

3^e CYCLE
D'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR

N^o d'ordre :

THÈSE

PRÉSENTÉE A

L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX I

POUR L'OBTENTION DU TITRE DE

DOCTEUR EN SCIENCES BIOLOGIQUES

MENTION BIOLOGIE ANIMALE

PAR

Edouard HIS

MAÎTRE ÈS SCIENCES

DIPLOMÉ D'ÉTUDES APPROFONDIES

Contribution à l'étude biologique de l'Huître
dans le Bassin d'Arcachon, activité valvaire de *Crassostrea angulata*
et de *Crassostrea gigas*; application à l'étude de la reproduction
de l'Huître Japonaise

Soutenue le Septembre 1976, devant la Commission d'Examen :

MM. A. HAGET, Professeur, Bordeaux I. *Président.*
C. MAURIN, Directeur de l'I.S.T.P.M. }
J. BOISSEAU, Professeur, Bordeaux I. } *Examineurs.*

CONTRIBUTION

à l'ETUDE BIOLOGIQUE de l'HUITRE DANS LE BASSIN d'ARCACHON.

ACTIVITE VALVAIRE de CRASSOSTREA ANGULATA et de CRASSOSTREA GIGAS :

APPLICATION à l'ETUDE DE LA REPRODUCTION de l'HUITRE JAPONAISE.

Je remercie Monsieur le Professeur HAGET qui m'a fait l'honneur de présider ce Jury.

J'exprime ici ma très profonde reconnaissance à Monsieur MAURIN, Directeur de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes, pour l'intérêt qu'il a toujours porté à mon travail, et pour l'aide matérielle dont il m'a fait bénéficier.

Je prie Monsieur le Professeur BOISSEAU, Directeur de l'Institut de Biologie Marine d'Arcachon, d'accepter mes plus sincères remerciements pour son accueil toujours aussi aimable et pour ses nombreux conseils.

Que Monsieur LE DANTEC, Maître de Recherches à l'I.S.T.P.M. mon ancien chef de laboratoire, veuille bien trouver ici l'expression de ma plus profonde gratitude pour son appui et ses encouragements lorsque j'ai entrepris les études sur l'activité valvaire et sur la reproduction des huîtres.

Les concours de Monsieur REAL, de l'Institut de Biologie Marine pour les illustrations, et de Monsieur IMBERT du Laboratoire d'Anatomie comparée de l'Université de Bordeaux, pour les travaux d'histologie, m'ont été très précieux.

A tous mes amis enfin, qui m'ont encouragé ou aidé pour réaliser ce travail.

S O M M A I R E

	<u>Pages</u>
<u>INTRODUCTION</u>	1
Chap. I <u>DIFFERENTS MILIEUX d'OBSERVATION. L'OSTREOGAPHE</u>	
1 Rappels sur la biologie et l'écologie de <u>Crassostrea angulata</u> (Lamarck) et <u>Crassostrea</u> <u>gigas</u> (Thunberg).	3
2 Différents milieux d'observation	4
A/ Les parcs du Bassin d'Arcachon	4
B/ Les claires de Neyran	5
C/ Les bassins dégorgeoirs	6
3 Matériel utilisé; dispositifs particuliers	7
A/ Plateforme d'enregistrement	8
B/ Dispositif utilisé en bassin dégorgeoir et en claire	9
C/ Dispositif utilisé sur les parcs	
Chap. II <u>ACTIVITE VALVAIRE NORMALE. ACTIVITE VALVAIRE</u> <u>PATHOLOGIQUE. APPLICATIONS.</u>	
1 Comportement de <u>C.angulata</u> et de <u>C.gigas</u> sur les parcs et en claires. L'activité valvaire normale.	11
A/ Amplitude de bâillement; relation avec le débit palléal	11
B/ Différentes figures de l'activité valvaire; relations avec la filtration	12
C/ Conclusion : Les indications de l'activité valvaire sur le comportement des huîtres	13
2 Applications de l'étude de l'activité valvaire à la recherche des limites de tolérance aux basses salinités.	14
A/ Matériel et méthodes	15
B/ Influence des basses salinités sur l'activité valvaire	15
C/ Possibilités et limites inférieures d'adapta- tion chez <u>C.angulata</u>	17
1) Période de repos sexuel	17
2) Période de reproduction	18
D/ Conclusions	19
3 Comparaison de la biologie de <u>C.angulata</u> et de <u>C.gigas</u> durant l'hiver. Influence des basses températures sur le comportement des huîtres	20

	<u>Pages</u>
A/ Observations préliminaires	21
1) Taux de croissance	21
2) Pouvoirs de filtration	22
B/ Influence des basses températures sur l'activité valvaire	23
1) Conditions expérimentales	23
2) Résultats	24
3) Conclusions	27
4 Activité valvaire pathologique. Comportement de <u>C. angulata</u> et de <u>C. gigas</u> sous des conditions d'asphyxie	28
A/ Conditions expérimentales	28
B/ Résultats	29
C/ Conclusions	31
Chap. III <u>L'ACTIVITE VALVAIRE PENDANT LE FRAI. APPLICATIONS à l'ETUDE de la PRODUCTION de C.GIGAS DANS le BASSIN d'ARCACHON.</u>	
1 Etudes expérimentales	32
A/ Données générales sur la reproduction des huîtres creuses	32
1) Anatomie de l'appareil génital	32
2) La sexualité de <u>C. angulata</u> et <u>C. gigas</u>	33
3) Evaluation du degré de maturité	33
4) Recherche des véligères dans le plancton	35
B/ Emission des gamètes chez <u>C. angulata</u> et <u>C. gigas</u>	36
1) Observations au Laboratoire	36
a - émission des produits femelles	37
b - émission des produits mâles	38
2) Observations en bassin dégorgeoir	39
3) Signification des phénomènes sur le plan écologique	40
2 Application de l'ostréographie à l'étude de la reproduction de <u>C. gigas</u> dans le Bassin d'Arcachon	41
A/ Reproduction des huîtres creuses dans le Bassin d'Arcachon	41
B/ Détection des pontes et examens de maturité sexuelle	42
1) Observations effectuées en 1973	42
2) Observations effectuées en 1974	43
C/ Détection des pontes et données des numérations de larves	45
3 L'acte de ponte dans le milieu naturel	47
A/ Observations sur les réactions individuelles dans le milieu naturel	48
1) Durée des différentes pontes. Répartition pendant la saison de reproduction	48
2) Durée de la saison de reproduction chez <u>C. gigas</u> d'après les données de l'ostréographie	48
3) Fréquence des pontes pour un individu donné	49

	<u>Pages</u>
B/ Influence des facteurs abiotiques sur le déclenchement du frai	50
1) Relations entre pontes et heure du jour et de la nuit : recherche d'un rythme circadien	50
2) Relations entre pontes et variations thermiques	51
3) Relations entre moment du frai et heure de la marée	53
4) Relations entre dates de pontes et rythme des marées	54
C/ Conclusions	56
CONCLUSIONS GENERALES	57
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	60

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

L'étude de la biologie de l'huître est d'un grand intérêt pour l'ostréiculture et présente un large champ d'investigations à peine abordé par les chercheurs. Cette opinion, émise par GALTSCOFF en 1928, est encore valable dans une grande mesure pour l'huître portugaise Crassostrea angulata (Lamarck); en effet, si une place de choix a été faite aux espèces américaines et dans une certaine mesure à l'huître japonaise C.gigas (Thunberg) et à l'huître plate Ostrea edulis (Linné), peu de travaux s'intéressent à C.angulata sur le plan de la biologie expérimentale.

Comme le souligne GHIRETTI (1960), les mollusques présentent une plus grande diversité au point de vue physiologique qu'aucun autre phylum d'invertébrés; des différences très sensibles existent d'un groupe à l'autre, et parfois même entre espèces voisines.

Il nous a paru intéressant, à la lumière des résultats expérimentaux obtenus, principalement par les chercheurs américains, d'étudier la biologie de l'huître portugaise. L'espèce C.gigas, introduite en 1969 par les ostréiculteurs français, a peu à peu supplanté la précédente, à la suite des mortalités de masse des années 1970 et 1971; cette évolution nous a amené à élargir le champ de nos investigations à une comparaison des deux espèces sur le plan de la nutrition et de la reproduction.

L'étude du mouvement des valves d'huîtres, ou activité valvaire, fournit des renseignements précis sur le comportement de ces mollusques et sur leurs réactions aux conditions de milieu. Elle consiste en différents mouvements de la valve droite operculaire par action combinée du ligament (à rôle passif) et du muscle adducteur (à rôle actif). Nutrition, respiration, excrétion, dépendent à la fois de l'activité ciliaire de l'épithélium branchial, des bords libres du manteau et de l'action du muscle adducteur sur l'ouverture ou la fermeture des valves. L'absence de pouvoir de fuite chez ses organismes benthiques et parfois même fixés, fait que l'ouverture ou la fermeture de la cavité palléale sont les seules réactions appréciables par lesquelles ces mollusques répondent aux estimations externes ou internes.

Les mouvements valvaires indiquent donc de façon fidèle les réactions aux conditions environnantes; nous verrons leur rôle particulier lors de l'acte sexuel; leur enregistrement a été très souvent utilisé pour étudier le comportement des lamellibranches. Dès 1921 NELSON recherche l'influence de la marée et de la lumière sur le comportement de C.virginica; HOPKINS (1936) suit l'adaptation de C.gigas et O.lurida à différentes températures et salinités. Parmi les nombreux travaux qui font appel à l'étude de l'activité valvaire nous citerons ceux de LOOSANOFF (1939), LOOSANOFF et NOMEJKO (1946), LOOSANOFF et ENGLE (1947), GALTSCOFF (1928, 1938 a et b, 1964) plus récemment DAVID (1970) et PASCAL (1974). Cette technique a été mise à profit dans des travaux sur la réaction des huîtres aux différents facteurs de milieu et sur l'action de différents polluants chimiques (pétrole, effluents de papèterie, etc...).

Nous avons cherché à mettre au point un dispositif simple afin d'une part d'effectuer des observations en laboratoire sous des conditions expérimentales de milieu (recherche des limites de tolérance vis-à-vis de différents facteurs); dans le but, d'autre part, de pouvoir réaliser des observations dans le milieu "naturel" (parcs) et dans les différents établissements dans lesquels séjournent les huîtres lors des activités ostréicoles : claires et bassins dégorgeoirs. Ceci pour pouvoir préciser le comportement normal des huîtres en éliminant tout artéfact inhérent aux observations de Laboratoire, et être en mesure de déceler ultérieurement tout comportement anormal : pathologique ou lié à des conditions adverses de milieu.

Enfin, le caractère spécifique de l'activité valvaire femelle lors de la ponte nous a permis d'apporter des précisions intéressantes sur les modalités de la reproduction de C. gigas dans le Bassin d'Arcachon. La possibilité d'observer le frai dans le milieu naturel permet en effet de préciser nos connaissances sur le déroulement de cette activité physiologique.

CHAPITRE I

DIFFERENTS MILIEUX d'OBSERVATION

1. OSTREOGRAPHIE

3 RAPPELS SUR LA BIOLOGIE et l'ÉCOLOGIE DE CRASSOSTREA
ANGULATA (LAMARCK) et CRASSOSTREA GIGAS (THUNBERG).

Les huîtres de l'espèce Crassostrea angulata (Lamarck) et Crassostrea gigas (Thunberg) appartiennent à la classe des Lamellibranches, ordre des Filibranches, sous-ordre des Anisomyaires, super-famille des Ostreidea, famille des Ostreodés.

Le genre Crassostrea se caractérise parmi les autres genres des Ostreidés (genre Ostrea et Pygodonta) :

- par une coquille très variable, habituellement allongée, la valve gauche inférieure est profonde; la droite, supérieure, est plate, operculaire;
- l'impression musculaire est déplacée dorso-latéralement. Il existe une chambre promyale sur le côté droit du corps. L'arc branchial est droit. Les oeufs sont petits et nombreux; il y a oviparité;
- les valves de la prodissoconque sont inégales; la charnière présente deux dents à chaque extrémité. Le ligament est interne et antérieur, en avant de la charnière (RANSON, 1960).

Ce genre comprend des espèces très connues telles que C. virginica, C. angulata, et C. gigas; ces deux dernières faisant l'objet de nos observations. Selon une hypothèse rappelée par YONGE (1960) l'huître portugaise et l'huître japonaise appartiendraient à la même espèce, introduite sur les côtes du Portugal sur les coques de navires. MENZEL (1974), considérant l'impossibilité de distinguer les prodissoconques et les valves adultes, rappelle les facilités d'hybridation démontrées par IMAI (1950) ainsi que l'aspect normal des mitoses et des méïoses chez les hybrides; cet auteur conclut qu'il s'agit de la même espèce. Nous verrons cependant qu'il existe des différences sensibles sur les vitesses de croissance et sur les exigences écologiques. Cependant LOOSANOFF et NOMEJKO (1946) ont démontré l'existence de différentes races physiologiques parmi l'aire de répartition de C. virginica aux Etats-Unis. De la même façon, C. angulata et C. gigas sont-elles deux races physiologiques d'une même espèce ?

Les C. angulata ont été introduites sur le littoral français à la fin du siècle dernier; elles n'ont véritablement colonisé notre littoral qu'après l'épizootie de 1920 qui anéantit le cheptel d'Ostrea edulis; de la même façon l'exploitation de C. gigas n'a définitivement été admise qu'à la suite des mortalités qui ont entraîné la disparition de la presque totalité des C. angulata.

L'anatomie des huîtres de l'espèce Crassostrea est connue grâce aux travaux de RANSON (1950), YONGE (1960) et de GALTSOFF (1964). Nous ne ferons que rappeler quelques particularités anatomiques qui expliquent une meilleure adaptation des Crassostrea au milieu d'estuaire par rapport aux autres Ostréidés:

- le muscle adducteur plus volumineux, est plus éloigné de la charnière que chez les Ostrea; ceci facilite le nettoyage de la cavité palléale : les mouvements des valves sont plus amples et plus puissants; ce dernier point permet une meilleure résistance à des conditions adverses de milieu par occlusion de la cavité palléale;
- il existe une chambre promyale; la chambre exhalante est en effet divisée en chambre promyale à position antérieure par rapport au muscle adducteur et en chambre cloaquale en position postérieure. Ce double passage de l'eau de mer exhalée augmente la puissance du courant de transport et facilite le nettoyage de la cavité palléale; les Crassostrea sont donc mieux adaptées aux eaux turbides que les Ostrea.

Les huîtres creuses colonisent à l'état naturel les baies et les estuaires, régions caractérisées par une grande instabilité du milieu. On les rencontre généralement au-dessus de la limite des basses mers de vives eaux. Lors du passage de l'assec au flot nous verrons qu'elles subissent des variations de température importantes. De même, salinité et turbidité, tout au moins en ce qui concerne les estuaires, varient soit au cours d'un même cycle de marée, soit de façon saisonnière.

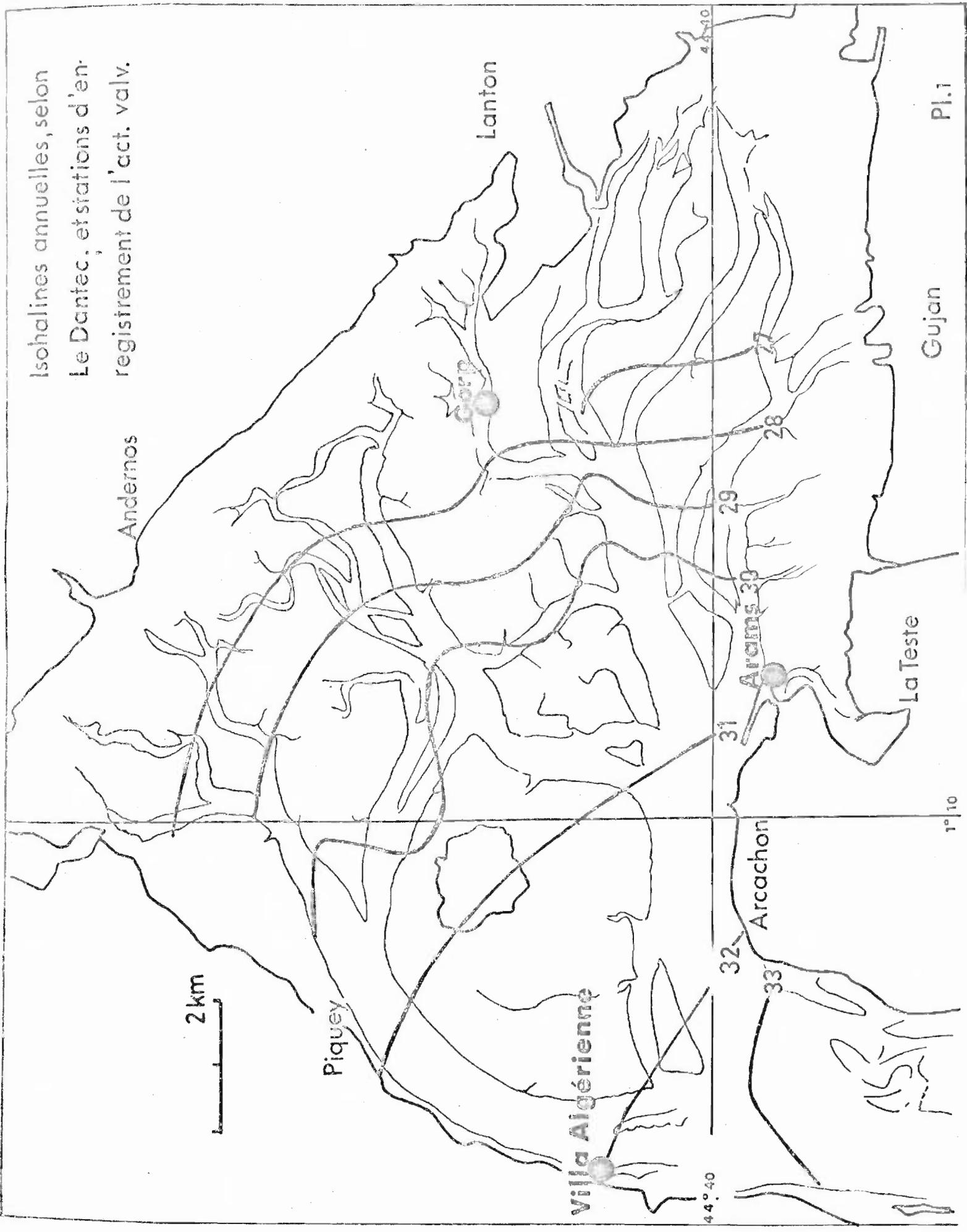
Nos observations ont porté sur des huîtres d'élevage. Au cours de la pratique ostréicole, les Crassostrea angulata ou les C. gigas sont transférées de "parcs à la pousse" à des parcs d'engraissement ou en claires; avant d'être livrées à la consommation, elles séjournent plus ou moins longtemps en bassin dégorgeoir. Ces derniers sont parfois le siège de mortalités de masse importantes; elles sont imputables soit à de trop basses salinités, soit à des teneurs en oxygène dissous trop faibles (MAZIERES, 1962). Ces observations nous ont amené à rechercher les limites de tolérance vis-à-vis de ces deux facteurs de milieu.

2 - DIFFERENTS MILIEUX d'OBSERVATION

A - Les Parcs arcachonnais

Les parcs du bassin d'Arcachon se rencontrent à l'étage mésolittoral inférieur, du niveau des basses mer de moyennes mortes eaux (côte + 1,30m) jusqu'à la laisse des basses mers de vives eaux (LE DANTEC, 1968). Ils sont aménagés sur les slikkes sablo-vaseux ou "crassats", le long des plages abritées de la baie et le long des chenaux et "esteyes". AMANTIEU (1967) et LE DANTEC (1968) ont défini les principales caractéristiques hydrologiques de la baie. Rappelons brièvement que ces eaux proviennent : des eaux océaniques qui pénètrent par les passes; des eaux continentales apportées par l'Eyre et par de nombreux ruisseaux côtiers.

Isohalines annuelles, selon
Le Dantec, et stations d'en-
registrement de l'act. valv.



Les parcs que nous avons choisis pour nos observations intéressent trois secteurs de la baie; la carte des isohalines annuelles établie sur dix années par LE DANTEC (1968) nous permet de les caractériser rapidement (Planche 1).

1 - Parc de la Villa Algérienne (chenal de Piquey) :

il est compris entre les isohalines de 32 et 33 p.mille. Il est soumis aux influences océaniques.

2 - Parc d'Arams (chenal de Gujan) :

à la limite de l'isohaline de 31 p.mille; il correspond à une zone moyenne et a donné lieu au plus grand nombre de nos observations, de par sa proximité du laboratoire et de par son accessibilité sans embarcation.

3 - Parc de Gorp (chenal de Lanton)

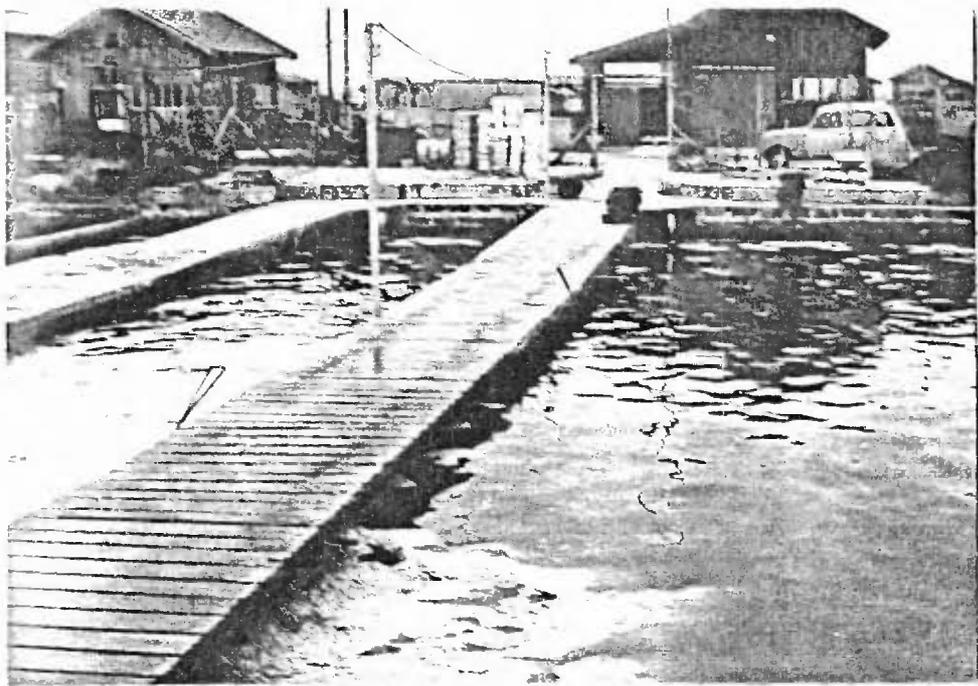
situé à proximité de l'isohaline des 28 p.mille, soumis aux influences continentales.

Ces trois stations ont été choisies principalement pour nos études de maturité sexuelle et pour nos essais de détection des pontes dans le milieu naturel. Toutes trois se situent au même niveau par rapport au zéro des cartes marines et assèchent généralement pour des marées de coefficient 65. Rappelons à ce propos l'observation de AMANIEU (1967) : " en vive eau, la basse mer à Arcachon a toujours lieu aux environs de midi; la plus grande partie de l'estran (donc les parcs) étant découverte aux heures où le soleil approche le zénith, et bénéficie des conditions d'insolation maximum". Le phénomène est important, nous le verrons, lors des études relatives au déclenchement des pontes sur parc. Les enregistrements de la température que nous avons réalisés (fig. A et B, planche 3) montrent que les huîtres subissent en période de vive eau des chocs thermiques importants lors de l'assec et lors du flot, tant en hiver (dans le sens négatif) qu'en été (dans le sens d'une élévation importante) à marée basse.

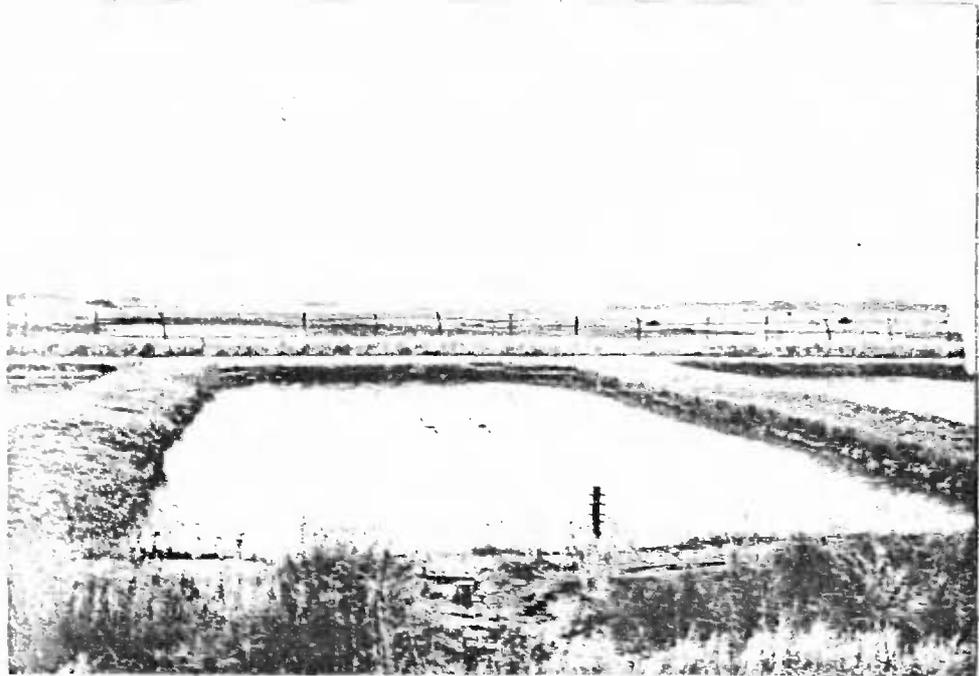
B/ Les claires de Neyran

Il s'agit de claires expérimentales construites selon le principe Marennais; elles sont implantées sur la rive gauche de la Gironde, à Neyran. Chacune d'elles a 30 m de long, 10 m de large et 0,50 m de profondeur (Pl. 2, B).

Planche 2



Vue d'ensemble du bassin dégorgeoir, ou "réservoir" de Gujan.
(dimensions : 28 m x 18 m; profondeur 1,5 m).

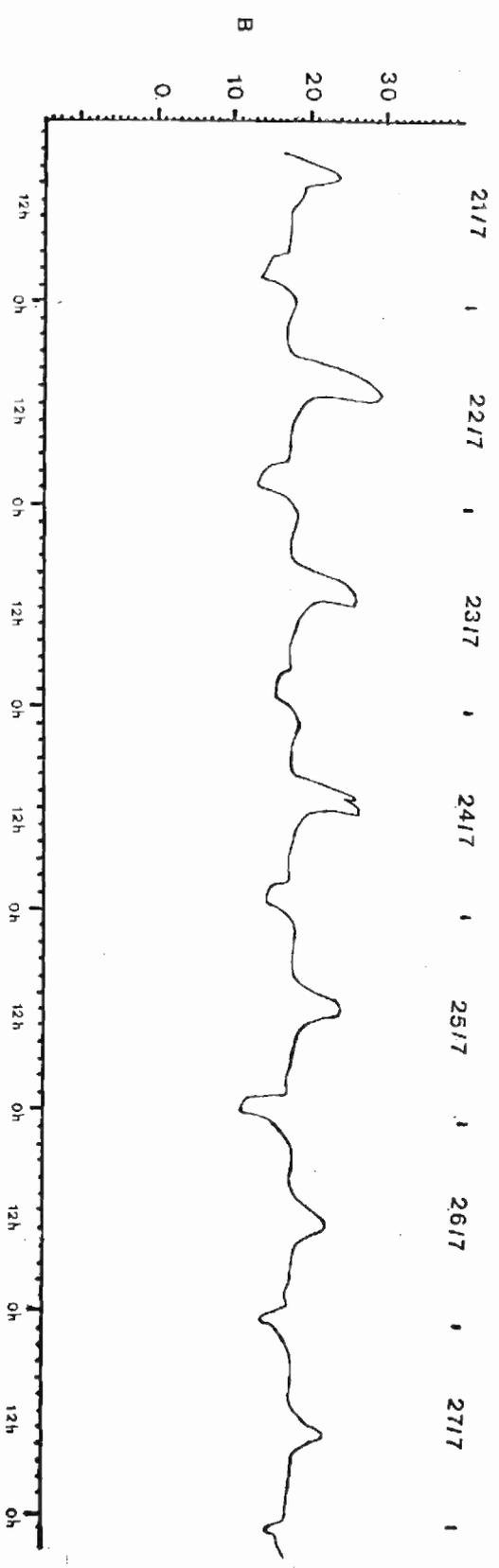
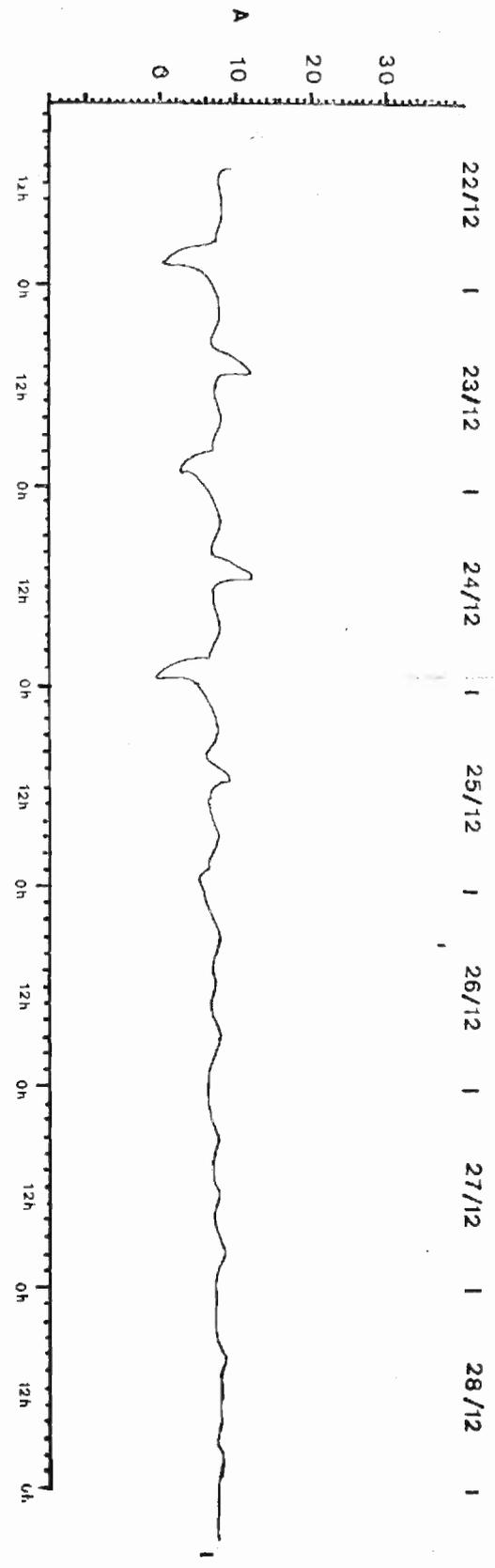


Une des claires de Neyran (Médoc). Chaque claire a 30 m de long,
10 m de large et 0,50 m de profondeur; la plupart du temps, la
tranche d'eau n'excède pas 30 cm.

Les variations de température subies par les huîtres sur les parcs. Les boîtiers thermographes étaient placés à proximité des ostréographes. Les températures sont portées sur l'axe des ordonnées.

A - Enregistrement obtenu à Arams du 22 décembre au 28 décembre 1972. Salinité de 32,8 p.mille le 22 à 10 h. Les variations thermiques subies par les huîtres sont plus importantes en période de fort coefficient de marée du fait de l'assec que subissent les mollusques (température de l'air plus fraîche que celle de l'eau de mer, la nuit; effet de l'ensoleillement lors des basses mers de midi). Les coefficients de marée ont été les suivants : 22/12 : 94-91; 23/12 : 94-91; 24/12 : 87-82; 25/12 : 77-72; 26/12 : 67-61; 27/12 : 56-52; 28/12 : 48-45. Les huîtres sont restées immergées à partir du 26 décembre inclus.

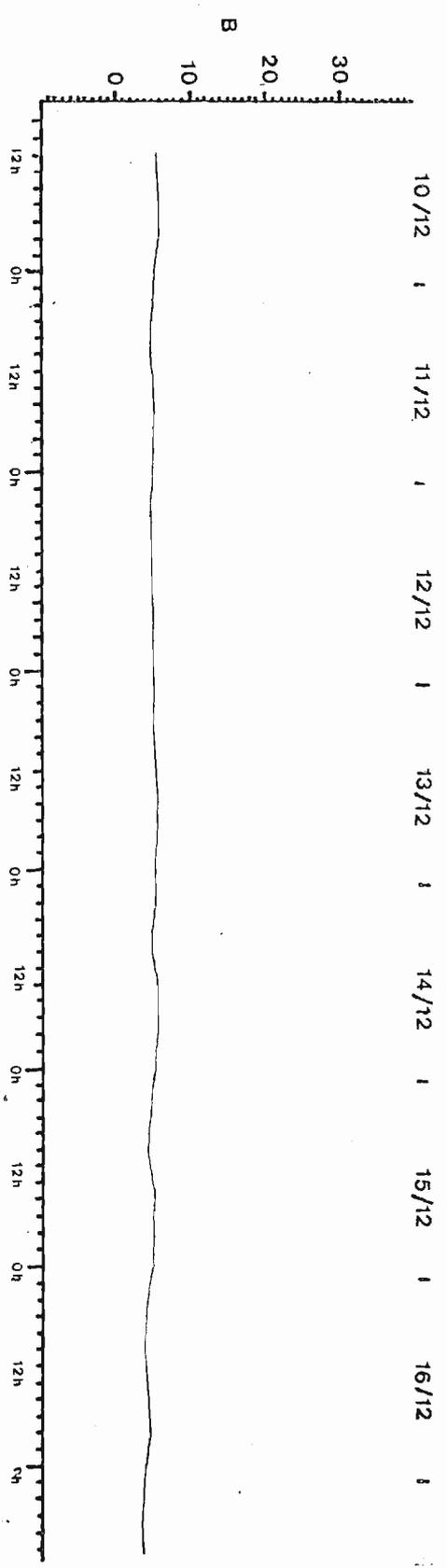
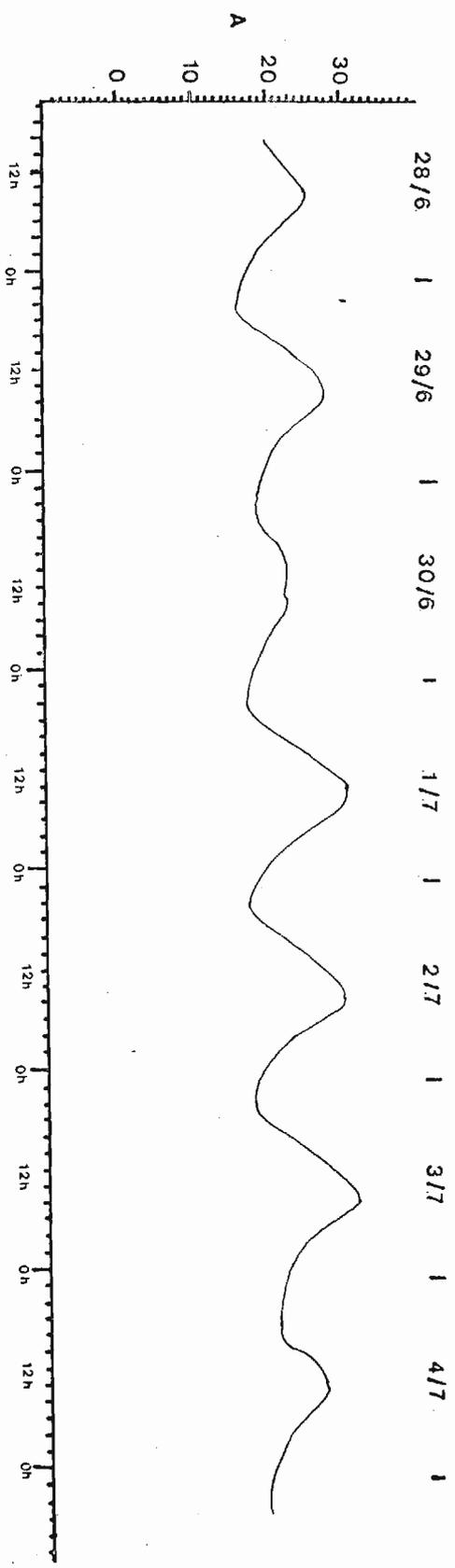
B - Enregistrement obtenu à la Villa Algérienne du 21 juillet au 27 juillet 1974. Salinité de 32,6 p.mille le 22 à 15 h. Les coefficients de marée étaient les suivants : 21/7 : 105-106; 22/7 : 106-103; 23/7 : 100-95; 24/7 : 89-88; 25/7 : 76-68; 26/7 : 61-55; 27/7 : 50.



Enregistrement de la température de l'eau de mer en claire et en bassin dégorgeoir.

A.- Enregistrement de la température de l'eau d'une claire, à Neyran, du 28 juin au 4 juillet 1971. Le thermographe enregistreur était immergé à proximité des huîtres dont l'activité valvaire était étudiée. Les variations journalières de la température sont relativement importantes (environ 18 degrés vers 6 h et près de 30 vers 17 h). Ceci s'explique par la faible épaisseur de la tranche d'eau dans la claire (17 cm le 3 juillet). Salinité de 20,7 p.mille à cette même date. Les températures sont portées sur l'axe des ordonnées.

B.- Enregistrement de la température de l'eau de mer en bassin dégorgeoir, à Gujan, du 11 au 16 décembre 1971. Les températures sont relativement stables, le boîtier thermographe était immergé à proximité des huîtres sous 1,5 m d'eau. Salinité de 26,8 p.mille; turbidité de 2,5 mg/l; teneur en oxygène dissous de 9,92 mg/l le 16 décembre à 15 h.



Les claires sont creusées dans un sol d'argile brune et sont alimentées par l'intermédiaire d'un chenal de 500 m de long environ, qui communique avec l'estuaire de la Gironde. Elles ne peuvent "boire" qu'en période de marée, soit en moyenne 12 jours par mois. Les eaux sont à caractère saumâtre; les salinités sont à peine supérieures à 15 p.mille l'hiver, mais peuvent atteindre 30 p.mille l'été. Elles sont parfois très turbides.

La faible épaisseur de la tranche d'eau (généralement inférieure à 30 cm) permet de grosses variations journalières de la température; sans être soumises à de véritables chocs thermiques comme ceux que l'on enregistre sur parc, les huîtres subissent parfois des variations quotidiennes de température importantes (pl. 4, A); il n'est pas rare l'été qu'à des températures voisines de 20°C vers 6 h du matin, succèdent progressivement des températures qui culminent à plus de 30°C vers 16 h.

C/ Les bassins dégorgeoirs ou "réservoirs"

L'expéditeur arcachonnais, après avoir pêché ses huîtres dans le parc, les entrepose en bassin dégorgeoir ou "réservoir" (pl. 2, A). Ces établissements répondent à deux nécessités :

- au cours de la préparation des huîtres, avant leur "mise à la pousse", le parqueur dispose d'une réserve d'eau de mer où il peut entreposer les mollusques; ceux-ci sont disponibles pour les différentes manipulations effectuées à terre : détroquage, desatroquage, tri avant mise en élevage; ces différentes opérations peuvent être effectuées pendant les périodes de mortes eaux : les parcs n'asséchant pas, il serait impossible de pêcher les lamellibranches pour ces manipulations;
- les huîtres livrées à la consommation répondent à des normes de salubrité; les mollusques provenant de parcs salubres doivent effectuer un séjour en bassin dégorgeoir et y séjourner suffisamment pour acquérir une valeur marchande : ils se débarrassent en eau limpide des impuretés de leur cavité palléale, c'est le "dégorgement"; ils acquièrent la faculté de rester fermés pendant de longues périodes en vue de leur transport ultérieur; c'est le "trompage", obtenu par une alternance d'immersions et d'émersions; cette faculté est d'ailleurs en partie acquise pour les huîtres du Bassin d'Arcachon puisque les parcs assèchent à marée basse.

Ainsi les mollusques sont soumis à des transferts, de leur parc d'origine (dont certains sont situés en zone océanique), vers les bassins dégorgeoirs situés le long du littoral, et alimenté en eau à caractère souvent plus saumâtre.

Les "réservoirs" reçoivent parfois dans un volume d'eau relativement réduit des quantités très importantes de mollusques.

Telles sont les deux raisons qui peuvent expliquer les mortalités que l'on y constate parfois (MAZIERES, 1959); celles-ci sont liées "aux variations ou modifications d'ordre physico-chimiques du milieu ambiant : salinité, oxygène dissous, température". Nous avons été amenés à déterminer en Laboratoire l'influence de ces différents facteurs sur la survie des huîtres; puis nous avons cherché à effectuer des observations en bassin dégorgeoir, afin de tirer partie de nos résultats expérimentaux; ils ont

été obtenus dans un réservoir de Gujan; il s'agit d'un bassin insubmersible (pl. 2, A) qui n'est que partiellement recouvert lors des plus forts coefficients de marée, ou en période de tempête. Son alimentation est mixte : par gravité (lors des pleines mers de coefficients supérieurs à 70) ou par pompage en période de mortes eaux.

Il mesure 28 m sur 18 m, pour une profondeur totale de 1,5 m; la hauteur de la tranche d'eau est généralement supérieure à 1 m. Nous précisons ultérieurement les conditions de milieu que nous y avons rencontrées au cours de nos observations. Soulignons simplement qu'il satisfait pleinement les exigences écologiques de Crassostrea angulata et C.gigas:

- nous avons pu y réaliser avec succès des expériences de reproduction artificielle en milieu fermé;
- des larves d'huîtres qui y sont introduites lors de son alimentation en été, se fixent sur ses parois en ciment; le naissain s'y développe; il n'est pas rare d'y rencontrer des sujets adultes qui se sont développés depuis la fixation, avec une croissance satisfaisante.

Si l'on compare les conditions de milieu qui ont été rencontrées dans ce bassin avec celles des parcs, le réservoir présente certains avantages pour des observations de comportement des huîtres. Les sujets sont souvent immergés en permanence; il est donc facile de calculer les durées journalières d'activité valvaire, alors que sur parc interviennent les périodes d'assec; ces dernières varient selon le niveau, le coefficient de la marée et les conditions atmosphériques. Lorsque la tranche d'eau du réservoir est suffisamment importante (supérieure à un mètre), les variations thermiques journalières sont peu marquées (pl. 4, B). Il est donc possible, en bassin dégorgeoir, de préciser l'action d'une température déterminée sur le comportement des huîtres; nous avons mis à profit cette possibilité dans une étude comparée de Crassostrea angulata et C.gigas.

En dehors de ces observations effectuées sur parc et en bassin dégorgeoir, nous avons essayé de définir en laboratoire l'activité pathologique des huîtres (réactions sous des conditions d'hypoxie par confinement), et recherché les limites de tolérance de C.angulata aux basses salinités. Enfin, nous avons étudié l'activité valvaire lors du frai, afin de pouvoir détecter les émissions de gamètes dans le milieu naturel.

3 - MATERIEL UTILISE. DISPOSITIFS PARTICULIERS MIS AU POINT.

On doit à WEBB (1930) l'utilisation du terme ostréographe pour désigner l'appareil d'enregistrement de l'activité valvaire des huîtres.

.../

Les différents appareils utilisés, kymographes électriques ou électroniques à enregistrement potentiométrique, nécessitent une source d'électricité; ceci limite leur utilisation au seul laboratoire; tout au plus LOOSANOFF et NOMEJKO (1945) ont-ils pu enregistrer l'activité valvaire de Merceneria merceneria sur le quai d'un port, les mollusques étant immergés dans des bacs soumis à l'influence de la marée.

Nous avons obtenu d'excellents myogrammes en utilisant des enregistreurs à tambour du même type que ceux qui équipent les thermographes ou les barographes du commerce; ils sont entraînés par un mouvement d'horlogerie d'une autonomie de huit jours. Leur faible prix de revient, en comparaison des kymographes, permet de multiplier les observations. Selon le modèle choisi, les vitesses de rotation varient de 11 mm/h à 24 cm/h : cette gamme permet des études de comportement des huîtres de longue durée, ou des observations plus fines sur les réactions des sujets à des stimulus divers (polluants par exemple). Dans le premier cas, nous avons maintenu des huîtres en observation pendant plus d'un an sans que nos interventions ne dépassent la fréquence d'une par semaine; dans le second cas nous avons pu décrire avec précision l'activité valvaire de C. argulata et de C. gigas lors des pontes provoquées par stimulation thermique ou chimique.

La base de notre montage est la plateforme d'enregistrement; selon le lieu de nos observations, elle a été adaptée au milieu : bassin dégorgeoir, claire ou parc d'élevage.

