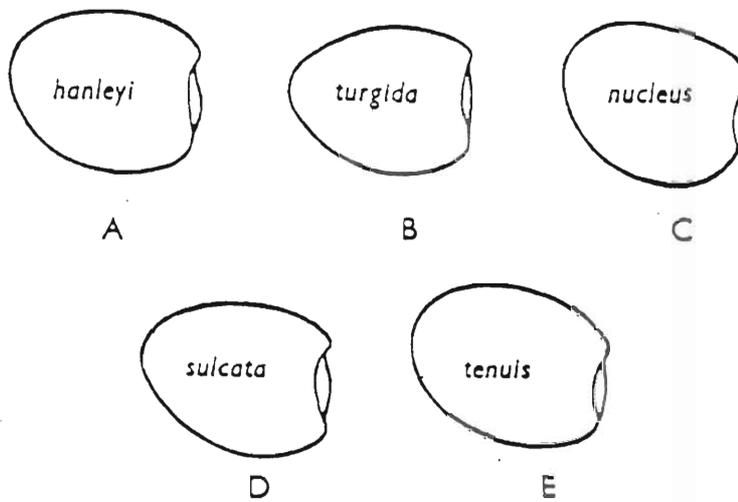


FIG. 1 Outlines of the left valves of five species of *Nucula*, (a) *N. hanleyi* from Budleigh Salterton, Devon, real length $\frac{1}{2}$ " (1.59 cms.), (b) *N. turgida* from Cornwall, real length $\frac{1}{16}$ " (0.79 cms.), (c) *N. nucleus* from Loch Fyne, Argyllshire, real length $\frac{1}{12}$ " (1.11 cms.), (d) *N. sulcata* from Oban, Argyllshire, real length $\frac{1}{2}$ " (1.59 cms.), (e) *N. tenuis* from the coast of Co. Durham, real length, $\frac{1}{4}$ " (0.95 cms.).

TEEBLE 1966

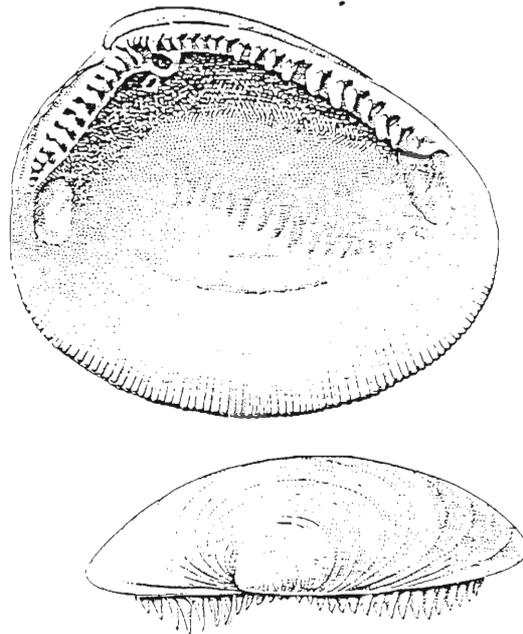


FIG. 2 — *Nucula nucleus* L., charniere taxodonte.

GRASSE 1960

Teeble (1966), dans son excellent guide, propose une clé de détermination pour les 5 espèces européennes (fig. 1) :

- bord de la coquille lisse : *N. tenuis*.

- bord de la coquille crénelée :

* lunule à ondulations irrégulières larges et transversales, périostracum mat, surface finement quadrillée : *N. sulcata*.

* lunule sans ondulation transverse :

⊕ périostracum mat ou peu brillant. Quand la ligne postérieure est verticale, la ligne antérieure dorsale est courbée au-dessus de l'horizontale. Périostracum brillant, mais pas spécialement. Stries brun rouge ou gris brun allant de l'umbo au rebord : *N. hanleyi*.

⊕ périostracum mat, sans stries radiales : *N. nucleus*.

⊕ périostracum très brillant. Quand la ligne postérieure est verticale, la ligne antérieure dorsale est courbée au-dessous de l'horizontale : *N. turgida*.

Caractères primitifs des Nuculidés (Younge, 1939) :

"Les Nuculidés montrent plus de caractères primitifs que toute autre famille vivante des Lamellibranches. En plus des caractères de la coquille..., il faut noter la cavité palléale ouverte, les ctenidies primitives, le courant antérieur inhalant, le mécanisme alimentaire et l'intestin, le pied, ainsi que les habitudes qui s'apparentent le plus à celles des Lamellibranches primitifs".

La charnière formée de nombreuses petites dents alternées, est dite taxodonte (fig. 2). "Les nucules, les arches, les glycymeris, et d'autres formes considérées comme primitives, présentent cette disposition" (Grassé, 1960).

II. DISTRIBUTION.

Répartition géographique :

Cette espèce présente une large distribution géographique, de la Mer de Norvège au Cap de Bonne Espérance, ainsi qu'en Méditerranée. (Teeble, 1966 ; Trevaillon, 1965).

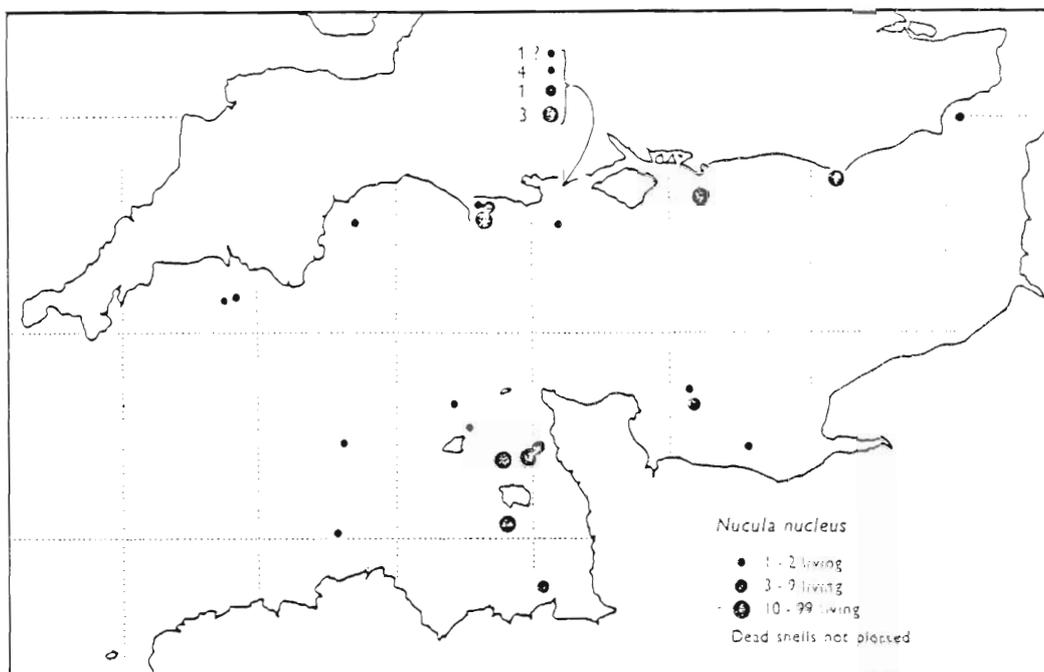
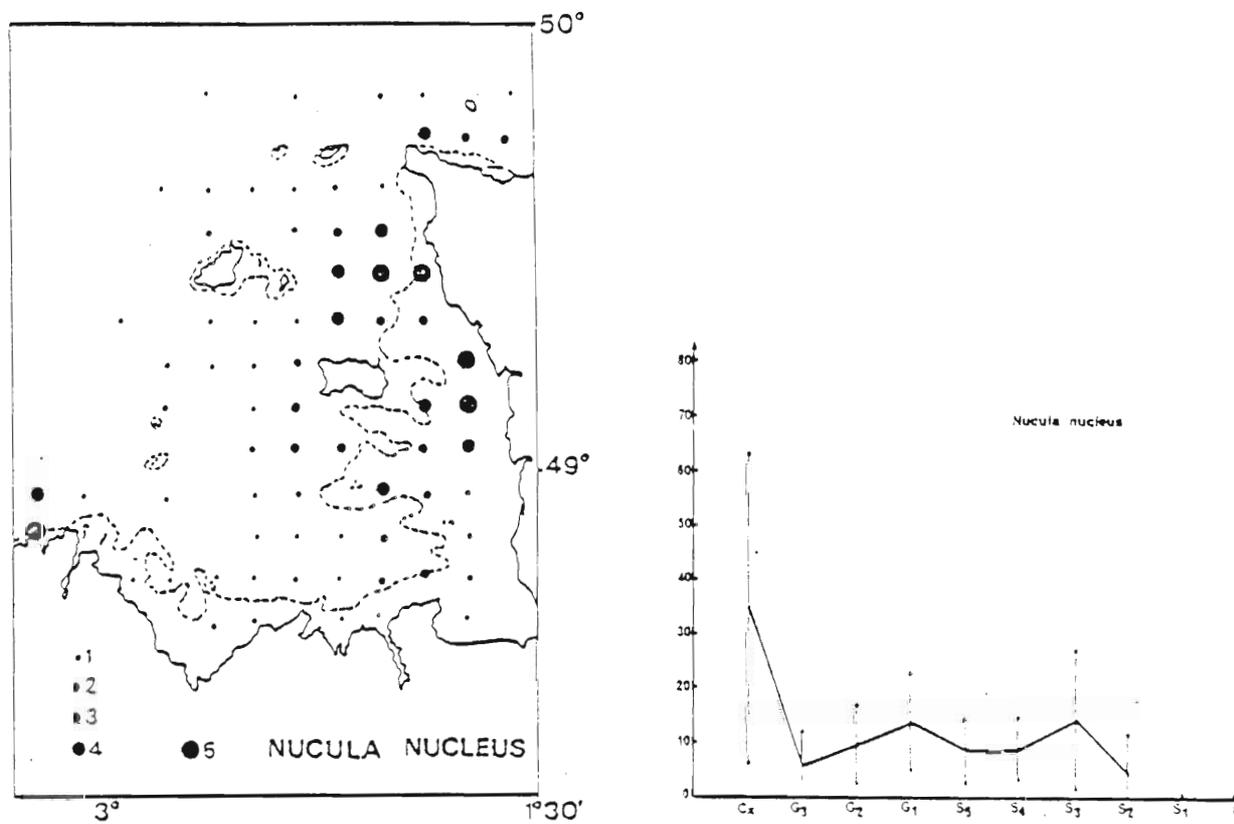


Fig 3 : Distribution en Manche (HOLME 1966)



nombre moyen d'individus par coup de drague et unité de carroyage. 1 : 2 à 5 individus ; 2 : 6 à 13 ; 3 : 15 à 50 ; 4 : 51 à 100 ; 5 : plus de 100.

Fig 4 : Abondance et preferendum granulométrique de *Nucula nucleus* dans le golfe normano-breton (RETIERE 1979)

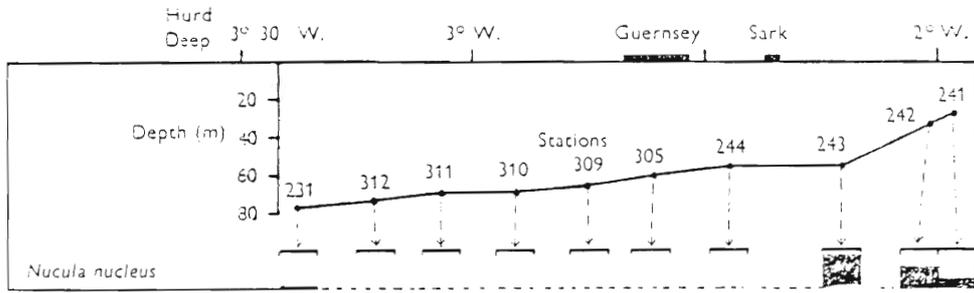
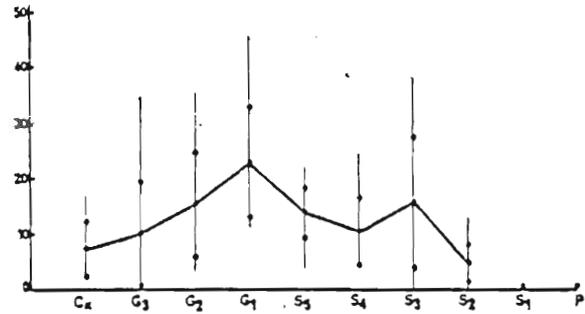
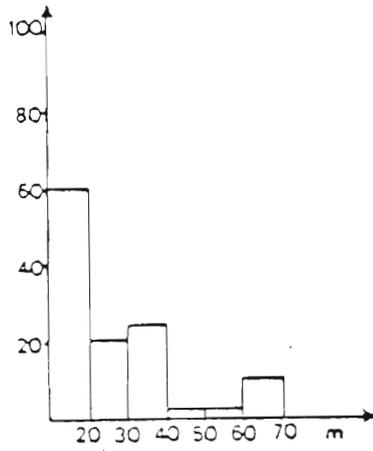


Fig 5 : Abondance relative et bathymétrie le long d'une radiale est-ouest (HOLME 1966)



b) polygone de distribution de fréquence des classes granulométriques des sédiments à *Nucula nucleus* en bordure du Cotentin.

Fig 6 :

a) Distribution bathymétrique (RETIERE 1979)

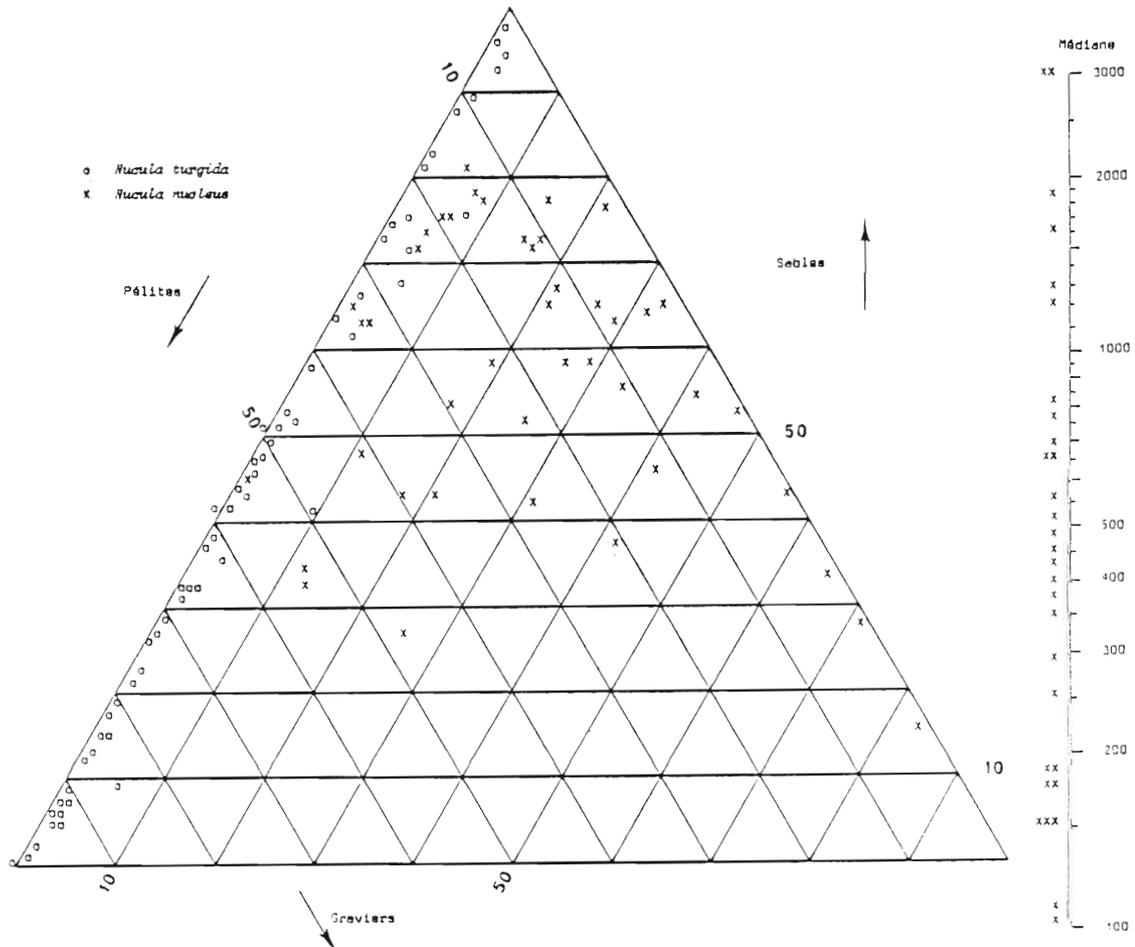


Fig 7 : Répartition granulométrique de *Nucula nucleus* (GLEMAREC 1969)

Sur nos côtes, *Nucula nucleus* est distribuée sur l'ensemble du littoral et certains auteurs ont donné des cartes de distribution (Rétière, 1979 ; Holme, 1966) (fig. 3 et 4). Il semble qu'en Manche, cette espèce soit présente essentiellement dans la partie ouest et qu'elle atteint ses densités les plus importantes dans le golfe normano-breton (Cabioch, 1968 ; Holme, 1966 ; Retière, 1979). C'est donc une espèce sarnienne d'après la terminologie de Holme.

Répartition bathymétrique :

Cette espèce semble avoir une répartition bathymétrique limitée au domaine infralittoral et circalittoral côtier. Allen (1954) la rencontre jusqu'à 110 m, Trevaillon (1965) 180 m, et Breum (1970) jusqu'à 200 m.

Sa densité maxima semble toutefois être rencontrée aux alentours de 30 mètres (Cabioch, 1968 ; Retière, 1979 ; Trevaillon, 1965 ; Allen, 1954) (fig. 5 et 6).

Répartition selon le substrat :

Nucula nucleus est une espèce mixticole (Glemarec, 1966). Sa place au milieu du diagramme triangulaire (fig. 7) signifie que la composition du sédiment est un mélange de vase, de sable et de gravier. Allen (1954) la trouve dans des gravelles envasées. Pour Younge (1939) il s'agit d'un fond de sable envasé mélangé à des gravelles ; à Southampton, Trévaillon la trouve dans des gravelles envasées, contenant une "grande proportion de particules supérieures à 1 mm de diamètre". Dans le golfe normano-breton, on la trouve dans les sédiments hétérogènes, sablo-graveleux, y compris les fonds de maërl et dans les fonds de cailloux à épibiose sessile (Retière, 1979) (fig. 4).

L'importante densité dans certains prélèvements fait de *Nucula nucleus* une espèce caractéristique des fonds mixtes. C'est ainsi que Glemarec (1969) parle d'une "communauté à *N. nucleus*" pour les fonds mixtes ainsi définie : *N. nucleus* + *Tapes aureus* en infralittoral, *N. nucleus* + *Venus ovata* dans le circalittoral côtier, et *N. nucleus* + *Pitar rudis* dans le circalittoral du large. Dans le golfe normano-breton, Retière (1979) définit dans le peuplement des sédiments grossiers sablo-graveleux, un faciès à "*Gibbula magus* - *Nucula nucleus*" situé le long du Cotentin (fig. 6b) et comprenant plusieurs "aspects" : "Si l'importance de la fraction caillouteuse est faible, et le niveau de turbidité des eaux sous-jacentes suffisamment élevé, des po-

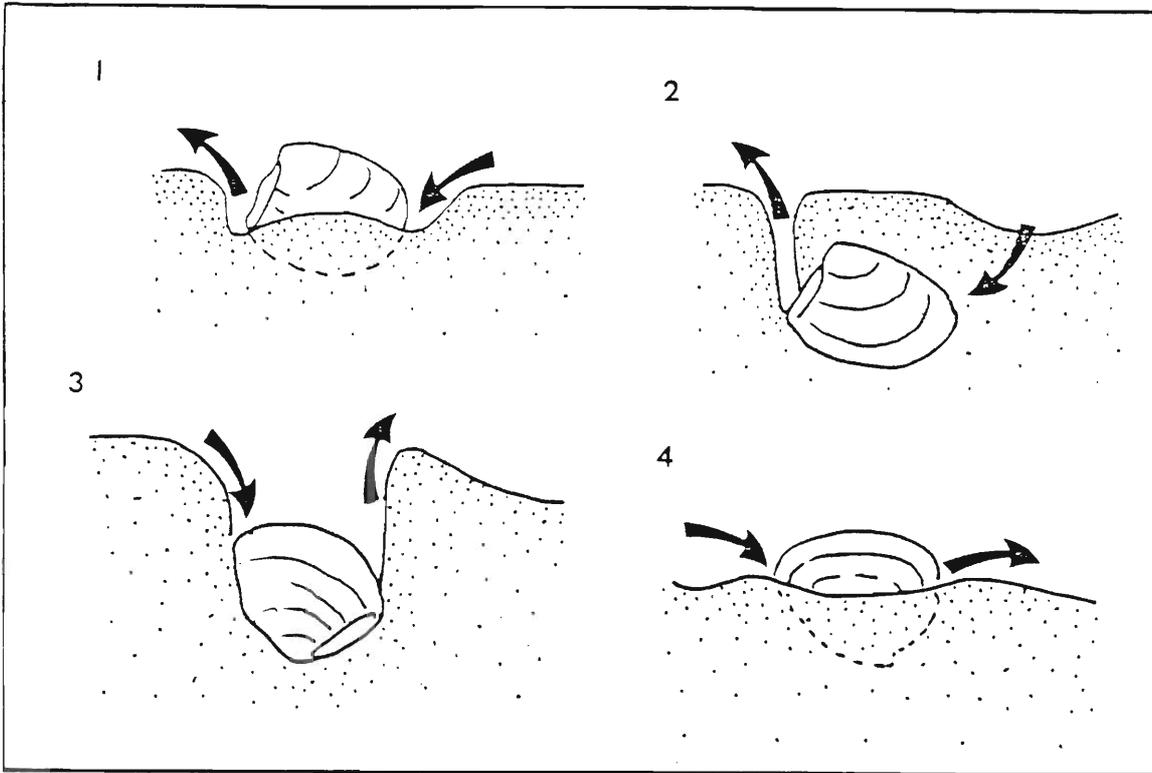
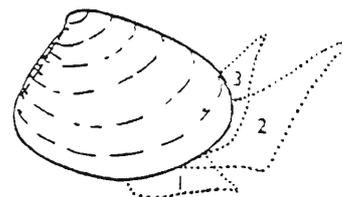
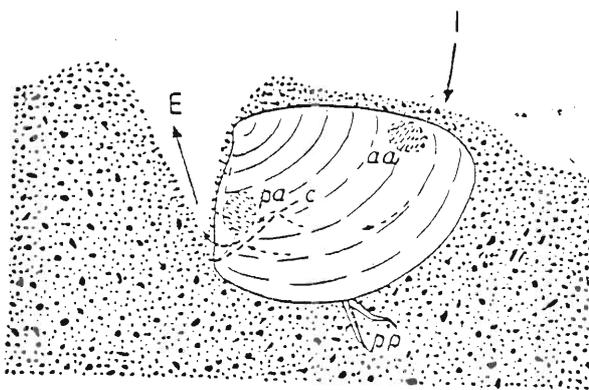


Fig 8 : Position in situ des Nucules selon le sédiment d'après TREVAILLON 1965 -
 Les flèches montrent la circulation d'eau -
 1 et 4 gravelles envasées, 2 et 3 vase sableuse - sable envasé -



Nucula nucleus, viewed from right side. $\times 3$. 1, 2, 3, successive stages in movements of foot.

FIG 9 *Nucula nucleus*, semi-diagrammatic representation of the animal *in situ* when feeding and respiring. $\times 4\frac{1}{2}$. *aa*, anterior adductor; *c*, ctenidia (represented by broken line); *E*, exhalant current; *I*, inhalant current; *pa*, posterior adductor; *pp*, palp proboscides. Broken arrows indicate currents within mantle cavity.

YONGE 1939

pulations denses de *Nucula nucleus* peuvent alors s'installer". C'est le cas du faciès situé devant Flamanville, où la proportion de cailloux est néanmoins importante du fait de l'hydrodynamisme.

Cet "aspect" à *Nucula nucleus* est un terme de transition avec le faciès des sédiments hétérogènes envasés et il a un caractère d'écotone (Retière, 1979). C'est donc un milieu bien individualisé.

Adaptation - Mobilité :

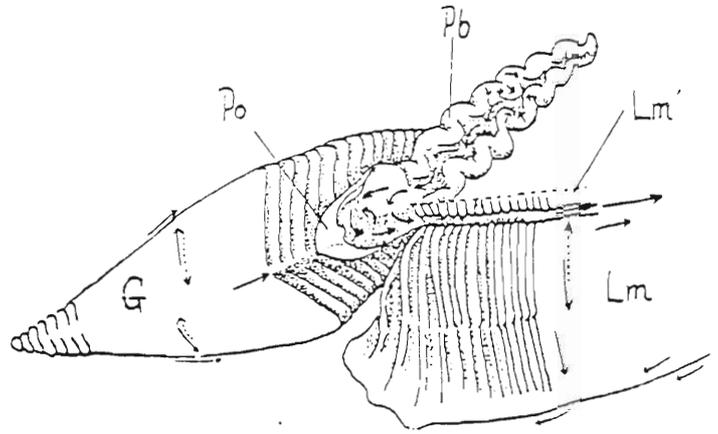
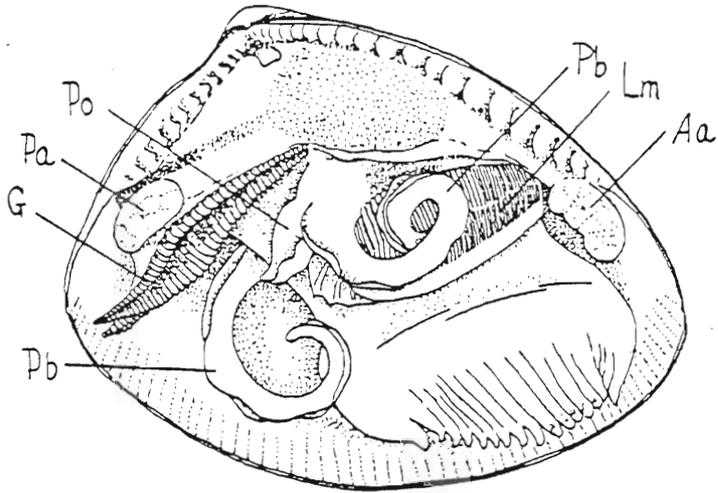
Le type de sédiment peut être considéré comme un facteur limitant : lorsqu'il est trop grossier, l'animal ne parvient pas à s'enfouir (fig. 8), quand il est trop fin (10 - 100 μ), il s'enfonce de manière incontrôlée à 2 - 3 cm sous la surface. Généralement l'animal se trouve enfoncé sous 1 mm de sédiment (Yonge, 1939) (fig. 9), le bord supéro-antérieur de la coquille étant parallèle à la surface. La porosité du sédiment évite la création d'un tube muqueux.

Allen (1954) met en relation la forme de la coquille avec l'habitat. Ainsi *Nucula nucleus* qui possède une coquille globuleuse, n'est pas adaptée au milieu vaseux, mais résiste bien à l'action abrasive des sédiments. Sa musculature est faible par rapport à d'autres bivalves, d'où un enfouissement lent et peu profond (Yonge, 1939). Cet enfouissement semble inhibé par l'action des vagues, l'animal restant en surface, tant que l'hydrodynamisme est important (Breum, 1970).

III. BIOLOGIE.

Nutrition :

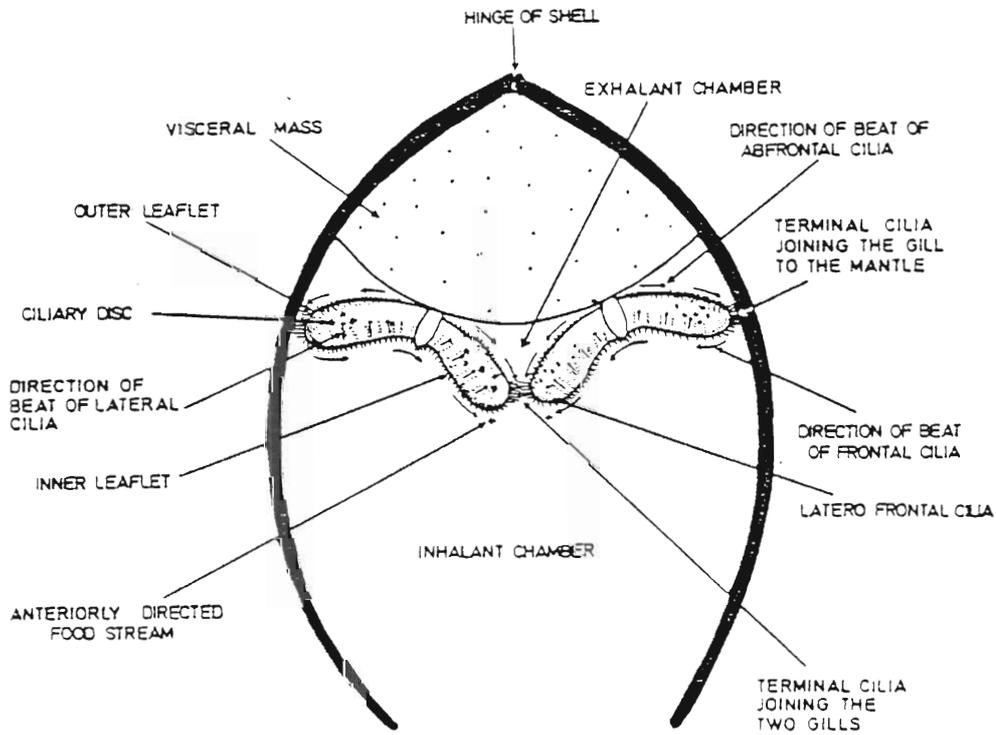
Comme la plupart des autres protobranches, *Nucula nucleus* ne présente pas de siphons. Accessoirement suspensivore, il recueille surtout les particules déposées, grâce à son proboscis (fig. 10) sorte de palpe très actif dans toutes les directions, devenant plus ou moins épais selon les besoins. En coupe, il présente la forme d'un V, et peut être plus long que la coquille d'1/3 environ (Hirasaka, 1927). Chez les nucules seules, existe un organe en forme de cuillère dont la fonction est de joindre le proboscis et les lamelles qui correspondent elles, aux palpes labiaux des autres bivalves. La nucule se nourrit généralement sous la surface (Yonge, 1939) (fig. 9). Par le mouvement des palpes, la nucule recueille des particules, les transporte



a—*Nucula nucleus*, alive; shell and mantle removed on right side. × 12. Aa.: Anterior adductor muscle. G.: Gill. Lm.: Palp-lamella. Pa.: Posterior adductor muscle. Pb.: Palp-proboscis. Po.: Palp-pouch.

b—Diagrammatic sketch of palp-feeding mechanism of *Nucula nucleus*, ventral view, showing direction of ciliary current on right side; outer right lamella almost removed (Lm'). Broken arrows show ciliary currents in deeper zone. G.: Gill. Lm.: Palp-lamella. Pb.: Palp-proboscis. Po.: Palp-pouch.

Fig 10 : Mécanisme d'alimentation chez *Nucula nucleus* - HIRASAKA (1927)



Diagrammatic transverse section through *Nucula* (Protobranchiata) showing the direction of the ciliary streams set up by the gills. (Modified from Atkins 1936.)

Fig 11

NEWELL 1970

par contraction musculaire jusqu'aux lamelles où elles sont triées. De là, les particules retenues sont convoyées jusqu'à la bouche par un mouvement ciliaire. Il n'y a pas de stylet cristallin dans l'estomac de la nucule, mais des contractions musculaires et une importante digestion enzymatique acide. Des travaux expérimentaux montrent que la nucule peut survivre en étant suspendue dans la masse d'eau, mais que cette alimentation particulière n'est qu'accidentelle.

Respiration

Chez les protobranches, les ctenidies assurent essentiellement le rôle de respiration. Les branchies sont de type primitif et composées de feuillets ciliés. Le courant respiratoire est conduit par des cils latéraux de chaque feuillet (fig. 11).

Système nerveux :

Le système nerveux des nucules réalise l'intermédiaire entre celui des gastéropodes et celui des lamellibranches (Grassé, 1960). Dès 1905, Vlès met en évidence des ganglions situés à la base des palpes près de la bouche, d'où le nom d'"organe ad-oral", et qu'il considère comme étant liés à un organe sensitif. Ces ganglions ont été depuis mis en évidence chez d'autres bivalves, et seraient plus des organes visuels, sorte d'yeux primitifs, que des organes olfactifs (Hirasaka, 1927 ; Grassé, 1960).

Sexualité :

Chez *Nucula nucleus* les sexes sont séparés. Le sex-ratio est de 1,1 dans le golfe normano-breton (Guillaumont, Hamon, 1979).

La gonade mâle est blanche, et la femelle jaunâtre. Trevaillon (1965) définit quatre stades d'évolution :

- stade 1 : sexe indéterminable, gonade vide.
- stade 2 : maturation.
- stade 3 : gonade mûre, elle occupe une grande part du volume paléal.
- stade 4 : gonade mûre mais partiellement vide.

Reproduction :

Dans le golfe normano-breton, la maturation des gonades (stade 2) débute en avril et ne s'accélère qu'au mois d'août (stade 3) avec les plus for-

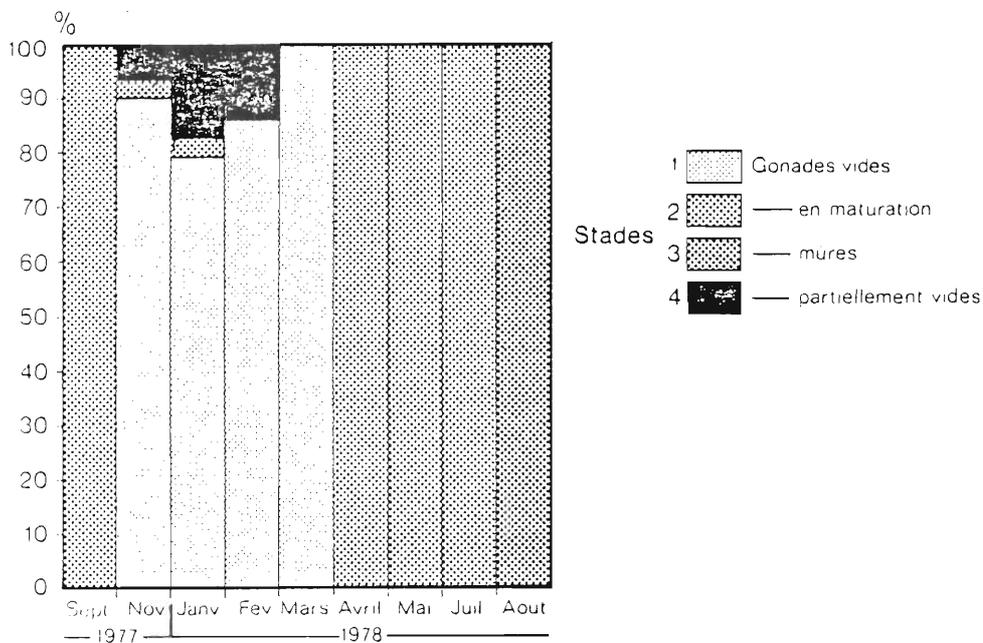


Figure 12 CHARDY, GUILLAUMONT, HAMON 1984
 Évolution du pourcentage des différents stades de maturité au cours d'un cycle annuel chez *Nucula nucleus*.

