

15 - 16 NOVEMBRE 1976

**ETUDE DE L'INFLUENCE DE LA TEMPERATURE, LIEE A LA
POLLUTION THERMIQUE, SUR LA SURVIE ET LA
BIOLOGIE DE QUELQUES MOLLUSQUES
DES SUBSTRATS MEUBLES**

A. BODOY *

Station Marine d'Endoume, Marseille

Résumé :

Ce travail consiste, d'une part, pour 10 espèces de Mollusques des fonds meubles infralittoraux, en une étude des températures létales supérieures moyennes (T.L.50) et des températures limites moyennes d'enfouissement (T.E.50), d'autre part, en une étude des effets sublétaux de la température sur la croissance et la reproduction de Mollusques Gastéropodes.

Les résultats sur les effets létaux, portant sur des durées d'expérience de 3, 6, 12, 24, 48, 72 et 96 heures, ont été obtenus pour 4 températures d'acclimatation différentes, correspondant aux saisons. L'évolution des T.L.50 et T.E.50 montre que les valeurs se stabilisent au bout de 24 ou plus généralement 48 heures.

L'étude des T.L.50 et T.E.50 a montré :

- Les valeurs des T.L.50 varient peu en fonction de l'âge des individus si les jeunes et les adultes ont la même écologie, par contre, les T.E.50 sont plus élevées chez les jeunes que chez les adultes.
- Les valeurs des T.L.50 et T.E.50 augmentent au fur et à mesure que les températures d'acclimatation saisonnière augmentent, toutefois, cet effet d'acclimatation ne permet pas à certaines espèces de survivre pendant la période estivale à une pollution thermique élevée.
- Les valeurs des T.L.50 et T.E.50 diminuent au fur et à mesure que l'on considère des espèces vivant sur les fonds de profondeurs croissantes.
- Enfin, pour deux espèces ayant la même écologie, la plus résistante est celle qui a le plus faible taux métabolique.

Les courbes d'évolution des T.E.50 présentent un intérêt supérieur à celui des courbes des T.L.50 pour la prévision de la survie d'une population. D'une manière plus générale, il semble plus intéressant de rechercher une valeur limite de la température affectant l'éthologie d'une espèce, plutôt qu'une valeur de la température létale.

* Thèse de doctorat d'Océanographie biologique réalisée dans le cadre d'un contrat du Programme de Recherche sur l'Environnement des Communautés Européennes (n° 082 74 7 Env. F)

Les résultats préliminaires concernant les effets sublétaux de la température montrent que la reproduction est certainement la phase la plus délicate du cycle vital vu les faibles valeurs des T.L.50 obtenues pour des embryons de Gastéropodes (20 à 25°).

Etant donné les valeurs relativement élevées des T.L.50 et des T.E.50 observées au cours de ce travail, il semble que les recherches doivent s'orienter vers l'étude plus fine des effets sublétaux de la température sur la biologie des espèces.

Le travail présenté ici représente la première détermination de températures létales sur des Mollusques des côtes Européennes. Ces températures létales sont une première approche du problème de la pollution thermique, qui est complétée par l'étude des températures d'enfouissement. Ceci constitue un critère écologique particulièrement important pour les Bivalves qui mènent normalement une vie endogée. Par ailleurs, l'influence sublétale de la température a été envisagée, notamment sur la reproduction de quelques Gastéropodes.

Dix espèces de Mollusques ont été considérées du point de vue létales. En effet, ceux-ci sont parmi les principaux occupants des substrats meubles infralittoraux. De plus, pour les Bivalves étudiés ici, leur caractère endogé les empêche de pouvoir fuir une nappe d'eaux trop chaudes.

Le protocole expérimental est le suivant : après récolte, en plongée et à la main pour ne pas endommager les animaux, ceux-ci sont transférés dans des bacs d'acclimatation thermorégulés, pendant trois jours. Les acclimations expérimentales ainsi réalisées à 10, 15, 20 et 25°C ont pour but de reproduire une gamme de température qui suit les saisons du milieu naturel, et ainsi de renforcer l'acclimatation saisonnière acquise par les individus dans ce milieu. De plus, ce laps de temps permet d'habituer les animaux aux conditions d'expérience, à température fixée. La salinité et le pourcentage de saturation en oxygène dissous sont contrôlés, et les animaux ne sont pas nourris. Les installations expérimentales consistent en une série de six bains-marie de 26 à 36°C, dans lesquels sont déposés des bacs d'eau de mer. Un filtre à sable du biotope d'origine, gravier, et laine synthétique, est placé dans le fond de ces bacs, et un exhausteur à air assure la circulation de l'eau, ainsi que le maintien du pourcentage de saturation en oxygène dissous. Les animaux provenant des bacs expérimentaux sont déposés directement sur le sable, et doivent donc s'enfouir seuls. Le contrôle des individus morts ou enfouis s'effectue toutes les 3, 6, 12, 24, 48, 72 et 96 heures. Le choix des critères permettant de définir la mort d'un individu est très important, et varie suivant les espèces. Ils consistent essentiellement en l'absence de réaction de l'animal à une stimulation, et en tests de récupération (BODOY 1976).