A - La plateforme d'enregistrement

Elle comprend un tambour enregistreur monté sur un axe vertical, et de deux à quatre leviers inscripteurs de Brodie (Fig. 1 et 2, pl. 5); ces derniers permettent de suivre le comportement simultané de deux ou quatre mollusques. Nous pouvons ainsi reconnaître les "variations individuelles" de comportement, que l'on observe parfois pour des huîtres placées sous des conditions rigoureusement identiques de milieu (GALTSOFF, 1964).

Le tambour enregistreur dévide un ou deux rouleaux de papier montés sur un axe vertical. La vitesse de rotation du mouvement d'horlogerie est constante; ceci nous dispense de l'utilisation d'un chronographe inscripteur (axe des temps).

La valve droite de chaque huître en observation est reliée à un levier de Brodie; ce dernier est muni d'une plume à godet ou d'une plume stylo feutre; les mouvements valvaires sont transmis directement par un fil de nylon dont la tension est réglée par un ressort du levier (enregistrement isométrique). Récemment, nous avons utilisé des tiges cylindriques en matière plastique de 2 mm de diamètre; elles reposent directement sur la valve operculaire et sont reliées par leur partie supérieure au levier inscripteur; ce dernier dispositif supprime la fixation du crochet sur la valve gauche, opération assez délicate. Dans les deux cas (fil ou tige de transmission) la traction ou la pression exercée sur l'opercule ne doit pas être trop importante afin de ne pas perturber le comportement du lamelibranche; selon les observations de GALTSOFF (1964) les enregistrements obtenus sous contrainte du muscle adducteur sont faciles à reconnaître, par suite à éviter.

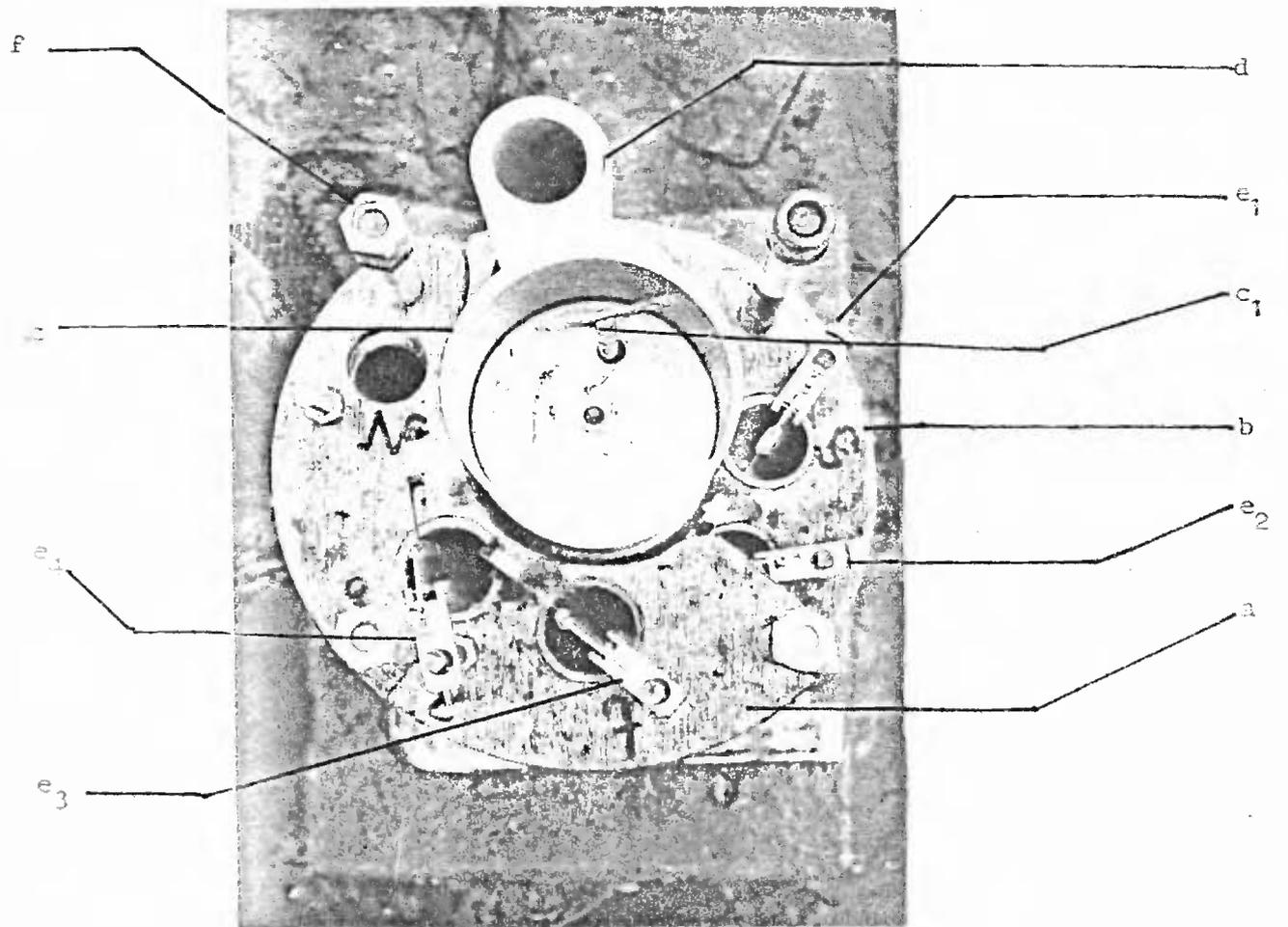
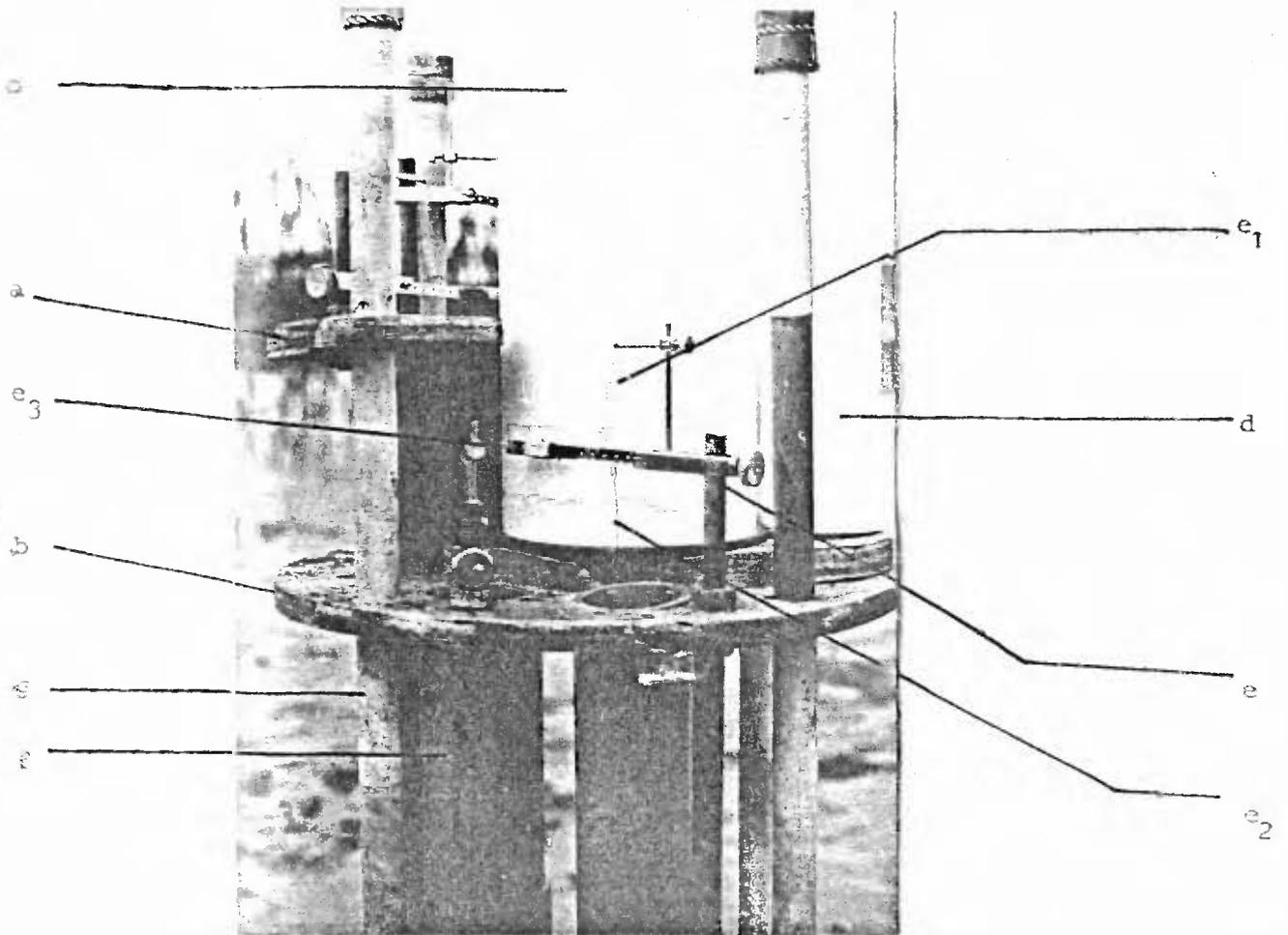
Planche 5

Photographie 1 : Vue de profil de la partie supérieure de l'ostéographe.

- a et b : plateforme support
- c tambour enregistreur à mouvement d'horlogerie
- d rouleau de papier diagramme
- e leviers inscripteurs
 - e1 ressort de rappel
 - e2 fil de transmission de l'activité valvaire
 - e3 plume stylo feutre
- f tube de protection de fil de transmission
- g un des 4 axes verticaux de soutien des plateformes d'enregistrement
- h le myogramme obtenu par enregistrement de l'activité valvaire d'une huître

Photographie 2 : Vue du dessus de l'ostéographe

- a et b : plateformes d'enregistrement
- c tambour enregistreur, avec la clé du mouvement d'horlogerie (c_1)
- d rouleau de papier diagramme
- e_1, e_2, e_3, e_4 les 4 leviers, permettant d'enregistrer l'activité valvaire de 4 huîtres
- f un des 4 axes de soutien des plateformes d'enregistrement



L'amplitude du mouvement décrit par la plume dépend de la position du fil de nylon ou de la tige, par rapport à l'axe du levier et de la longueur relative des deux bras de ce dernier, ainsi que de la distance du point de transmission sur la valve droite de l'huître par rapport à la charnière du lamellibranché; sur le plupart de nos enregistrements, l'amplitude de baillement est multipliée par trois.

Il faut souligner que la transmission des mouvements est directe : la position haute de la plume correspond à l'ouverture de la cavité palléale.

Les huîtres destinées aux observations, après prélèvement dans les parcs, sont montées sur un support par du ciment à prise rapide; le crochet de fixation du fil est aussi fixé par du ciment, dans le cas de l'utilisation du fil de nylon; pour la transmission par tige rigide, une butée est confectionnée près du bord libre de la valve droite; il faut éviter de souiller la commissure des valves. Puis les bivalves sont remis sur leur parc d'origine avant d'être utilisés en expérience, afin de permettre un bon lessivage du ciment et d'éviter toute perturbation chimique pour les observations de laboratoire.

Le montage n'affecte en rien la vitalité des huîtres qui se développent à l'état naturel fixées sur des pierres; d'ailleurs, lors de leur utilisation, nous avons pu constater qu'elles avaient poursuivi leur croissance.

La plateforme d'enregistrement a été utilisée en Laboratoire, puis adaptée pour des études en bassin dégorgeoir et sur parc.

B - Le dispositif utilisé en bassin dégorgeoir et en claire

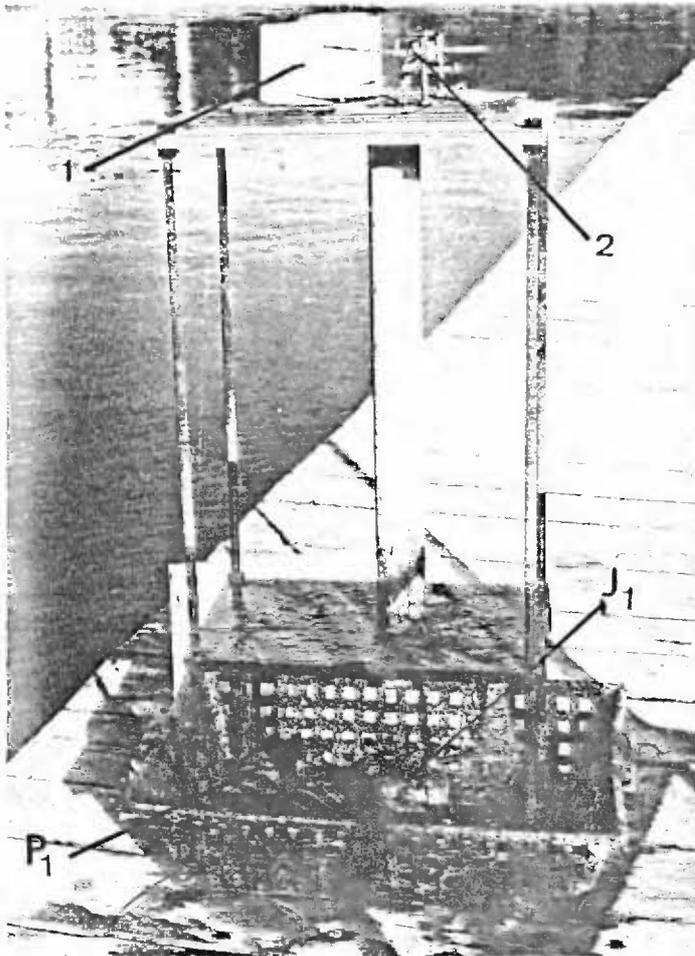
Dans un premier temps les mollusques étaient fixés sur le substratum; si l'on désirait changer les sujets en observation, il fallait assécher le bassin ou la claire, ce qui pouvait perturber le travail de l'ostréiculteur chez lequel nous travaillions. Afin de pallier cet inconvénient, nous avons construit un appareil amovible (1, pl. 6). Il comprend une plateforme d'enregistrement protégée par un couvercle dont une paroi transparente permet l'observation de l'aspect des myogrammes.

Les huîtres, sur leur support, sont fixées sur un plateau en matière plastique perforée, ceci afin de faciliter la fixation du support. La base de l'appareil est rendue solidaire de la plateforme d'enregistrement par quatre tiges métalliques verticales; le fil de transmission de l'activité valvaire est protégé de l'action du vent (partie émergente) ou des courants (partie immergée) par un tube en matière plastique vertical, à l'intérieur duquel il se déplace.

L'appareil est suspendu au-dessus de l'eau et repose sur un cadre métallique de hauteur réglable par rapport au fond du bassin ou de la claire. On peut ainsi adapter la profondeur d'immersion des huîtres en fonction de la tranche d'eau dans le bassin (2, pl. 6).

C - Dispositif utilisé sur les parcs

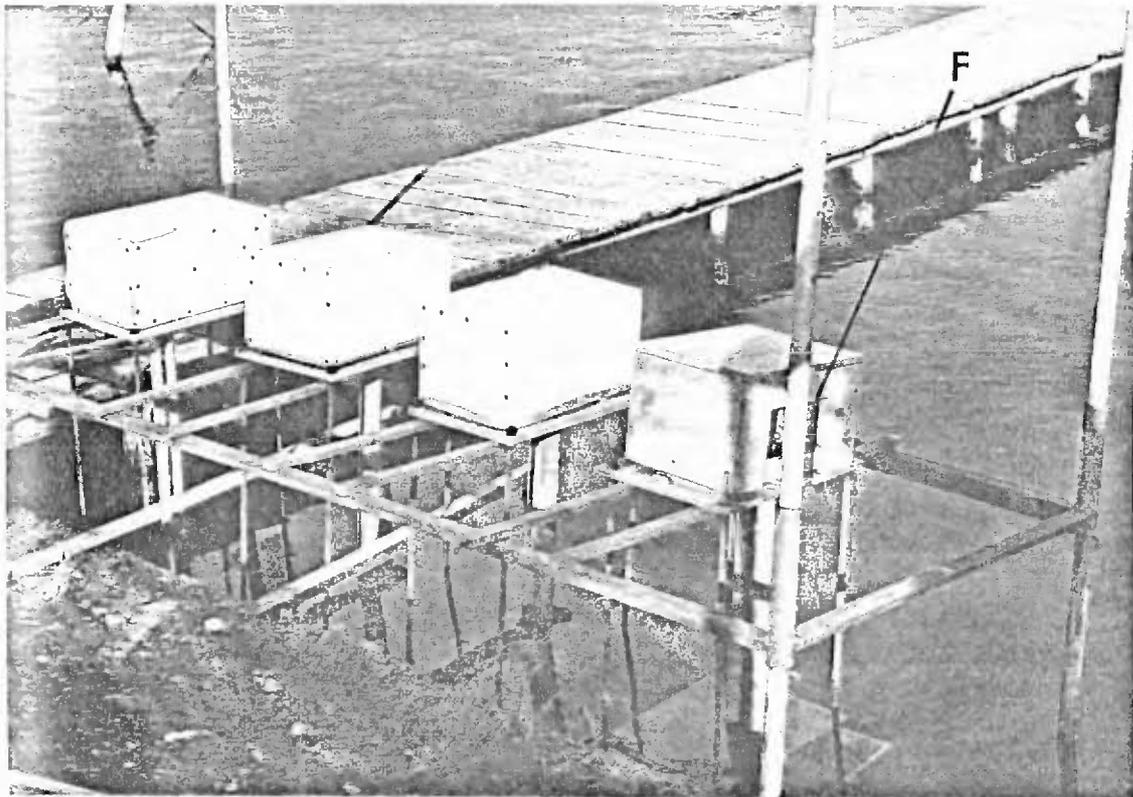
Il est difficile, en biologie expérimentale, de pouvoir suivre le comportement d'un organisme dans son milieu naturel sans le perturber; les observations de laboratoire ont rarement pu être vérifiées dans le milieu naturel; nous avons déjà mentionné que les huîtres -vivant fixées à l'état naturel- ne peuvent être perturbées par le montage que nous leur imposons.



Photographie 1 :

Le type d'ostréographe qui a été utilisé en bassin dégorgeoir. P₁ et J₁ sont respectivement une C. angulata et une C. gigas.

- 1 : tambour enregistreur
- 2 : levier inscripteur



Photographie 2 : Quatre ostréographes suspendus au-dessus de l'eau du bassin dégorgeoir. Sur l'appareil de droite, on remarque la fenêtre transparente qui permet de surveiller l'activité valvaire sans déplacer les appareils (F.)

Les parcs d'Arcachon étant situés dans la zone de balancement des marées, les huîtres sont en assec à basse mer; lors des pleines mers de vives eaux, ils sont recouverts par plus de 5 m d'eau (coefficient 120). Malgré des conditions de milieu difficiles (courants, marée, tempête) notre appareil donne d'aussi bons résultats que ceux que nous avons obtenus en laboratoire.

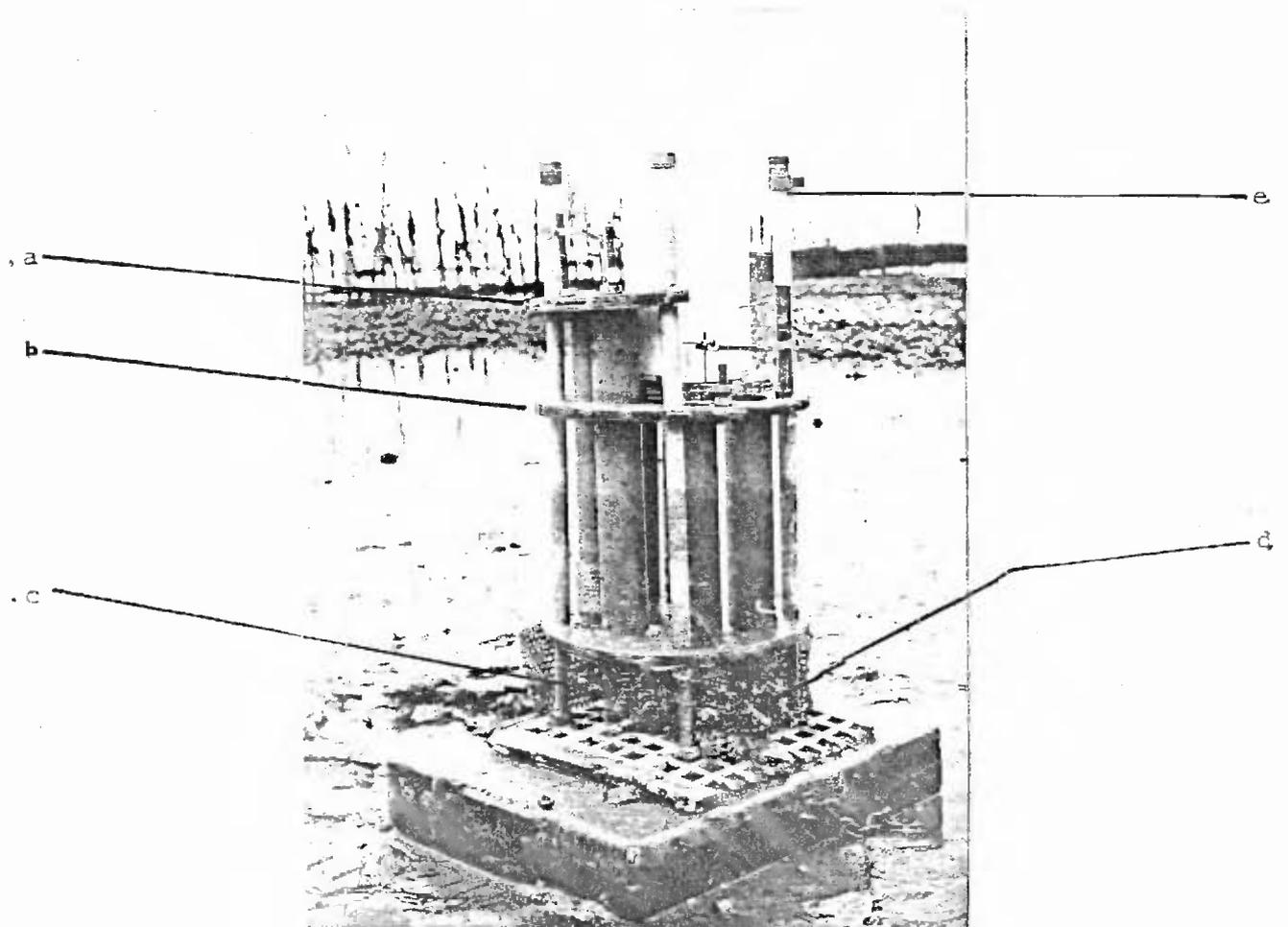
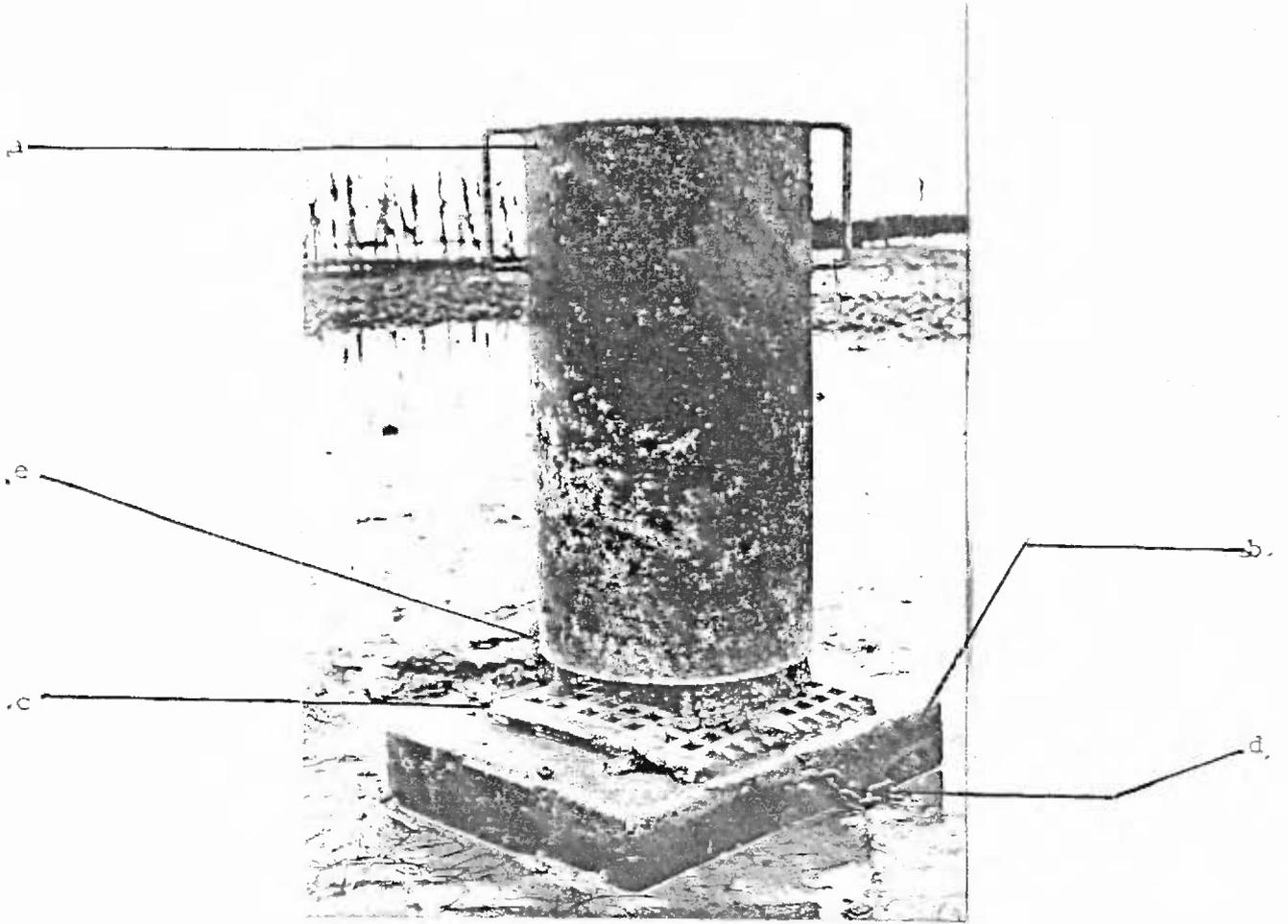
La plateforme d'enregistrement est circulaire; l'appareil présente ainsi une forme cylindrique, et offre moins de prise aux courants. Afin de multiplier les observations, chaque ostréographe est muni de deux plateformes d'enregistrement superposées; seule l'inférieure est pourvue du tambour enregistreur, cependant la hauteur du cylindre (130 mm) permet d'entraîner deux rouleaux de papier (un par étage). Au total, quatre leviers inscripteurs permettent d'enregistrer l'activité valvaire de quatre C. angulata ou C. gigas. Les huîtres sur leur support, sont fixées sur une plaque en matière plastique perforée; les différents étages sont rendus solidaires par quatre tiges métalliques verticales (1 et 2, pl. 7). Comme pour le montage utilisé en bassin, les fils de transmission sont protégés par des tubes verticaux en matière plastique.

La partie fragile de l'ostréographe (tambour enregistreur, leviers et rouleaux de papier) est protégée par une cloche métallique qui repose sur la partie supérieure des tiges et dont la partie inférieure, ouverte, permet le passage des tubes protecteurs et des fils de transmission. L'ensemble de l'appareil est fixé sur une plaque en béton qui sert de lest et de socle de montage. La hauteur de la cloche est calculée en fonction de la tranche d'eau maximum qui recouvrira le dispositif; la pression augmente d'une atmosphère tous les dix mètres de profondeur; avec une tranche d'eau de mer de cinq mètres, la pression est de 1,5 atmosphère. Pour protéger la partie supérieure de l'appareil (20 cm de haut), et compte tenu de la loi de Mariotte (pression X volume = constante) il suffirait que la cloche ait 20 cm x 1,5 soit 30 cm de hauteur; pour plus de sécurité nous avons adopté une valeur de 50 cm; la bulle d'air de protection est ainsi nettement suffisante.

Le réglage de l'appareil est effectué à marée basse; on recouvre le dispositif mécanique par la cloche; puis la partie située entre la base du capuchon métallique et le socle est protégée par du grillage en matière plastique afin d'éviter que les prédateurs (crabes en particulier) ne viennent perturber le comportement des huîtres. L'autonomie de fonctionnement de huit jours permet une surveillance de l'appareil qui n'est accessible, rappelons-le, que lors des coefficients de marée supérieurs ou égaux à 65.

Enfin, lors de nos observations, tant en bassin dégorgeoir que sur parc, les principaux facteurs de milieu ont été suivis; la température a été enregistrée grâce aux thermographes mis au point par BOUCHET (en boîtier étanche immergé sur parc); la salinité a été déterminée sur des prélèvements d'eau de mer par la méthode de HARVEY; l'oxygène dissous, en bassin dégorgeoir, a été dosé par la méthode de WINKLER; quelques mesures de turbidité ont été effectuées, principalement en claire, par filtration d'un volume d'eau déterminé et pesée de la membrane de filtration après passage à l'étuve jusqu'à poids constant.

Planche 7



Photographie 1 : l'ostréographe en place, sur le parc, à marée basse (Villa Algérienne).

- a : cloche de protection, avec ses deux poignées pour le transport
- b : socle de fixation à rôle de lest
- c : plateforme inférieure (grillage de matière plastique) sur laquelle sont fixées les huîtres
- d : chaîne qui permet de relier la cloche au socle
- e : grillage en matière plastique (en partie caché), qui entoure la base de l'appareil, et qui empêche la pénétration des crabes et autres animaux qui cherchent refuge et perturbent le comportement des huîtres

Photographie 2 : l'ostréographe sur parc, sans sa cloche de protection.

- a) et b) : les deux plateformes d'enregistrement (voir planche 3, une vue détaillée de celles-ci)
- c) : grillage de protection
- d) : une des 4 huîtres
- e) : un des 4 axes verticaux de montage de l'appareil; les 4 axes traversent le socle de béton auquel ils sont maintenus par des écrous.

CHAPITRE II

ACTIVITE VALVAIRE NORMALE. ACTIVITE VALVAIRE PATHOLOGIQUE. APPLICATIONS.

L'activité valvaire normale est celle que manifeste l'huître saine, sous des conditions favorables de milieu. Les huîtres sont des organismes euryhalins; cependant chaque espèce se caractérise par ses limites propres de tolérance vis-à-vis de la salinité. La lutte contre tout facteur d'agression s'effectue principalement par l'occlusion de la cavité palléale; nous avons pensé que les études d'activité valvaire permettraient de rechercher les limites de tolérance de C. angulata aux basses salinités, les mortalités en bassin dégorgeoir étant parfois attribuées à ces dernières. Par ailleurs, nous avons pu constater, dans le Bassin d'Arcachon, que les C. gigas poursuivaient leur croissance en hiver contrairement aux C. angulata; nous avons cherché à expliquer ce phénomène.

L'activité valvaire pathologique intervient lorsque les huîtres sont l'objet d'une agression de nature physico-chimique ou infectieuse. Nous avons tenté de la définir en soumettant des C. angulata et des C. gigas à des conditions d'asphyxie par confinement; Ces expériences avaient pour but d'essayer de prévenir l'instauration éventuelle de conditions défavorables de milieu en bassin dégorgeoir.

I Comportement de C. angulata et de C. gigas sur les parcs et en claire

L'activité valvaire normale

Parmi les nombreux enregistrements que nous possédons sur des huîtres des deux espèces, nous avons choisi un myogramme obtenu sur le parc de Gorp, site éloigné de toute éventuelle pollution par apport tellurique (fig. A et B, pl. 8). Précisons que le comportement des quatre sujets en observation était identique à celui que nous présentons.

A basse mer, l'huître est restée fermée; elle s'est ouverte au flot dès les premières minutes d'immersion (6 h 45, le 27 juillet 1974; A - Pl. 8).

A/ L'amplitude de baïllement, relations avec le taux de pompage

L'activité valvaire manifestée par l'huître dès l'ouverture de sa cavité palléale caractérise un sujet en cours d'alimentation. La plupart des observations de laboratoire indiquent que ce type de baïllement coïncide avec l'établissement d'un courant branchial, appelé ventilation branchiale; en effet, l'eau qui traverse le mollusque apporte la nourriture et permet la prise en charge de l'oxygène dissous. Cette correspondance entre activité valvaire et courant transporté a été établie par COLLIER et ses collaborateurs (1953). L'activité valvaire ne permet pas d'évaluer quantitativement l'importance de l'eau admise dans la cavité palléale mais il est possible de rapporter les différentes amplitudes de baïllement à un état précis de pompage chez les lamellibranches; COLLIER et ses collaborateurs ont établi l'existence de trois phases que l'on peut reconnaître sur le myogramme que nous avons obtenu à Gorp (fig. A et B, pl. 8) et sur le diagramme présenté par les auteurs (fig. A, pl. 4).

- la phase I : caractérisée par une faible ouverture de la cavité palléale, est liée à l'entrée en jeu des fibres musculaires qui se relâchent selon la loi du tout ou rien, déterminant instantanément l'ouverture d'amplitude I (fig. A, pl. 17); par contre elle ne permet l'occlusion que par paliers successifs : c'est le phénomène de "staircase" ou "d'escalier" sur

Planche 8 : Enregistrement de l'activité valvaire de Cressostrea gigas.

Trait fin interrompu : position fersée de la cavité palléale.

Trait plus épais : axe des temps.

A - Enregistrement de l'activité valvaire de l'huître J1, du 26 au 27 juillet 1974
à Gorp :

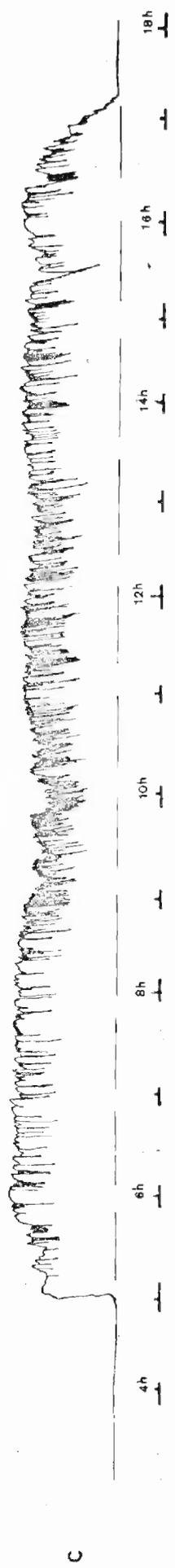
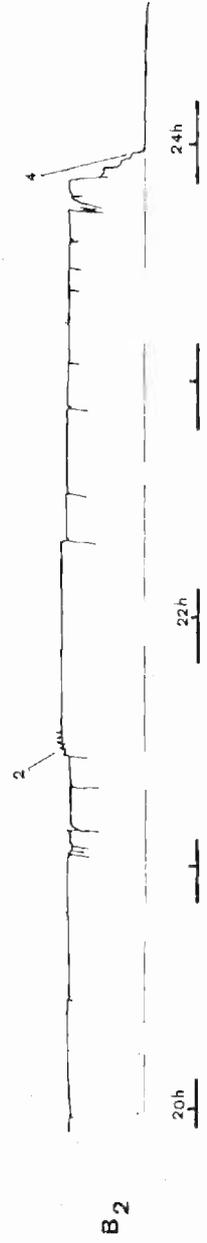
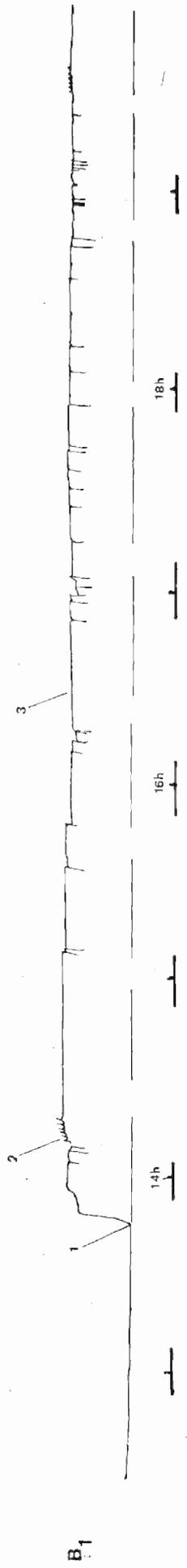
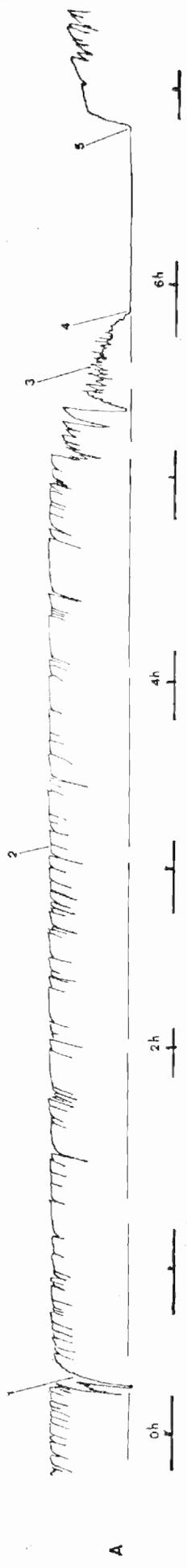
- 1 - réaction à une perturbation mécanique
- 2 - réaction au cours de l'émission du pseudo-fèces
- 3 - activité valvaire perturbée, qui traduit vraisemblablement l'écoulement, sur le parc, des eaux de jusant, plus ou moins chargées en éléments défavorables pour les huîtres
- 4 - fermeture de la cavité palléale à 5 h.45 le 27 juillet, aux approches de la basse mer
- 5 - réouverture de la cavité palléale à 6 h.45.

B1- B2 - Enregistrement de l'activité valvaire de l'huître japonaise J1 le 16 août 1973. Ouverture de la cavité palléale vers 13 h.45; fermeture vers 24 h.(4).

- 2 : "escalier" ou "staircase" inversé, correspondant à un réajustement de l'amplitude de battement en fonction du débit palléal;
- 3 : "état de quiétude" (steady state de GALTSOFF) correspondant au maintien d'un débit palléal important, pendant plusieurs heures, avec de rares réactions de rejet de pseudo-fèces;
- 4 : fermeture de la cavité palléale en marche d'escalier
- 5 : contractions mineures

C - L'activité valvaire d'une C.gigas en claire à Neyran, le 7 juillet 1971. Hauteur de la tranche d'eau : 0,17 m. Salinité 20,7 p.mille. Température moyenne de l'eau : 23,5°C; maximum de 31°C à 17 heures; minimum 17,20°C à 6 heures. Turbidité de 82,4 mg/l. L'activité valvaire se caractérise par de très fréquentes émissions de pseudo-fèces; elles traduisent la réaction de l'huître à la turbidité mais aussi aux températures relativement élevées; leur fréquence augmente nettement vers 10 h. du matin.

D - Une ponte enregistrée le 22 juin 1974, à Gorp.



lequel nous reviendrons ultérieurement (fig. 8, pl. 8). La phase I s'accompagne d'un pompage faible ou inexistant, mais se caractérise lors de l'ouverture ou de la fermeture par une réponse plus rapide que les suivantes aux stimuli externes;

- la phase II : doit être considérée comme une phase de latence avant le passage à la suivante; un mécanisme répresseur permettrait son maintien jusqu'à l'établissement de conditions de milieu favorables. Chez C. virginica le débit palléal ne dépasse pas 5 à 6 l/heure.

Un comportement normal ne doit pas faire intervenir cet état pendant de longues périodes; sa persistance indique soit l'instauration de conditions défavorables de milieu, soit un état pathologique;

- la phase III : s'accompagne de battlement maximum; le taux de pompage le plus important est atteint; les auteurs signalent des valeurs de 26 à 36 l/heure.

Selon l'amplitude de l'ouverture de la cavité palléale on peut donc établir l'existence ou non d'un courant transporté; l'importance de celui-ci n'est mesurable que par une méthode directe (chambre de GALTSOFF 1964), et dépendra des conditions de milieu, température en particulier; cependant, l'étude des myogrammes de l'activité valvaire permet de reconnaître l'état dans lequel se trouve l'huître sur le plan du taux de pompage.

B/ Différentes figures de l'activité valvaire. Relations avec la filtration.

L'examen des myogrammes de la figure 3 (pl. 8), permet d'affirmer qu'il y a eu filtration du courant transporté. Les huîtres, en effet, se nourrissent par filtration de l'eau de mer qui traverse la cavité palléale. YONGE (1960) a décrit le phénomène dans son ensemble. Rappelons simplement que l'action combinée des différents mécanismes ciliaires des branchies amène les particules en suspension dans l'eau vers les palpes labiaux; ces derniers admettent les éléments nutritifs vers la bouche et rejettent les éléments indésirables qui s'accumulent sur le manteau; afin de maintenir la propreté de sa cavité palléale, l'huître les expulse par un abaissement brutal de sa valve droite. Ces déchets ou pseudo-fèces sont ainsi rejetés. Leur expulsion se traduit sur les myogrammes par des cassures (2, fig. A, pl. 8) plus ou moins fréquentes; l'abaissement de la valve droite n'atteint généralement pas le niveau de la phase II; si cela se produisait, l'amplitude de battlement consécutive au battement serait plus faible.

L'existence de cassures correspondant à l'émission de pseudo-fèces sur les myogrammes indique donc qu'il y a tri des particulures en suspension, avec rejet des éléments indésirables, et par suite filtration.

Des contractions mineures peuvent intervenir (5, fig. B, pl. 8). GALTSOFF (1964) pensait qu'elles pouvaient correspondre à de légères perturbations des sujets en observation, le sol de son laboratoire n'étant pas à l'abri des vibrations, ou à un réajustement du battlement en fonction de l'importance du courant transporté. Nous avons très fréquemment observé ces

contractions mineures, tant en claire que sur un parc et pouvons affirmer que la seconde hypothèse est la bonne.

Les perturbations mécaniques, au contraire, s'accompagnent de figures caractéristiques (1, fig. A, pl. 8). L'abaissement de la valve operculaire est rapide; il intéresse la phase II et même parfois la phase I. La réouverture est lente, elle peut s'établir à un degré moindre pendant un certain temps, traduisant une diminution de l'importance du courant transporté (COLLIER et ses Collaborateurs, 1953).

GALTSOFF (1964) reconnaît une activité de type C, qui précède ou suit une modification d'amplitude du baillement et la fermeture des valves. Ceci correspond à la description du passage aux phases I et II par COLLIER : l'ouverture de la cavité palléale s'effectuant selon la loi du tout ou rien, la fermeture ayant au contraire lieu par paliers ("staircase" ou "escalier", de GALTSOFF -1946 et 1964). Cet auteur, chez *M. virginica*, et DAVID (1970) chez *M. angulata*, pensaient -à partir d'observations de laboratoire- que le phénomène correspondait à une réaction de l'huître à la présence de substances irritantes (chlore, vitamines, acide ...). Il s'agit, en fait, d'une réaction normale que nous avons fréquemment rencontrée dans le milieu naturel. L'escalier inversé (2, fig. B, Pl. 8) qui figure parfois en phase III et accompagne souvent une légère modification du tonus du muscle adducteur, correspond à un léger réajustement de l'écartement des valves et du taux de pompage.

Enfin, nous avons fréquemment noté que les *Crassostrea* en observation sur parc ou en claire atteignaient fréquemment le "steady state" ou "état de quiétude" de GALTSOFF (1964). Sous des conditions de milieu particulièrement favorables, l'huître se nourrit abondamment; la filtration est intense. L'amplitude de baillement est importante; elle se maintient à un niveau constant en phase III pendant plusieurs heures ou même plusieurs jours; les myogrammes ne permettent de constater que l'émission de pseudo-fèces et des contractions mineures (réajustement du baillement et du courant transporté). En se basant sur l'abondance des rubans de matière fécale, GALTSOFF conclut que l'huître se nourrit sans interruption (Fig. B, pl. 8).

Si la turbidité est importante, les expulsions de pseudo-fèces perturbent la filtration. Ce dernier cas a été fréquemment observé dans les claires de Meyran (fig. C, pl. 8) dont les eaux se caractérisaient parfois par un charge importante; ainsi, le passage d'une activité valvaire normale (type A, de GALTSOFF) à une activité anormale (type B, de GALTSOFF) peut se produire progressivement lorsque l'un des facteurs de milieu devient défavorable. L'auteur signale une élévation brutale de température; en fait nous avons souvent constaté en claire que le type B apparaissait lorsque température élevée et turbidité de l'eau de mer allaient de pair; le premier facteur augmente l'intensité de la filtration, le second la masse des pseudo-fèces éliminées.

C/ Conclusions : les indications de l'activité valvaire sur le comportement des huîtres.

En dehors de l'aspect même des myogrammes et des renseignements que fournissent amplitude de baillement et fréquence, des battements, des informations intéressantes sont obtenues par étude de la durée journalière d'activité valvaire. L'examen du nombre d'ouvertures ou de fermetures de la cavité palléale se produisent pendant une période donnée ne traduit pas de façon précise l'activité ou l'inactivité des huîtres; par contre, on peut utiliser le pourcentage des durées d'ouverture par période de 24 heures comme indice de comportement, à condition que les myogrammes n'indiquent pas de conditions pathologiques (GALTSOFF, 1964).