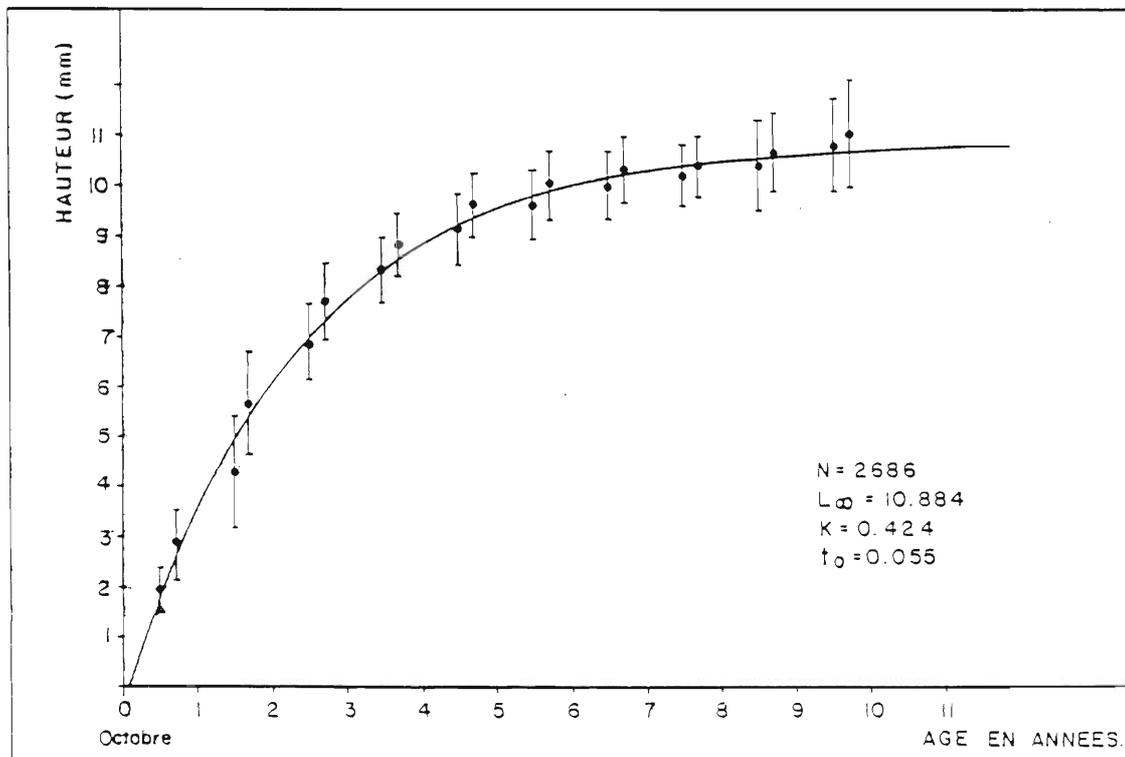


Fig 13 Croissance moyenne de la population de *Nucula nucleus* du cap de Flamanville. Chaque point indique la valeur centrale de la taille pour l'âge correspondant en abscisse. La dispersion est égale à plus ou moins l'écart-type.

tes températures. La ponte a lieu en septembre - octobre, mais pendant l'hiver on observe un petit pourcentage d'individus au stade 4 qui n'interviennent pas toutefois dans le recrutement Chardy, Guillaumont et Hamon 1984 (fig.12).

En Angleterre, Trevaillon (1965) observe que dans le SOLENT les individus sont vides au mois de novembre. Même observation chez Lebour (1938) à Plymouth.

Généralement les observations montrent une reproduction étalée : Allen (1954) émet l'hypothèse de deux périodes de reproduction par an dans le golfe de la Clyde en Angleterre, et Thorson (1946) observe des pontes à Plymouth du printemps à l'automne.

Les oeufs des nuculidés sont émis dans l'eau (Drew, 1901), sauf chez *Nucula delphinodonta* qui possède une chambre incubatrice pour 20 à 70 oeufs. Ces oeufs ont un diamètre de 100 à 200 μ (Trevaillon, 1965). Thorson précise 100 μ à Plymouth, 180 μ dans le Kattegat au Danemark.

La larve, différente de la véligère classique, est couverte de cils et prend une forme caractéristique en tonnelet (Lebour, 1938). La durée du stade pélagique est inconnue ; Thorson (1946) pense qu'elle est brève ou nulle. Trevaillon (1965) ne récoltant aucune larve en milieu pélagique, pense que celle-ci vit sur le fond.

Des coquilles semblables à celles des adultes apparaissent à de très petites tailles (Lebour, 1938) et la larve prodissoconque atteint 180 μ de long (Thorson, 1946), ce qui renforce chez ces auteurs l'idée d'absence ou de brièveté de la vie larvaire.

Croissance :

Allométrie :

Relation hauteur - longueur (Guillaumont, Hamon, 1976)

$$L = 0.934 H + 0.622 \quad R = 0.998$$

Relation hauteur - épaisseur

$$E = 1.045 H + 0.963 \quad R = 0.995$$

Relation taille - poids sec (Chardy & coll., 1984)

$$\text{Log } W = 1.52 \text{ log } H - 0.23 \quad W \text{ en mg, } H \text{ en mm.}$$

Mesure de la croissance :

- Lecture des stries :

Nucula nucleus présente, à la surface de la coquille, des stries qui ont été vérifiées comme étant des stries correspondant aux ralentissements hivernaux. Ce sont donc des stries annuelles (Guillaumont & Hamon, 1976), et le comptage de ces stries permet de connaître l'âge de chaque individu. Toutefois deux problèmes majeurs compliquent cette évaluation.

- * les stries sont très rapprochées après 3 et 4 ans et deviennent donc de moins en moins lisibles avec l'âge.
- * l'interprétation donnée au premier anneau varie suivant les auteurs, suivant que la croissance proposée est lente avec le premier anneau à l'âge de 1.5 an (Mortimer, 1962 in Trevaillon, 1965) ou que la croissance juvénile est rapide, le premier anneau étant marqué à 6 mois (Rachor, 1976). De plus, la première strie s'effacerait au bout de 2 à 3 ans (Hily, 1976).

- Lecture des histogrammes de tailles :

Si la lecture des histogrammes de tailles est relativement facile pour les individus de 2 à 3 ans, le télescopage des cohortes suivantes rend impossible leur séparation par une analyse modale.

Dans une récente publication, Chardy, Guillaumont & Hamon (1984) réalisent la synthèse des deux méthodes en les superposant, et en choisissant une marque de première strie à 6 mois, donc une croissance rapide du stade juvénile.

L'ajustement par la méthode de von Bertalanffy, de la courbe de croissance théorique (fig. 13) donne :

$$L_t = 10.884 (1 - e^{-0.424 (t - 0.055)})$$

L_t = hauteur de l'individu en mm, à l'instant t (années).

L'accroissement moyen serait de 0.5 mm par an environ (Trevaillon, 1965). Dans les Perthuis Charentais, Hily (1976) propose une longueur infinie théorique de 13.1 mm, c'est-à-dire légèrement supérieure à celle trouvée en Manche. Il constate que la moitié de la taille est atteinte en 2 ans.

Longévité :

Elle est de 10 ans environ (Chardy et coll., 1984 ; Hily, 1976).
L'âge maximum proposé l'est par Allen (1954) avec 13 ans.

Dynamique de la population :

Peu d'études sont consacrées à la dynamique des populations de *Mu-
cula nucleus* ; la dernière en date (Chardy & coll., 1984) faisant le point
sur une population du golfe normano-breton et sur les divers travaux réali-
sés sur ce sujet:

Mortalité :

Exprimée avec l'hypothèse d'une mortalité constante, elle est du
type $N_t = N_0 e^{-Zt}$ où Z est défini comme le coefficient instantané de mor-
talité et N_0 la densité au recrutement.

Ici la fonction est $N_t = 332 e^{-0.55 t}$

Production - Biomasse :

Avec des densités moyennes de $1612 / m^2$, la population de Flamanville
est une des plus riches. La biomasse est en moyenne de $16.6 g / m^2$ en poids
sec décalcifié.

La production annuelle de l'ensemble de la population est évaluée
à $9.3 g$ de matière sèche décalcifiée.

Le rapport $\frac{P}{B}$ égal à 0.56 est très proche des valeurs trouvées par
Hily (1976) de 0.44 (P/B de transfert) et de 0.40 (P/B accumulée).

Pour un seuil de risque de 5% , l'intervalle de confiance du rap-
port P/B va de 0.49 à 0.62 . Cette mesure relativement faible par rapport à
d'autres bivalves est caractéristique d'individus à vie longue et à crois-
sance lente.

Prédation - Parasitisme :

Nucula nucleus est, de par son maintien fréquent à la surface du sédiment, une proie facile pour *Natica alderi* et *Ocenebra erinacea* notamment (Newell, 1970).

Des travaux récents (Koie, 1980) ont montré que *Nucula nucleus* était parasitée par les sporocystes du trématode *Steringotrema pagelli*. Cet auteur souligne que les cercaires sont avalées par les soles et les limandes en même temps que les nucules, et sont les hôtes où s'achève le cycle du trématode.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN, J.A., 1954. A comparative study of the British species of *Nucula* and *Nuculana*.
J. Mar. Biol. Ass. U.K., 33 (2), 457-472.
- BREUM, O., 1970. Stimulation of burrowing activity by wave action in some marine bivalves.
Ophelia, 8, 197-207.
- CABIOCH, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale.
Cahiers de Biologie Marine, T. 9, n° 5, p. 493-711.
- CHARDY, P., B. GUILLAUMONT & D. HAMON, 1984. Etude dynamique de la population de *Nucula nucleus* (bivalve, protobranch) du cap de Flamanville (Manche).
Oceanologica acta, vol. 7, n° 1, p. 103-112.
- DREW, G.A., 1901. The life history of *Nucula delphinodonta* (Mighels).
Quart. Journ. Micr. Sci. N.S., 44, p. 313-391.
- GLEMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental nord gascogne.
Thèse, Paris, 167 p.
- GRASSE, P.P., 1960. Traité de zoologie. Anatomie, systématique, biologie.
Tome V, 2220 p. MASSON éditeur.
- GUILLAUMONT B., HAMON D., 1979. Chap. III Benthos in : Etude écologique de projet - Site de Flamanville 2e cycle -
Rapport CNEEXO/ELGMM - Brest - 422 - 447 p.
- HILY, C., 1976. Ecologie benthique des perthuis charentais.
Thèse 3e cycle, Brest, 236 p.
- HIRASAKA, K., 1927. Notes on *Nucula*.
J. mar. biol. Ass. U.K., 14, 629-645.
- HOLME, N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel. Part II.
J. mar. biol. Ass. U.K., 46, p. 401-493.
- KOIE, M., 1980. Morphology and life history of *Steringotrema pagelli* (Odhner, 1911) and *Feliodistomum fellis* (Nicoll, 1909). Trematoda. Feliodistomidae.
- LEBOUR, M.V., 1938. Notes on the breeding of some lamellibranchs from Plymouth and their larvae.
J. mar. biol. Ass. U.K., 23, 119-144.
- NEWELL, R.C., 1970. Biology of intertidal animals.
Marine Ecological Surveys LTD, 781 p.
- RACHOR, E., 1976. Structure, dynamics, productivity of a population of *Nucula nitidosa* (bivalvia, protobranchiata) in the German Bight.
Ber. Deut. Wiss. Kom. Meeres. 24 (4), 296-331.

- RETIERE, C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton.
Thèse Fac. Sci. Rennes, 370 p.
- TEEBLE, N., 1966. British bivalve seashells. Handbook for identification.
British Museum of Natural History, London.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish Marine bottom invertebrates, with special references to the planktonic larvae in the sound.
Med. Dan. Fisk. og Havunders. Ser. Plankton 4 (1), 523 p.
- TREVAILLON, A.G., 1965. A study of certain protobranch bivalve molluscs and an investigation on detritus.
Thesis PHD, Southampton, 211 p.
- VLES, F., 1905. Sur un nouvel organe sensitif de *Nucula nucleus* (L.).
Bull. Soc. Zool., France, vol. 30, p. 88-90.
- YONGE, C.M., 1939. The protobranchiate mollusca : a functional interpretation of their structure and evolution.
Phil. Trans. R. Soc., London, ser. B, 230, p. 79-147.

GLYCYMERIS GLYCYMERIS

I. SYSTEMATIQUE.

La systématique des mollusques bivalves étant sujette à discussion, nous retiendrons celle donnée par Grassé (1960).

Embranchement des mollusques. Classe des Lamellibranches.

Ordre des Filibranches :

Branchies formées chacune de 2 lames comportant des filaments réfléchis à jonction ciliaire conjonctive ou parfois vasculaire. Manteau ouvert où à une suture palléale. Adducteur antérieur, souvent réduit ou absent. Charnière surtout de type taxodonte. Pas de sinus palléal.

Superfamille des Arcoïdea (Bronn, 1824) :

Coquille non nacrée, presque toujours équivalve. Manteau ouvert. Lames branchiales en deux rangées semblables. Palpes labiaux sans appendices. Animaux souvent fixés par un byssus.

Elle regroupe la famille des Arcidae (*Arca*), des Cucullaeidae (*Cucullaea*), des Limopsidae (*Limopsis*) et celle des Glycymeridae.

Famille des Glycymeridae (Newton, 1922) :

Valves closes équilatérales égales, circulaires ou subtriangulaires. Impression des adducteurs égale, ligne palléale sans sinus. Umbos en général orthogyres parfois opistogyres, rarement prosogyres, centraux ou légèrement postérieurs. Ligament externe un peu enfoncé amphidète ou prosodète, constitué de plusieurs parties en chevrons superposés (type duplivinculaire). Charnière arquée, dents centrales absentes ou petites et alors transverses. Dents latérales grandes, obliques ou parallèles à la charnière. Bord interne des valves presque toujours crénelé. Extérieur généralement à côtes radiales, intérieur porcelané. Pas de byssus. Coeur traversé par le rectum. Bord du manteau à yeux composés. Pas de siphons.

Genre : *Glycymeris* (da Costa).

Synonymie :

- *Glycymeris glycymeris* (Linné)
- *Glycymeris orbicularis* (da Costa)
- *Pectunculus pectunculus* (Linné)
- *Pectunculus glycymeris* (Lamarck).

Une variété "pilosus" est mentionnée par Glemarec (1969) comme étant celle qui est présente uniquement dans les sédiments fins.

Nom vulgaire : Amande de mer, en anglais : Dog-cockle.

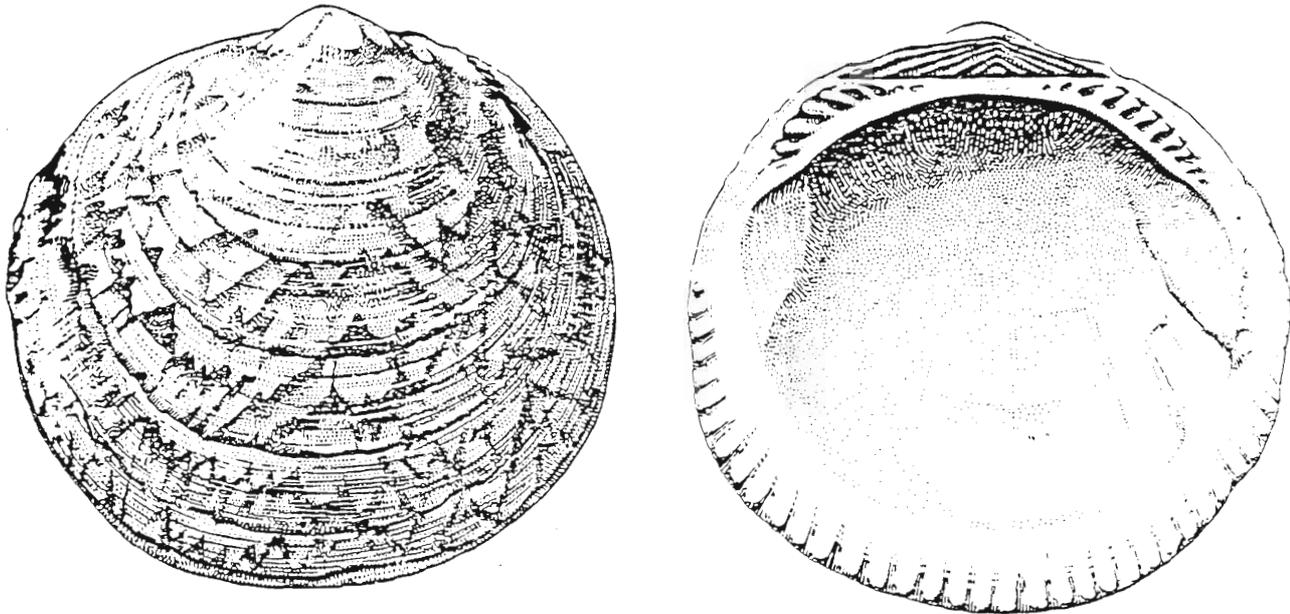
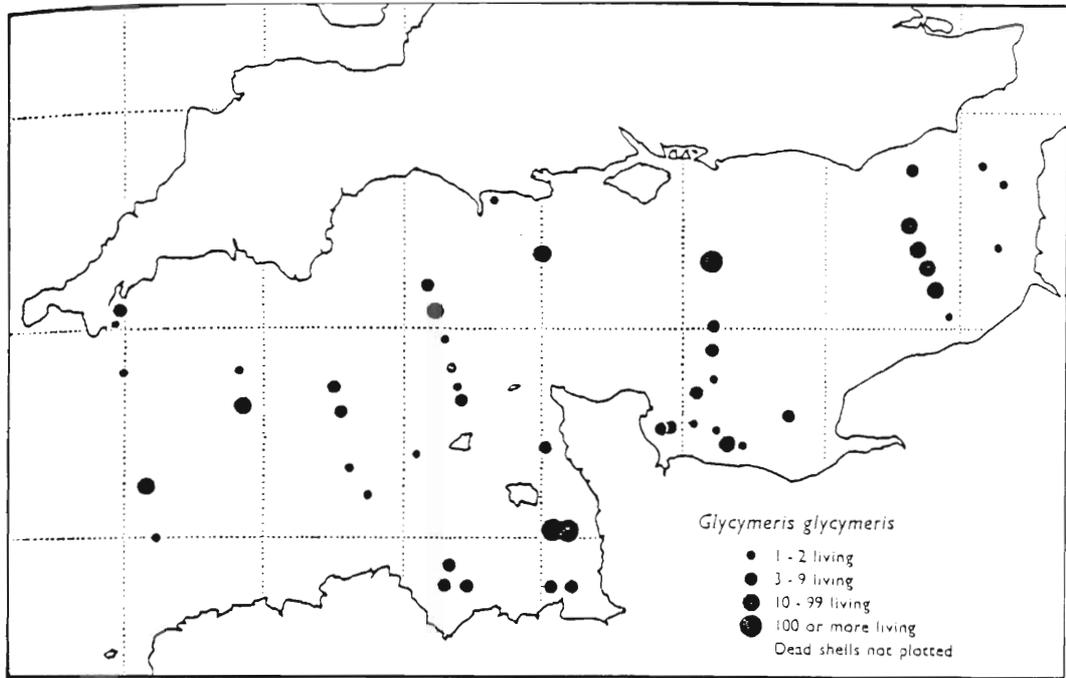


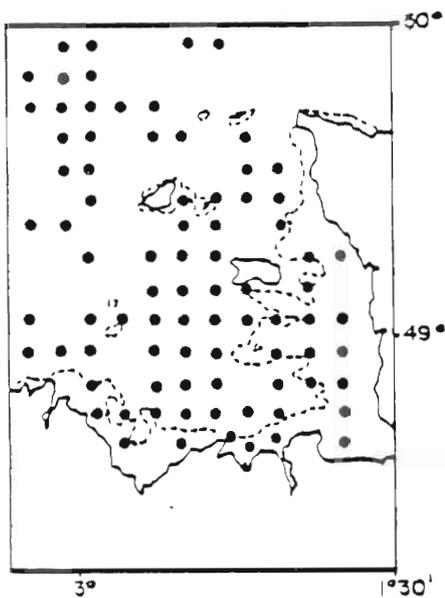
Fig. 1 : *Glycymeris glycymeris* in Grassé (1960).

Autres espèces présentes sur les côtes françaises :

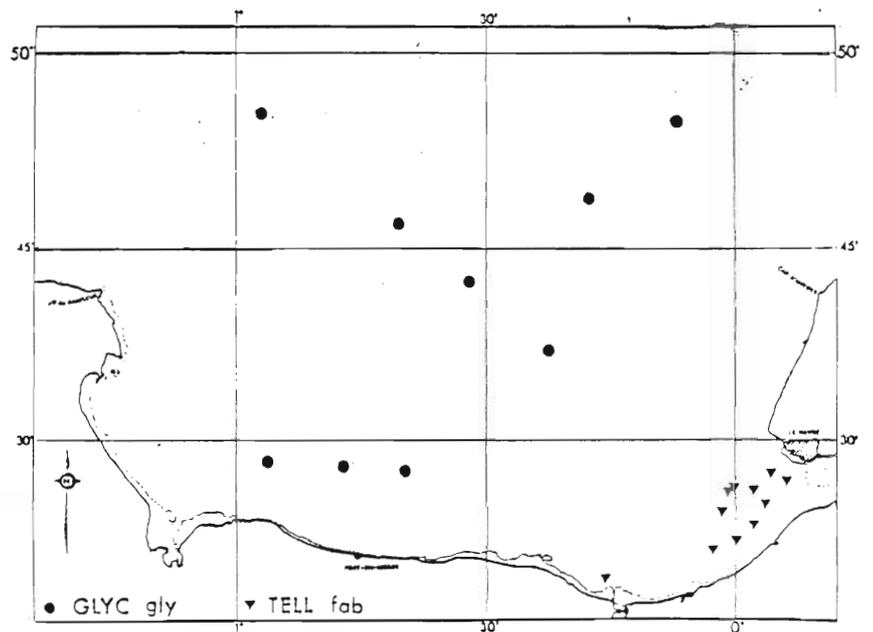
- *Glycymeris stellata* : découverte récemment par Lacourt (1974) dans la région d'Arcachon.
- *Glycymeris insubricus* (Brocchi) = *Gl. violascens* : présente en Méditerranée (in Pérès et Picard, 1964).
- *Glycymeris pilosa* (L.) : en Méditerranée (in Campbell et Nicholls, 1979).



HOLME 1966



Golfe normano-breton
RETIERE 1979



Baie de Seine
GENTIL 1976

Fig 2 : Distribution de *Glycymeris glycymeris* en Manche

11. DISTRIBUTION.

Répartition géographique :

Glycymeris glycymeris est répartie sur les côtes européennes, de la Norvège à la côte marocaine, présente aux Iles Canaries ainsi qu'en Méditerranée (Teeble, 1976). Grassé (1960) la mentionne aux Iles du Cap Vert, Cambell et Nicholls (1979) en Baltique.

En Manche (fig. 2), sa répartition est connue depuis les travaux de Holme (1966), Gentil (1976) Retière (1979), en Atlantique, par les travaux de Glemarec (1969) et en Méditerranée par Pérès et Picard (1964).

Répartition bathymétrique :

Ce bivalve est récolté le long des côtes anglaises, jusqu'à 73 m de profondeur (Teeble, 1976) ; on observe une même profondeur maximale en Méditerranée (Pérès et Picard, 1964). Elle est donc répartie dans les domaines infra et circalittoral.

En Méditerranée sa densité se raréfie près de la surface, le maximum étant trouvé au voisinage de - 10 m (Pérès et Picard, 1964).

Répartition édaphique :

En Manche, *Glycymeris glycymeris* est présente dans les zones où le courant de marée est compris entre 1,6 et 2,5 noeuds (Cabioch, 1968). De même en Méditerranée, elle est caractéristique de la "biocénose des sables grossiers et des fins graviers sous l'influence des courants de fond" (Pérès et Picard, 1964). Cet hydrodynamisme important, en éliminant la fraction la plus fine du sédiment, ne laisse en place que les graviers et le sable grossier ; *Glycymeris* est considérée par ces auteurs comme indicatrice de courant.

Elle est présente dans 25 à 50 % des prélèvements (= "commune") réalisés en Manche dans les fond durs de cailloux et de graviers, souvent mêlée aux *Ophiotrix fragilis* qui abondent dans ces zones (Retière, 1979) ; Gentil, 1976).

Elle est surtout présente dans plus de 50 % des prélèvements (= "constante") réalisés dans les sables grossiers de la Manche (Cabioch,

1968 ; Rétière, 1979). C'est une espèce caractéristique de la communauté à *Venus fasciata*, largement répandue sur nos côtes européennes. Dans le Golfe Persique, *Glycymeris glycymeris* est remplacé par *Glycymeris taylori* (Gentil, 1976). Pour Glemarec (1969), *Glycymeris glycymeris* est une espèce gravellicole récoltée dans les gravelles à *Amphioxus* et *Venus fasciata*, (25 à 30 % de graviers, médiane > 1 000 μ). De même en Méditerranée, c'est dans les gravelles fines appelées "sables à *Amphioxus*" que Pérès et Picard (1964) récoltent exclusivement *Glycymeris glycymeris*.

Dans une série de dragages Rétière (1979, page 263) remarque un gradient préférentiel dans les fonds grossiers au large de Jersey :

- station 257 : > 80 % de cailloutis ; densité 0 / m^2
- station 256 : > 75 % de cailloutis ; densité 6 / m^2
- station 255 : > 30 % de cailloutis ; densité 18 / m^2
- station 252 : > 12 % de cailloutis ; densité 30 / m^2
- station 253 : > 8 % de cailloutis ; densité 36 / m^2
- station 254 : > 2 % de cailloutis ; densité 52 / m^2

Dans les zones de sables moyens et fins, *Glycymeris glycymeris* se rencontre également en densités souvent élevées. C'est ainsi que Cabioch (1968) définit en Manche occidentale, parmi les "peuplements de sédiments fins à *Abra alba* et *Corbula gibba*, un faciès de sables non tixotropiques à *Glycymeris glycymeris* et *Abra prismatica* qui forme une transition avec le peuplement de sédiments grossiers auquel il se rattache naturellement"... "Un caractère remarquable de ces fonds est la prolifération locale de *Glycymeris glycymeris* dont les populations atteignent en certains endroits de fortes densités". Pour Rétière (1979) elle n'est qu'occasionnelle dans le peuplement de sables propres à *Donax variegatus* de Granville, où Rivain (1983) trouve que "la plus forte densité de la population de *Glycymeris glycymeris* (95 / m^2) dans les sables roux traduit la sensibilité de cette espèce à la mobilité du sédiment". Glemarec (1969) distingue dans les sables roux de la grande vasière ($CaCO_3 > 50\%$, médiane 270 - 400 μ) une variété "pilosus" caractéristique des sables propres (fig. 3).

La présence de cette espèce en milieu envasé ou sous eaux fortement turbides n'est qu'exceptionnelle. Rétière (1979) la définit comme "occasionnelle" dans le maerl envasé.

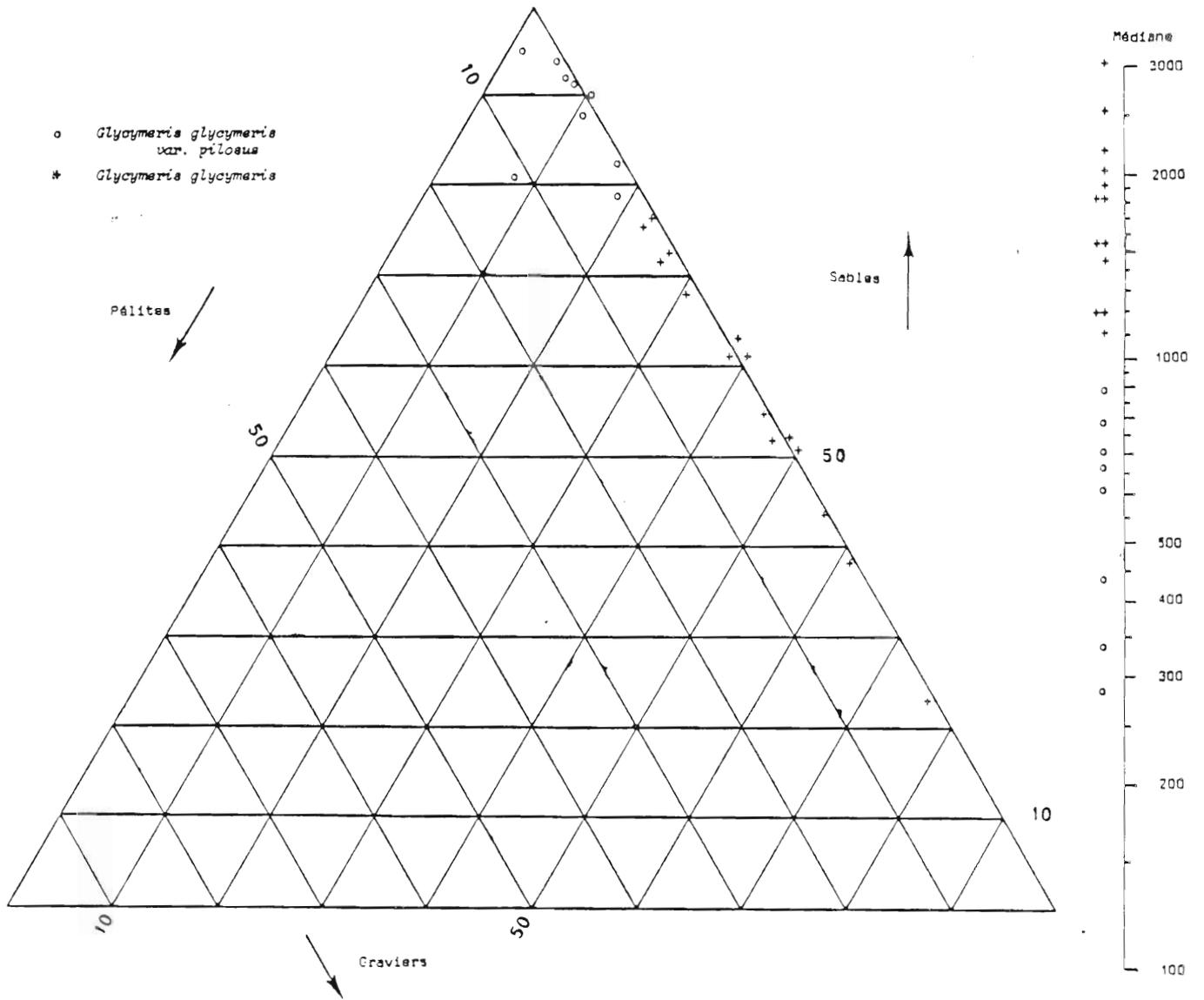


Fig 3 : Distribution edaphique de *glycymeris glycymeris* d'après Glemarec 1969

Au large de l'estuaire de la Loire, Glemarec (1971) a récolté des coquilles appelées "gargattes" appartenant à la forme "inflata" (Borson) de *Glycymeris glycymeris*. Elles sont voisines d'une forme du Pliocène, et aucun individu vivant n'a jamais été récolté. Le changement de granulométrie (disparition des sables fins) serait à l'origine de la disparition de cette communauté. Il semble en effet que les glycymeridae soient adaptés à un même milieu depuis le crétacé (Thomas, 1975) et que tout changement de biotope leurs soit fatal.

III. BIOLOGIE.

Morphologie :

La charnière est de type taxodonte, comme celle des Nucules, avec des dents nombreuses et semblables, et est de conformation "primitive" parmi les bivalves.

La forme elle-même de cette espèce, quasi ronde, est considérée comme "typique" des bivalves par Purchon (1978). En effet, non seulement les deux valves de la coquille sont symétriques avec un bombement égal, mais leurs faces internes sont identiques, les muscles adducteurs sont comparables (l'animal est dit isomyère), la ligne palléale est également identique le long du bord de la coquille. "Le genre *Glycymeris* peut servir d'illustration pour définir la forme typique (équivalve, équilatéral, isomyère), mais il faut souligner que toutes comparaisons entre ces conditions et d'autres types spécialisés n'impliquent pas que *Glycymeris* ou tout autre bivalve actuel identique est l'ancêtre des formes plus spécialisées" (Purchon, 1978).

Allométries (Blanchard et Chardy, 1983) :

$$- \text{Log } W_1 = 2.8437 \text{ Log } H - 4.6376$$

$$- \text{Log } W_2 = 2.8761 \text{ Log } H - 3.2495$$

W_1 = poids sec décalcifié en g, W_2 = poids frais en g, H = hauteur en mm.

Physiologie :

a) Alimentation :

Les Glycymeridae sont des suspensivores, mais n'ont pas de siphons permettant une circulation d'eau quand les deux valves restent closes. La cavité du manteau communique avec l'extérieur par une ouverture médiane très

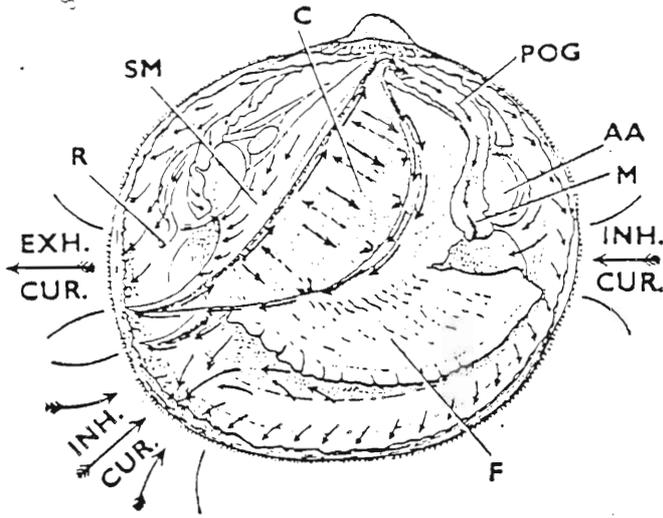


FIG. 4a Ciliary currents in the mantle cavity of *Glycymeris glycymeris*. On all four faces of the ctenidium (C) there are antagonistic ciliary currents. Coarse frontal cilia beat downwards into the posteriorly directed rejection current at the ventral margin of each demibranch. Fine frontal cilia beat dorsalwards into the oralward feeding currents at the dorsal margin of each face of the ctenidium. The latter pass food material into the oralward current in the proximal oral groove (POG).

