

**LA MALADIE DES BRANCHIES CHEZ
LES HUITRES DU GENRE *CRASSOSTREA*
CARACTERISTIQUES ET EVOLUTION DES ALTERATIONS
PROCESSUS DE CICATRISATION**

par Michel COMPS

Introduction. Il a été fait état dans une note antérieure (COMPS, 1969) de quelques observations relatives aux caractéristiques histologiques des lésions apparaissant lors de l'affection branchiale à laquelle tout particulièrement *Crassostrea angulata* se trouve être sujette depuis 1966.

L'isolement et la culture du parasite présumé être l'agent responsable de la maladie n'ayant cependant pu être réalisés jusqu'à ce jour, une étude anatomopathologique et histologique plus complète a été envisagée afin de tenter de préciser la définition du Protiste incriminé et de déceler le processus de dégradation des tissus de l'huître ainsi que les réactions de l'hôte à l'infestation par le parasite et au développement de ce dernier.

Par ailleurs, l'importation de *Crassostrea gigas* THUNBERG en provenance du Japon au moment même où sévissait en France chez *Crassostrea angulata* la maladie des branchies, avait conduit à examiner minutieusement des échantillons prélevés sur les lots d'huîtres japonaises avant leur immersion dans les eaux des différents bassins ostréicoles français (1). Des examens analogues avaient d'ailleurs été pratiqués sur des huîtres de la même espèce importées de Corée et de Colombie britannique.

L'ensemble des observations effectuées avait permis d'établir que les huîtres importées présentaient des lésions identiques à celles rencontrées chez *C. angulata* et ce, dans des proportions très variables comme l'a noté MARTEIL (1968). Les taux moyens de *C. gigas* atteintes, pour l'année 1968, étaient les suivants : huîtres importées du Japon : 27 %, de Corée : 56 %, de Colombie britannique : 14 %. MARTEIL avait en outre signalé que chez les huîtres examinées, les attaques sévères (stage 3) faisaient défaut.

Compte tenu des examens faits jusqu'à ce jour et des données qui en découlent, il a paru intéressant, en rapport avec les éléments connus de l'altération des branchies de *Crassostrea angulata*, de préciser les caractéristiques anatomiques et histologiques des branchies échancrees chez *C. gigas*.

Enfin, ces travaux ont été complétés par une étude expérimentale de lésions pratiquées artificiellement sur les branchies d'huîtres portugaises.

En effet, si l'affection en cause peut à l'extrême entraîner la mort des sujets, il est certain que nombre d'individus atteints réagissent à l'érosion tissulaire ; il se produirait en particulier le phénomène d'hyperplasie réactionnelle signalé par BESSE (1968).

Cependant si l'on a pu, à partir des coupes microscopiques, définir des faciès traduisant une « réparation » des tissus, il a en outre paru utile de montrer dans quelle mesure et suivant quelles modalités l'huître est susceptible, avant même de régénérer ses branchies, de réagir ne serait-ce que par une simple cicatrisation, aux lésions qu'elle peut subir d'une manière ou d'une autre.

(1) La maladie des branchies des huîtres portugaises des côtes françaises de l'Atlantique. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2) : 145-180.

C'est dans ce but que la question a été envisagée sur le plan expérimental comme l'avait déjà fait ATKINS (1930) dans le cadre d'une étude portant sur la régénération des branchies chez *Mytilus edulis* LINNÉ.

I - Anatomie des branchies et des palpes.

a) Techniques d'étude. Après les examens *in vivo* des branchies et des palpes, toutes les huîtres étudiées ont été fixées soit par le liquide de Bouin pour la plupart des cas, soit par le fixateur de Zenker ou encore par celui de Davidson.

Pour les études macroscopiques à la loupe binoculaire, il s'est avéré préférable de travailler sur des tissus fixés, déshydratés à l'alcool absolu, ce liquide étant ensuite chassé par passage dans le toluène que l'on laisse s'évaporer. Traitées de cette façon, les huîtres se conservent sans difficulté à l'air libre et surtout se présentent dans un état tel qu'il est particulièrement aisé d'en observer les détails anatomiques et les particularités anatomopathologiques recherchées.

Les examens microscopiques ont été pratiqués sur des coupes colorées suivant trois techniques : thionine picriquée d'après MASSON, technique de MALLORY, Azan d'après HEIDENHAIN.

Les deux dernières méthodes, qui colorent les tissus chitineux en bleu, sont particulièrement intéressantes sous ce rapport car elles permettent de suivre plus facilement les modifications dans l'organisation des branchies dont elles constituent en quelque sorte la base fixe.

b) Matériel étudié. Les observations ont porté sur des groupes de mollusques de provenances très diverses :

Crassostrea angulata

importées du Portugal en avril 1968, mises en élevage sur les parcs de Dagnas, au centre du bassin de Marennes-Oléron : examinées en décembre 1968 ;

élevées sur différents parcs de Ronce, au sud du bassin de Marennes-Oléron ;

collectées en 1967, conservées en collecteurs sur les parcs de Bonne-Anse, à l'embouchure de la Gironde : examinées en mars 1969 ;

collectées en 1967 dans le bassin d'Arcachon : examinées en avril 1969 ;

collectées dans le bassin d'Arcachon en 1967, élevées dans l'étang de Thau : examinées en avril 1969 ;

Ostrea edulis L. provenant de Bretagne et d'Italie ;

Mytilus edulis provenant de l'embouchure de la Charente : examinées en mars 1969.

c) Anatomie normale des branchies et des palpes chez les huîtres du genre *Crassostrea*. Les rappels qui vont suivre n'ont d'autre but que de préciser des notions générales afférentes à l'anatomie et à la structure des palpes et des branchies et de servir de base de comparaison dans le contexte de l'étude des lésions et déformations de ces organes.

Les palpes labiaux sont des organes charnus de forme sensiblement triangulaire, possédant chacun une face lisse et une face striée. Ils sont constitués par une masse de tissu conjonctif recouverte, côté face lisse, par un épithélium bas, quasiment cubique, assez peu cilié, pourvu de cellules épithéliales muqueuses et éosinophiles, et, côté face striée, par un épithélium haut dont la ciliature est très développée. LEENHARDT (1926), se référant aux travaux de THIELE a donné une description détaillée de ces formations et des différenciations qu'elles peuvent présenter.

L'huître possède quatre branchies semblables, chaque lame branchiale résultant de l'accolement d'un feuillet direct et d'un feuillet réfléchi reliés à leur partie distale par une bande tissulaire en forme de sillon, la gouttière marginale, et par les jonctions interfoliaires qui maintiennent les feuillets écartés.

Un feuillet branchial est constitué par une série de filaments accolés les uns aux autres : les filaments sont disposés en « plis » verticaux donnant à la branchie un aspect plissé. Les plis groupant un filament apical et latéralement des filaments ordinaires sont reliés entre eux, à leur base, par un filament principal différent des filaments ordinaires : dans ce cas, la branchie est dite hétérorhabdique (GRASSÉ, 1960). Bien que pratiquement constant, le nombre de filaments par pli peut être sujet à certaines fluctuations. C'est ainsi que chez *Crassostrea angulata*, on a relevé que ce nombre pouvait aller de 12 en règle générale, jusqu'à 19. Cette variation paraît importante en rapport avec celle signalée par

YONGE (1960) chez *Ostrea edulis*, cet auteur citant un nombre susceptible de varier entre 9 et 12, mais cependant elle est assez comparable à celle que l'on peut trouver chez *Crassostrea virginica* GMELIN qui d'après GALTISOFF (1964) possède de 10 à 16 filaments par pli.

Pour ce qui est de la structure d'une branchie normale on pourra se reporter à la figure 1 qui représente une coupe perpendiculaire à l'axe des filaments. On notera en particulier la forme tubulaire du filament dont le squelette est constitué par deux bandes chitineuses internes le parcourant d'une extrémité à l'autre ; à noter également les deux types de ciliature, apicale et latérale.

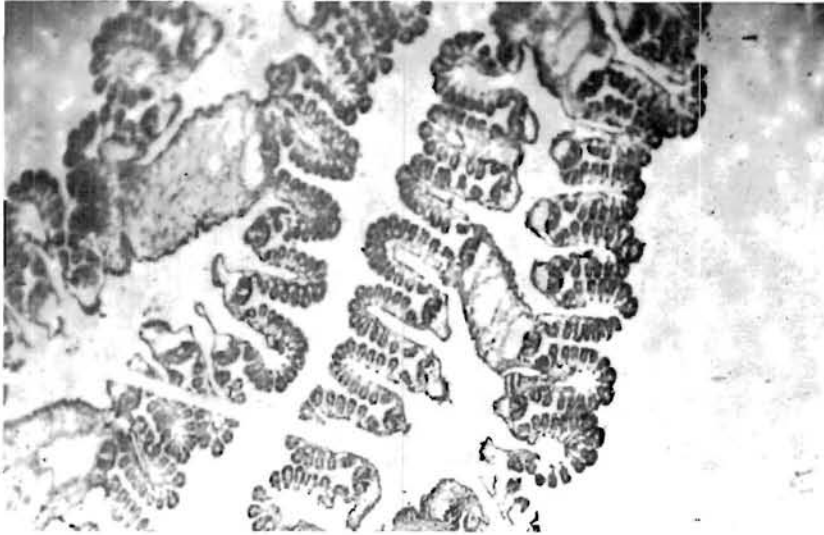


FIG. 1. — *Crassostrea angulata* : coupe perpendiculaire aux filaments branchiaux montrant la structure d'une branchie saine. Hémalum-éosine (G x 60).

La gouttière marginale est une bande tissulaire lisse, creusée en sillon et bordant ventralement la branchie. Elle est constituée d'une base de tissu conjonctif surmontée par un épithélium cylindrique haut, fortement cilié, caractérisé en outre par la présence de cellules muqueuses et de cellules granuleuses éosinophiles. Sous la basale de l'épithélium, s'observe une lame chitineuse de soutien.

II - Lésions observées.

1° - Chez *Crassostrea angulata*.

a) *Examens macroscopiques*. Outre les indentations et les grandes perforations, apparaissent sur les branchies malades examinées *in vivo*, des taches jaunâtres, tantôt sous forme de ponctuations, tantôt plus ou moins allongées dans le sens des filaments et où l'on peut déjà reconnaître des déformations.

L'observation à la loupe révèle d'une façon plus précise une grande variété de modifications qui pourraient être associées à des phases successives de l'évolution de la maladie dont ils constitueraient différents symptômes.

L'anomalie anatomique la plus simple consiste en un léger boursoufflement, très localisé, du filament, donnant à ce dernier un aspect en hernie. Sans s'étendre particulièrement dans le sens de la longueur du filament, ce gonflement affecte parfois les filaments voisins (un ou deux le plus souvent) qui sont localement fusionnés. Il faut noter que le gonflement des tissus au niveau des zones de fusion des filaments n'est pas de règle.

Ces modifications de structure peuvent se répéter plusieurs fois le long d'un pli alors qu'un certain nombre de plis voisins, très variable du reste, demeurent rigoureusement indemnes de toute déformation.