Dans le cadre de travaux expérimentaux sur l'influence des différents facteurs de milieu, nous avons pensé que l'étude de la période qui s'écoule entre l'immersion des lamellibranches et leur ouverture (période de latence) présente un intérêt certain. En effet, à l'issue d'un assec de 24 heures, les huîtres doivent manifester une activité valvaire normale dès leur réimmersion (GALTSOFF, 1964); la durée de la période de latence traduit l'adaptation des mollusques au milieu.

La plupart des auteurs ont constaté qu'à l'intérieur d'une même espèce tous les sujets, soumis à des conditions expérimentales rigoureusement identiques, ne répondaient pas de la même façon à tel ou tel stimulus externe; il existe des "différences individuelles" qui peuvent traduire l'intervention de facteurs internes (ou un état pathologique). C'est la raison pour laquelle nos observations ont porté simultanément sur plusieurs huîtres; améliorant peu à peu notre dispositif, nous avons pu porter à quatre le nombre de lamellibranches en observations par ostréographe.

Certes, les principales fonctions de l'huître (nutrition, respiration, élimination des déchets, expulsion des produits sexuels) ne peuvent s'exercer que lorsque les valves sont baïllantes; cependant, l'ouverture de la cavité palléale ne signifie pas forcément que l'une ou l'autre de ces fonctions s'exerce; l'eau de mer peut être déviée par les bords tentaculés du manteau, ou ne pas être admise dans la cavité palléale par arrêt de l'activité ciliaire des branchies.

Cependant, dans la plupart des observations de laboratoire, l'ouverture de la cavité palléale coïncide avec le maintien d'un courant branchial; dans ces conditions, l'ostréographie constitue un mode d'auscultation intéressant. Elle permet de vérifier des résultats expérimentaux chez les huîtres par des observations in situ, grâce à l'utilisation que nous en avons faite.

2 Applications de l'étude de l'activité valvaire à la recherche des limites de tolérance aux basses salinités.

Sur parc, dans les zones d'estuaire, ou lors des travaux ostréicoles, les huîtres sont soumises à des variations de salinité parfois importantes. Les fortes pluviosités d'hiver ou de printemps favorisent le "douçain" qui sévit sur les parcs de la zone continentale du bassin et dans certains bassins dégorgeoirs.

Quel est alors le comportement des C.gigas et des G.angulata, et quelles sont les limites inférieures de salinité auxquelles elles peuvent être soumises sans dommage? Les travaux de HOPKINS (1936) permettent de répondre en ce qui concerne l'huître japonaise, mais aucune étude expérimentale n'intéresse l'huître portugaise. L'enregistrement de l'activité valvaire nous a permis de rechercher d'une part la salinité minimum à laquelle les huîtres ont un comportement normal, sans période d'adaptation; et, d'autre part, la limite inférieure en deçà de laquelle les mollusques sont irrémédiablement condamnés.

Les observations montrent que les résultats sont différents en période de pleine maturité des huîtres; nous avons donc mené nos expériences dans un premier temps en période de repos sexuel (automne, hiver et début de printemps), puis en période de maturité sexuelle (été).

..../

A/ Matériel et Méthodes

Nous avons choisi des huîtres de trois à quatre ans, d'un poids vi variant de 68 à 92 gr. Avant d'être utilisées, elles subissaient un "assec" de 24 h.; sous des conditions de milieu favorables, elles doivent présenter une activité valvaire normale et s'alimenter dès les premières minutes d'immersion (GALTSOFF, 1964).

Pour les expériences qui cherchaient à mettre en évidence la salinité minimum permettant un comportement normal sans adaptation, il suffisait de maintenir les sujets dans l'eau, à la salinité choisie, pendant une durée de 24 heures.

A chacune des valeurs testées, nous avons utilisé dix mollusques, immergés dans un volume d'eau important (150 l.), dont le renouvellement après chaque utilisation de 24 heures permettait d'éliminer les causes d'erreur dues à l'accumulation des déchets du métabolisme. Les salinités étaient ajustées à la valeur désirée par adjonction d'eau de source à de l'eau du Bassin d'Arcachon.

La recherche de la salinité minimum à laquelle la survie des lamellibranches est possible a été effectuée en utilisant des bacs de 60 l.; l'eau de mer était changée tous les trois jours; sa teneur en oxygène dissous était maintenue à un niveau élevé par aération journalière de 2 heures. Ces précautions nous ont permis d'obtenir des conditions expérimentales suffisamment bonnes pour que les figures de type D de GALTSOFF (caractéristiques de sujets en souffrance en milieu pollué) n'apparaissent jamais sur nos enregistrements.

La teneur en oxygène dissous dans nos bacs a toujours été comprise entre 8,5 mg/l et 11,7 mg/l, c'est-à-dire nettement au-dessus du "point critique" pour lequel le comportement des huîtres est modifié : 3,5 mg/l chez *C. virginica* (GALTSOFF, 1964).

Dans le cadre de l'étude réalisée en période de maturité sexuelle, les huîtres ont été choisies dans une population qui présentait un pourcentage élevé d'individus au stade maximum de réplétion de la gonade (Stade III de LE DANTEC, 1968); les huîtres étaient stimulées par une suspension de produits sexuels, avant chaque changement d'eau, afin d'essayer de déclencher les fraies.

B/ Influence des basses salinités sur l'activité valvaire

Pour cette première série d'expériences, d'une durée de 24 heures chacune, menées en dehors de la période de reproduction, la température de l'eau dans les bacs a varié de 14,10°C à 19,20°C; les différences journalières ont été peu marquées (inférieures à 1,30°). Pour des écarts journaliers beaucoup plus importants (15 à 30°), GALTSOFF n'a observé aucune modification de la durée d'ouverture des valves chez *C. virginica*; de la même façon, tant chez *C. angulata* que chez *C. gigas*, pour des températures voisines de 15°, les variations -comprises entre cette valeur et 20°- sont très fréquentes en claire; elles ne modifient pas les durées d'ouverture journalière. Le facteur température n'a donc aucune influence sur la valeur de nos observations.

Nous avons utilisé le pourcentage de temps d'ouverture par 24 h.

comme index de comportement, les mouvements valvaires ne traduisant pas des réactions pathologiques (GALTSOFF, 1964).

Nous avons d'abord vérifié l'activité de 10 *C. angulata* aux salinités de 27-28 p.mille, voisines de celles du parc d'origine des lamelli-branches. Le temps moyen d'ouverture de la cavité palléale par jour est supérieur à 93%; nous notons un maximum, atteint deux fois, de 23 h.55, et un minimum de 22 h.55; ces valeurs sont très proches de celles de LOCSANOFF (1952); pour des températures comprises entre 17° et 28° -et sur 18 *C. virginica*- il notait un pourcentage de 94,3%.

Nous avons ensuite soumis d'autres sujets à de basses salinités et calculé le pourcentage de durée d'ouverture pour des valeurs comprises entre 5 et 20 p.mille (tableau 1, fig. 1, pl. 9).

Aux salinités inférieures ou égales à 11 p.mille -et malgré les tentatives à peine perceptibles d'ouverture- les huîtres restent fermées pendant les 24 heures d'enregistrement. Ces résultats diffèrent de ceux de LOCSANOFF (1952) : des *C. virginica* prélevées sur parc à salinité de 27 p.mille, puis immergées à des valeurs aussi basses que 7,5 p.mille, présentent une activité valvaire dans 50 % des cas, dès les premières heures; un certain nombre de sujets s'ouvre même à 5 p.mille. Par contre, nos observations se rapprochent davantage de celles de HOPKINS (1936), qui signale des limites de tolérance situées entre 10,5 et 13 p.mille chez *C. gigas*; nous verrons pourtant qu'il existe une différence entre portugaises et huîtres japonaises sur le plan de leur résistance aux basses salinités.

A la valeur de 12 p.mille, les lamelli-branches s'ouvrent à l'exception d'un individu; le pourcentage moyen d'ouverture par 24 heures est encore inférieur à 3 %. Dès la valeur de 13 p.mille il augmente brusquement et passe à 24 %. Il atteint 74 % à la salinité de 17 p.mille (fig. 1, pl. 9).

Il existe parfois des différences marquées de comportement pour des sujets placés sous les mêmes conditions d'expériences; on note ainsi un écart important entre les durées maximales et minimales d'ouverture par période de 24 heures. Par exemple, à la valeur de 13 p.mille (qui semble représenter un seuil au-delà duquel le temps moyen d'ouverture dépasse 25 %) les valeurs limites obtenues sur dix huîtres s'échelonnent entre un heure et 13 h.15.

Parallèlement à la durée totale d'ouverture pour les premières 24 heures d'immersion, les enregistrements permettent d'obtenir quelques données intéressantes sur l'adaptation des sujets exposés aux basses salinités. En effet la mesure de la période écoulée entre l'immersion et le premier mouvement valvaire d'ouverture franche (phase III) permet de définir un temps de latence significatif de la rapidité d'adaptation.

A la suite de l'assec de 24 h., et conformément aux observations de GALTSOFF chez l'huître américaine, les sujets immergés à la valeur de 27 p.mille lors de nos observations présentent une activité valvaire normale dès les premières minutes d'immersion. A la valeur de 12 p.mille, à laquelle se manifeste un début d'activité valvaire, le temps de latence varie de 1 h.35 à 19 h.45; il est encore compris entre 30 mn et 12 h.45 à la salinité de 13 p.mille; pour les valeurs supérieures, les sujets se sont ouverts dès les premières minutes d'expériences, avec une latence maximum de 17 mn à 14 et 15 p.mille.

..../

Salinité	Temps d'ouverture pour les 24 h.			Durées d'ouverture % moy.
	Temps moy.	Temps max.	Temps min.	
5	0	0	0	0
7	0	0	0	0
9	0	0	0	0
11	0	0	0	0
12	0 h 42	1 h 50	0	3
13	5 h 11	13 h 15	1 h	24
14	9 h 15	13 h	2 h 15	39,9
16	13 h 15	15 h 51	1 h 55	66
17	18 h 30	15 h 10	0 h 55	77

Tableau 1 -- Durée des périodes d'ouverture des valves chez *C. angulata* pour les premières 24 heures d'immersion à différentes salinités (valeurs établies sur 10 huîtres pour chaque salinité).

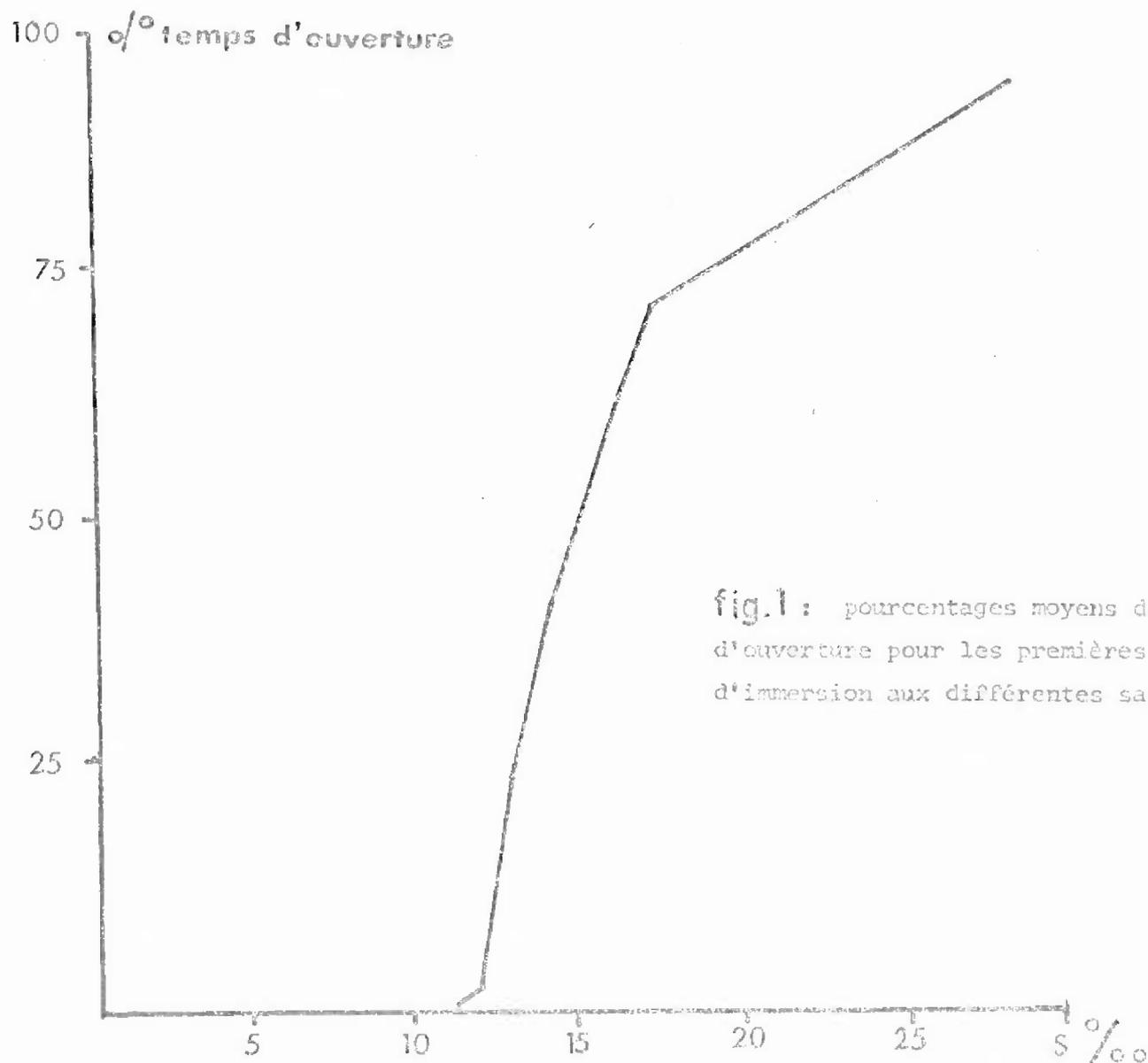


fig. 1 : pourcentages moyens des durées d'ouverture pour les premières 24 heures d'immersion aux différentes salinités.

C Possibilités et limites inférieures d'adaptation chez
Crassostrea angulata

Nous venons de voir que les huîtres C. angulata pouvaient présenter une légère activité valvaire dès les premières heures d'immersion quand elles sont brusquement transférées d'un milieu à salinité relativement élevée (27 à 28 p.mille) dans une autre salinité plus faible (15 p.mille). Nous avons ensuite recherché la valeur limite à laquelle ces huîtres peuvent s'adapter après des périodes plus ou moins longues d'occlusion des valves. Dans un premier temps les expériences ont été conduites pendant les mois d'hiver et de printemps; nous ne rapporterons que celles pour lesquelles la température de l'eau est comprise entre 10° et 15°, valeurs compatibles -nous le verrons- avec une activité valvaire normale chez l'espèce considérée.

Dans un second temps nous avons essayé de mettre en évidence l'incidence d'une maturité sexuelle avancée sur les réactions des huîtres aux basses salinités : possibilité de résistance et d'émission des produits sexuels.

Rappelons que, pour ces deux séries d'expériences, les sujets étaient placés dans des bacs de 60 l. dont l'eau de mer, aérée 2 h. par jour, était renouvelée tous les trois jours.

1 - Période de repos sexuel

Les valeurs suivantes, inférieures au seuil de 12 p.mille, ont été testées : 5 - 6 - 7 - 8 - 9 - 10 et 11 p.mille.

Les résultats obtenus par enregistrement de l'activité valvaire ont été confirmés en plaçant 10 sujets supplémentaires à chaque salinité après l'asec habituel, de façon à suivre quotidiennement les variations de la salinité de l'eau intervalvaire.

Aux valeurs 5 - 6 et 7 p.mille la durée de survie est courte; dans les trois cas la mort survient entre le quatrième et le septième jour. Une exception a été observée à la valeur de 7 p.mille (survie de 12 jours), chez un mollusque qui avait maintenu l'occlusion de sa cavité palléale pendant 5 jours. On note sur les enregistrements que de faibles tentatives d'ouverture des valves en phase I; puis, les huîtres deviennent baillantes et perdent leur pouvoir de fermeture de la cavité palléale. La salinité intervalvaire ne diminue que très lentement pendant la période d'occlusion, passant -en trois ou quatre jours- de 28 à 26,5 p.mille. Puis elle tombe rapidement pour atteindre une valeur égale à celle du bac d'expérience, 5 - 6 ou 7 p.mille.

Dès les valeurs de 8 et 9 p.mille, la survie des sujets est assurée dans tous les cas; on constate que les lamelibranches maintiennent l'isolement de leur cavité palléale pendant une période qui varie de deux à 5 jours; puis les enregistrements permettent d'observer de faibles tentatives d'ouverture (phases I et II). Le temps total d'occlusion de la cavité palléale reste important (23 h. à 2 h. pendant les 15 premiers jours d'expériences). Puis la durée des périodes d'activité valvaire journalière augmente avec rétablissement de la phase III; elle peut atteindre un maximum quotidien de 23 h. L'adaptation des huîtres est réalisée.

..../

Pour ces deux valeurs de la salinité, les expériences ont été poursuivies pendant un mois et demi sans que l'on constate de mortalité. Les huîtres ont été replacées sur leur parc d'origine, où elles ont poursuivi leur cycle biologique normal. Au cours de l'été qui a suivi leur utilisation nous en avons sacrifié une partie et noté que leur gamétogénèse se déroulait normalement. Le reste du lot expérimental était encore vivant un an après la remise sur parc.

Pour les valeurs de 10 à 11 p.mille, l'adaptation est plus rapide; l'occlusion de la cavité palléale est généralement observée pendant les premières 24 heures; en dessous des valeurs de 12 et 13 p.mille nous avons constaté, dans un cas, l'ouverture chez un sujet à la valeur de 11 p.mille; mais ce phénomène a été exceptionnel. Il faut attendre la deuxième ou la troisième journée pour assister à l'apparition d'une activité valvaire normale; dès le troisième jour, le temps d'ouverture par période de 24 h. dépasse 50 %. L'adaptation à cette salinité est donc rapidement réalisé.

Nous avons vu que *C. gigas* et *C. angulata* présentaient des limites de tolérance comprises entre 10,5 et 13 p.mille; cependant, selon les observations de HOPKINS (1936) l'huître japonaise subit des dommages irréversibles qui rendent toute récupération difficile au-dessous de 10,5 p.mille; au contraire, l'huître portugaise, après une période d'adaptation d'une durée de deux à cinq jours, peut survivre à des valeurs aussi basses que 8 et 9 p.mille et récupérer toute sa vitalité quand elle est replacée sous des conditions normales de milieu.

2 - Période de reproduction

L'adaptation chez *C. angulata* se fait dans 100 % des cas dès la valeur 8 p.mille, pour les sujets au repos sexuel; il n'en est pas de même pour les huîtres à un stade de maturité avancée.

Pour cette série d'expériences, dont la durée pour chacune d'elles a été portée à 1 mois et demi, les lamellibranches ont été choisis dans une population qui présentait un pourcentage élevé d'individus à gonades hypertrophiées, traduisant un état de maturité avancée, avant l'émission des produits sexuels (stade III); les températures de l'eau des bacs étaient comprises entre 19,5° et 23°, c'est-à-dire entre des valeurs tout à fait compatibles avec un bon déroulement du frai.

Pour les salinités de 11 et 12 p.mille, la survie a encore été de 100%; les sujets sacrifiés, au bout d'un mois et demi, étaient dans 80 % des cas au stade III. L'adaptation a été rapide puisque l'occlusion de la cavité palléale ne s'est pas maintenue au-delà des premières 24 h. Dès le 5ème jour le pourcentage d'activité valvaire quotidien atteignait 90 %. Nous avons pu obtenir la ponte en stimulant une huître femelle par une suspension de gamètes mâles. Le frai s'est manifesté normalement et a duré 70 mn, aboutissant à un vidage total de la gonade. Il a présenté toutes les caractéristiques que nous avons pu reconnaître sur les myogrammes lors des pontes provoquées ou naturelles. En aucun cas pontes ou éjaculations n'ont été suivies de mortalités.

A la salinité de 10 p.mille par contre, les premières mortalités se sont manifestées. Elles ont affecté les sujets mârs des deux sexes, et sont intervenues au cours de la première semaine; nous avons noté des durées d'ouverture journalières importantes dès les premières 48 heures. 20 % seulement des lamelibranches ont pu réaliser leur adaptation; le pourcentage quotidien des périodes d'activité valvaire n'a atteint 25 % que le quatrième ou le cinquième jour. La survie a cependant été observée chez les sujets qui, tout au long des observations, n'ont manifesté ni réaction de ponte ni réaction d'éjaculation. Lorsqu'ils ont été sacrifiés, au bout d'un mois et demi, ils avaient déjà frayé dans le milieu naturel.

Tous les sujets que nous avons soumis à la salinité de 9 p.mille étaient mârs.

Dans 30 % des cas les émissions ont pu être provoquées sans être suivies de mortalité.

Dans 10 % des cas, la mort est intervenue après le frai : par exemple, ponte le 26^{ème} jour, et mort le trentième.

Dans 60 % des cas, la mortalité intervient entre le sixième et le dixième jour. Une seule ponte a été enregistrée; elle se caractérisait par des battements très lents en comparaison de ceux qui sont observés sous les conditions normales de milieu.

A la valeur de 8 p.mille, les expériences ont été poursuivies pendant deux mois; 20 % des sujets seulement ont survécu; ils avaient frayé antérieurement.

80 % des huîtres des deux sexes (stade 3H) sont mortes entre le troisième et le neuvième jour.

Dans le milieu naturel, en période de "douçain", les mortalités sont favorisées par les températures élevées. Dans nos expériences, la sensibilité des sujets tient davantage à l'état de réplétion de la gonade qu'à une influence de la température. Nous avons constaté que les mollusques dont la gonade était hypertrophiée par l'abondance des produits sexuels mârs étaient plus sensibles que ceux qui avaient déjà frayé avant leur utilisation en expérience; pour ces derniers, la survie est du même ordre que celle d'huîtres soumises aux mêmes conditions d'expériences en dehors de la période de reproduction; il est vraisemblable que les différences de température ne peuvent expliquer les différences de comportement.

Lorsqu'elle atteint son volume maximum, la gonade double pratiquement le volume de la masse viscérale; ce seul fait peut expliquer les difficultés qu'ont les mollusques à réaliser leur équilibre osmotique avec le milieu ambiant, quand la salinité s'abaisse rapidement.

D/ Conclusions

Des huîtres portugaises Crassostrea angulata, habituées sur leur

parc d'origine à des salinités de l'ordre de 27 à 28 p.mille, peuvent dans de larges limites, subir un abaissement marqué de ce facteur de milieu.

Selon l'importance de cet abaissement et sous des conditions moyennes de température nous avons pu distinguer trois valeurs limites essentielles.

Jusqu'à la salinité de 12 p.mille, l'adaptation est très rapide; elle se réalise généralement en 24 h., et dès les valeurs de 13 à 15 p.mille, le lamellibranche récupère en grande partie une activité valvaire normale dès la première journée d'immersion.

Entre 11 et 8 p.mille, les possibilités d'adaptation existent encore; le phénomène est plus lent mais la récupération de l'activité valvaire est réalisée; remise dans le milieu naturel, les huîtres ne sont pas affectées et poursuivent leur cycle biologique normal. Rappelons que les G.gigas sont plus sensibles au "douçain" puisqu'en-dessous de 10,5 p.mille de salinité elles subissent des dommages irréversibles qui rendent impossible une réadaptation ultérieure à des salinités plus élevées (HOPKINS, 1934).

La valeur de 7 p.mille représente la limite inférieure; pour cette salinité et au-dessous, les huîtres sont condamnées si l'abaissement est sans transition.

Enfin, en dehors de toute action directe de la température, un état de maturité avancée se traduit par une diminution des possibilités d'adaptation de l'huître portugaise. Dès la valeur de 10 p.mille et jusqu'à celle de 8 p.mille - où l'émission des produits sexuels a pu être enregistrée - les mortalités se manifestent. Ceci semble lié à l'état de réplétion maximum de la gonade. Ce phénomène indique bien que, lors d'un état de maturité sexuelle avancé, les Crasostrea angulata sont particulièrement exposés, en cas de rupture de l'état d'équilibre des facteurs de milieu (fortes pluviocités du mois de juin dans le secteur continental de la Baie).

Les résultats exposés ont été obtenus à partir d'une population provenant d'un parc d'élevage du Bassin d'Arcachon où règnent des conditions moyennes de milieu pendant toute l'année. (ARANS). Les limites de tolérance que nous avons pu préciser seraient vraisemblablement modifiées en fonction d'une origine différente des huîtres : parcs soumis à des influences plus océaniques ou au contraire plus continentales.

3 Comparaison de la biologie de C. angulata et de G. gigas durant l'hiver. Influence des basses températures sur le comportement des huîtres.

L'introduction d'une nouvelle espèce d'huître donne souvent lieu à des débats passionnés parmi les ostréiculteurs. Un exemple est donné par Ch. MARTIN, parqueur du Bassin d'Arcachon, dans son ouvrage "Agriculteur de la mer"; il rapporte les mesures restrictives qu'avait entraîné l'introduction de l'huître portugaise Crasostrea angulata, sur le littoral français, et en particulier dans notre Baie, au début du XIX^{ème} siècle. Un des arguments avancés pour expliquer les réticences était celui de la "concurrence vitale" entre C. angulata et O. edulis; cette dernière espèce était alors seule exploitée dans le bassin. Il fallut attendre l'épidémie de 1920 qui anéantit presque totalement l'huître plate, pour que la portugaise soient définitivement admise.

Un phénomène identique s'est produit de nos jours avec l'introduction de Crassostrea gigas. Nous avons, peu à peu, assisté au remplacement de l'huître portugaise par l'huître japonaise; le phénomène est devenu irréversible à la suite des mortalités massives de 1972 au cours desquelles la presque totalité du cheptel ostréicole a été détruit.

L'exploitation de toute espèce animale requiert une connaissance aussi précise que possible de ses exigences écologiques et de ses caractéristiques biologiques. C'est la raison qui nous a amenés à essayer de mettre en évidence les différences qui peuvent exister entre les deux espèces. Il faut préciser que nos expériences ont été conduites dès les premières introductions de la C. gigas dans nos eaux, avant que ne se manifestent les premières mortalités chez l'huître portugaise, la vitalité de cette dernière ayant été ultérieurement altérée dès la fin de l'année 1971.

L'huître japonaise se caractérise par une vitesse de croissance nettement supérieure; nous avons voulu la vérifier par des élevages expérimentaux de C. aggulata et de C. gigas réalisés sur un même parc, à Arams, c'est-à-dire sous des conditions de milieu rigoureusement identiques; une première explication du phénomène réside dans des taux de filtration différents.

Par ailleurs, nous avons pu constater que les huîtres japonaises, au cours du mois de février 1970, étaient encore "en pousse", contrairement aux portugaises; il devait donc exister des différences d'action des basses températures sur le comportement des mollusques des deux espèces; l'activité valvaire indique si les lamelibranches s'alimentent ou non; elle nous a permis d'aborder le problème.

A/ Observations préliminaires

1 - Taux de croissance

Les premiers essais d'élevage de l'huître japonaise dans notre baie datent de 1968; au mois de mars, la plupart des ostréiculteurs avaient acquis, dans un but expérimental, quelques kilogrammes de coquilles collectrices. On comptait en moyenne de 10 à 20 naissains captés dans les eaux japonaises au cours de l'été 1968 sur chaque valve collectrice; la taille des jeunes lamelibranches variait de 1 à 1,5 cm. Les parqueurs ont comparé la vitesse de croissance de ces jeunes lamelibranches à celle du naissain récolté sur les tuiles dans le Bassin d'Arcachon au cours de ce même été 1968. Pour chacune des deux espèces, de 1 à 1,5 kg de naissain était placé en poche ostréophile au printemps 1969. Les résultats obtenus à l'issue de la première année de croissance ont été plus ou moins spectaculaires. Nous donnerons deux exemples que nous avons contrôlés.

- le premier concerne des sujets des deux espèces que nous avons placés en élevage à Arams au printemps 1969. Un an plus tard, en Février 1970, les portugaises pesaient en moyenne 7,6 kg le mille et les japonaises 17,6 kg (soit environ deux fois plus au même âge). Ces jeunes individus de moins de deux ans ont été utilisés pour nos expériences sur la filtration. Les figures A et B (pl. 10) donnent la répartition pondérale des lamelibranches.

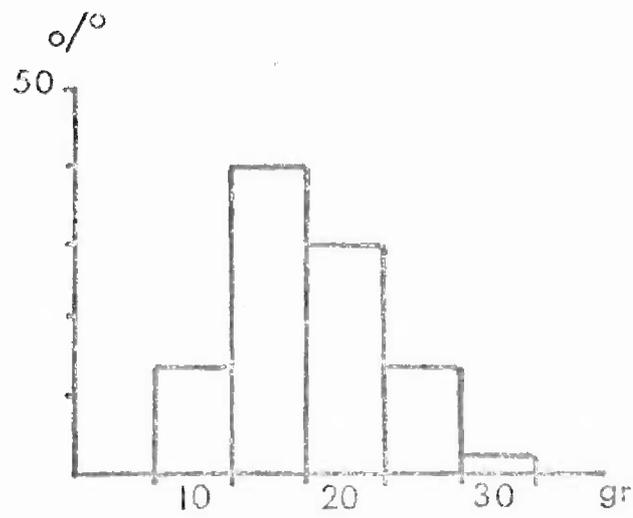
- le second concerne des sujets mis en élevage à la même époque que les précédents, mais élevés jusqu'à la taille marchande. La meilleure croissance pondérale avait été effectuée par les huîtres portugaises au début de l'automne 1968 (11,7 kg le mille, contre 6,2 kg le mille). En 1970, après les

A - Répartition pondérale de la population de Crassostrea gigas, lors de son prélèvement sur parc, le 13 février 1970 :

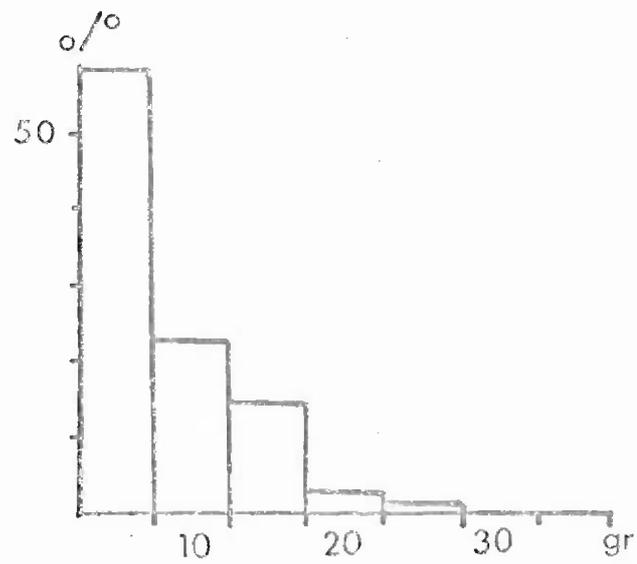
B - Répartition pondérale de la population de C. angulata lors de son prélèvement sur parc, le 13 février 1970. Les huîtres provenaient de la saison de reproduction de 1968:

C - Répartition pondérale des sujets des deux espèces qui ont été utilisées pour l'étude comparée des pouvoirs de filtration.
Trait plein : C. gigas
Tirets : C. angulata

A



B



C

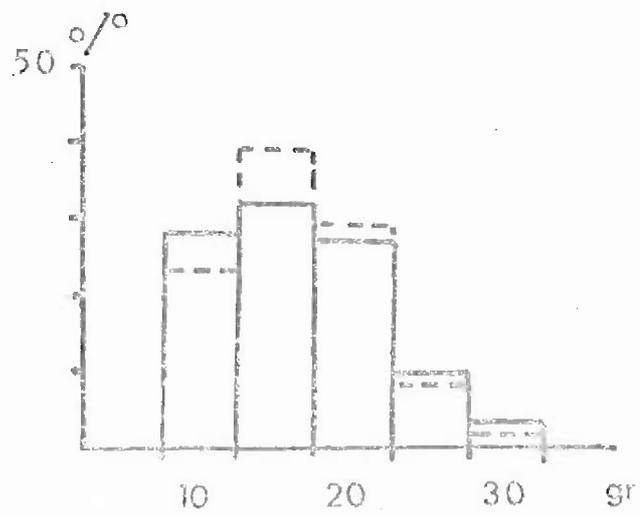


Tableau 1 : Comparaison des résultats obtenus par élevage d'huîtres portugaises et d'huîtres japonaises, captées en été 1968. Ces résultats ont été obtenus au printemps 1971. Correspondances adoptées pour la classification commerciale : 7bis (25 g); 7 (30 g); 6 (35 g); 5 (40 g); 4 (50 g); 3 (60 g); 2 (80 g); 1 (100 g).

Espèces	Poids moyen %	Poids chair sèche %	Poids coquille %	Classification commerciale (5 huîtres)							
				7 81s	7	6	5	4	3	2	1
<i>C. angulata</i>	33,17 kg	0,583 kg	22,3 kg	15	14	13	16	9	5	1	0
<i>C. gigas</i>	65 kg	1,438 kg	44,5 kg	2	3	6	13	14	31	20	2

Tableau 2 : Comparaison de la filtration en fonction du poids des huîtres. Celles-ci ont été réparties en classes de 5 en 5 grammes.

		10 à 15 g	15 à 20 g	20 à 25 g	25 à 30 g	30 à 35 g
<i>C. angulata</i>	Nbre de sujets	49	81	51	16	3
	% moy. de F.N déplacé en 6 h.	49	65	69	74	89
<i>C. gigas</i>	Nbre de sujets	58	65	54	21	7
	% moyen de F.N déplacé en 6 h	73	77	80	79	85

Tableau 3 : Comparaison des poids moyens, des poids secs moyens de la chair et des décolorations totales obtenues après 6 heures d'expériences, pour les 2 espèces.

Espèces	Nombre d'huîtres	Poids moyen de 5 huîtres	Poids sec moyen de la chair	% moyen de F.N déplacé en 6 h.
<i>C. angulata</i>	210	20,01 g	0,34 g	64,1
<i>C. gigas</i>	216	18,03 g	0,44 g	75,6

Tableau 1 : Comparaison de la filtration en fonction du poids sec de la chair
Les huîtres ont été réparties de 0,1 en 0,1 g.

Espèces	Classes de poids sec	0,1 à	0,2 à	0,3 à	0,4 à	0,5 à	0,6 à	0,7 à	0,8 à
		0,2 g	0,3 g	0,4 g	0,5 g	0,6 g	0,7 g	0,8 g	0,9 g
I	Nb d'h.*	33	62	42	26	23	4	3	1
	% R.N. déplacé en 6 h.	56	56	67	77	77	88	77	93
II	Nb d'h.*	9	36	58	41	21	28	11	6
	% R.N. déplacé en 6 h.	50	67	73	80	81	84	84	88

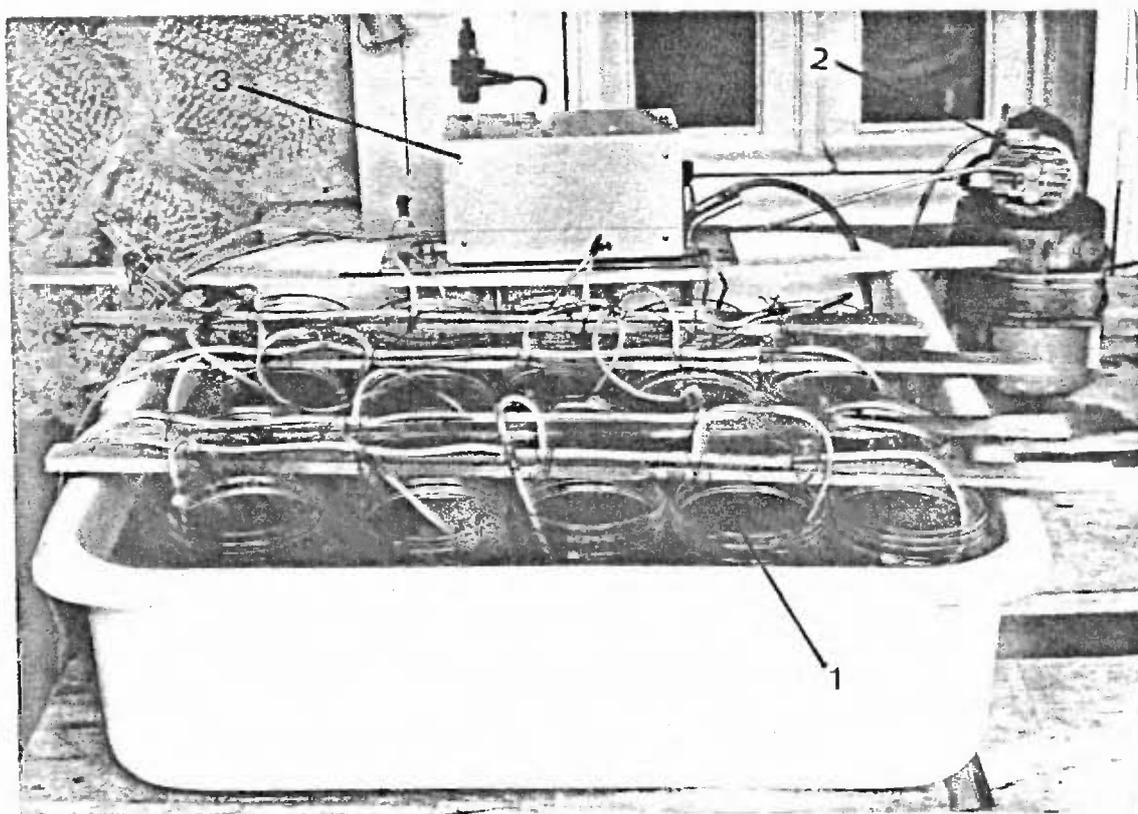
I : Crassostrea angulata

II : Crassostrea gigas

* : Huîtres

La partie "encadrée" du tableau inclut les valeurs obtenues pour 153 C.angulata (79 % de la population étudiée) et 156 C.gigas (77 % de la population). Pour chacune des classes ainsi signalées le nombre d'huîtres est suffisamment important pour que les comparaisons de la filtration soient valables; Or, dans tous les cas, les pourcentages de rouge neutre déplacé par les C.gigas sont plus élevés.

Photographie 1 : Dispositif utilisé pour l'étude de la filtration par la méthode indirecte au rouge neutre. 1) récipient de 1 l. contenant l'huître immergée dans la solution de rouge neutre; 2) compresseur assurant l'aération de la solution en eau de mer; 3) résistance électrique thermostatée qui maintient le bain-marie à la température de 20°C pour l'immersion des récipients où sont



pousses d'hiver et de printemps, les C.gigas avec plus de 15 % d'individus dépassant 25 g, atteignaient 18 kg le mille à l'approche de l'été; il fallait attendre la fin septembre pour que les C.angulata rejoignent cette valeur.

Enfin, à l'issue de la deuxième année d'élevage, au printemps 1971, les premières pesaient 65 kg le mille, et les secondes 33 kg le mille seulement. Plus de 60 % des japonaises avaient un poids supérieur à 60 gr tandis que plus de 50 % des portugaises avaient un poids inférieur à 35 g (Tableau 1, pl. 11).

Nous avons pu constater sur parc que seules les C.gigas avaient continué leur croissance pendant les mois d'hiver.

2- Pouvoirs de filtration

Notre étude sur la filtration chez C.angulata et C.gigas a été menée de février à mai 1970 sur 216 huîtres de la première espèce et 215 de la seconde, prélevées sur parc à Arams. Afin de rendre les résultats comparables, partant de la répartition pondérale des huîtres japonaises, nous avons choisi les huîtres portugaises de façon à obtenir une répartition équivalente des sujets des deux espèces (fig. C, pl. 10).

Nous avons utilisé la méthode indirecte de COLE et HEPPEL (1954). Des lamellibranches immergés dans une solution de rouge neutre en eau de mer, déplacent le colorant vital au cours de leur filtration. Le taux de décoloration de la solution est proportionnel à l'importance de la filtration. Les sujets avaient subi un assec de 24 heures avant leur utilisation.

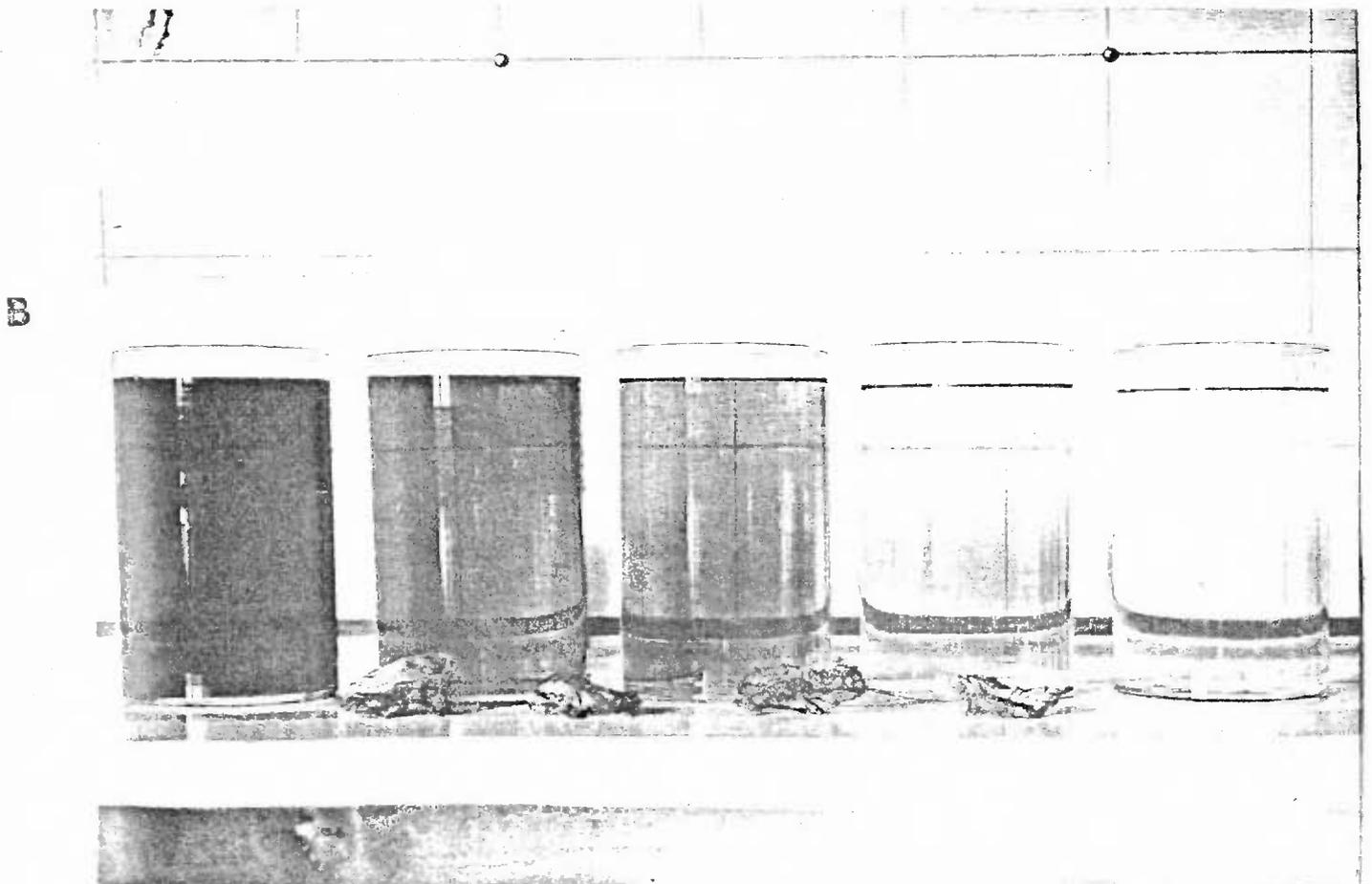
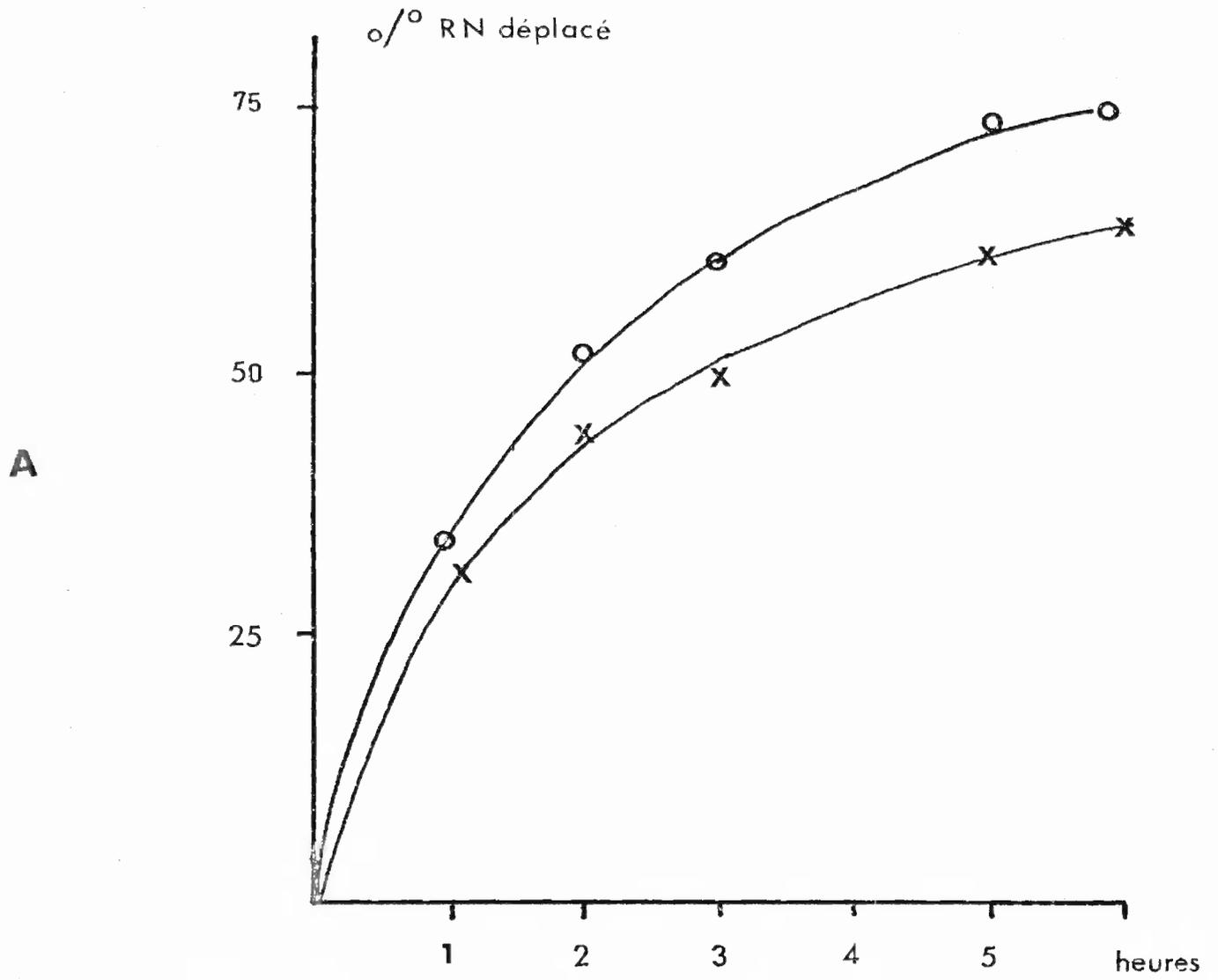
Chaque huître était placée individuellement dans un litre d'eau de mer contenant 10 mg de rouge neutre par litre (phot. 1, pl. 2). La salinité de l'eau de mer a varié au cours de nos expériences, de 25 à 27 p.mille; la température a été maintenue constante à 20°C (plus ou moins 1°). Les lectures de la décoloration étaient effectuées au spectro-photomètre, toutes les heures, pendant la durée totale des six heures de chaque expérience (phot. 3, pl. 13).