Fig 4 :
Courants ciliaires et
filaments branchiaux
de *Glycymeris glycymeris*

D'après PURCHON (1978)

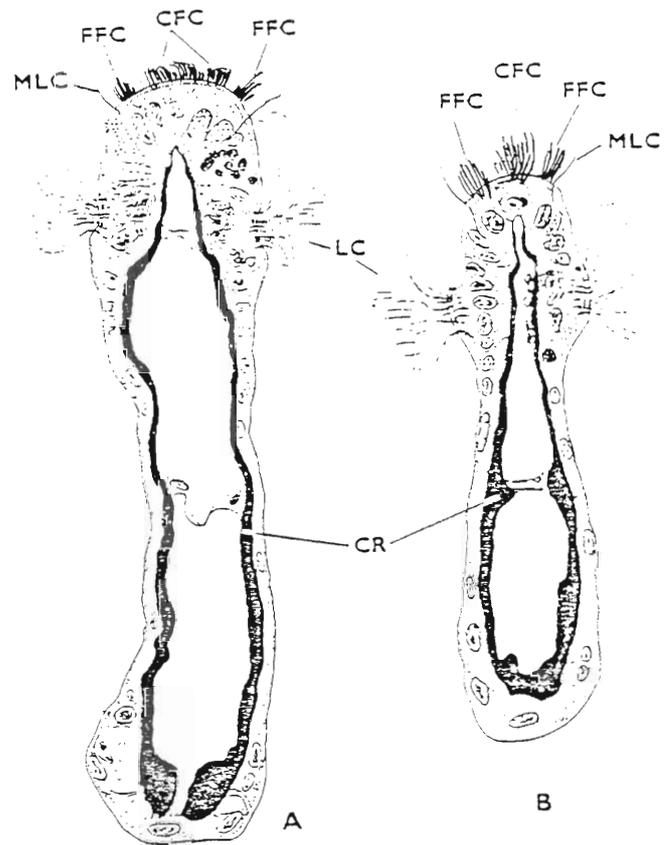


FIG. 4b Transverse sections through ctenidial filaments of A, *Glycymeris glycymeris*, and B, *Arca tetragona*. The lateral cilia (LC) are responsible for creating the flow of water through the ctenidium: the frontal cilia are divided into three parallel longitudinal tracts, one of coarse cilia (CFC) on the dorsal of the frontal surface, and two of fine cilia (FFC) on either side. The coarse and the fine frontal cilia beat in opposite directions, and particles of suitably small size are thereby isolated and passed in due course towards the mouth for ingestion. Latero-frontal cilia (MLC) filter particles from the water current passing between the ctenidial filaments, and pass these particles on to the frontal surfaces of the filaments.

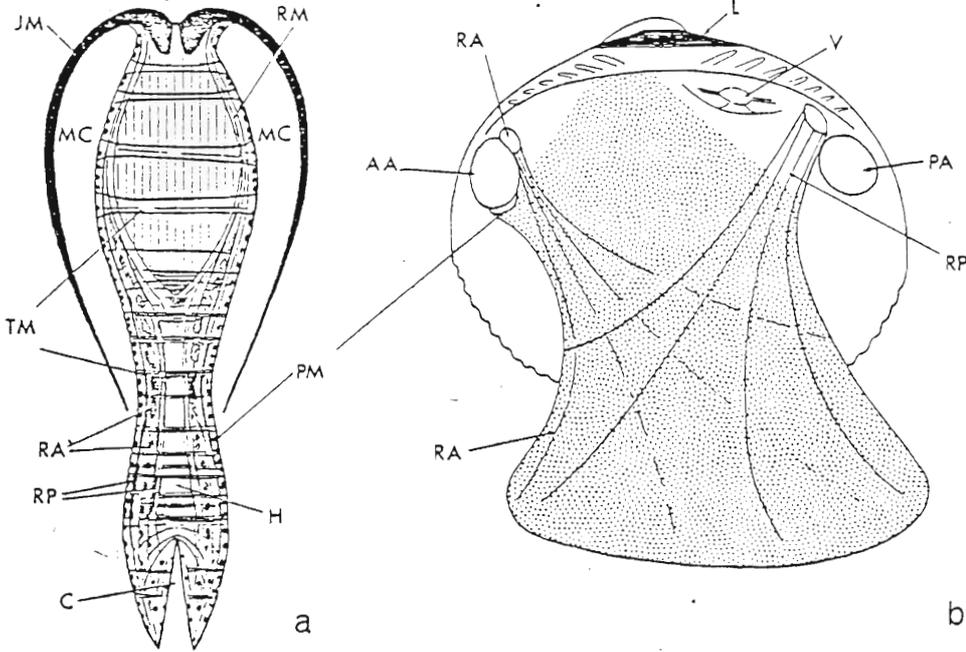
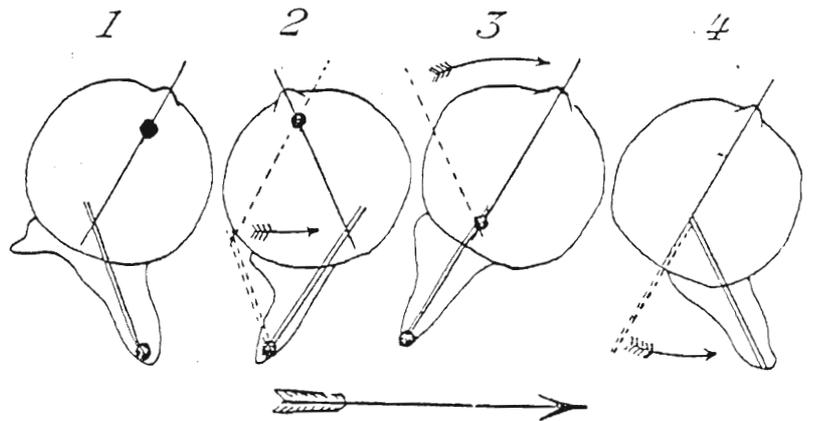


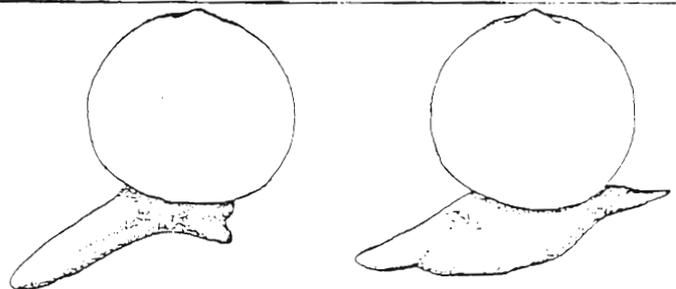
Fig 5 :
Musculature du pied de
Glycymeris glycymeris
ANSELL et TRUMAN 1967

Generalized diagrams of *Glycymeris* to show the principal musculature used in digging. a, transverse section through the umbones and, b, lateral aspect with the foot extended. AA, anterior adductor; C, cleft foot; H, pedal haemocoel; L, ligament; MC, mantle cavity; PA, posterior adductor; PM, protractor muscle, shown to lie immediately below the superficial epithelium in a and as stipple in b; RA, anterior retractor; RM, retractor muscles; RP, posterior retractor; JM, shell and mantle; TM, transverse muscles; V, ventricle.

Fig 6 :
Déplacement de *Glycymeris*
glycymeris sur fond dur
VLES 1905



— Schéma du déplacement sur fond de cristallin; les taches noires indiquent les points d'appui sur le sol; les traits simples, l'axe dorso-ventral de la coquille; les traits doubles, l'axe du pied; les traits en pointille figurent, dans chaque stade, la position des axes au stade précédent; les flèches montrent le sens du mouvement.



— *Pectunculus* déposés horizontalement sur un fond dur et s'arc-boutant avec leur pied pour se déplacer (d'après des photographies).

large. Le courant inhalant transportant les particules en suspension circule dans la cavité en faisant un arc de 180° ou plus, passe au travers du ctenidium, où grâce à des battements ciliaires, les particules sont transportées jusqu'à la bouche (fig. 4) (Purchon, 1978).

b) Respiration :

L'utilisation du courant d'eau pour la respiration permettrait à *Glycymeris* de contrôler la profondeur de son enfouissement (Trueman, 1968). L'animal possède des globules sanguins à hémoglobine (Grassé, 1960). La teneur en gaz pour 100 cc de sang étant chez *Glycymeris violaceus* de 0.92 cm³ d'O₂, 7.52 cm³ de CO₂ et 1.15 cm³ de N₂.

Chez quelques rares bivalves (dont *Glycymeris*) les branches directes et réfléchies d'un même filament branchial sont libres entre elles, comme sont libres deux filaments voisins (Grassé, 1960). Les filaments branchiaux de *Glycymeris* présentent plusieurs touffes ciliaires, des touffes latérales et une touffe frontale. Cette dernière se divise en trois bandes distinctes (fig. 4b), une de cils courts et fins à l'apex du filament entourée de deux rangées de cils plus épais, chaque type battant dans des directions opposées (Purchon, 1978).

c) Déplacement :

Le déplacement et l'enfouissement de *Glycymeris glycymeris* ont été observés et étudiés par Vlès en 1905, puis par Ansell et Trueman en 1967. Le pied de ce bivalve est allongé, avec une face ventrale aplatie horizontalement, il est fendu à son extrémité (fig. 5). Il joue un rôle essentiel dans la locomotion.

L'animal est capable, en s'appuyant à plat sur le sédiment, d'évoluer en déplaçant son centre de gravité et en s'aidant de son pied comme point d'appui avec une adhésion véritable de la sole plantaire (fig. 6) (Vlès, 1905).

L'enfouissement proprement dit de l'animal, plus rapide dans le sédiment grossier que dans le sable, varie de 0,5 à 3 minutes. Dans le sédiment grossier l'animal s'enfonce de plusieurs centimètres, tandis que dans un sédiment sableux, l'enfoncement cesse dès que la coquille disparaît sous la surface (Ansell et Trueman, 1967).

L'enfouissement se fait par étapes. Pour chacune d'elles, la coquille plonge vers l'avant et s'ouvre, le pied en sort et se gonfle sous la pression de l'hémolymphe qu'il reçoit, jusqu'à ce qu'il trouve un point d'appui, les valves se referment de moitié expulsant l'eau de la cavité du manteau, dans le but d'ameublir le sédiment environnant. L'extrémité du pied fendu prend alors la forme d'une ancre, s'accroche au sédiment et avec les puissants muscles rétracteurs, attire la coquille vers le bas. Le muscle se relâche et le pied reste à l'extérieur de la coquille, prêt pour un nouveau cycle. Au fur et à mesure de l'enfoncement, l'écartement des deux valves est obtenu par la rétraction du pied, produisant une pression sur le sédiment.

L'animal a donc une position verticale dans le sédiment. La vitesse d'enfoncement pour un individu de 5,2 cm de diamètre a été calculée par Ansell et Trueman (1967) : 0,8 mm par cycle (moyenne de 12 cycles) pour le sable, 2 mm par cycle (moyenne de 10 cycles) dans le sédiment grossier ; la différence de vitesse étant due à une résistance plus faible dans la gravelle.

La force de traction des muscles du pied pour un animal de 4,2 cm de diamètre, a été évaluée à 40 et 60 g quand l'animal s'enfonce dans le sable de moitié, puis au 2/3 respectivement, et à 35 et 45 g dans la gravelle, indiquant un ancrage plus faible dans ce sédiment. Le poids de l'animal ci-dessus étant de 12 grammes dans l'eau, la force de traction effective quand l'animal est enfoncé au 2/3 est donc évaluée à 48 g dans le sable et 33 g dans la gravelle, ce qui est relativement faible par rapport à d'autres bivalves indiquant l'efficacité du système d'ancrage, sur une coquille dont l'extérieur est lisse.

Entre chaque période de mouvement, il s'écoule en moyenne une trentaine de secondes (Vlès, 1905) jusqu'à 2,5 minutes (Ansell et Trueman, 1967). Bone et Howarth (1980) ont montré que des solutions d'acétylcholine ou de noradrenaline n'ont pas d'effet excitant sur les muscles adducteurs de *Glycymeris glycymeris*, même à la concentration de 10^{-2} M. Le transmetteur neuromusculaire y est inconnu.

d) Vision :

Des "yeux branchiaux" sont visibles sur le premier filament branchial. Cet organe perçoit les variations d'intensité lumineuse, expliquant les réactions de *Glycymeris* vis-à-vis de la lumière, observées par Braun (Grassé, 1960).

Reproduction - Sexualité :

La sexualité de *Glycymeris glycymeris* a été étudiée par Lucas (1964-1975) qui a observé un hermaphrodisme juvénile suivi d'un hermaphrodisme successif chez les adultes. Les individus sont matures toute l'année dans nos régions, avec un ralentissement hivernal (bien que les gonades soient toujours présentes et renferment des gamètes) et deux pics légers en avril et en août. Ce thème fait actuellement l'objet d'un travail, par cet auteur, pour les individus du golfe normano-breton.

Allométries :

Les nombreux prélèvements effectués dans le golfe normano-breton, depuis 1980, nous ont permis de réaliser différentes allométries en vue d'une étude portant sur les variations de croissance (Blanchard et Chardy, 1983). Ainsi pour la station de la "Basse le Marié" au nord de Chausey, les résultats sont les suivants :

- hauteur / longueur

$$\begin{aligned} \log H &= 1.046 \log L - 0.091 & r &= 0.996 \\ \text{ou } \log L &= 1.054 \log H - 0.104 & N &= 124 \text{ couples} \end{aligned}$$

- hauteur / poids sec

$$\log W_{\text{sec}} = 2.8437 \log H - 4.6376 \quad r = 0.994$$

N = 37

- hauteur / poids total (coquille + chair fraîche)

$$\log W_{\text{tot}} = 2.8761 \log H - 3.2495 \quad r = 0.994$$

N = 37 couples

- poids sec de chair / poids total

$$\log W_{\text{sec}} = 0.979 \log W_{\text{tot}} - 1.414 \quad r = 0.991$$

N = 37 couples

- poids sec / poids coquille vide

$$\log W_{\text{sec}} = 0.948 \log W_{\text{coq}} - 1.184 \quad r = 0.993$$

N = 37 couples

Longueurs en mm ; poids en grammes.

Croissance :

La méthode d'évaluation de la croissance par la lecture des tailles aux anneaux a été appliquée sur des individus récoltés dans le golfe normano-breton par Blanchard et Chardy (1983). Un ensemble d'environ 600 mesures permet de proposer un ajustement de la courbe de croissance par la méthode de Von Bertalanffy (fig. 7).

AGE	HAUTEUR	ECART-TYPE	Nb. MESURES
1.000	2.260	1.450	21
2.000	5.120	1.500	20
3.000	9.700	1.900	22
4.000	16.600	1.750	20
5.000	21.900	2.060	20
6.000	26.300	1.600	22
7.000	28.300	1.830	22
8.000	32.500	2.200	21
9.000	35.700	1.600	16
10.000	38.900	1.630	16
11.000	40.600	2.000	21
12.000	41.840	1.630	25
13.000	43.160	2.260	30
14.000	43.500	2.000	48
15.000	44.500	2.100	64
16.000	45.200	1.900	64
17.000	46.300	2.400	50
18.000	47.310	2.500	38
19.000	48.240	1.900	28
20.000	50.330	1.800	9
21.000	49.630	1.300	3
22.000	51.300	1.920	4
23.000	51.860	1.350	7
24.000	51.670	2.420	6
25.000	53.300	1.640	8
26.000	54.600	2.520	6
27.000	56.500	3.000	1

Courbe de VON BERTALANFFY

$$L = 56.252(1 - e^{-.11892(t - .936)})$$

Ecart résiduel total = 44.660593

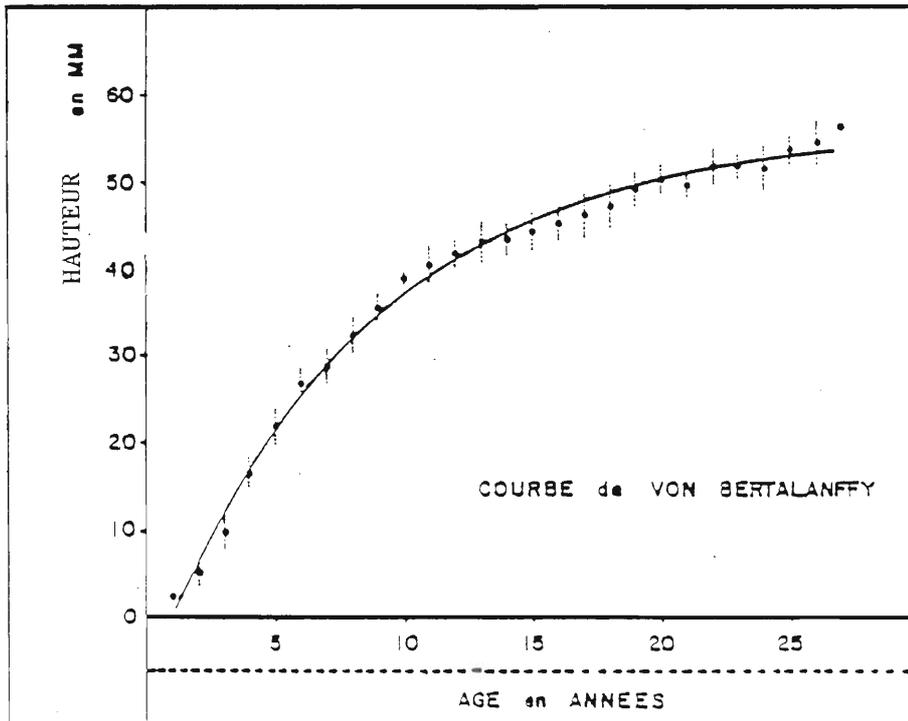


Fig. 7 : Croissance individuelle de *Glycymeris glycymeris*.
La dispersion est égale à ± 1 σ.

On connaît peu de choses sur la larve et les premiers stades benthiques de l'amande de mer, et notamment sur la taille atteinte au premier hiver. Nos propres observations (cf. tableau) nous font suggérer une hauteur de 2,36 mm au premier hiver. Seule une expérience d'élevage pendant les 2 ou 3 premières années permettra de confirmer ces observations.

La croissance de ce bivalve est donc très lente tout au long de sa vie qui peut atteindre 27 ans.

La longueur L_{∞} calculée (56,2 mm) est peu différente de celle citée par Chassé (1972) pour des individus récoltés en baie de Morlaix (54 mm). Teeble (1976) donne 55,6 mm pour des individus récoltés sur les côtes anglaises.

Il semble exister des individus plus grands en rade de Brest et en baie de Concarneau notamment, pour lesquels la hauteur maximum pourrait atteindre 100 mm *.

La croissance de cette espèce est symétrique, l'axe dorso-ventral, passant par l'umbo, étant celui de la plus grande croissance (Purchon, 1978). Contrairement à beaucoup d'autres bivalves, la coquille s'enroule ici dans un seul plan.

Exploitation :

Glycymeris glycymeris fait l'objet d'une exploitation par pêche sur l'ensemble de la côte française, comme espèce complémentaire dans les dragages. Ainsi à Granville, le tonnage annuel débarqué avoisine les 500 tonnes.

Année civile	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983
Données Criée	162	222	202	198	272	265	295	275
Données Affaires Maritimes			386	379.7	402	358.5	384	

Tonnage d'amande de mer (*Glycymeris glycymeris*) débarqué à Granville.

* (KOTHIAS AMON - Contrat CNEXO n° 75/1277 - 1975).

Pour le secteur de 750 km² du golfe normano-breton, compris entre Chausey, les Minquiers et la Chaussée des Boeufs, Blanchard et Chardy (1983) évaluent la production naturelle à plus de 11 000 tonnes par an en poids frais, ce qui en fait une espèce potentiellement exploitable dans cette région.

BIBLIOGRAPHIE

- ANSELL, A.D. & E.R. TRUEMAN, 1967. Observations on burrowing in *Glycymeris glycymeris* L. (Arcacea, Bivalvia).
J. exp. mar. biol. ecol., 1, pp. 65-75.
- BABIN, C. & M. GLEMAREC, 1971. Ecologie et paléo-écologie des bivalves marins des sédiments meubles.
Haliotis, 1 (2), pp. 105-125.
- BLANCHARD, M. & P. CHARDY, 1983. Etude écologique du site Cotentin-centre. Vol. III Bivalves du domaine benthique. Rapport EDF / CNEEXO-COB, déc. 1983.
- BONE, Q. & J.V. HOWARTH, 1980. The role of L. glutamate in neuromuscular transmission in some molluscs.
J. mar. biol. Ass. U.K., 60 (3), pp. 619-626.
- BRAUN, R., 1954a. Zum lichtsinn facetten augentragender Muscheln.
Zool. Jahrb., vol. 65, pp. 91-125.
- BRAUN, R., 1954b. Zum lichtsinn augenloser Muscheln.
Ibid., pp. 194-208.
- CABIOCH, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale.
Thèse, Fac. Sci., Paris. Supplément aux Cahiers de Biologie Marine, T.5, 5, pp. 493-720.
- CAMPBELL, A.C. & J. NICHOLLS, 1979. Guide de la faune et de la flore littorale des mers d'Europe.
Collection Guide du naturaliste. Delachaux et Niestlé éditeurs. p. 323.
- CHASSE, C., 1972. Economie sédimentaire et biologique (production) des estrans meubles des côtes de Bretagne.
Thèse d'Etat, Univ. Paris VI, p. 293.
- GENTIL, F., 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine.
Thèse 3e cycle, Paris VI, p. 71.
- GLEMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental nord-gascogne.
Thèse, Fac. Sci. Paris, p. 167.
- GRASSE, P., 1960. Traité de Zoologie. Mollusques bivalves.
Masson édit., fasc. 2, T.5, p. 2220.
- LACOURT, A.W., 1974. Quelques mollusques marins de la région d'Arcachon, France.
Basteria, 38 (5-6), pp. 129-147.
- LUCAS, A., 1964. Mise en évidence de l'hermaphroditisme successif chez *Glycymeris glycymeris* par l'analyse des pourcentages sexuels.
C.R. Acad. Sci. Paris, n° 285, pp. 5742-5744.

- LUCAS, A., 1975. Sex differentiation and juvenile sexuality in bivalves molluscs.
Pubbl. Staz. Zool., Napoli, 39 suppl., pp. 532-541.
- MORRIS, D.J., 1978. The respiratory physiology of the subtidal bivalves *Glycymeris glycymeris* (L.), *Anomia ephippium* and *Modiolus modiolus*.
Thesis (Ph. D), Liverpool University, UK.
- PERES, J.M. & J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée.
Bull. Stat. Mar. Endoume, n° 31, fasc. 47, pp. 1-243.
- PURCHON, R.D., 1978. The biology of mollusca.
International series in pure and applied biology. Div. Zoology, vol. 57, Pergamon Press, p. 560.
- RIVAIN, V., 1983. Contribution à l'étude dynamique et fonctionnelle des peuplements de sable fin du golfe normanno-breton.
Thèse 3e cycle, Paris VI, p. 166.
- TEEBLE, N., 1976. British shells bivalves.
British Museum Natural History, London, p. 212.
- THOMAS, R.D.K., 1975. Functional morphology, ecology and evolutionary conservation in the glycymeriidae.
Paleontology, 18 (2), pp. 217-254.
- TRUEMAN, E.R., 1968. The burrowing activity of bivalves. In : Studies in the structure, physiology and ecology of the molluscs.
Symp. Zool. Soc. and Malacol. Soc. London, n° 22, pp. 167-186.
V. Fretter edit. Academic Press.
- VLES, F., 1905. Notes sur la locomotion de *Pectunculus glycymeris*.
Bull. Soc. Zool., France, vol. 30, pp. 114-117.
- WALLER T.R., 1980. Scanning Electron Microscopy of Shell and Mantle in the order Arcoïda (Mollusca Bivalvia).
Smithsonian Contribution to Zoology, n° 313, p 20.

ABRA ALBA

I. SYSTEMATIQUE - MORPHOLOGIE.

Classification empruntée à Grassé (1960) *.

Sous-ordre des Heterodonta :

Superfamille des Tellinoïdea (Blainville, 1814) :

Caractérisée notamment par des siphons longs et étroits, séparés, très mobiles, un pied très grand et très actif.

Cette superfamille regroupe la famille des Tellinidae, des Donacidae, des Sanguinolariidae ou Garidae et celle des Scrobiculariidae.

Famille des Scrobiculariidae (H. & A. Adams, 1856) = Semelidae (Dall, 1886)

Coquille ovale allongée ou orbiculaire, subéquivalve, généralement comprimée et plus ou moins baillante à ses deux extrémités. Souvent flexueuse en arrière. Ligament en deux positions : un court ligament externe postérieur et un ligament interne (résilium) inséré dans un chondrophore plus ou moins oblique, à l'intérieur de chaque valve. Charnière à 1 ou 2 dents cardinales, en avant du chondrophore et presque toujours (sauf dans Scrobicularia) des dents latérales.

Sinus palléal rétréci à l'entrée. Siphons longs et séparés. Manteau largement ouvert ventralement. Pied grand, sans byssus. Feuilletts branchiaux lisses en général, l'externe étroit et redressé.

4 genres dont 2 européens : Scrobicularia et Abra.

Le genre Abra (Lamarck, 1818) que l'on trouve encore appelé Syndesmya (Agassiz) ou Syndosmya (Recluz, 1843) est représenté par 5 espèces sur le littoral atlantique (Glemarec, 1964) :

- *A. alba* (Wood, 1802)
- *A. tenuis* (Montagu, 1808)
- *A. prismatica* (Montagu, 1808)
- *A. nitida* (Müller, 1789)
- *A. ovata* (Philippi, 1836) et sa variété *A. ovata subrostrata* (P. Fisher, 1867).

* Grassé, P.P., 1960. Traité de Zoologie, T.V, fasc. 2, 2220 p.

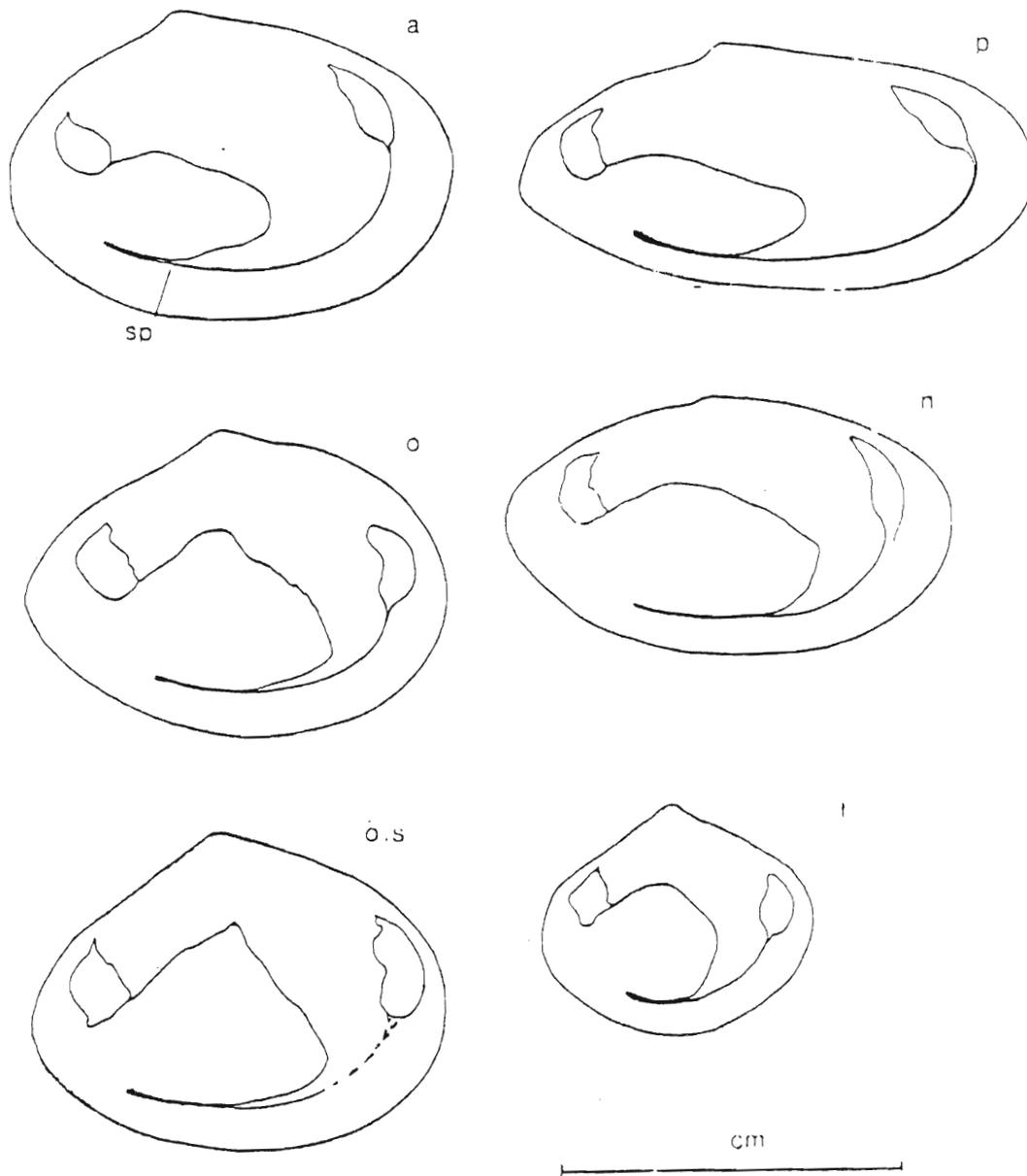


Fig.1 — Contour de la coquille, impressions musculaires et palléale. a : *alba* ; n : *nitida* ; o : *ovata* ; o.s. : *ovata subtruncata* ; p : *prismatica* ; t : *tenuis*.

(GLEMAREC, 1964)

Teeble (1966) fait également mention sur nos côtes d'*Abra longical-
lus* (Scacchi, 1836), espèce qui vit surtout en Méditerranée (Panetta, 1975).

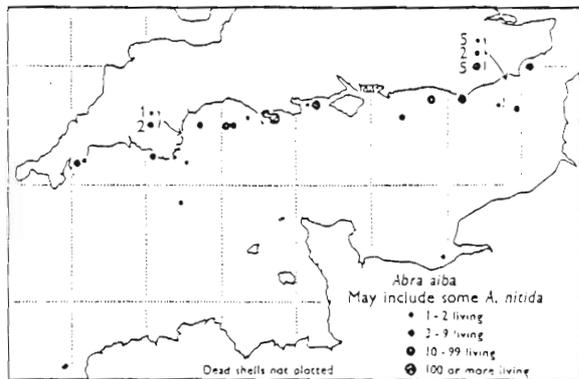
Les espèces atlantiques littorales d'*Abra* peuvent être aisément dé-
terminées à l'aide de la clé ci-dessous (Glemarec, 1964) (fig. 1).

- (1) Forme oblongue ou ovale allongée, coquille très fragile trans-
parente et brillante.
 - Coquille très inéquilatérale oblongue, région postérieure ros-
trée = *A. prismatica*.
 - Coquille presque équilatérale, plus ovale qu'oblongue, région
postérieure peu rostrée, arrondie = *A. nitida*.

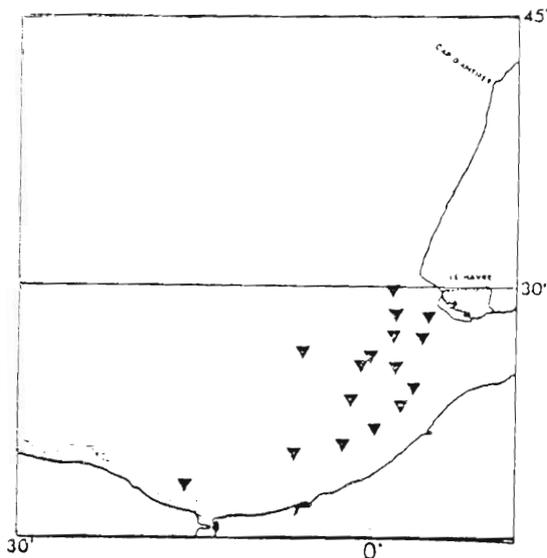
- (2) Forme ovale arrondie ou sub-triangulaire, coquille opaque.
 - Coquille inéquilatérale, région postérieure légèrement angu-
leuse, blanche et luisante, épiderme jaune-blanc.
Point sinus palléal -sp- postérieur par rapport au milieu du
diamètre antero-postérieur de la coquille = *A. alba*.
 - Coquille presque équilatérale, région postérieure comprimée
et anguleuse, peu luisante, épiderme jaune-gris.
Point sinus palléal situé au milieu du diamètre antéro-postérieur
de la coquille.
 - * bord dorsal postérieur déprimé = *A. ovata*.
 - * bord dorsal postérieur droit, région postérieure très peu
rostrée = *A. ovata subrostrata*.

- (3) Forme triangulaire, équilatérale, les bords dorsaux droits for-
ment un angle de 60° avec le sommet de la coquille = *A. tenuis*.