A côté des stades précédemment décrits s'observent de véritables cas de nécrose des tissus conduisant au délabrement et à la rupture des filaments. Souvent la nécrose s'étend sur les filaments d'un

même pli, tant en profondeur que dans le sens longitudinal, provoquant la quasi-disparition de tout ou partie du groupe de filaments ; les extrémités des filaments aboutissant aux lésions sont plus ou

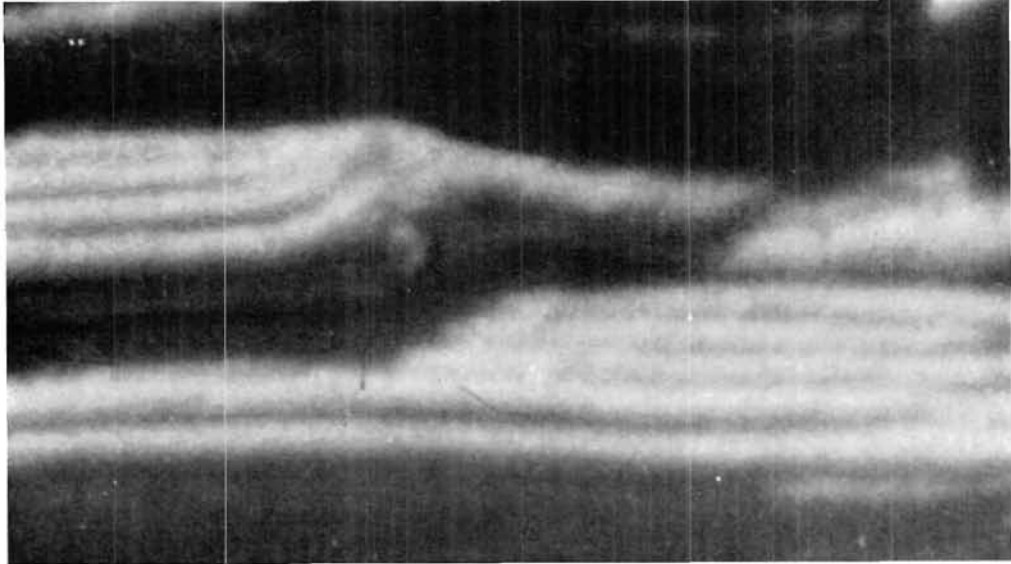


FIG. 2. — *Crassostrea angulata* : vue macroscopique d'un pli de filaments nécrosé ; on distingue nettement la soudure des filaments en bordure de la lésion (G x 130).

moins agglomérées et soudées entre elles. Tantôt un pli entier disparaît, tantôt il ne s'agit que d'une portion qui peut se situer soit au voisinage immédiat de la gouttière marginale soit au contraire à la base des branchies. En fait les faciès sont multiples et variés comme le montrent les figures 2 et 3.

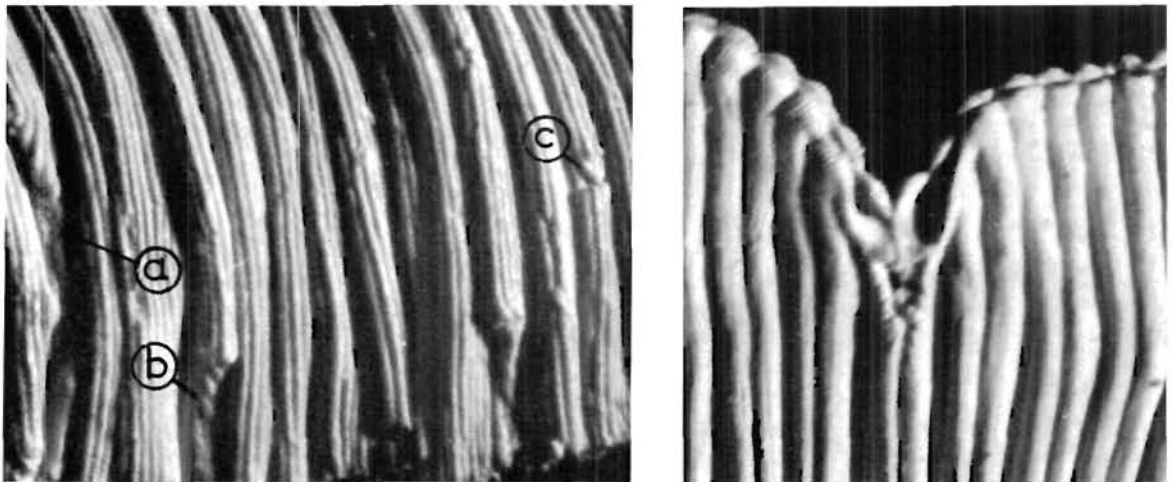


FIG. 3 et 4. — *Crassostrea angulata*. À gauche (fig. 3), vue macroscopique d'un fragment de branchie altérée montrant différents faciès de lésions (a, b, c) (G x 40). À droite (fig. 4), vue macroscopique d'un fragment de branchie altérée avec échancre ; sous la gouttière marginale, une lésion en excavation affectant deux plis de filaments (G x 30).

Si le plus souvent l'extension de la lésion s'opère tout au long d'un même pli, il arrive aussi qu'elle soit latérale, deux plis contigus, et parfois plus, se trouvant atteints. Là encore se produisent des soudures de filaments sur la bordure de la lésion qui affecte généralement l'aspect d'une excavation et même dans certains cas, correspond à une perforation totale de la branchie ou seulement d'un feuillet branchial (fig. 4). On a relevé chez les huîtres provenant du Portugal de nombreux cas de perforations.

A l'origine, le diagnostic de la maladie a eu pour base les échancrures ou indentations observables à l'œil nu sur la bordure libre des branchies, donnant à ces dernières un contour festonné.



FIG. 5. — *Crassostrea angulata* : vue macroscopique d'une lésion affectant la totalité d'un pli correspondant à une échancrure avec étalement de la gouttière marginale (G x 30).

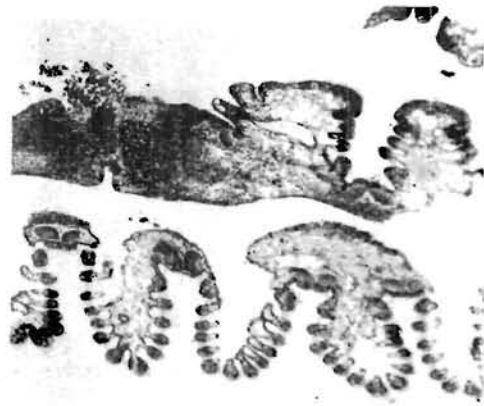


FIG. 6. — *Crassostrea angulata* : Coupe montrant au voisinage d'une lésion plusieurs filaments d'un pli soudés. Thionine picriquée (G x 60).

nettement sur les coupes pratiquées perpendiculairement à l'axe des filaments branchiaux ; on y remarque en effet que le pli comporte un nombre réduit de filaments (fig. 6). La fusion de ces derniers donne lieu à la formation d'une masse tissulaire conjonctive bordée par un épithélium épais et cilié, sans différenciation dans la ciliation, comme c'est le cas pour un filament branchial normal. En outre, dans le « filament de fusion », on peut, par une coloration appropriée, mettre en évidence les baguettes chitineuses appartenant aux filaments fusionnés.

Sans pouvoir affirmer que cette modification dans la structure du pli constitue une des phases de la maladie, il est intéressant de constater qu'elle est fréquente sur les branchies altérées.

perforations, quand elles étaient visibles constituaient un second élément de diagnostic. Les indentations présentent des aspects très différents selon la manière dont elles se sont formées et l'on peut distinguer deux types communément rencontrés, sachant qu'il existe de nombreux cas intermédiaires.

Partant de la base de la branchie, la nécrose affecte très souvent la totalité d'un pli jusqu'à la base d'une indentation à laquelle correspond un étalement de la gouttière marginale (fig. 5), les tissus de cette dernière se confondant avec ceux des filaments plus ou moins soudés. Dans la plupart de ces cas, l'altération ne concerne qu'un seul feuillet de la lame branchiale.

Le deuxième type d'échancrure apparaît comme la conséquence d'une nécrose plus localisée : deux ou trois plis de filaments sont altérés à un niveau situé immédiatement sous la gouttière marginale, sans que cette dernière ne soit interrompue (fig. 4). On peut cependant penser que par une intensification de la nécrose, la branchie se trouve entièrement perforée et qu'il s'ensuit une rupture de la gouttière marginale contribuant à accroître la profondeur de l'indentation.

S'il arrive que la gouttière marginale soit ainsi rompue, ou encore qu'elle subisse une altération directe, il est convenable qu'elle se régénère rapidement, sans d'ailleurs pour autant reprendre sa forme initiale en sillon, car au niveau de la quasi-totalité des échancrures considérées, il a toujours été constaté que la gouttière marginale était présente et continue quoique souvent profondément déformée.

En résumé, de ces premiers examens à la loupe se dégagent trois points :

l'altération des filaments se limite souvent à un pli et se propage surtout longitudinalement, affectant un tronçon de pli plus ou moins long ;

la gouttière marginale, bien que très modifiée et tourmentée dans son aspect, présente rarement des discontinuités ;

par couples ou par groupes plus importants, les filaments se soudent, notamment au voisinage immédiat des lésions.

b) Examens microscopiques. 1° *Fusion des filaments.* Fréquentes sur les branchies atteintes, ces altérations de la structure des plis de filaments apparaissent

De telles anomalies peuvent exister aussi chez d'autres mollusques et en particulier chez *Mytilus edulis* comme ATKINS (1930) a pu l'observer sur des branchies de moules provenant de différents estuaires des côtes anglaises.

2") *Lésions nécrotiques.* Il a été mentionné (COMPS, 1969) que les altérations se limitaient dans une grande majorité des cas à un pli de filaments, les plis voisins étant parfaitement intacts. En outre, il a été signalé la profonde désorganisation de l'ensemble du pli affecté dont très souvent les filaments sont agglomérés en une masse tissulaire compacte.

Des examens plus récents de branchies malades ont confirmé ces premières observations. Toutefois, afin de préciser l'évolution des lésions, il a paru utile de revenir sur leurs caractéristiques histologiques.



FIG. 7. — Coupe de branchies de *Crassostrea angulata* fortement altérées. En a, b, c et d, on voit différentes phases de la modification des plis de filaments. Thionine picriquée (G x 80).

Les figures 7 et 8 montrent plusieurs types d'altérations. Sur la figure 7, en a les filaments encore parfaitement individualisés sont liés à une masse tissulaire importante, bordée dans l'espace interfoliaire par un épithélium haut. Une telle configuration pourrait laisser supposer qu'il s'agit là d'une liaison interfilamentaire, commune à tous les filaments du pli, qui se serait fortement développée. En b on voit apparaître un faciès analogue mais la structure des filaments n'est plus visible : il ne subsiste qu'une épaisse bordure épithéliale. Sur une lame branchiale voisine, c, se retrouve la même configuration avec cette particularité que la masse tissulaire substituée à l'ensemble du pli est reliée au pont interfoliaire le plus proche. On peut remarquer par ailleurs la dilatation des sinus sanguins au niveau des filaments principaux.

Dans un grand nombre de cas, les masses tissulaires décrites précédemment présentent des zones nécrotiques dont la localisation et le faciès sont extrêmement divers.

La figure 8 montre, en *a*, que souvent l'érosion des tissus se traduit par la formation d'une excavation plus ou moins profonde et plus ou moins largement ouverte ; parfois même, en *b* elle se produit en profondeur, dans la masse tissulaire, ou encore, *c*, en surface. La nécrose peut aussi affecter la face interne du pli perturbé (fig. 8, *d*).