Nous avons calculé la décoloration horaire moyenne pour l'ensemble des individus des deux espèces (fig. A, pl. 13). Dès la première heure, nous constatons une légère différence en faveur des huîtres du Japon (33,4 % de rouge neutre déplacé, contre 30,9 %). La différence s'accroît au cours du temps. En fin d'expérience les Crassostrea gigas ont décoloré 75,6 % de la solution et les Crassostrea angulata seulement 64,1 %. Ceci met bien en évidence le pouvoir de filtration nettement plus important des huîtres japonaises.

Le phénomène ne peut s'expliquer par des différences de poids des individus utilisés en expériences : il était légèrement supérieur chez les C.angulata (20 g), contre 18 g chez les C.gigas. Les différents sujets des deux espèces ont été répartis en classes de 5 g, de façon à pouvoir comparer les différents taux de décoloration (tabl. 2, pl. 11); quelle que soit la classe pondérale considérée, le pouvoir de filtration est plus élevé chez les huîtres du Japon; l'exception notée pour la seule classe de 30 à 35 g s'explique par le faible nombre de sujets qu'elle renferme.

A - Vitesses de décoloration de la solution de rouge neutre en eau de mer, par les huîtres des deux espèces. Cercles = Crassostrea gigas; Croix = C. angulata.

B - Différents stades de décoloration de la solution : 1/ temps (0 h); 2/ décoloration après 2 h. d'immersion d'une huître; 3/ décoloration au bout de 3 h.; 4/ décoloration au bout de 5 h.; 5/ décoloration en fin d'expérience, après 6 heures. Ces résultats ont été obtenus avec une Crassostrea gigas.



On sait que les huîtres à croissance rapide présentent généralement une calcification de leur coquille plus réduite que les sujets à croissance lente. Ceci nous a amenés à comparer les pouvoirs de filtration en fonction du poids sec de la chair des mollusques, après passage à l'étuve, jusqu'à poids constant. La moyenne des poids secs est plus importante chez les C. gigas (0,44 g par sujet, contre 0,34 g). Cette différence expliquerait-elle les taux de filtration ? Afin de répondre à cette question nous avons réparti les mollusques de chaque espèce en fonction des poids secs de la chair, par classes de 0,1 g, et comparé les décolorations moyennes correspondant à chaque classe (Tableau 1, Pl. 12). A poids sec de la chair égal, les C. gigas présentent un pouvoir de filtration plus important dans 79 % des cas. Une fonction de filtration plus importante chez les C. gigas ne peut donc s'expliquer par des différences pondérales entre les sujets des deux espèces que nous avons utilisées pour nos observations.

Placées sous des conditions d'élevage rigoureusement identiques, les Crassostrea gigas présentent une croissance nettement plus rapide que les C. angulata. Une explication de ce phénomène réside dans un pouvoir de filtration nettement supérieur présenté par l'huître japonaise.

La possibilité de croissance observée sur parc pendant les mois d'hiver par cette dernière, alors que la "pousse" est arrêtée chez l'huître portugaise, montre que les différences de comportement sur le plan purement physiologique s'accompagnent d'exigences écologiques moins marquées vis-à-vis des températures, chez C. gigas. Les études de comportement des mollusques par enregistrement de leur activité valvaire permet d'aborder ce problème.

B/ Influence des basses températures sur l'activité valvaire

L'espèce nouvellement introduite semble donc présenter des exigences écologiques moins grandes, en particulier sur le plan des températures. Nous avons essayé de mettre ce phénomène en évidence par une étude comparée des comportements de sujets témoins sous des conditions de milieu identiques, en hiver.

1 - Conditions expérimentales

Nos observations ont été effectuées en bassin dégorgeoir (Fig. A, Pl. 2); nous en avons précédemment donné les principales caractéristiques; rappelons simplement que le "réservoir" que nous avons utilisé présente des conditions de milieu tout à fait compatibles avec les exigences écologiques des huîtres creuses. De plus, sa tranche d'eau, supérieure à 1 m, évite aux mollusques les variations thermiques qu'ils subissent sur parc; les amplitudes journalières de température sont généralement peu importantes, sauf lors de la mise à sec : ceci permet, dans le cadre de nos observations, de dégager l'influence d'une température donnée sur l'activité valvaire des lamellibranches en expériences.

Le comportement des huîtres a été suivi de la mi-novembre 1970 au début de mai 1971, par utilisation du montage que nous avons précédemment décrit (photogr. 1 et 2, Pl. 6); les mollusques étaient immergés sous plus d'un mètre d'eau, la plateforme inférieure de l'appareil était suspendue à 20 cm du fond du réservoir.

Pendant la durée de nos observations les principaux facteurs de milieu ont été suivis.

Salinité

L'alimentation de ce bassin en eau de la Baie n'est assuré que lorsque ce facteur de milieu est favorable. La salinité a toujours eu des valeurs compatibles avec un bon comportement des huîtres du genre Crassostrea. Jusqu'au 12 décembre elle a varié entre 33,5 et 27,3 p.mille; elle est restée supérieure à 24 p.mille jusqu'au 5 février; puis elle a progressivement diminué jusqu'à la valeur de 21,6 p.mille (atteinte le 8 mars). Une chute exceptionnelle à 17,8 p.mille s'est produite le 25 février, mais nous n'avons noté aucune modification de l'activité valvaire chez les mollusques pendant cette brève période; la salinité était en effet nettement supérieure aux seuils de 10 à 13 p.mille que nous avons pu définir dans le chapitre précédent.

Enfin, du 8 mars au début mai la salinité a remonté progressivement; au gré des alimentations, pour atteindre la valeur de 25 p.mille.

Oxygène dissous

Les prélèvements ont été effectués à la profondeur où se trouvaient les huîtres; les dosages ont été effectués par la méthode de Winkler.

Les valeurs les plus basses rencontrées à la fin du mois de novembre (5,44 mg/l) correspondaient à une surcharge du bassin de stockage avec des températures exceptionnelles pour la saison. Entre le 18 décembre et la fin mars les valeurs notées étaient toujours supérieures à 8 mg/l; nous avons cependant enregistré exceptionnellement 6,88 mg le 8 avril; puis, jusqu'à la fin de nos observations, les teneurs en oxygène dissous étaient à nouveau voisines de 8 mg/l.

En aucun cas nous n'avons enregistré sur nos appareils de réactions pathologiques semblables à celles que nous étudierons ultérieurement chez les huîtres placées expérimentalement sous des conditions d'hypoxie par confinement.

Turbidité

La teneur en suspension (particules de diamètre supérieur à 1,5 microns) se situait au voisinage de 13 mg/l, avec des valeurs voisines de 20 mg/l et un maximum de 29,6 mg/l lors des alimentations du réservoir. Là encore, la charge de l'eau de mer du bassin dégorgeoir était nettement inférieure à celle que nous avons pu mesurer en claire et qui se traduisait par une perturbation plus ou moins marquée de l'activité valvaire des huîtres.

La température

Elle a été enregistrée à l'aide d'un boîtier thermographe immergé à proximité des huîtres. Les amplitudes journalières ont été faibles (inférieures à 2°C). Pendant la durée de nos observations, elles se sont échelonnées entre 0° et 17°C.

2 - Résultats

Nous avons utilisé des Crassostrea gigas de 70 g environ et des C. angulata de poids plus faible (50 g); toutes étaient âgées de deux ans. Selon les observations sur la croissance des huîtres dont nous disposons,

il s'agit pour la première espèce d'individus d'une taille moyenne, et pour la seconde d'individus d'une taille nettement supérieure à la moyenne; donc, dans ce dernier cas, d'huîtres d'une bonne vitalité.

Sous les conditions expérimentales précédemment définies, nous avons noté que seule la température jouait un rôle modulateur sur le comportement des lamellibranches en observation. Afin de mettre en évidence les différences de comportement des deux espèces, nous avons porté sur les diagrammes des planches 14, 15 et 16 les nombres quotidiens d'heures d'ouverture des valves pour chaque espèce, pendant la durée de l'étude. Parallèlement, nous avons noté les températures moyennes. Ont été supprimées de nos diagrammes les données correspondant aux périodes d'alimentation du bassin; la durée de mise à l'assec de celui-ci variant de 3 à 6 heures.

Jusqu'au 5 décembre et après le 3 avril, la température de l'eau a été supérieure à 10°C; nous remarquons qu'à de rares exceptions près les sujets sont tous restés ouverts plus de 12 heures par jour.

Au-dessous de 10°C d'importantes variations de température ont été enregistrées, notamment deux périodes de refroidissement suivies de deux périodes de réchauffement. Les premières se sont produites du 15 décembre 1970 (10°C) au 5 janvier 1971 (0°C) et du 1er mars (6°5 C) au 9 mars (2°7 C); nous enregistrons chaque fois une diminution sensible des durées quotidiennes d'activité chez les deux espèces: il existe une grande similitude d'aspect entre les courbes de température et celles de durées d'ouverture des valves. Les secondes périodes correspondant aux réchauffements apparaissent du 5 janvier (0°C) au 12 janvier (4°5 C), et du 9 mars (2°8 C) au 14 mars (9°5 C); nous assistons dans les deux cas à une augmentation très nette des durées d'ouverture qui atteignent 24 heures par jour pour des températures aussi peu clémentes que celles du mois de janvier (4°5 C). Là encore les courbes de la température de l'eau et celle des durées journalières d'activité valvaire présentent encore une grande similitude d'aspect. Ainsi que l'avaient noté HOPKINS (1921) et GALTSOFF (1934), il existe donc une sensibilité marquée des huîtres aux variations de température plutôt qu'à la température elle-même.

L'examen des diagrammes des planches 14, 15 et 16 révèle toutefois des différences de comportement entre les deux espèces. Les diminutions de température se traduisent par des chutes d'activité journalière nettement plus sensibles chez l'espèce Crassostrea gigas; pour les deux périodes précédemment mentionnées, l'occlusion totale de la cavité palléale par période de 24 heures est fréquemment atteinte chez cette dernière. Par contre, les huîtres japonaise descendent rarement au-dessous de 6 heures de battement par jour, et les durées d'activité journalière sont généralement plus élevées.

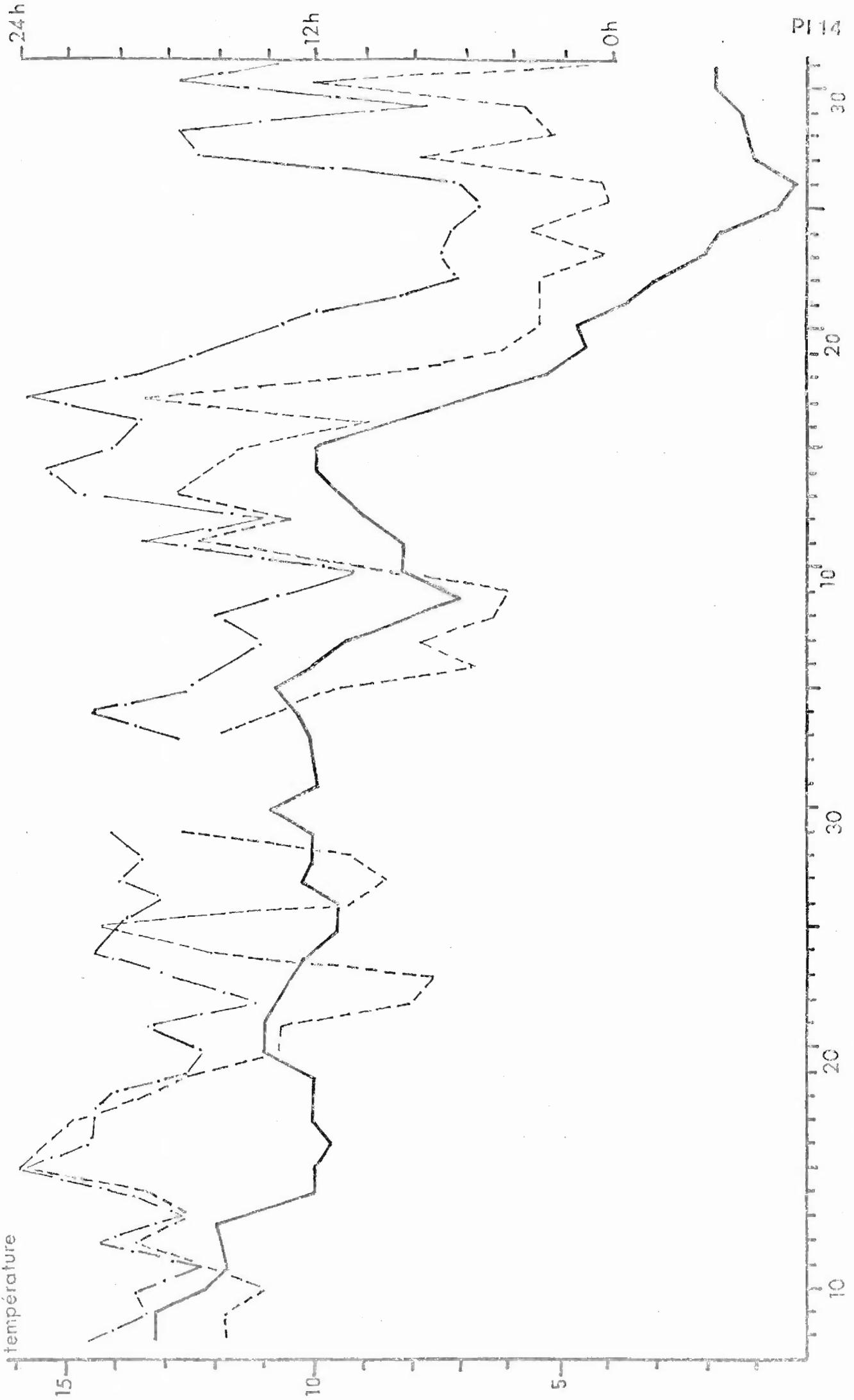
En tout état de cause, sous des conditions identiques de milieu, nous constatons déjà que les nombres quotidiens d'activité sont presque toujours supérieurs, rarement égaux et exceptionnellement inférieurs chez Crassostrea gigas. Ceci se traduit, pour l'ensemble de notre étude, par les pourcentages suivants :

..../

Températures journalières moyennes (axe vertical à gauche) et durées
d'ouvertures quotidiennes de la cavité palléale, pour les deux espèces
(axe vertical à droite)

- trait plein : températures journalières
moyennes
- points/traits : G. d'Almeida
- tirets : G. P. Talata

Période du 7 novembre au 31 décembre 1970



PI 14

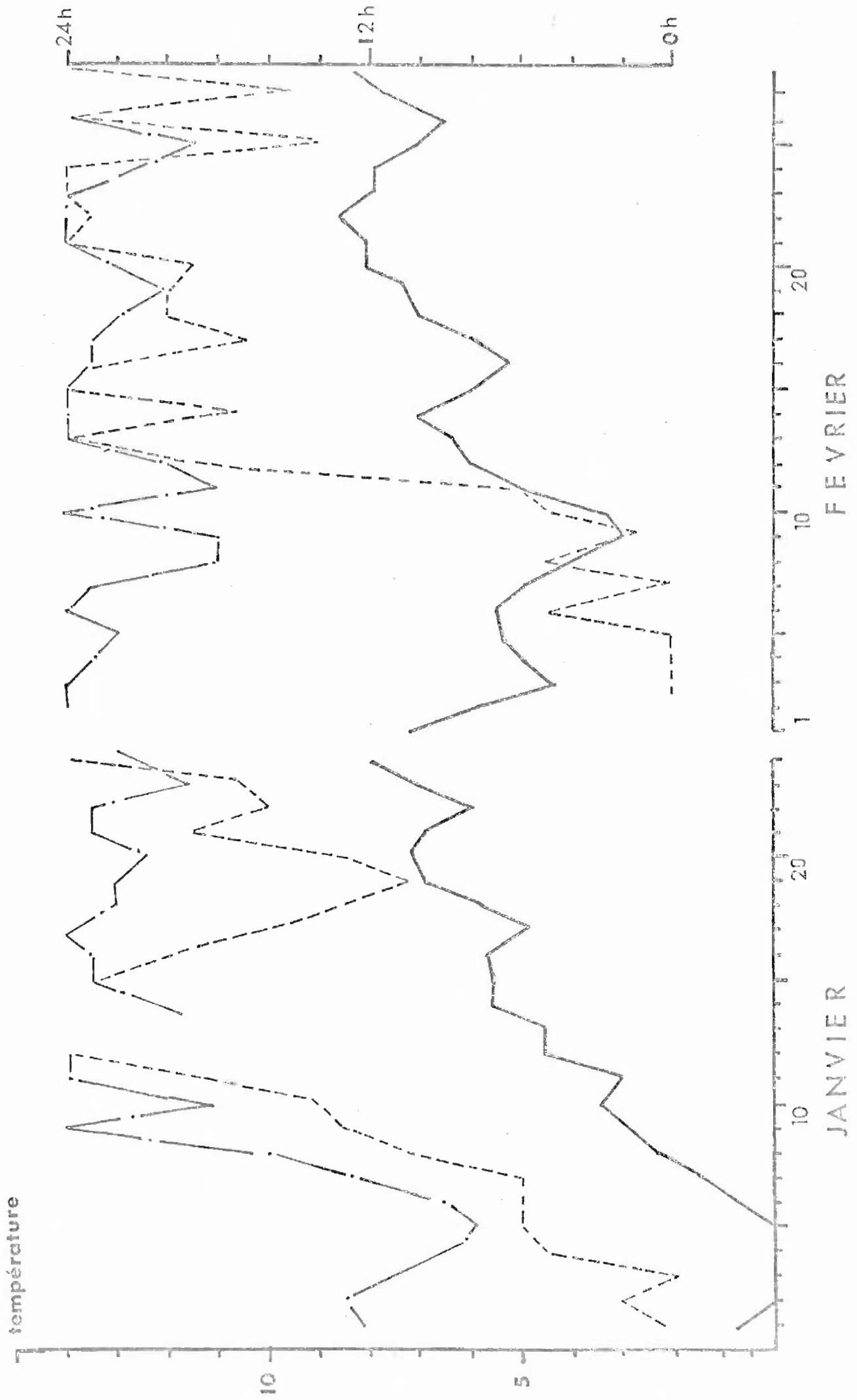
DECEMBRE

NOVEMBRE

Températures journalières moyennes (axe vertical, à gauche)
et durées d'ouvertures quotidiennes de la cavité palléale, pour
les deux espèces (axe vertical à droite)

- trait plein : températures journalières
moyennes
- points/traits : G. silius
- tirets : G. pulata

Période du 2 janvier au 28 février 1971

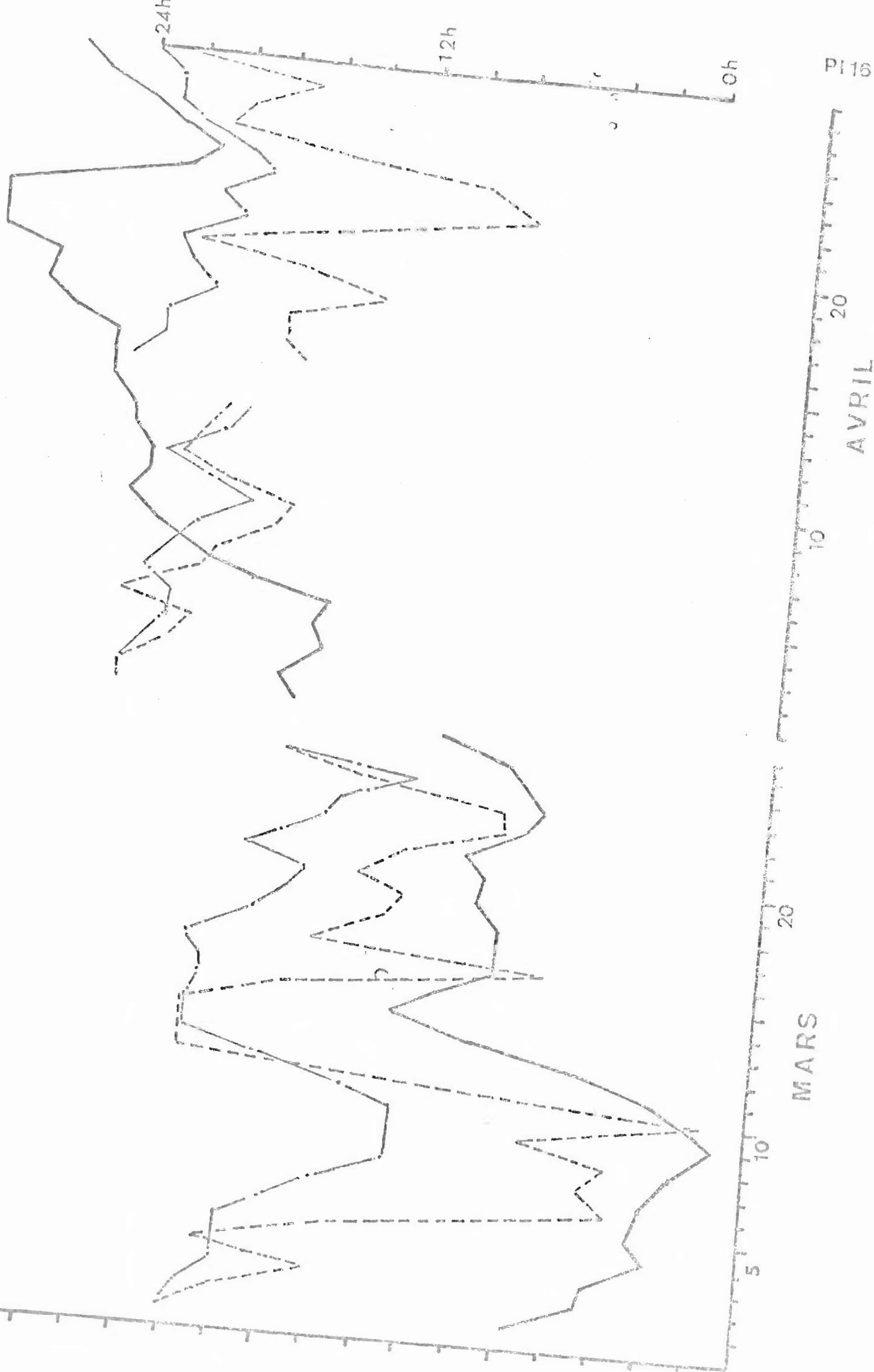


Températures journalières moyennes (axe vertical à gauche)
et durées d'ouvertures quotidiennes de la cavité palléale
pour les deux espèces (axe vertical à droite).

- trait plein : températures journalières
moyennes
- points/traits c. *glabra*
- tirets c. *sinuata*

Période du 1er mars au 29 avril 1971

température



Crassostrea gigas : pour des durées d'observation respectives
de 2 954 h et 2 954 h
79,7 et 83,5 % de durée totale d'ouverture
de la cavité palléale;

Crassostrea angulata : pour des durées d'ouverture respectives
de 2 952 h et 2 954 h
61,8 et 61,1 % de durée totale d'ouverture de la cavité
palléale

L'examen de quelques myogrammes choisis parmi les nombreux enregistrements journaliers dont nous disposons permet de confirmer et de préciser les différences que nous venons de présenter. Nous avons précédemment montré qu'il existait une relation entre les différentes figures de l'activité valvaire, le pompage ainsi que la filtration; nous verrons, à l'aide de quelques exemples, que les différents états de l'activité valvaire que nous avons ainsi décrites ne sont pas atteints aux mêmes températures chez les deux espèces. Les myogrammes que nous présentons sont ceux de deux Crassostrea gigas que nous appellerons J.1 et J.2, et de deux C. angulata P.1 et P.2; les amplitudes de baillement des valves sont plus importantes chez les premières du fait de la taille plus grande des sujets (distance plus importante du crochet par rapport à la commissure des valves, à proximité de laquelle est fixé le fil de transmission des mouvements valvaires au stylet inscripteur). La position la plus basse de la plume, matérialisée sur les enregistrements par une ligne pointillée, correspond à la position fermée des valves.

(Ex. 1 : (fig. 9, pl. 17), les 18 et 19 décembre 1970. Il s'agit de la première période de refroidissement de l'eau du réservoir (10°C le 15 décembre à 0°4 C le 25). Jusqu'au 18, la température se maintient aux environs de 5°C. Nous constatons la persistance des trois phases d'activité valvaire chez les deux espèces. Toutefois, le 19, pour des valeurs comprises entre 4°4 et 5°C, les deux C. angulata perdent la phase III; les C. gigas conservent des myogrammes normaux, donc leur possibilité de pompage et de filtration; la prise en charge de la nourriture est encore possible. Il faudra attendre des températures de 2°3 C le 23 pour que cette possibilité disparaisse.

(Ex. 2 : (fig. 6, pl. 17). Au cours d'une période de réchauffement peu marquée (4°3 le 3 février à 5°4 le 5), les huîtres japonaises ont atteint "l'état de quiétude", tandis que les portugaises font encore preuve d'une inactivité totale.

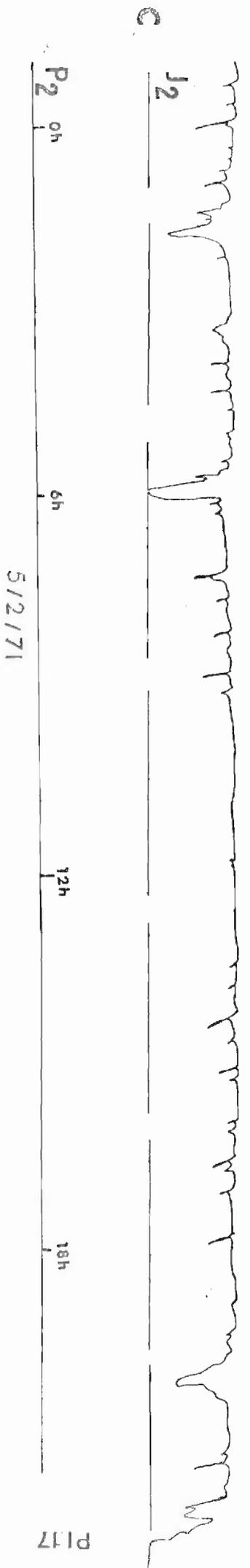
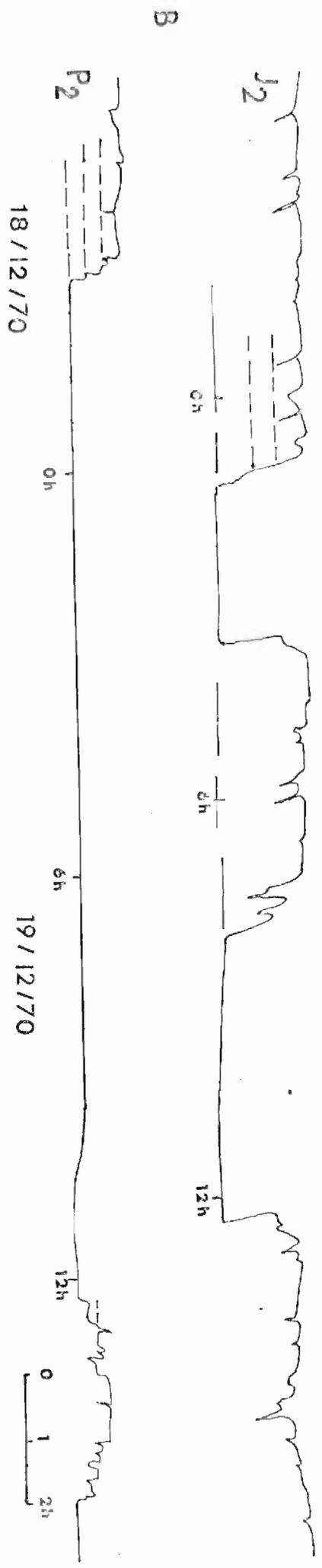
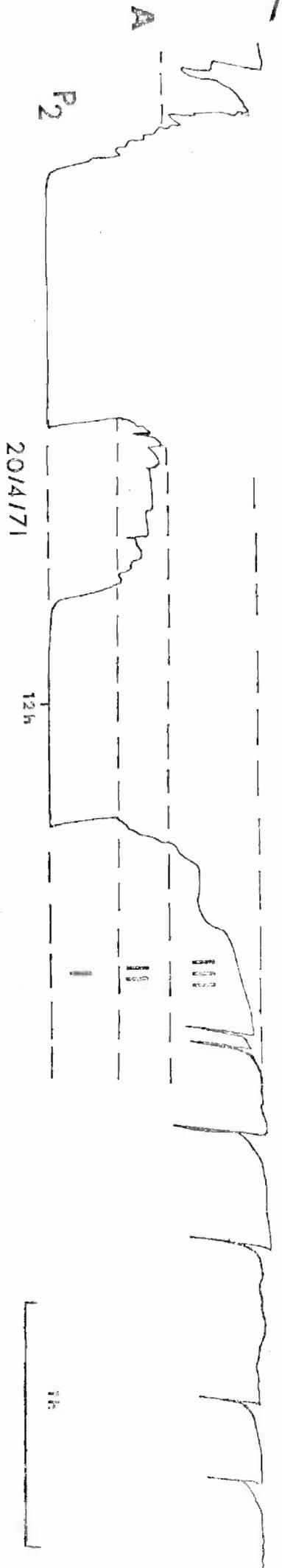
(Ex. 3 : (fig. 4, pl. 18). Le 2 mars, pour une température moyenne de 5°3 C et malgré un abaissement de température (6°6 C le 1er mars), les trois phases d'activité sont atteintes, avec plus de netteté cependant chez C. gigas; cette dernière se trouve "en état de quiétude" depuis la veille et le maintient les 3 et 4 mars. Par contre les durées de périodes d'occlusion de la cavité palléale sont importantes chez la portugaise.

(Ex. 4 : (fig. 8, pl. 18). Le 9 mars nous notons les températures suivantes : minimum 1°0; moyenne, 2°8; maximum, 3°8. Pour des valeurs voisines de 2°C lors d'une période de refroidissement, nous notons encore la persistance de la phase trois chez les huîtres japonaises, dont l'activité valvaire était cependant peu marquée. La C. angulata était en état d'hibernation.

A - : Activité valvaire d'une Crassostrea angulata enregistrée le 20 avril 1971, permettant de reconnaître les trois phases (I, II, III) définies par COLLIER et ses collaborateurs (1953). La ligne horizontale inférieure correspond à la fermeture de la cavité palléale.

B - : Comparaison de l'activité valvaire d'une C. angulata (T.2) et d'une C. gigas (J.2), les 18 et 19 décembre 1970.

C - : Comparaison de l'activité valvaire d'une Crassostrea angulata (P.2) et d'une C. gigas (J.2) le 5 février 1971.



(Ex. 5 : (fig. C, pl. 18). Du 20 au 21 février (température maximum 8°4 C minimum 7°8 C), les deux sujets dont nous présentons le comportement ont atteint "l'état de quiétude". La filtration est effective dans les deux cas ainsi qu'en témoignent les perturbations des myogrammes qui traduisent l'émission des pseudo-fèces; cependant, les cassures des courbes d'activité valvaire sont beaucoup plus fréquentes chez C. gigas; ceci indique un rejet de particules indésirables hors de la cavité palléale plus important, et par suite, un comportement plus actif sur le plan de l'activité de pompage et de filtration.

C - CONCLUSION

Placée sous des conditions de milieu rigoureusement identiques les Crassostrea gigas présentent une croissance nettement plus rapide que les C. strigata.

Une première explication réside dans un pouvoir de filtration plus important dans une espèce que dans l'autre. Nous avons pu le mettre en évidence sous des conditions moyennes de température (20°C) et de salinité (25 p.mille).

Par ailleurs, des taux de croissance beaucoup plus importants observés sur parc, tout particulièrement en fin de saison (automne et surtout hiver) montrent que l'huître japonaise présente des exigences écologiques moins grandes quant à la température. Nous avons pu le démontrer par des études de l'activité valvaire; au-dessus de 10°C nous avons constaté une diminution des durées d'ouverture quotidienne de la cavité palléale chez les sujets en observation. Ceci est cependant plus sensible chez l'huître portugaise et s'est traduit pour la durée de nos observations hivernales, par des périodes d'activité moins importantes chez C. strigata (61% du temps total contre 80%).

Les huîtres japonaises restent en phase III avec persistance de "l'état de quiétude" dont avec filtration effective de l'eau de mer pompée par le mollusque, jusqu'à des températures voisines de 3°C, contre 5°C au moins chez les portugaises. Nos observations, réalisées sous des conditions très proches de celles du milieu naturel mettent bien en évidence les différences qui existent entre les deux espèces sur le plan des exigences vis-à-vis de la température, pour que la nutrition des huîtres puisse être assurée.

Enregistrement de l'activité valvaire de C. angulata et de C. rigas, mettant en évidence les différences de comportement des sujets des deux espèces.

P.1 et P.2 : deux C. angulata

J.1 et J.2 : deux C. rigas

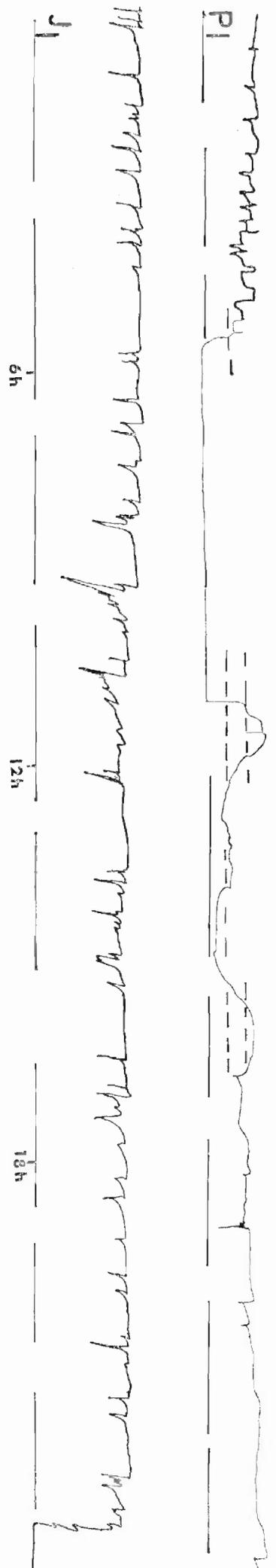
La ligne discontinue indique la position fermée de la cavité palléale (abaissment de la valve droite)

A - : observations effectuées le
8 mars 1971

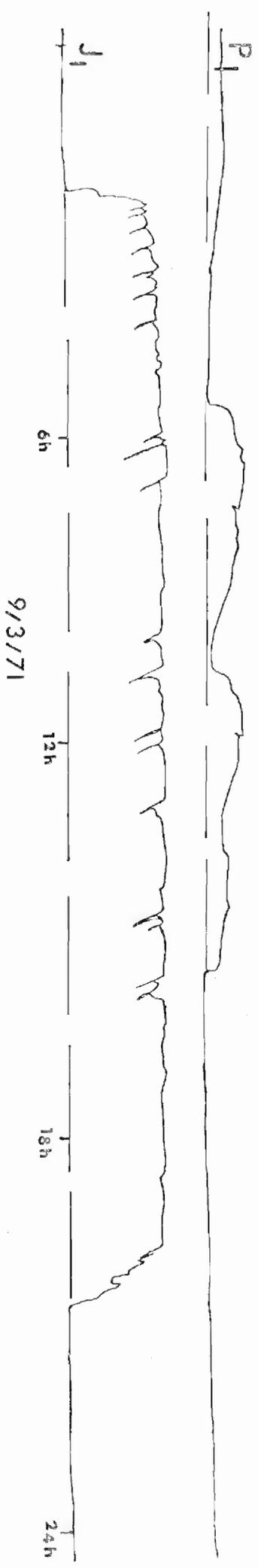
B - : observations effectuées le
9 mars 1971

C - : observations effectuées les
20 et 21 février 1971

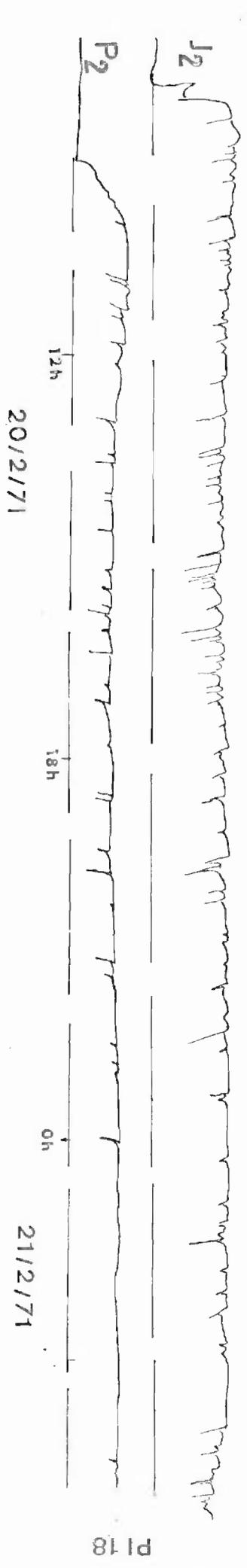
A



B



C



IV - ACTIVITE VALVAIRE PATHOLOGIQUE

COMPORTEMENT de C. ANULATA et C. GIGAS SOUS DES CONDITIONS D'ASPHYXIE

L'activité valvaire pathologique apparaît lorsque l'huître est soumise à une intoxication, à l'action prolongée de conditions défavorables de milieu, ou à l'action d'un agent pathogène.

Nous avons vu que les huîtres creuses réagissent en claire à une élévation importante de la température et de la turbidité par une augmentation de l'amplitude et de la fréquence des battements valvaires (fig. C pl. 3) traduisant un état "d'excitation accrue" selon l'expression de GALTSCOFF; il s'agit d'une première réaction de défense des mollusques qui cherchent à maintenir la propreté de leur cavité palléale; une dégradation plus poussée des conditions de milieu aboutit à l'apparition d'une activité valvaire de type D (GALTSCOFF, 1964) à caractère franchement pathologique; il y a atteinte du mollusque. Il existe donc un passage progressif de l'état "excitation accrue" à l'état pathologique.

Le seul moyen de défense dont disposent les huîtres, organismes sédentaires, pour lutter contre les prédateurs ou contre toute modification brutale des conditions de milieu est l'occlusion de la cavité palléale; ceci s'accompagne de possibilités de survie en l'absence d'oxygène; cet état intervient normalement lors de l'assèchement des parcs. Plus rarement, mais de façon plus prolongée, lorsque les mollusques sont ensablés à la suite des tempêtes.

Les bassins dégorgeoirs, en période de surcharge, sont parfois le siège de mortalités importantes attribuées à un déficit d'oxygène dissous de l'eau de mer (MAZIERES, 1962). Nous avons cherché à préciser la durée de survie des huîtres creuses sous des conditions d'asphyxie et tenté de caractériser leur activité valvaire; il serait intéressant de pouvoir déceler l'apparition du phénomène afin de prévenir les mortalités en bassin dégorgeoir; nous avons pensé que ce serait possible par surveillance du comportement des sujets témoins.

A - Conditions expérimentales

Nous avons tout d'abord utilisé trente Crassostrea angulata d'un poids variant entre 25 et 45 g (MIS, 1970); puis nous avons repris nos expériences avec 20 C. gigas de 35 à 55 g afin de comparer les deux espèces.

Les huîtres étaient prélevées sur le parc après avoir été montées sur un support pour enregistrement, soigneusement brossées afin de les débarrasser de tout épibionte, puis soumises à un assec de 24 h.

La salinité de l'eau de mer utilisée était comprise entre 25 et 31 p. mille; la température variait au cours des expériences de 17 à 20°C. Les teneurs en oxygène dissous de l'eau de mer étaient au départ comprises entre 6,95 et 8,55 mg/l.

...../

Nous avons enregistré l'activité valvaire de chaque huître, afin d'étudier les modifications de comportement qui interviennent au fur et à mesure des modifications du milieu et recherché les critères d'une intoxication par déficit d'oxygène dissous et accumulation de déchets du métabolisme; cette méthode nous a permis de contrôler de façon rigoureuse la durée de survie des sujets.

Chaque huître était placée dans un bac de 30 litres d'eau de mer filtrée; une couche d'huile suffisamment épaisse isolait l'eau de l'oxygène atmosphérique. Si l'on se base sur les données de GALTSCOFF, le pompage chez l'huître varie de 5 à 16 l/h; dans le cas de nos expériences nous pouvions donc observer un comportement normal des mollusques pendant les premières heures d'ouverture de la cavité palléale.

Les bacs étaient remplis par siphonage de façon à éviter un barbotage de l'air; des prélèvements journaliers permettaient de suivre la disparition de l'oxygène dissous; ils étaient effectués à l'aide de bouteilles en matière plastique de 200 cc immergées à l'avance; l'eau de mer en était renouvelée avant le prélèvement par une série de pressions et de relâchements exercés à travers la couche d'huile. L'expérience a prouvé que l'on évite ainsi les erreurs dues à la stratification de l'eau dans les bacs (KAYS, 1930). Les dosages étaient effectués par la méthode d'ALSTERBERG pour les eaux polluées.

En dehors de la disparition progressive de l'oxygène dissous, il se produit dans les bacs une accumulation des déchets de l'huître et une prolifération de microorganismes capables de se développer en milieu de faible potentiel Eh (Protozoaires ciliés, Bactéries sulfato-réductrices); avant même la mort des huîtres l'eau prélevée dégageait une odeur caractéristique d'hydrogène sulfuré.

B - R é s u l t a t s

L'étude de l'activité valvaire nous a permis de reconnaître chez les sujets des deux espèces cinq phases caractéristiques, du comportement normal jusqu'à la mort de l'huître.