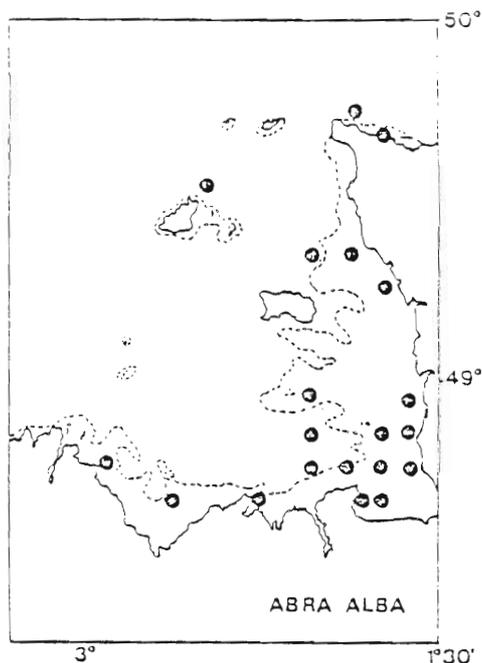
Teeble (1966) donne pour *Abra alba* une morphologie détaillée : "Co-
quille fragile, presque équivalve, inéquilatérale. Umbo en moitié postérieure,
dirigé vers l'intérieur et légèrement vers l'arrière. Forme grossièrement
ovale, légèrement anguleuse à l'arrière, légèrement tournée vers la droite.
Longueur dépassant rarement 2.54 cm. Couleur blanche. Periostracum brun clair.
Le ligament externe est une bande brune arquée. Le ligament interne est un
chondrophore triangulaire creux, s'élargissant à partir de la base de l'umbo.
Présence de fines sculptures concentriques. Stries de croissance nettes. Valve



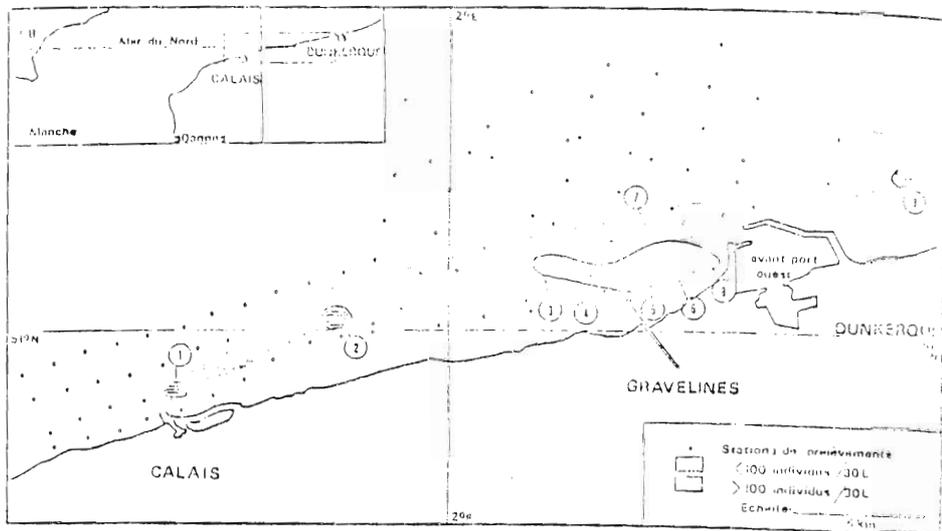
HOME 1966



GENTIL 1976



RETIERE 1979



DEWARUMEZ et coll. 1976

Fig. 2 : Exemples de répartition d'*Abra alba* en Manche

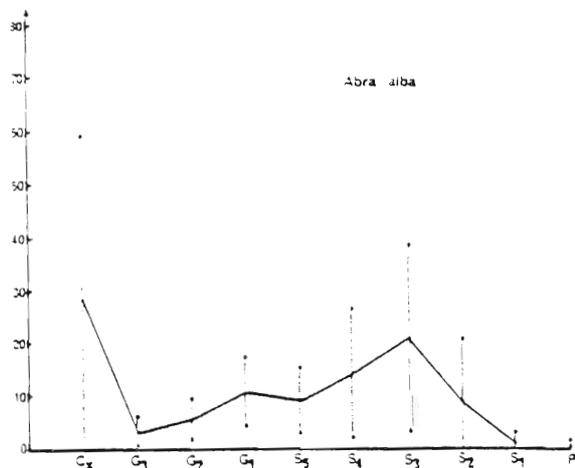


Fig. 3 :
Préférendum sédimentaire d'*Abra alba*

RETIERE 1979

droite avec deux petites dents cardinales, une latérale antérieure et une postérieure. Valve gauche avec une dent cardinal et une très légère dent latérale antérieure et postérieure. L'intérieur de la coquille est blanc. L'adducteur antérieur est plus mince et plus long que le postérieur. Empreinte musculaire cruciforme sombre. Sinus palléal profond, son bord inférieur confondu avec le bord du manteau. Le bord de la coquille est lisse.

II. DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE - HABITAT.

Cette espèce est largement distribuée, des Iles Lofoten au nord de la Norvège (Lande, 1975) jusqu'au Sénégal. Elle est également présente en Méditerranée ainsi qu'en Mer Noire (Teeble, 1966).

De nombreux auteurs donnent la répartition d'*Abra alba* dans leur secteur d'étude : Petersen (1977) en Mer du Nord, Dewarumez & coll. (1976), Rétière (1979), Cabioch (1968), Gentil (1976) ainsi que Holme (1950) en Manche, Glemarec (1964) en Bretagne-sud, etc... (fig. 2).

Profondeur :

"Exceptionnellement intertidale", (Glemarec, 1964), cette espèce est abondante dans tout le domaine infralittoral, entre 5 et 70 m de profondeur (Bachelet, 1981 ; Ansell, 1974). Glemarec (1964) note qu'elle a été signalée jusqu'à 1200 m de profondeur.

Répartition selon le substrat :

La plupart des auteurs notent la présence d'*Abra alba* sur les fonds de vase et de sable envasé (Teeble, 1966 ; Dewarumez & coll., 1976 ; Rétière, 1979 ; Ansell, 1974 ; etc...) (fig. 3).

Il semble qu'en fait l'espèce soit relativement tolérante à la granulométrie (Glemarec, 1964) à condition que le sédiment soit recouvert d'une mince couche de vase.

Turbidité :

Le comportement alimentaire justifie la localisation préférentielle d'*Abra* dans des zones très chargées en matières en suspension et notamment en matériel organique. C'est ainsi que Dewarumez & coll. (1976) notent des densités élevées au débouché des émissaires urbains.

Etant donné sa répartition édaphique, caractéristique du faciès envasé, *Abra alba* a donné son nom à une communauté dans la classification des biocénoses benthiques des mers de l'Europe du nord par Petersen en 1913 : la "Syndosmya (abra) alba community".

"En fait pour certains auteurs (Perès, Glemarec), cette communauté ne serait qu'un faciès d'envasement de diverses communautés de sables fins infralittoraux" (Bachelet, 1981).

III. BIOLOGIE.

Ethologie alimentaire :

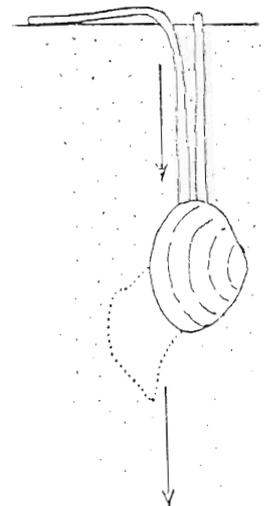
Younge (1949) a réalisé une étude détaillée de l'éthologie alimentaire et de l'adaptation morphologique des différentes familles de Tellinidés. *Abra alba* est un animal dépositivore se nourrissant de particules déposés autour de son emplacement. Pour ce faire, cette espèce possède de longs siphons séparés et très mobiles, soutenus par un muscle curuciforme à leur base.

Le siphon inhalant atteint cinq fois la longueur de la coquille. Il présente une activité intense, se penchant et tatonnant le sédiment alentour, tandis que l'extrémité fait des mouvements circulaires indépendamment (fig. 4).

Le petit diamètre du siphon et le courant inhalant provoqué par les mouvements ciliaires de la ctenidie provoquent une importante aspiration du sédiment qui remplit parfois toute la cavité palléale et le siphon, alternant avec un vide complet de l'appareil digestif, par expulsion de nombreuses pelotes fécales qui s'accumulent autour du siphon exhalant.

La forme lisse de la ctenidie est adaptée à ce mode de nutrition impliquant une prise importante de matériel déposé.

L'ensemble de la physiologie d'*Abra alba* est parfaitement adapté au milieu puisque l'on constate que pour éviter la reabsorption des déchets rejetés, ceux-ci sont soumis à un enrobage beaucoup plus long chez les Tellinidés, assurant ainsi une meilleure cohésion des pelotes fécales.



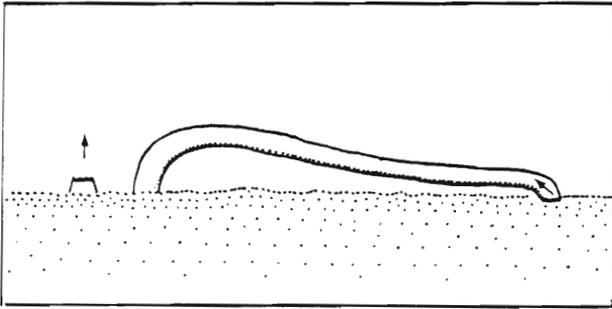


Fig. 4 : Déplacement du siphon inhalant
(YONGE, 1949)

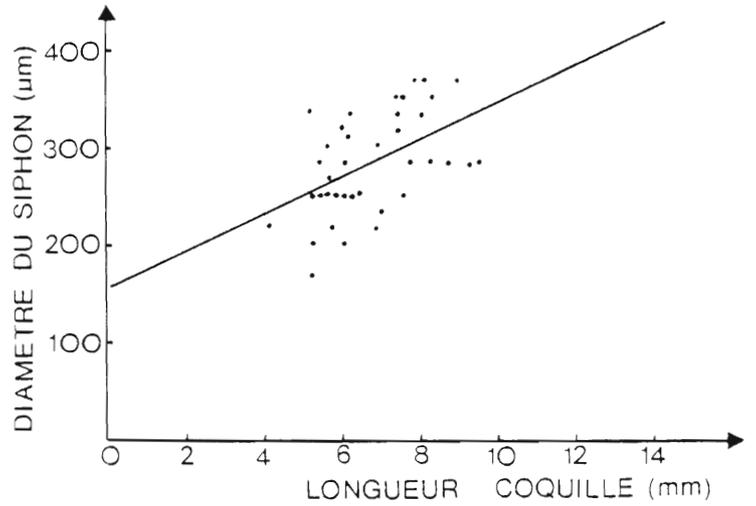


Fig. 5 : Relation entre la taille de l'animal et l'ouverture du siphon inhalant
(d'après HUGUES, 1975)

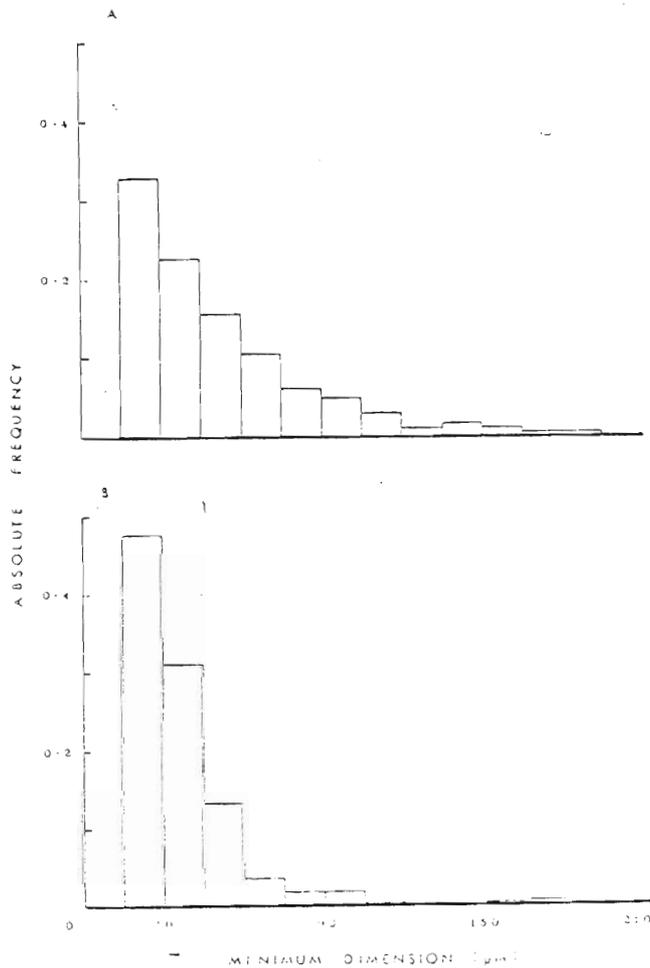


Fig. 6

The size-distribution of sediment taken into the mantle cavity (A) and ingested (B) by *M. affinis*.

En 1975, Hughes reprend les travaux sur le comportement alimentaire d'*Abra* et constate que le siphon inhalant reste parfois immobile, l'ouverture n'étant pas alors en contact avec le sédiment, mais dirigée vers la masse d'eau. *Abra alba* aurait donc partiellement un comportement de suspensivores.

Cet auteur met en évidence l'existence d'une régression entre le diamètre du siphon inhalant et la longueur de la coquille (fig. 5). Il constate également que le sédiment absorbé est plus fin que le sédiment environnant, et que le matériel présent dans l'estomac est encore plus fin que celui qui se trouve dans la cavité palléale (fig. 6). Il y aurait donc une filtration active pour ne garder que les particules les plus fines, plus riches en micro-organismes, permettant ainsi de pallier à une faible concentration dans le milieu.

Jusqu'à l'âge de 3 mois ($L = 1$ mm) le juvénile ne possède pas de siphon inhalant, et sa mise en place s'accompagne d'un changement physiologique important alors que tous les autres organes sont acquis dès l'origine (Aabel, 1983) (fig. 7).

Sexualité - Reproduction :

Anatomie :

Il ne semble pas exister d'hermaphrodisme successif ou même simultané chez *Abra alba*, l'espèce est donc dioïque (Dewarumez, 1979 ; Nott, 1980). A Dunkerque, Dewarumez note que le sex-ratio est de 1.09 et ce, pour toutes les classes d'âges.

Les gonades des deux sexes ont la même coloration jaunâtre, mais au microscope, on constate que la gonade femelle présente un aspect granuleux, tandis qu'elle est lisse chez le mâle (Nott, 1980):

La prolifération de la gonade se fait sur la surface de la glande digestive jusqu'à couvrir la plus grande partie de la masse viscérale (fig. 9).

Les gamètes sont évacuées dans la cavité palléale et passent dans le siphon exhalant jusque dans le milieu où se fait la fertilisation.

Un individu produit de 15 à 17 000 oeufs d'un diamètre de 60 microns (longueur moyenne de l'animal : 11 mm) (Nott, 1980). Cet auteur distingue 4

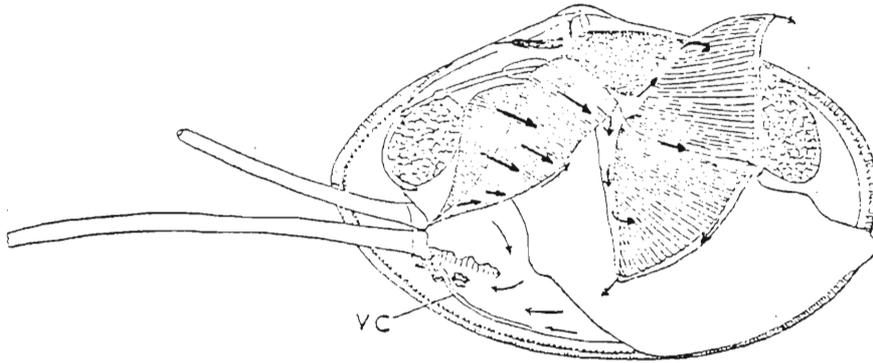


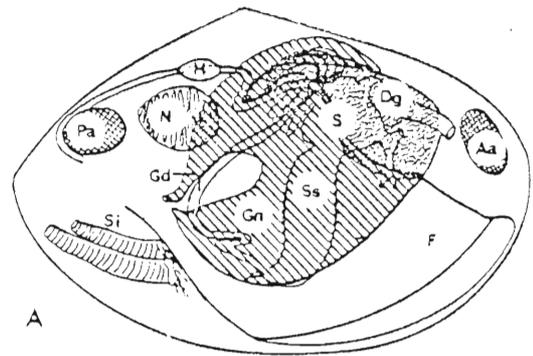
FIGURE 8. *Abra alba*, from right side (magn. x 5). VC, ventral channel.



Mouvement particulière YONGE 1949

Coupe d'une
demi-branchie

Fig. 9. Schematic diagram of the lateral view of *A. alba*, showing the extent of a fully ripe gonad in relation to other organs. Pa, Posterior adductor muscle; Aa, anterior adductor muscle; F, foot; S, stomach; Ss, style-sac; DG, digestive gland; Gn, gonad; I, intestine; H, heart; Si, siphons; N, Nephridium; Gd, gonoduct.



NOTT 1980

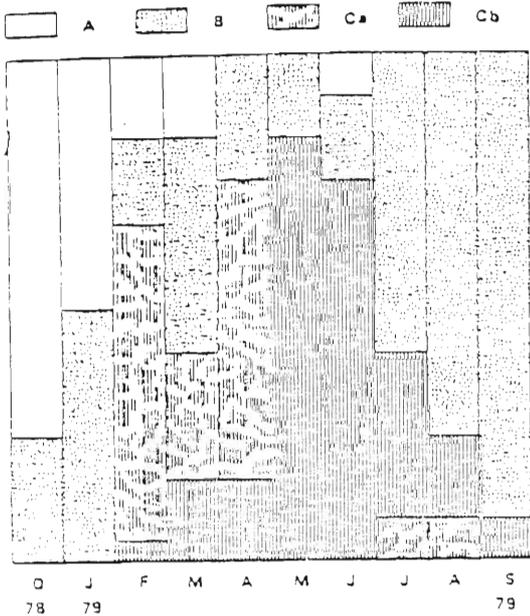


FIG 10 Cycle sexuel d'*Abra alba*

DEWARUMEZ 1979

- STADE A** : sexe indéterminable. En coupe histologique on n'observe pas de structures bien définies, quelques amas de cellules le long des sections du tube digestif et de l'hépatopancréas. L'espace entre la paroi musculaire et le tube digestif est très réduit.
- STADE B** : sexe déterminable. Les frottis des stades précoces laissent difficilement apparaître des gonies. Seuls les aspects plus évolués (la gonade est alors suffisamment développée) donnent des résultats satisfaisants aux frottis. En coupe histologique, dès l'apparition des premières gonies on peut déterminer le sexe. L'évolution du stade B chez le mâle est caractéristique (Fig. 37 à 39).
- STADE C** : La gonade, extérieurement, a un aspect turgescant, elle a atteint son développement maximal. Nous distinguerons deux stades selon le degré de maturité des gamètes.
- STADE Ca** : En frottis, les spermatozoïdes sont peu mobiles et groupés, les ovocytes pédonculés sont en majorité. En coupe histologique, les spermatozoïdes sont groupés en "rosettes" (Fig. 40). Les ovocytes sont pédonculés, on note encore la présence de quelques ovogonies et jeunes ovocytes qui n'évolueront pas. Très peu d'ovocytes sont libres. Les parois des follicules s'amincissent, la lumière des acinis est libre.
- STADE Cb** : En frottis, les spermatozoïdes sont très mobiles, les ovocytes sont libres, de forme globuleuse ou polyédrique. En coupe histologique on note un déplacement des spermatozoïdes vers la lumière de l'acinus en vue de leur évacuation (Fig. 41). Les follicules se transforment également. Les ovocytes ont maintenant gagné le centre des acinis, les pédoncules sont rompus, les parois conjonctives des follicules se rompent. La ponte commence.

stades de maturation de la gonade (3 pour Dewarumez, 1979) :

- stade 1 : apparition d'une couche de cellules dans l'épithélium des tubules.
- stade 2 : apparition de la gamétogénèse, nombreux spermatides dans les tubules des gonades mâles, production d'ovocytes chez la femelle.
- stade 3 : accroissement en taille de la gonade, le sperme occupe 40 à 50 % du volume des tubules mâles. Chez la femelle, les oeufs commencent à se détacher de la paroi folliculaire.
- stade 4 : le sperme occupe tout le volume des tubules et les spermatozoïdes sont tous formés, tandis que chez la femelle, les oeufs mûrs, entourés d'une membrane épaisse, remplissent les acinis.

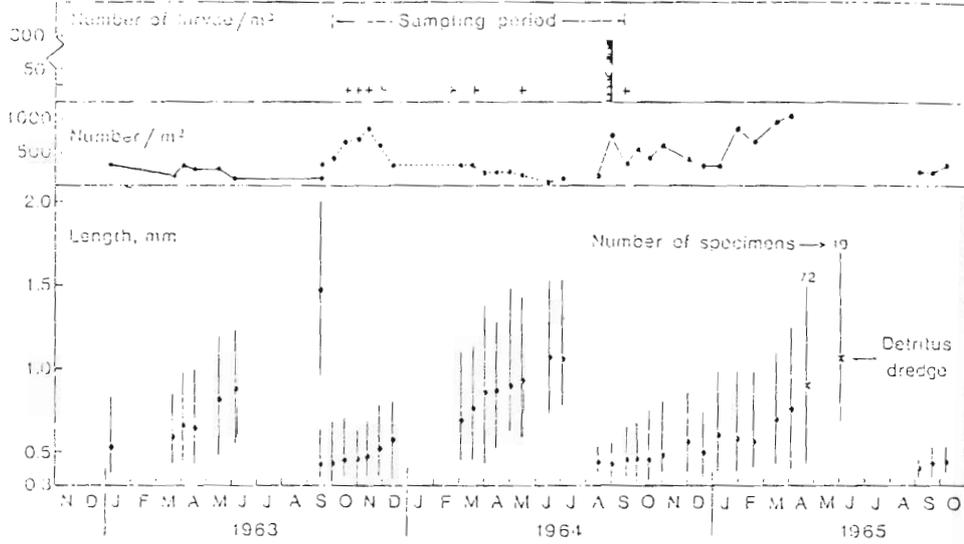
Cycle reproducteur :

La gonade se différencie au printemps qui suit la naissance, soit pour une longueur de 7 mm. On trouve des individus matures pendant au moins 8 mois de l'année (Dewarumez, 1979 ; Bachelet & Cornet, 1981). La ponte débute dès que les individus sont matures, et continue à peu près jusqu'à la fin de l'année. Toutefois, Nott (1980) souligne que la période de maturité dépend de la taille de l'individu, les plus grands (> 7 mm) ont une période de ponte plus étalée et donc une gamétogénèse continue.

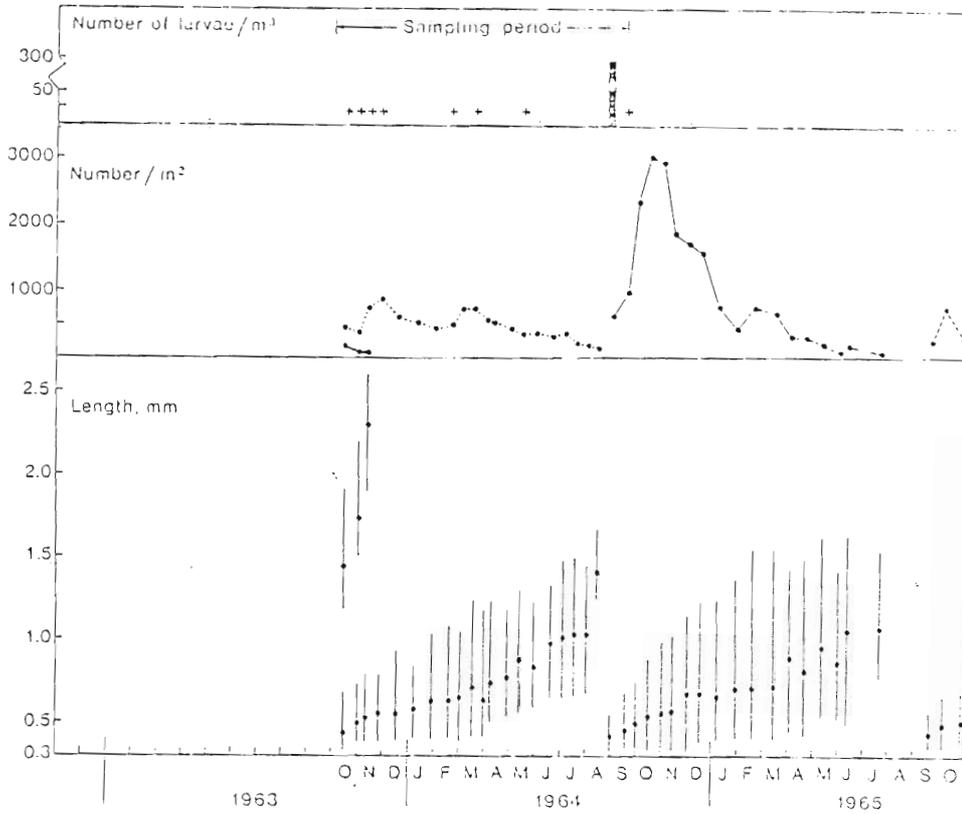
L'apparition des premiers individus matures se fait en février à Dunkerque (Dewarumez, 1979), la ponte étant réellement déclenchée en mai pour s'étaler jusqu'en août. En septembre, 90 % des individus ont pondu (fig. 10).

En Angleterre, les individus sont matures entre juin et septembre (Nott, 1980). Bachelet (1981) note qu'à Arcachon, en 1978, année de températures estivales élevées, deux périodes de pontes ont dû se produire, l'une au printemps, l'autre en fin d'automne.

L'apparition des larves d'*Abra alba* dans les prélèvements de plancton à été soulignée par les auteurs nordiques, cités par Nott (1980) qui en trouvent quasiment tout au long de l'année. Le maximum ayant été observé à la fin de l'été 1964 avec 294 larves par m³ (Fosshagen, 1965, cité par Muus, 1973).



Abra alba, 18 m.



Abra alba, 27 m.

Upper part: Number of larvae found in bimonthly plankton samples in October 1963-September 1964 (no samples in Dec. 1963) by Fosslagen (1965). A cross indicates less than 10 larvae per m³. Hatched bars show periods of the year in which larvae have been found by earlier investigators. Middle part: Number of specimens per m² in bottom for each year-class. Lower part: Mean length and size variation for each year-class.

Fig. 11 : Evolution larvaire d'*Abra alba* à deux profondeurs.

Pour préciser l'évolution larvaire, des pontes artificielles ont été essayées par Labour (1938), Dewarumez (1979) et Nott (1980) qui réussit un élevage assez long à 17°C, et obtient la chronologie suivante :

- t + 24 h : larve trochophore
- t + 48 h : larve véligère
- t + 3 j : diamètre 81 microns
- t + 10 j : longueur 120 microns
- t + 4 semaines : métamorphose, longueur 200 microns
- t + 6 semaines : longueur 250 - 300 microns.

En citant plusieurs auteurs anglais, Nott (1980) relève que l'apparition des juvéniles sur le fond s'étale du printemps à l'été, alors que Muus (1973) au Danemark note que le recrutement principal varie, suivant les années, de la mi-août à la mi-octobre (fig. 11).

Dans le milieu naturel, la taille à la métamorphose serait de 300 - 320 microns (Kändler, 1926 in Nott, 1980) et de 300 à 600 microns (moyenne 400 microns (Muus, 1973).

La densité de juvéniles récoltés sur le fond n'est pas forcément en rapport avec la densité d'adultes ; ainsi Muus (1973), pour 3000 juvéniles par mètre carré, ne compte que 2 adultes.

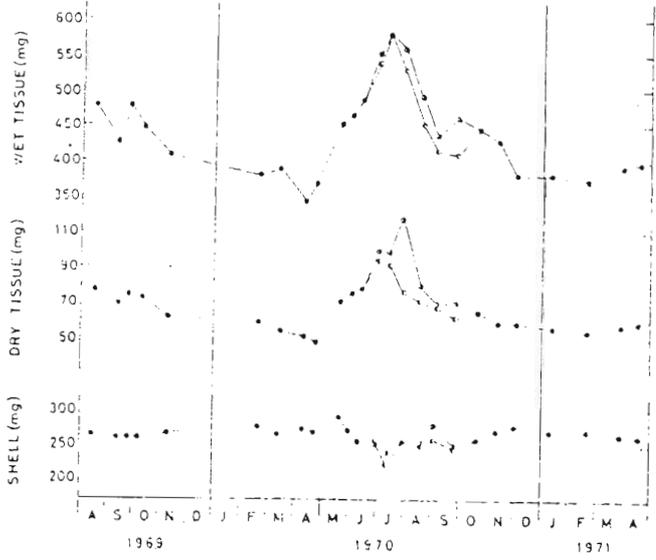
Castration parasitaire :

Dewarumez (1979) remarque que les gonades de certaines femelles sont parasitées par un trematode, qui, même s'il n'occupe pas tous les follicules, provoque la régression de l'ensemble de la gonade, l'évolution aboutissant à la formation de cercaires au sein des acinis.

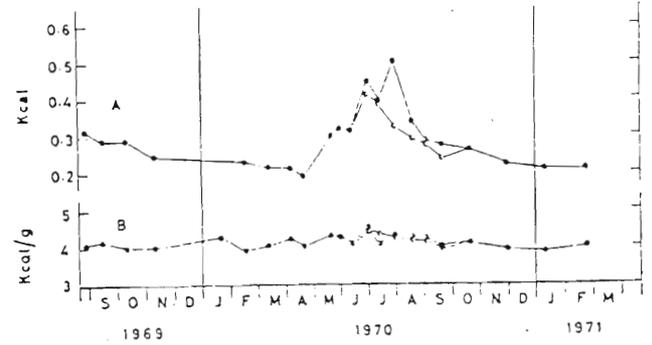
Nott (1980) remarque que les cercaires des Trematodes s'étendent également dans la glande digestive. L'analyse biochimique de la parasitose est réalisée en 1982 par Johnston et ses collaborateurs.

Evolution pondérale et biochimique :

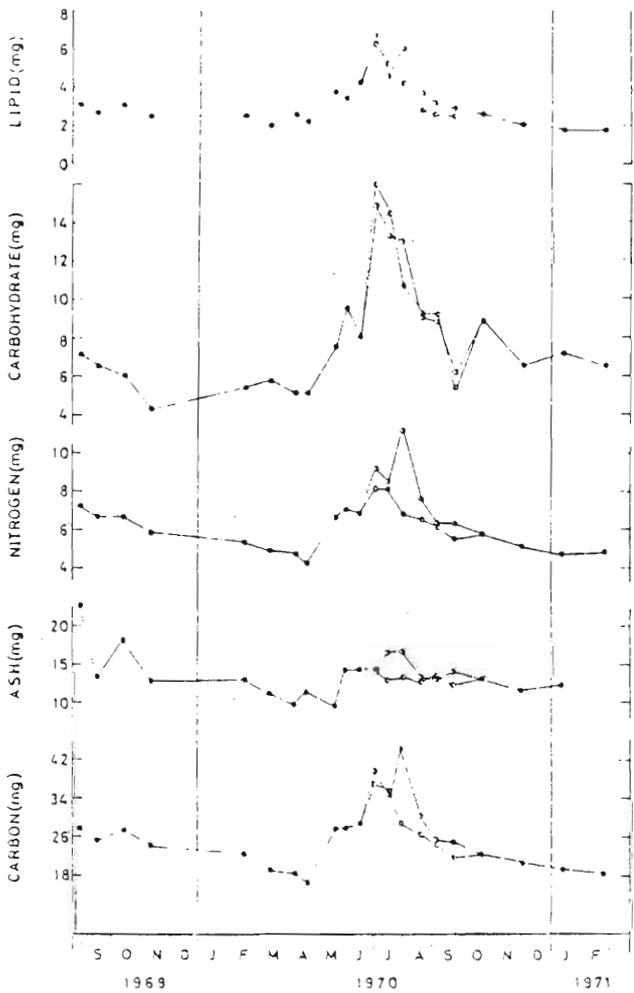
Ansell (1974) a étudié les variations saisonnières de la composition biochimique d'*Abra alba* dans l'estuaire de la Clyde (80 m de profondeur). Les individus récoltés sont âgés, donc matures, mais à croissance négligeable.



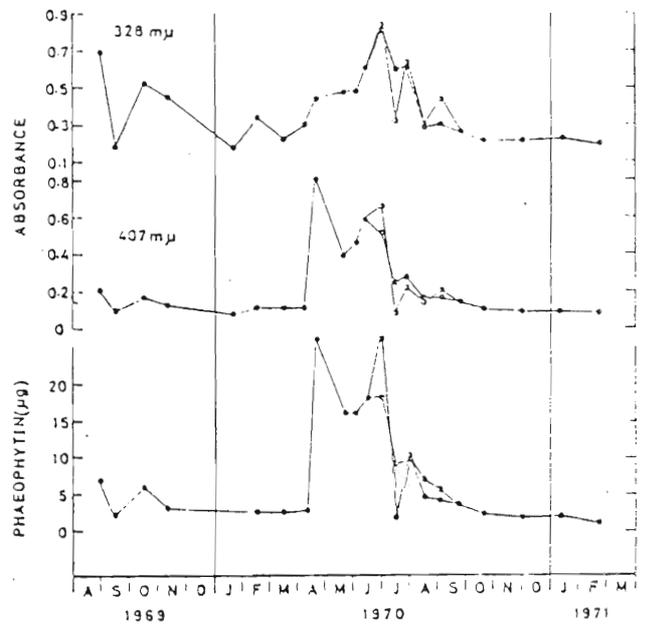
1. *Abra alba*. Changes in tissue wet weight, tissue dry weight, and shell weight of a standard specimen after drying at 85 °C. (○): male; (□): female; (△): sex not determined.



Abra alba. Changes in (A) calorific content of a standard specimen, (B) calorific content of tissues. Symbols as in Fig. 1



Abra alba. Changes in biochemical composition of a standard specimen. Symbols as in Fig. 1



Abra alba. Changes in pigment content of tissues and in pigment content of a standard specimen. Above: specific absorption at 407 nm (phaeophytin) and 328 nm; below: phaeophytin content of a standard specimen based on measurements of ultraviolet fluorescence of phaeophytin in acetone extracts of tissues. Symbols as in Fig. 1

a) Pondéralement, la coquille ne montre pas d'évolution annuelle par contre, le poids de chair augmente rapidement de mai à juillet lors de la prolifération du tissu gonadique (l'accroissement est de l'ordre de 88 à 104 % du poids sec). La ponte en juillet se traduit par une chute brutale de poids, suivie d'une décroissance lente jusqu'en mars, due à l'utilisation des réserves.

b) Le changement de composition biochimique et du contenu calorifique (fig. 12) reflètent l'évolution pondérale : carbohydrates, azote et lipides déclinent pendant l'hiver et atteignent des valeurs maxima juste avant la ponte.

La concentration de phaeopigments contenus dans les tissus montre également un cycle saisonnier suggérant des variations d'activité de nutrition. La première période d'accroissement pondéral coïncide avec le maximum printanier de phytoplancton, et qui se traduit par une augmentation rapide du taux de phaeophytine dans les tissus.

Cette augmentation printanière est suivie par une courte période pendant laquelle le taux de phaeophytine chute, indiquant une diminution ou un changement de régime alimentaire.

Un second pic de phaeophytine apparaît fin juin en même temps qu'une augmentation importante du poids, due à l'évolution de la gonade.

Sitôt la ponte, le taux de carbohydrate chute rapidement, et après un pic en septembre, l'animal vit de ses réserves.

L'aptitude à refaire des réserves reflète un niveau d'activité plus élevé et un métabolisme plus rapide que chez *Tellina tenuis* qui montre la même succession d'événements (Ansell, 1974).

Croissance :

Allométrie hauteur - longueur :

$$H = 0.667 L^{1.006} \quad (\text{Dewarumez, 1979}). \quad \text{A GRAVELINES}$$

Avec $r = 0.996$, la pente n'est pas significativement différente de 1, toutefois, il y a allométrie minorante jusqu'à une longueur de 7 mm, pendant laquelle la longueur croît plus rapidement que la hauteur, le rapport s'inversant au-delà.