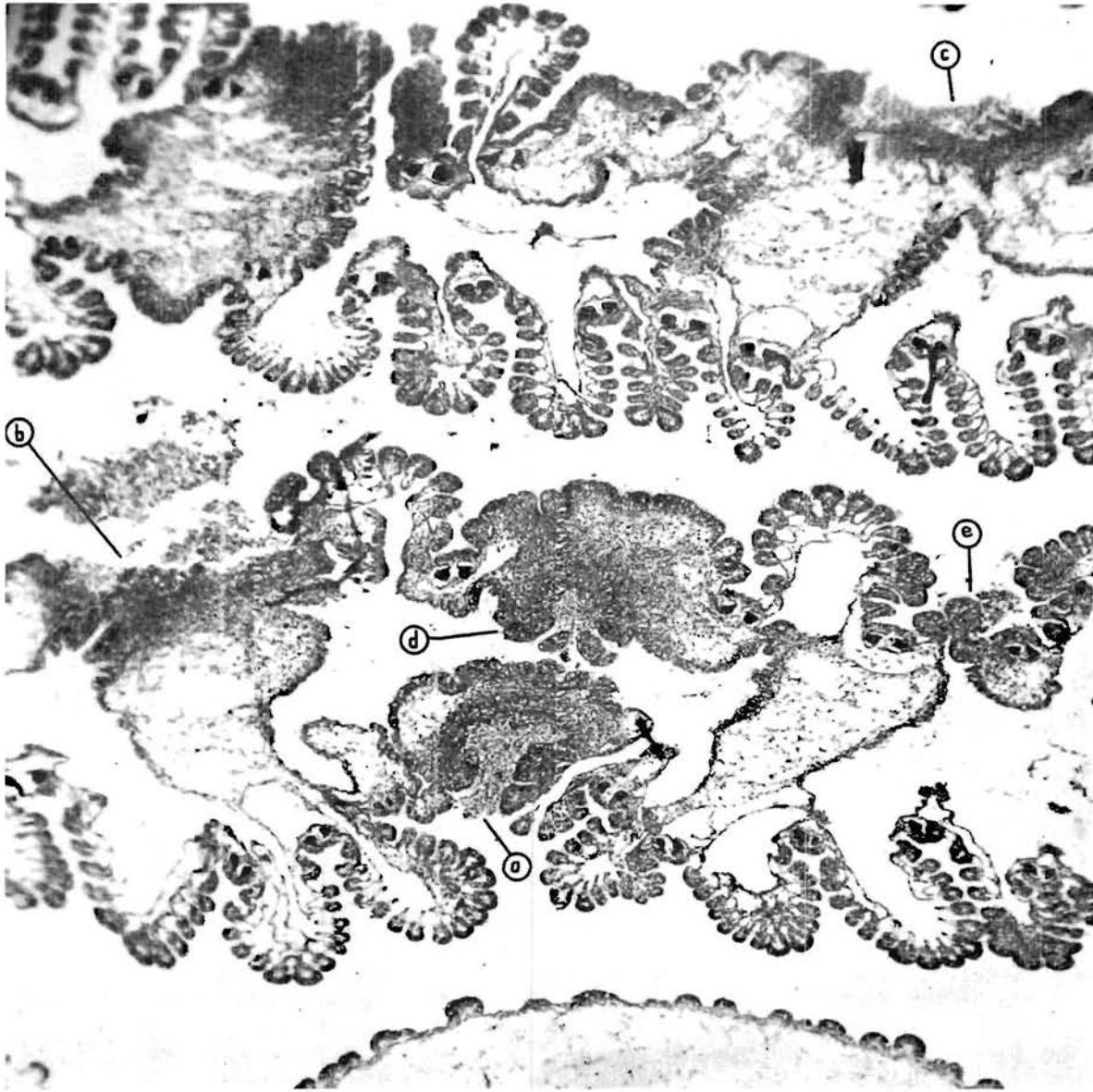


FIG. 8. — *Crassostrea angulata* : coupe perpendiculaire au filaments : on distingue différents types de nécroses dans leur phase évolutive (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*). Thionine picriquée (G x 80).

Enfin il faut noter que des plis de filaments ayant gardé leur configuration normale sont également le siège de nécroses souvent limitées à deux ou trois filaments (fig. 7, *d*), mais aussi donnant lieu parfois à la disparition presque totale du pli (fig. 8, *e*).

La grande variété de faciès observés sur les coupes est naturellement liée dans une certaine mesure au degré d'altération des branchies mais encore dépend du niveau de la coupe par rapport au tronçon de pli affecté par la maladie.

L'intérieur des excavations est « tapissé » d'une façon plus ou moins régulière par des cellules géantes déjà décrites dans une note précédente (COMPS, 1969) et qui semblent être une des formes les plus caractéristiques ou du moins les plus fréquentes du Protiste supposé être le parasite destructeur des branchies comme le pensent ARVY et FRANC (1968).

L'invasion des tissus par le parasite et la propagation de celui-ci entraîneraient des modifications particulièrement importantes au niveau de l'épithélium qui, comme on peut le constater dans différentes zones favorables, deviendrait turgescents, la cuticule externe s'éloignant progressivement de la basale. Il s'ensuivrait un étirement de certains éléments cellulaires qui le composent. Ce phénomène s'observerait dans quelques cas au niveau de la gouttière marginale.

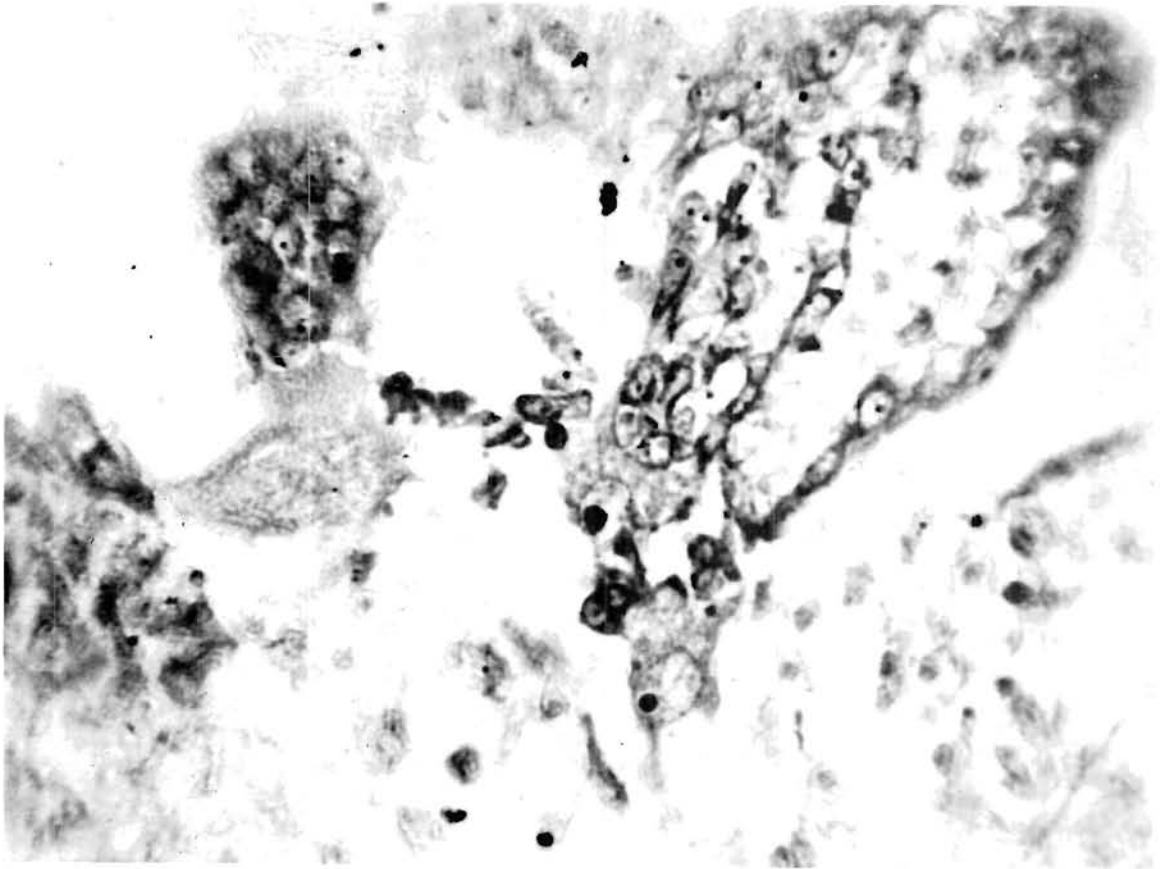


FIG. 9. — *Crassostrea angulata* : coupe de branchie passant par une lésion : cellules géantes avec prolongements associées à des ensembles de petites cellules bipolaires très chromophiles. Thionine picriquée (G x 375).

La présence sous-jacente du parasite en voie de développement induirait peut-être cette transformation de l'épithélium ? La rupture de celui-ci en un point donné et l'expansion du Protiste, soit en profondeur, soit en surface constitueraient les phases du processus de dégradation des tissus de l'hôte.

Les « déchets » issus de cette destruction se retrouvent dans la lumière de l'excavation, associés à des leucocytes et à certains éléments appartenant au Protiste.

Sur le pourtour des lésions on peut voir le Protiste se propager et se développer dans les zones sub-épithéliales, l'épithélium se trouvant disloqué et finissant par disparaître complètement. Dans les phases précédant sa destruction, cet épithélium se recourbe vers l'intérieur de l'excavation. A cet endroit, il affecte une structure très particulière : il comporte notamment, et c'est ce qui paraît le plus caractéristique, un enchevêtrement de cellules bipolaires, souvent fusiformes, parfois associées en amas très denses, fortement colorées en violet par la thionine picriquée.

Des coupes parallèles aux filaments branchiaux ont permis de bien mettre en évidence ce type de formations. La figure 9 montre une forme d'« association » entre les cellules géantes et les petites cellules bipolaires, ces dernières étant colorées d'une façon plus intense que les premières. La masse constituée par l'ensemble de ces éléments possède dans sa partie distale libre une ciliature confirmant qu'à l'origine elle faisait partie intégrante des tissus branchiaux : sous l'action d'un groupe d'individus parasites (cellules géantes), elle aurait été repoussée vers l'extérieur dans l'espace interfilamentaire.

A la suite de la première étude déjà citée, on avait pensé que les petites cellules bipolaires, bien différenciées par la coloration et se présentant en chaînes plus ou moins continues pourraient être des formes particulières du parasite et plus spécialement des formes de propagation ou de dissémination.

Sans éliminer totalement cette hypothèse, il ne semble pas tout à fait certain qu'elles ne puissent pas correspondre à des formations ou encore à des modifications tissulaires liées à certains processus réactionnels consécutifs à la présence et au développement du parasite chez l'huître. Les cellules géantes observées au niveau des lésions sont en effet pourvues de prolongements s'immiscant dans les tissus qui, à leur contact, pourraient subir diverses transformations et évoluer vers les formes signalées ci-dessus. Les seuls examens histologiques ne paraissent pas suffisants pour préciser cette question.