La gamme d'expérience allant de 2°C en 2°C, une détermination graphique plutôt que statistique a été effectuée. Pour cela, on porte le pourcentage, cumulé selon le temps, du nombre d'individus en fonction de la température d'expérience. Les courbes obtenues permettent de lire une température létale moyenne (T.L.50), c'est-à-dire correspondant à 50% d'individus morts. On procède de même pour les enfouissements, sans cumuler les pourcentages.

RESULTATS.

Les figures 3, 4 et 5 représentent les résultats pour chaque durée d'expérience, selon les différentes températures d'acclimatation. Les courbes concernant l'enfouissement des Gastéropodes n'ont pas été reportées, par suite d'une part de l'influence de rythmes nycthémeraux sur le comportement de ces animaux, d'autre part en raison de leur caractère vagile. L'examen de ces courbes montre que l'allure générale en est identique pour les T.L.50. Après une décroissance rapide dans les 12 premières heures, les valeurs se stabilisent, passé 24 heures ou plus généralement 48 heures, et la courbe prend une allure proche de l'horizontale.

Pour ce qui est des T.E.50, l'aspect n'est pas aussi régulier. Après une augmentation de celles-ci, (les animaux ne sont pas enfouis au début de l'expérience) les courbes passent par un maximum, pour présenter par la suite une évolution similaire à celles des T.L.50. L'écart entre zone létale et zone de survie diminue régulièrement. Les différences que l'on peut observer pendant les premières 24 heures sont dues à l'existence d'un temps de latence ; elles semblent fonction de l'importance du choc thermique corrélatif à la différence entre température d'expérience et température d'acclimatation. Ainsi, ce temps de latence est d'autant plus long que le choc thermique est important. La décroissance postérieure des T.E.50 est à mettre en relation avec le comportement des Mollusques qui, le plus souvent, sortent du sédiment avant de mourir. Ceci indique que les T.E.50 représentent une limite écologique de première importance, pour les populations concernées.

Les facteurs susceptibles de modifier ces résultats sont les suivants :

L'acclimatation saisonnière réalisée dans le milieu naturel, et renforcée par une acclimatation expérimentale de courte durée, se traduit par une augmentation des T.L.50 et des T.E.50, lorsque la température du milieu est plus élevée. Ainsi, la comparaison des résultats obtenus à 10° et à 25° montre que les différences peuvent atteindre 2 à 3°. Cependant, ce relèvement estival des T.L.50 et des T.E.50 n'est pas suffisant pour mettre toutes les espèces hors de danger, si le biotope est atteint par une nappe d'eaux réchauffées. L'existence d'un DT constant entraîne donc pour les espèces, des conditions critiques en période estivale.

L'âge des individus est également susceptible de faire varier les résultats. Or, pour l'espèce Donax trunculus, l'existence, cette année, d'une répartition de taille bimodale, avec une classe de $10,3 \pm 0,3$ mm, et une de $27,9 \pm 1,2$ mm, a permis de se livrer à des comparaisons. Il en ressort que les T.L.50 ne sont pas modifiées, pour cette espèce où jeunes et adultes ont la même écologie. Par contre, les T.E.50 des jeunes sont généralement plus élevées que celles des adultes ; ceux-ci sont donc plus long à s'enfouir que les individus juvéniles. C'est un atout sérieux pour le maintien des populations.

La distribution bathymétrique intervient de manière particulièrement nette dans le cas du genre Donax, où les deux espèces présentent une distribution en ceinture. Donax trunculus vit à la limite supérieure de l'étage infralittoral, tandis que D. semistriatus fréquente, dans la région

où il a été prélevé, des fonds de 4 à 5 mètres. De même, pour les Gastéropodes, Cyclonassa neritea et Nassarius pygmaeus vivent respectivement aux mêmes profondeurs que ces Bivalves. Dans les deux cas, cette zonation se traduit par des T.L.50 supérieures pour les espèces vivant le plus superficiellement (figure 7). La différence entre les valeurs est d'ailleurs importante, et bien que la figure ne représente que le cas d'animaux acclimatés à 20°, ceci se retrouve pour chaque température d'acclimatation, aussi bien pour les T.L.50 que pour les T.E.50.

De manière encore plus générale, ceci reste valable pour toutes les espèces étudiées, si l'on tient compte de l'influence du métabolisme sur les T.L.50 et T.E.50. Ce dernier a été évalué grâce à des mesures de consommation d'oxygène à différentes températures. Les deux espèces, Corbula gibba et Venus gallina (figure 3) présentent des valeurs de ce métabolisme plus basses que celles concernant Spisula subtruncata et Cardium tuberculatum qui vivent respectivement aux mêmes profondeurs. On peut constater que ces deux dernières espèces présentent des valeurs des T.L.50 et T.E.50 nettement inférieures à celles de Corbula gibba et Venus gallina, à taux métabolique réduit.