Allométrie taille-poids sec : W en g ; L en mm.

$$W = 0.003 L^{3.365} \text{ (Dewarumez, 1979).}$$

$$W = 0.007 L^{2.91682} \text{ (Hily, 1976).}$$

$$W = 2.3 \cdot 10^{-5} L^{2.535} \text{ (Menesguen, 1980).}$$

$$W = 3 \cdot 10^{-5} L^3 \text{ (Ford, 1925).}$$

Croissance linéaire :

Dans leur étude détaillée de la croissance d'*Abra alba* dans la zone sud-gascogne, Bachelet et Cornet (1981) font le point des divers travaux sur ce sujet:

Problème des stries hivernales :

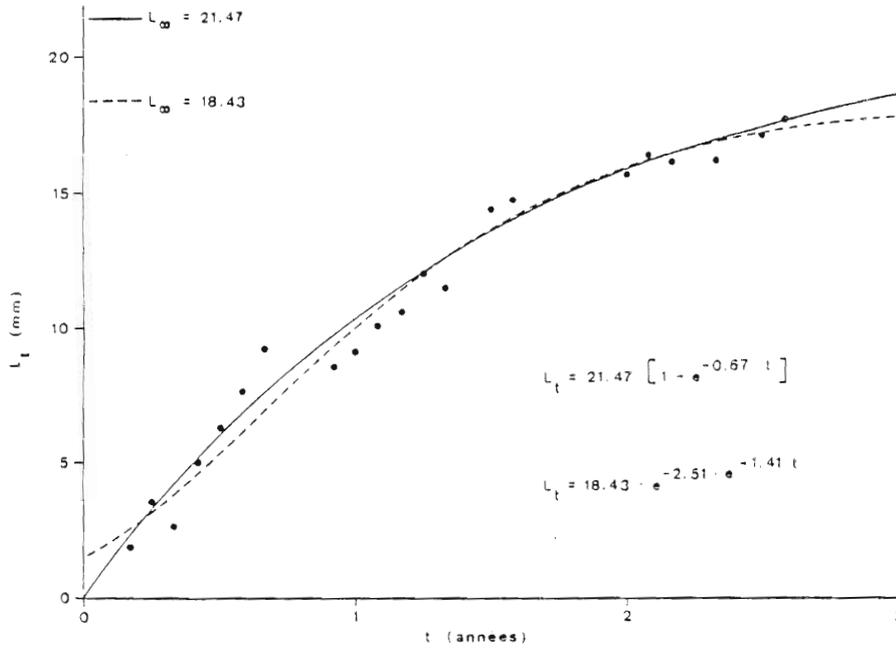
L'usage des stries apparentes sur la coquille comme indicateur d'âge a été utilisé par Ansell (1974), Stephen (1932), Ford (1925), qui ont proposé une croissance théorique basée sur cette méthode. Dewarumez (1979) ayant vérifié pour les individus de Gravelines que ces stries étaient bien des ralentissements de croissance hivernale, a également construit une telle courbe.

Il faut pourtant apporter beaucoup de prudence à l'interprétation de ces stries comme le souligne Warwick et George (1980) puisque les individus de certaines cohortes peuvent marquer plusieurs stries par an (Bachelet et Cornet, 1981 ; Boysen-Jensen, 1919, cité par Ford, 1925). La périodicité d'apparition n'est pas régulière.

"Leur élaboration semble, soit le reflet d'un stress physiologique lié à une perturbation importante des conditions du milieu (forte turbidité liée à des dragages par exemple) ou à la ponte (stries estivales), soit la conséquence de la maturation des produits sexuels ou d'un choc thermique (stries hivernales)" (Bachelet et Cornet, 1981).

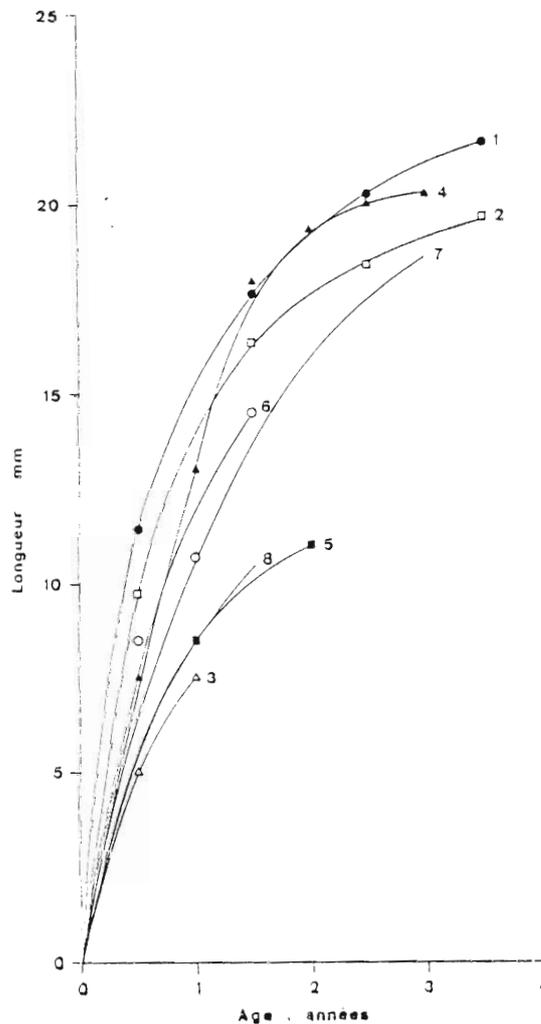
Il peut donc y avoir là une importante source d'erreur dans l'âge des individus.

Une deuxième source d'erreur, par lecture des stries, vient du fait que la croissance juvénile est mal connue. Le seul travail de référence étant celui de Muus (1973) au Danemark (fig. 11). Cet auteur observe l'apparition des larves en été, avec une longueur à la métamorphose de 0.3 à 0.6 mm. Cette



□ — Courbes de croissance théorique d'*Abra alba* selon les modèles de VON BERTALANFFY (trait plein) et de GOMPERTZ (pointillés). Les points sont les longueurs observées. Dans l'équation de VON BERTALANFFY, t est pris égal à $(T - 0.25)$ années, en supposant comme date de naissance moyenne le 1^{er} avril.

BACHELET et
CORNET (1981)



b — Courbes de croissance d'*Abra alba* dans différentes zones géographiques : 1, Estuaire de la Clyde, Ecosse (ANSELL, 1974); 2, Loch Striven, Ecosse (STEPHEN, 1932); 3, Baie de Kiel, Allemagne (BRUNSWIG et al., 1976); 4, Gravelines, Mer du Nord (DEWARUMEZ, 1979); 5, Bigbury Bay, Angleterre (FORD, 1925); 6, Baie de Morlaix, Bretagne (DAUVIN, 1979); 7, Cordouan; 8, Bassin d'Arcachon.

longueur évolue peu pendant tout l'hiver, et ne redémarre rapidement qu'au printemps suivant pour atteindre en septembre - octobre, c'est-à-dire un an après la ponte, des valeurs comprises entre 1 et 2 mm, selon la profondeur, la moyenne étant comprise entre 1 et 1.5 mm. Cette croissance très lente semble un "résultat extrêmement surprenant" à Bachelet & Cornet (1981) qui l'attribuent à la faible température de l'eau, et pensent que ce n'est pas le cas en France où cette croissance serait réalisée sitôt la ponte.

Mais aucune vérification ne semble avoir été faite, et toutes les courbes de croissance s'établissent comme si, durant la première année, l'animal passait de 0.4 mm à 10 mm environ. Il y a là une lacune importante à combler.

La courbe de croissance théorique proposée par Bachelet et Cornet (1981) d'après le modèle de von Bertalanffy (fig. 13a) nous donne les longueurs suivantes (avec la réserve mentionnée ci-dessus, concernant la première année) :

- 1 an = 10.48 mm
- 2 ans = 15.85 mm
- 3 ans = 18.59 mm.

Ces mêmes auteurs ont comparé l'ensemble des données de la littérature concernant la croissance d'*Abra alba* (fig. 13b).

Si les valeurs de L_{∞} avoisinent 20 mm, la longévité varie dans une proportion allant de 1 à 3.

Auteurs	L_{∞}	Longévité	Lieux
Muus, 1973	25 mm	-	Danemark
Teeble, 1966 in Nott, 1980	25 mm	-	Angleterre
Ansell, 1974	25 mm	4 ans	Ecosse
Menesguen, 1980	> 20 mm	14 mois	Concarneau
Hily, 1976	-	2 ans	Charentes
Bachelet & coll., 1981	21.47	1-2 ans	Sud-Gascogne
Dewarumez & coll., 1976	20.2	34 mois	Dunkerque

Variations de croissance :

En 1925, Ford a mis en évidence les variations de croissance suivant la densité de la population. Des individus étroitement serrés, ayant une croissance une fois et demie plus lente que des individus moins denses.

Nous avons vu (fig. 11) que cette croissance pouvait varier avec la profondeur (Muus, 1973).

Production :

Les densités d'*Abra alba* étant très variables selon les points de prélèvements, les chiffres de production proposés sont donc très différents d'un auteur à l'autre. A titre indicatif, nous citerons quelques résultats :

	Biomasse g/m ²	Production g/m ² /an	P/B
Warwick & George, 1980 (Estuaire de la Clyde, G.B.)	0.302	0.408	1.35
Menesguen, 1980 (Baie de Concarneau)	0.058	0.205	3.5
	0.505	1.674	3.3
	0.800	3.177	4.0
	0.047	0.286	6.4

IV. ECOLOGIE.

Facteurs du milieu :

Température :

La température joue un rôle important dans la maturation des gonades et dans le déclenchement de la ponte, qui se fait à Dunkerque à partir de 10°C (Dewarumez, 1979), mais la rareté des informations sur le milieu, ne permet pas d'établir des relations extrapolables sur toutes les zones d'étude, concernant la température, la reproduction et la distribution de l'espèce (Nott, 1980).

La croissance des juvéniles semble bien corrélée avec la température selon Muus (1973).

Substrat :

Il ne semble pas que la nature du substrat soit un facteur limitant, l'espèce étant relativement tolérante, par contre la quantité de matière organique qu'il contient joue un rôle très important dans sa répartition.

Le choix du substrat lors de l'installation sur le fond est mis en évidence par Muus (1973).

Relation interspécifique :

Les travaux d'Eagle (1973 - 1975) soulignent l'importance du remaniement sédimentaire des populations d'*Abra alba* qui, par leur mode de nutrition déstabilisent le sédiment en prélevant les particules fines qui assurent la cohésion.

Cette déstabilisation fait qu'à la première tempête, la population est dispersée, mais il semble qu'*Abra alba*, *Lanice conchilega* et *Pectinaria Koreni* soient capables de recoloniser très rapidement une zone. Une seule cohorte peut à elle seule occuper un nouveau territoire grâce au taux élevé de reproduction.

Quand une population d'*Abra alba* domine, elle empêche, par son mode de nutrition, l'installation d'une autre cohorte, les larves étant avalées rapidement.

Si la mortalité larvaire d'*Abra alba* est très importante par autotrophisme (Nott, 1980), cette espèce pond un nombre d'oeufs suffisant pour assurer le remplacement d'une cohorte disparue. De plus, la période de reproduction est suffisamment longue pour accroître les chances d'un recrutement.

Prédation :

"Cette espèce joue un rôle non négligeable dans la nutrition des poissons démersaux (BLEGVAD, 1917 ; Ford, 1925 ; Sorbe, 1972 ; cités par Bachelet et Cornet, 1981), les poissons plats (plies, soles) broutant les longs siphons inhalants allongés sur le sédiment. Les individus peuvent être absorbés en entier et facilement digérés, vu la minceur de leur coquille (Menesguen, 1980 ; Arntz et Brunswig, 1975).

Peuplement à *Abra alba* :

La densité d'*Abra alba* en certains milieux et la constance des espèces accompagnatrices ont fait définir une communauté de peuplement à *Abra alba*. "Parmi toutes les espèces, *Abra alba*, *Cultellus pellucidus* et *Corbula gibba* participent à la définition de la "Syndosmia alba community" de Petersen, redécrite par Thorson" (Cabioch, 1968).

En baie de Seine, Gentil (1976) compte 58 espèces constituant la base spécifique pour la description de ce peuplement et présentes dans plus de

13 % des prélèvements. "Le nombre d'espèces exclusives constantes indique une unité cenotique bien caractérisée, l'endofaune est mieux représentée que l'épifaune, avec une prépondérance des polychètes sur les autres groupes zoologiques".

Dans le golfe normano-breton, Retière (1979) distingue plusieurs facies dans ce peuplement :

		Biomasse	
		Faible (2.6 g)	Forte (13.5 - 15 g)
Densité	Forte	Facies à <i>Abra alba</i> , <i>Macoma balthica</i> .	Facies à <i>Stenelais boa</i> , <i>Nucula nucleus</i> , <i>Gibula magus</i> .
	Faible	Facies à <i>Hyalinoecia bilineata</i> , <i>Tellina fabula</i> , <i>Spisula subtruncata</i> .	Facies à <i>Stenelais boa</i> , <i>Nucula hanleyi</i> , <i>Ampharete grubei</i> .

"Ce sont essentiellement les lamelibranches : *Nucula nucleus*, *Cardium scabrum*, *Tapes rhomboïdes* et le décapode *Upogebia deltaura* qui sont responsables des biomasses élevées" (Rétière, 1979).

Dans la baie de Swansea, Warwick et George calculent une biomasse moyenne annuelle de 11.1 g/m² pour une production annuelle de 14.2 g/m² soit un P/B = 1.28 g.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

(170 articles recensés)

- AABEL, J.P., 1983. Morphology and function in post-metamorphal *Abra alba* (Bivalvia, Tellinacea).
Sarsia, 68, p. 213-219.
- ANSELL, A.D., 1974. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Abra alba* from the Clyde Sea Area.
Marine Biology, 25, p. 13-20.
- ARNTZ, W.E. & D. BRUNSWIG, 1975. An approach to estimating the production of macrobenthos and demersal fish in a western Baltic *Abra alba* community.
Merentutkimuslait. Gulk. / Mavsforskninginst Skv, n° 239, p. 195-205.
- BACHELET, G. & M. CORNET, 1981. Données sur le cycle biologique d'*Abra alba* (mollusque bivalve) dans la zone sud-Gascogne.
Annales de l'Institut Océanographique, T. 57, fasc. 2, 111-123.
- BUCHANAN, J.B., P.F. KINGSTON & M. SHEADER, 1974. Long term population trends of the benthic macrofauna in the offshore mud of the northumberland coast.
J. mar. biol. Ass. U.K., 54, 785-795.
- CABIOCH, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale.
Cahiers de Biologie Marine, T. 9, n° 5, p. 493-711.
- DENIS, P., 1981. Croissance linéaire pondérale et période de reproduction de *Abra ovala*, mollusque pelecypode, dans la partie orientale du golfe du Morbihan.
Cahiers de Biologie Marine, T. 22, p. 1-9.
- DEWARUMEZ, J.M., F. SMIGIELSKI & A. RICHARD, 1976. *Abra alba* (mollusque lamellibranche), sa localisation en zone littorale de la Mer du Nord.
Haliotis, 7, p. 13-19.
- DEWARUMEZ, J.M., 1979. Etude biologique d'*Abra alba* (Wood) (mollusque lamellibranche) du littoral de la Mer du Nord.
Thèse 3e cycle, Lille, 139 p.
- EAGLE, R.A., 1973. Benthic studies in the South East of Liverpool Bay.
Estuarine and Coastal Marine Science, 1, 285-299.
- EAGLE, R.A., 1975. Natural fluctuations in a soft bottom benthic community.
J. M. B. A. 55 (4), 15 p.
- FORD, E., 1925. On the growth of some lamellibranchs in relation to the food supply of fishes.
J. M. B. A., T. 13, n° 3, 531-562.
- GENTIL, F., 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine.
Thèse 3e cycle, Paris VI, 110 p.
- GUILLAUMONT B. & HAMON D., 1983. in Etude écologique du site de Penly.
Etude de projet 1ere année, Chap. VII, Benthos. CNEOX/ELGMM, 276 p.

- GLEMAREC, M., 1964. Le genre *Abra* sur les côtes atlantiques de Bretagne. Systématique et écologie.
Journal de Conchycologie, T. 14, p. 15-29.
- HOLME, N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel.
J. M. B. A., U.K., 46, p. 401-493.
- HUGHES, T.G., 1973. Deposit feeding in *Abra tenuis* (Bivalvia, Tellinacea).
J. Zool., London, 171, p. 499-512.
- HUGHES, T.G., 1975. The sorting of food particles by *Abra* sp. (Bivalvia, Tellinacea).
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., vol. 20, p. 137-156.
- JOHNSTON, B.R., D.W. HALTON & M.N. MOORE. *Bucephaloïdes gracilescens* : a quantitative study of the lysosome cellular stress response induced by the sporocyst and developing cercariae within the white furrow shell *Abra alba*.
Parasitenkd, vol. 67, n° 1, p. 31-36.
- LANDE, E., 1975. The distribution of pelecypods in Borgenfjorden North-Trøndelag Norway.
Norw. J. Zool., 23, p. 55-66.
- LEBOUR, M.V., 1938. Notes on the breeding of some lamellibranchs from Plymouth and their larvae.
J. M. B. A., U.K., 23 (1), 119-144.
- MENESGUEN, A., 1980. La macrofaune benthique de la baie de Concarneau. Peuplements, dynamique de populations. Prédation exercée par les poissons. Thèse 3e cycle, Brest, n° 118, 123 p.
- MJUS, K., 1973. Settling, growth and mortality of young bivalves in the Oresund.
Ophelia, 12, p. 79-116.
- NOTT, P.L., 1980. Reproduction in *Abra alba* (Wood) and *Abra tenuis* (Montagu) (Tellinacea scrobiculariidae).
J. mar. biol. Ass. U.K., 60, p. 465-479.
- ORMIERES, R., V. SPRAGUE & P. BARTOLI, 1973. Light and electron microscope study of a new species of Urosporidium (Haphosporida). Hyperparasite of Nematode sporocyst in the clam *Abra ovata*.
Journal of Invertebrate pathology, vol. 21, n° 1, p. 71-86.
- PANETTA, P., 1975. *Abra longicallus* (Scacchi, 1836), specie caratteristica delle melbe epibatiali.
Oebalia, 1 (1), p. 65-92.
- PETERSEN, C.G.J., 1913. Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography.
Rep. Dan. Biol. Stn., 21, p. 3-68.
- PETERSEN, G.H., 1977. The density biomass and origin of the bivalves of the central North Sea.
Meddr. Danm. Fisk. og Havunders., vol. 7, p. 221-273.

- RETIERE, C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques dans le golfe normanno-breton.
Thèse, Rennes, 370 p.
- STEPHEN, A.C., 1932. Notes on the biology of some lamellibranchs in the Clyde area.
Journal of the marine biological Association, T. 18, p. 51-68.
- TEEBLE, N., 1966. British Bivalve Seashells. Trustees of the British Museum.
H.M.S.O., Edimburg, 212 p.
- WARWICK, R.M. & J.R. DAVIES, 1977. The distribution of sublittoral macrofauna communities in the Bristol Channel in relation to the substrate.
Estuarine and Coastal Marine Science, n° 5, 267-288.
- WARWICK, R.M. & C.L. GEORGES, 1980. Annual macrofauna production in an *Abra* community. Industrialised embayments and their environmental problems. A case study of Swansea Bay.
Collins edit., Pergamon Press, p. 517-538.
- YONGE, C.M., 1949. On the structure and adaptations of the Tellinacea deposit feeding Eulamellibranchia.
Phil. Trans. R. Soc., London, Serie B, vol. 234, p. 29-76.

SPISULA OVALIS

I. SYSTEMATIQUE.

Nous retiendrons ici la classification proposée par Grassé dans son traité de zoologie (1960).

Ordre de mollusques bivalves Eulamellibranches :

Filaments branchiaux réfléchis à jonctions interfilamentaires non ciliaires mais tissulaires.

Sous-ordre des Adapedonta (Thiele, 1935) :

Charnière très variable à plateau cardinal souvent indistinct avec ou sans dents.

Superfamille des Mactroidea (Bronn, 1824) :

Coquille équivalve, ovale ou subtrigone à sommets prosogyres ou opistogyres, plus ou moins baillante, à surface lisse ou striée concentriquement et parfois radiairement. Ligament externe communiquant souvent avec un résilium logé dans un chondrophore plus ou moins saillant et oblique.

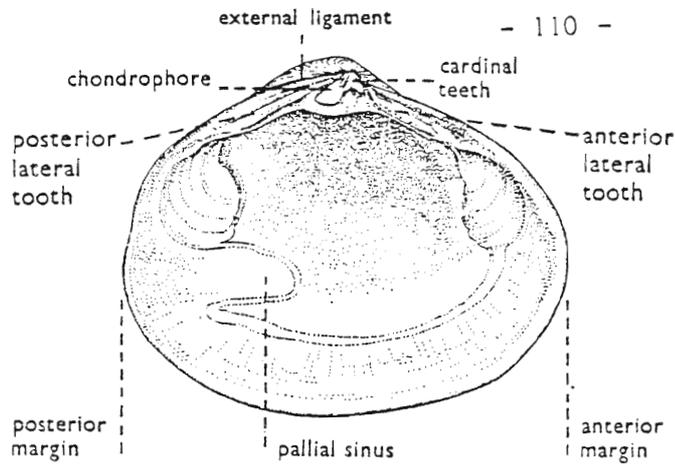
Une seule famille sur nos côtes, celle des Mactridae.

Famille des Mactridae (Bronn, 1824) :

Coquille généralement subéquilatérale, ovale, subtrigone ou transversalement allongée, souvent mince, close ou baillante au moins en arrière. Sommets plus ou moins saillants, prosogyres. Ligament externe, marginal, laissant à son insertion sur chaque valve une cicatrice pouvant être ou non séparée par un septum du chondrophore qui est triangulaire, profond, et loge le résilium. Valve gauche à une dent cardinale bifide en V renversé, et souvent une lamelle accessoire ; valve droite à 2 cardinales convergentes. Il existe presque toujours des dents latérales lamelliformes simples à gauche, et doubles à droite. Sinus palléal plus ou moins profond, largement ouvert. Siphons réunis, manteau plus ou moins largement ouvert, feuillets branchiaux lisses, pied grand, sans byssus.

Sur nos côtes, cette famille est représentée par 3 genres :

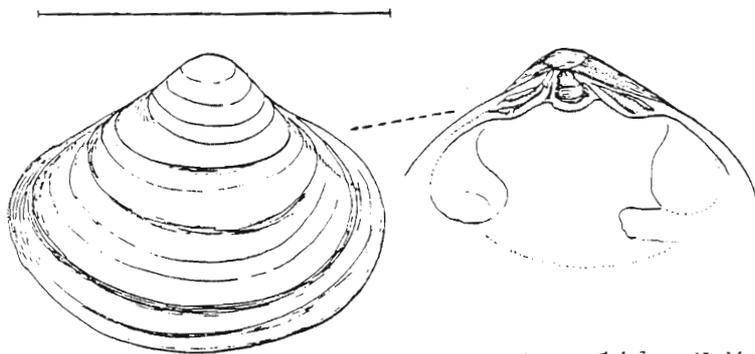
- * *Spisula* (Gray)
- * *Mactra* (Linné)
- * *Lutraria* (Lamarck)



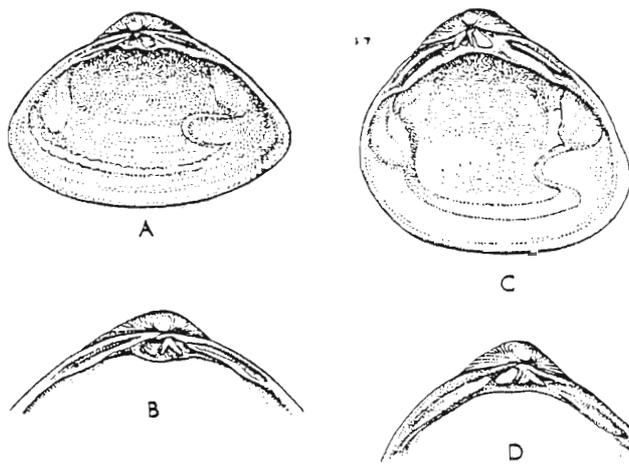
Cette représentation
serait celle d'une *Spisula*
ovalis variété constrict
(GLEMAREC 1968)

Example of the Superfamily Mastracea; *Spisula solida*, view of the inside of the left valve, specimen from Studland Bay, Dorset, real length 1 1/4" (4.44 cms.).

N. TEEBLE (1966) BRITISH BIVALVE SEASHELLS



Spisula solida N. Mac MILLAN (1968) BRITISH SHELLS



N. TEEBLE (1966)
British bivalve Seashells

(a and b) *Spisula elliptica*, (a) view of the inside of the right valve, (b) the hinge line of the left valve, specimen from the Firth of Clyde, real length 1 1/4" (3.17 cms.), (c and d) *Spisula subtruncata*, (c) view of the inside of the right valve, (d) the hinge line of the left valve, specimen from Studland Bay, Dorset, real length 1" (2.54 cms.).

Fig. 1 : Morphologie des 4 espèces de spisules des côtes européennes.

Genre Spisula :

Le genre *Spisula* est connu sur les côtes nord américaines avec *Spisula polynyma* (Stimpson) = "Pinneck clam" que l'on trouve en abondance dans le détroit de Bering et sur les côtes de l'Alaska, et surtout *Spisula solidissima* = "Surf clam" répartie sur la côte est des USA et qui fait l'objet d'une exploitation intensive.

Dans les eaux japonaises on trouve *Spisula sachalinensis* (Schrenck) et *Spisula voyi*.

En Australie, on trouve également le genre *Notospisula trigonella* (Lamarck).

Sur les côtes européennes, le genre *Spisula* est représenté par 4 espèces (fig. 1) :

* *Spisula subtruncata* (da Costa, 1778)

* *Spisula elliptica* (Brown, 1827)

* *Spisula solida* (Linné, 1758)

* *Spisula ovalis* (Sowerby, 1817)

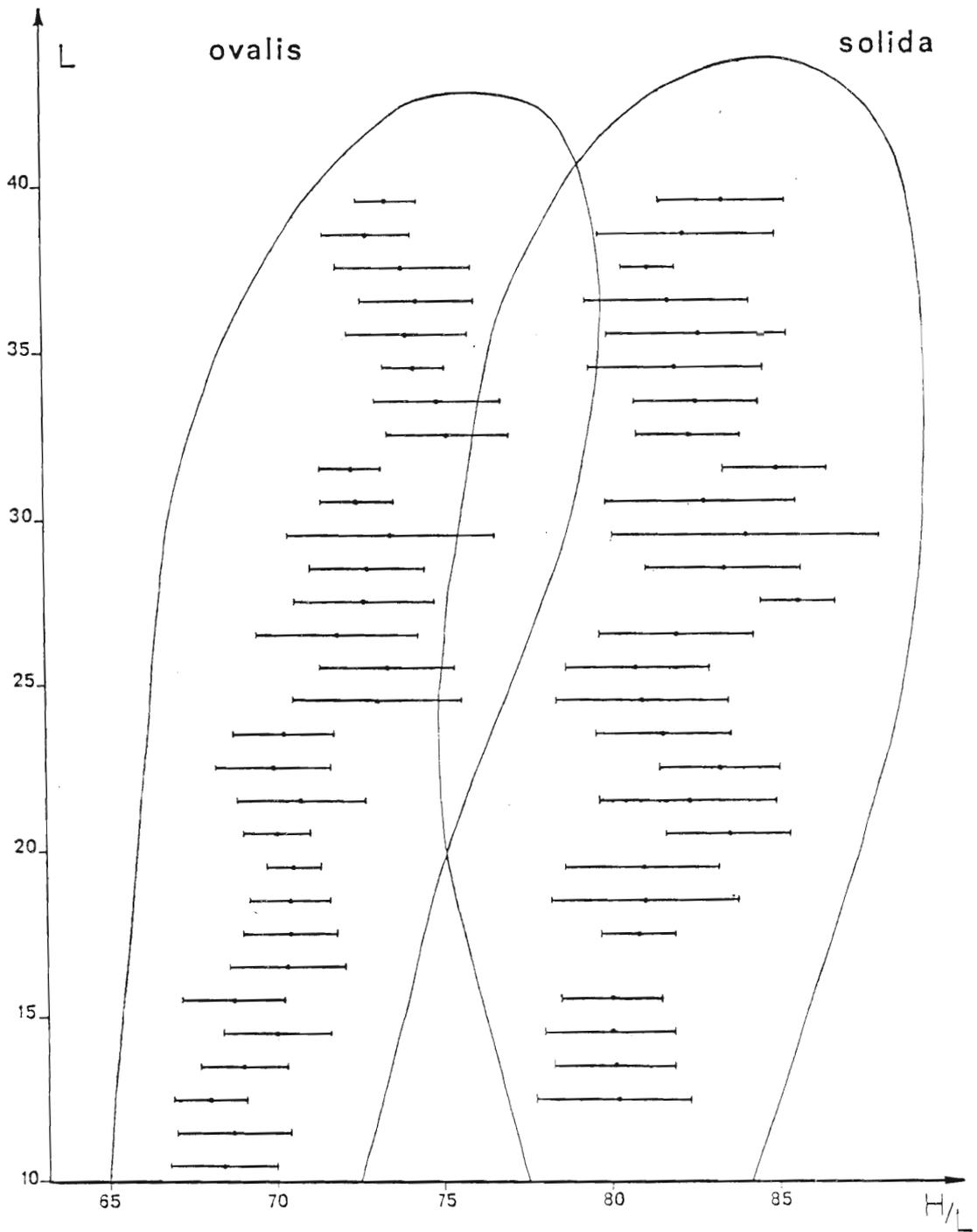
La forme de *S. subtruncata* ainsi que son biotope sablo-vaseux la distingue aisément des autres espèces. *S. elliptica*, de taille plus réduite ($L < 3$ cm) ne présente pas de sillons concentriques réguliers sur les aires dorsales, contrairement aux autres espèces (Glémarec, 1968).

Distinction entre *Spisula solida* et *Spisula ovalis* :

Dans un article publié en 1968, Glémarec rétablit au rang d'espèce *Spisula ovalis*, connue du pliocène anglais, mais longtemps confondue avec *Spisula solida*. Pour faire la distinction, il se base essentiellement sur les critères morphologiques et écologiques, en comparant des *Spisula solida* typiques recueillies sur les plages du Finistère, et des individus recueillis par dragage dans 70 stations du golfe de Gascogne.

Morphologie des coquilles :

- Allongement : seule la forme générale de la coquille, plus allongée chez *Spisula ovalis*, permet une distinction, car les autres caractéristiques (charnière, sillon concentrique, impression palléale) sont identiques. Pour mettre en évidence cette différence d'allongement, l'auteur utilise un indice H/L pour les différentes classes de taille (fig. 2). "Les périmètres



Les valeurs du rapport H/L (en abscisse) en fonction de la longueur L (en ordonnée) délimitent deux périmètres, à gauche celui des *Spisula ovalis*, à droite celui des *Spisula solida*.

Fig 2 : Distinction morphologique de *Spisula ovalis* et *Spisula solida*

GLEMAREC 1968

enfermant les valeurs absolues pour les deux formes s'isolent de façon satisfaisante..., la différence entre les moyennes étant significatives, avec un niveau de probabilité compris entre 4 et 10 % selon les classes de taille choisies".

- Couleur du periostracum : il est roux à brun clair chez *Spisula solida*, gris sale à brun violet chez *S. ovalis*.

- La croissance est plus rapide chez *S. solida*, avec des stries annuelles plus espacées que chez *S. ovalis*, ce qui lui donne un aspect différent.

Données écologiques :

- Bathymétrie : *S. solida* vit en limite supérieure de l'infralittoral, depuis des zones exondables jusqu'à - 5 m de profondeur. *S. ovalis* est une espèce circalittorale côtière vivant de - 5 à - 25 m.

- Granulométrie : *S. solida* vit dans des sables moyens (médiane comprise entre 200 et 700 μ) sans pelites ni graviers. *S. ovalis* vit dans les sables grossiers avec jusqu'à 60 % de gravier, la médiane étant supérieure à 800 μ , jusqu'à 5800 μ .

Dans son article, Glemarec (1968) reprend alors la notion de "groupe *Spisula solida*" de Van Urk (1964) qu'il définit ainsi : "coquille à sillons concentriques régulièrement disposés sur les aires dorsales, dent cardinale bifide de la valve gauche courte".

Chacune des deux espèces *S. solida* et *S. ovalis* possède une variété (au sens de monstruosité) habitant les mêmes biotopes que l'espèce type, et qui s'en distingue par une forme inéquilatérale, la partie postérieure étant tronquée. L'auteur définit donc 4 types d'individus :

* *S. solida* et *S. solida* var. *truncata* (Montagu, 1808)

* *S. ovalis* et *S. ovalis* var. *constricta* (Wood, 1857).

Synonymie de *S. ovalis* (Sowerby, 1817) : *Trigonella gallina* (da Costa, 1778) ; *Mactra dubia* (Sowerby, 1817).

II. MORPHOLOGIE DE SPISULA OVALIS.

En utilisant les travaux de Glemarec (1968) et la description détaillée de Teeble (1966), nous résumerons brièvement la morphologie de *Spisula ovalis*.