Il paraît enfin utile de signaler que cette étude des lésions, qui certes n'est pas exhaustive, n'a pas permis de déceler le processus de décollement de la ciliature des filaments que GROSSIN et DASTE (1969) ont observé sur des branchies altérées aux stades 2 et 3.

Tissus cicatriciels. Chez certaines huîtres, on trouve, comme cela a été signalé antérieurement, au niveau des échancrures, des plages tissulaires lisses, se prolongeant parfois jusqu'à la base des branchies, en bandes étroites, remplaçant en quelque sorte un pli de filaments. Les coupes passant par ces différentes formations montrent que leur organisation est comparable à celle de la gouttière marginale. Il s'agit en effet d'une masse conjonctive bordée par un épithélium haut, fortement cilié, pourvu de cellules granuleuses éosinophiles ; une bande chitineuse plus ou moins épaisse soutient cet épithélium. Les expériences concernant la cicatrisation dont il sera traité ultérieurement permettraient de penser qu'il s'agit là de tissus néoformés que l'on peut considérer comme symptomatiques de la réparation des tissus branchiaux.

Les coupes révèlent en outre des faciès intermédiaires entre les zones en voie de nécrose et celles qui sont cicatrisées. Il est cependant difficile de préciser si la partie malade se régénère ou si encore on ne se trouve pas à un moment de recrudescence de l'activité du parasite dans une zone partiellement réparée où la cicatrisation n'aurait pas atteint le stade décrit précédemment.

2° - Chez *Crassostrea gigas*.

a) *Matériel étudié.* Les examens de différents ordres ont porté sur trois échantillons :

- 1) huîtres importées du Japon en janvier 1968 ; il s'agissait de mollusques d'au moins un an ;
- 2) naissains importés de Colombie britannique en septembre et novembre 1968 ;
- 3) naissains importés du Japon en février 1969.

Aucun de ces trois lots d'huîtres n'avait été immergé dans les eaux du bassin de Marennes après réception.

Il sera fait en outre mention d'observations effectuées sur des huîtres de la même espèce, importées du Japon en 1957 et élevées en casiers sur les parcs de Ronce pendant deux saisons.

b) *Examens macroscopiques.* Chez les huîtres d'un an (lot 1), 25 % des sujets présentaient des échancrures plus ou moins profondes atteignant parfois la base d'insertion des branchies et affectant la forme d'un V ou d'un U aux contours très nets. A la loupe on put s'apercevoir que la configuration des échancrures offrait un certain nombre de caractéristiques bien définies (fig. 10) :

les bords de l'échancrure sont constitués par deux plis de filaments, contigus à la base et s'écartant ensuite l'un de l'autre,

à un niveau variable suivant les types d'échancrures, ces plis rejoignent la gouttière marginale qui se trouve donc interrompue dans l'intervalle de l'échancrure et dont les extrémités forment deux « demi-boutonniers »,

dans la plupart des cas, il ne semble pas qu'entre les plis bordant l'échancrure d'autres plis soient absents.

au niveau de l'échancrure, les filaments ne portent pas les symptômes habituellement relevés chez les huîtres portugaises malades (perforations, nécroses diverses, filaments soudés, etc.).

Ces particularités se sont retrouvées chez les naissains importés en février 1969 (lot 3) ; ce lot d'huîtres ne présentait qu'un pourcentage assez faible (4 % ; N = 50) de sujets aux branchies échan-

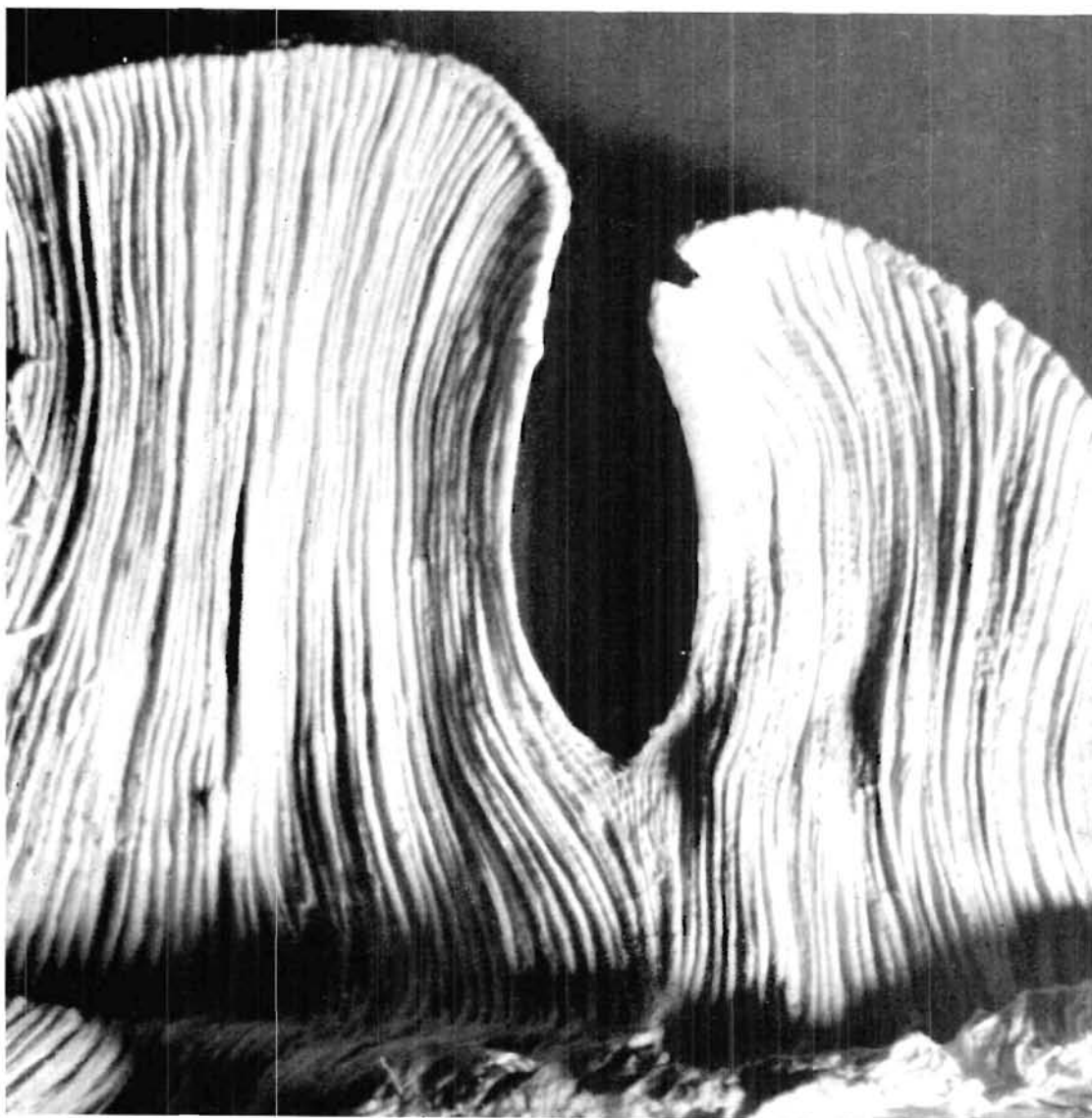


FIG. 10. — *Crassostrea gigas* : vue macroscopique d'une branchie avec échancrure profonde, sur laquelle on distingue nettement l'interruption de la gouttière marginale (G x 12).

crées. Généralement on n'a relevé qu'une échancrure par branchie et le plus souvent sur une seule branchie. Cependant il s'est trouvé des cas où deux et même trois branchies contiguës présentaient chacune une échancrure au même niveau.

Par ailleurs, essentiellement chez les naissains du lot 3, on a pu observer des contours de branchies assez suspects (20 % des individus) : à l'œil nu, la branchie paraissait légèrement échancrée. L'examen à la loupe permet de mettre en évidence une configuration différente de celle décrite ci-dessus. En effet contrairement à ce qui a été signalé dans le cas considéré, la gouttière marginale n'offrait pas de discontinuités. Au niveau de l'échancrure comme de part et d'autre de celle-ci, les fila-

ments n'apparaissaient nullement affectés par une quelconque modification pouvant rappeler les différentes lésions visibles chez *Crassostrea angulata* altérée.

Les causes de ce phénomène semblent peu évidentes à première vue mais on pourrait supposer qu'il s'agit là des conséquences d'une croissance irrégulière de la branchie.

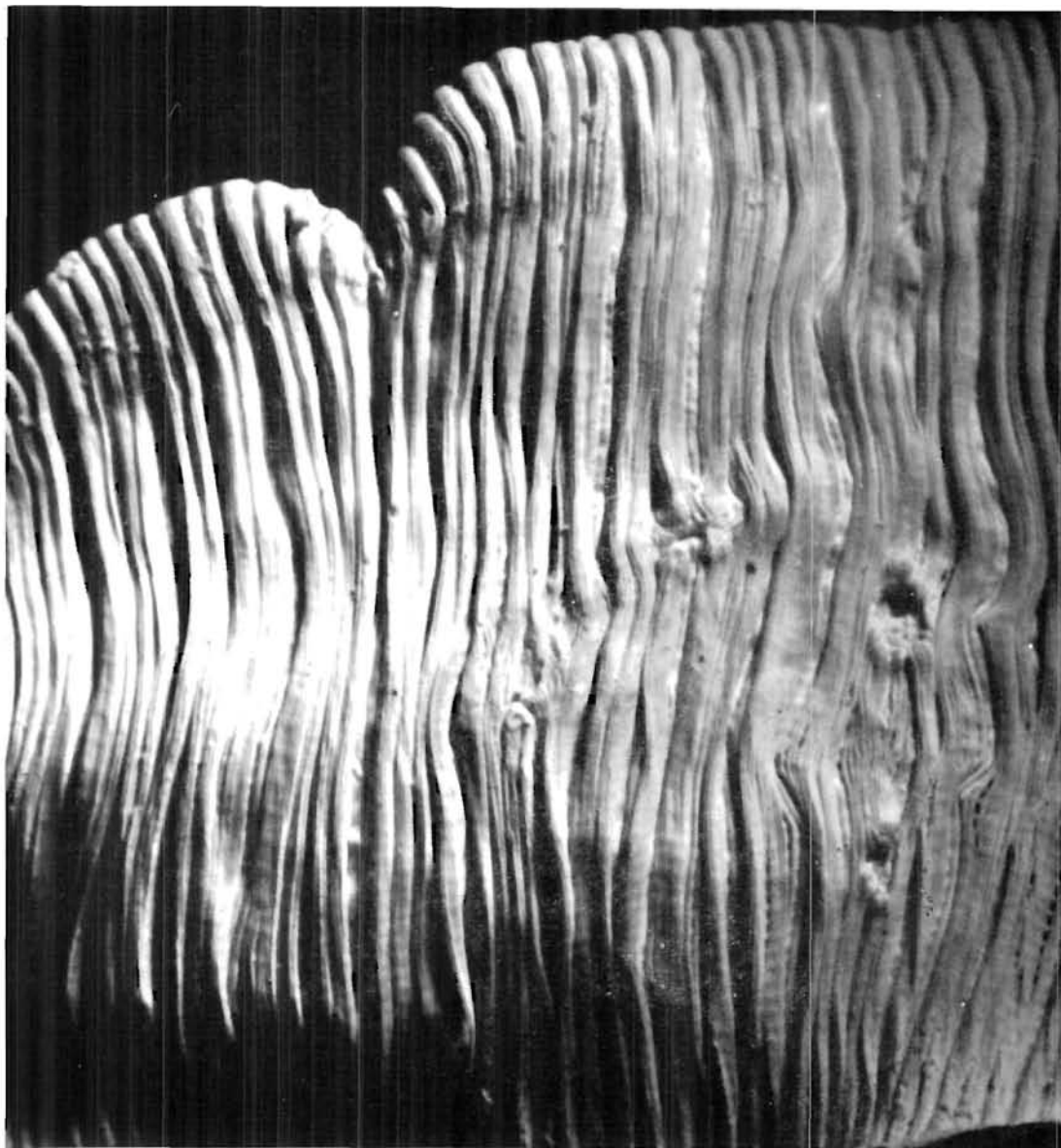


FIG. 11. — *Crassostrea gigas* : branchie d'huître importée du Japon ayant séjourné un an dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron, présentant différentes nécroses caractéristiques de la maladie des branchies (G x 12).