Donc, les espèces les plus capables de supporter de hautes températures sont celles présentant un métabolisme réduit.

DISCUSSION

Définition de zones d'agression

La figure 7 permet de mettre en évidence deux faits : tout d'abord les T.E.50 représentent une limite importante pour les populations de Bivalves car leurs biotopes sont soumis à un hydrodynamisme très intense. L'enfouissement n'est pas effectué une fois pour toutes. De plus les prédateurs capables de supporter les hautes températures, et notamment les oiseaux qui, dans les zones les plus superficielles, sont les premiers concernés, exerceront leur action sur les populations. Le fait de pouvoir demeurer enfouis est donc capital, et les T.E.50 représentent une limite écologique importante.

Par ailleurs, pour les Bivalves endogés, la différence entre les T.L.50 et les T.E.50 diminue au cours du temps, si bien que, passé 48 heures, un écart de 1° suffit pour passer d'une zone de résistance dans le domaine létal. Tout ceci confirme donc la grande importance du point de vue écologique, qu'il faut accorder aux températures d'enfouissement.

Variation saisonnières et résistance à la température

Comme on l'a vu, l'effet d'acclimatation, qui entraîne un relèvement estival des T.L.50 et des T.E.50 de l'ordre de 2 à 3°, n'est pas suffisant pour éviter que les populations soumises à un DT de l'ordre de 7°,

n'entrent dans le domaine létal, lorsque les eaux se réchauffent. C'est donc en été que les menaces les plus sérieuses pèseront sur les populations concernées. Celles-ci ne seront hors de danger que si leur biotope n'est pas atteint par une nappe d'eaux à température supérieure aux T.E.50.

Afin d'évaluer pour chaque espèce la résistance à la température en tenant compte de cet effet d'acclimatation, deux auteurs américains, KENNEDY et MIHURSKY (1971), ont imaginé le procédé suivant. On porte en abscisse les températures d'acclimatation et en ordonnées, la différence entre T.L.50 et températures d'acclimatation correspondantes. Les triangles ainsi délimités sont appelés triangles de tolérance. Les surfaces en degré carré, indiquées sur la figure 8, correspondent pour le chiffre supérieur, aux résultats obtenus au bout de 24 heures et pour le chiffre inférieur, aux valeurs de 96 heures. Le principal intérêt réside en ce que le nombre obtenu permet de comparer la résistance des différentes espèces. L'influence de l'âge, de la répartition bathymétrique et du métabolisme se manifestent également. On peut ainsi observer les valeurs très élevées concernant Cerithium vulgatum, et qui ne sont pas surprenantes, lorsque l'on sait qu'une population de cette espèce se rencontre dans le canal de rejet de la centrale thermique de Martigues-Ponteau.

Influence d'un double choc thermique

Le fait qu'on puisse rencontrer Cerithium vulgatum dans un biotope soumis continuellement à une pollution thermique a été mis à profit pour simuler l'arrêt d'une centrale. Ceci se traduit par l'invasion d'eaux froides dans le biotope et entraîne un choc thermique négatif, qui est suivi d'un second choc thermique positif lorsque la centrale fonctionne à nouveau. Les valeurs des triangles de tolérance pour l'échantillon soumis à ce choc thermique et pour celui provenant du milieu naturel sont de 658°C^2 et de 618°C^2 au bout de 24 heures. Elles montrent que ce double choc thermique n'a pas modifié la résistance des individus. Dans tous les cas elle reste supérieure à celle des animaux vivant en milieu naturel. L'influence de l'acclimatation acquise en milieu chaud reste donc prépondérante sur l'acclimatation expérimentale réalisée.

Age des individus et résistance à la température

Certains auteurs ont rencontré des différences notables entre les tolérances aux hautes températures de la part d'individus jeunes ou adultes. Par exemple, KENNEDY et MIHURSKY (1971) remarquent que dans le cas de Mya arenaria et Macoma balthica, les jeunes sont plus résistants que les adultes, notamment pour la première espèce. Par contre, DICKIE (1958) n'observe pas d'influence de la taille pour Placopecten magellanicus.

On peut tout d'abord remarquer que les "jeunes" de Mya arenaria sont des individus nés à l'automne et expérimentés en janvier, donc de très petites tailles, alors qu'un individu de Donax trunculus de 10 mm est très proche de la maturité sexuelle. D'autre part, toujours pour la première espèce, les adultes vivent à plus de 30 cm de profondeur, alors que les jeunes se rencontrent à proximité immédiate de la surface du sédiment et subissent des

écarts thermiques importants. Pour l'espèce Donax trunculus, jeunes et adultes vivent ensemble et présentent la même écologie.

Il semble donc que la taille des individus ne modifie guère les T.L.50 des Mollusques, pourvu que ceux-ci soient enfouis au même niveau et supportent donc des variations thermiques identiques. Quant aux T.E.50, elles favorisent les populations composées de jeunes, ce qui est généralement le cas en Méditerranée (MASSE, 1972).