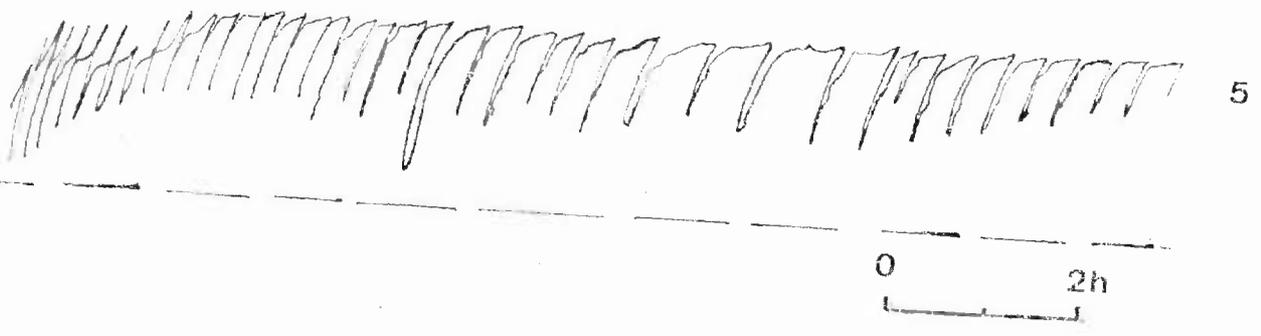
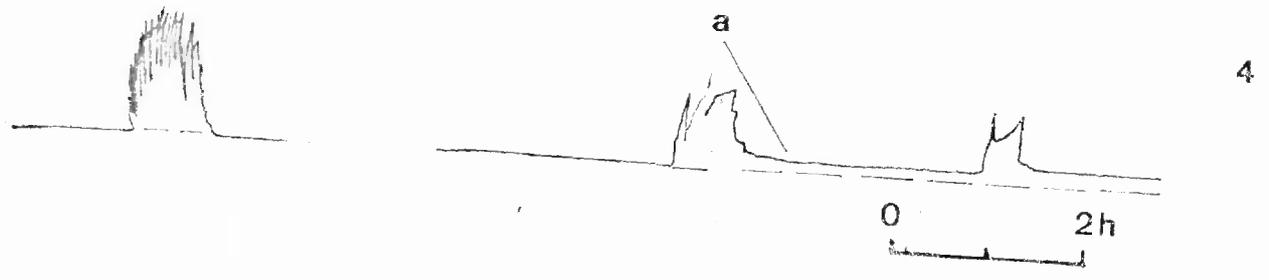
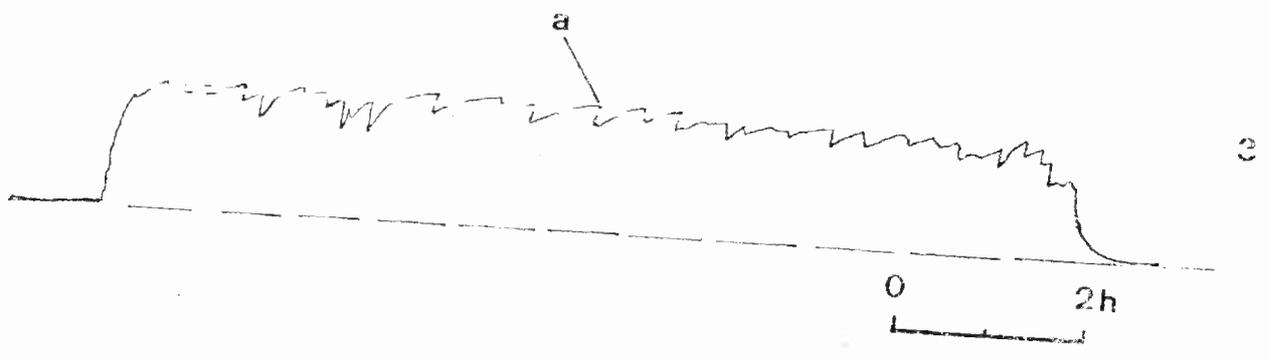
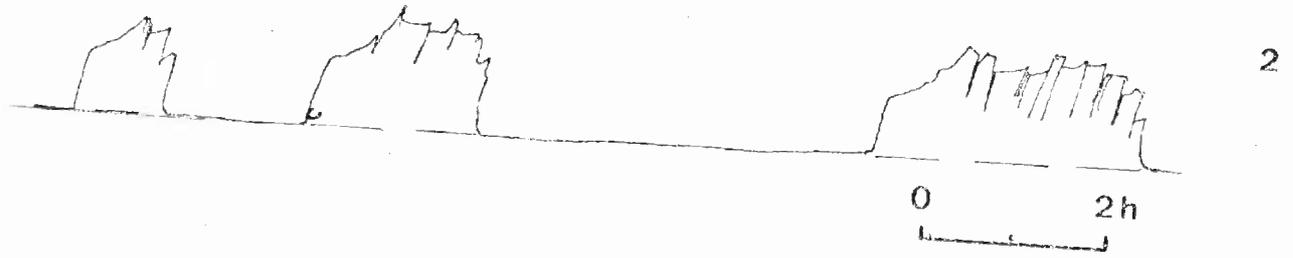
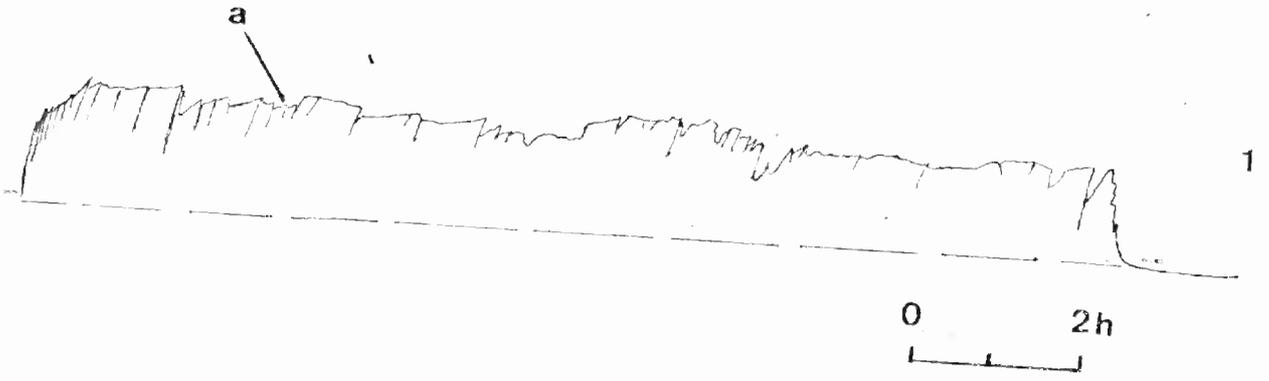
- Première phase : activité valvaire normale (Pl. 19, fig. 1)

Dès l'immersion, et à la suite de l'assec de 24 h qu'ont subi les mollusques, il y a ouverture de la cavité palléale, avec émission de pseudo féces; chez Crassostrea angulata la durée moyenne d'activité valvaire pour les premières 24 h, a été de 19 h; elle a été de 21 h 30 chez C. gigas.

- Deuxième phase : (planche 19, fig. 2);

Dès le 3ème jour chez C. angulata, et plus souvent le second chez C. gigas, se manifeste une tendance à l'occlusion de la cavité palléale; les myogrammes permettent d'observer une succession de périodes de 1 à 3 h d'activité valvaire, séparées par des périodes plus ou moins longues d'inactivité; les tracés ressemblent à ceux de type D de GALTSCOFF (1964). Généralement la teneur en oxygène dissous était encore supérieure ou égale à 4 mg/l : valeur compatible, selon cet auteur, avec un comportement normal des huîtres. Les réactions traduisent l'accumulation des déchets du métabolisme des huîtres

Pl. 19 : Les modifications de l'activité valvaire des huîtres soumises à des conditions d'hypoxie par confinement.



nous les avons souvent rencontrées lors de nos observations en bassin dégorgeoir; le comportement redevient normal lorsque l'eau de mer est renouvelée. Dans le cadre de nos expériences, les C. angulata restaient ouvertes 14 h par jour; les C. gigas manifestaient une réaction de défense plus marquée puisqu'elles ne s'ouvraient en moyenne que 11 h 30/jour.

- Troisième phase :

Avec la disparition totale de l'oxygène dissous apparaissent à nouveau des périodes d'ouverture plus longues (de 6 à 12 h); les battements valvaires sont plus fréquents que lors de la phase I (pl. 19, fig. 3); le niveau d'amplitude de baillement est pratiquement constant, mais après chaque battement, la valve droite ne retrouve sa position élevée que très lentement (a); ceci traduit une atteinte sensible du muscle adducteur; il s'agit d'une réaction à caractère pathologique, nous l'avons aussi notée en bassin dégorgeoir; elle disparaît encore lorsque l'eau de mer est renouvelée.

- Quatrième phase : (Pl. 19, fig. 4)

La détérioration plus poussée des conditions de milieu se traduit par de longues périodes d'occlusion de la cavité palléale; les huîtres s'isolent pendant des périodes qui peuvent dépasser plusieurs jours; on note de brèves ouvertures; elles s'accompagnent de battements violents de la valve droite. Apparaissent les premiers défauts d'occlusion de la cavité palléale (a, fig. 4, pl. 19); à ce stade le mollusque est irrémédiablement condamné : c'est l'huître "cloquante" des ostréiculteurs arcachonnais.

- Cinquième phase : (Pl. 19, fig. 5)

L'agonie de l'huître se poursuit; le relâchement du muscle adducteur s'accroît, l'amplitude de baillement devient anormale; la valve droite bat avec une fréquence d'abord élevée; puis peu à peu l'opercule s'immobilise en position béante; l'huître est morte.

En dehors de l'absence d'oxygène dissous, nous avons mis en évidence le rôle des conditions aberrantes de milieu sur le comportement des huîtres; nous avons placé des individus fraîchement prélevés du parc dans des bacs où des huîtres avaient été maintenues jusqu'à leur mort; les myogrammes présentent rapidement des réactions caractéristiques d'intoxication : occlusion de la cavité palléale; battement valvaires de type 4; la durée de survie est plus brève que pour des sujets maintenus en assec à basse température. Si l'on admet que les huîtres survivent hors de l'eau au dépend de l'oxygène dissous de leur cavité palléale (GRASSE, 1960), la mort plus rapide des lamellibranches placés en eau polluée est due à la toxicité de l'eau plutôt qu'à un déficit en oxygène dissous.

Pour les huîtres dont nous avons suivi le comportement au cours de nos expériences, nous avons constaté que la durée de survie était liée au pouvoir d'occlusion de la cavité palléale; elle a varié de 15 jours à 33 jours chez Crassostrea angulata et de 21 jours à 49 jours chez C. gigas; cette dernière espèce semble donc plus résistante.

..../

C - Conclusion

Nous avons pu mettre en évidence l'aspect particulier des myogrammes obtenus par enregistrement de l'activité valvaire d'huîtres soumises à des conditions d'hypoxie par confinement; il est possible, en suivant le comportement de sujets témoins en bassin dégorgeoir, de déceler l'instauration progressive de telles conditions de milieu, et par suite de les prévenir avant que l'atteinte des mollusques ne soit irréversible.

Au cours de plusieurs années d'observation dans les "réservoirs" nous avons ~~noté~~ noté l'apparition, parfois fréquente, de réactions de la phase 2 et de la phase 3; parfois même de la phase 4; en effet, lorsque des quantités importantes de mollusques sont entreposées et que le renouvellement de l'eau n'est pas possible (en période de dessalure et par faible coefficient) l'accumulation de déchets du métabolisme des huîtres devient néfaste. Le 21 mai 1971 nous avons été alertés par un ostréiculteur qui avait constaté des mortalités de l'ordre de 40% dans son bassin dégorgeoir. Or, l'une des huîtres dont nous suivions le comportement dans un bassin voisin avait présenté les différentes phases que nous avons décrites et était morte en l'espace de trois jours; trois huîtres, qui étaient en observation sur le même appareil, étaient en phase 2 et 3; cette observation montre que lorsque la température de l'eau s'élève, au printemps ou en été, les conditions de milieu peuvent se dégrader très rapidement; par ailleurs certains sujets en mauvaise conditions physiologique réagissent plus rapidement, ont un seuil de sensibilité plus bas : il est donc nécessaire d'utiliser plusieurs huîtres comme témoins, afin d'éliminer les différences individuelles de comportement. L'ostréographie peut guider l'expéditeur dans son travail de conditionnement des mollusques; l'apparition d'un comportement pathologique doit l'inciter à aérer son bassin (oxydation des matières organiques) ou mieux à en renouveler l'eau.

Le type d'activité valvaire que nous venons de décrire apparaît généralement chez toutes les huîtres soumises à une agression prolongée (pollution massive, action d'un agent pathogène); hors du cadre de cette étude, nous avons suivi le comportement d'*Ostrea edulis* au cours de l'évolution de la "maladie des Abbers". Sur parc, dans les semaines qui précèdent la mort, apparaît une activité valvaire à caractère franchement pathologique; l'ostréographie peut donc constituer une technique de diagnose pour repérer les sujets fortement atteints au cours d'une parasitose.

CHAPITRE III

L' ACTIVITE VALVAIRE PENDANT LE FRAI.

APPLICATION de l'OSTREOGRAPHIE à l'ETUDE de

la REPRODUCTION de CRASSOSTREA GIGAS DANS le BASSIN d'ARCACHON.

L'activité valvaire des huîtres, lors de la ponte, est caractéristique; sa spécificité amenait KÖRRINGA (1941) à penser qu'il était beaucoup plus facile d'étudier le comportement des huîtres creuses lors du frai, que celui des espèces incubatrices, qui selon lui, "pondaient de façon plus discrète". Cet auteur, à la suite des travaux de NELSON (1922) et de GALTSOFF (1938 a et b, 1940) soulignait que pour les expériences de laboratoire, le moment précis de l'émission pouvait être déterminé par enregistrement de l'activité valvaire. Nous avons pensé qu'il serait encore plus intéressant de pouvoir fixer ce moment précis dans le milieu naturel.

En dehors de l'intérêt pratique que représente la possibilité de connaître la date exacte, l'importance initiale, et la durée des émissions, cette possibilité répond au désir de la plupart des biologistes conchylicoles qui ont étudié le cycle sexuel des mollusques; BOUXIN (1956) recherchait une méthode de détermination du moment précis de l'émission des gonades chez la moule "qui présentait" la plus grande valeur écologique possible"; de la même façon, LE DANTEC (1958) essayait de déterminer "les dates probables de frai" chez *C. angulata*. Si l'on excepte les travaux de BOUXIN, dont nous verrons qu'ils présentent quelques inconvénients, toutes les méthodes utilisées reposent sur l'examen des gonades des mollusques sacrifiés. Il est donc impossible de connaître dans l'absolu la fréquence des pontes tout au long de la saison d'activité sexuelle.

Après avoir rappelé les principales caractéristiques de la reproduction des huîtres creuses dans le bassin d'Arcachon, nous décrirons les manifestations de l'activité valvaire lors du frai chez *C. angulata* et *C. gigas*. Puis nous essayerons de montrer la valeur de la méthode de détection que nous proposons, dans le cadre de l'étude de la reproduction de *C. gigas* dans notre baie, ainsi que l'intérêt qu'elle présente pour une meilleure connaissance de la biologie des huîtres.

1 - ETUDES EXPERIMENTALES

A - Données générales sur la reproduction des huîtres creuses

1/ Anatomie de l'appareil génital

L'appareil reproducteur atteint son plein développement l'été, en période de maturité sexuelle. La gonade atteint alors la moitié du volume total de la masse viscérale (GALTSOFF, 1964). Par contre, en hiver, en période de repos sexuel, elle est envahie de tissus conjonctif riche en lipides et en glycogène.

Les glandes génitales sont paires; elles sont formées de nombreux acini, plus ou moins anastomosés, dont les courts canaux se relient

..../

pour constituer des conduits plus importants; ceux-ci s'unissent en un gonoducte, de chaque côté du corps. Les deux gonoductes se réunissent pour déboucher dans le conduit uro-génital. Ce dernier se déverse dans la cavité suprabranchiale au voisinage de la partie postérieure du muscle adducteur, par un pore génital, bien visible lorsque la gonade atteint son plein développement.

Canaux génitaux et gonoducte possèdent un épithélium cilié; le conduit uro-génital présente de nombreuses cellules à mucus. A l'exception de fibres musculaires isolées situées dans le tissu conjonctif de la gonade et plus nombreuses chez le mâle dans la paroi du spermiducte, il n'existe aucun appareil musculaire susceptible de jouer un rôle important dans la ponte ou l'éjaculation. Il n'y a pas d'organe sexuel accessoire (GALTSOFF, 1961-1964). YONGE (1960) souligne la simplicité de l'appareil reproducteur des huîtres et explique qu'il rend possible et facilite même le changement de sexe.

2/ Sexualité chez C. angulata et chez C. gigas

De nombreux auteurs ont souligné la complexité chez les mollusques où l'on rencontre tous les types connus (CHOQUET, 1970). Les huîtres sont hermaphrodites, mais cet hermaphrodisme s'exprime selon des modalités très variées. On doit à COE (1930) et GALTSOFF (1938-1964) chez C. virginica, à AMEMIA (1928) et 1929) chez C. gigas et à LE DANTEC (1960) et PASQUAL (1970 - 1971 a/ et b/) d'avoir précisé les modalités de l'hermaphrodisme chez les huîtres de l'espèce Crassostrea.

Selon la terminologie de BAGGI (1951), elles sont hermaphrodites successives à maturation distincte; les individus présentent des cellules germinales des deux sexes, mûrissant dans des périodes successives de leur cycle vital; on peut distinguer une phase apparemment mâle d'une phase apparemment femelle.

Où, selon la terminologie de COE (1943-1945), il y a hermaphrodisme avec sexualité alternative irrégulière : on rencontre des individus qui sont soit en phase mâle, soit en phase femelle, pendant de longues périodes avec, chez C. gigas seulement 0,35% d'individus hermaphrodites (AMEMIA, 1928).

Enfin, il existe une certaine tendance à la protandrie, constatée chez les jeunes individus d'un an.

3/ L'évaluation du degré de maturité

Les études tendant à l'établissement du cycle sexuel chez les lamellibranches comportent des observations sur l'évolution de la gonade dans le but d'essayer de déterminer les "dates probables" de pontes.

Il s'agit de suivre, dans le temps, (examen des coupes histologiques ou observations macroscopiques renforcées par l'étude au microscope de frottis de gonades) les différentes phases de l'ovogénèse et de la spermatogénèse. Les différentes périodes de vidage (ou déplétion) et de reconstitution (ou restauration) de la glande génitale, sont ainsi déterminées.

Afin de vérifier les résultats que nous avons obtenus par ostréographie, dans la détermination de la date du frai, nous avons utilisé une de ces méthodes traditionnelles, basée sur l'ouverture à dates régulières d'un certain nombre d'individus (50 à chaque examen). Nous avons adopté l'échelle des stades de développement de la gonade de LE DANTEC (1968); elle dérive de celle de CHIPPERFIELD (1953).

Les définitions des différents stades de la gamétogénèse peuvent ainsi être résumées :

- Stade 0 : repos sexuel
- Stade 1 : début de la gamétogénèse : multiplication des gonies.
Apparition des follicules qui recouvrent au plus la moitié de la masse viscérale
Il est difficile d'obtenir des gamètes, même par forte pression sur la glande génitale
- Stade 2 : Follicules bien développées. Glande digestive entièrement recouverte.
Gamètes non mûrs; obtenus par pression modérée
Dissociation des gamètes difficile
- Stade 3P : état moyen de réplétion de la gonade
Gamètes abondants, facilement dissociables.
- Stade 3H : état maximum de réplétion de la gonade qui est hypertrophiée. Une épaisse couche blanc-crème entoure la masse viscérale.
Gamètes très abondants, obtenus par faible pression
- Stade 4 : régression du volume de la gonade qui devient jaune.
- glande digestive visible, dans la partie antérieure notamment
- gamètes moins abondants
- stade de déplétion partielle
- Stade 5 : déplétion presque totale
- animal d'apparence maigre. On distingue encore quelques follicules.
Se confond avec le stade 0.

Des échelles de ce type ont été proposées par différents auteurs pour suivre les séquences de la gamétogénèse chez les lamellibranches. LUBET (1959) chez *Mytilus edulis* et *M. edulis* var. *galloprovincialis* complétait ses observations macroscopiques par l'étude des transformations histologiques subies par la gonade. Cependant, comme le fait remarquer LUCAS (1965), l'"échelle de LUBET, de par sa complexité même, et par sa minutie, est peu utilisable dans la pratique"; ce dernier établit une échelle beaucoup plus simple chez *Chlamys varia* qui combine celle de LE DANTEC, l'aspect macroscopique et l'observation au microscope de biopsies. Comme PASTUAL (1970, 1971 a/ et b/) chez *C. angulata* du sud de l'Espagne, nous avons opté pour ce type d'échelle, nos observations s'appuyant, pour les cas litigieux, sur des observations de gonades sur coupes histologiques (pl. 20 à 23).

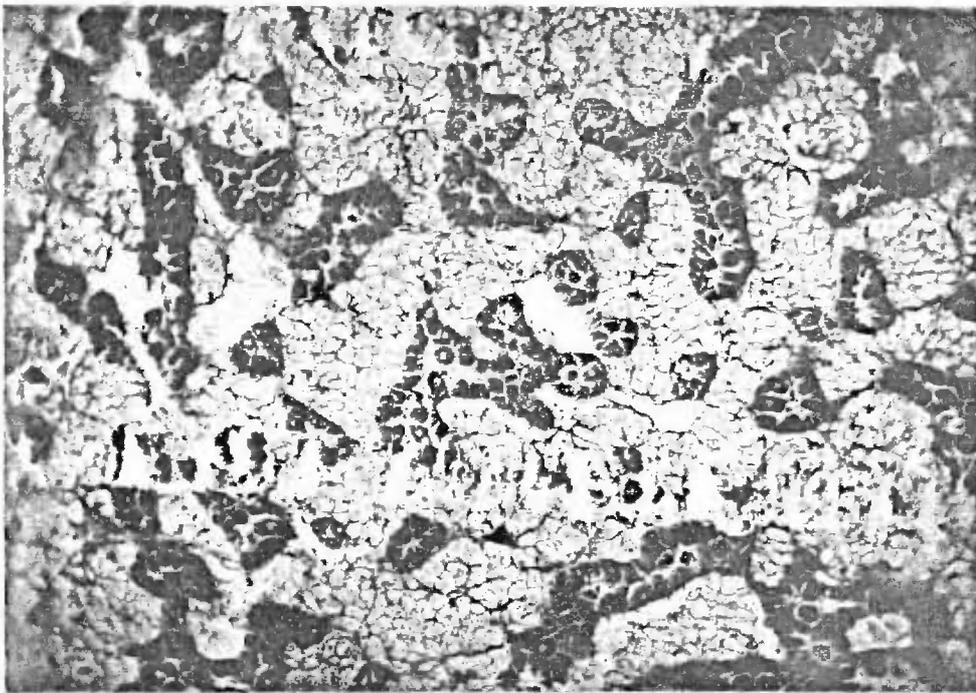
Pl. 20 :

Etude histologique de gonades femelles de C. gigas, réparties selon la classification de LE DANTEC (1962). Fixation au Bouin; coloration à l'hématoxyline - éosine.

A - Stade 1 - Tubules de la gonade en formation, se développant dans le tissu conjonctif lacuneux, entre l'épiderme et le tube digestif. Présence d'ovogonies en cours de différenciation. (Villa Algérienne, le 20/3/73).

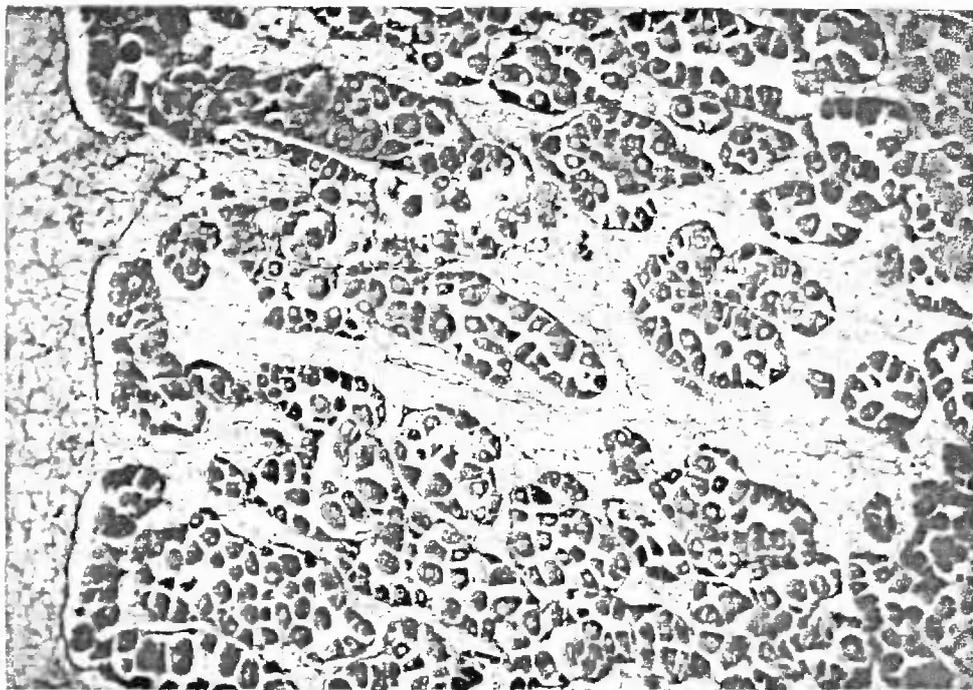
B - Stade 2 - Follicules bien développés. Ovocytes et cellules germinales en cours de différenciation bordent encore la paroi des follicules. Rares ovocytes mûrs, reliés à la paroi du follicule par un pédicule allongé. (Villa Algérienne, le 18/4/73).

C - Stade 3P - Follicules ayant envahi le tissu conjonctif de soutien. Gamètes femelles abondantes. (Villa Algérienne le 18/5/73).



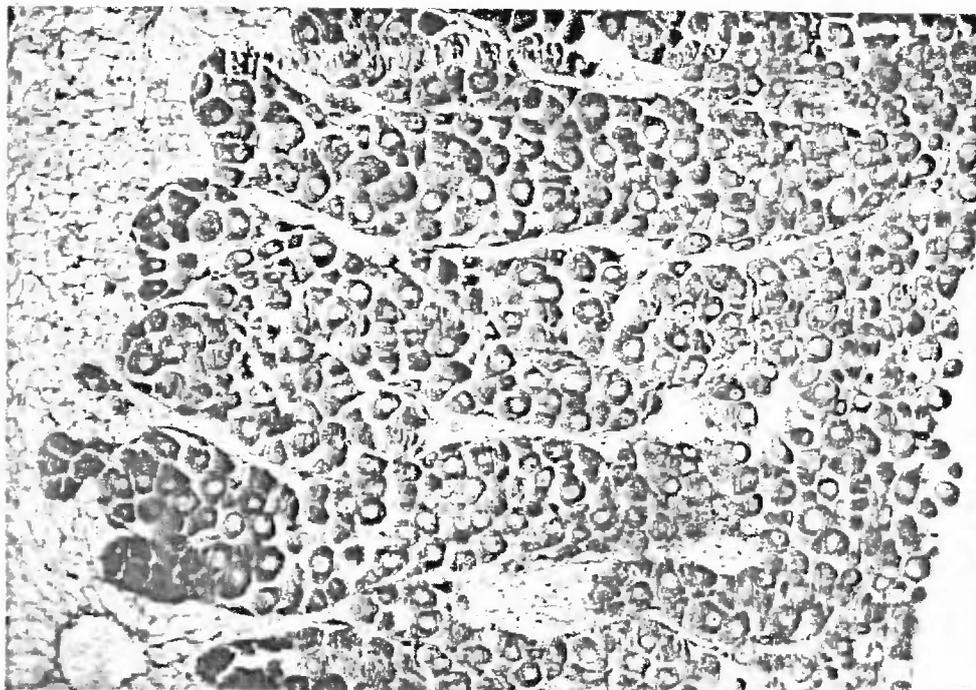
A

200 μ



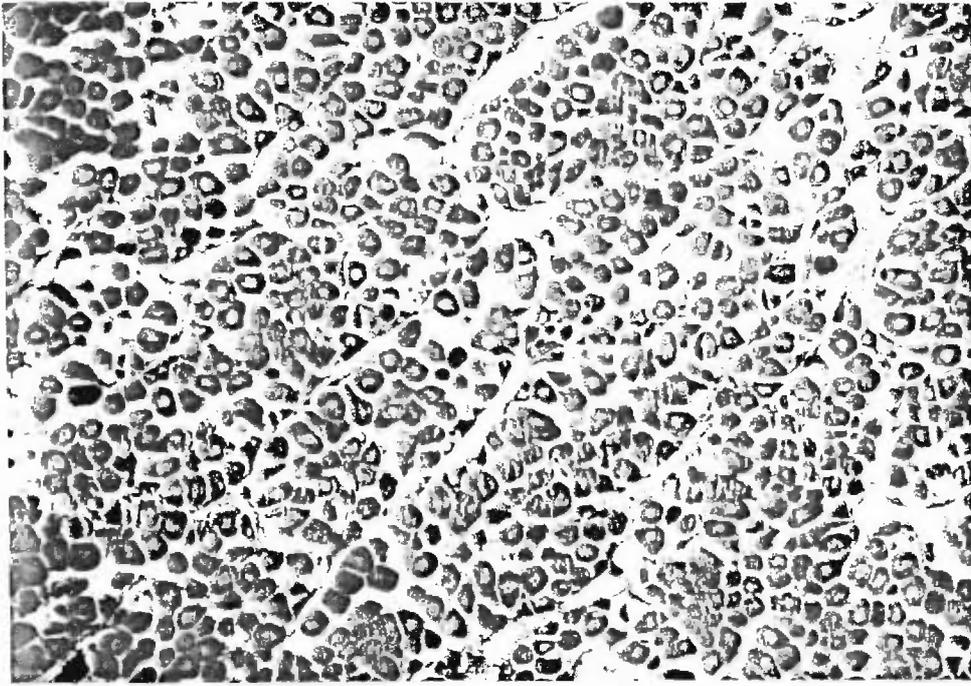
B

200 μ

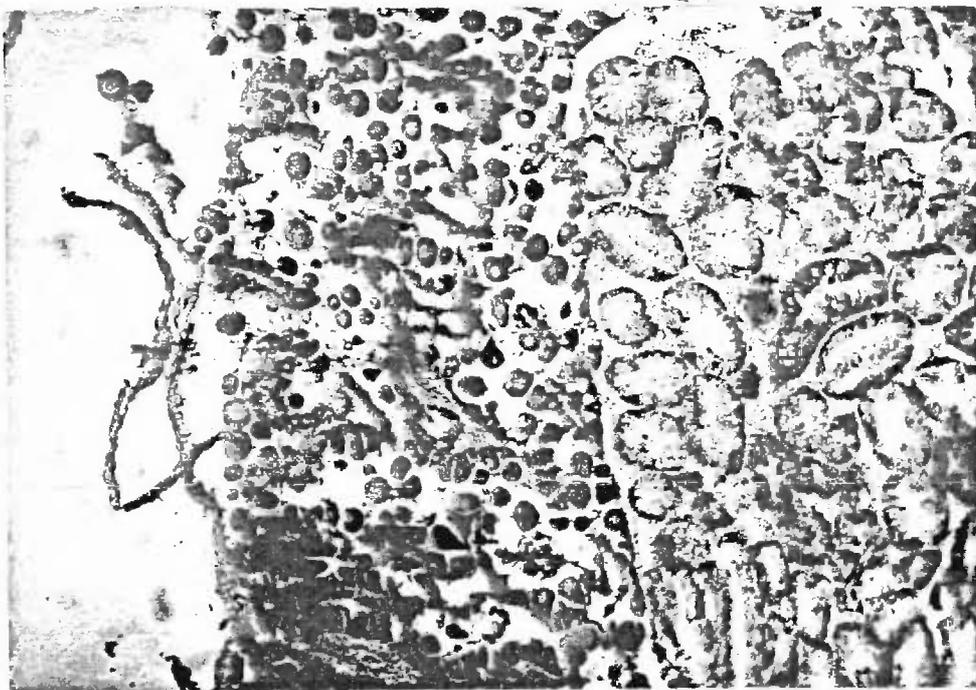


C

200 μ



A

200 μ 

B

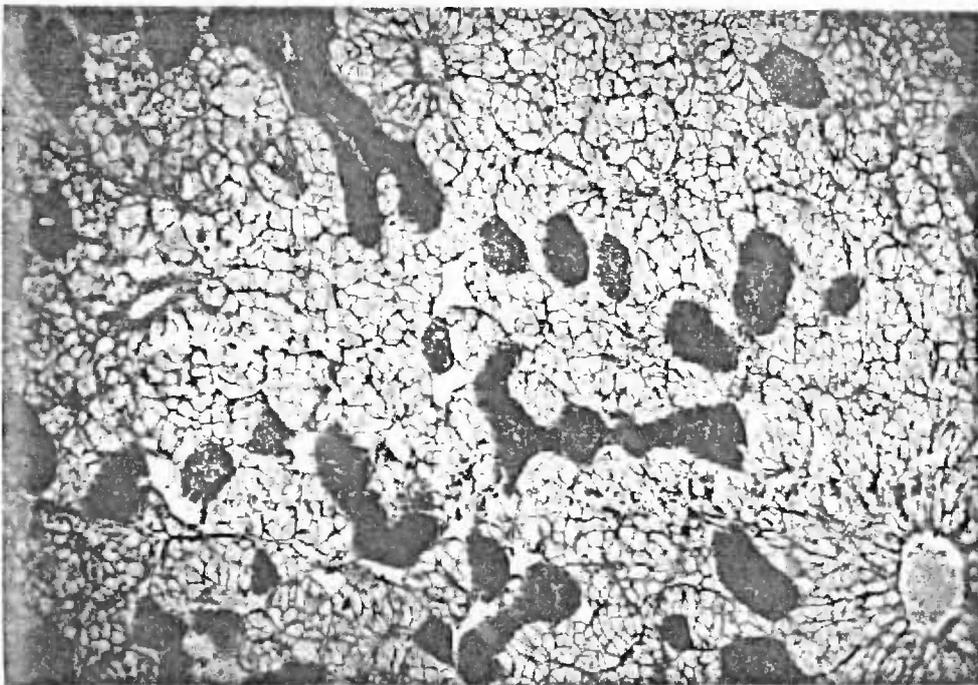
200 μ

Etude histologique de gonades femelles de *C. gigas* (suite de la planche 20) :

- A - Stade III - Follicules très volumineux; ovules très nombreux, arrondis, ayant envahi la lumière des acini. (Villa Algérienne, le 19/6/73).
 B - Stade 5 - Ponte sub-totale. Follicules presque vides, contenant quelques gamètes résiduels. (Villa Algérienne, le 4/7/73).

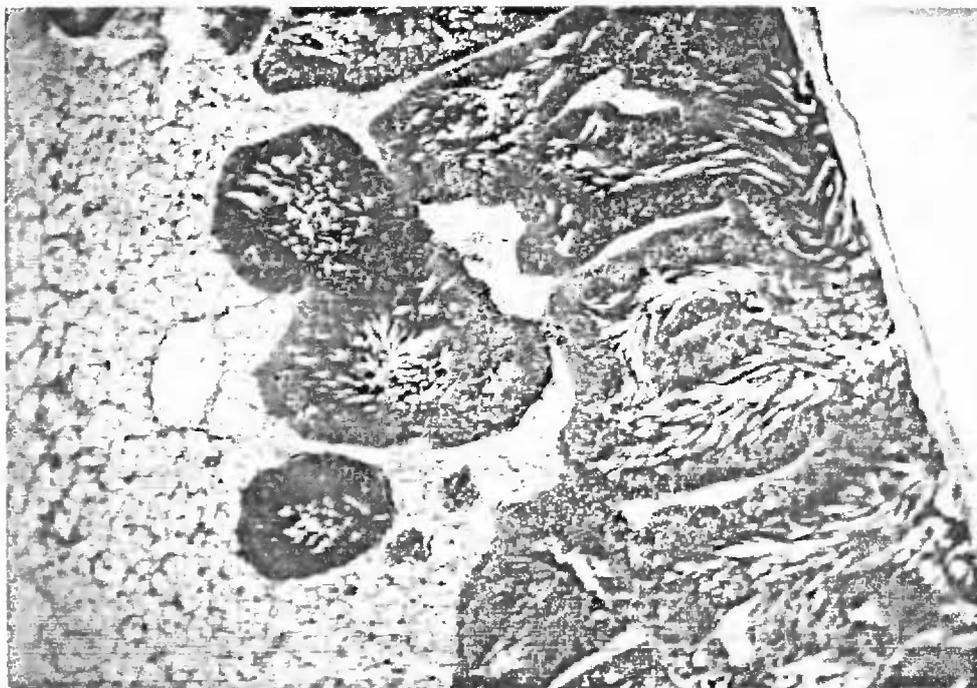
Etude histologique de gonades mâles de Crassostrea gigas réparties selon la classification de LE DANTEX (1968). Fixation au bouill, coloration à l'hématoxyline éosine.

- A - Stade 1 - Tubules de la gonade en formation, se développant dans le tissu conjonctif lacuneux, entre l'épiderme et le tube digestif. (Villa Algérienne, le 20/3/73).
- B - Stade 2 - Acini bien développés, contenant de nombreux spermatozoïdes en cours de formation. Rares gamètes mâles mûrs. (Villa Algérienne le 20/4/73).
- C - Stade 3P - Les acini ont envahi la presque totalité du tissu conjonctif de soutien; spermatogénèse et spermiogénèse actives; présence de nombreux spermatozoïdes mûrs, libres dans la lumière des acini. (Villa Algérienne, le 18/5/73).



A

200 μ



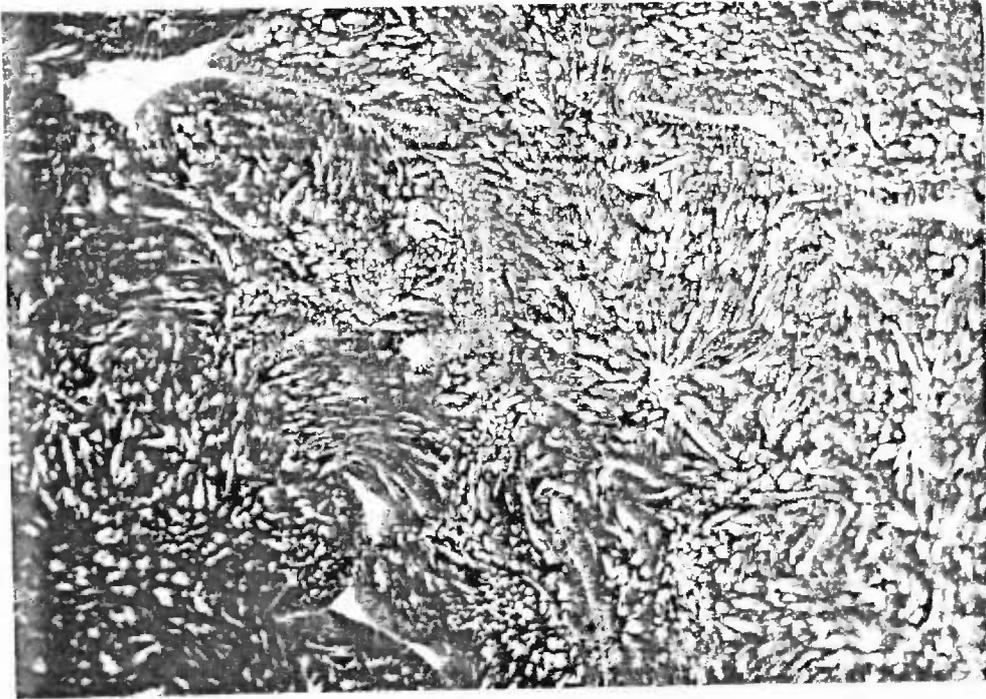
B

200 μ

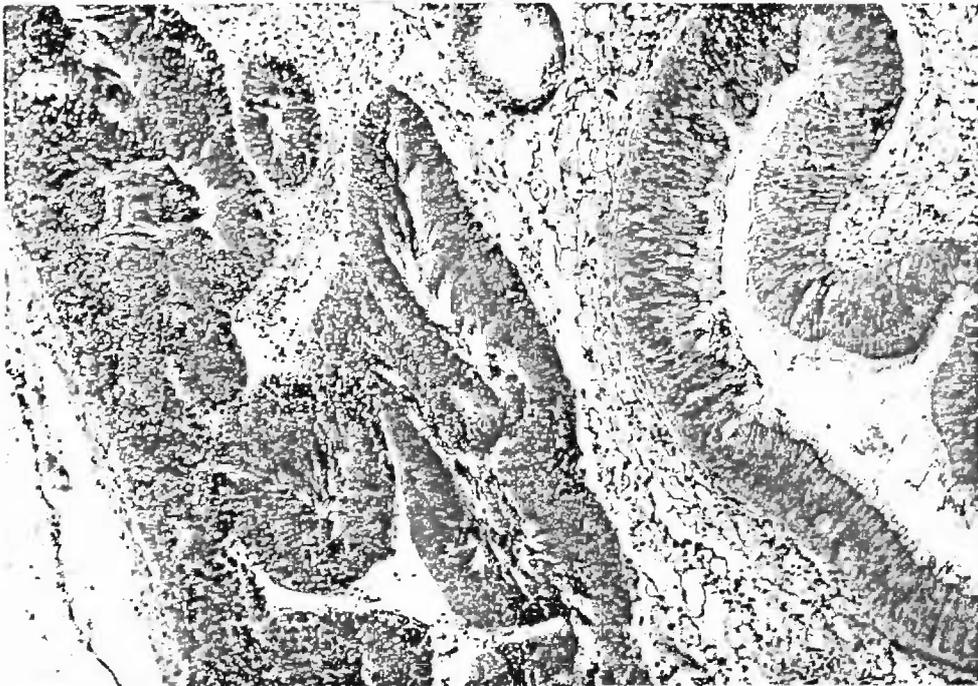


C

200 μ



A

200 μ 

B

200 μ

Etude histologique de gonades mâles de *C. gigas* (suite de la planche 22)

A - Stade 3 H- Testicule à son développement maximum. Tout le tissu conjonctif de soutien a été envahi : très nombreux spermatozoïdes libres dans la lumière des acini. (Villa Algérienne, le 19/5/73).

B - Stade 5 - Testicule après une éjaculation massive. Volume de la gonade fortement diminué. Absence presque totale de spermatozoïdes dans la lumière des acini. A la suite de ce premier cycle de la gamétogénèse, la gonade est ici en voie de restauration. (Gorp, le 4/7/73).

Nous nous sommes proposés de déceler les pontes dans le milieu naturel. Quand le frai est-il possible ? Il ne peut intervenir qu'entre les stades 3H et 4 (vidage partiel de la gonade) ou entre les stades 4 et 5 (ponte ou éjaculation totale). En effet, les émissions de produits sexuels n'interviennent que lorsque les mollusques se trouvent dans "l'état instable" : toute variation de l'un ou plusieurs facteurs de milieu provoque ponte ou éjaculation (BOUXIN, 1955). Cet auteur précise que cet état ne saurait être décelé par un quelconque examen de la gonade; le fait que les ovules soient fécondables artificiellement ne signifie pas qu'il soit atteint. Seuls des essais de stimulation des émissions, artificiellement, permettent de savoir si les mollusques ont atteint ce stade que LUBET (1959) appelle lui aussi "phase instable".

Comme LE DANTEC, nous avons mesuré l'index de condition K de KÖRRINGA (1955) : $\frac{\text{poids sec de la chair des mollusques} \times 1000}{\text{capacité intervalvaire}}$ *

Pendant la période estivale, ce paramètre peut faciliter l'évaluation de l'état de réplétion de la glande génitale. La gonade, à son maximum de développement, représente plus de 40 % du volume total de la chair. Une ponte totale, dans ces conditions, se traduit par une chute marquée de l'index K, la reconstitution de la glande génitale se caractérisant, au contraire, par une augmentation de ce même index.

Nous comparerons les résultats obtenus par les examens de maturité sexuelle à ceux que fournit l'ostrogographie pour la détermination de la date du frai dans le Bassin d'Arcachon.