En ce qui concerne les naissains du lot 2, provenant du Canada, leur étude macroscopique n'ayant pas été faite après fixation, les seuls examens *in vivo* n'ont pas suffi à définir avec précision la nature des échancrures observées. Sept sujets sur cent présentaient des branchies au contour irrégulier mais aucun d'entre eux ne laissait voir des échancrures profondes comme il a été donné d'en trouver chez les huîtres importées du Japon.

Pour ce qui est des huîtres japonaises élevées pendant deux ans dans les eaux du bassin de Ma-

rennes, il a été noté chez quelques mollusques des lésions analogues à celles que l'on trouve chez *Crassostrea angulata* atteinte de la maladie des branchies. Toutefois les échancrures étaient assez rares et les perforations exceptionnelles. La figure 11 montre quelques formes de lésions observées.

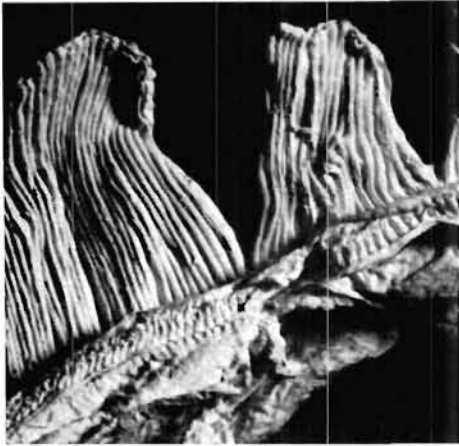


FIG. 12. — *Crassostrea angulata* : vue macroscopique d'une branchie présentant deux échancrures profondes avec interruption de la gouttière marginale.

Enfin on peut signaler que, parallèlement, il existe chez *C. angulata* des échancrures de grandes dimensions, atteignant la base des branchies, analogues en tous points aux échancrures profondes décelées chez *Crassostrea gigas* (fig. 12). Néanmoins de tels cas sont rares.

c) *Examens microscopiques.* L'étude microscopique n'a été effectuée que sur les naissains de Colombie britannique et du Japon avec pour objectif de préciser l'organisation des tissus au niveau des deux types de déformations branchiales décrites dans les paragraphes précédents.

a) *Echancrures profondes.* Les naissains japonais importés en février 1969 ont fourni des cas très symptomatiques d'échancrures profondes. Des coupes passant par différents niveaux de ces échancrures ont conduit à faire les observations suivantes :

aucun pli de filaments n'apparaît fondamentalement modifié dans sa propre structure et en particulier on n'observe pas de « zones nécrosées » comme elles ont été définies lors de l'étude des lésions branchiales de l'huître portugaise ;

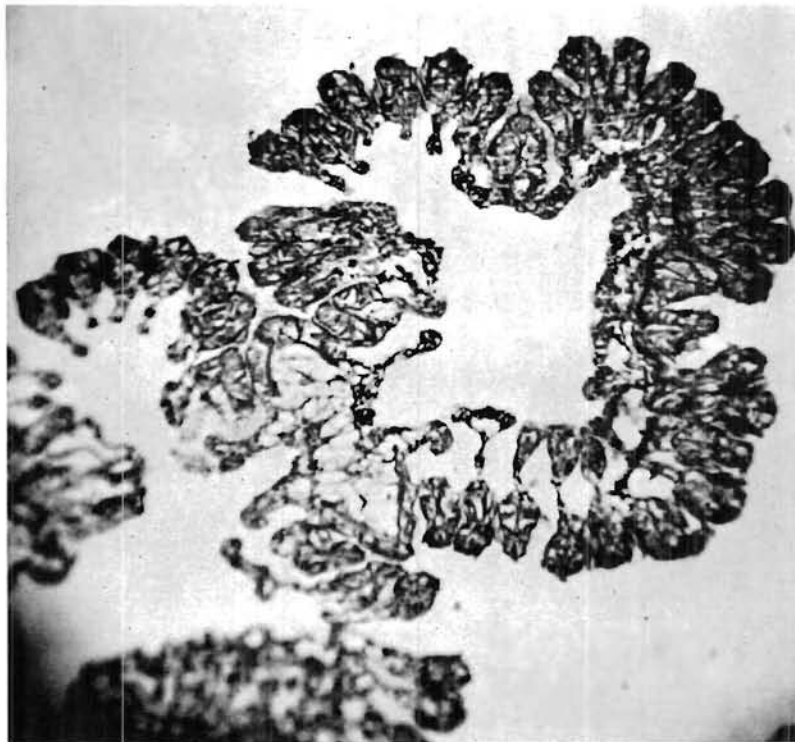


FIG. 13. — *Crassostrea gigas* : coupe de branchie passant par une échancrure profonde montrant la disposition en « feuille de trèfle » des plis bordant l'échancrure. Azan (G x 200).

les bords de l'échancrure montrent un faciès bien organisé ; trois plis sont disposés à la manière d'une feuille de trèfle (fig. 13) : la lame branchiale se termine par deux plis normaux réunis par un

troisième comportant un nombre réduit de filaments dans beaucoup de cas, deux filaments principaux reliant ces trois plis.

b) *Branchies irrégulières*. Ce sont des branchies dont la bordure ventrale est plus ou moins festonnée. L'étude de ces anomalies n'a été envisagée sur le plan microscopique que pour un seul lot de naissains provenant de Colombie britannique. Les coupes passant par ces déformations n'ont fait apparaître rien qui traduise un état anormal. Contrairement à ce qui a été signalé dans le précédent paragraphe, l'examen histologique a montré que la bordure de l'échancrure correspondait en fait à la gouttière marginale, encore mal différenciée puisqu'il s'agissait de mollusques très jeunes (fig. 14).

En outre chez ces mêmes huîtres ont été mis en évidence des rétrécissements brusques de la lame branchiale (fig. 15). Cette anomalie se présente à des niveaux très variables de la branchie et souvent vers les extrémités. Elle intéresse généralement dix à douze filaments successifs. Les filaments sont accolés et soudés à leur base de telle manière qu'il n'existe pratiquement plus d'espace interfoliaire.

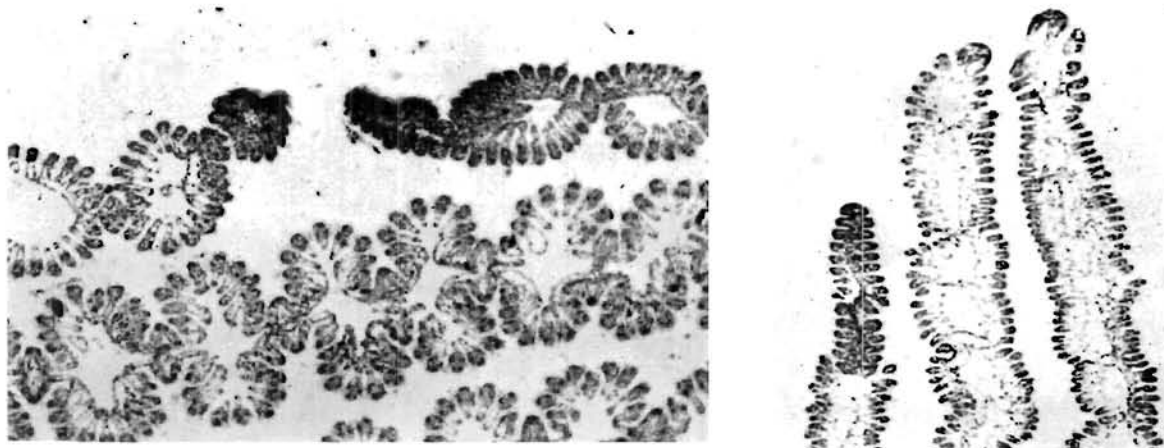


FIG. 14 et 15. — *Crassostrea gigas* : naissain provenant de Colombie britannique. A gauche (fig. 14), coupe de branchies irrégulières. Thionine picriquée (G x 60). A droite (fig. 15), coupe montrant un rétrécissement de la lame branchiale. Thionine picriquée (G x 40).

Leur structure ne présente pas de particularités notoires si ce n'est une plus grande compacité tissulaire laissant supposer qu'il s'est produit à cet endroit une rétraction des filaments.

Il est bon de noter qu'aucun élément propre aux lésions des branchies de *Crassostrea angulata* altérée n'a été décelé chez ces naissains.

3^e - Expériences de régénération.

a) Préparation des huîtres.

Afin de donner à l'expérimentation un maximum d'intérêt, il a paru indispensable de pouvoir en contrôler tous les événements et par conséquent d'en suivre d'une façon aussi continue que possible les différentes phases. Ces exigences ont donc conduit à traiter les huîtres de manière à ce que l'on puisse en observer facilement les branchies et les palpes labiaux pendant le déroulement de l'expérience, les mollusques étant élevés en aquarium.

Techniquement ces conditions ont été réalisées par ablation d'une partie de la valve supérieure, les branchies se trouvant ainsi à découvert. Ce procédé signalé par GALTSOFF (1964) à propos de l'étude de l'émission des produits génitaux chez les huîtres, avait d'ailleurs été utilisé par RANSON (1927) dans le cadre de recherches concernant le verdissement des huîtres. Il est évident que toutes les précautions doivent être prises pour éviter de léser le muscle adducteur. Pour ce faire, l'huître ayant au préalable été soigneusement brossée et lavée, la valve supérieure est sciée à l'aide d'une scie fine ; on achève de casser la coquille avec une pince plate.

Ces opérations terminées, l'huître est plongée à plusieurs reprises dans de l'eau de mer afin d'éliminer les fragments de coquille résultant de ces manipulations. On dispose ainsi d'un mollusque dont les branchies sont parfaitement observables et qui peut continuer à vivre presque normalement.

b) Protocole expérimental.

Une première expérience a été mise en route au cours du mois de novembre 1968.

Dans un aquarium de cinq litres, deux lots de cinq huîtres, respectivement saines et altérées ont été conservés pendant 17 jours. L'eau renouvelée chaque jour était oxygénée par un aérateur.

Cette expérience a permis essentiellement de se rendre compte des possibilités d'une telle méthode et aussi de noter les particularités du comportement des huîtres dans des conditions d'élevage exceptionnelles.

Les différents renseignements obtenus ont facilité la mise en place en janvier 1969 d'une deuxième expérience visant à étudier l'évolution de lésions artificielles pratiquées mécaniquement.