Distribution bathymétrique et pollution thermique

Les valeurs des triangles de tolérance (figure 8) permettent de classer les espèces suivant leur tolérance à la température. Mises à part trois espèces, ces tolérances suivent assez précisément les différentes distributions bathymétriques. Les espèces vivant le plus superficiellement, qui sont donc les plus menacées par une nappe d'eaux chaudes et légères, seront celles qui résisteront le mieux aux hautes températures. Cette influence peut s'expliquer si l'on considère que les températures sont souvent stratifiées en milieu marin et donc que l'acclimatation ne sera pas identique suivant la profondeur.

Influence du métabolisme sur la tolérance aux hautes températures

Les trois espèces qui ne suivent pas le schéma général des valeurs des triangles de tolérance sont Tellina tenuis, Venus gallina et Corbula gibba. Or, ce sont elles qui présentent les plus faibles taux de métabolisme. Les valeurs des T.L.50 sont donc augmentées de ce fait, et ces espèces se révéleront aussi résistantes que d'autres situées à un niveau bathymétrique supérieur. Par ailleurs, elles sont déjà mieux armées pour résister aux attaques de prédateurs tels que les Astéridés. Il semble donc qu'un métabolisme réduit soit un facteur important de survie pour une espèce.

REPRODUCTION ET POLLUTION THERMIQUE

L'influence de la température a également été envisagée dans le domaine sublétal, au moyen des modifications qu'entraîne celle-ci sur la reproduction de quelques Gastéropodes. En effet elle est facile à obtenir pour ces espèces gonochoriques. De plus, les Naticidae sont des prédateurs qui percent leurs proies pour s'en nourrir et qui présentent un intérêt écologique particulier. La priorité qui a été donnée à l'étude des températures létales entraîne que le problème de la reproduction a été abordé de façon moins approfondie. Huit espèces ont pu être élevées, avec l'obtention des véligères. Seules Polinices alderi et Nassarius pygmaeus ont produit suffisamment de pontes pour pouvoir analyser l'influence de la température sur la reproduction.

En ce qui concerne P. alderi, seules les deux plus basses températures d'élevage à savoir 10 et 15° se sont révélées favorables à l'obtention de la reproduction. (Figure 9). Les animaux maintenus à 15° s'arrêtent de pondre durant l'été pour reprendre en septembre une activité reproductrice plus précocement qu'à 10°. Ainsi, si les variations de température ne semblent pas être prépondérante pour la reprise du cycle sexuel de P. alderi, la photo-période a vraisemblablement une influence notable.

Les temps de développement des embryons, après transfert à différentes températures varient en fonction de la température d'élevage des adultes. Par ailleurs l'action de la température se manifeste de manière classique : la courbe est une hyperbole. La durée du développement est allongée quand les pontes sont maintenues en ambiance froide, ce qui revient à dire que la vitesse de développement est proportionnelle à la température dans les limites de l'expérience.

N. pygmaeus pond un nombre important d'oothèques en élevage (20 à 30 par jour). La reproduction a été obtenue à 10°, 15° et 20° ce qui indique que cette espèce est moins dépendante vis-à-vis de la température que le Naticidae cité plus haut. Comme le nombre d'oothèques est important, les durées de développement ont été calculées sur le temps que mettent 50% de celles-ci pour arriver à éclosion.

Par ailleurs, les résultats montrent que l'influence de la température est moins sensible pour cette espèce.

Les pourcentages de développement qui sont reportés sur la figure 10 permettent de calculer les T.L.50 des embryons sur la durée du développement larvaire. Dans le cas de P. alderi, les valeurs sont de 18,7° pour les animaux maintenus à 10° et 22,3° pour ceux qui sont élevés à 15°. Ces températures faibles indiquent plus clairement que la reproduction constitue un moment critique pour le maintien des populations si le biotope est soumis à une pollution thermique. Pour ce qui est de N. pygmaeus, les températures létales des embryons, compte tenu d'un pourcentage d'échec du développement indépendant de la température de l'ordre de 20%, doivent être de l'ordre de 25°. Ceci confirme la résistance plus importante de cette espèce vis-à-vis de sa reproduction.

CONCLUSION

Si l'étude des températures létales est un premier stade dans la recherche des effets de la pollution thermique sur l'environnement, il est peut être plus intéressant de considérer des critères écologiques ou même ultérieurement physiologiques, tels que la modification des compositions biochimiques ou des activités enzymatiques, afin de déterminer l'impact du réchauffement du milieu marin sur les peuplements benthiques de substrats meubles.

BIBLIOGRAPHIE

- BODOY (A) 1976
Etude de l'influence de la température, liée à la pollution thermique, sur la survie et la biologie de quelques mollusques des substrats meubles.
Thèse d'Océanographie biologique, Université d'Aix-Marseille II, U.E.R. Sciences de la mer et de l'environnement. p. 1-95.
- DICKIE (L.M) 1958.
Effects of high temperature on survival of the giant scallop.
J. Fish. Res. Bd. Canada, 15, p. 1189-1211.
- KENNEDY et MIHURSKY (J.A° 1971.
Upper temperature tolerance of some estuarine bivalves.
Chesapeake Sci. 12 (4), p. 193-204.
- MASSE (H.) 1971
Etude de la macrofaune des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. II Baie du Prado (golfe de Marseille).
Tethys, 3(I), p. 113-158.