4/ Recherche de véligères de Crassostrea dans le plancton

La recherche des véligères dans le plancton fournissait à LE DANTEC (1968) des indications supplémentaires pour la détermination des "dates probables de pontes"; là encore nous avons comparé ses données avec celles de l'ostrogographie. KÖRRINGA (1941) soulignait en effet que "les comptages de larves étaient seuls en mesure de fournir une idée de l'importance du frai, tant pour les espèces ovipares que larvipares; ceci dans la mesure où les observations sont réalisées à une très grande fréquence; l'auteur estimait que les prélèvements devaient être effectués au moins une fois par jour. Ceci n'est guère réalisable dans le bassin d'Arcachon -de par son étendue-et de par la complexité du régime hydraulique de ses différents chenaux-; c'est la raison pour laquelle il n'a été possible à LE DANTEC de relier les pontes aux résultats des numérations de larves qu'avec peu de précision. En effet, les observations de laboratoire, lors d'élevages artificiels des larves de Crassostrea sp, montrent que le seul aspect des véligères ne permet pas de situer le moment précis du frai; les véligères, à leur premier stade de formation ("larves D ou larves grises", si l'on se base sur leur forme ou sur leur couleur) apparaissent selon les conditions de milieu, de 24 à 48 heures après les fécondations. Ces dernières interviennent généralement dans les minutes qui suivent la ponte et l'éjaculation. De plus, la prise en charge de la nourriture, n'est importante, sous des conditions moyennes de milieu, qu'après les premières 24 ou 48 heures: c'est alors que les jeunes véligères augmentent de taille,

..../

* La capacité intervalvaire est la différence entre le volume total des huîtres et celui des coquilles vidées du mollusque.

d'une part, et se colorent d'autre part. Il est donc très difficile, sauf exception, de situer le moment précis du frai d'après la présence de larves.

La méthode de recherche des larves d'huîtres creuses dans le plancton, que nous avons utilisée, a été mise au point par BOURY (1968) et modifiée par LE DANTEC (1968). Nous en rappellerons très brièvement le principe. Onze stations sont prospectées dans l'ensemble du bassin d'Arcachon, généralement deux fois par semaine, pendant la saison de reproduction. A chacune de ces stations, des pêches sont effectuées en surface et à un mètre de profondeur (recherche des véligères proches de leur stade de fixation) à l'aide de filets à plancton de vide de maille choisi en fonction de la taille des larves : 72 microns pour la recherche des larves "petites" (hauteur inférieure à 105 microns) et "évoluées" (hauteur comprise entre 105 et 160 microns); et vide de maille de 130 microns pour la recherche des larves "moyennes" (160 à 235 microns) et "grosses" (taille supérieure à 235 microns, véligères approchant du stade de fixation). Chaque trait de filet permet de filtrer environ 1,5 m³ d'eau de mer; le nombre de larves par prélèvement est évalué, après dilution, sous le microscope.

Les données que nous utiliserons ont été obtenues en calculant la moyenne des valeurs obtenues pour les 11 stations; à la différence de LE DANTEC (1968) qui basait ses observations sur les numérations de larves "petites" pour rechercher la date probable du frai, nous avons utilisé les nombres de larves "grises" : nous avons vu qu'il s'agit de véligères qui ne se sont que peu ou pas alimentées et qui sont généralement âgées de 24 à 48 heures. Nous avons considéré comme répondant à cette définition les larves dont la hauteur (distance du sommet de l'umbo au bord ventral de la coquille) était inférieure à 75 microns.

B - L'émission des gamètes chez *Crassostrea angulata* et *C. gigas*

1 - Observations au laboratoire

Dans son travail sur l'écologie et la reproduction de l'huître portugaise, LE DANTEC (1968) relate quelques expériences de stimulation thermique de l'émission des produits génitaux. Cependant, l'acte de ponte et de déjaculation chez *C. angulata* n'avait fait l'objet, à notre connaissance, d'aucune étude particulière. D'une façon générale les auteurs semblaient admettre que l'on peut étendre à toute l'espèce *Crassostrea* les résultats obtenus chez *C. virginica* par GALTSCOFF. Nous avons voulu le vérifier chez l'huître portugaise, et ultérieurement chez l'huître japonaise, afin de tirer partie de la particularité de l'activité valvaire lors du frai, pour des études sur la reproduction des huîtres. Le rythme des émissions, par exemple, ne peut être connu avec précision que par surveillance du comportement de ces lamelli-branches : les pontes de faible durée, repérables sur les myogrammes, échappent à l'observation par simple examen de la gonade.

A la lumière des résultats expérimentaux de GALTSCOFF, nous avons cherché à déclencher l'émission des produits sexuels, afin d'observer les phénomènes de ponte et de déjaculation et d'enregistrer l'activité valvaire des huîtres au cours de l'acte sexuel. Nous avons utilisé, d'une part, des *C. angulata* de "pignot", en provenance de la station à caractère océanique de Cap-Ferret; puis au cours d'expériences de reproduction artificielle chez *Crassostrea gigas* (NIS et KRANIS, 1974) nous avons pu effectuer des observations identiques sur des huîtres japonaises d'élevage.

Les sujets ont été, dans la plupart des cas, soumis à une double stimulation :

- choc thermique, par passage de la température de l'eau de mer (environ 22°C) à la température de 32°C;
- stimulation chimique par action de suspensions de produits sexuels d'individus mâles.

Dans ces conditions, les effets des deux excitations se renforcent et l'on obtient le maximum de chances de succès. Nous avons pu noter qu'il existe, parmi les individus qui présentent un aspect morphologique de stade 3H des sujets qui sont "réfractaires" à toute stimulation. Une observation semblable avait été faite par LUBET (1959) chez Mytilus edulis.

Nous nous étions proposés d'étudier, dans son détail, l'activité valvaire des huîtres creuses, lors de l'émission des produits sexuels; nous avons ainsi utilisé des tambours à révolution rapide (10 mm/mn). Puis nous avons essayé de voir s'il était possible de reconnaître cette activité valvaire particulière sur des appareils à révolution lente qui nous permettent de contrôler le comportement des mollusques pendant de longues périodes, dans le but de détecter le frai dans le milieu naturel.

a/ L'émission des produits femelles

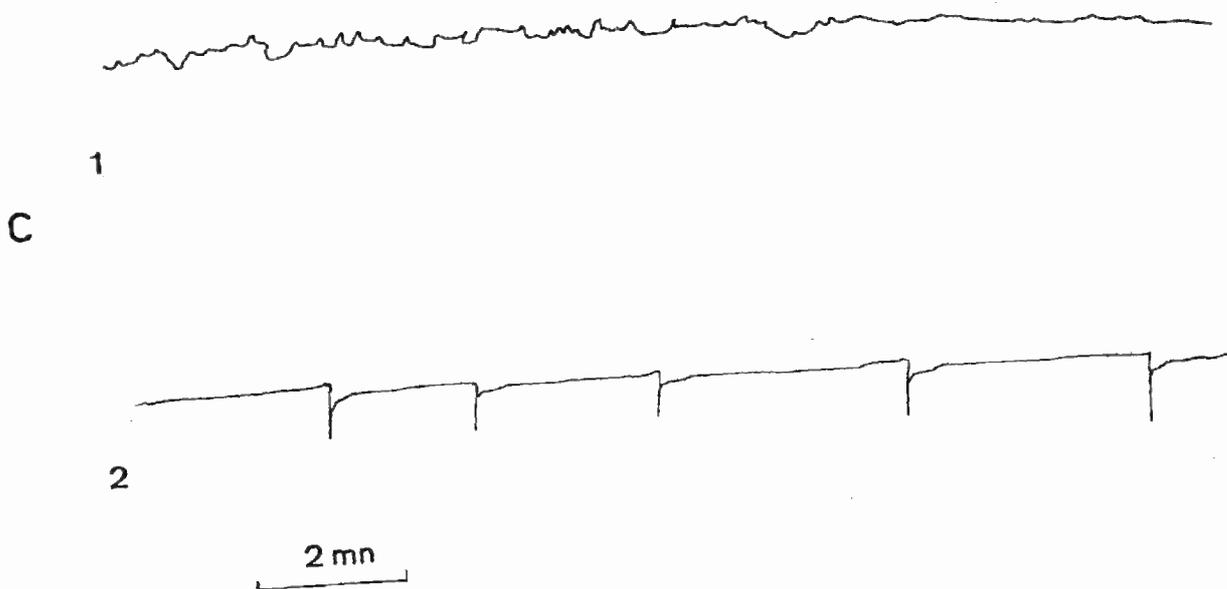
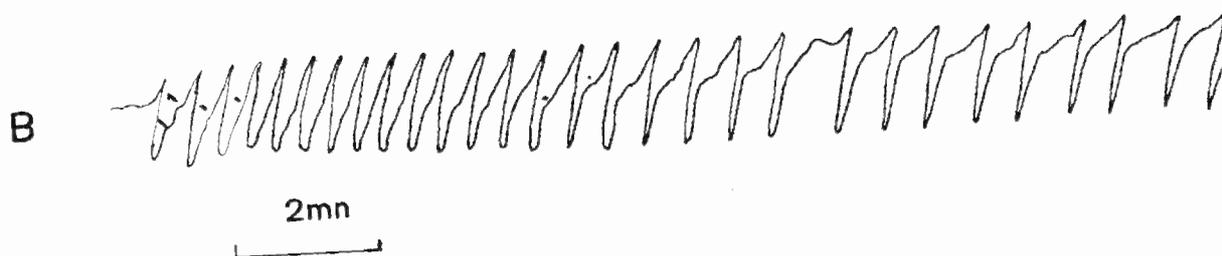
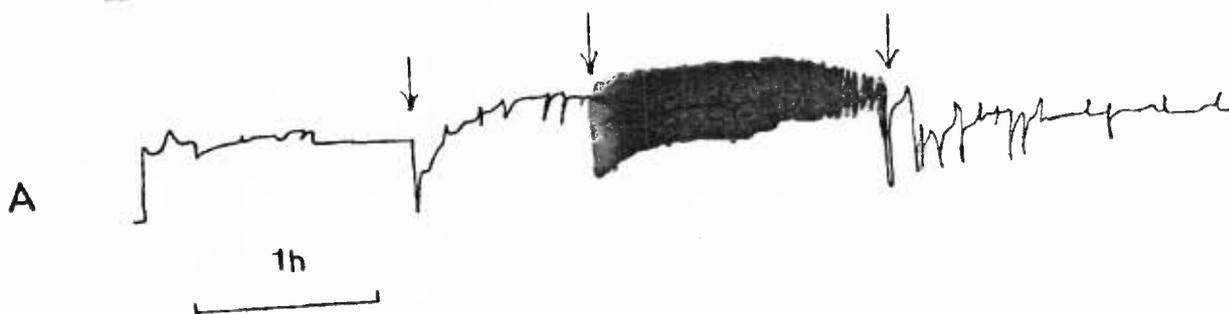
GALTSOFF a montré chez Crassostrea virginica que la ponte comprend trois phases distinctes : évacuation des œufs de l'ovaire; contraction du muscle adducteur; et ouverture du manteau. On peut aisément observer les deux derniers phénomènes en plaçant les sujets en expérience contre l'une des parois d'un aquarium de verre. Nous avons pu constater, tant chez C. variolata que chez C. gigas, que le frai s'annonce généralement par un relâchement inhabituel du muscle adducteur; on note un baïllement accentué de l'huître. Il permet d'observer le comportement particulier du manteau. Chez l'huître qui filtre normalement, les tentacules marginaux de ses deux lobes occupent des positions sensiblement parallèles aux bordures des valves. Ils prennent ici une position perpendiculaire par rapport à la précédente, et obstruent la cavité palléale; ils ménagent cependant une petite fenêtre ovale, située dans la région opposée à la charnière, en position antérieure.

Pendant ce temps le muscle adducteur présente une activité inhabituelle qui se traduit par des mouvements alternatifs de fermeture et d'ouverture des valves. L'abaissement brutal de la valve droite s'accompagne de l'expulsion d'un nuage d'œufs, qui sont projetés à plusieurs centimètres de l'huître femelle. La valve operculaire se soulève à nouveau, lentement, en marquant un léger palier, avant d'occuper la même position baïllante. Son abaissement soudain accompagne l'émission d'un nouveau nuage de gamètes. Le phénomène peut se reproduire avec une régularité remarquable pendant plusieurs dizaines de minutes (pontes totales) ou seulement pendant quelques minutes (frai partiel). Les contractions, rapides au début, voient leur rythme diminuer et le phénomène s'estomper. Le myogramme de la fig. 3 (Pl. 24) est identique à ceux de GALTSOFF; la même interprétation peut en être donnée. Lorsque les œufs pénètrent dans la cavité épibranchiale, les bords du manteau viennent se rejoindre; ils ménagent une fenêtre ovale et isolent partiellement la cavité palléale du milieu extérieur. Le cheminement des ovules le long des tractus génitaux est dû à la seule activité ciliaire de l'épithélium qui les borde; puis les gamètes femelles pénètrent dans les tubes aquifères des branchies qu'ils traversent par les osties pour se déverser dans la cavité palléale. Le passage des œufs au travers

Figure A : Aspect général de l'activité valvaire chez C. angulata, au cours d'une ponte déclenchée à l'aide d'une suspension de sperme. La faible vitesse de déroulement du tambour permet de contrôler l'activité valvaire de l'huître pendant plusieurs jours. Déroulement de gauche à droite; la position supérieure de l'enregistrement correspond à la position ouverte des valves. La première stimulation (flèche) s'est accompagnée d'une perturbation de l'huître; la réouverture de la cavité palléale s'accompagne d'un changement marqué et progressif du tonus musculaire, annonçant la ponte. La seconde stimulation est suivie de l'émission des oeufs. La partie sombre de la courbe est due à la grande fréquence des battements de la valve droite; ceux-ci sont confondus à cause de la faible vitesse de déroulement choisie. L'émission a été abondante; elle a duré plus d'une heure. On remarquera, en fin de réaction, un ralentissement progressif des battements valvaires. L'huître s'est vidée; une nouvelle stimulation est sans effet, il y a retour au niveau habituel du tonus musculaire, caractéristique de l'huître qui filtre normalement.

Figure B : Partie d'un myogramme obtenu au cours d'une ponte par utilisation d'un cylindre à révolution rapide. Ceci permet l'interprétation détaillée de l'acte de ponte. Il faut remarquer l'uniformité de l'amplitude de relâchement du muscle adducteur, la régularité des battements rythmiques, et le léger ralentissement en fin d'émission, ainsi que le palier caractéristique de la phase ascendante. Ponte obtenue par stimulation thermique, chez Crassostrea angulata.

Figure C : Différents aspects de l'activité valvaire chez deux Crassostrea angulata au cours de l'éjaculation. Les valves droites étaient largement baillantes.



des branchies se produit lorsque le muscle adducteur a atteint environ la moitié de son relâchement maximal; ce dernier se ralentit un moment, ce qui se traduit sur le myogramme par le palier de la phase ascendante. Le déversement, à travers les ostias et leur passage dans la cavité palléale correspond à l'amplitude maximale d'ouverture des valves. La contraction brutale du muscle et l'abaissement violent de la valve droite produisent la projection des produits sexuels sous forme d'un jet canalisé par l'étroite fenêtre ménagée par les tentacules du manteau.

Les mouvements valvaires observés au cours de la ponte ne peuvent être confondus avec aucun autre. L'uniformité et l'amplitude de relâchement du muscle, la régularité des contractions, surtout en début de réaction, la présence d'un palier au milieu de la phase de relâchement, les caractérisent nettement.

Notons enfin que nous avons voulu vérifier les possibilités d'excitation de la femelle d'huître portugaise par le sperme de C. gigas et inversement. Les essais ont été fructueux.

b/ Emission des produits sexuels mâles

Les individus mâles sont souvent plus sensibles à la stimulation thermique ou chimique que les femelles; ce sont eux qui émettent généralement les premiers leurs produits sexuels, dans les populations naturelles d'huîtres; Nous verrons ultérieurement la signification de ce phénomène. Par contre, les manifestations de l'émission sont beaucoup plus discrètes que chez les femelles. Les courbes obtenues par enregistrement de l'activité valvaire ne permettent pas de détecter l'évacuation du sperme (fig. C.1 et C.2, pl. 24).

L'éjaculation est provoquée par de nombreuses substances chimiques chez les huîtres creuses : sperme, suspension d'œufs ou "egg water", c'est-à-dire eau de mer ayant contenu des ovules mûrs, et dont ceux-ci ont été éliminés par filtration ou par centrifugation, extrait d'algues, thyroïdine, etc.. Nous nous sommes limités à l'utilisation de suspensions de produits génitaux de C. angulata ou de C. gigas. La réponse des sujets a été variable dans son ampleur : l'évacuation du sperme peut durer quelques dizaines de secondes, puis s'arrêter, pour reprendre à chaque nouvelle stimulation; elle peut aussi se poursuivre sans interruption marquée pendant plusieurs dizaines de minutes, donnant à l'eau de mer environnante un aspect laiteux caractéristique. L'émission des spermatozoïdes ne fait intervenir ni le manteau ni le muscle adducteur; les produits sexuels, cheminant par activité ciliaire de l'épithélium qui borde les conduits génitaux, sont déversés par le tractus uro-génital dans le cloaque d'où ils sont entraînés par le courant exhalant. Pendant ce temps, et comme chez C. virginica, l'activité musculaire de l'huître est très variable. Nous avons pu observer des éjaculations pendant lesquelles la valve supérieure, nettement baïllante, restait pratiquement immobile. Dans d'autres cas, nous remarquons des contractions plus ou moins importantes du muscle adducteur, sans qu'il y ait de relation avec le déversement des spermatozoïdes (fig. C, pl. 24).

Les manifestations de la ponte et de l'éjaculation chez C. angulata et C. gigas sont donc identiques à celles que décrit GILTSOFF chez C. edulis. Chez l'huître portugaise, nous avons pu déclencher l'émission des produits sexuels soit par stimulation thermique ou chimique (suspension de produits sexuels en eau de mer), soit par action des deux facteurs conjugués. Les individus mâles semblent plus facilement excitables; pour une population donnée dont tous les sujets étaient au stade III, nous avons obtenu 100% de réponse chez les mâles contre 87% chez les femelles.

Les manifestations de l'éjaculation sont peu apparentes; elles ne s'accompagnent d'aucune activité particulière du manteau ou du muscle adducteur et ne sont pas déclençables par observation des enregistrements de l'activité valvaire des huîtres.

Par contre, les réactions de ponte sont caractéristiques et permettent par enregistrement, de repérer même les émissions de très faible durée. Leur déroulement correspond à un mécanisme de dispersion des oeufs dans le milieu (GALTSOFF, 1964). La densité des oeufs est en effet supérieure à celle de l'eau de mer et leur émission, sous forme de jet, à plusieurs centimètres de l'huître femelle, augmente la durée de maintien en suspension; par suite, les chances de fécondation sont plus grandes, ce qui favorise la survie de l'espèce chez ces organismes sédentaires dépourvus d'organe sexuel accessoire.

2 - Observations en bassin dégorgeoir

Nous venons de voir que lorsque les huîtres creuses, au stade 3M, sont en "phase instable", elles sont particulièrement sensibles à toute modification brutale de tout facteur de milieu. Par ailleurs, le facteur déclenchant le plus actif est l'adjonction dans l'eau de mer qui baigne les mollusques, d'une suspension de gamètes (rôle des hormones de GALTSOFF et de la diantline de ALLISON). A la suite de nos observations en laboratoire, nous avons essayé de déclencher le frai sur une population de Crassostrea gigas, en bassin dégorgeoir, afin d'essayer de dégager sa signification sur le plan écologique.

Nos expériences ont été menées au cours du mois de juin et de juillet 1971, sur des crassostrea gigas de deux ans élevées en poche ostréophile à Arams.

Les examens de maturité sexuelle permettaient de constater que dès le 2 juin, 75% des sujets étaient au stade 3M; des essais de stimulation thermique et chimique montraient qu'à cette date toutes les femelles étaient réfractaires tandis que 45% des mâles étaient en "phase instable". Le 22 juin, tous les sujets étaient au stade maximum de réplétion de la gonade; nous pouvions provoquer l'éjaculation chez tous les mâles; 10% des femelles répondaient à la double stimulation. Enfin le 7 juillet, tous les sujets/les deux sexes étaient stimulables. Dans le milieu naturel, le frai s'est produit le 7 et le 8.

Comme l'ont souligné de nombreux auteurs, en particulier GALTSOFF (1964), chez les ostréidés, et LUBET (1959) chez les Mytidés, les mâles sont plus facilement excitables que les femelles et entrent plus tôt dans la saison en phase instable. Nous avons pu constater ce même phénomène dans la population d'huîtres du Japon que nous avons utilisée pour nos expériences.

Un millier de C. gigas étaient transférées du parc au bassin dégorgeoir, à la fin du mois de juin, afin de tenter une expérience de reproduction en milieu fermé; les huîtres étaient réparties dans différents casiers d'expédition et entreposées sur le fond du dégorgeoir. En période de vives eaux celui-ci était vidé lors du descendant et se remplissait avec le flot; les mollusques étaient ainsi soumis à des chocs thermiques; pour les basses mers de la nuit, la température de l'air, lors de l'assec, descendait à 16°C. Par contre, lors de l'assec de l'après-midi, nous avions 27°C. La température de l'eau de mer, lorsqu'elle recouvrait les huîtres, se situait à 23°C. Les différents chocs thermiques subis par les huîtres n'ont pas été suffisants pour déclencher le frai: le 10 juillet, tous les mollusques étaient encore au stade 3M, alors que la même population s'était vidée sur parc. Nous avons alors procédé à des essais de stimulation chimique. Les casiers contenant les C. gigas ont été suspendus de façon à n'être recouverts que par 20 cm d'eau; nous avons préparé une suspension

de produits sexuels femelles et l'avons déversée au-dessus des huîtres. Quelques minutes plus tard un mâle s'est mis à éjaculer; puis plusieurs ont fait de même; la première femelle s'est mise à pondre, et très rapidement, le phénomène a gagné de proche en proche tous les individus des différents casiers. Nous avons pu constater, le lendemain, que plus de 95% des individus avaient été affectés par le frai : bon nombre se trouvaient au stade 5, une plus faible quantité au stade 4.

Nous avons placé des ostréographes dans ce même bassin dégorgoir; l'activité valvaire de 12 femelles était contrôlée. Les myogrammes obtenus nous ont permis de constater qu'elles avaient réagi de la même façon que les mollusques stimulés.

3 - Signification des phénomènes sur le plan écologique

Cette expérience montre bien que le frai est un phénomène collectif, tout au moins en ce qui concerne les pontes les plus importantes; il existe des interactions entre sujets des deux sexes: pontes et éjaculations se produisent comme une réaction en chaîne qui affecte la plupart des sujets d'une population donnée. Le phénomène a été décrit par ELSDY (1933 et 1939) et par QUAYLE (1969) qui ont signalé la libération massive des produits sexuels par les huîtres de gisement en Colombie britannique : l'eau qui recouvre les parcs ou les gisements devient laiteuse sur plusieurs centaines de mètres. Ce fait nous a d'ailleurs été signalé dans le bassin d'Arcachon, par les ostréiculteurs, ces dernières années.

Rappelons ici que ELSDY tirait partie de cette particularité pour faciliter la reproduction naturelle en Colombie britannique. Les températures de l'eau de mer, certaines années, étant suffisantes pour permettre la maturation des gonades chez S. gouldii; mais l'absence de choc thermique important, lors des étés les plus ensoleillés, ne permet le déclenchement des émissions que de façon tardive, en fin de saison. Les conditions de milieu deviennent défavorables au développement des veligères. L'auteur réalisait, dans la baie de Ladysmith Harbour le déclenchement artificiel du frai sur les huîtres des gisements naturels. Il suspendait en casier d'élevage une certaine quantité d'huîtres adultes, au-dessus des gisements naturels. Lorsque les conditions de milieu lui paraissaient favorables, il induisait le frai en arrosant les sujets avec une suspension de produits sexuels. Quand la totalité des mollusques réagissait, les casiers étaient descendus sur le gisement; les réactions de ponte et d'éjaculation gagnaient alors les huîtres sauvages.

Nous verrons que dans le bassin d'Arcachon, au cours de l'été de 1974 en particulier, le frai a été tardif (fin juillet au lieu de début juillet pour les années favorables); or des essais de stimulation avaient permis de constater que les sujets étaient "en phase instable" dès la fin juin. Son déclenchement artificiel aurait peut être permis d'améliorer le rendement du captage.

Nous nous sommes proposés de déterminer la date du frai par enregistrement de l'activité valvaire d'huîtres témoins; nous venons de voir que le frai est un phénomène collectif; dans ces conditions, l'état de comportement de quelques sujets témoins, doit permettre de contrôler celles de populations entières. La technique que nous utilisons ne gêne aucunement les mollusques en observation; en effet la fixation sur un support ne perturbe pas des organismes qui vivent fixés sur des pierres, à l'état naturel, ou viennent se capter sur des collecteurs.

Nous procédons de la façon suivante; dès le mois de mai, soit plus d'un mois et demi avant la date des premières pontes, nous déterminons le sexe d'un certain nombre d'individus à chaque station de contrôle : nous enfonçons entre les commissures des valves, en avant du muscle adducteur, une seringue qui nous permet de prélever un fragment de gonade pour examen au microscope. Les femelles sont montées sur les ostréographes. Les sujets ne seront plus dérangés jusqu'à la fin de la saison de reproduction.

2 - APPLICATIONS de l'OSTROGRAPHIE à l'ETUDE de la REPRODUCTION de CRASSOSTREA GIGAS DANS le BASSIN d'ARCACHON.

Nos travaux font suite à ceux de LE DANTEC (1958) sur la reproduction de C. angulata dans le bassin d'Arcachon; ses recherches l'amenaient à déterminer "les dates probables de pontes". L'ostréographie nous a permis de fixer la date exacte du frai.

A - La reproduction des huîtres creuses dans le bassin d'Arcachon

LE DANTEC a précisé les principales caractéristiques de la reproduction de C. angulata dans notre baie. Sur le plan de la gamétogénèse, il a constaté que les premiers stades (1 et 2) apparaissent au cours des processus printaniers, en mars et avril. Les stades de maturité sexuelle atteignent un premier maximum au cours de la période mai-juillet, avec atteinte de la phase instable.

La maturité est suivie de l'émission des gamètes qui peut être partielle ou totale; puis la gonade est le siège de phénomènes de restauration, qui précèdent de nouvelles périodes de frai; "la saison de reproduction s'étend depuis la date d'apparition du pourcentage maximum d'huîtres très pleines (station 3H) jusqu'au moment où le nombre de sujets vides est en augmentation continue et qu'il n'y a pas de restauration de la gonade". Cet auteur a montré que sur une moyenne de sept ans, la période de maturité sexuelle s'étend sur 113 jours en zone océanique et sur 98 jours en zone continentale. Malgré des restaurations partielles entre deux pontes le volume de la gonade diminue progressivement en cours de saison.

Enfin, la ponte d'un sujet particulier n'est pas une opération à court terme pendant laquelle la provision entière de cellules sexuelles est expulsée mais plutôt un long effort physiologique qui doit se poursuivre pendant plusieurs semaines.

Sur le plan du développement larvaire, LE DANTEC a noté que les jeunes larves apparaissent à des dates identiques ou très voisines dans les cheneaux est et ouest. Il est donc possible de mener des études statistiques des larves sur l'ensemble de la baie. L'auteur, chez C. angulata reconnaissait généralement de six à sept "générations" de larves, dont la plus importante apparaît entre le 28 juin et le 16 juillet.

Depuis l'apparition des premières Crassostrea gigas sur les collecteurs de la baie en 1970, nous avons suivi, selon les mêmes méthodes que celles de LE DANTEC, le déroulement de la reproduction de cette espèce dans nos eaux (HIS, 1973 et 1974). Ce n'est qu'au cours du printemps de 1971, après la disparition totale de C. angulata, que les huîtres japonaises ont été introduites de façon massive. Nous avons constaté que cette espèce présente un cycle de reproduction comparable à celui qu'a décrit LE DANTEC pour l'huître portugaise. Cependant, il semble qu'un bon développement larvaire ne soit assuré que lorsque la température de l'eau de mer se situe aux alentours de 22°C et au-dessus; le captage devient d'autant plus déficitaire que l'on s'éloigne de cette valeur; ce fut le cas en 1972 (captage nul) et en 1974 (récolte de naissain irrégulière, souvent négligeable).

B - Détection des pontes et examens de maturité sexuelle

Nous comparerons les données obtenues par des examens de l'état de maturité des glandes génitales de C. gigas et celles que nous ont fournies les ostréographes, à Arams (1973 et 1974), à Corp (1973) et à la Villa Algérienne (1974). (pl. 25 et pl. 26).

1 - Observations effectuées en 1973

Au cours du printemps de 1973, les premiers stades d'évolution de la gonade ont été rencontrés au mois d'avril avec respectivement 78% de stades 1 et 14% de stades 2 à Arams et 54% et 8% à Corp. La maturation de la gonade s'est poursuivie en mai et surtout en juin, avec, en début de mois, de 83 à 95% de stades 3P et 3H (maximum de 36% de 3H à Corp). Enfin, c'est le 19 juin que les premiers essais de stimulation artificielle du frai chez les femelles de C. gigas ont réussi. Nous notions alors de 70 à 80% de gonades hypertrophiées (stade 3H), un certain nombre de sujets étant en "phase instable", (tableau 1, pl. 26). L'état maximum de réplétion des gonades sera noté le 23 juin, ainsi que l'indiquent des index de conditions supérieurs ou égaux à 100. Soulignons d'ailleurs, à cette date, que notre prélèvement effectué à Arams à marée basse (9 h. du matin) précède de peu le premier frai enregistré à cette station (pontes des huîtres numéro J3 et J4 vers 19 heures (fig. A, pl. 26). A l'issue des premières pontes, la déplétion de la gonade est marquée. C'est ainsi que le 5 juillet, l'index K est tombé à 45 : 90% des mollusques ont émis partiellement leurs gamètes (stades 4) et 5% sont totalement vides (stades 5). L'ostréographie permet de préciser que les vidages de la gonade ont été progressifs : ils se sont déroulés du 23 juin au 1er juillet inclus; toutes les femelles ont pondu en une fois (J4, J5, J6 et J7), deux fois (J2 et J3), ou trois fois (J1). Le 13 juillet enfin nous notions 100% de sujets au stade 5 : les frais des 10 et 12 juillet ont abouti à la déplétion totale des gonades; l'index de condition est tombé à 40.

À Corp (fig. B, pl. 26) le frai s'est produit le 30 juin et le 1er juillet; nous constatons le 2 juillet que 34% des mollusques étaient au stade 4, et 58 au stade 5 (index K tombé à 55). Puis les gonades se sont partiellement reconstituées : le 12 juillet, les stades 3P atteignaient à nouveau 80%; le phénomène s'accroît pour donner 16% de 3H le 14 : le frai de la mi-juillet n'a donc pas affecté ici les mollusques, comme à Arams.

Tableau 1 : Résultats des observations sur la maturité sexuelle des C. gigas au cours de la saison de reproduction de 1973

G O R P									A R A M S								
Date	% des différents stades de maturité							K	Date	% des différents stades de maturité							K
	0	1	2	3	4	5	0			1	2	3	4	5			
Mai									Mai								
15	-	-	34	66	-	-	-	92	10	2	2	22	74	-	-	-	-
Juin									Juin								
1	-	4	8	52	36	-	-	66	5	-	-	10	60	30	-	-	65
19	-	-	2	28	70	-	-	91	10	-	-	-	20	80	-	-	75
20	-	-	-	-	90	-	-	100	20	-	-	-	-	100	-	-	100
Juil.									Juil.								
2	-	-	-	-	8	34	58	55	5	-	-	-	-	5	90	5	45
12	-	-	20	80	-	-	-	-	13	-	-	-	-	-	100	-	-
16	-	-	36	48	16	-	-	59	18	15	-	45	30	25	-	-	47
27	-	-	-	-	45	50	-	-	30	-	-	-	-	-	5	95	40
Août									Août								
2	-	8	8	-	-	16	68	-	1	5	10	-	-	-	5	80	40
13	58	24	16	2	-	-	-	53	12	30	30	10	5	25	-	-	50
20	-	-	65	-	-	-	35	40	15	72	20	4	-	-	4	-	40
25	5	25	45	25	-	-	-	54	25	20	44	24	-	10	-	-	47
31	-	4	-	8	88	-	-	83	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sept.									Sept.								
10	-	-	-	-	-	-	100	35	1	44	14	28	-	14	-	-	40
14	72	28	-	-	-	-	-	47	11	-	-	-	-	-	-	100	50
25	96	-	4	-	-	-	-	46	15	-	-	-	-	-	-	100	50
Oct.									Oct.								
11	100	-	-	-	-	-	-	47	2	-	-	-	-	-	-	100	50

Tableau 2 : Résultats des observations sur la maturité sexuelle des C. gigas au cours de la saison de reproduction de 1974

VILLA ALGERIENNE									A R A M S								
Date	% des différents stades de maturité							K	Date	% des différents stades de maturité							K
	0	1	2	3	4	5	0			1	2	3	4	5			
Mai									Mai								
20	2	10	46	42	-	-	-	59	1	66	8	54	32	-	-	-	50
Juin									Juin								
4	4	8	14	52	22	-	-	61	5	2	4	9	53	30	-	-	50
20	-	-	20	30	50	-	-	61	22	-	-	-	-	30	12	-	50
25	-	-	-	17	84	-	-	65	23	-	-	-	-	60	32	4	50
Juil.									Juil.								
3	-	-	-	20	80	-	-	73	1	-	-	2	12	84	-	2	100
10	-	-	-	-	94	6	-	63	5	-	-	-	-	60	40	-	70
									8	-	-	-	-	60	72	-	70

Relations entre résultats obtenus par les études de maturité sexuelle de S. gigas en 1973 à Ardes (A) et à Corps (B) et dates de ponte déterminées par ostréographie.

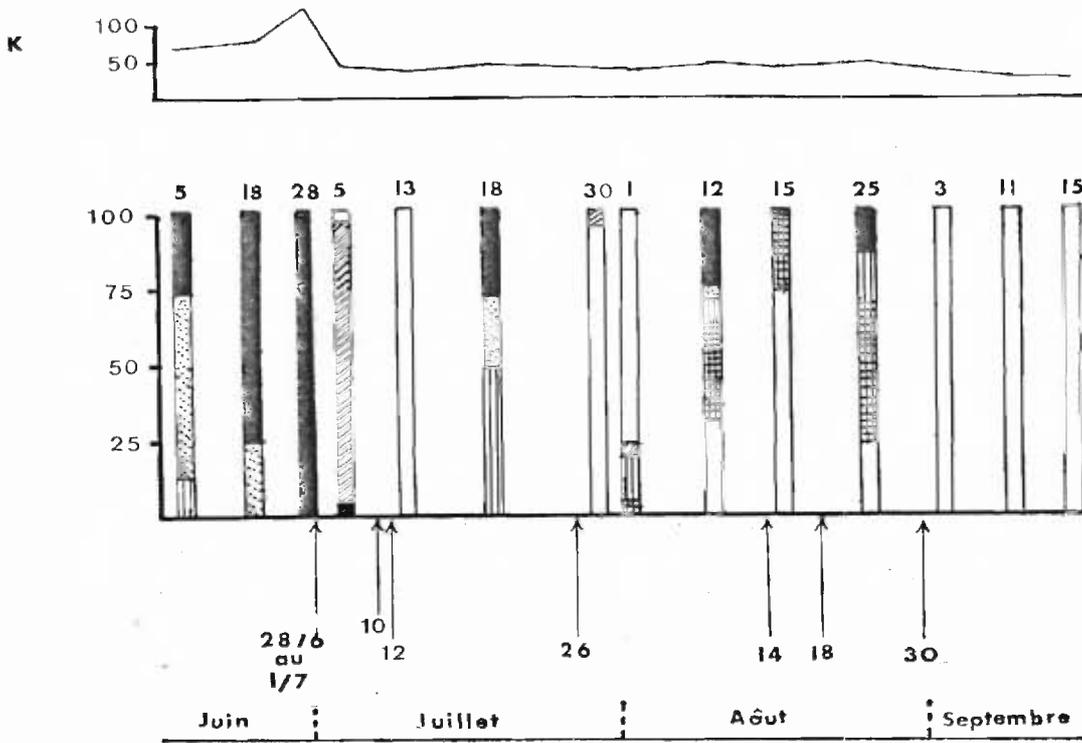
Dans les cartouches sont portés les pourcentages des différents stades de maturité sexuelle aux différentes dates de prélèvement (ces dernières sont mentionnées au-dessus de la cartouche).

Les dates auxquelles des pontes ont été enregistrées sont mentionnées à l'extrémité des flèches, à la partie inférieure des cartouches.

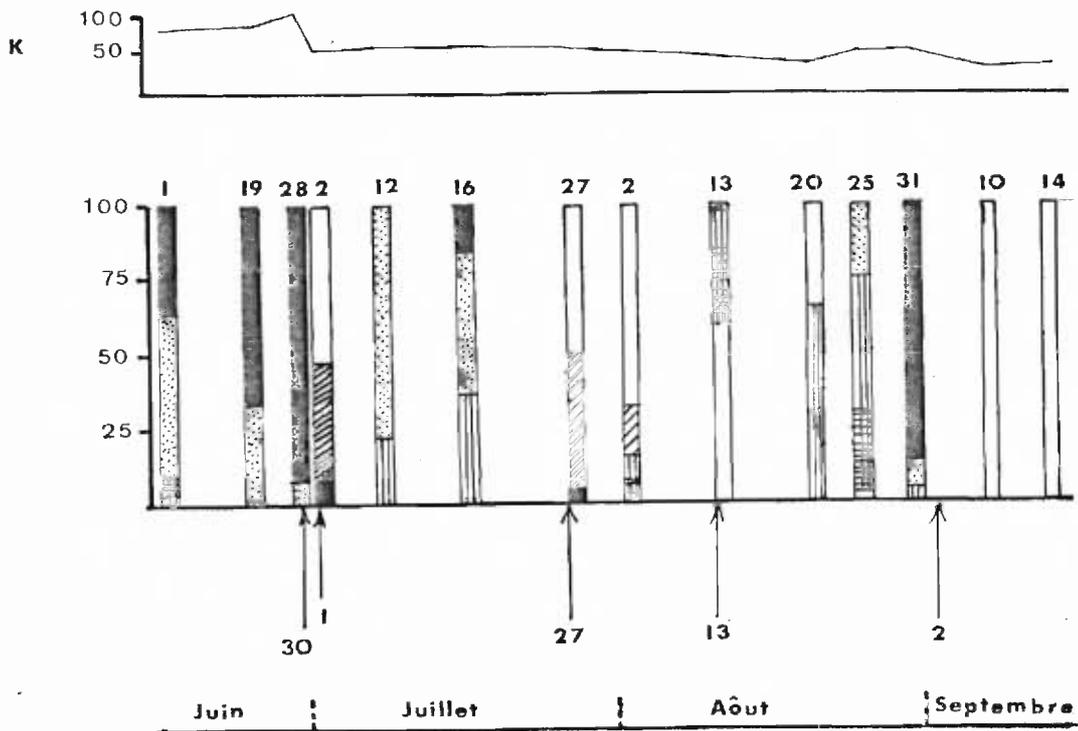
- stades 0 et 5 : en blanc
- stade 1 quadrillé
- stade 2 traits verticaux
- stade 3P pointillés
- stade 3H en noir
- stade 4 traits obliques

Les variations de l'index de condition K sont représentées au-dessus des cartouches

A



B



La restauration des gonades permet aux deux stations les pontes des 26 juillet (Arams) et 27 juillet (Gorp); dans ce dernier cas notre prélèvement d'huîtres effectué à 17 heures est postérieur au frai qui s'est produit le matin. Ainsi, les sujets des deux stations témoins sont à nouveau partiellement ou totalement vides.

Une nouvelle période de restauration débute dès les premiers jours d'août. Nous dénombrons 25% de stades 3H à Arams le 12 août. Nous ne connaissons pas l'ampleur du phénomène à Gorp : notre prélèvement est postérieur au frai du 13; l'ostréographie nous permet cependant d'affirmer que tous les sujets en observation ont été affectés par cette ponte. De même, à Arams, l'émission des produits sexuels s'est produite le 14; notre examen révèle que les stades 3H ont disparu; la ponte a été totale pour 72% des huîtres; un nouveau frai aboutit à la déplétions totale de tous les sujets le 18 août.

Une dernière période de reconstitution partielle se manifeste, ainsi qu'en témoignent nos observations du 25 août, sur les deux populations suivies. Le frai sera plus précoce à Arams (cinq sujets sur sept ont frayé le 30 août) qu'à Gorp. A cette dernière station, la restauration sera plus complète puisque le 31 août nous avons rencontré 88% de stades 3H : l'index K est remonté à 63. La ponte interviendra le 2 septembre.

Enfin, aux deux stations, les huîtres entrent en période de repos sexuel dès les premiers jours de septembre.

L'étude combinée des résultats obtenus par examen de gonade de sujets témoins et des données de l'ostréographie (Pl. 25 et 26), permet d'une part de fixer les dates exactes du frai, d'autre part de séparer avec précision les périodes de ponte des périodes de restauration. Nous pouvons résumer ainsi l'évolution de la gonade des C. gigas dans le bassin d'Arcachon en 1973 :

- maximum de réplétion des glandes génitales atteint à la fin juin. Frai partiel sur l'ensemble de la baie fin juin et début juillet,
- seule la station d'Arams est affectée par les pontes de la mi-juillet, qui se traduisent par une déplétion sub totale des gonades,
- tandis que la restauration se poursuit à Gorp, elle se manifeste à Arams, pour permettre aux deux stations les pontes des 26 et 27 juillet,
- une seconde période de restauration s'étend jusqu'au 13 août; elle est interrompue par les frais des 13, 14 et 18 août
- une troisième période de de reconstitution de la gonade permet les émissions des 30 août et 2 septembre,
- il y a enfin l'arrêt de l'activité sexuelle.

2 - Les observations effectuées en 1974

Elles intéressent les lots témoins de C. gigas d'Arams et de la Villa Algérienne (secteur à caractère océanique du bassin), avec 2 sujets placés sous contrôle de leur activité valvaire d'une part, et quatre d'autre part.

La gamétogénèse était plus précoce en 1974 puisque les stades 1 et 2 étaient rencontrés dès le mois de mars (Tableau 2, pl. 25 et 27).

Nous dénombrons 3% de stades 3P dès le 21 juin et 42% en mai; début juin apparaissaient les stades 3H : 32% à Arams et 22% à la Villa Algérienne; cette dernière station se caractérisait par la présence de 22% de stades 1 et 2, ce qui traduisait un retard sensible de l'évolution de la gonade malgré la précocité d'évolution du printemps.

Les deux populations ont évolué différemment comme l'indiquent les études de maturité sexuelle et les données de l'ostréographie (Tableau 2, pl. 25 et fig. A et B, pl. 27).

À Arams, un premier frai partiel se produit le 21 juin; nous constatons le 22 que 2% des huîtres sont partiellement vides; il est possible qu'une partie des mollusques classés au stade 3P ait aussi participé, dans une faible mesure, à la ponte. Les *F. pison* de la Villa Algérienne n'ont pas été affectés par le phénomène; lors des premiers jours de juillet, nous constatons une évolution très nette de la gonade, comme l'indiquent les index de condition des 2, 10 et 17 juillet : respectivement 73, 79 et 83. À cette dernière date tous les lamellibranches de la station océanique sont au stade 3H.

Après la reconstitution de la glande génitale des huîtres d'Arams (84% de stades 3H et index de 106) de nouveaux frais partiels se produisent les 3, 6 et 7 juillet. (72% de stades 4 et 5).

Une restauration rapide, permet à nouveau à 84% des sujets de présenter une gonade hypertrophiée le 17 juillet (index de 75); elle est suivie d'un frai très important qui fait passer 84% des mollusques au stade 5 les 21, 22 et 23 juillet; l'index de condition est tombé à 40.

La première ponte sera tardive, à la Villa Algérienne; elle n'intervient que le 24 juillet; massive, elle se traduit par le passage de tous les sujets au stade 5; l'index chute à 34 (fig. B, pl. 27).

Un nouveau cycle de la gamétogénèse intéresse les mollusques des deux stations; à Arams nous dénombrons 50% de stades 3H le 3 août contre 28% de stades 2 et 3P à la Villa Algérienne; il est vraisemblable que la reconstitution aboutit à l'apparition de stades 3H à cette station, afin de permettre les pontes que nos appareils ont enregistrées les 7, 9, 12, 13, 14 et 15 août (fig. B, pl. 27). Des frais se sont produits à Arams les 3, 4 et 6 août; ils n'affectent qu'une partie de la population puisque le 9 nous rencontrons encore des sujets en phase de reconstitution (24% de stades 2; 18% de stades 3P et 4% de stades 3H). Puis, comme pour la station océanique, des pontes interviendront les 13, 14, 15 et 16 août.

Une dernière période de restauration, constatée le 21 août (présence de stades 2 et 3P) explique les pontes de la Villa Algérienne (25 août, 3 et 4 septembre), et d'Arams (6 septembre).

L'activité gamétogénique est pratiquement nulle à partir de cette date; les rares stades 3P notés les 13 et 19 septembre résultent, par examen des frottis au microscope, l'invasion des gonades par les masses nécrotiques qui traduisent une dégénérescence sur place des éléments sexuels (LUBET, 1959).

Relations entre les résultats obtenus par les études de maturité sexuelle de *C. gigas*, en 1974 à Arass (A) et à la Villa Algérienne (B), et dates de pontes déterminées par ostréographie.