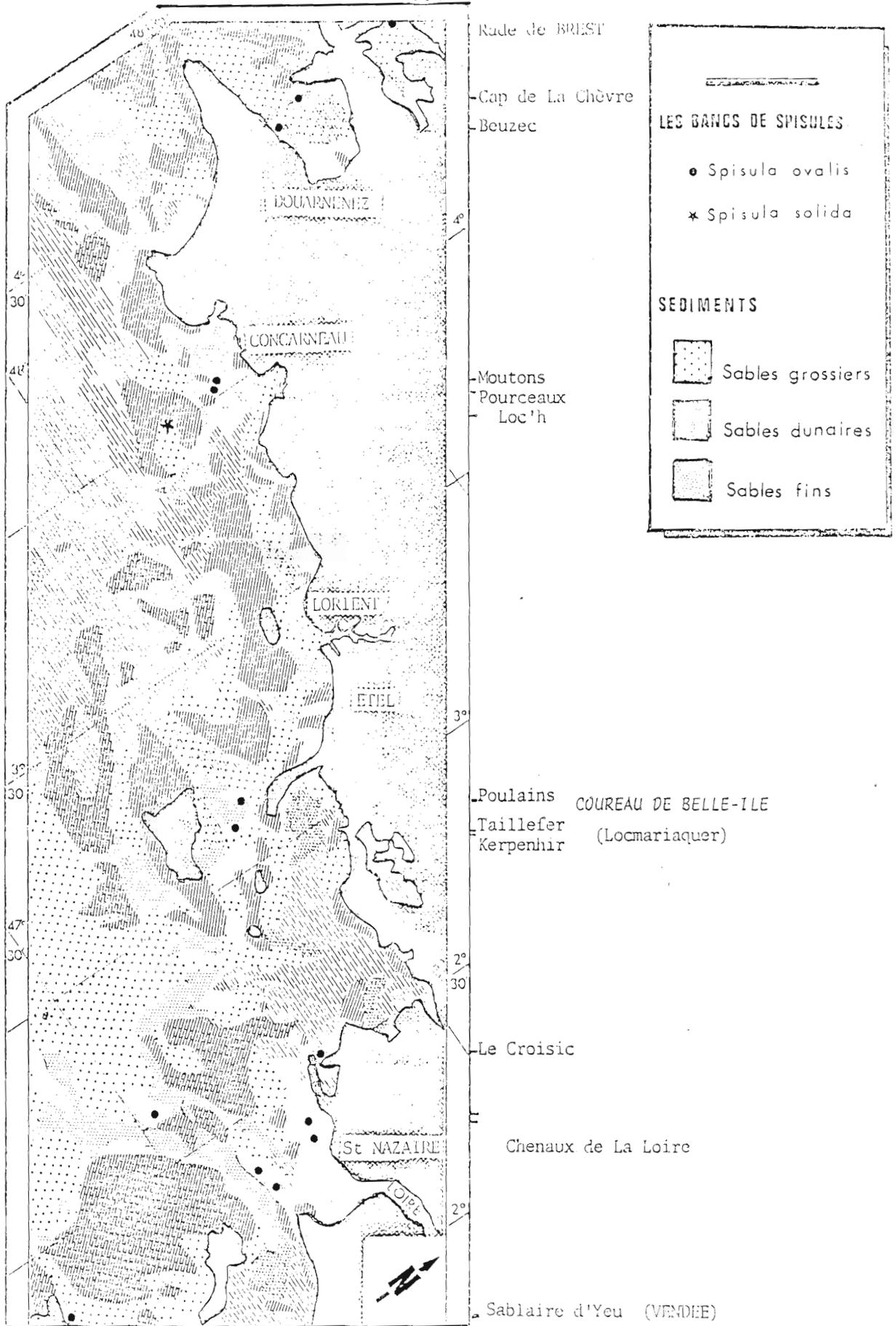
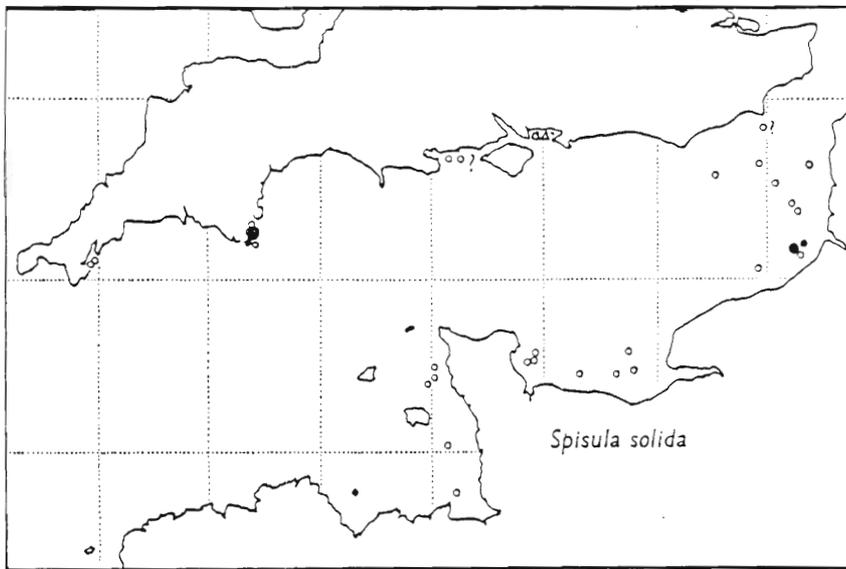
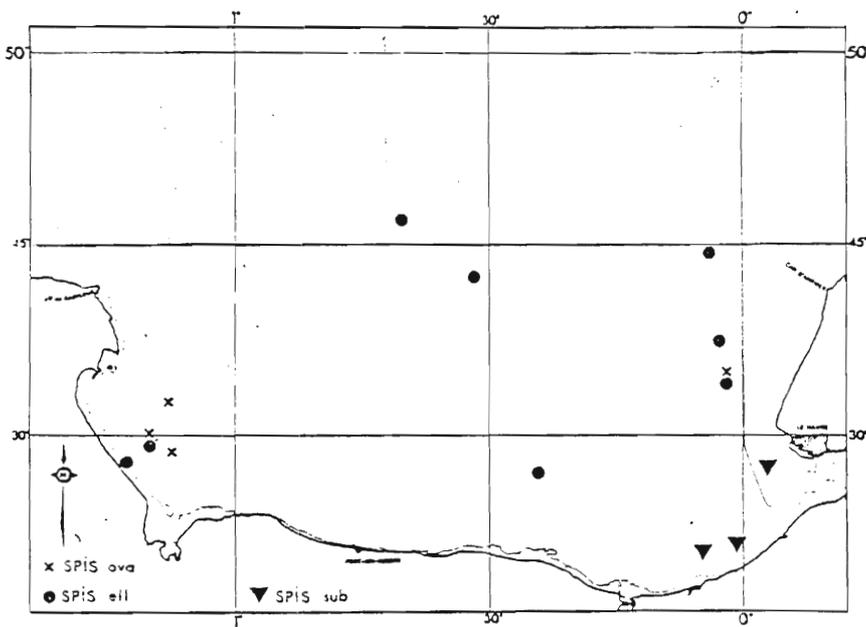


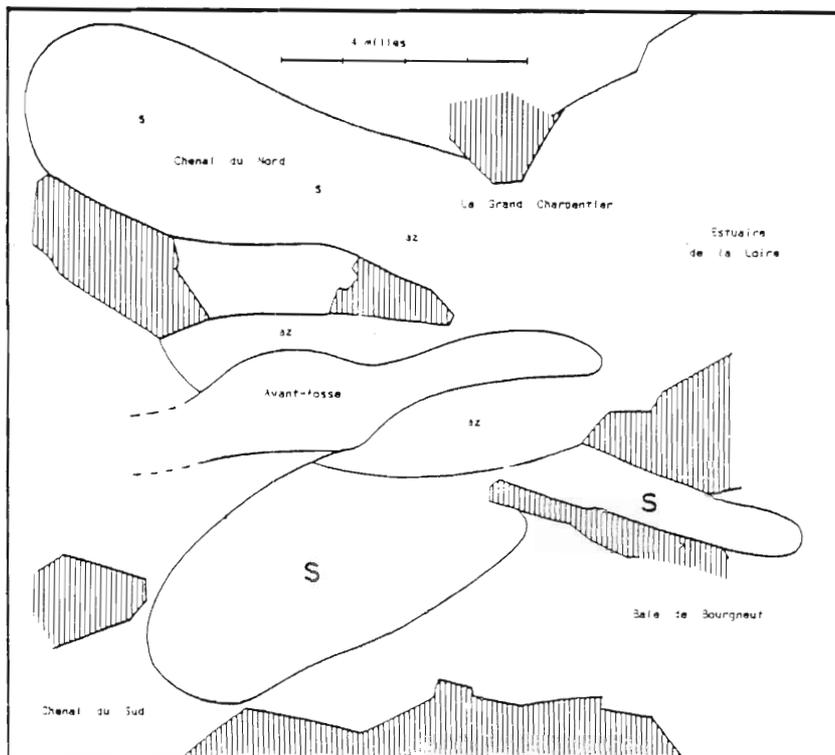
Fig 3 : Distribution géographique de *Spisula ovalis* en Bretagne sud



Distribution en Manche de
Spisula solida



Distribution en baie de Seine
GENTIL 1976



Distribution dans l'estuaire
de la Loire
S = barres de *Spisula ovalis*
GLEMAREC 1969

Fig. 3 suite

Coquille équivalve, presque équilatérale, sommet généralement central, forme triangulaire allongée aux angles arrondis. Longueur maximum légèrement supérieure à 4 cm, couleur d'un blanc jaunâtre. Periostracum gris sale à brun violet. Le ligament extérieur de la charnière est une bande très étroite, la partie intérieure se situe dans un chondrophore large et triangulaire juste en dessus du sommet. De fines structures concentriques correspondent aux arrêts de croissance hivernaux.

La valve droite a deux dents cardinales séparées, ainsi que deux dents latérales antérieures et deux postérieures. La valve gauche a trois dents cardinales, plus une latérale antérieure et une postérieure. Deux des dents cardinales de la valve gauche se rejoignent formant un V inversé, ne dépassant pas en longueur la moitié de la plaque, la 3e dent cardinale se situe devant le chondrophore; elle est souvent cassée car fragile.

Les bords supérieur et inférieur de la valve gauche présentent de petites indentations, ainsi que les bords de la face intérieure de la valve droite.

L'intérieur de la coquille est blanc, le sinus palléal profond atteignant la verticale du chondrophore.

III. DISTRIBUTION.

Distribution géographique (fig. 3) :

Comme *S. solida*, *Spisula ovalis* se répartit du sud de l'Islande et de la Mer de Norvège, à la côte espagnole jusqu'au Maroc. Elle ne semble pas pénétrer en Méditerranée. Les variétés tronquées suivent la même répartition le long des côtes européennes (Glemarec, 1968-1969).

Distribution bathymétrique (fig. 4) :

Spisula ovalis se répartit de - 5 à - 25 m dans le golfe de Gascogne (Glemarec, 1968-1969). Holme (1966) donnant la répartition bathymétrique de ce qu'il croyait être *S. solida* la trouve vivante jusqu'à 35 m en Manche. Jeffreys (1863), cité par Glemarec (1968), la trouve jusqu'à 30 m dans le Dogger Bank, en Mer du Nord.

Selon GLEMAREC (1969) cette espèce est fréquente sur les accumulations dunaires, de même en baie de Seine (Gentil, 1979), elle se rencontre sur les bancs de St-Marcouf et sur ceux situés face au Havre.

Distribution édaphique

Glemarec (1969) définit difficilement le biotope de *S. ovalis*, dans le circalittoral côtier (aspect typique) puisqu'il inclut les sables grossiers et les graviers, la médiane allant de 800 à 5 600 μ . (Chenal au nord des Moutons ainsi que dans le Kanol Moelez, en baie de Concarneau, sur les bancs des Poulains et de Taillefer dans l'estuaire de la Loire, ainsi que les chenaux du nord et du sud de la Loire, le chenal nord de la baie de Bourgneuf ainsi que le banc de la Sablaire à l'Ile d'Yeu). "A ces noyaux très florissants, il faut ajouter des populations plus dispersées de l'infralittoral où apparaît parfois un mélange de *Spisula solida* (anse de Bénodet, baie de Quiberon et rade du Croisic, baie de Bourgneuf)".

En baie de Seine, Gentil (1979) la trouve "exclusive" et "commune" dans les peuplements des sables moyens propres, et constante dans les sables dunaires devant le Havre. Il signale également des peuplements analogues en Manche orientale occupant la majeure partie des bancs situés au large du Boulonnais et bordant la côte entre la Somme et Boulogne, dans les sables roux au large d'Oléron avec des sables coquilliers à *Spisula ovalis*, en Aquitaine où *S. ovalis* se trouve dans un peuplement de sables moyens.

Il distingue des peuplements "analogues" à celui de la baie de Seine tels ceux du golfe normano-breton et de la baie de Douarnenez où se trouve également *S. ovalis*.

Dans le golfe normano-breton, *Spisula ovalis* semble avoir une répartition plus large, puisque Retière (1979) la trouve "constante" dans le peuplement de sédiment fin avec maerl envasé du nord de Chausey ; "commune" dans le sédiment hétérogène envasé de la baie du Mont St-Michel, et "constante" dans les peuplements de sable fin à moyen propre. Elle n'est par contre "qu'occasionnelle" dans les sédiments grossiers et commune dans le facies à *Gibbula magus* et *Nucula nucleus* ainsi que dans le facies d'appauvrissement, sur des bancs pré-littoraux instables. Elle est fréquente également dans tout le facies de maerl. Il semblerait donc que l'éventail des spectres granulométriques soit ici plus large, ce qui pourrait s'expliquer par une forte turbidité.

BANC DE TAILLEFER

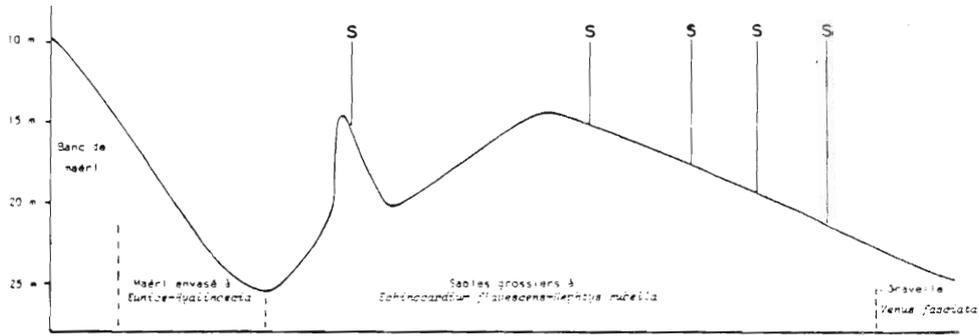


Fig. 4a : Répartition bathymétrique de *S. ovalis* sur le banc de Taillefer (axe NE.Sw) dans l'estuaire de la Loire
GLEMAREC 1969

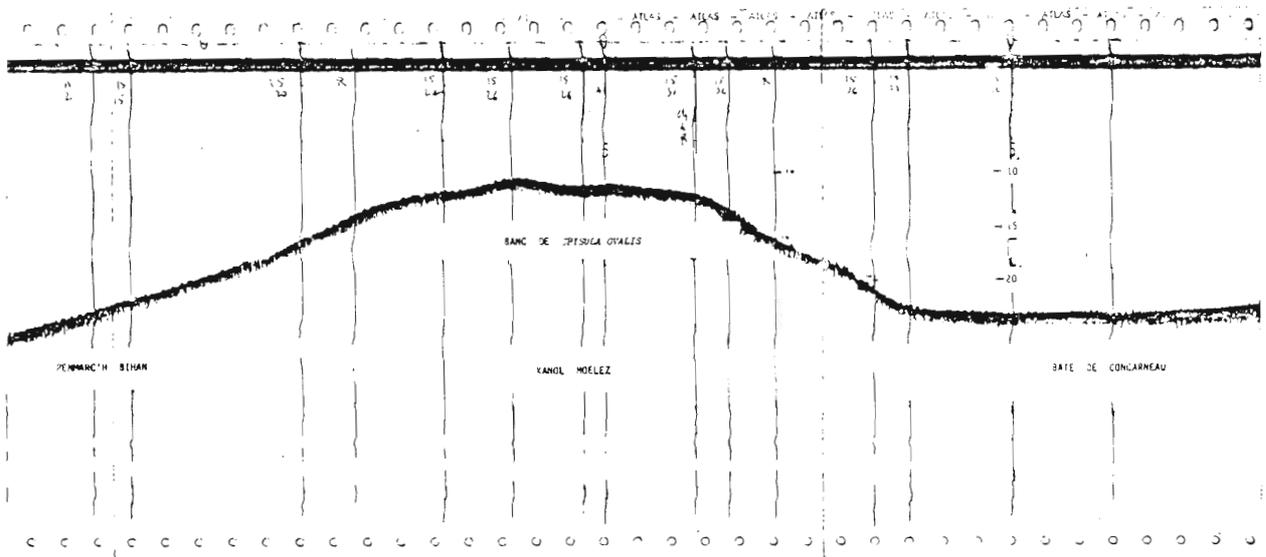


Fig 4 b
Profil de sondage le long du Kanol Moelez. Le Banc de *Spisula ovalis* est localisé au sommet de l'accumulation sédimentaire séparant le Penmarc'h bihan de la baie de Concarneau.

GLEMAREC 1969

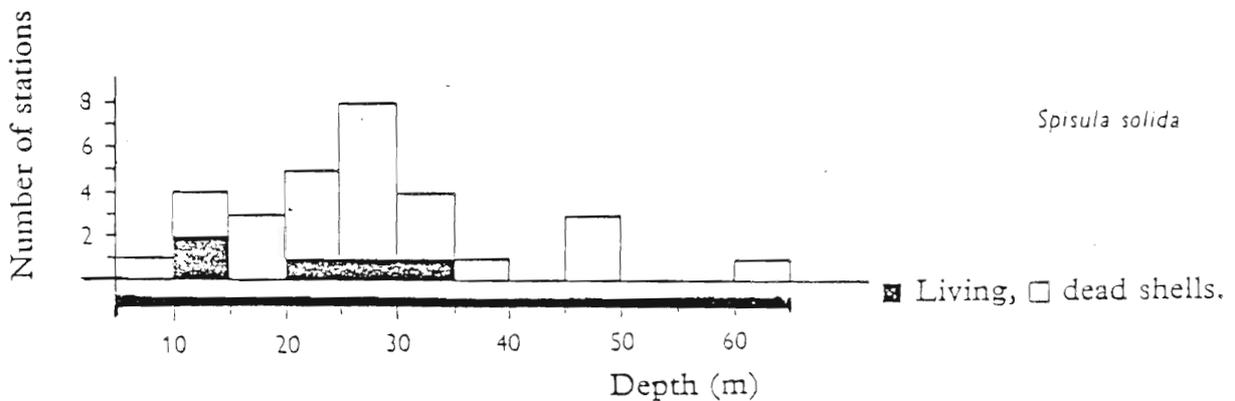


Fig. 4c : Répartition bathymétrique en Manche (HOLME 1966)
Sans doute *S. ovalis* + *S. solida*

Distribution liée à l'hydrodynamisme :

Tous les auteurs s'accordent pour insister sur la liaison étroite existant entre la répartition de *Spisula ovalis* et le fort hydrodynamisme du milieu. Glemarec (1969) remarque que le biotope particulier avec souffle hydrodynamique, n'est réalisé que dans les mers à forts courants (marégraphiques) et à proximité de vasières ou d'estuaires, ceci expliquant pourquoi il a été jusqu'à présent si méconnu. A cet hydrodynamisme important s'ajoute un abondant matériel particulaire.

"*Spisula ovalis* se trouve sur des dunes de sables grossiers où les éléments fins en suspension varient entre 30 et 50 mg/l. A ces pelites, il faut ajouter les sables, parfois jusqu'à 250 mg/l qui mitraillent littéralement les organismes. Ceci est un facteur limitant pour la majorité des espèces tandis que *Spisula ovalis* le supporte bien" (Glemarec, 1969).

Dans le schéma ci-dessous, cet auteur montre l'importance du niveau de turbidité tolérable par *Spisula ovalis*, dans un sédiment relativement propre, quasiment sans pelites.

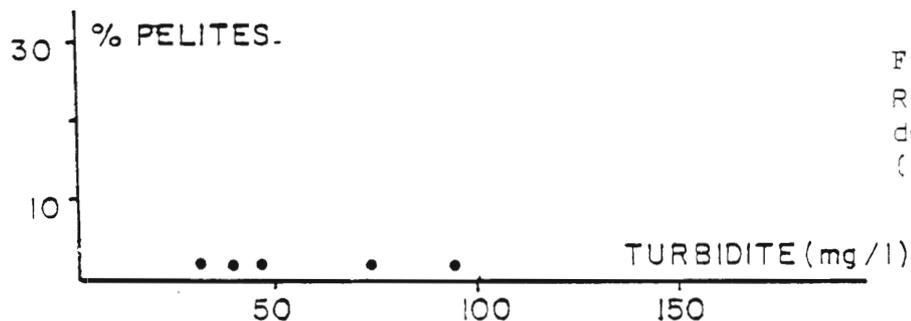


Fig. 5
Rapport pelites
deposées / turbidité
(GLEMAREC, 1969).

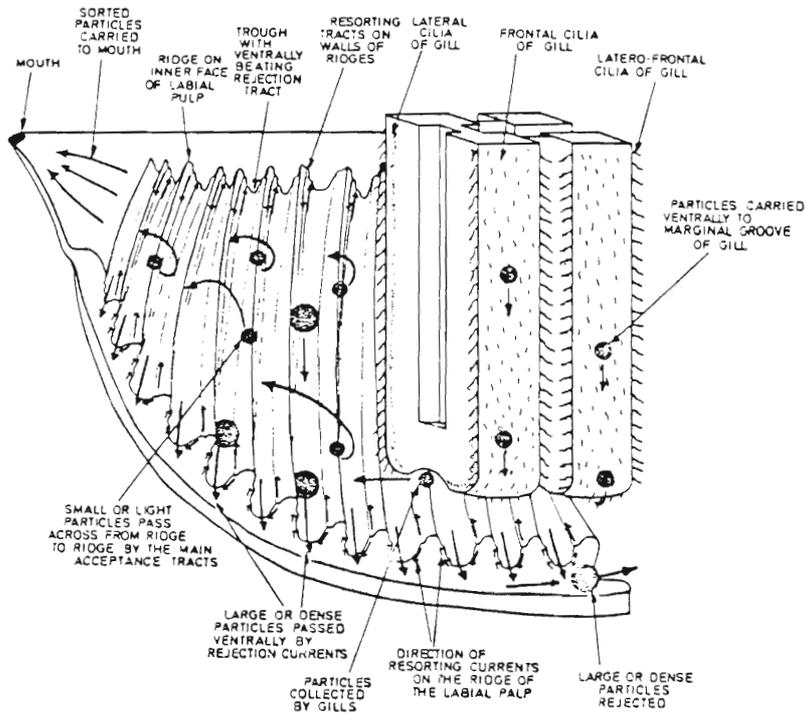
Pour Glemarec (1969) ainsi que pour Gentil (1979) les populations de *Spisula ovalis* n'ont pas une distribution homogène, puisqu'elles semblent constituer des bancs ou "essaims" liés semble-t-il à des conditions écologiques très particulières. Il faut souligner que dans le golfe normano-breton nous n'avons pas rencontré ce type de distribution (Blanchard, 1982).

IV. PHYSIOLOGIE.

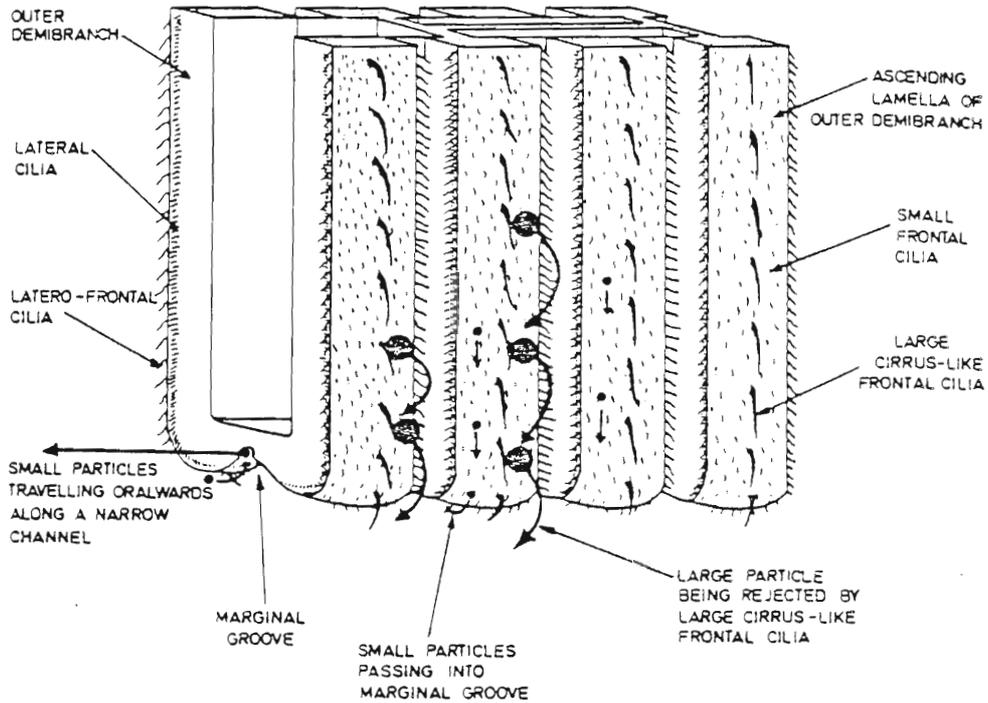
Nutrition :

Spisula ovalis est un bivalve , c'est-à-dire se nourrissant des matières en suspension transitant au ras du fond. Elle possède deux siphons courts qui dépassent du sédiment où elle vit enfoncée.

DORSAL



Simplified diagram showing the relationship between the anterior end of the gill and the labial palps in a Eulamellibranch. For simplicity only the inner, ridged surface of the palp part of one side is shown. The course of the main resorting tracts is shown by arrows at the dorsal and ventral margins of the palp; acceptance and rejection tracts are shown by large arrows. (Based partly on Allen 1958.)



Simplified block diagram illustrating the use of cirrus-like frontal cilia in sorting coarse from fine particles on the gill of a sand-dwelling Eulamellibranch, e.g. *Mactra*. (Modified from Atkins 1937a.)

Fig. 6 : Filtration ciliaire au niveau bronchial chez les machidae (NEWELL 1970)

Il semble que le mécanisme de filtration et de tri des particules qui pénètrent jusqu'aux branchies, soit très élaboré chez les macruidae (Newell, 1970). Les grosses soies frontales éliminent les plus grosses particules qui ne peuvent être ingérées, tandis que les petites particules sont convoyées par les cils fins jusqu'au sillon central où elles sont ensuite dirigées jusqu'à la bouche (fig. 6).

Ce mécanisme de tri des macruidae est très adapté à des individus qui vivent dans des milieux très chargés en matières en suspension. De plus, à l'entrée même du siphon inhalant, *Spisula* possède des tentacules qui effectuent un premier tri de particules, avant l'arrivée aux branchies (Newell, 1970).

Des travaux en laboratoire (Möhlenberg et Kiorbe, 1981) effectués sur *Spisula subtruncata* montrent que le taux de filtration semble indépendant de la teneur en particule jusqu'à la concentration de 25 mg/L, et tend à décroître au delà. La croissance minimum étant obtenue pour une concentration de 150 µg par litre de matière organique sèche, soit trois fois plus que la moule, c'est donc un milieu très riche qui lui est nécessaire et qui correspond à sa distribution.

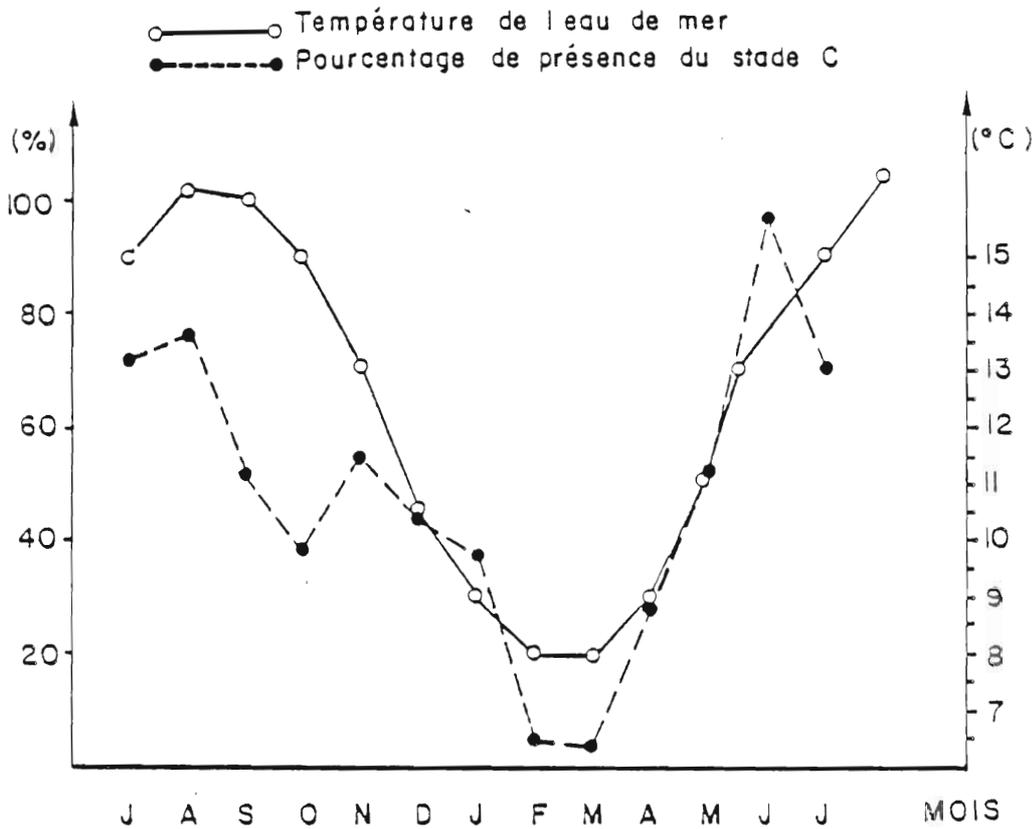
Spisula subtruncata nécessite 10 ml d'eau pour consommer 1 µl d'oxygène, soit un peu moins que la moule (15 ml).

Mobilité :

La spisule vivant dans des sédiments meubles soumis à un important hydrodynamisme, il est indispensable pour cette espèce de pouvoir s'y maintenir ; "la possibilité de se réenfouir rapidement dans le sable est une importante adaptation face aux risques d'exposition aux variations locales dans le courant près du fond ou de celui de la rivière, beaucoup d'espèces triangulaires arrondies, du littoral ou de faible profondeur, telle la spisule, sont dans ce cas" (Purchon, 1968).

Chez *S. subtruncata*, Breum (1970) note que l'action des vagues stimule un enfouissement plus rapide qu'en période calme, et qu'un même individu est capable de s'enfouir jusqu'à 11 fois dans une journée, rapidement et complètement. Trueman (1968), citant des travaux antérieurs, montre que l'action des vagues est également un stimulus d'enfoncement rapide chez *Spisula solidissima* ajoutant qu'il y aurait chez ce genre, un organe de réception tactile sur la charnière, dont le rôle serait important lors de l'enfoncement.

Evolution de la maturité sexuelle chez *Spisula ovalis*
et température de l'eau de mer. Baie du Mont St Michel (BLANCHARD 1982)



Baie de Concarneau AMON (1976)

Fig. 7 :
Maturité sexuelle chez
Spisula ovalis

DATE	STADES DE MATURITÉ			
	I	II	III	IV
DEC. 70		100		
FEV. 71		10	90	
MARS 71		15	85	
12 AV. 71			77	23
27 AV. 71			48	52
10 MAI 71			10	90
20 JUIN 71	93	6	1	
JAN. 72	1.3	2.6	96	

- I : gonade vide
- II : gonade peu gonflée; début d'élaboration des produits
- III : gonade gonflée; produits mûrs
- IV : produits mûrs avec écoulement

Sexualité :

Sex-ratio :

Les sexes sont séparés durant toute la vie de l'individu, et le sex-ratio est équilibré.

Cycle sexuel :

En baie de Concarneau, Amon (1976) observe une période d'activité maximale des gonades, en avril-mai, avec 90 % de gonades mûres à la mi-mai. Blanchard (1982) note le maximum de maturité en début juin, dans la baie du Mont St-Michel (fig. 7).

Lors de la maturation la glande génitale devient rouge vif chez les femelles et blanchâtre chez les mâles. Chez *Spisula subtruncata*, la coloration est sensiblement la même d'après Le Pennec (1980) qui souligne que le parasitage de la glande par les cercaires de Trematodes provoque sensiblement la même coloration, ce qui peut entraîner des erreurs d'interprétation.

La ponte serait déclenchée par l'augmentation printanière des températures, de 9 à 11° en sud Bretagne (Amon, 1976).

En baie du Mont St-Michel, on relève la présence d'une ponte automnale en 1980. Celle-ci ne marque pas d'anneau supplémentaire comme le confirme Glemarec (1969) ; quant à la ponte printanière, qui se situe sitôt le ralentissement hivernal de croissance de la coquille, son empreinte, s'il y en avait une, est confondue avec la strie hivernale annuelle.

Cette ponte automnale est généralement de faible intensité par rapport à celle du printemps. Pourtant Smith (1974), observant des *Spisula solida* près d'Edimbourg, suppose que la seule ponte est hivernale, avec une croissance rapide sans ralentissement hivernal jusqu'à la taille de 2 ans. Cette observation semble douteuse puisqu'elle nécessiterait des hivers particulièrement chauds sur plusieurs années, et ce dans le nord de l'Angleterre.

La morphogenèse de *Spisula ovalis* n'a pas été étudiée, mais nous pouvons en avoir une idée par les travaux de Le Pennec (1980) sur l'espèce voisine *Spisula subtruncata* : les premières larves D sont visibles 48 heures

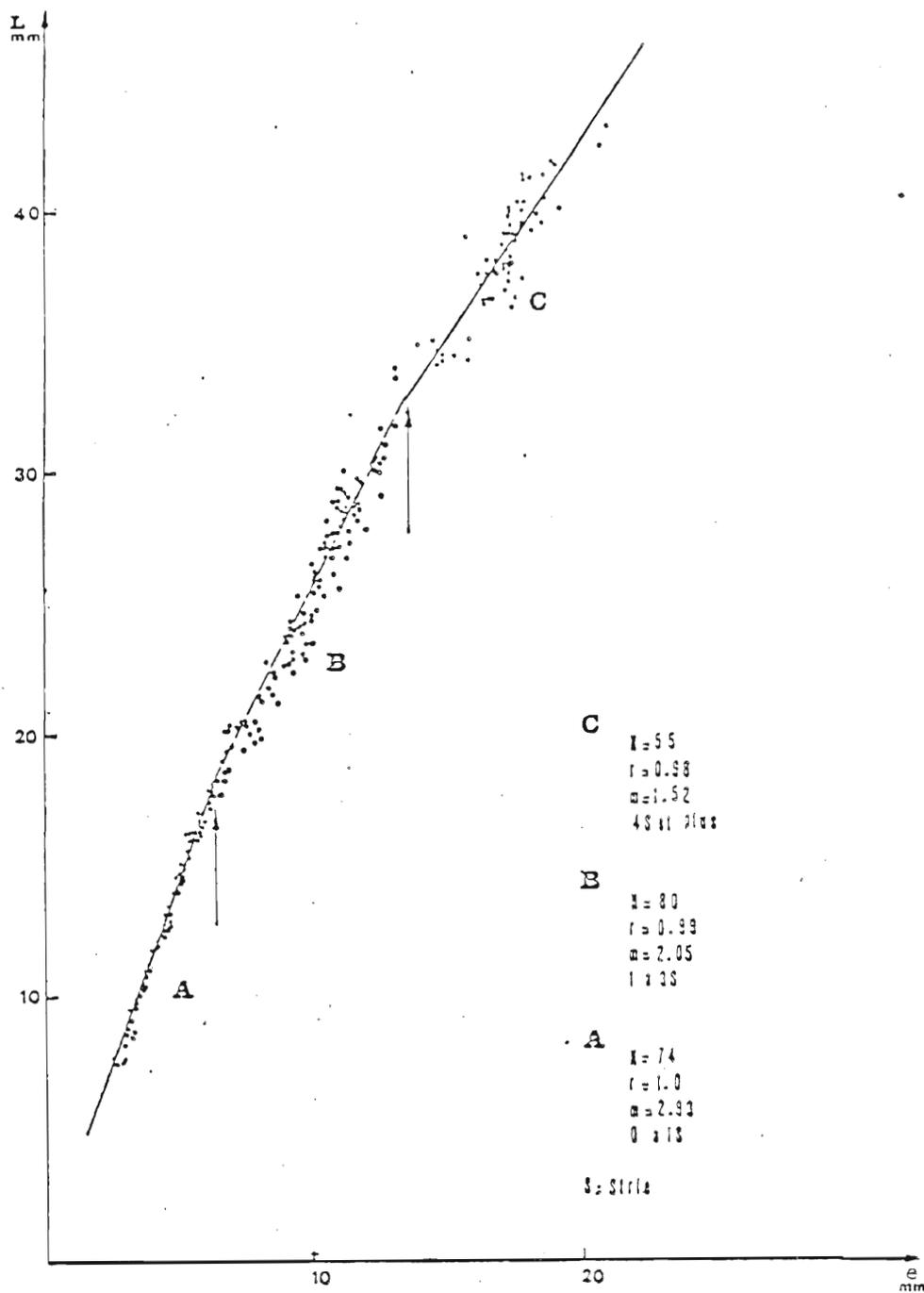


Fig. 8 : Relation épaisseur - Longueur chez *Spisula ovalis*.
 Banc des Moutons - CONCARNEAU (AMON 1976)

S	e/L	N
0	0.35	60
1	0.39	56
2	0.39	50
3	0.42	28
4	0.45	12
5	0.47	50
6	0.49	3

e : épaisseur
 L : longueur
 N : effectif
 S : nombre de stries

• : $100 \times e/L =$ indice de convexité

après la fécondation, à 18°5, et mesurent 70 à 80 μ de long. A 15 jours, les dimensions moyennes des larves sont 150 μ x 130 μ , soit presque circulaires. Les premières larves pédiveligères sont observées 25 jours après la fécondation et la métamorphose survient entre le 25e et le 30e jour, avec une longueur moyenne de 220 μ .