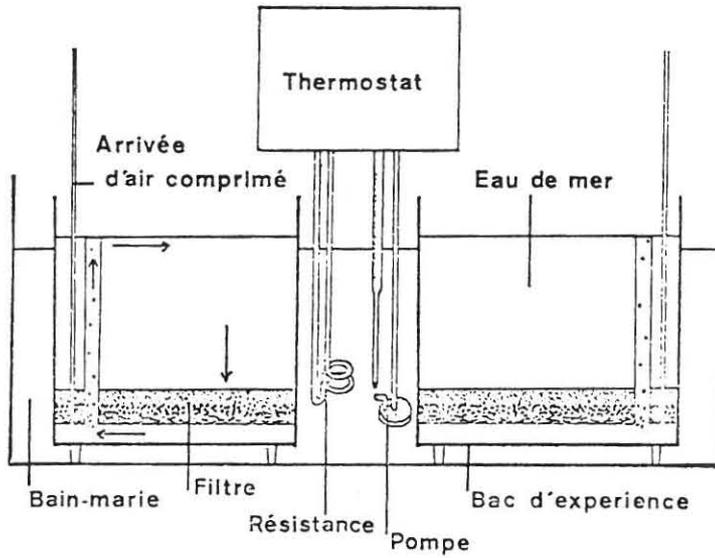
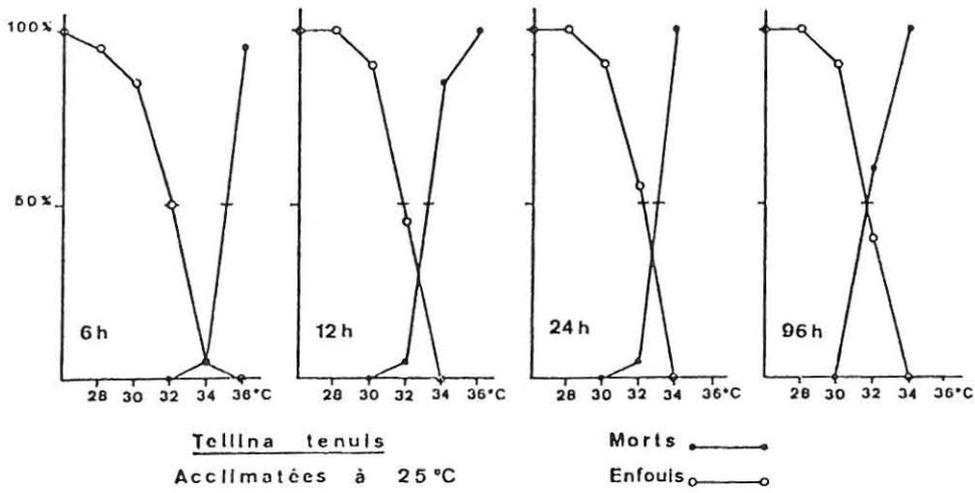