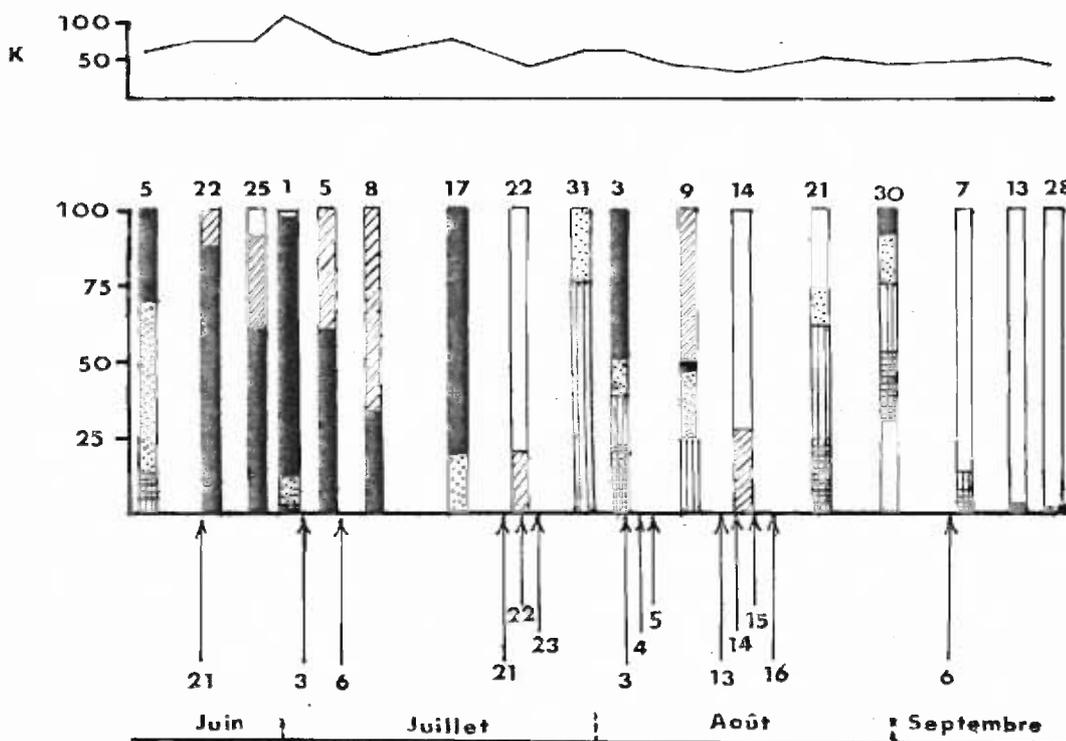
Dans les cartouches sont portés les pourcentages des différents stades de maturité sexuelle aux différentes dates de prélèvement (ces dernières sont mentionnées au-dessus des cartouches).

Les dates auxquelles des pontes ont été enregistrées sont mentionnées à l'extrémité des flèches, à la partie inférieure des cartouches :

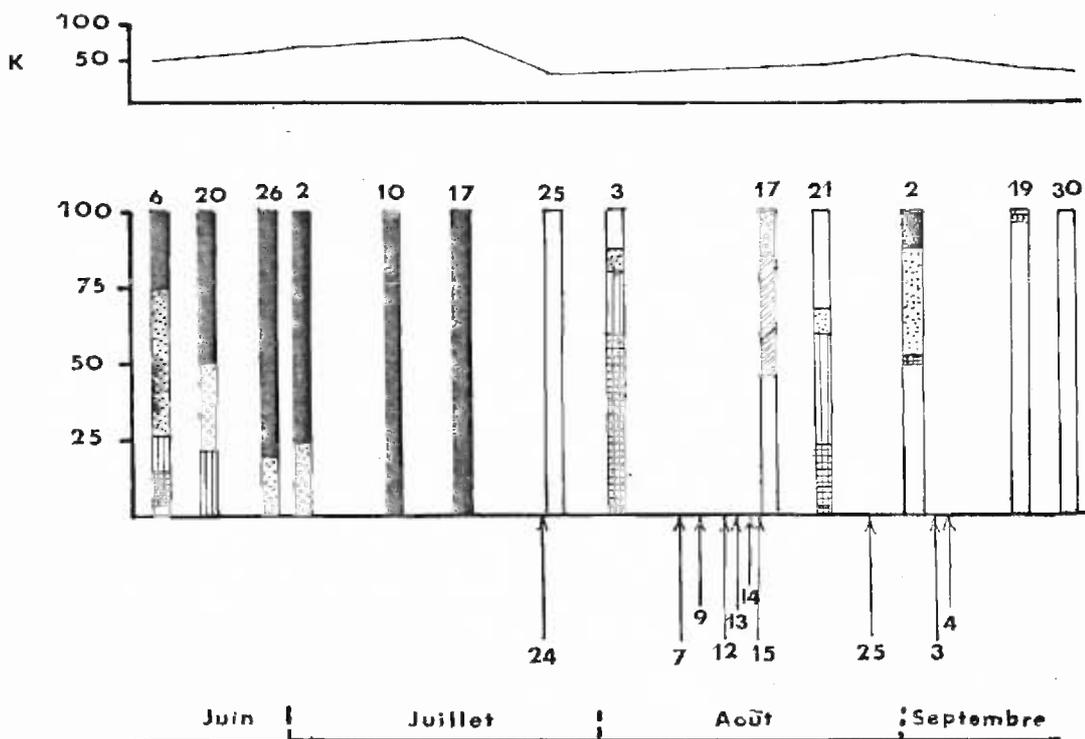
- stades 0 et 5 : en blanc
- stade 1 : quadrillé
- stade 2 : traits verticaux
- stade 3P : pointillés
- stade 3H : en noir
- stade 4 : traits obliques

Les variations de l'index de condition K sont représentées au-dessus des cartouches.

A



B



Là encore, l'enregistrement des pontes nous a permis de mieux comprendre l'évolution des gonades à ces deux stations.

- celle d'Arams : se caractérise par les frais de la fin juin et du début juillet; puis par l'émission, beaucoup plus conséquente, du 21 au 25 juillet, avec reconstitution de la gonade entre ces différentes périodes. Enfin, de la fin juillet au commencement de septembre, des restaurations de la glande génitale, interrompues par des pontes de faible importance ont été reconnues.
- les mollusques de la zone océanique ont subi une évolution différente, tout au moins jusqu'aux derniers jours de juillet. Le frai a été différé jusqu'au 24 juillet : à cette date il a été massif et total. Puis, comme pour la station précédente et jusqu'aux premiers jours de septembre, nous avons noté une alternance de restauration de la glande génitale chez certains sujets, et des pontes chez d'autres.

C - Détection des pontes et données des numérations de larves dans le plancton.

Comme précédemment, nous ferons état des résultats obtenus au cours des étés de 1973 et 1974 : le premier s'est caractérisé par une évolution particulièrement favorable des véligères d'huîtres, aboutissant à un captage très abondant; le second, pour des conditions thermiques de l'eau de la baie beaucoup moins favorables, s'est soldé par une très mauvaise évolution des larves; le captage a été très irrégulier, parfois négligeable dans certains secteurs.

Afin de comparer résultats de numération de larves et importance des pontes, nous avons calculé chaque été, pour toutes les huîtres en enregistrement, la durée totale des différents frais : 7 h. 8 min. en 1973 à Arams et Gorp (Tableau 1, pl. 28), et 9 h. 32 min. en 1974 à Arams et à la Villa Algérienne (Tableau 1, pl. 29). A chaque date nous avons ensuite calculé la durée du frai en pourcentage de la durée totale pour l'été considéré, et comparé ce résultat à celui de nos numérations de larves. Nous avons pu ainsi établir les diagrammes des planches 30 et 31.

Sur ces derniers sont mentionnés les nombres de "larves petites" (hauteur inférieure à 105 microns), mais aussi les "larves grises" (hauteur inférieure à 75 microns); la couleur de ces dernières indique qu'elles ne sont pas alimentées; elles sont âgées de 24 à 48 heures au maximum.

La fig. de la planche 30 permet de reconnaître, pour l'été 1973 cinq périodes de ponte : du 22 juin au 2 septembre. La plus importante se situe de la fin juin aux premiers jours de juillet; elle s'étale sur quatre jours et correspond aux importantes populations de véligères rencontrées du 2 au 6 juillet.

La seconde période, de plus faible importance, permet cependant de noter la présence de larves D.

La troisième, les 26 et 27 juillet, explique la présence des larves notées entre le 22 et le 31 juillet; cependant, dans ce dernier cas, des larves

Tableau 1 : La date et la durée des pontes enregistrées au cours de l'été 1973, à Arams et à Gorp

A R A M S							G O R P			
A.1	A.2	A.3	A.4	A.5	A.6	A.7	G.1	G.2	G.3	G.4
29/6 19 mn	21 mn	20 mn	23 mn	-	-	-	-	-	-	20 mn
30/6 7 mn	-	-	-	-	-	-	20 mn	20 mn	5 mn	-
1/7 4 mn	3 mn	8 mn	-	7 mn	30 mn	7 mn	-	-	-	-
10/7	-	-	-	-	-	15 mn	-	-	-	-
12/7 10 mn	7 mn	7 mn	4 mn	-	-	-	-	-	-	-
24/7 -	-	-	-	3 mn	13 mn	-	-	-	-	-
27/7 -	-	-	-	-	-	-	10 mn	12 mn	15 mn	15 mn
13/8 -	-	-	-	-	-	-	8 mn	10 mn	5 mn	3 mn
14/8 4 mn	4 mn +	6 mn	3 mn	-	-	-	-	-	-	-
16/8 4 mn	3 mn	-	-	6 mn	7 mn	-	-	-	-	-
30/8 -	15 mn	7 mn	5 mn	-	6 mn	8 mn	-	-	-	-
2/9 -	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5 mn
Nb total de pontes	5 fois	6	5	4	3	4	3	3	4	4
Durée to- tale des pontes	44 mn	51 mn	48 mn	35 mn	16 mn	55 mn	30 mn	48 mn	42 mn	30 mn

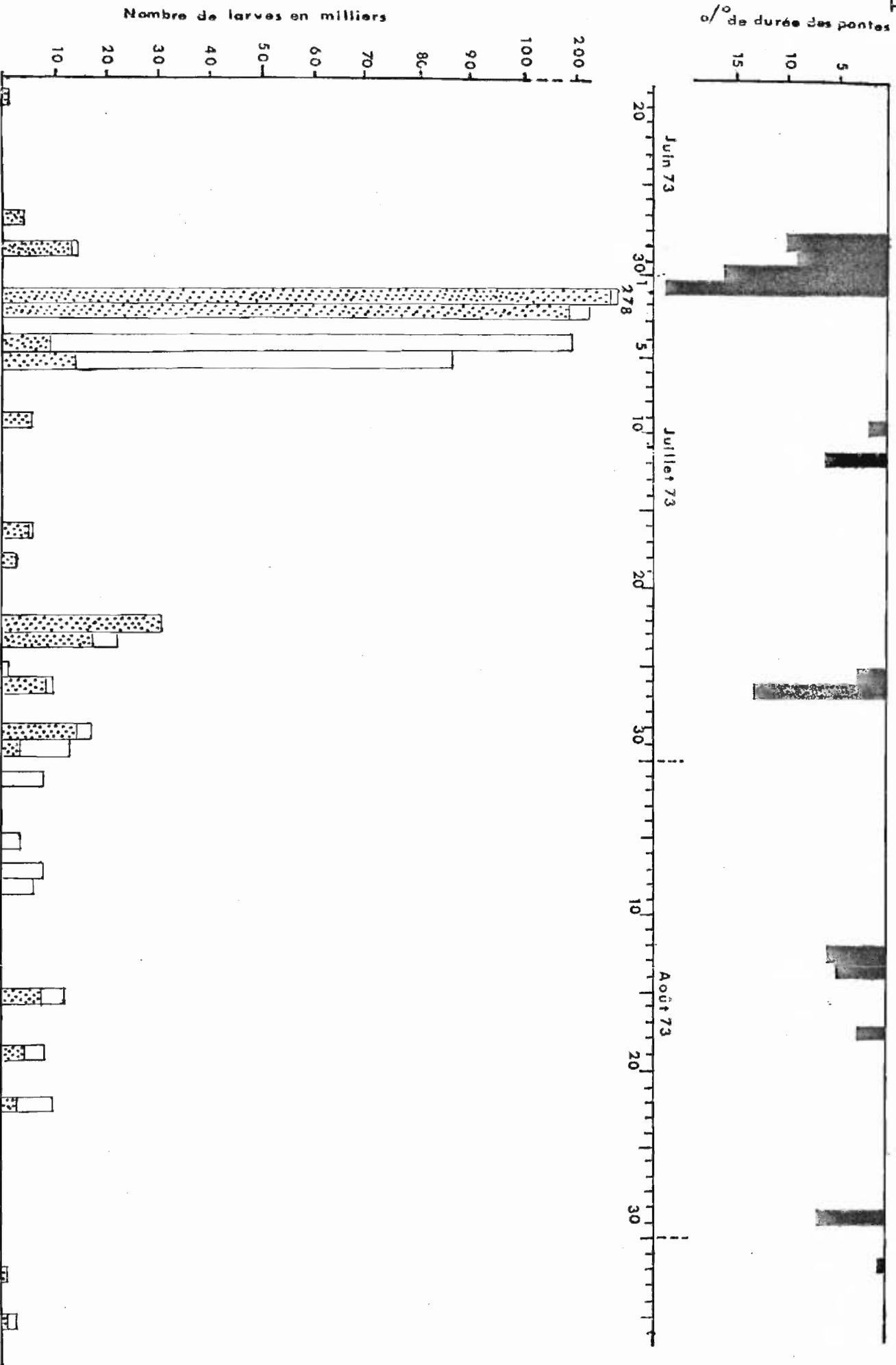
Tableau 1 : la date et la durée des pontes enregistrées à Arzus et à la Villa Algérienne, auprès de l'été 1974

Date	A R Z U S								VILLA ALGÉRIENNE			
	A.1	A.2	A.3	A.4	A.5	A.6	A.7	A.8	V.1	V.2	V.3	V.4
21/6	10 mn	10 mn	40 mn	10 mn	-	-	-	-	-	-	-	-
3/7	-	8 mn	7 mn	-	-	-	7 mn	-	-	-	-	-
6/7	-	5 mn	-	-	10 mn	-	-	-	-	-	-	-
7/7	4 mn réact. pathol.	-	-	10 mn	-	-	10 mn	11 mn	-	-	-	-
21/7	-	15 mn	-	-	14 mn	-	8 mn	-	-	-	-	-
22/7	-	3 mn	-	11 mn	-	18 mn	1 mn	16 mn	-	-	-	-
23/7	morte	-	-	-	-	-	-	4 mn	-	-	-	-
24/7	-	-	-	-	-	-	-	-	40 mn	22 mn	40 mn	20 mn
3/8	-	7 mn	10 mn	-	-	-	7 mn	-	-	-	-	-
4/8	-	-	-	5 mn	-	11 mn	-	6 mn	-	-	-	-
6/8	-	5 mn	-	-	15 mn	-	-	-	-	-	-	-
7/8	-	-	-	-	-	-	-	-	8 mn	-	-	-
9/8	-	-	-	-	-	-	-	-	4 mn	4 mn	8 mn	3 mn
12/8	-y	-	-	-	-	-	-	-	3 mn	-	5 mn	-
13/8	-	6 mn	-	3 mn	-	-	-	-	-	4 mn	2 mn	-
14/8	-	-	-	1 mn	6 mn	6 mn	-	-	10 mn	3 mn	-	-
15/8	-	-	-	1 mn	2 mn	-	-	2 mn	2 mn	-	5 mn	-
16/8	-	-	-	1 mn	-	2 mn	-	2 mn	-	-	-	-
17/8	-	-	-	-	-	-	-	2 mn	-	-	-	-
29/8	-	-	-	-	-	-	-	-	8 mn	-	5 mn	3 mn
3/9	-	-	-	-	-	-	-	-	7 mn	-	-	6 mn
4/9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5 mn	6 mn	3 mn
6/9	-	6 mn	-	3 mn	9 mn	-	rappe	4 mn	-	-	-	-
Nb de pontes total	morte	2	3	9	6	4	5	8	8	5	7	4
Durée totale	-	1h00m	57mn	97 mn	52 mn	37 mn	23 mn	47 mn	1h22m	39 m,	1h06m	39 mn

N.B. : L'huître n° A.1 est morte le 21 juillet, après avoir présenté une activité valvaire de type pathologique. De même l'huître A.7, présentant une activité valvaire anormale, a été sacrifiée pour des études de pathologie.

Relations entre pourcentages de durée des pontes, par rapport à la durée totale des fraies enregistrés à Arans et à Corp; et résultats des numérations de larves de L. gigas dans le plancton du bassin d'Arcachon en 1973, aux différentes dates

- en pointillés : nombre de larves "grises"
(hauteur inférieure ou égale à 75 microns)
exprimé en milliers
- en blanc : nombre de larves "petites" (hauteur comprise
entre 75 et 165 microns) exprimé en milliers
- en noir : pourcentage de durée des pontes aux différentes
dates par rapport à la durée totale des pontes
enregistrées en 1973



autres que ceux de nos stations témoins sont à l'origine des chiffres importants mentionnés à partir du 22 juillet.

La quatrième, étalée sur six jours, intervient les 13, 14 et 18 août, les jeunes véligères ont été signalées du 16 au 24.

Enfin, la dernière, du 30 août au 2 septembre; permet d'expliquer nos résultats de numération du 3 au 6 septembre.

Les cinq périodes de frai correspondent donc bien aux cinq populations de véligères que nous avons signalées dans le plancton du bassin d'Arcachon au cours de l'été de 1973.

Lors de la saison de reproduction de 1974, nous avons pu reconnaître, comme l'année précédente, cinq périodes principales de frai, du 21 juin au 6 septembre inclus (pl. 31).

Les premières émissions, le 21 juin, et du 3 au 7 juillet, n'ont intéressé -rappelons-le- qu'une partie de la baie; les sujets de la zone océanique n'ont pas été affectés. Nous avons cependant noté l'apparition de larves D (pl. 31).

Par contre, le frai le plus important, du 21 au 25 juillet, a intéressé tous les secteurs; il aboutit à la valeur de 117 000 véligères par m³ $\frac{1}{2}$ d'eau de mer.

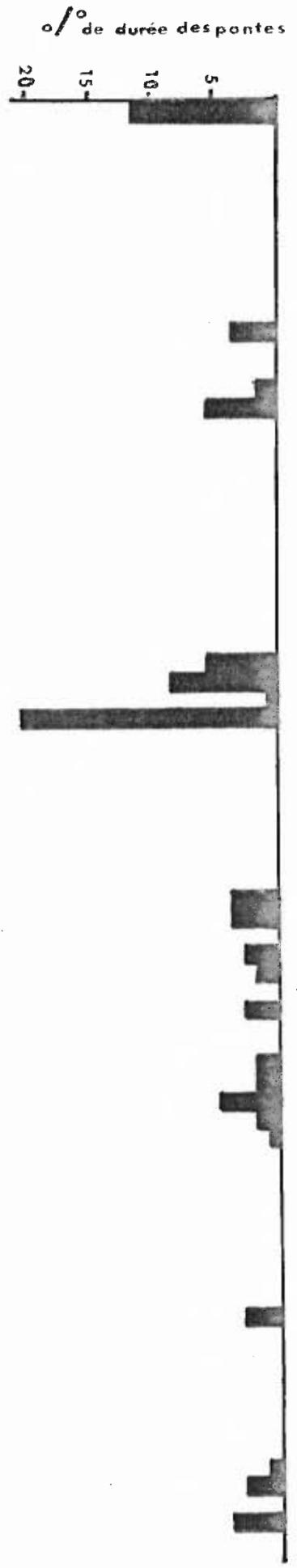
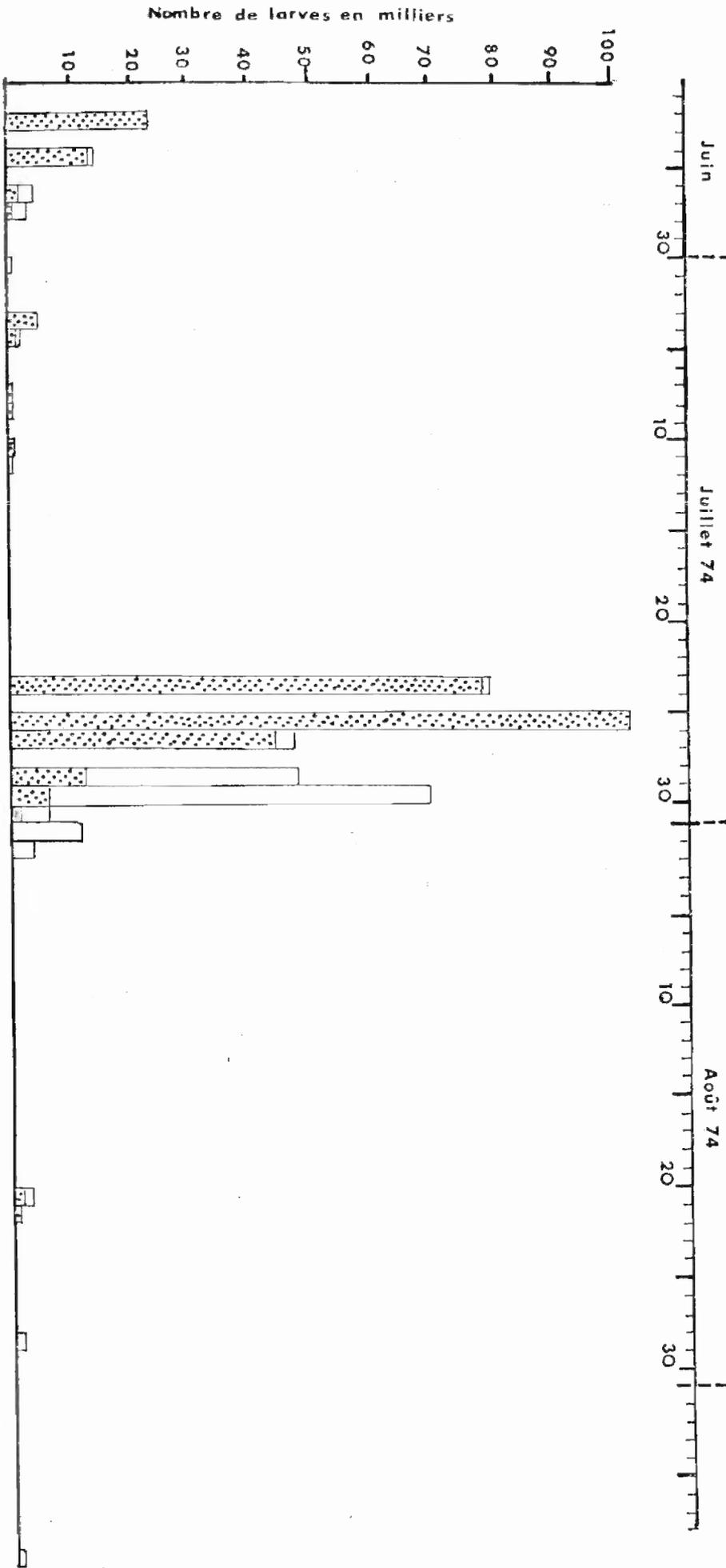
Les pontes, échelonnées sur une longue période, du 2 au 16 août, bien qu'enregistrées dans les différents secteurs, se sont caractérisées par leur faible durée (de 1 à 10 min. maximum); le nombre de larves grises rencontrées a été peu important. Il en est de même des quantités de véligères notées à la suite des frais des premiers jours de septembre. Il faut rappeler, pour expliquer ce phénomène, que les conditions thermiques qui ont régné sur le bassin d'Arcachon au cours de l'été 1974, ont été peu favorables à la reproduction des huîtres. Comme nous l'avions signalé antérieurement (MIS, 1973), il semble, dans ces conditions, que seules les pontes massives et de courte durée puissent aboutir à une bonne évolution des larves. Au contraire, les frais de peu d'importance, étalés sur plusieurs jours, se soldent par la dispersion et la disparition très rapide des véligères, dès les premiers jours.

La plupart des biologistes conchylicoles ont cherché, pour le secteur qui les intéressait, à connaître la vitesse d'évolution des différentes populations larvaires, de leur apparition, à la fixation sur les collecteurs.

Or, la plus grande imprévision existe, dans les différentes données des auteurs, quant à la date exacte du frai: il était pratiquement impossible, dans le milieu naturel, d'effectuer -sur tous les secteurs d'une région donnée- des prélèvements journaliers, afin de pouvoir se baser sur les données de la gamétogénèse; quant aux numérations de larves, il est -de même- très ardu de devoir effectuer des prélèvements journaliers; par ailleurs, si les conditions hydrologiques sont défavorables,

Relations entre pourcentages de durée des pontes, par rapport à la durée totale des frais enregistrés à Aramis et à la Villa Algérienne, et résultats des numérations de larves de S. ciris dans le plancton du bassin d'Arcachon en 1974 aux différentes dates :

- en pointillés : nombre de larves "grises" (hauteur inférieure ou égale à 75 microns) exprimé en milliers
- en blanc : nombre de larves "petites" (hauteur comprise entre 75 et 105 microns) exprimé en milliers
- en noir : pourcentages de durée des pontes aux différentes dates, par rapport à la durée totale des frais enregistrés en 1974



les résultats des pêches peuvent ne pas correspondre à l'importance de l'émission à son départ; les véligères peuvent disparaître très rapidement après leur formation, ou ne pas se former.

BOUXIN (1956), proposait chez Mytilus edulis var. galloprovincialis, une méthode qui présentait "la plus grande valeur écologique possible"; elle consistait à prélever un lot par jour, sur 7 groupes de moules maintenues en immersion dans un port. Le lot était placé dans un bac, et l'auteur notait la présence ou non de produits sexuels émis par les mollusques en observation. Nous pensons que cette méthode présente de nombreux inconvénients. Tout d'abord les mollusques sont soustraits à leur habitat naturel un jour sur sept, ce qui perturbe l'évolution de la gamétogénèse. De plus, le quai d'un port constitue un biotope particulier, qui peut différer de celui de l'habitat normal des moules ou des huîtres.

L'ostréographie permet au contraire de déceler la ponte sans aucune équivoque possible, en maintenant quelques sujets en observation; le fait de fixer les huîtres ne constitue pas une gêne pour les lamelli-branches qui vivent fixés à l'état sauvage; il est possible de monter les appareils dans le milieu, loin de toute source éventuelle de pollution; il n'est nécessaire d'intervenir que tous les huit jours: ceci permet de multiplier les points d'observation. De plus, la simplicité du dispositif permet de confier sa surveillance à des ostréiculteurs. Nous pensons dans ces conditions que l'ostréographie doit effectivement permettre de détecter la date exacte du frai chez les huîtres; d'en dégager l'importance, tant sur le plan de la durée du phénomène que de sa fréquence, et de sa répartition géographique.

3 - L'ACTE DE PONTE DANS LE MILIEU NATUREL

Les données de l'ostréographie permettent de mieux comprendre le déroulement des phénomènes de reproduction pour une région déterminée et de relier pontes et restaurations observées par les examens de maturité sexuelle et résultats des numérations de larves.

De plus, cette technique apporte des précisions sur le comportement individuel des huîtres et sur l'acte de ponte lui-même. A titre d'exemple, nous rapporterons l'observation de GALTSCOFF (1974): les huîtres qui ont pondu en laboratoire restent fermées pendant plusieurs heures après l'émission des produits sexuels (activité valvaire nulle). Après étude des 120 pontes que nous avons pu observer dans le milieu naturel, nous pouvons affirmer qu'il n'en est rien. Une fois de plus, les observations en laboratoire étaient faussées par des conditions expérimentales défavorables, incompatibles avec un comportement normal des sujets. Tous les fraix se sont produits sans qu'il ait été possible de noter une quelconque modification de l'activité valvaire des sujets en observation, tant avant la ponte qu'après celle-ci. Il faut toutefois mentionner une exception: celle de la f. gâtes numérotée A1, et qui était en observation à Arans au cours de l'été 1974 - Tableau 1, pl. 29) dans les heures qui ont suivi la ponte, nous avons remarqué une activité valvaire qui traduisait un état pathologique, le phénomène ayant précédé la ponte de quelques jours. Ceci montre bien que l'ostréographie permet de réaliser des observations sur le comportement des huîtres lors de l'émission des produits sexuels, de façon beaucoup plus sûre qu'en laboratoire, quant à la valeur des résultats obtenus.

Nous pourrions donc aborder sans risque d'artéfacts les problèmes de la fréquence des frais pour un individu donné, de la durée des pontes individuelles, et celui de la durée effective de la saison de reproduction. De même pourrions-nous essayer de mettre en évidence l'influence de facteurs externes tels que : importance du coefficient de la marée, du jour et de la nuit, ou de la température, sur la date de ponte.

A - Observations sur les réactions individuelles dans le milieu naturel

1/ Durée des différentes pontes. Répartition pendant la saison de reproduction.

Pendant nos trois années d'observations, nous avons pu noter des pontes de très faible durée : une minute, tandis que d'autres se prolongeaient pendant quarante minutes. Au cours d'expériences de laboratoire (MIS, 1970), nous avons noté, pour des sujets soumis à la double stimulation (thermique et chimique par action d'une suspension de sperme en eau de mer) des valeurs aussi importantes que 70 mn; peut-être s'agissait-il encore d'une réaction portée à son paroxysme par les conditions d'expériences. Sur parc, pour la totalité de nos observations, la durée moyenne du frai a été de 9 minutes environ. C'est ainsi que les 120 pontes enregistrées ont représenté une durée totale de 1 108 minutes.

Nous avons pu faire les constatations suivantes (Tableau 2, pl. 32) :

- 11% des pontes (14) ont une durée égale ou supérieure à 20 min. pour celles-ci, 11 (79%) sont intervenues avant le 6 juillet et 13 (93%) avant la fin juillet. Une émission de 35 minutes a été notée le 8 août 1972. Il s'agit des frais les plus importants.
- 35% des pontes (42) égalent ou dépassent 10 minutes, pour une durée totale de 629 minutes, soit 57% de la durée totale. Vingt de celles-ci (soit 47%) sont intervenues avant le 15 juillet; 34 (80%) avant le 31 juillet, et enfin 33 (90%) avant le 8 août.

Les pontes les plus importantes se manifestent donc principalement pendant les premiers jours de juillet; en tous cas avant la fin de ce mois, dans le bassin d'Arcachon; ceci traduit l'intensité des phénomènes sexuels pendant cette période.

A l'inverse, les frais d'une durée inférieure ou égale à 5 min. 42 au total (soit 35%) ne représentent en durée que 5% des 1 108 minutes.

- 31% se produisent avant le 8 août; il s'agit de frais préliminaires qui précèdent les pontes les plus importantes, ou au contraire de pontes résiduelles qui suivent ces dernières et aboutissent au vidage total de la glande génitale avant l'amorce d'un nouveau cycle de la gamétogénèse,
- 69% interviennent après le 8 août, sur une période de durée inférieure à un mois (8 août au 6 septembre); ils correspondent pour la plupart aux dernières manifestations de l'activité sexuelle avant la phase de repos de la gonade.

2/ Durée de la saison de reproduction chez *C. gigas*, d'après les données de l'ostréographie.

LE DANTEC (1956), se basant sur les observations de la maturité sexuelle, a déterminé la durée de la saison de reproduction chez *C. gigas*:

Tableau 1 : étude des périodes s'écoulant entre deux frais consécutifs pour les différents maîtres dont l'activité valvaire a été enregistrée; les périodes sont exprimées en jours.

1 9 7 3 - Arans et Gera										1 9 7 4 (Arans et Villa Sirolienne)									
n.1	n.2	n.3	n.4	n.5	n.6	n.7	n.8	n.9	n.10	n.1	n.2	n.3	n.4	n.5	n.6	n.7	n.8	n.9	n.10
1	2	2	11		25	9	27	27	27	10	12	16	15	11	15	14	13	10	16
2	11	11	33	25	23	51	17	17	17	3	31	15	15	10	1	2	4		16
11	33	33	16	23	12				20	15		13	8	2	12	3	1		10
33	16	16								1		9	1		11	3	21		
										12		1	23		1	1		1	
										3		1			1	10			
										7		1			22	9			
										24		21							
Min.	1	2	2	11	25	9	17	17	17	1	12	1	1	2	1	2	1	1	10
Max.	33	33	33	33	25	25	51	27	27	34	31	21	27	11	22	14	21	1	16
Moy.	12	15	15	23	24	23	30	27	23	9	21	9	17	8	10	6	10	7	14

Tableau 2 : Durée individuelle et fréquence des pontes

Durée des pontes en min.	Nbre de pontes	Durée totale en min.	% de fréquence	% de durée totale	Durée des pontes en min.	Nbre de pontes	Durée totale en min.	% de fréquence	% de durée totale
1	4	4	3	-	15	4	60	3	5
2	7	14	6	1	16	2	32	2	3
3	15	45	13	4	17	-	-	-	-
4	11	44	9	4	18	1	18	1	2
5	12	60	10	5	19	1	19	1	2
6	9	54	8	5	20	5	100	4	9
7	12	84	10	8	21	1	21	1	2
8	8	64	7	6	22	1	22	1	2
9	-	-	-	-	23	1	23	1	2
10	11	110	9	10					
11	2	22	1	2	30	1	30	1	3
12	2	24	2	2	35	1	35	1	3
13	3	39	3	3	36	1	36	1	3
14	2	28	1	2	40	3	120	2	11
					TOTAL	120	1 108	100	100

cet auteur considérait qu'elle s'étendait, dans le bassin d'Arcachon, "depuis la date d'apparition maximum d'huîtres "très pleines" jusqu'au moment où, ces dernières ayant disparu, le nombre des sujets vides est en augmentation et les stades 4 en diminution constante".

Nous proposons d'utiliser les dates des premières et des dernières pontes, comme limite de la saison de reproduction. En effet, les mollusques peuvent être "morphologiquement mûrs", si l'on s'en tient à l'aspect macroscopique des gonades, mais n'être pas mûrs sur le plan physiologique; c'est-à-dire ne pas avoir atteint "l'état instable" de BOUXIN. Rappelons, à titre d'exemple que sur les côtes septentrionales du littoral français, les mollusques présentent en été des produits sexuels abondants, mais qu'ils ne pondent pas dans le milieu naturel, les essais de stimulation artificielle se soldant aussi par des échecs. A l'inverse, en fin de saison de reproduction, les gonades même "très pleines" peuvent être le siège de "phénomènes de dégénérescence sur place des produits sexuels", comme l'a signalé LUBET chez Mytilus edulis var. galloprovincialis (1959).

Si nous adoptons les limites que nous proposons, la saison de reproduction s'est étalée du 29 juin au 2 septembre 1973, soit une durée de 66 jours; et du 21 juin au 6 septembre en 1974, soit une durée de 77 jours.

Les valeurs, proposées par LE DANTEC (1968) sont plus importantes : de 113 jours à 98 jours chez l'huître portugaise. La saison de reproduction de C. gigas, dans nos eaux, serait donc plus courte. Cette différence ne s'explique pas seulement par la différence de choix des limites utilisées; en effet, si nous considérons l'apparition des premières larves "petites", au début de l'été, et leur disparition à l'approche de l'automne, nous obtenons les dates suivantes, pour C. gigas :

- 1971	:	2 juillet	-	7 septembre
- 1972	:	6 juillet	-	13 septembre
- 1973	:	19 juin	-	13 septembre
- 1974	:	18 juin	-	13 septembre

Les dates de présence de larves D avant les dates des frais de plus grande importance que nous avons utilisées comme limite, s'expliquent par des pontes précoces qui se produisent parmi les huîtres stockées en bassin, et libérées lorsque ceux-ci sont vidés.

Or, au cours de ces sept années d'observations, LE DANTEC rapporte la présence de larves "petites" de C. angulata du 4 mai jusqu'au mois d'octobre.

Ces observations confirment donc bien la différence qui existe entre les deux espèces sur le plan de la durée de la saison de reproduction dans le bassin d'Arcachon.

3/ Fréquence des pontes pour un individu donné.

LE DANTEC avait montré "qu'il existait de trois à quatre périodes d'émission" chez les C. angulata du bassin d'Arcachon; "un même animal

libère ses gamètes en deux à trois fois jusqu'au vidage total de la gonade, après avoir procédé, au moins une fois, à sa reconstitution!"

Certaines pontes de courte durée peuvent aisément échapper à un simple examen des gonades; d'autant plus que lors des périodes de mortes eaux, particulièrement longues, la reconstitution peut être très rapide chez C. gigas: en moins d'une semaine, nous avons souvent vu le passage du stade 4 au stade 2P et parfois 3H, sur les huîtres de nos lots témoins.

GALTSOFF (1964) considère que les examens de gonades de mollusques sacrifiés tout au long de la saison, permettent difficilement d'aborder le problème du nombre de pontes individuelles par saison de reproduction. Cet auteur propose d'étudier la fréquence du frai, chez A. virginica par enregistrement de l'activité valvaire au laboratoire, sur des lamelliibranches soumis périodiquement à des tentatives de stimulation artificielle. La ponte a pu être induite de deux à trois fois chez la plupart des sujets "une seule huître, sur plusieurs centaines, ayant frayé sept fois dans la saison". Selon l'auteur, des résultats identiques ont été obtenus avec C. gigas.

Nous avons constaté, une fois encore, que l'ostroégraphie "in situ" donne des résultats différents de ceux que l'on obtient en laboratoire. Le Tableau 1 (pl. 32), et les planches 28 et 29, permet d'en juger.

- en 1973, sur 11 sujets en observation

4	ont frayé 3 fois
4	ont frayé 4 fois
2	ont frayé 5 fois
1	a frayé 6 fois

- en 1974 sur 10 huîtres dont l'activité valvaire a été contrôlée tout au long de l'été :

2	sujets seulement ont frayé moins de 5 fois
6	ont frayé de 5 à 8 fois
2	ont frayé 9 fois

Si nous considérons le temps écoulé entre deux pontes consécutives, peu de sujets ont pondu deux fois dans la même journée (le matin et le soir) : c'est le cas de G3 le 27 juillet 1973, et de A2 le 14 août 1970 (Tableau 1, pl. 32). Nous avons calculé le nombre de jours qui ont séparé les pontes successives. Pour les deux années d'observations, il s'écoule une moyenne de 15 jours entre deux émissions consécutives; de même, en moyenne, le minimum est de 3 jours, et le maximum de 25 jours.

Pour suivre l'évolution de la gonade en été il est donc nécessaire d'effectuer des prélèvements d'huîtres tous les huit jours au minimum. Ceci n'est pas toujours possible, les parcs bas pouvant rester émergés pendant une semaine pendant les périodes de mortes eaux les plus longues. L'enregistrement en continu des pontes présente donc un avantage certain pour l'étude du déroulement du cycle sexuel des huîtres.

B - Influence des facteurs abiotiques sur le déclenchement du frai

1/ Relations entre pontes et heure du jour et de la nuit :
recherche d'un rythme circadien

Les huîtres émettent-elles leurs produits génitaux à un moment

déterminé de la journée ? Existe-t-il une influence de l'éclairement sur le déclenchement des phénomènes ?

Afin de répondre à ces questions, nous avons réparti les différentes pontes, selon leur fréquence et leur durée, en fonction de l'heure (Tableau 2, pl. 33). Un phénomène particulier apparaît alors ; sur le plan des fréquences, 52% des pontes se produisent entre 6 h et 9 h, et entre 18 et 21 heures. C'est d'ailleurs à ce moment là que se situent les pleines mer à Arcaehon en période de vives eaux; nous verrons la signification particulière de ce phénomène ultérieurement.

Par ailleurs (pl. 34) nous avons essayé de mettre en évidence l'influence de l'éclairement journalier sur le déclenchement du frai. Les E. gigas ont-elles tendance à frayer de jour ou de nuit ? Nous nous sommes référés aux heures du lever et du coucher du soleil, aux différentes dates des mois de juin à septembre, pour établir la figure de la pl. 34.

Tous les frais ont été répartis en fonction de l'heure où ils ont été enregistrés :

- certains se sont produits entre le coucher et le lever du soleil (pontes de nuit)
- d'autres entre le lever et le coucher du soleil (pontes de jour)

La durée moyenne de la nuit est de 10 heures pour la période considérée; nous avons noté 44 pontes : soit 4,4 par heure.

Pour les 14 heures de jour, les 76 émissions enregistrées donnent une valeur de 5,4/heure.

Sur le plan des durées moyennes des frais, nous avons observé respectivement les valeurs de 7 minutes pour les frais nocturnes et 10 minutes pour ceux qui se produisent de jour.

Ces différences ne nous semblent pas très significatives.

2/ Relations entre pontes et variations thermiques

Les auteurs, qui se sont penchés sur le problème du cycle sexuel des mollusques lamellibranches, ont montré l'importance du facteur température sur le déroulement de la gamétogénèse et sur la ponte. Toutefois, il revient à LOCCANOFF (1948, 1953) d'avoir pleinement dégagé l'importance de ce facteur de milieu. Lorsque les exigences nutritionnelles des huîtres sont satisfaites, il suffit de les maintenir en eau de mer à la température de 20°C pour qu'elles maturent leurs produits sexuels; ce "conditionnement en dehors de la saison de reproduction" a été appliqué à de nombreux bivalves (LOCCANOFF et DAVIS, 1953); le temps requis pour atteindre la maturité peut être diminué par élévation supplémentaire de la température; c'est ainsi que le conditionnement de C. virginica, s'il est obtenu en trois à quatre semaines à 14°C, le sera en quelques jours à 20°C. Il existe une différence entre température permettant le développement de la gonade et celle qui détermine l'apparition de la "phase instable". A l'inverse, ponte et éjaculation peuvent être différées en maintenant les sujets mâles à de basses températures, à l'aéri des chocs thermiques (LOCCANOFF et DAVIS, 1953).

Enfin, dans l'aire de répartition de C. virginica, il existe

Tableau 1 : Relation entre coefficients de la marée et fréquences et durées des pontes enregistrées au cours des trois années d'observations. Durées des pontes (d.pont.) et fréquences des pontes (fr.pont.) ont été calculées en pourcentages de la durée totale et de la fréquence totale. De même la fréquence des coefficients de marée (fr.coeff.) est exprimée en pourcentages de la fréquence totale des coefficients.

Coefficients des marées	% fr. coeff.	P O N T E S		% d. pont. / % fr. coeff.	% fr. pont. / % fr. coeff.
		d. pont.	fr. pont.		
30 à 40	5	1	2	0,2	0,4
40 à 50	12	8	13	0,6	1
50 à 60	18	5	3	0,2	0,1
60 à 70	15	10	13	0,6	0,8
70 à 80	19	15	21	0,7	1,1
80 à 90	14	37	25	2,5	1,8
90 à 100	10	13	12	1,3	1,2
supp. 100	7	11	11	1,5	1,5

Tableau 2 : Relations entre l'heure du jour et de la nuit et fréquence et durée des pontes enregistrées. Les frais sont plus fréquents entre 6 et 9 h. et 18 et 21 h.; il s'agit du moment de la pleine mer pour les marées de vives eaux à Arcachon.

Heure	Fréquences		Durées		Heure	Fréquences		Durées	
	Nb de frais	% de fréq.	Nb de durées en min	% de durée totale		Nb de frais	% de fr.	Nb de durées en min	% de durée totale
0-1 h.	5	4	25	2	12-13 h.	1	1	21	1
1-2 h.	2	2	32	2	13-14 h.	0	0	0	0
2-3 h.	8	7	64	6	14-15 h.	0	0	20	2
3-4 h.	8	7	40	4	15-16 h.	3	3	17	2
4-5 h.	7	6	52	5	16-17 h.	1	-	7	0
5-6 h.	2	2	20	2	17-18 h.	0	0	0	0
6-7 h.	11	9	114	10	18-19 h.	9	7	100	11
7-8 h.	8	7	33	3	19-20 h.	11	9	131	11
8-9 h.	9	7	67	6	20-21 h.	10	10	143	13
9-10 h.	9	7	47	4	21-22 h.	3	3	51	5
10-11 h.	0	0	0	0	22-23 h.	-	-	-	-
11-12 h.	1	-	21	2	23-24 h.	7	-	17	2
					TOTAL	74	57	1117	100

Fréquence des pontes en fonction de l'heure du jour ou de la nuit, et de l'éclairement, aux différentes dates.

La ligne en pointillés correspond aux différentes heures de coucher du soleil aux différentes dates

La ligne interrompue par des points correspond aux différentes heures de lever du soleil.

Les nombres portés sur le diagramme correspondent aux nombres de pontes enregistrées au cours des été de 1972, 1973 et 1974, aux différentes dates mentionnées et aux différentes heures du jour et de la nuit.

La dispersion que nous pouvons remarquer sur le schéma montre que l'émission des gamètes se produit aussi bien le jour que la nuit.

des différences marquées entre les températures requises pour l'atteinte de la maturité sexuelle; elles ont permis à LOOSANOFF (1969) de démontrer l'existence de races physiologiques différentes chez l'huître américaine.