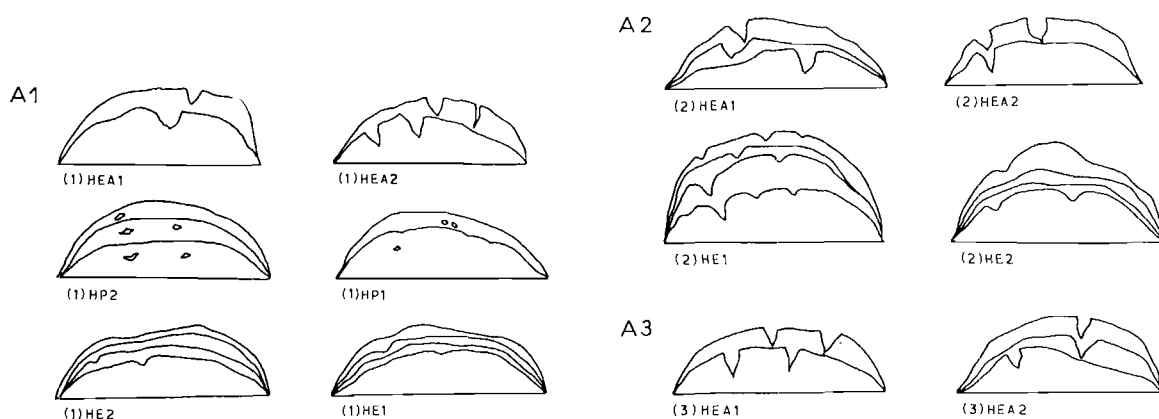


FIG. 16. — Deuxième expérience (janvier 1969) Schémas représentant les branchies des huîtres après préparation au début de l'expérimentation.

Des huîtres dont la valve supérieure avait été sciée ont été conservées dans trois aquariums (A1, A2, A3) de cinq litres de capacité, pourvus d'aérateurs et dont l'eau était changée tous les deux jours.

Les aquariums comportaient les lots d'huîtres suivants :

aquarium (A1) :

2 huîtres témoins, saines (sans altérations visibles à l'œil nu) : (1)T1 et (1)T2.

2 huîtres échancrées artificiellement : (1)HEA1 et (1)HEA2 (les échancrures ont été pratiquées avec des ciseaux, en entaille simple et en entaille double, en forme de V.

2 huîtres perforées artificiellement : (1)HP1 et (1)HP2.

2 huîtres malades (stade 1) : (1)HE1 et (1)HE2.

aquarium (A2) :

2 huîtres témoins, saines : (2)T1 et (2)T2.

2 huîtres échancrées artificiellement : (2)HEA1 et (2)HEA2.

2 huîtres malades (stade 2) : (2)HE1 et (2)HE2.

aquarium (A3) :

2 huîtres témoins, saines : (3)T1 et (3)T2.

2 huîtres échancrées artificiellement : (3)HEA1 et (3)HEA2.

Sur la figure 16 sont représentées schématiquement les branchies des huîtres mises en expérience, au moment de leur immersion dans les aquariums.

Des examens *in vivo* ont été effectués chaque jour.

Des examens après fixation ont été pratiqués 7 jours, 15 jours et un mois après le début de l'expérience.

c) Résultats.

1) Comportement des huîtres. Les conditions de vie dans lesquelles avaient été placées les huîtres étudiées étaient très différentes des conditions normales d'élevage, notamment sous le rapport de la nutrition. Il est bien évident qu'un renouvellement d'eau journalier (première expérience) ou tous les deux jours (deuxième expérience) était insuffisant pour assurer une nutrition correcte aux mollusques. Il eût sans doute été préférable que les aquariums fussent alimentés en eau de mer d'une façon continue. Il n'est donc pas étonnant que vivant partiellement sur leurs propres réserves, les huîtres se soient progressivement affaiblies et aient atteint à la fin de l'expérience un état de maigreur accusé. Plus en état de survie qu'en conditions d'élevage, les huîtres se trouvaient donc exposées à subir éventuellement des troubles de différents ordres.

Sur ce plan, la première expérience (novembre 1968), tout particulièrement, a apporté certains enseignements. En effet, douze jours après le début de celle-ci, on pouvait observer chez trois sujets aux branchies initialement indemnes, l'apparition d'échancrures au niveau de la gouttière marginale. En outre, deux de ces huîtres furent le siège d'une dégradation rapide des tissus, conduisant à la disparition de fragments importants de la lame branchiale (fig. 17).

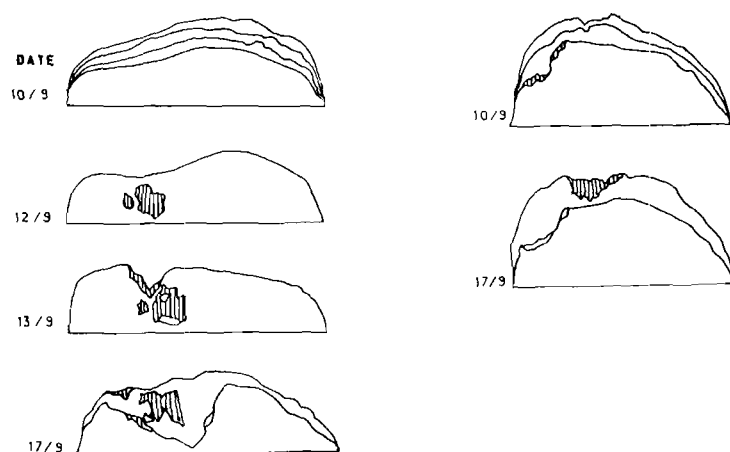


FIG. 17. — Première expérience (novembre 1968). Schémas montrant l'évolution des perforations et échancrures au cours de l'expérience. Les deux huîtres ont été immergées saines le 30/8.

Sur les coupes pratiquées à différents moments de l'expérience, on remarque une importante dilatation des sinus sanguins à laquelle succède la rupture des liaisons interfoliaires et par la suite une modification des tissus déchirés correspondant vraisemblablement à une phase de réaction (fig. 18a, b et c). On retrouve là des faciès assez comparables à ceux décrits par GROSSIN et DASTE (1969) chez *Crassostrea angulata* provenant directement des bassins du Tage et du Sado, et présentant une anomalie branchiale que ces auteurs ont signalée sous le nom de « branchies foliacées ».

Sans vouloir encore expliquer le phénomène observé expérimentalement, on pourrait néanmoins supposer qu'il est lié à « l'état de souffrance » des huîtres qui à l'extrême, subiraient peut-être les effets de certaines carences. On sait en effet, comme l'a montré WOLF (1945), qu'une déficience en acide pantothénique de la nourriture de certains poissons peut entraîner des troubles graves au niveau des branchies.

Des modifications identiques ont été notées au cours de la deuxième expérience chez deux sujets. La rapidité du phénomène et l'ampleur des dégradations inclinent à penser que ces manifestations seraient très certainement imputables aux conditions particulières de l'expérience.

2) Evolution des échancrures artificielles. Trois jours après le début de la seconde expérience les premiers symptômes de réaction se manifestèrent sur les mollusques : au niveau des échancrures et des perforations s'est opéré un rapprochement étroit, voire un accollement des deux

feuillet contigus constituant la lame branchiale. Les communications établies artificiellement entre la chambre inhalante et les espaces interfoliaires correspondant à la chambre exhalante se sont ainsi trouvées rapidement interrompues, l'huître contrôlant à nouveau le passage et la filtration de l'eau.

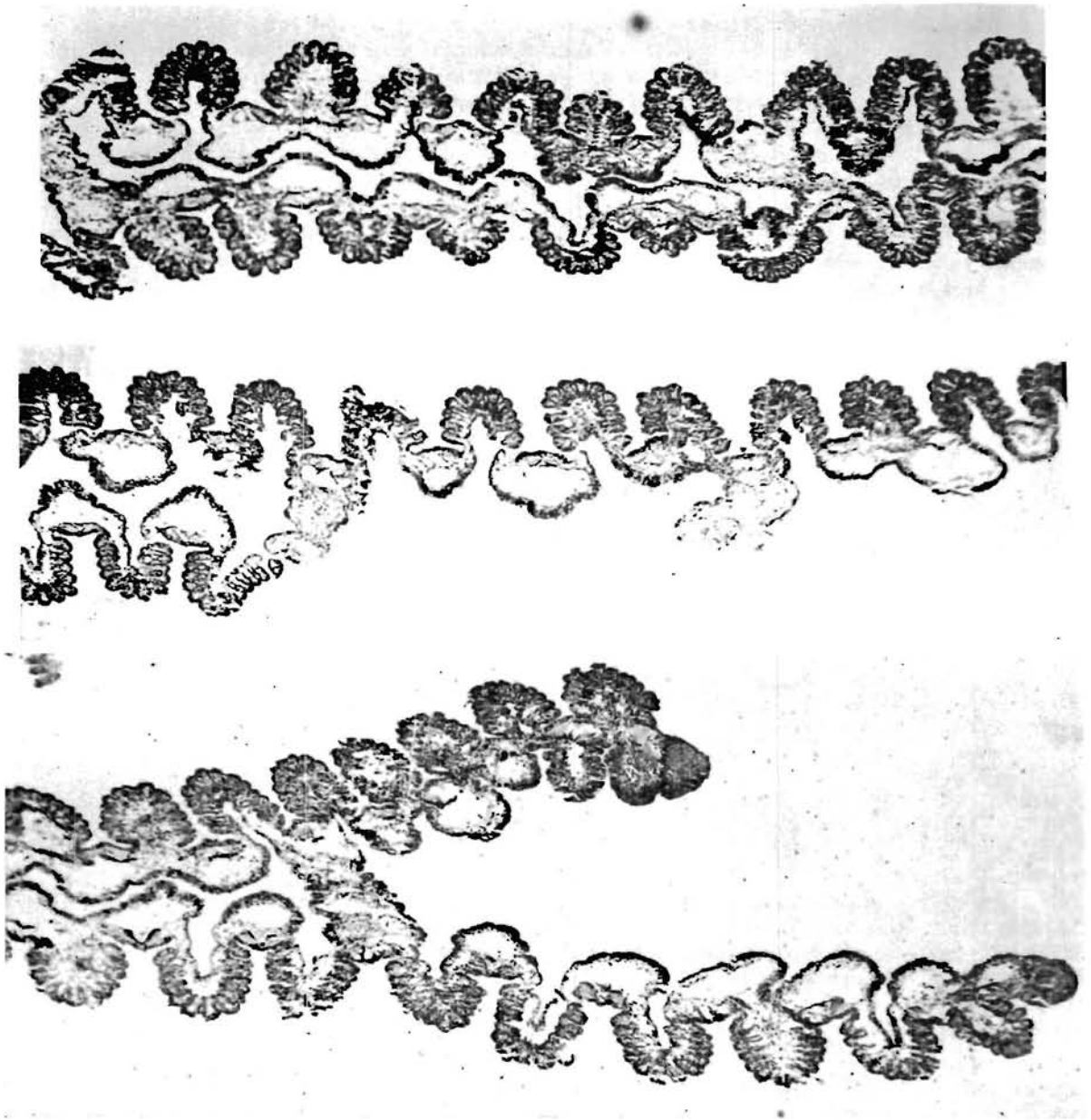


FIG. 18. — *Première expérience. Coupes de branchies.* a) (en haut) : branchie présentant des sinus sanguins dilatés anormalement ; b) (au milieu) : branchie partiellement réduite à un seul feuillet avec liaisons interfoliaires déchirées ; c) (en bas) : coupe montrant les parties libres des feuillets branchiaux au niveau d'une échancrure vraisemblablement en voie de cicatrisation. Thionine picriquée (G x 60).