"Les caractères observés sur la charnière des larves confirment la position systématique des mactridae dans la classification, au voisinage immédiat des Vénéridae et notamment des Vénéripis et des Ruditapes. Enfin, ils permettent de situer les Mactridae parmi les bivalves actuels les plus évolués" (Le Pennec, 1980).

Le naissain se répartit suivant la place disponible, et les conditions écologiques ou édaphiques qui lui sont favorables. C'est ainsi que Glemarec (1969) observe qu'en zone non exploitée, les différentes classes d'âges sont regroupées sur le fond, et bien individualisées. Chacun de ses prélèvements étant caractérisés par des individus ayant le même âge : "les essaims de larves ne peuvent s'installer que là où il n'y a plus personne, et les cohortes occupent des territoires distincts". Ce phénomène ne semble pas être aussi net dans le golfe normano-breton qui est une zone de dragages de praires, et où les spicules récupérées sont remises à l'eau ce qui provoque un brassage des cohortes.

Croissance :

"La croissance de *Spisula ovalis* montre des variations quelque peu déconcertantes qui s'observent selon les individus, les stations, les bancs, les stocks" (Amon, 1976).

Allométrie épaisseur / longueur :

Pour 209 couples d'individus récoltés en baie de Concarneau, Amon (1976) étudie la relation épaisseur / longueur et constate qu'elle varie suivant l'âge de l'individu, la courbe étant composée de segments de droite de pente différente (fig. 8). "Les valeurs très proches des coefficients de corrélation confirment que cette relation est une régression linéaire... Quant à la valeur décroissante de la pente (m) de la droite de régression, elle permet de dire que durant les deux premières années, les spicules s'allongent plus qu'elles ne s'épaississent et corrigent par la suite ce déséquilibre. L'épaisseur qui ne vaut au départ que le 1/3 de la longueur, atteint par la suite la moitié de celle-ci".

Basses	Cohorte	Prof. (m)	Paramètres			Longueurs moyennes (mm) à chaque âge								L _∞ mm	W _∞		C _∞	
			m	h mm	K	1	2	3	4	5	6	7	8		mg	cal.		
BERTHEAUME	70	20	0.67	15	0.40	15	25.6	31.3	37.4	39.9				45.8	636	3.18	0.35	
DOUAR- NENEZ	C.Chèvre	64	15	0.78	14.7	0.25	12.4	24.4						64.6	1743	8.72	0.29	
	Beuzec	69	18	0.75	12.4	0.20	14.9	24.1	31.7	35	38.7	41.6		49.4	794	3.97	0.27	
CONCARNEAU	Moutons	64	10-15	0.73	13	0.32	18.6	26.1	32.2	37.2	40.4	40.9	41.8	47.6	712	3.56	0.29	
		65		0.34	25.6	1.06	15.5	31	36.5	37.6	38.7		39.1	400	2.0	0.83		
		65		0.46	21.7	0.79	13.8	28.3	34.5	36.7	38.3	39.6		39.8	421	2.11	0.63	
		66		0.36	24.9	1.03	14.9	28.6	35.8	37.4				38.7	388	1.94	0.80	
	Pourceaux	59	10-15	0.82	8.2	0.20	16.2	20.6	24.9	30.3	34.4	36.3	37.6	38.1	46.5	665	3.33	0.18
		68		0.75	12.4	0.28	13.5	22.6						50	922	4.11	0.27	
CHENAL LOIRE	Croisic P. Ch. Nord	59	5-10	0.69	14	0.37	10	19	26	32	36	39		45	604	3.02	0.32	
	Chenal Sud	57	20	0.69	11.7	0.38	11	19.5	24	26.8	29.6	31.7	33.4	34.1	35.7	305	1.53	0.28
		58		0.65	12.5	0.43	10.3	18.9	25.3	28.9	30.9	32.5	33.8		36	314	1.57	0.31
BELLE-LE	Poulains	58		0.68	13.4	0.30	14	22.9	28.4	33.9	38.3			43.5	547	2.74	0.32	
		59		0.58	18.9	0.54	11.9	25.1	35.8	39				45.6	628	3.14	0.48	
COUREAU DE	Taillefer	59	5-10	0.91	7.4	0.09	16.2	21.7	27.6	32.2				73	2494	12.47	0.12	
		59	20-25	0.77	12.3	0.27	13.8	22.6	30.1	34.8				53.6	1008	5.04	0.27	
		59		0.84	9.3	0.18	16.1	21.8	28.5	32.8	36.2			53.6	1008	5.04	0.18	
		62		0.72	16.8	0.33	10	23.9						57.8	1258	6.29	0.35	
VENDEE	S. d'Yeu	62		0.61	13.3	0.50	7.0	17.6	24					33.9	263	1.32	0.38	
	Pertuis Breton	70	4	0.72	11.6	0.33	14.8	22.5	27.2	31.3				41.4	473	2.37	0.27	
		72	18	0.51	17.5	0.68	11.7	23.4	30.1					35.8	309	1.55	0.48	

m: pente de la droite de régression des couples $I_1; I_{1,1} = k$ de WALFORD

h: valeur fictive où la droite de régression coupe l'axe des ordonnées, $I_{1,1}$ pour $I_1 = 0$

K: coefficient de croissance linéaire (VON BERTALANFFY)

C: constante écotoxicologique

Fig. 9a Paramètres de croissance & Longueurs moyennes (AMON 1976)

Les Ages sont exprimés en ANNEES
Les Longueurs sont exprimés en MM

Régression effectuée selon les moindres carrés parallèlement à l'axe des Y
L'écart au même point expérimental est pondéré par 1/(X*Signaux)

Courbe de VON BERTALANFFY :

$$L = 30.634 * (1 - e^{-0.71759 * t + 0.040})$$

Ecart résiduel total = 297.505790

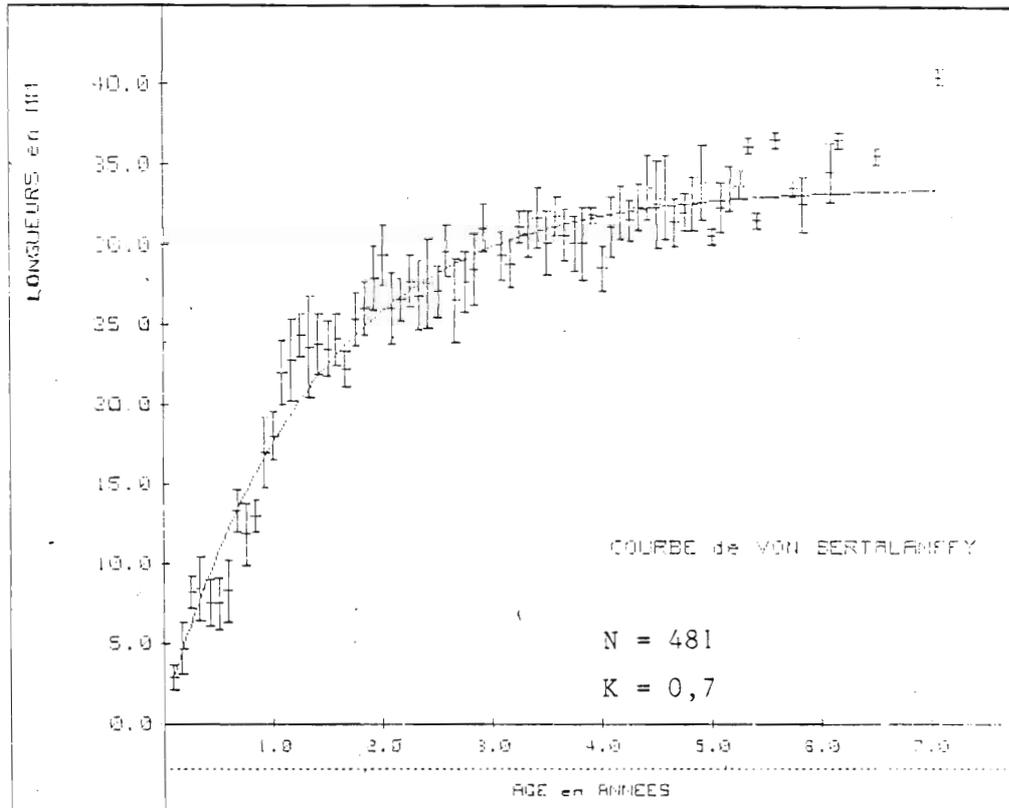


Fig 9b : Croissance de *Spisula ovalis* en baie du Mont
St Michel

BLANCHARD 1982

Croissance linéaire :

La validité des stries comme arrêt de croissance annuel a été montrée par Glemarec en 1969. L'arrêt de croissance est hivernal, de décembre à mars, et n'est visible que sur des individus récoltés en avril-mai (Amon, 1976). L'âge de chaque individu récolté peut donc être rapidement connu par lecture du nombre de stries observées sur la coquille.

La variation de longueur en fonction du temps est schématisé par le modèle de von Bertalanffy proposé dans les travaux de Amon (1976), pour différents sites de Bretagne sud, et de Blanchard (1982) pour des individus de la baie du Mont-St-Michel (fig. 9a et 9b).

On note que les longueurs maxima observées ne dépassent jamais 42 mm, et il faut se méfier des extrapolations calculées à partir de mesures faites sur deux à trois stries, et qui donnent des valeurs de L_{∞} théoriques supérieures à 50 mm (cap de la Chèvre et banc de Taillefer).

Il apparaît que la croissance est très rapide durant les trois premières années, et se ralentit ensuite pour ne plus progresser après l'âge de 4 à 5 ans, la coquille ne grandissant plus qu'en épaisseur.

Durée de vie :

Dans des zones non exploitées la durée de vie de *Spisula ovalis* ne semble pas dépasser 8 à 9 années (Glemarec, 1969). Pourtant Chassé et Glemarec (1973) parlent des "individus très âgés de 8 à 12 ans".

Croissance pondérale :

Malgré les variations annuelles du poids individuel connues chez les bivalves (affaiblissement hivernal et durant la période de ponte), la croissance pondérale est un bon indice physiologique.

Pour 215 couples de valeurs longueur - poids sec, l'équation proposée par Amon (1976) s'établit ainsi :

$$W_{\text{mg}} = 8.65 \times 10^{-3} L_{\text{mm}}^{2.93}$$

où, si 1 calorie = 200 mg

$$W_{\text{cal.}} = 4.325 \times 10^{-5} L_{\text{mm}}^{2.93}$$

Production :

Pour la région du banc des Pourceaux en baie de Concarneau, Amon (1976) propose une production interne, c'est-à-dire une quantité de matière organique synthétisée et accumulée par des individus au cours de leur 2ème année, de 14 g/m² en 15 mois, et une production de transfert, cédée aux autres niveaux trophiques (prédation + mort naturelle, de 49.8 g/m²).

DATE	N nb/m ²	Wm mg	B g/m ²
JUIL. 69	1200	36	46
DEC. 69	1260	40	50
FEV. 70	850	27	23
AV. 70	320	52	20
AO. 70	290	93	27
OCT. 70	160	64	10

Fig 10

Densité, Poids individuel moyen
& Biomasse des POURCEAUX;
cohorte 68

Pour une population située en baie du Mont-St-Michel, Blanchard (1982), pour une biomasse moyenne annuelle de 14.6 g/m², obtient une production pour l'ensemble des cohortes, de 11,2 g/m²/an soit $\frac{P}{B} = 0.77$

La mortalité naturelle est évaluée à $Z = 0.75$ (Blanchard, 1982).

V. PREDATION.

Prédation naturelle :

Poissons plats : les bancs de sable des zones peu profondes sont des secteurs fréquentés pas de nombreux poissons plats qui broutent les siphons de bivalves émergeant du sédiment, mais qui peuvent également avaler les petits individus (Blanchard, 1982).

Les spisules elles-mêmes peuvent se nourrir de leur propre naissain, car les adultes avalent indistinctement tout le matériel particulaire et notamment le matériel planctonique (Glemarec, 1969).

La compétition spécifique pour l'occupation d'un même biotope semble également jouer en défaveur de la spisule, ainsi que le remarque Amon (1976) en rade de Brest où cette espèce est remplacée progressivement par *Glycymeris glycymeris*.

Les gastéropodes perceurs sont fréquents dans les biotopes occupés par *Spisula ovalis* :

- *Natica catena* et *Nassa reticulata* en rade de Brest (Amon, 1976).
- *Natica alderi* (1/m²), *N. poliana*, et *Nassarius reticulatus* (3/m²) dans la baie du Mont-St-Michel, où 1/3 des coquilles mortes est perforé quelle que soit sa taille (Blanchard, 1982).

Chassé et Glemarec (1973) notent que trois prédateurs se succèdent : les *Natica* sur la 1ère cohorte, les turbots sur la 2ème et l'homme sur les suivantes.

Pêche :

Essentiellement réalisée dans le sud de la Bretagne, la pêche de la spisule par dragages est accessoire partout ailleurs, sa petite taille ne permettant pas une grande commercialisation.

En Vendée, elle est connue des pêcheurs depuis longtemps sous le nom de "Patagot" mais c'est depuis 1965 qu'elle fait l'objet d'une exploitation dans la région de Concarneau. L'incidence de la pêche est sensible sur la population, puisqu'elle tend à sélectionner des individus reproducteurs à maturité tardive, diminuant ainsi la taille spécifique, mais elle provoque également un gain de place disponible pour le naissain et une homogénéisation dans la répartition des cohortes (Chassé et Glemarec, 1973).

BIBLIOGRAPHIE

- AMON, J.B.K., 1976. Les bancs de *Spisules* du littoral sud-armoricain. Etude descriptive et dynamique.
Contrat CNEEXO 75/1277, p. 50. Institut d'études marines, Brest.
- BLANCHARD, M., 1982. Etude écologique d'avant-projet du site marémoteur du golfe normanno-breton. Benthos subtidal, part II. CNEEXO/ELGMM 40 p
- BREUM, O., 1970. Stimulation of burrowing activity by wave action in some marine bivalves.
Ophelia, vol. 8, pp. 197-207.
- CHASSE, C. & M. GLEMAREC, 1973. Les bancs de *Spisula ovalis* de la région des moutons. In : Benthos du plateau continental sud-armoricain.
Institut d'études marines, Brest. Contrat CNEEXO 72/527, p. 6.
- GENTIL, F., 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine.
Thèse 3e cycle, Paris VI, p. 110.
- GLEMAREC, M., 1968. Distinction de deux Mactridae des côtes européennes : *Spisula solida* (Linné) et *Spisula ovalis* (Sowerby).
Cahiers de Biologie Marine, T.9, pp. 167-174.
- GLEMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental nord-gascogne.
Thèse d'Etat, Paris, p. 168.
- GRASSE, P., 1960. Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie.
Tome V, fasc. 2, p. 2220. Masson édit.
- HOLME, N.A., 1966. The bottom fauna of the english channel. Part II.
J. mar. biol. Ass. U.K., vol. 46, n° 2, pp. 401-493.
- LE PENNEC, M., 1980. Premières observations sur la morphogénèse de la coquille larvaire de *Spisula subtruncata* (da Costa) en élevage expérimental.
Cahiers de Biologie Marine, T.21, pp. 403-408.
- MOHLENBERG, F. & T. KIORBE, 1981. Growth and energetics in *Spisula subtruncata* (da Costa) and the effects of suspended bottom material.
Ophelia, 20 (1), pp. 79-90.
- NEWELL, R.C., 1970. Biology of intertidal animals.
Marine ecological surveys, Londres, p. 781.
- PURCHON, 1968. The biology of the mollusca.
International series of monographs in pure and applied biology, vol. 57, p. 560. Pergamon Press.
- RETIERE, C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton.
Thèse d'Etat, Rennes, p. 370.

- SMITH, S.M., 1974. Mollusca dredged off Musselburgh, Firth of Forth, Scotland in 1972, with particular reference to the population of *Spisula solida* (L.).
Journal of Conchology, vol. 28, N° 4, pp. 217-224.
- TEEBLE, N., 1966. British bivalves seashells.
Handbook for identification. Royal Scottish museum, p. 212.
- TRUEMAN, E.R., 1968. The burrowing activities of bivalves. In : Studies in the structure, physiology and ecology of molluscs.
Symp. Zool. Soc. London, n° 22, pp. 167-186.
- VAN URK, R.M., 1964. The british species of *Spisula*.
Journ. of Conchology, 25, n° 7, p. 268-275.

TAPES RHOMBOIDES

I. SYSTEMATIQUE

Grassé (1960) .

Mollusque bivalve ordre des Eulamellibranches :

Sous-ordre des Hétérodontes :

Superfamille des Veneroidea (Rafinesque, 1815) :

Coquille assez robuste, lisse ou sculptée, ovale, transverse ou trigone, équivalve. Valve droite à 3 cardinales, la gauche à 2 cardinales. Sur cette dernière valve peut exister une dent latérale antérieure souvent rudimentaire. Impression musculaire presque symétrique ; sinus palléal plus ou moins accusé. Manteau souvent très ouvert ventralement. Deux siphons plus ou moins longs, plus ou moins réunis et frangés. Feuilletts branchiaux plissés. Pied en général sans byssus.

Famille des Veneridae (Rafinesque, 1815) :

Plusieurs sous-familles parmi lesquelles :

- sous-famille des Venerinae : genre Venus, Dosinia...
- sous-famille des Tapetinae : genre Tapes, Venerupis, Irus, etc...

En 1971, Fischer-Piette et Metivier entreprennent la révision des Tapetinae suivant des critères de charnière essentiellement, et distinguent ainsi les genres Tapes, Ruditapes et Venerupis.

Genre Ruditapes (Chiamenti, 1900) :

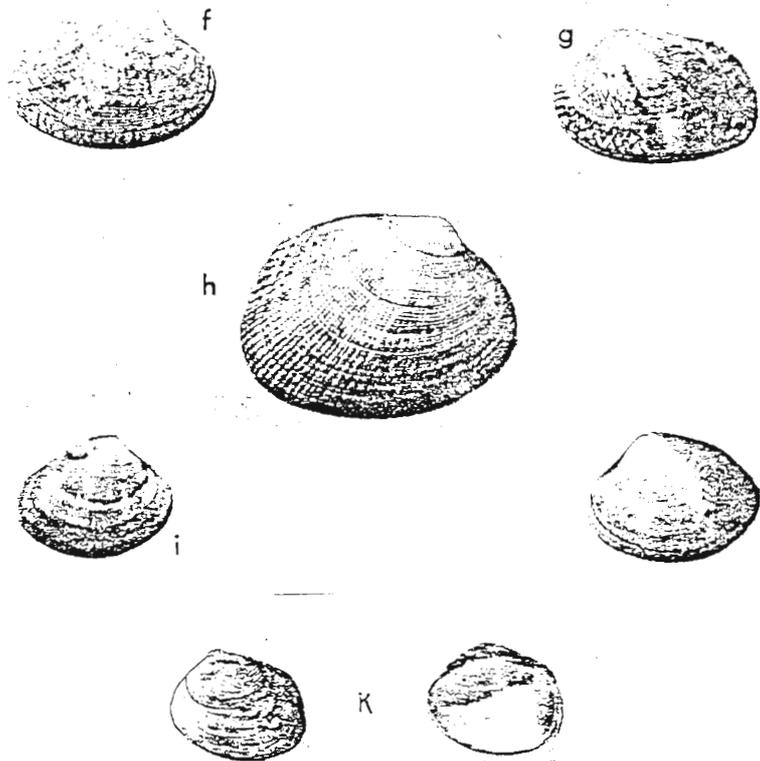
Il comprend 5 espèces parmi lesquelles une seule vit naturellement sur les côtes européennes : *Ruditapes decussatus*. Une autre *Ruditapes philippinarum* vivant sur les côtes asiatiques, a été introduite en Europe pour ses facilités d'élevage en aquaculture.

Genre Venerupis : (LAMARCK)

Il comprend 8 espèces dont deux vivent sur les côtes européennes : *Venerupis corrugata* (ou *pullastra*) et *Venerupis aurea*.

Genre Tapes (Mühlfeldt, 1811) :

Il comprend 7 espèces qui sont réparties en deux aires disjointes.



f. *Venerupis rhomboides*, right valve from Shellness, Kent, real length $1\frac{2}{16}$ " (3.97 cms.); page 120.

g. *Venerupis pullastra*, left valve from Poole, Dorset, real length $1\frac{2}{16}$ " (3.97 cms.); page 121.

h. *Venerupis decussata*, right valve from Jersey, Channel Is., real length $2\frac{1}{16}$ " (5.24 cms.); page 123.

i. *Venerupis aurea*, right valve from Herm I., Channel Is., real length $1\frac{3}{16}$ " (3.02 cms.); page 119.

j. *Venerupis aurea*, left valve from Guernsey, Channel Is., real length $1\frac{3}{16}$ " (3.5 cms.); page 119.

k. *Venerupis saxatilis*, specimen from Exmouth, Devon, real length $1\frac{1}{16}$ " (2.7 cms.); page 123.

Fig 1 : Présentation des palourdes européennes
N. TEEBLE (1966)

L'une est indo-pacifique, l'autre, limitée aux côtes européennes est l'aire de répartition de *Tapes rhomboïdes*.

"Cette espèce a été placée par quelques auteurs récents sous le vocable générique *Venerupis*. Elle paraît devoir être mise dans les *Tapes* s.s., car sa charnière diffère très nettement des espèces que nous mettons dans le groupe *Venerupis*, et beaucoup moins de celles des *Tapes*" (Fischer-Piette et Metivier, 1971).

Synonymie sommaire des espèces de palourdes rencontrées sur nos côtes (fig. 1) :

- *Venerupis aurea* (Gmelin)
 - * *Polytitapes aurea* (Chiamenti, 1900)
 - * petite clovisse
- *Venerupis corrugata* variété *Senegalensis* (Gmelin)
 - * *Paphia pullastra*
 - * *Venerupis pullastra* (Montagu, 1803)
 - * clovisse ou fausse palourde
- *Venerupis saxatilis* (Fleuriau de Bellevue)
 - * *Venerupis perforans* (Montagu)
- *Ruditapes decussatus* (Linné, 1758)
 - * *Ruditapes decussata* (Chiamenti, 1900)
 - * *Venerupis decussata* (Linné, 1767)
 - * *Amygdala decussata* (Römer, 1857)
 - * *Tapes decussata* (Forbes & Hanley, 1852)
 - * *Tapes decussatus* (Jeffreys, 1863)
 - * palourde
- *Ruditapes philippinarum* (espèce importée) (Adams & Reeve, 1850)
 - * *Venerupis semi decussata*
 - * *Venerupis japonica* (Deshayes)
 - * *Paphia philippinarum*
 - * *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850)
 - * *Tapes japonica* (Deshayes)
 - * *Tapes amygdala*
 - * *Tapes semi decussata* (Reeve)
 - * palourde japonaise *Manila clam*
- *Tapes rhomboïdes* (Pennant, 1777) (in Fischer-Piette & Metivier, 1971)
 - * *Venus virginea* (Linné, 1767)
 - * *Venus rhomboïdes* (Pennant, 1777)

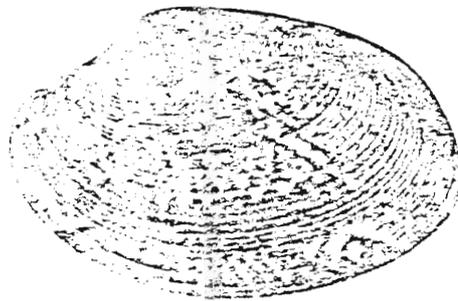
- * *Venus edulis* (Chemnitz, 1784)
- * *Venus sanguinolenta* (Gmelin, 1790)
- * *Venus sarniensis* (Turton, 1822)
- * *Venus virago* (Loven, 1846)
- * *Tapes lepidulus* (Locard, 1886)
- * *Paphia rhomboïdes* (Winckworth, 1932)
- * *Venerupis rhomboïdes* (Pennant)
- * *Tapes edulis* (Chemnitz)

Nom vernaculaire :

Vénérupe, palourde des Glénans, palourde rose.

Nom anglais :

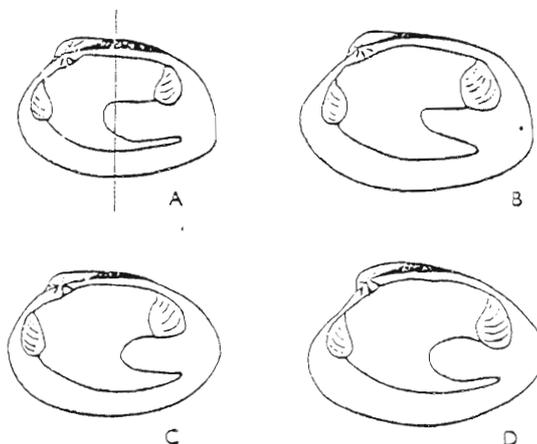
Banded carpet shell.



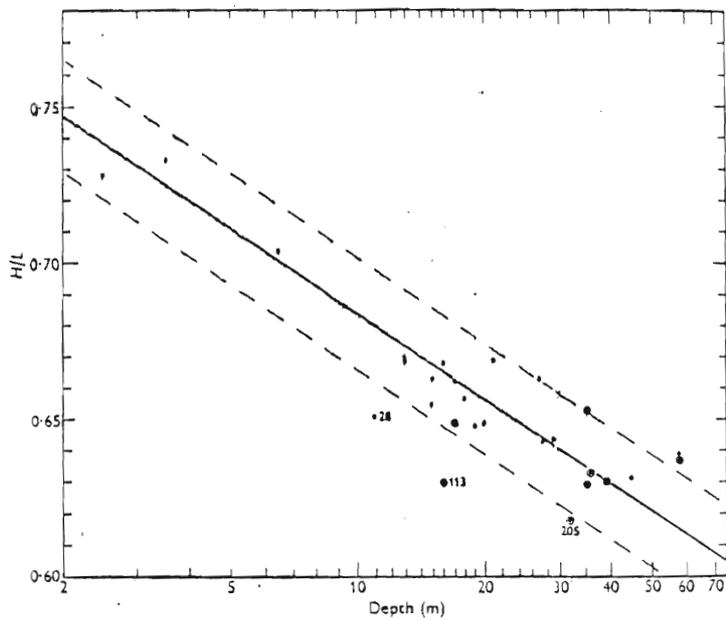
II. MORPHOLOGIE.

Clé de détermination :

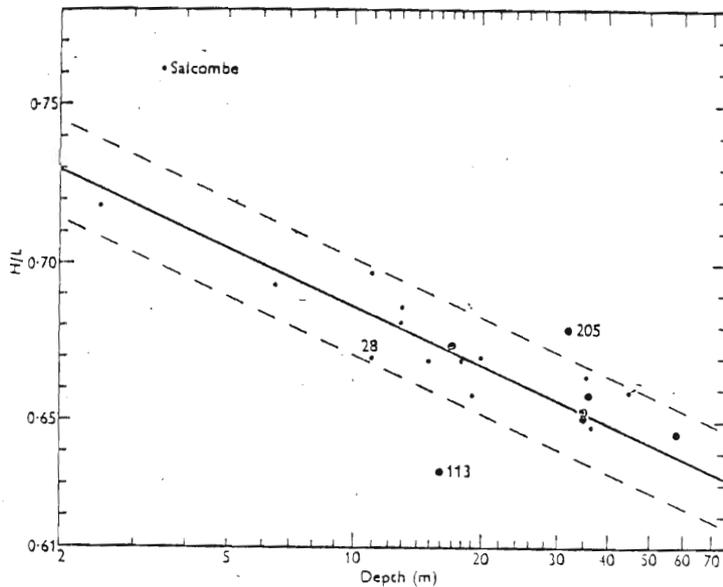
Empruntée à Holme (1961), elle est basée sur les seuls caractères de la coquille (fig. 2).



Inside of right valves of *Venerupis* shells, showing pallial and adductor scars. A, *V. pūlastra*, with line showing mid-point of shell; B, *V. decussata*; C, *V. rhomboïdes*; D, *V. aurea*. $\times \frac{1}{2}$, except D which is $\times \frac{1}{4}$.



Regression of depth on median height/length values, 3-4 cm length class. ●, samples used in plotting regression; ⊙, samples used in depth estimation. Some station numbers are included. The two broken lines are plots corresponding to twice the Standard Error.



Regression of depth on median height/length values, 4-5 cm length class.

The correlation coefficients (r) are -0.909 (3-4 cm) and -0.921 (4-5 cm), with t values of 12.74 and 7.83 respectively, showing a highly significant ($P = < 0.01$) negative correlation between H/L and depth.

Standard errors, on the basis of the arithmetic scale noted above, are:

3-4 cm $S_{x1} = 12.96, S_y = 0.00798.$
 4-5 cm $S_{x1} = 16.58, S_y = 0.00711.$

The regression equations for median values are:

$$3-4 \text{ cm group} \quad Y = 0.755 - \frac{\log X \times 0.00056}{0.007525},$$

$$\log X = (1142.54 - 1476.3 Y) (0.007525).$$

$$4-5 \text{ cm group} \quad Y = 0.737 - \frac{\log X \times 0.000395}{0.007525},$$

$$\log X = (1607.23 - 2147.8 Y) (0.007525),$$

where X is depth in metres, and Y the H/L ratio.

Fig . 3 : Rapport entre la forure de la coquille et la profondeur chez *Tapes thomboides* (HOLME, 1961)

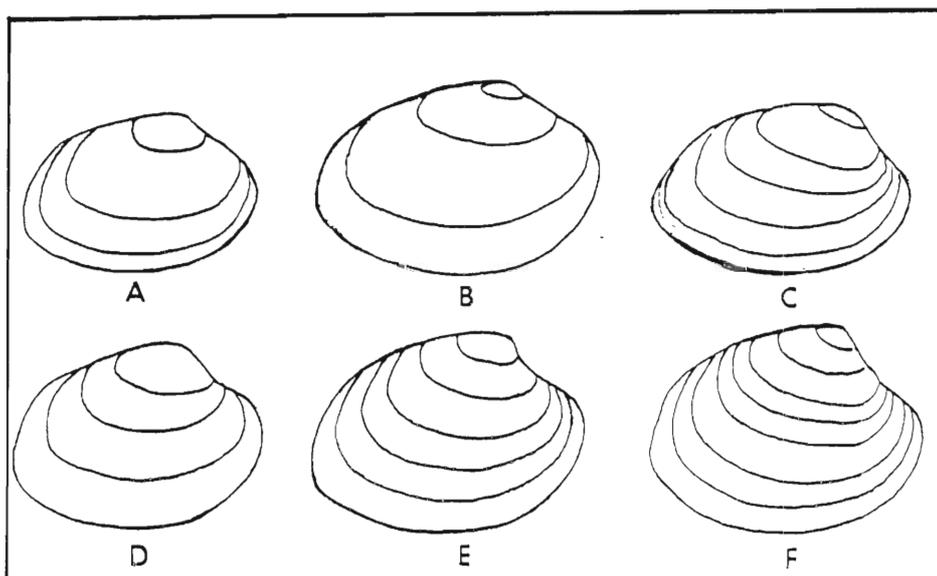
" Intérieur blanc, souvent nuancé de rose. Longueur égale ou supérieure à 5 cm. Coquille épaisse, triangulaire à ovale ou rhomboïde. Extérieur blanc crémeux avec souvent des marques roses ou brun rouge. Lunule rarement nette et non limitée par une rainure nette. Pas de sculptures radiales. Sinus palléal n'atteignant pas le milieu de la coquille = *V. rhomboïdes*."

Variations morphologiques :

Dans une publication de 1961, Holme souligne la diversité de formes, souvent mentionnée chez *Tapes rhomboïdes*, à tel point que l'on a même distingué une forme "typique" et une forme décrite par Turton en 1822 comme étant celle d'une autre espèce *Venus sarriensis*, plus épaisse et de couleur plus violacée, parfois confondue avec *Venus aurea*.

Se basant sur des critères allométriques, Holme met en évidence une série continue, allant d'une forme à une autre, le tout n'étant que des variations d'une seule espèce. Le rapport hauteur sur longueur de la coquille étant suffisant pour caractériser une population limitée dans l'espace.

C'est ainsi qu'il met en relation la forme de la coquille et la localisation bathymétrique de chaque population étudiée, et constate une corrélation étroite (fig. 3). La coquille mince et allongée en profondeur, devenant de plus en plus haute, épaisse et courte en se rapprochant du littoral (fig. 4). Le rapport H/L tend alors vers 1. Les allométries faites sur les coquilles peuvent donc être un indicateur de profondeur.



A-B : 45 m. , C : 18 m. , D : 6,5 m. , E-F : 2,5 m.

Fig. 4 : Variations morphologiques de *Tapes rhomboïdes* selon la profondeur (d'après Holme, 1961).