GALTSOFF (1930, 1932) a montré que la ponte peut être déclenchée par action de chocs thermiques sur des sujets mûrs. Les variations thermiques que subissent les huîtres par le jeu des marées induisent-elles le phénomène dans le milieu naturel; et quelles sont, dans le bassin d'Arcachon, les limites de températures entre lesquelles se produisent les pontes? LE DANTON (1969) notait que les émissions de gamètes chez S. angulata s'étaient produites pour des températures moyennes de l'eau de mer comprises entre 17 à 18°C en 1958, et 20°C en 1969. Pour nos trois années d'observations chez l'huître japonaise, le frai a été enregistré pour des valeurs comprises entre 19°20 et 24°20; dans le premier cas, il s'agissait de pontes tardives, le 6 septembre à Arans; les émissions de la fin juin ou début de juillet sont intervenues pour des températures moyennes de l'eau de mer de 20°30 en 1972, de 21°23 le 29 juin 1973, et 20°55 le 21 juin 1974.

De plus, LE DANTON (1969) constatait que les pontes les plus importantes avaient été précédées d'un choc thermique. Parallèlement à l'enregistrement de l'activité valvaire, nous avons enregistré les variations thermiques que subissent les lamellibranches par le jeu des marées. Nous avons pu calculer les variations thermiques journalières qu'ont subi les C. gigas (Tableau 1, pl. 35). Pour les étés de 1973 et 1974 au cours desquels nos observations ont été plus nombreuses, nous avons établi les figures de la planche 35; elles représentent, à Arans, Corp et La Villa Algérienne, les amplitudes journalières de température. Nombre, fréquence et durée des pontes sont mentionnés dans des cartouches, aux différentes dates.

De façon générale, les amplitudes journalières les plus faibles, de l'ordre du degré centigrade, ont été rencontrées en période de mortes eaux, les huîtres ne subissant pas d'accos; à l'inverse, les valeurs journalières importantes de Δt correspondent aux différences entre températures relativement fraîches qui ont été enregistrées à basse mer, la nuit, et les températures élevées qui règnent sur les passes, au basse mer du début de l'après-midi: une valeur de Δt aussi importante que 22° a pu être mesurée.

Les fraies ont été notés pour de très faibles valeurs de Δt (tableau 1 et fig. 1, pl. 36 et pl. 35):

- un degré le 12 juillet 1972 à Arans (4 sujets) pour une durée de 10% du total de l'année à cette station
- ainsi que le 14 août (3 sujets) 10% de la durée totale
- deux degrés 31 juillet 1974 à Arans (3 sujets) pour 11% de la durée totale
- 9 août 1974, à La Villa Algérienne (4 huîtres) pour une durée de 9% de la durée totale à cette station
- trois degrés le 14 août 1974, à La Villa Algérienne (2 mollusques) (pourcentage de 7%).

A l'inverse des variations thermiques importantes ont accompagné les pontes les plus massives. Ainsi, à Corp, en 1973, tous les fraies sont intervenus pour des valeurs de Δt supérieures à 10 degrés; sur le plan des

A Relations entre variations thermiques subies par les huîtres et les pontes, au cours de l'été 1973, à Arans et à Corp.

- trait plein : variations thermiques journalières, dt, à Arans
- point/trait : variations thermiques journalières à Corp.

Lorsque le frai a été enregistré à une date donnée, un rectangle quadrillé a été figuré, pour Arans; un pentagone quadrillé pour Corp.

Dans chaque case de ces derniers :

- le nbre supérieur correspond au pourcentage de durée des frais par rapport à la durée totale enregistrée à la station considérée, en 1973,
- le second correspond à la durée totale des pontes enregistrées ce jour-là, exprimée en minutes
- le troisième correspond au pourcentage de fréquence des pontes par rapport à la fréquence totale des pontes enregistrés à la station correspondante
- le dernier, à la base, correspond au nbre de pontes enregistrées ce jour-là.

B Relations entre variations thermiques subies par les huîtres et les pontes au cours de l'été 1974 à Arans et à la Villa Algérienne

- trait plein : variations thermiques, dt, à Arans,
- pont/trait : variations thermiques, dt, à la Villa Algérienne,

Lorsque le frai a été enregistré, à une date donnée, un rectangle quadrillé a été figuré, pour Arans; un pentagone quadrillé pour la Villa Algérienne.

Dans chaque case de ces derniers :

- le nb supérieur correspond au pourcentage de durée des frais par rapport à la durée totale enregistrée à la station correspondante,
- le second correspond à la durée totale des pontes enregistrées ce jour-là, exprimée en minutes,
- le troisième correspond au pourcentage de fréquence des pontes, par rapport à la fréquence totale des pontes enregistrées à la station correspondante,
- le dernier, à la base, correspond au nb de pontes enregistrées ce jour-là.

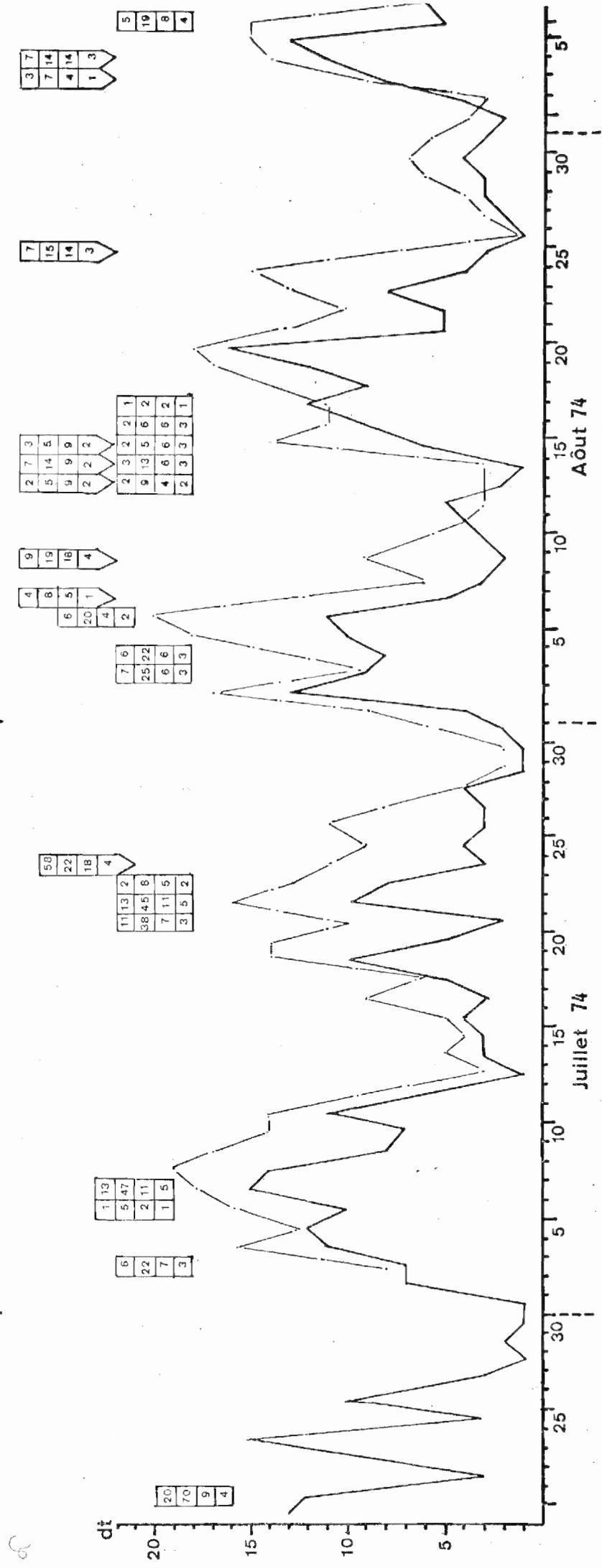
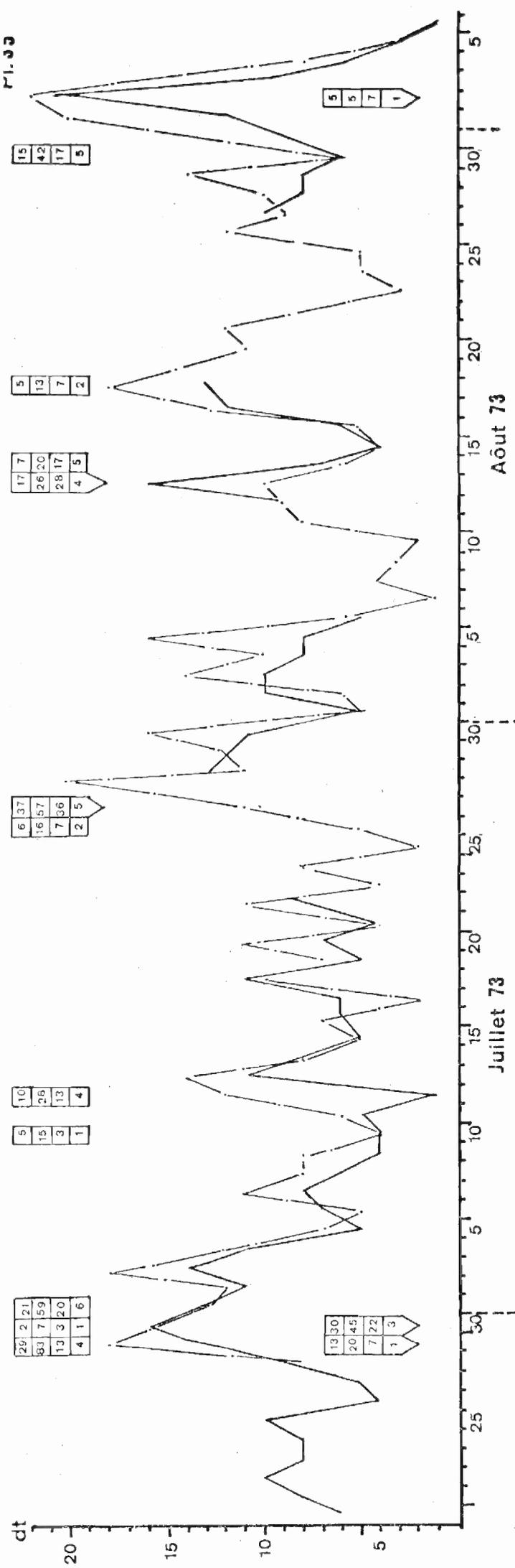
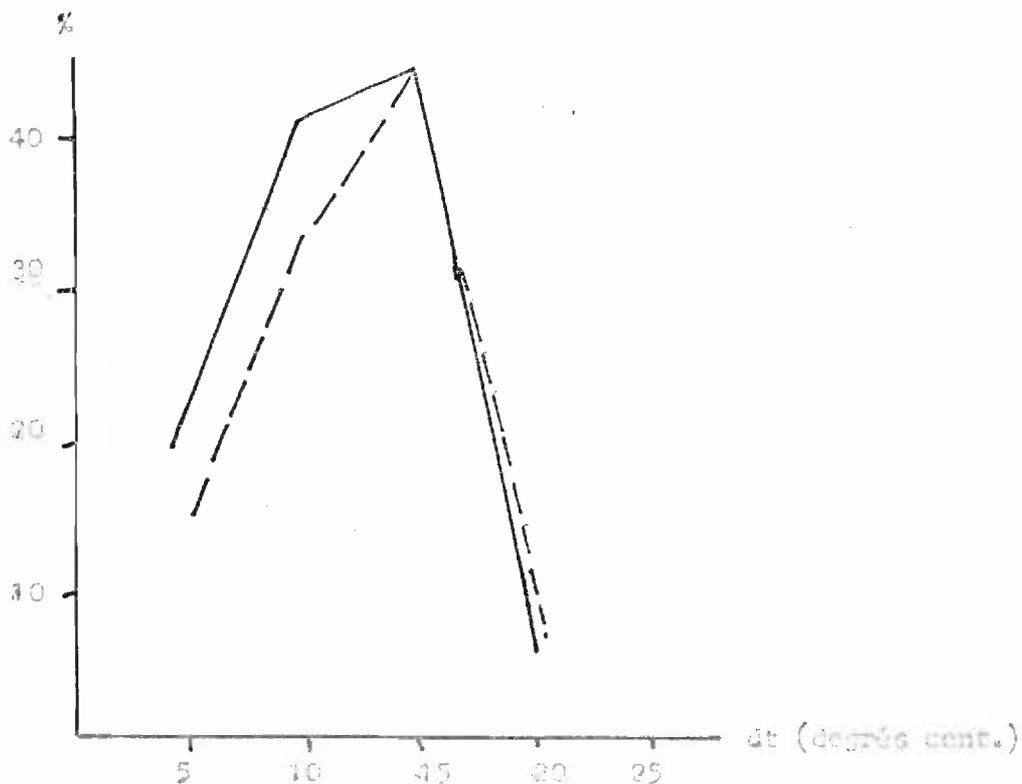


Tableau 1 : Relations entre fréquence et durée des pontes et variations thermiques journalières dt subies par les Crassostrea gigas

Dt	Nombre	% de fréquence	% de fréquence réparties de 5° en 5°	Durée en mn	% de durée	% de durée réparties de 5° en 5°
1	7	6		42	4	
2	5	4		50	5	
3	6	5	21	25	2	15
4	1	1		16	1	
5	6	5		36	3	
6	9	8		24	2	
7	8	6		43	4	
8	9	8		50	6	
9	12	10	41	50	5	33
10	11	9		112	10	
11	10	8		185	17	
12	6	5		81	7	
13	8	7	44	73	7	44
14	9	7		103	9	
15	9	4		47	4	
16	6	5		37	3	
17	-	-		-	-	
18	1	1	6	20	2	8
19	-	-		-	-	
20	-	-		-	-	
21	-	-		-	-	
22	1	-		3	-	

Figure 1 : Pourcentages des fréquences (trait plein) et des durées (tirets) des pontes, en fonction des variations thermiques journalières subies par les C. gigas, réparties de cinq en cinq degrés.



durée, 43% du total des émissions s'accompagnent de valeur de Δt comprises entre 16 et 19°. Pour la même période, nous notons un pourcentage de 52 à Arams, avec des valeurs de Δt dépassant 12°.

De même, en 1974, les C. gigas ont pondu le 21 juin, pour une durée de 20% de la totalité, et un Δt de 12°. Celles de la Villa Algérienne ont vu leur frai différé jusqu'au 24 juillet, le pourcentage atteignant alors 58% pour une valeur de Δt de 11°.

Une étude statistique des variations thermiques journalières permet de constater que celles-ci sont, en moyenne, de 9°10 pour la durée totale de nos observations estivales; tandis que la valeur moyenne de Δt , pour les journées où les pontes ont été enregistrées est de 9°10. Les fraix interviennent donc lorsque les mollusques subissent des variations thermiques légèrement supérieures à la moyenne.

Pour les valeurs de Δt comprises entre 1 et 5 degrés, pourcentage de fréquence (21%) et de durée (15%) ne sont pas négligeables. Ils augmentent cependant très sensiblement lorsque l'amplitude thermique journalière s'élève, atteignant une valeur aussi élevée que 44%, tant en fréquence qu'en durée lorsque Δt est compris entre 10 et 15°.

Les variations thermiques importantes correspondent donc aux pontes les plus abondantes. Nous rejoignons ici les observations de LE DANTEX (1949) sur l'émission des produits sexuels chez les Crassostrea angulata du bassin d'Arcachon. Le phénomène est cependant plus net en début de saison, pour les pontes qui se situent avant la première période de déplétion totale de la gonade. Par la suite, en cours de saison, les différences individuelles dans l'intensité des phénomènes de restauration des glandes génitales, rendent les corrélations plus difficiles. (LUBET, et CHEQUIST, 1970).

Mais les variations thermiques, subies par les huîtres, sont-elles vraiment responsables du déclenchement des émissions? Dans ce cas, conformément aux observations de laboratoire, les pontes devraient intervenir dans l'heure qui suit l'application du choc thermique; c'est-à-dire dans la nature, pendant la première heure du flot. En est-il exactement? Pour pouvoir répondre à cette question, il nous faut étudier les relations entre le moment précis du frai et l'heure de la marée.

3/ Relations entre le moment du frai et l'heure de la marée

GALTSOFF (1960) rappelle que des variations d'une dizaine de degrés subies par les C. angulata en "phase instable" déclenchent le frai dans les minutes qui suivent, chez 40% des sujets stimulés. Nous avons pu constater un phénomène identique en laboratoire chez C. angulata.

On pourrait donc penser que, le frai intervient de la même façon dans les minutes qui suivent le flot: stimulus physique par variation thermique, puis chimique par interaction des sujets de sexe opposés. Un examen rapide de nos programmes nous a permis de constater qu'il n'en était rien. Les émissions surviennent, au contraire, au voisinage de la pleine mer.

Il s'écoule environ 12 heures entre deux pleines mer consécutives. Nous avons réparti les différents fraix enregistrés, d'heure en heure, selon le moment où ils se sont produits par rapport à la pleine mer (Tableau 1, fig. 1, pl. 37); nous avons calculé, pour chaque tranche horaire, nombres et pourcentages de fréquence, puis durées totales et pourcentages de durées des pontes.

- sur 120 pontes, 30, soit 25% se situent aux alentours de la pleine mer : soit une heure avant, soit dans les deux heures qui suivent
- 39, soit 33%, interviennent même pendant l'heure de la pleine mer.

Quant à la durée des frais, un phénomène identique a pu être mis en évidence. Au moment de la PM, et dans l'heure qui suit, nous obtenons au total 29% des 1 108 minutes d'enregistrement et notons encore 22 % deux heures après la PM.

Le montant ne figure que pour 26% de la durée : or il précède directement l'application des chocs thermiques.

Le descendant se caractérise, au contraire, par 24% du temps total des émissions de gamètes femelles. Si nous admettons la prépondérance des chocs thermiques sur le déclenchement du frai, il faudrait admettre aussi l'existence de périodes de latence de l'ordre de quatre heures dans la majorité des cas. Rappelons qu'en laboratoire la plupart des sujets stimulés réagissent dans l'heure qui suit. Les chocs thermiques ne constituent pas, comme l'admettent la plupart des auteurs, le stimulus de choix dans le déclenchement du frai; au contraire, les variations de pression qu'engendrent le flux et le descendant, en particulier lors des marées de vive eau, joueraient un rôle non négligeable. KORRINGA (1952) souligne que cette opinion est cependant très controversée.

En tout état de cause, nous rappellerons à nouveau les expériences de ELSEY, relatives au déclenchement du frai sur les gisements naturels, en Colombie britannique. Cet auteur agissait à l'étale de pleine mer c'est-à-dire au moment précis où nous enregistrons les pontes les plus fréquentes et les plus abondantes.

4/ Relations entre dates de pontes et rythme des marées

L'existence de rythmes lunaires chez les invertébrés marins est bien connue. Mais y a-t-il, chez les huîtres, une relation étroite entre dates de pontes et rythmes des marées ? KORRINGA (1951) avait constaté l'existence d'une corrélation entre lunaison et libération des larves chez Saxoidea stelligera dans l'embouchure de la Schelde en Hollande. L'exactitude d'un tel phénomène en général est cependant controversée; GALTBOFF (1964) pense que les observations de KORRINGA ne sauraient être contestées, mais que de telles relations n'ont pu être mises en évidence dans d'autres régions et qu'elles s'expliquent par les conditions particulières de milieu de la zone étudiée par KORRINGA.

Chez Saxostrea auriculata du bassin d'Arcachon, LE DANTY (1968) avait étudié l'abondance des larves dans le plancton en fonction de la lunaison et n'avait pu constater de relation entre les deux phénomènes. Nous avons souligné qu'il était difficile de rapporter la présence et l'importance numérique des véligères à une date précise de ponte; par contre, nous pensons pouvoir rechercher l'existence d'une relation entre importance de la ponte (coefficient) et fréquence et durée des émissions enregistrées par ostréographie, chez S. auriculata.

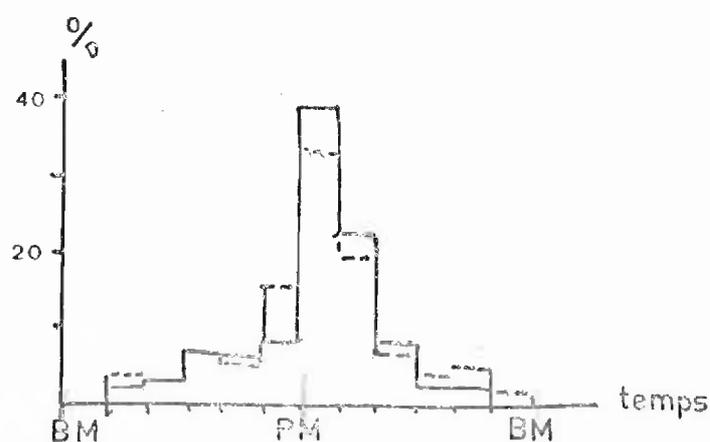
Nous avons tenu compte de la fréquence et de la durée des

Les pontes par rapport à l'heure de la marée : pour les différentes tranches horaires qui précèdent la pleine mer (P.M.) ou qui la suivent (B.M. = Basse Mer) ont été considérées :

- la fréquence des pontes, en pourcentage du nombre total des pontes enregistrées
- la durée des pontes, en pourcentage de la durée totale des pontes enregistrées

	Fréquence des frais		Durée des frais	
	Nombre de frais	% de fréquence	Durée en mn	% de durée totale
6 h. avant P.M.	0	0	0	0
5 h. " "	5	4	27	2
4 h. " "	9	3	31	3
3 h. " "	9	7	72	7
2 h. " "	5	5	55	5
1 h. " "	19	15	90	8
P.M.				
1 h. après P.M.	33	33	404	39
2 h. " "	23	19	251	23
3 h. " "	7	5	57	5
4 h. " "	3	3	27	3
5 h. " "	5	4	31	3
6 h. " "	3	1	3	-
TOTAL	120	100%	1 160	100%

Fig. 1



Relations entre pontes et heures de la marée

B.M. = Basse Mer; P.M. = Pleine Mer; Intervalle de temps = 1 heure.

- trait plein : pourcentage de durée des pontes par rapport à la durée totale
- tirets : pourcentages de fréquence par rapport au nombre total de frais enregistrés.

pontes, exprimées en pourcentages de leurs valeurs totales respectives pour chacun des coefficients de la marée au moment où elles ont été enregistrées (tableau 1, pl. 33 et 38).

Le frai s'est aussi bien produit en période de morte eau (coefficient 39) qu'en vive eau (106), donc quel que soit le coefficient de marée. Cependant, pour les valeurs inférieures à 70 (50% du nombre total des marées), nous ne notons que 31% des 120 frais; quant à la durée, elle ne représente que 24% des 1 108 minutes. Pour les seules marées dont le coefficient est compris entre 80 et 100, 37% des pontes se sont produites et totalisent 50% de la durée totale enregistrée.

L'émission des gamètes semble donc intervenir de préférence en période de vive eau. Afin de préciser cette observation nous avons mis en parallèle fréquences des marées d'un coefficient donné et fréquences et durées des pontes; ces différents paramètres étant exprimés en pourcentages de leur valeur totale. Puis, nous avons calculé les rapports respectifs des fréquences ainsi exprimées (tableau 1, pl. 33).

- le rapport $\frac{\text{pourcentage de fréquence des pontes}}{\text{pourcentage de fréquence du coefficient}}$

indique bien la rareté des frais intervenus pour les valeurs inférieures à 70 (somme des rapports égale à 2,33); à l'inverse, les marées de vive eau (coefficients supérieures à 70) s'accompagnent plus souvent de pontes avec une somme des rapports de fréquence de 5,57 soit plus du double du précédent.

- le rapport $\frac{\text{pourcentage de durée des pontes}}{\text{pourcentage des fréquences des coefficients}}$

confirme pleinement ce phénomène; pour les marées de morte eau, nous notons une somme de rapports de 1,6 contre 6 (soit près de quatre fois plus) pour les marées de coefficient supérieur à 70.

Les pontes des huîtres japonaises dans le bassin d'Arcachon interviennent le plus souvent, et ont une durée plus importante, en période de vive eau. Plus qu'une influence directe de la lunaison sur cette activité physiologique, nous pensons que le phénomène s'explique par le rôle des variations de conditions de milieu qui règnent sur les parcs et dont l'action se manifeste sur les sujets en "phase instable", tout particulièrement lorsque les coefficients de marée sont importants :

- le marnage augmente; par suite, les variations de pression subies par les huîtres
- les échanges avec l'océan sont augmentés; les salinités vraisemblablement plus fluctuantes; les courants de marée plus violents
- la durée de l'assez est prolongée; celui-ci se produit lorsque le soleil est au zénith; les températures de l'air dépassent parfois 35°C (fig. B, pl. 3); lorsque le flot recouvre les parcs, les mollusques subissent un important choc thermique (température de l'eau de l'ordre de 20°C)

Parallèlement, les pleines mer ont lieu entre 6 h et 9 h, et 13 et 21 h; les huîtres ont tendance à frayer au voisinage de ce moment précis de la marée; les deux phénomènes se rejoignent pour expliquer la plus grande fréquence des émissions pendant les deux tranches horaires de la journée.

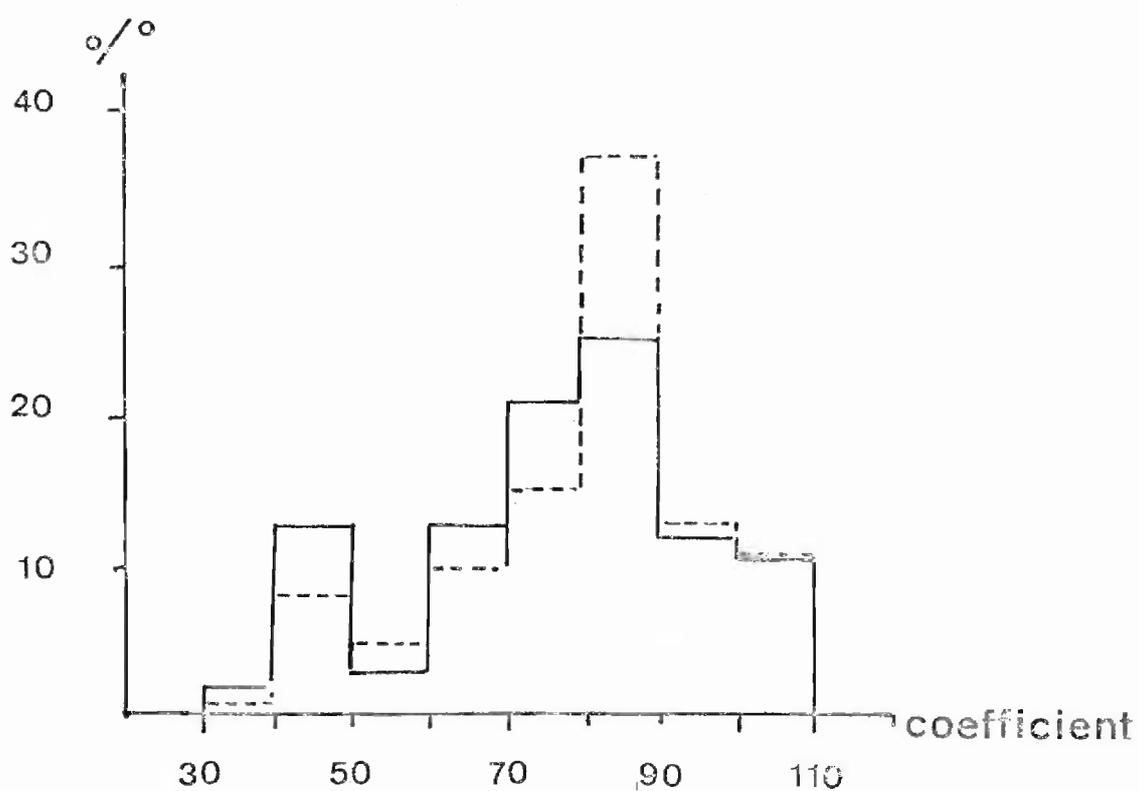


Fig. 1 - Relations entre pontes et importance du coefficient de marée
 Trait plein : pourcentages de fréquence des pontes
 Tirets : pourcentages de durée des pontes

A l'inverse, les périodes de morte eau correspondent à une plus grande stabilité du milieu.

Nous n'avons pu disposer du matériel nécessaire à l'enregistrement des principaux facteurs abiotiques à proximité de nos ostréographes; mais il est vraisemblable que la plus grande fréquence des pontes lors des marées de forte amplitude, traduit en fait l'action isolative et synergique des différents stimuli auxquels sont soumis les mollusques.

C - C o n c l u s i o n s

L'ostréographie "in situ" permet de mieux comprendre la façon dont se produisent les émissions dans le milieu naturel. Les pontes les plus importantes chez les F. giras du bassin d'Arcachon se manifestent généralement pendant les premiers jours de juillet, et en tous cas avant la fin de ce mois; les frais des mois d'août et septembre sont moins abondants et moins généralisés pour l'ensemble des individus.

Pour un sujet donné, le nombre des pontes pendant la saison de reproduction est plus important que ne le laissent supposer les observations de laboratoire. Enfin, la saison de reproduction de F. giras dans le bassin d'Arcachon est moins longue que celle de F. arcuata.

Le déclenchement des émissions ne semble pas soumis à l'influence de l'éclairement; les frais interviennent généralement aux alentours de l'heure de la pleine mer des périodes de vive eau; ils sont plus fréquents lorsque les huîtres subissent des variations thermiques journalières importantes; cependant, les chocs thermiques subis n'expliquent pas seuls le phénomène : les pontes ont lieu plus de quatre heures après l'application du stimulus qui accompagne le passage de l'assec à l'immersion.

Fréquence et durée des pontes sont plus importants en période de vive eau; plus qu'une action directe de la lunaison ceci traduit l'action synergique des différents facteurs abiotiques dont les variations sont plus importantes à ce moment là. Avec LUNET et CHOQUET (1971) nous pensons qu'il n'existe pas de stimulus électif chez les huîtres.

CONCLUSIONS GENERALES

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Nous avons mis au point et utilisé, dans le cadre d'études expérimentales, un dispositif simple, qui nous a permis de rechercher d'une part les limites de tolérance des huîtres en basses salinités, et à l'absence progressive d'oxygène; d'autre part d'étudier et de décrire l'activité valvaire des mollusques lors de l'émission des produits sexuels.

Ce même dispositif a pu être adapté, sans modification majeure, au milieu naturel. Nous avons pu effectuer des observations "in situ", vérifier et préciser nos résultats de laboratoire sans perturber les huîtres en observation.

L'ostréographie pourrait être appliquée à de nombreux bivalves marins ou d'eau douce. Un des avantages du montage que nous proposons est sa robustesse; de même, son prix de revient peu élevé permet de multiplier les observations; la perte d'un appareil, qui est toujours possible en milieu marin (tempêtes, courants, curiosité des touristes), ne pose pas trop de problèmes sur le plan financier.

L'ostréographe peut permettre la surveillance des zones conchylicoles, l'huître étant choisie comme organisme test pour les études de détection des nuisances dans les baies et les estuaires; une littérature abondante existe sur les réactions de ces mollusques aux déversements de différents effluents industriels (usines de pâte à papier, produits pétroliers et leurs dérivés, etc..). L'enregistrement dans le milieu naturel de comportements anormaux apparaissant épisodiquement à certaines périodes de la marée, pourrait faciliter la surveillance du milieu en guidant le chercheur dans l'établissement d'un protocole de prélèvement à des fins d'analyses.

Nous avons précisé certains aspects de la biologie de Trasostrea angulata et de C. gigas, et mis en évidence des différences de comportement dont l'ostreiculteur doit tenir compte dans son travail.

Les huîtres japonaises sont plus sensibles au "drougain" que les portugaises; les premières subissent des dommages irréversibles en dessous de la salinité de 10 p.mille; les secondes peuvent s'adapter jusqu'à la valeur de 7 p.mille.

Les huîtres japonaises sont moins sensibles aux abaissements de la température en hiver; nous avons noté chez les deux espèces une diminution marquée des durées d'activité valvaire journalière au-dessous de 10°C. Cependant, la tendance est beaucoup plus marquée chez T. angulata. Cette dernière ne s'alimente plus à la température de 5°C tandis que C. gigas présente encore une activité valvaire normale à 3°C.

Ceci explique tout d'abord les possibilités de croissance hivernale pour la nouvelle espèce; par ailleurs, les huîtres ne sont livrées à la consommation qu'après avoir été stabilisées en bassin décongélateur. La consommation des mollusques est très importante en hiver; le pouvoir d'auto-liguration des japonaises est plus élevé puisqu'elles conservent une ventilation branchiale plus active aux basses températures. Cette opinion est renforcée par

observations sur la résistance des deux espèces à l'asphyxie.

La surveillance de l'activité valvaire de sujets témoins en bassin dégorgeoir permet de contrôler le comportement des mollusques stockés; l'instauration progressive de conditions défavorables de milieu peut être prévenue par l'étude des réactions des sujets témoins. Nous avons pu constater que la résistance des C. gigas à l'asphyxie est plus élevée que celle des C. angulata.

Enfin, l'aspect particulier de l'activité valvaire pathologique permet d'utiliser l'ostreographie comme technique de diagnose pour les études de mortalités liées à une épizootie.

La particularité des réactions des huîtres femelles ovipares lors de la ponte nous a permis d'apporter des précisions sur le déroulement de la reproduction de Crassostrea gigas dans le bassin d'Arcachon.

Le frai est un phénomène collectif pour une population d'huîtres donnée : l'enregistrement de l'activité valvaire de sujets témoins indique le moment précis du frai, ainsi que son importance; l'ostreographie ne perturbe pas les mollusques en observation et présente, selon l'expression de BOUXIN "la plus grande valeur écologique possible". Cette technique permet de préciser les résultats obtenus par les méthodes traditionnelles (examens de gonades et recherche des vélignes dans le plancton).

Nous n'avons pas traité ici de tous les aspects de la reproduction de C. gigas dans le bassin d'Arcachon; évolution des larves, résultats de captage et comportement du naissain ont été étudiés par ailleurs (HIS, 1973 et 1974). Toutefois, la détection des pontes "in situ" a permis d'améliorer nos connaissances sur la faculté de reproduction de l'huître japonaise dans notre baie, tant sur le plan de la reproduction en général que sur celui de l'acte de ponte en particulier.

Les frais les plus importants se produisent avant la fin du mois de juillet; les restaurations des gonades ne sont que partielles à partir de ce moment là. Sur le plan pratique, ceci ne signifie nullement que les chances de captage se limitent au premier mois d'été; en dehors de l'importance quantitative des pontes, il faut tenir compte de l'évolution des vélignes jusqu'à leur fixation sur les collecteurs. Toutefois, nos observations ont montré que la saison de reproduction de C. gigas dans notre baie est moins étalée que celle de C. angulata.

Sur le plan de l'acte de ponte lui-même, nous avons noté qu'il se produit sans modification du comportement, ni avant ni après, contrairement à l'opinion de CALTSOFF (1974).

Les mollusques dont nous avons suivi l'activité valvaire ont frayé de 4 à 9 fois au cours de chaque saison de reproduction. La fréquence de cet acte physiologique est donc plus importante que celle qui est généralement mentionnée, d'après les essais de stimulation en laboratoire, ou d'après les études statistiques comportant des examens de gonades.

Le frai se produit aussi bien en morte eau qu'en vive eau; mais fréquence et durée sont généralement plus importantes en période de forts coefficients. Le phénomène s'explique par la plus grande instabilité du milieu à ce moment là.

Contrairement à ce que nous pensions, compte tenu des temps de latence observés en laboratoire entre stimulation thermique et ponte, le frai intervient généralement dans le milieu naturel aux alentours de la pleine mer; les chocs thermiques subis par les huîtres, lors de l'assec, ne peuvent donc expliquer, seuls, le déclenchement du frai. Bien que des variations de température importantes précèdent généralement les frais massifs, nous pensons, avec LUBET et CHOQUET (1971), qu'il n'existe pas de stimulus électif chez les huîtres.

Enfin, il ne semble pas exister d'influence de l'éclairement sur le déclenchement du frai.

Sur le plan particulier des phénomènes qui président au déclenchement des émissions, des indications plus précises pourraient être apportées sur l'influence des facteurs abiotiques; il serait pour cela nécessaire de pouvoir enregistrer, de façon simultanée, l'activité valvaire des huîtres et les variations des principaux facteurs de milieu.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AMANIEU (M.), 1966.- Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées et des étangs saumâtres de la région d'Arcachon.- Thèse Doctorat, Fac. Sci., Bordeaux, n° 197, 270 p.
- AMEMIYA (I), 1929.- On the sex-change of the Japanese Common Oyster, Ostrea gigas Thunberg.- Proc. Imp. Acad., Tokyo, 3 (7) : 284-286
- AMEMIYA (I), 1928.- A preliminary note on the sexuality of a dioecious oyster, Ostrea gigas Thunberg. Jap. Journ. Zool., 2 : 99-102
- BORDES (F), 1930.- Observations sur la production de naissain dans le bassin d'Arcachon en 1929. Rev. Trav. Off. Pêches marit. 3 (2) : 177-181
- BOURY (M), 1928.- Etude de la reproduction des huîtres. Rev. Trav. Off. Pêches marit., 1 (2) : 87-98
- BOUXIN (H), 1956.- Observations sur le frai de Mytilus edulis var. gallo provincialis (Lmk), dates précises de frai et facteurs provoquant l'émission des produits génitaux. Cons. int. Explor. Mer, Rap. Proc. Verbaux, 140 (3) : 43-46
- CAHN (A.R.), 1950.- Oyster culture in Japan. Fish. Wildl. Serv. United States Dept. of the Interior, Washington, Fish. Leaflet 333 : 1-80
- CHIPPERFIELD (P.H.), 1953.- Observations on the breeding and on the settlement of Mytilus edulis in the British waters., J. Mar. Biol. Ass. U.K., 32 : 449-476
- CHOQUET (M), 1970.- Sexualité des Mollusques. Rapport présenté au premier Congrès de la Société Française de Malacologie, Caen, 7-12 septembre 1970, ronéotypé, 23 p.
- COE (W.R.), 1943.- Sexual differentiation in mollusks. I. Pelecypods. Quart. Rev. Biol., 18 : 24-29
- COLE (H.A) et HEPPER (B.T.), 1954.- The use of neutral red solution for the comparative study of filtration rates of lamellibranchs. J. Cons. perm. intern. Explor. Mer, 20 (2) : 197-303
- COLLIER (A.S.), RAY (S.H.), MAGNITZKY (A.W.) et BELL (J.O), 1953.- Effect of dissolved organic substances on oyster. U.S. Fish Wildl. Serv., 54 (84) : 167-185
- DAJOZ (R), 1972.- Précis d'écologie. Dunod édit., Paris, 434 p.
- DAVID (A), 1970.- Les relations trophiques entre le plancton les huîtres d'élevage et les ciones, épibiontes, (Etang de Thau) Thèse doct. spec., océanographie, Fac. Sci., Marseille, 115 p.
- DUNNINGTON (E.), 1967.- Survival time of oysters after burial at various temperatures. Proc. Nat. Shellfish. Ass., 58 : 101-103
- ESCANDE-LABROUCHE (R), 1964.- Etude statistique et systématique du phytoplancton du bassin d'Arcachon. Thèse 3ème cycle, Fac. sci., Bordeaux
- GALTSOFF (P.S), 1958.- Experimental study of the function of the oyster gills and its bearing on the problems of oyster culture and sanitary control of the oyster industry. U.S. Bureau Fish., Bull. 44 (Doc. n°1 035):1-38
- GALTSOFF (P.S), 1938 a.- Physiology of reproduction of Ostrea virginica L. Spawning reactions of the female and male. Biol. Bull. 74 (3) 461-486
- " , 1938 b.- Physiology of reproduction of Ostrea virginica,
II Stimulation of spawning in the female oyster. ibid., 75 : 286-307
- " , 1940.- Physiology of reproduction of Ostrea virginica,
III Stimulation of spawning in the male oyster. ibid., 78 : 117-135
- " , 1961.- Physiology of reproduction in Molluscs. Americ. Zoologist., 1 : 273-289
- " , 1964.- The American oyster, Crassostrea virginica Gmelin. U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull., 64 : 480 p

- GHIRETTI (P.), 1966.- Respiration. In Physiology of Mollusca, édité par WILBUR (I.M.) et YONGE (C.H.), vol. 2 : 174-203., Academic Press, Londres.
- GRASSE (P.), 1960.- Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie, 5 (2) Paris, MASSON édit.
- 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
- " 1970a- Un dispositif simple permettant d'étudier le comportement des huîtres sous des conditions expérimentales ou des conditions naturelles de milieu. Sci. et Pêche, Bull. Inf. Inst. Pêches marit. n°196 : 1 - 6
- " 1970b- Comportement de Crassostrea angulata (Lamarck) sous des conditions d'asphyxie.- Rev. Trav. Inst. Pêches marit. 34 (2) : 65-70
- " 1973.- La reproduction de Crassostrea gigas Thunberg dans le bassin d'Arcachon : bilan de deux années d'observations., Cons. Intern. Explor. Mer, Comité crustacés, coquillages et benthos, C.M. 1973/X : 17
- " 1974.- Une expérience de production de "naissain naturel un à un" dans le bassin d'Arcachon. ibid. C.M 1974/X : 38
- HIS (E) et KRIARIS (H), 1974.- Un essai en laboratoire d'élevage de larves de Crassostrea gigas., Rapp. Comm. Intern. Mer Méditerranée, 22 (9) : 151-153
- X (HOPKINS (A.E.), 1931.- Temperature and shell movements of the oyster (Ostrea gigas)., Bull. U.S. Bur. Fish., 47 : 1-14
- " , 1936.- Adaptation of feeding mechanisms of of the oyster (O. gigas) to changes in salinity., ibid. 48 : 345-354
- " , 1937.- Experimental observations on spawning, larval development and setting of the Olympia oyster, Ostrea lurida., ibid. 48 : 439-503
- IMAI (T.), HATANAKA (H.), SATO (S.), SASAKI (S.) et SUEI (R.), 1950?- Artificial breeding of oysters in tanks. Tohoku J. Agric. Res. 2 : 69-86
- IMAI (T.) et SAKAI (S.), 1961.- Study of breeding of Japanese Oysters. Tohoku J. Agric. Res. 12 : 125-171
- JØRGENSEN (C.B.), 1966.- Biology of suspension feeders. Pergamon Press. Oxford, 1-358
- KEYS (A.B), 1930.- The measurement of the respiratory exchange of aquatic animals, Biol. Bull., 59 : 185-197
- KORRINGA (P.), 1941.- Experiments and observations on swarming, pelagic life and setting in the European flat oyster, Ostrea edulis L.-Arch. néerland. Zool., 5 : 1-249.
- " 1952.- Recent advances in oyster biology., Quart. Rev. Biol., 27 266-308 et 339-365
- LABRID (C), 1967.- Perspectives et avenir de l'ostréiculture dans le bassin d'Arcachon. Université de Bordeaux, Institut de Biologie Marine d'Arcachon, 181 p.
- Le BORGNE-DAVID (A.), 1972.- Activité mécanique comparée des huîtres portugaises et des ciomes, épibiontes. Rev. Trav. Inst. Pêches marit. 36 (3) 285-292
- LE DANTEC (J.), 1968.- Ecologie et reproduction de l'huître portugaise, Crassostrea angulata Lmk dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde.- Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 32 (3) : 327-362
- LE DANTEC (J.) et LUDET (P.), 1957.- Recherches sur le cycle sexuel de Gryphaea angulata Lmk dans le bassin d'Arcachon. Note préliminaire., Cons. Intern. Explor. Mer, Com. Moll. et Crust. n° 96
- LEE (F.S), 1907.- The cause of the treppe., Amer. J. Physiol., 18 : 267-282
- LOOGANOFF (V.L.), 1939.- Effect of temperature upon shell movement of clams, Venus mercenaria L., Biol. Bull., 76 : 150-171
- " , 1945.- Precocious gonad development in oysters, induced in mid-winter by high temperature., Science, 102 : 124-125
- " , 1952.- Behavior of oysters in waters of low salinities., Nat. Shellfish. Assoc., Atlantic City : 1-12
- " , 1968.- Maturation of gonad of oysters, Crassostrea virginica of different geographical areas subjected to relatively low temperatures., The Veliger 11 (3) : 153-163

- RANSON (G.), 1926.- La filtration de l'eau chez les Lamellibranches et ses conséquences. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, n° 469 : 1-6
 " 1942.- Prodissoconques et classification des Ostréidés vivants. Bull. Nat. Hist. Belg., 21 : 1-2
 " 1951.- Les huîtres : biologie, culture., Paris, Impr. P. LECHVALISE 260 p.
 " 1952.- Les huîtres. Biologie. Culture. Bibliographie., Bull. Inst. Océanogr., Monaco, 1 001 : 1-134
 " 1957.- Les espèces d'huîtres vivant actuellement dans le monde définies par leur coquilles larvaires ou prodissoconques., Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 31 (1) : 1-146
 WEBB (H.), 1936.- An apparatus for recording the valve movements and the extrusion of dejecta of oysters., J. Cons. Int. Explor. mer., 5 (3) : 351-362
 YOICE (J.H.), 1960.- Oysters., Imp. Collin's, Londres, 209 p.

L'OSTREOGRAPHE est sous Licence ANVAR - I.S.T.P.M.