Par la suite, il fut difficile de déceler *in vivo* des modifications susceptibles d'être interprétées comme des signes d'une évolution des lésions.

Les examens des mollusques après fixation ont cependant permis de noter la façon dont s'opérait la réparation des tissus après leur incision. On peut considérer, comme il a été aisé de le suivre, qu'au

cours des sept premiers jours écoulés après le début de l'expérience se sont développés les principaux éléments de la cicatrisation. Les différences notées après quinze jours puis un mois étaient peu marquées et sensibles en réalité seulement au niveau de l'étude histologique.

3) Particularités anatomiques des échancrures en voie de cicatrisation. Le principal phénomène observé, correspondant en somme à la première phase de la cicatrisation, consiste en la soudure, sur le pourtour de l'échancrure, des extrémités libres des filaments des deux feuillets contigus. Parallèlement se développe au creux de l'échancrure une formation tissulaire, très particulière quant à son aspect et constituant une sorte de pont entre les deux bords de l'échancrure. Cette formation se prolonge le long des soudures des feuillets, se présentant comme un véritable « bourrelet cicatriciel ».

Après sept jours d'expérimentation, ce bourrelet ne s'étendait que sur les deux demi-branches inférieures de l'échancrure. Chez certaines huîtres, après un mois, il recouvrait pratiquement toute la ligne de suture de telle sorte qu'il rejoignait ou presque, l'extrémité tronquée de la gouttière marginale (fig. 19).

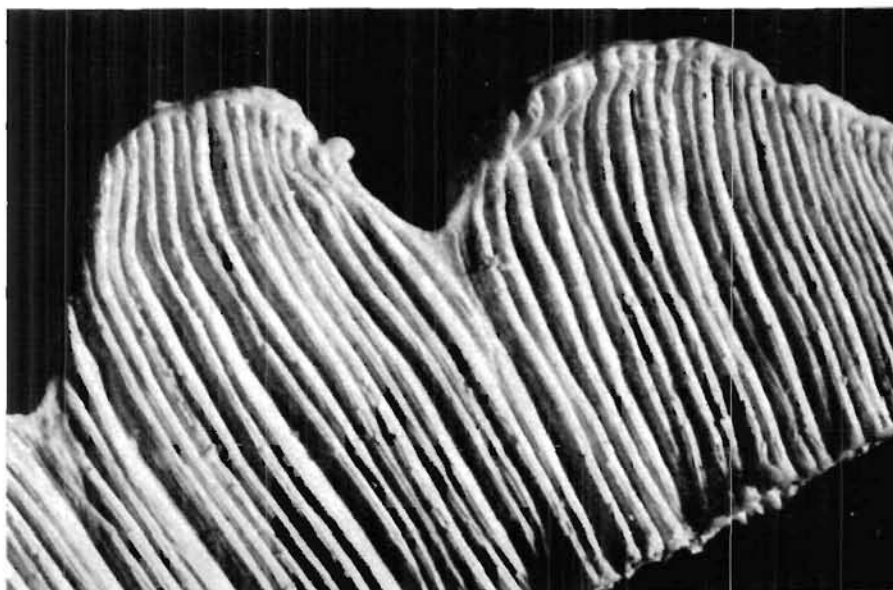


FIG. 19. — Deuxième expérience. Vue d'une échancrure artificielle après quinze jours d'expérimentation. On distingue parfaitement le bourrelet cicatriciel formant une palme à la base de l'échancrure (G x 10).

Sous ce rapport, on peut considérer que la cicatrisation progresse dans le sens d'un renforcement de la suture par la production d'un tissu spécialisé. A la loupe, les tissus néoformés rappellent par leur aspect, ceux de la gouttière marginale. Ils sont généralement unis, sans différenciations anatomiques particulières.

4) Caractéristiques histologiques des tissus cicatriciels. Des séries de coupes ont été pratiquées à différents niveaux des échancrures. Elles ont permis de définir l'organisation des « sutures simples » et la nature des « bourrelets cicatriciels ».

Sutures simples. Premières phases de la cicatrisation, elles se présentent comme le résultat d'un rapprochement des deux feuillets contigus et de l'établissement d'un pont tissulaire les reliant. Après sept jours d'expérience, on reconnaissait une telle configuration.

D'une largeur variable, mais ne dépassant guère 0,2 mm, cette bande tissulaire atteint généralement 70 à 80 microns d'épaisseur. Elle comprend de l'intérieur vers l'extérieur (fig. 20) : un endothélium mince, assez peu différencié, une bande de tissu conjonctif, un épithélium épais (30 à 40 microns), dense, possédant une importante ciliature et de rares cellules muqueuses. Les fonctions sécrétrices muqueuses de cette formation doivent donc être limitées, peut-être par le fait que dans les conditions de l'expérience, l'activité trophique des huîtres s'est trouvée notablement réduite.

Bourrelet cicatriciel. Au fur et à mesure que l'on se rapproche du fond de l'échancrure, on assiste à une transformation progressive de la ligne de suture, allant dans le sens d'une spécialisation et d'une organisation tissulaire plus poussée. Cette évolution est d'autant plus marquée que l'intervalle de temps entre l'incision des branchies et l'examen de celles-ci est plus long.

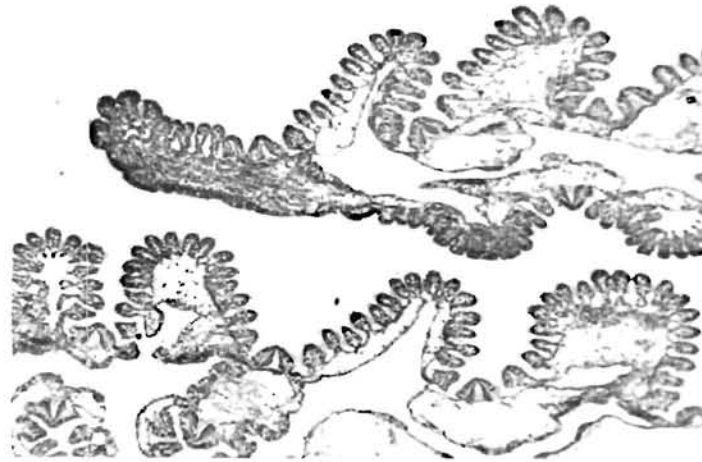


FIG. 20. — Coupe passant par une échancrure artificielle montrant une forme de suture, sept jours après le début de l'expérimentation. Azan (G x 60).

En premier lieu, on assiste à un épaississement des épithéliums qui atteignent parfois plus de 100 microns. L'épithélium externe, constitué de cellules très hautes pourvues d'un noyau elliptique,

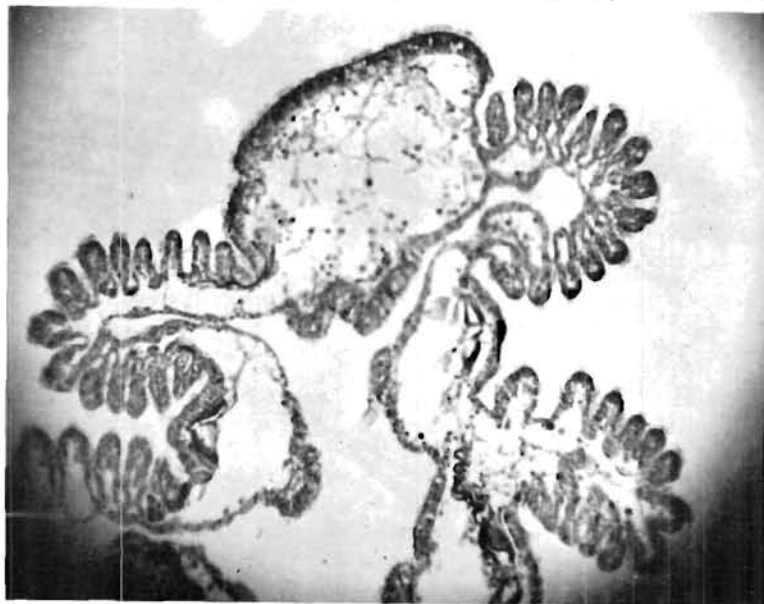


FIG. 21. — Coupe d'une échancrure artificielle après quinze jours d'expérimentation. L'épaississement des épithéliums et le développement des formations chitineuses caractérisent la différenciation des tissus cicatriciels. Azan (G x 160).

comporte une cuticule au niveau de laquelle se trouve une abondante ciliature : il rappelle l'épithélium de la gouttière marginale. Quant à l'épithélium interfoliaire, son épaississement conduit à un ensemble très voisin du précédent.

Ces modifications s'accompagnent de la production de tissu chitineux, d'abord en fibres lâches

qui deviennent ensuite plus épaisses et plus denses jusqu'à former un véritable réseau chitineux. Ces formations se développent surtout au niveau de la base de l'épithélium, envahissant progressivement la zone inter-épithéliale (fig. 21).

Dans l'agencement des différents tissus apparaît nettement une configuration voisine de celle de la gouttière marginale et même en allant plus loin, de celle des filaments principaux puisque dans tous les cas, on retrouve dans l'ordre en partant de l'extérieur, un épais épithélium cilié, des éléments de soutien (baguettes, lames ou fibres chitineuses), une zone conjonctive limitée par un épithélium cilié.

Lorsque l'on aborde, au fond de l'échancrure, la partie étalée du bourrelet cicatriciel, formant une sorte de palme, on remarque que l'organisation décrite ci-dessus subsiste (fig. 22). On note toutefois un accroissement important des éléments chitineux : on comprend que cette zone, soumise à des étirements de la part des deux parties de branchies séparées, se trouve ainsi renforcée par une « armature chitineuse » très développée.

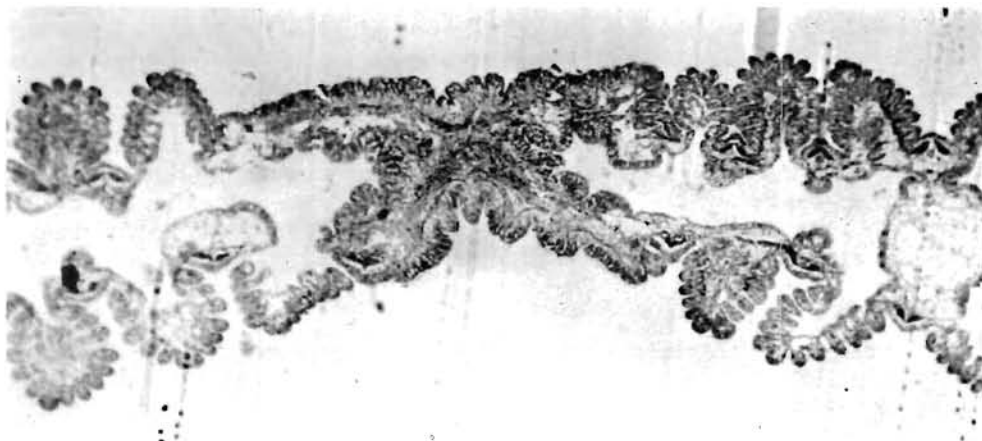


FIG. 22. — Coupe passant par le bourrelet cicatriciel formé à la base de l'échancrure artificielle, en fin d'expérimentation. On peut noter l'importance des tissus chitineux. Azan (G x 60).