FIGURE I
BACS EXPERIMENTAUX



Tellina tenuis
Acclimatées à 25°C

Morts —●—
Enfouis —○—

Méthode de détermination des T.L. 50 et des T.E. 50

FIGURE 2

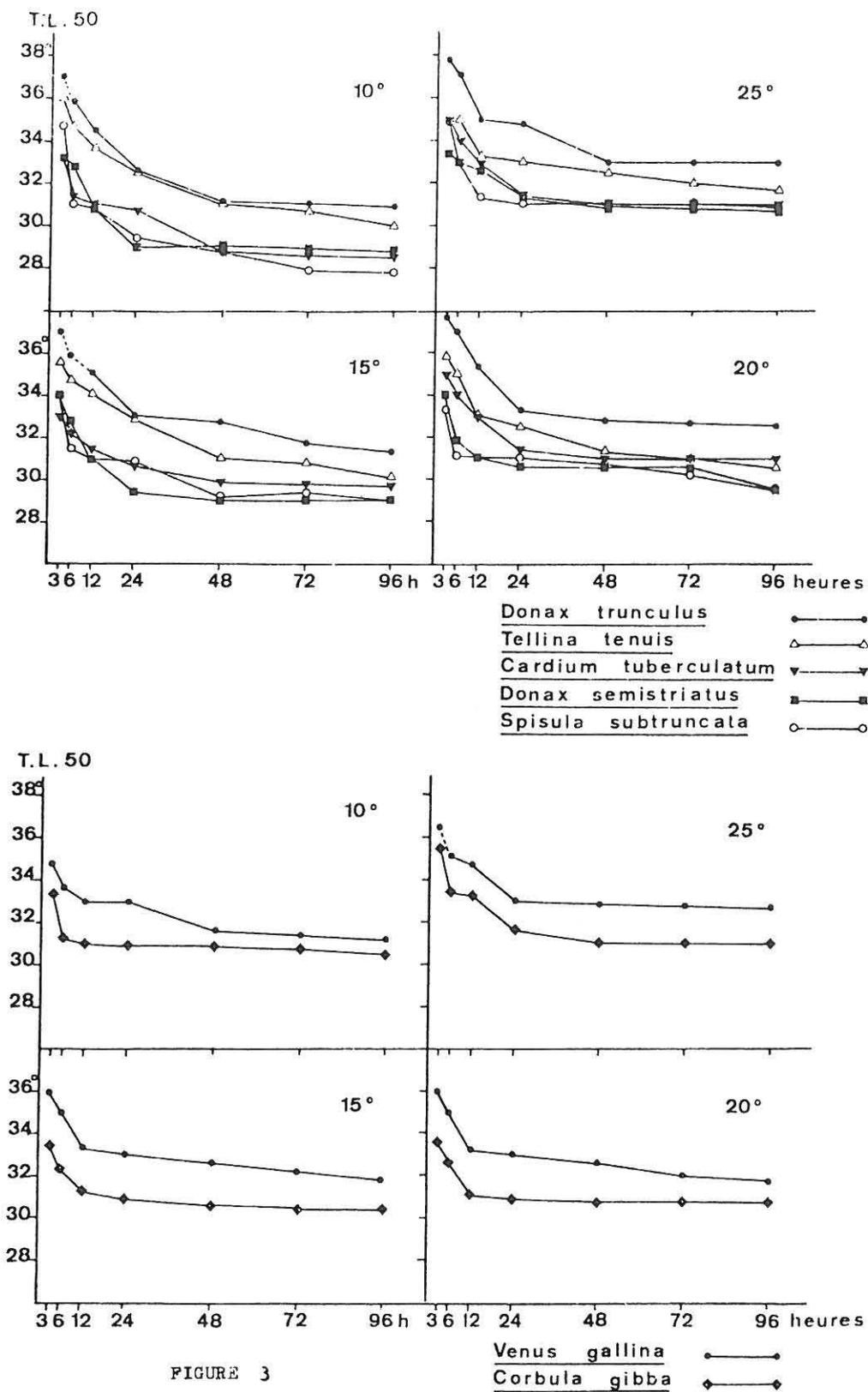
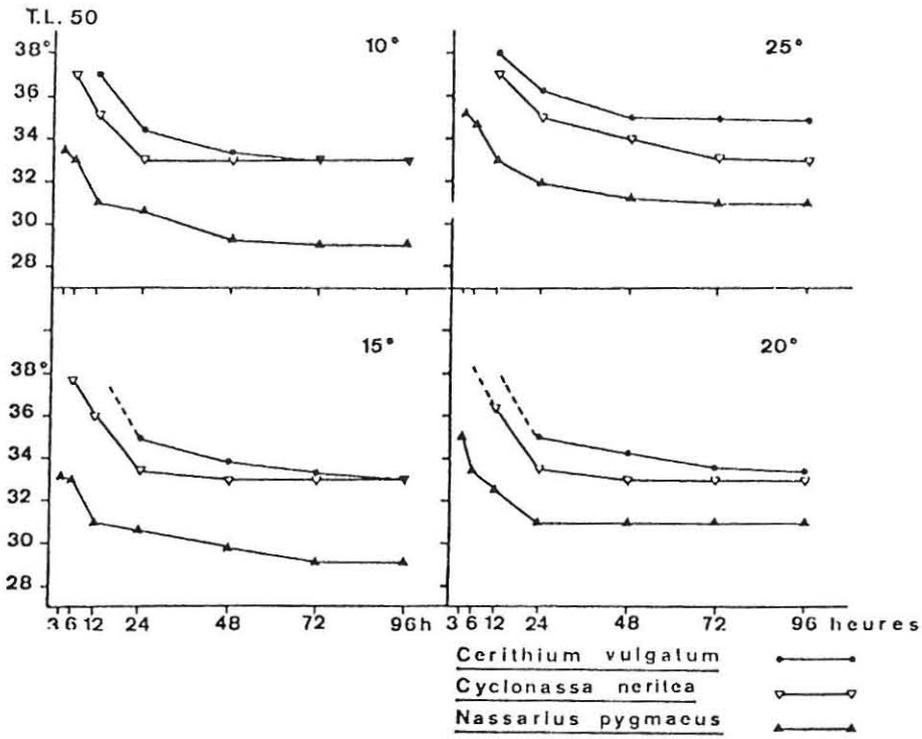
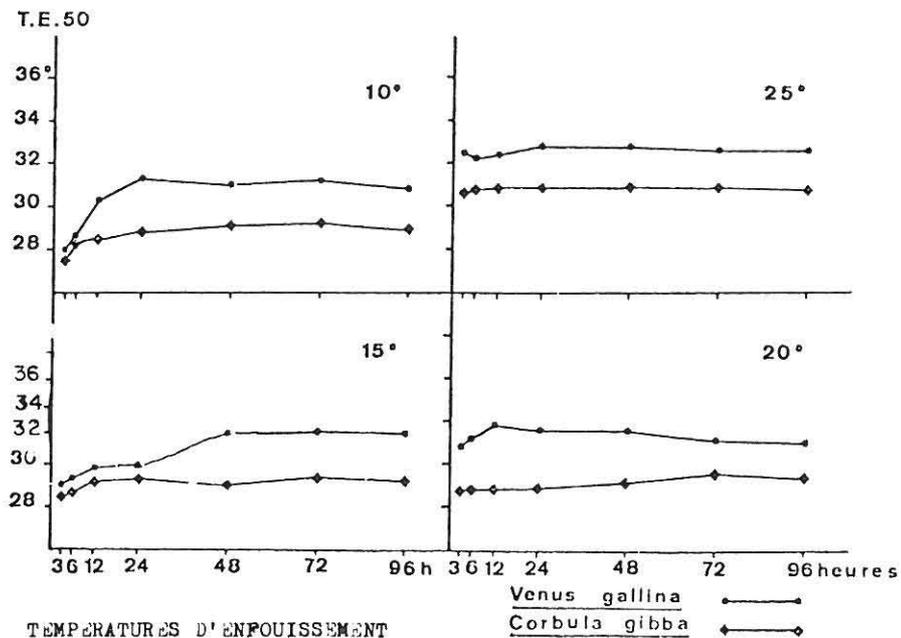
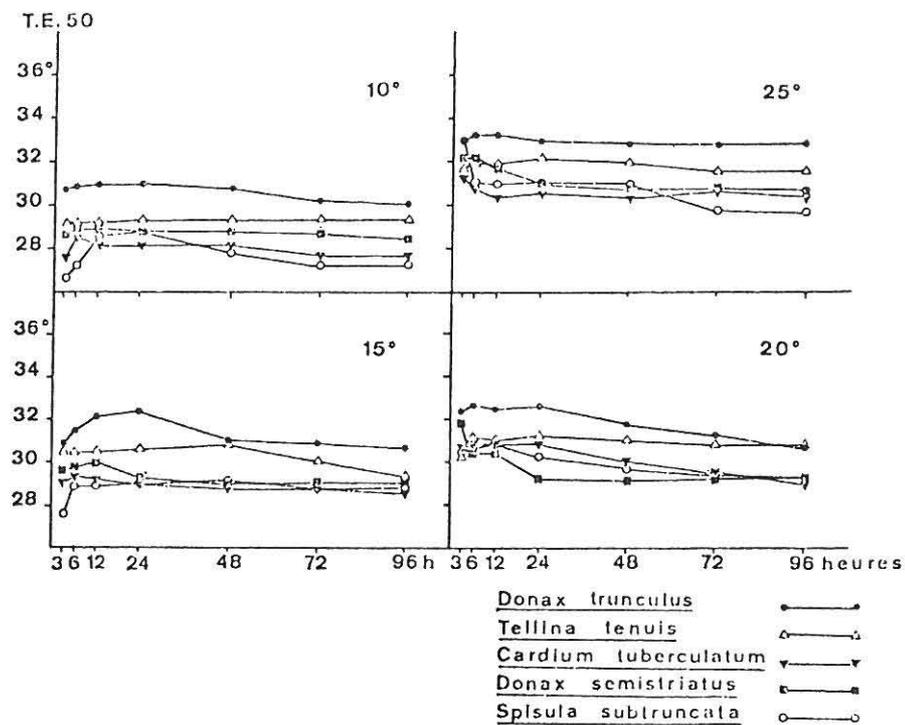