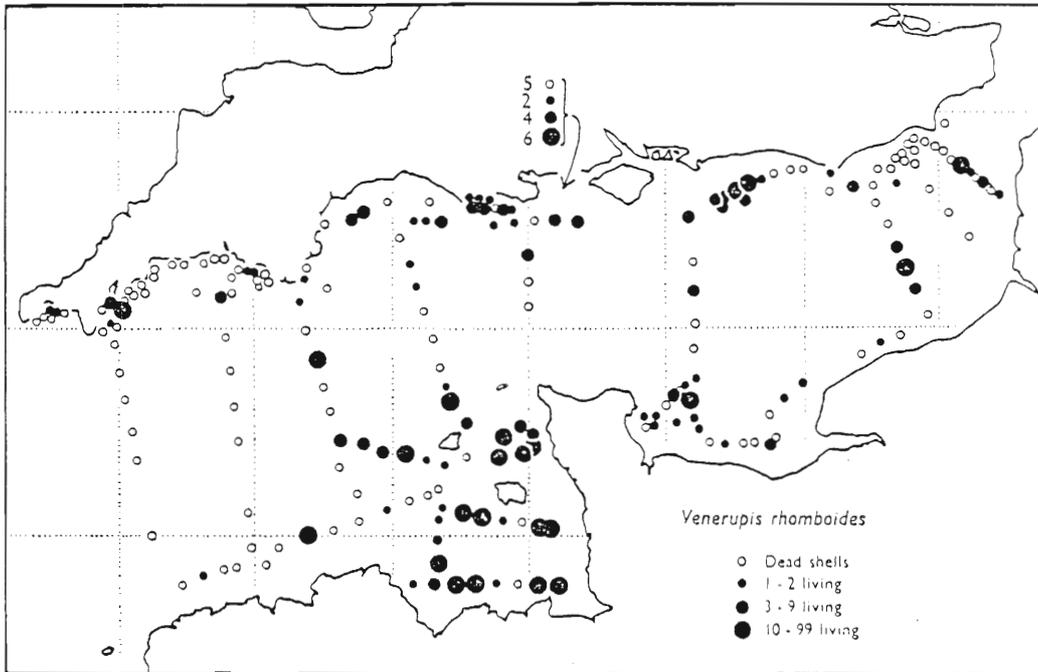


Fig. 5 a) Distribution en Manche HOLME 1966

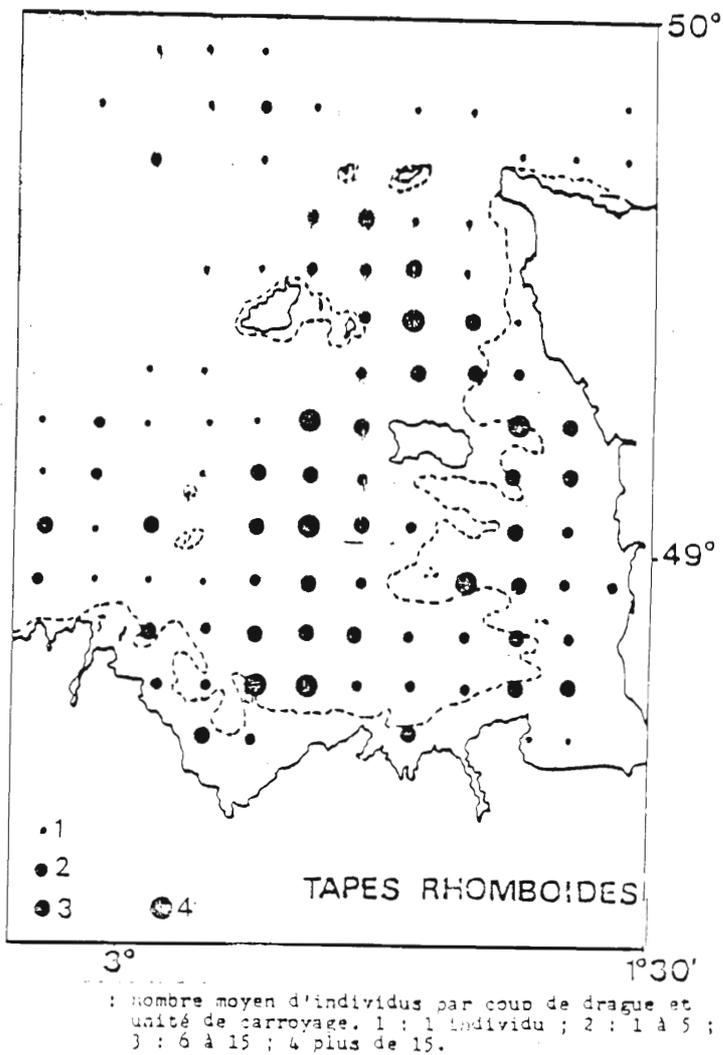


Fig. 5 b) Distribution dans le golfe normano-breton
RETIERE 1979

Les variations morphologiques observées ne seraient imputables ni aux différences édaphiques, ni à celles de température, lumière ou même alimentation, mais seulement dues à la pression agissant seule ou au travers de facteurs induits (Holme, 1961).

Il faut souligner que la forme en losange à qui l'espèce doit son nom (rhombos en grec signifie losange), est une forme théorique assez éloignée de la réalité.

III. REPARTITION DE TAPES RHOMBOIDES.

Répartition géographique :

Cette espèce est largement distribuée sur les côtes européennes, de la Norvège à la péninsule ibérique, et jusque sur les côtes atlantiques du Maroc. Elle est également fréquente en Méditerranée.

En Manche, sa répartition est cartographiée dans les travaux de Holme (1966) et de Rétière (1979) (fig. 5a et 5b). Pour Holme c'est une des espèces les plus communes et des plus largement réparties en Manche. C'est pourtant une espèce méridionale montrant des variations locales de densités d'un type qui apparaît plus comme espèce sarnienne, donc du golfe normano-breton.

Sa répartition vaste est due à sa facilité de s'adapter à des conditions eurythermes (Gentil, 1976).

Répartition bathymétrique :

Cette espèce se récolte depuis le bas de l'estran jusqu'à des profondeurs de 183 m (Teeble, 1966).

Le long d'un transect est-ouest au sud de Guernesey, Holme (1966) donne la distribution bathymétrique de cette espèce (fig. 6) et observe un maximum de densités vers 50 mètres, entre la côte du Cotentin et les îles anglo-normandes. Cette distribution est corroborée par Rétière (1979) qui montre, en baie de St-Brieuc, des densités croissantes vers le large.

Répartition édaphique :

Cette espèce est ubiquiste vis-à-vis du milieu, c'est-à-dire qu'on peut la trouver dans des sables fins envasés jusqu'aux milieux graveleux (fig. 7).

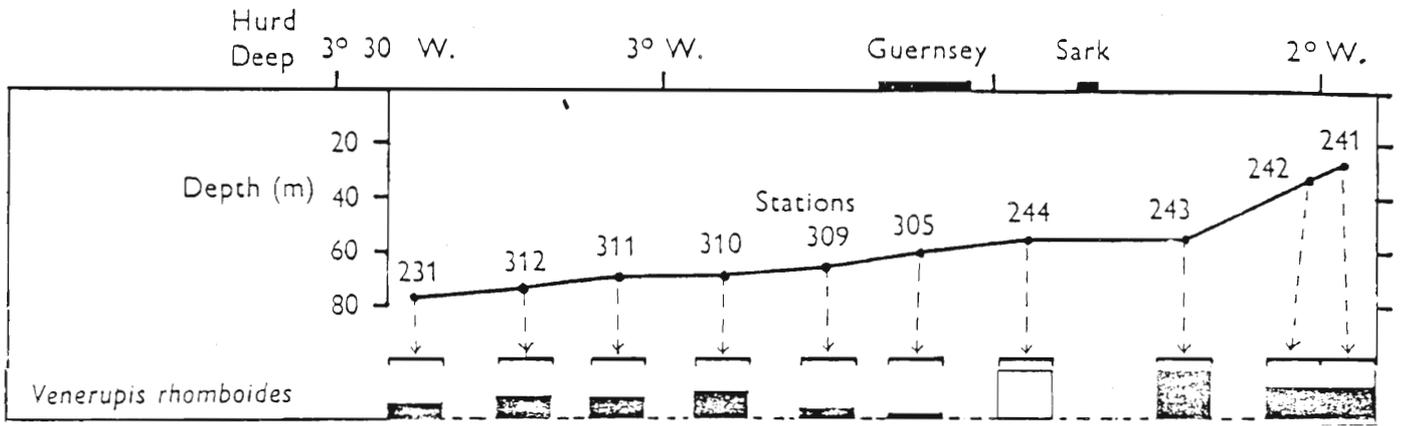


Fig. 6 : Distribution bathymétrique dans le golfe normano-breton selon HOLME 1968

et selon RETIERE 1979

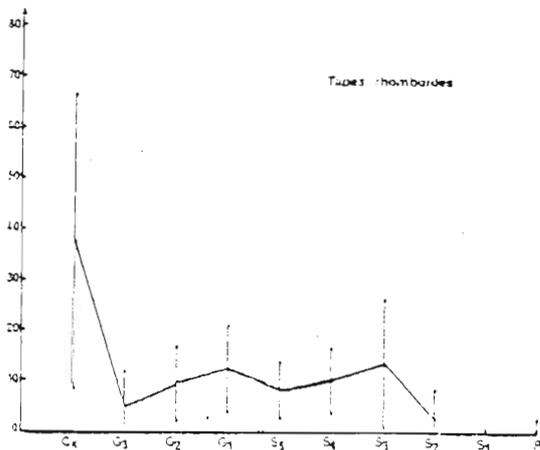
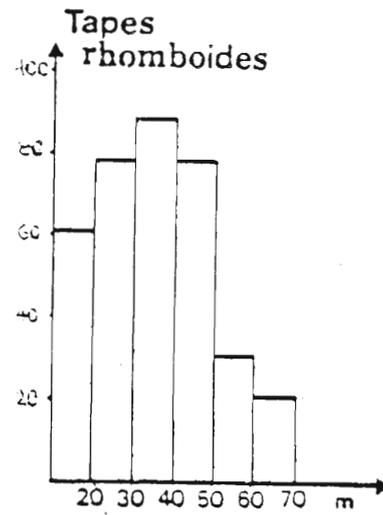


Fig. 7 : Distribution édaphique RETIERE 1979

Elle est caractéristique toutefois de la "Boreal offshore gravel association" (Holme, 1966), correspondant à la communauté à *Venus fasciata*, largement répandue en Europe du nord et où *Tapes rhomboïdes* et *Glycymeris glycymeris* y sont électives des sédiments grossiers types (Cabioch, 1968 ; Gentil, 1976). Pour Rétière (1979), ces deux espèces représentent à elles seules 80 % des individus dans ce facies, entre Jersey et Guernesey, tout le reste du golfe normano-breton étant colonisé par cette espèce, avec une densité constante ;

Dans les fonds grossiers à Ophiotrix, les densités atteignent 38/m² en baie de St-Brieuc avec une biomasse de 13.47 g/m² en poids de chair sèche

Elle est constante (présence dans plus de 50 % des prélèvements) dans tous les autres milieux : sédiments hétérogènes envasés en baie de St-Brieuc ou du Mont St-Michel, zone de maerl du nord Chausey (27 / m² et 7.053 g/m², chair sèche et facies sablo-graveleux en bordure du Cotentin (43 / m²

Elle est commune (25 % < C < 50 %) dans les sables à *Armandia polyophthalma*, proches de Granville.

Turbidité - Hydrodynamisme :

"La comparaison des cartes de distribution et des niveaux de turbidité suggère une relation entre l'abondance de ce filtreur et la densité du matériel en suspension" (Retière, 1979).

Pour son alimentation, cette espèce a en effet besoin d'une quantité importante de matériel particulaire dans la masse d'eau alors qu'elle supporte mal de vivre dans un sédiment trop envasé. Pour éviter cet envasement, il lui faut donc vivre dans un milieu à fort hydrodynamisme, où le courant puisse balayer les particules fines et éviter leur dépôt.

C'est ainsi que Cabioch (1968) note la présence de *Tapes rhomboïdes* dans la zone à fort courant, avec des vitesses supérieures à 2.5 noeuds en surface. Cet auteur cite également cette espèce comme caractéristique des "sédiments grossiers et fins graviers avec courant de fond" décrits en Méditerranée par Pérès et Picard en 1955.

Quand le milieu lui est très favorable (hydrodynamisme important, sables grossiers, présence de taux élevés de matière en suspension), les densités de *Tapes rhomboïdes* peuvent devenir très importantes. Ainsi au sud de Chausey, Blanchard (1982) note une densité moyenne de 170 / m² pour un milieu dont les caractéristiques sont :

- fraction sédimentaire > 2 mm = 88 % (graviers + cailloutis)
- vitesse du courant > 2 noeuds
- matière en suspension = 9.5 mg/l en septembre 1980
- fraction calcaire = 80 % du sédiment (maerl mort + coquilles).

Dans un secteur situé au nord des Iles Chausey, Blanchard et CHARDY. (1983) estiment pour *Tapes rhomboïdes* la biomasse en poids frais par mètre carré, dans diverses strates biosédimentaires :

- sables grossiers types = 472 g
- sables grossiers à nucules = 352 g
- sable grossier + maerl = 300 g
- maerl envasé = 218 g
- sables fins hétérogènes = 210 g
- sables propres = 2 g.

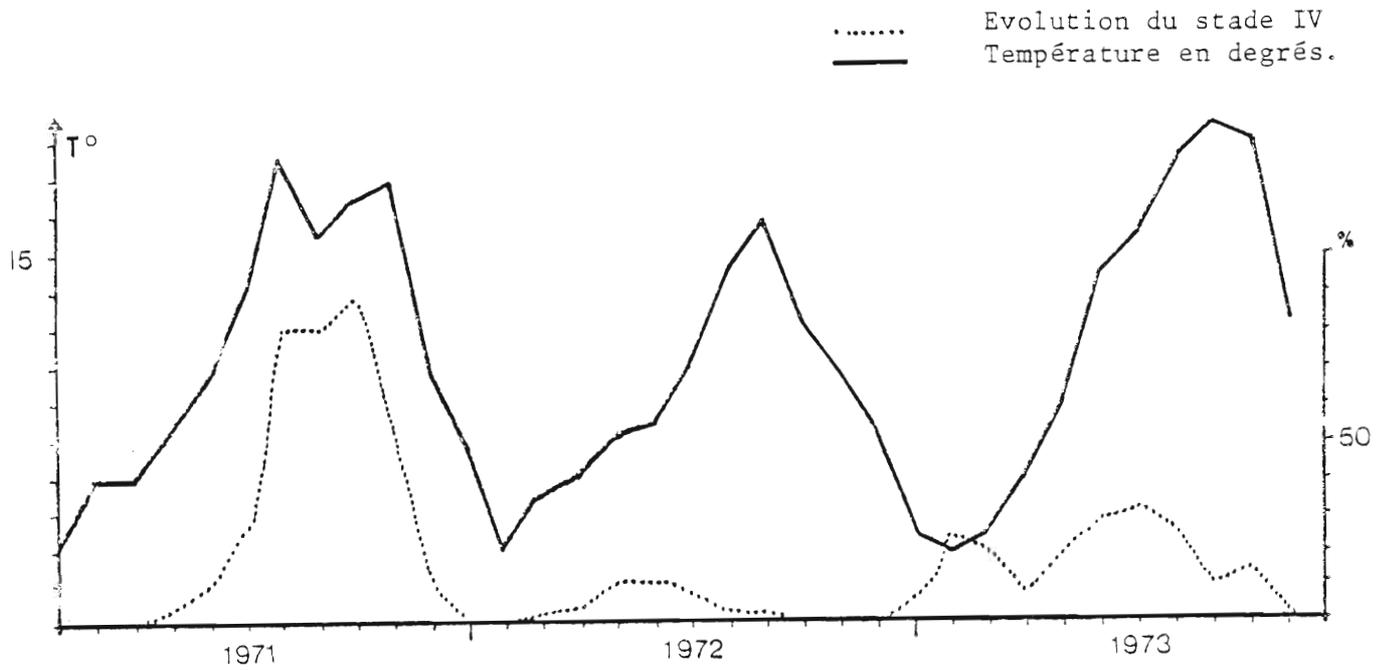
IV. BIOLOGIE - PHYSIOLOGIE.

Nutrition :

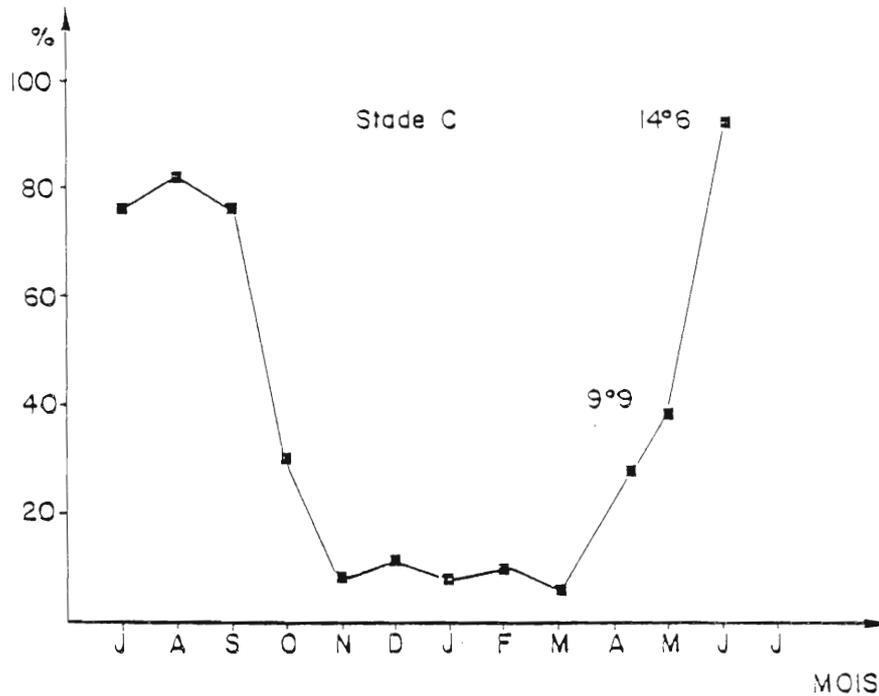
Tapes rhomboïdes est comme la plupart des Veneridés, un filtreur suspensivore, c'est-à-dire qu'il se nourrit des particules qui transitent au-dessus du sédiment. Il possède deux siphons courts partiellement soudés. Autour du siphon inhalant un rang de grands tentacules joue le rôle de filtre pour les plus grosses particules (Grassé, 1960). Nous avons déjà souligné l'importance du volume des particules sur la répartition de *Tapes*.

Chez l'espèce la plus proche, *Venerupis pullastra*, des expériences en laboratoire ont montré une périodicité de 12 heures dans le taux de filtration en alternance avec une production de matériel fécal. Ce cycle rythmique étant influencé par la qualité de la nourriture, la taille de l'individu, et la température (Newell, 1979). La réduction de la concentration de nourriture disponible étant palliée par un ajustement du taux de filtration.

Chez *Venerupis decussatus* et *V. aureus*, Grassé (1960) note la présence de glandes sécrétrices autour de la bouche facilitant la digestion du



a) GLEMAREC & BOURON (1978)



b) BLANCHARD (1982) - Baie du Mont St-Michel

Fig. 8 : Maturation des gonads de *Tapes thomboïdes* stade de maturité maxima.

matériel absorbé. Il souligne également que chez *Tapes* existe une excrétion leucocytaire originale au niveau du coeur, les produits glandulaires phagocytes dans une cavité close traversent la paroi et retournent dans la circulation sanguine jusqu'aux cellules rénales où ils sont rejetés avec les produits de sécrétion de ces dernières.

Sexualité - Reproduction :

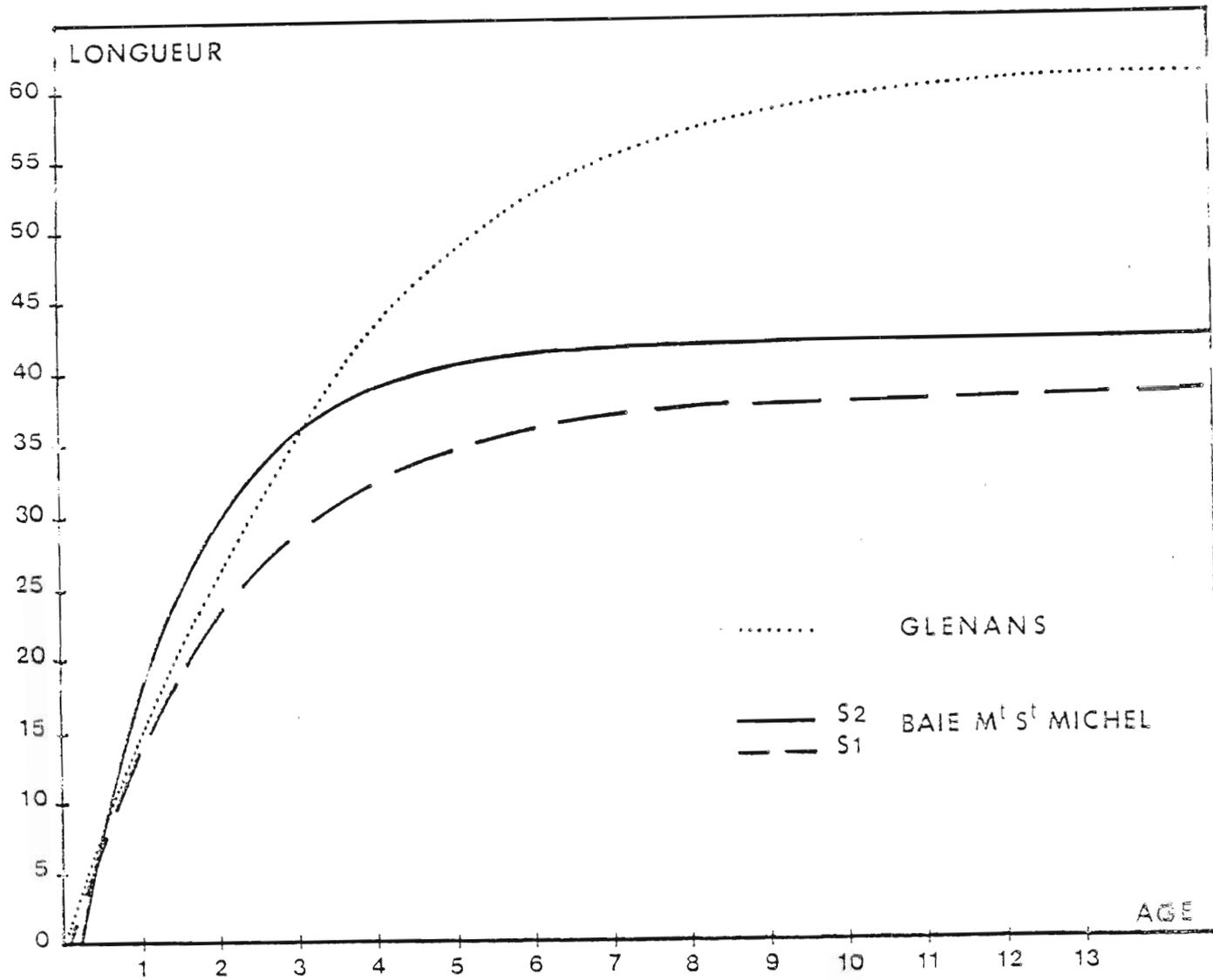
Chez cette espèce, les sexes sont séparés (gonochorisme) aussi bien chez les juvéniles que chez les adultes, avec un sex-ratio voisin de 1 (Lucas, 1969).

Pour Glemarec et Bouron (1978), l'apparition du stade de maturité maxima (stade 4) coïncide avec un seuil de température de 14°C dans l'archipel des Glénans, la ponte étant étalée sur l'ensemble de l'année avec un maximum en été, l'espèce étant très sensible aux variations de température. Dans le golfe normano-breton, nous avons observé le même pic estival pour un seuil de température sans doute légèrement inférieur (Blanchard, 1982) (fig. 8)

Des pics secondaires hivernaux sont signalés par les deux auteurs (hiver 72-73 aux Glénans, hiver 80-81 dans le golfe normano-breton). Ces pics secondaires, de moindre importance, sont dus à des anomalies de température, "la maturation des produits génitaux étant fonction du temps, mais également de la somme des températures dont disposent les animaux pour reconstituer leur réserve après leur période d'intense activité de ponte" (Glemarec et Bouron, 1978). Aux Glénans, ce bimodalisme se retrouve dans de nombreuses classes d'âge, et "semble être un phénomène assez fréquent en profondeur de 10 à 15 mètres, chez les animaux des sables grossiers et dunaires" (Chassé et Glemarec, 1973). Des études sont actuellement en cours pour mieux cerner la fécondité de *Tapes rhomboïdes*. On peut penser que comme chez l'espèce voisine, *Venerupis puillastrea*, la vie larvaire dure environ 30 jours (Quayle, 1951).

Croissance :

Pour Chassé et Glemarec (1973), il ne semble pas que les stries de croissance aient une signification annuelle, "un individu pouvant marquer 0, 1 ou 2 stries par an selon son état physiologique". Les mesures que nous avons faites sur de nombreux spécimens permettent en effet d'observer des stries supplémentaires aux stries hivernales, mais nous avons montré par coupe transversale que les stries annuelles de ralentissement de croissance hivernale étaient marquées dans le golfe normano-breton durant les mois de janvier - février. (BLANCHARD, 1982)



	K	L
Baie du Mont		
Site 1	0,47	38,2
Site 2	0.67	42,00
GLENANS	0,72	62.00

Fig. 10 : Croissance comparée de *Tapes rhomboïdes* en baie du Mt St Michel (BLANCHARD 1982) et aux Glénans (CHASSE & GLEMAREC 1973)

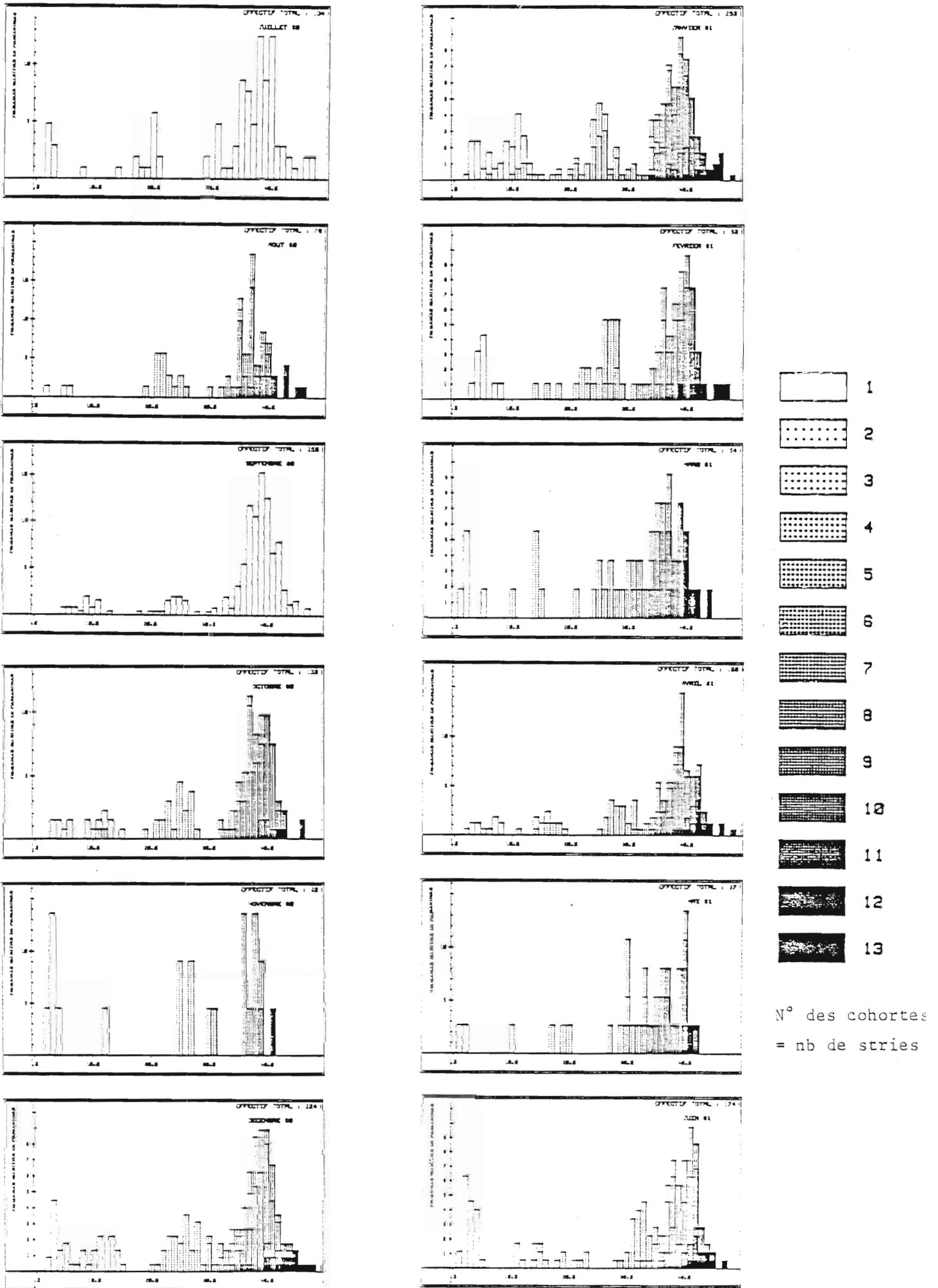


Fig. 9 histogrammes de fréquences pour Tapes rhomboïdes.

En observant mensuellement les histogrammes de fréquence de tailles, la moyenne mensuelle des modes permet de suivre l'évolution de croissance de chaque cohorte pour des individus issus de deux sites en baie du Mont St-Michel (Blanchard, 1982) (fig. 9).

L'ajustement à une croissance théorique, par le modèle de von Bertalanffy, propose une longueur infinie de 38 mm pour la population vivant en fond de baie, pour une profondeur de 8 m et une longueur de 42 mm pour la population exposée à un hydrodynamisme plus intense, avec une profondeur de 15 m.

On observe que la croissance en longueur est rapide durant les premières années, et n'évolue plus après 6 ans, alors que la coquille s'épaissit. L'âge maximum observé est de 12 ans.

Nous avons reporté sur la figure 10 la courbe théorique issue de ces résultats, en les comparant aux observations de Chassé et Glemarec (1973) sur des individus récoltés sur le banc de la Pie dans l'archipel des Glénans.

La croissance y est plus régulière et la longueur maximale théorique beaucoup plus importante (62 mm).

Dans la baie du Mont St-Michel, la relation taille - poids s'établit comme suit : (Blanchard et Chardy, 1983)

$$- \log W_{\text{sec}} = 2.348 \times \log L - 0.404$$

$$- \log W_{\text{frais total}} = 3.36 \times \log L - 4.36$$

Production :

Aux Glénans, la courbe de croissance pondérale "montre une phase de self-accélération durant les deux premières années, et une phase de self-inhibition, à croissance lente, de 5 ans à la fin de la vie (> 10 ans), où l'animal atteint alors un poids frais théorique maximum de 48 mg. Entre les deux phases, la croissance est quasi linéaire. La majeure partie de la population s'y trouve et la production annuelle individuelle y est constante, indépendante de la taille, et proche de 7 g par individu en poids frais brut, soit un poids moyen individuel de 15.27 g. La productivité (rapport P/B) est de 0.44, c'est-à-dire que la production annuelle est de l'ordre de grandeur de la moitié de la biomasse" (Chassé et Glemarec, 1973).

La production générale aux Glénans est ainsi estimée à 560 grammes de poids frais total par mètre carré.

Dans le golfe normano-breton, l'estimation des ressources potentielles de *Tapes rhomboïdes* nous a amené à rechercher les zones biosédimentaires favorables et la productivité de chacune d'entre elles (Blanchard et Chardy) (cf. Chapitre édaphisme)

Dans les sédiments grossiers, le taux de mortalité naturelle est estimé à $Z = 0.48$. Pour $P/B = Z$, la production moyenne du secteur est estimée à 275.5 g de poids frais / m² / an, soit très exactement la moitié de celle des Glénans. La biomasse maximale étant située à 2.7 ans.

BIBLIOGRAPHIE

- BLANCHARD, M., 1982. Biologie de la population de *Tapes rhomboïdes*.
in : Etude écologique d'avant-projet du site marémoteur du golfe
normano-breton.
CNEXO. Rapport contrat EDF 1980-1981.
- BLANCHARD, M., P. CHARDY, L. DREVES & Y. GUENNEGAN, 1983. Etude écologique
du site Cotentin-centre.
Chap. III : les bivalves. CNEXO. Rapport contrat EDF 1982-1983.
- BOURON, D. & M. GLEMAREC, 1973. Evolution de la maturité sexuelle chez six
espèces de mollusques bivalves des Glénans.
Fac. Sci. Brest. Rapport contrat CNEXO 72/527.
- CABIOCH, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques
de la Manche occidentale.
Cahiers de Biologie Marine, T.9 (5 suppl.), p. 1-721.
- CHASSE, C. & M. GLEMAREC, 1973. Les bancs de *Venerupis rhomboïdes* des Glénans.
Fac. Sci. Brest. Rapport contrat CNEXO 72/527.
- FISCHER-PIETTE, E. & B. METIVIER, 1971. Révision des Tapetinae (mollusques
bivalves).
Mémoires du Museum d'Histoire Nat. (A), T. 71.
- GENTIL, P., 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine.
Thèse 3e cycle, Paris VI, 110 p.
- GLEMAREC, M. & D. BOURON, 1978. Evolution de la maturité sexuelle chez six
espèces de bivalves des Glénans.
Haliotis, vol. 9 (1), p. 45-48.
- GRASSE, P.P., 1960. Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, zoologie.
T. 5, fasc. 2, 2220 p. Masson ed.
- HOLME, N.A., 1961. Shell form in *Venerupis rhomboïdes*.
J. mar. biol. Ass. U.K., 47, p. 397-405.
- HOLME, N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel. Part III.
J. mar. biol. Ass. U.K., 46 (2), p. 401-493.
- LUCAS, A., 1969. Remarques sur l'hermaphrodisme juvénile de quelques vénéridés
(bivalves).
Malacologia 9, p. 275-276.
- NEWELL, R.C., 1979. Biology of intertidal animals.
3e edition. Marine Ecological Surveys ed. U.K.
- QUAYLE, D.B. Structure and biology of the larva and Spat of *Venerupis pui-*
lastra (Montagu).
Trans. Roy. Soc. Edin., vol. 17 (1), n° 8, p. 255-297.

RETIERE, C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton.
Thèse d'état, Rennes, 370 p.

TEEBLE, N., 1966. British bivalve shell. Handbook for identification
Royal Scottish Museum, 212 p.