4^e - Discussion.

Les données fournies dans les chapitres précédents montrent qu'en raison de la multiplicité des faciès des lésions il est difficile, en dehors des cas extrêmes, de situer le stade d'évolution de la maladie. On peut en trouver une explication dans le fait que parallèlement à la phase de nécrose, s'opère une cicatrisation dont on a démontré qu'elle était assez rapide au niveau des branchies.

Cependant, bien que nombre d'éléments restent encore imprécisés, il ne subsiste aucun doute quant au caractère de spécificité des manifestations de la maladie chez les huîtres du genre *Crassostrea*. En effet, si les indentations de la bordure ventrale des branchies ont été considérées à l'origine comme les manifestations principales de l'épizootie et ont servi de base pour son étude, on peut être désormais assuré qu'elles représentent dans la majorité des cas, non des lésions mais la conséquence du développement d'un type très particulier de lésions susceptibles de ne pas être visibles à l'œil nu. Leur description a été donnée dans le paragraphe II.

Dans ce contexte, il est juste de signaler que l'on rencontre des huîtres dont les branchies ne présentent aucune échancrure mais à la surface desquelles, notamment vers la base, s'observent des « micro-altérations » de faciès très variés. A l'examen *in vivo*, ces petites altérations présentent l'aspect de taches ou de lignes d'une teinte jaunâtre, plus claire que celle de l'ensemble de la branchie. Il semble que l'on puisse considérer ce type de manifestation comme représentant le phénomène primaire de la destruction des branchies dont l'apparition se traduit par des perforations plus ou moins complètes de l'organe ou l'érosion de certains filaments ou tronçons de filaments, entraînant par suite de la croissance des branchies une modification du contour de ces dernières.

Ce qui paraît symptomatique de la maladie des branchies n'est donc pas tant la présence d'indentations que celle des « micro-lésions » qui sont à leur origine. Il ne faut pas cependant pour autant omettre la possibilité d'autres processus de formation d'échancrures.

Si donc l'on se réfère aux micro-lésions en tant que symptôme constant de la maladie, il est incontestable qu'elles ne sont présentes, ou du moins qu'on ne les a détectées que chez *C. angulata* et *C. gigas*, s'agissant pour cette dernière espèce, d'huîtres ayant séjourné une année dans le bassin de Marennes-Oléron. Par contre, il n'a jamais été décelé chez *C. gigas* provenant directement du Japon, examinées avant leur immersion dans les eaux françaises, de micro-lésions comparables à celles de *C. angulata* alors que certains de ces sujets présentaient des indentations de la bordure branchiale. Cette remarque est valable aussi pour des huîtres plates (*Ostrea edulis*) originaires d'Italie et de Bretagne dont la bordure ventrale des branchies était également échancrée ; il en est de même pour des moules (*Mytilus edulis*) élevées dans l'embouchure de la Charente.

Reprises sur le plan histologique, ces comparaisons se trouvent confirmées par le fait qu'intervient ou non la présence d'éléments cellulaires particuliers (cellules géantes et cellules fusiformes) pouvant être considérées comme appartenant ou dépendant de l'organisme agent responsable probable de la maladie.

Comme on a pu le constater, en effet, ces cellules ne sont présentes que sur les branchies et les palpes des huîtres du genre *Crassostrea* et plus particulièrement au niveau des perforations et des micro-lésions, ce qui tendrait à avérer le fait que l'ensemble des petites altérations repérables à la loupe à la surface des branchies correspondrait à une phase active, voire en évolution de la maladie et que les cellules particulières du Protiste incriminé seraient bien à son origine. Cependant, cela n'explique pas pour autant la présence des échancreurs observées sur les branchies d'*Ostrea edulis* et de *Crassostrea gigas* élevée au Japon. Pour cette dernière, la conformation des échancreurs est telle qu'il est difficile, en rapport avec les connaissances acquises dans l'étude de la maladie des branchies, de penser qu'elles sont la conséquence d'une action parasitaire donnée et l'on ne peut que suggérer qu'il s'agirait de malformations de la lame branchiale en relation avec la croissance du mollusque, comme le pensent GROSSIN et DASTE (1969).

Par contre, chez *Ostrea edulis*, le faciès des indentations correspond à la disparition de fragments tissulaires. Il existerait des analogies entre ces indentations et celles observées au cours de la première expérience de régénération des branchies décrite dans un paragraphe précédent. A ce propos, il a été envisagé que les conditions de survie dans lesquelles les huîtres avaient été conservées, auraient pu, par une action de carence notamment, être à l'origine de la dégradation des tissus branchiaux. Sans donc éliminer la possibilité d'une action parasitaire et bien que n'étant pas en possession des éléments relatifs au milieu dans lequel les huîtres plates considérées étaient élevées, il n'est pas interdit de penser que des modifications des conditions de milieu aient pu troubler le métabolisme de ces huîtres au point qu'elles en subissent des altérations tissulaires.

En effet, dans un domaine voisin, ATKINS (1930), étudiant des anomalies branchiales chez les moules (*Mytilus edulis*), pensait pouvoir les attribuer aux conditions très fluctuantes du milieu, en l'occurrence des eaux d'estuaires, et plus précisément à la présence en proportion anormale de certains éléments chimiques (cuivre, arsenic) susceptibles de provoquer des perturbations physiologiques chez ces mollusques.

Résumé et conclusion.

Certaines huîtres du genre *Crassostrea* sont sujettes à une maladie se traduisant par la nécrose des tissus branchiaux essentiellement. *Crassostrea angulata*, l'huître portugaise élevée dans les principaux bassins ostréicoles de la côte atlantique de l'Europe paraît être l'espèce la plus sensible alors que l'huître du Pacifique, *Crassostrea gigas*, bien que susceptible de contracter cette maladie lorsqu'elle est élevée dans certaines zones côtières françaises, semble posséder une excellente résistance.

D'autres mollusques (*Ostrea edulis* et *Mytilus edulis*) dont les branchies peuvent présenter aussi des indentations, n'ont pu, en raison de l'absence de certains symptômes très caractéristiques, être jusqu'à présent considérés comme sujets à l'affection branchiale en cause. Il en est de même pour *Crassostrea gigas* n'ayant pas séjourné dans les eaux des côtes françaises.

Aux lésions symptomatiques de la maladie chez *Crassostrea angulata* correspond la présence d'un organisme très polymorphe, se présentant sous forme de grandes cellules auxquelles sont fréquemment associées des petites cellules très chromophiles. Le fait que cet organisme ne se retrouve que chez les seules huîtres du genre *Crassostrea* élevées dans les zones ostréicoles de l'Atlantique E et

de la Méditerranée tendrait à confirmer le rôle qu'ARVY et FRANC pensent pouvoir lui attribuer en tant qu'agent de la destruction des branchies.

Enfin, la réaction de défense des huîtres à l'extension des lésions paraît suffisamment rapide pour assurer une guérison au moins partielle : la cicatrisation s'accompagne d'un développement de formations tissulaires d'une structure comparable à celle de la gouttière marginale et susceptibles d'intervenir dans l'acheminement des aliments vers la bouche, pouvant pallier ainsi les interruptions des courants alimentaires provoquées par les lésions.

Accroître les possibilités de cicatrisation correspondrait vraisemblablement à augmenter la résistance des huîtres à la maladie des branchies. Dans ce cadre, la recherche de conditions d'élevage améliorant la vigueur des individus et le développement de la culture d'huîtres croissant rapidement, c'est le cas de *Crassostrea gigas*, s'inscriraient parmi les moyens de lutte à envisager contre la maladie des branchies.

BIBLIOGRAPHIE

- ARVY (L.) et FRANC (A.), 1968. — Sur un Protiste nouveau, agent de la destruction des branchies et des palpes de l'huître portugaise. — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **267**, sér. D : 103-105.
- ATKINS (D.), 1930-1931. — On abnormal conditions of the gills in *Mytilus edulis*. Part II. Structural abnormalities with a note on the method of division of the mantle cavity in normal individuals. — *J. mar. biol. Assoc., U.K.*, n.s. **16** : 489-543, 27 fig.
- 1930-1931. — Note on the regeneration of the gill of *Mytilus edulis*. — *Ibid.* n. s. **16** : 551-570, 8 fig.
- BESSE (P.), 1968. — Résultats de quelques observations sur une affection branchiale des huîtres (*Crassostrea angulata* LMK). — *Bull. Acad. vet.*, **41** : 87-91.
- CATY (X.), 1969. — Note préliminaire sur la présence de proliférations observées sur les huîtres atteintes de la maladie des branchies. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2) : 167-170.
- COMPS (M.), 1969. — Observations relatives à l'affection branchiale des huîtres portugaises (*Crassostrea angulata* LMK). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2) : 151-160.
- DELTRÉIL (J.-P.), 1969. — Remarques sur la croissance en élevage suspendu de *Crassostrea angulata* LMK affectée par la maladie des branchies dans le bassin d'Arcachon. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2) : 176-180.
- GALTSOFF (P.-S.), 1964. — The american oyster (*Crassostrea virginica* GMELIN). — *Fish. Bull.*, **64** : 306-308, 3 fig.
- GRAS (P.), 1969. — Recherches sur l'organisme responsable de la maladie des branchies. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2) : 161-164.
- GRASSÉ (P.-P.), 1960. — Classe des bivalves. Traité de zoologie. — Paris, MASSON et Cie Edit., 1165 p., 954 fig., 5 (2) : 1903-1921.
- GROSSIN (F.) et DASTE (Ph.), 1969. — Sur une malformation des branchies de l'huître portugaise *Crassostrea angulata* (LAMARCK). — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **268**, sér. D : 1102-1104.
- 1969. — Observations comparées sur les anomalies branchiales des huîtres portugaises *Crassostrea angulata* (LAMARCK) et des huîtres japonaises *Crassostrea gigas* (THUNBERG). — *Ibid.*, **268**, sér. D : 1962-1964.
- HIS (E.), 1969. — Recherche d'un test permettant de comparer l'activité respiratoire des huîtres au cours de l'évolution de la maladie des branchies. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2) : 171-175.
- LASSERRE (C.), 1969. — Premiers résultats d'une étude histologique sur la maladie des branchies. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2) : 165-166.
- LEENHARDT (H.), 1926. — Quelques études sur *Gryphea angulata* (Huître du Portugal). — *Ann. Inst. oceanogr.*, n. sér., **3** (1) : 1-90, 36 fig.
- MARTEIL (L.), 1968. — La « maladie des branchies ». — *Cons. int. Explor. Mer*, n° K : 5 (ronéo).
- 1969. — Données générales sur la maladie des branchies. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2) : 145-150.
- RANSON (G.), 1927. — L'absorption des matières organiques dissoutes par la surface extérieure du corps chez les animaux aquatiques. — *Ann. Inst. oceanogr.*, **4** (3) : 89-92, 1 fig.
- WOLF (L.-E.), 1945. — Dietary gill disease of trout. — *N.Y. Cons. Dept. Fish. Res. Bull.*, **7**, 30 p.