FIGURE 3



Températures létales des Gastéropodes

FIGURE 4



TEMPERATURES D'ENFOUISSEMENT
DES BIVALVES

FIGURE 5

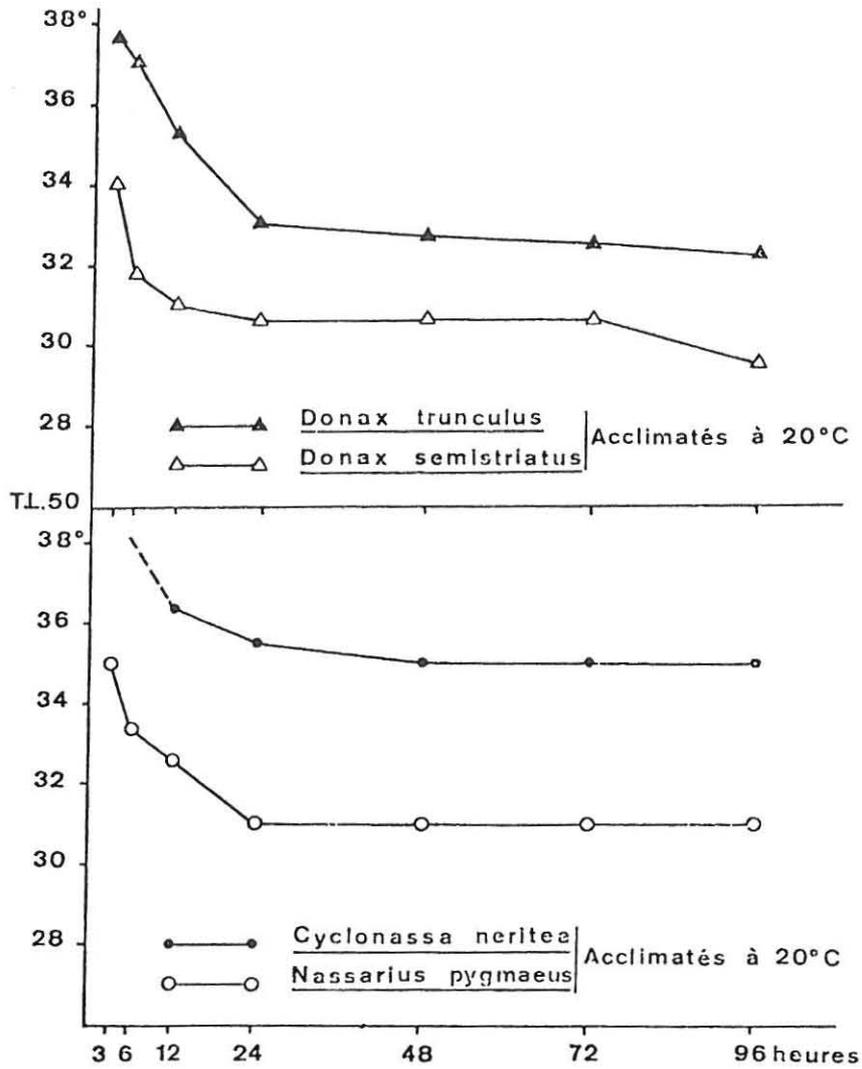
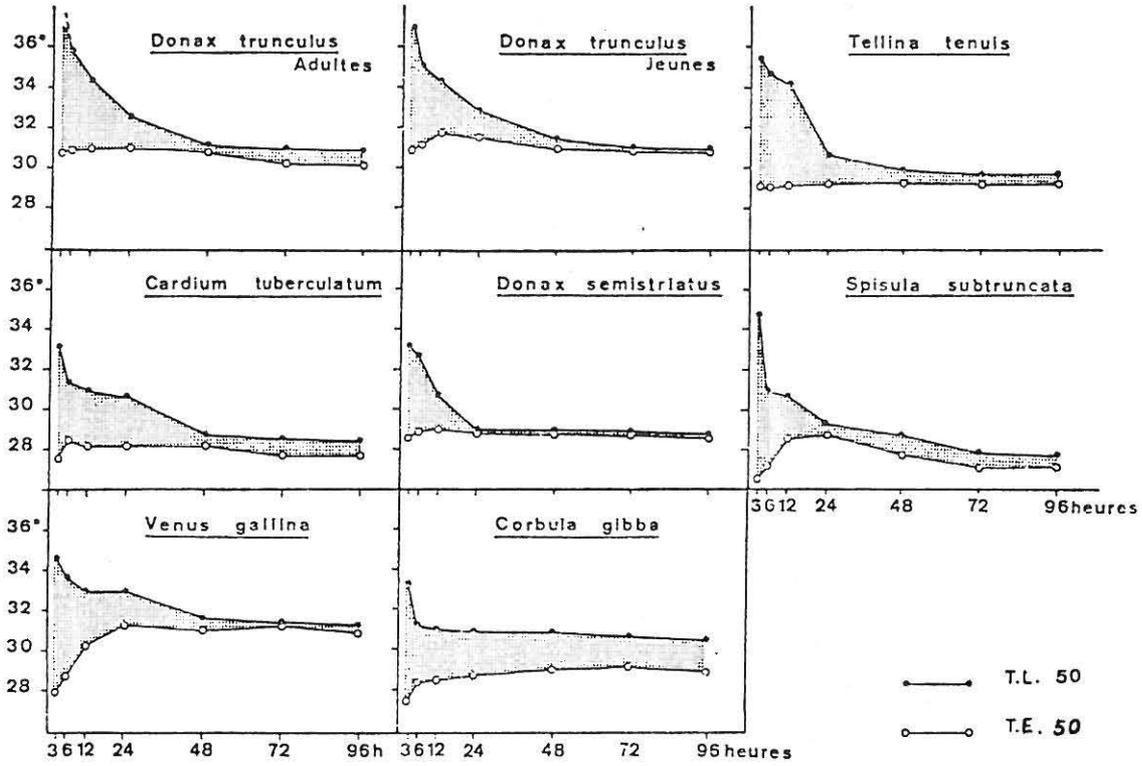


FIGURE 6



Bivalves Acclimatés à 10°C

ZONES D'AGRESSION
FIGURE 7

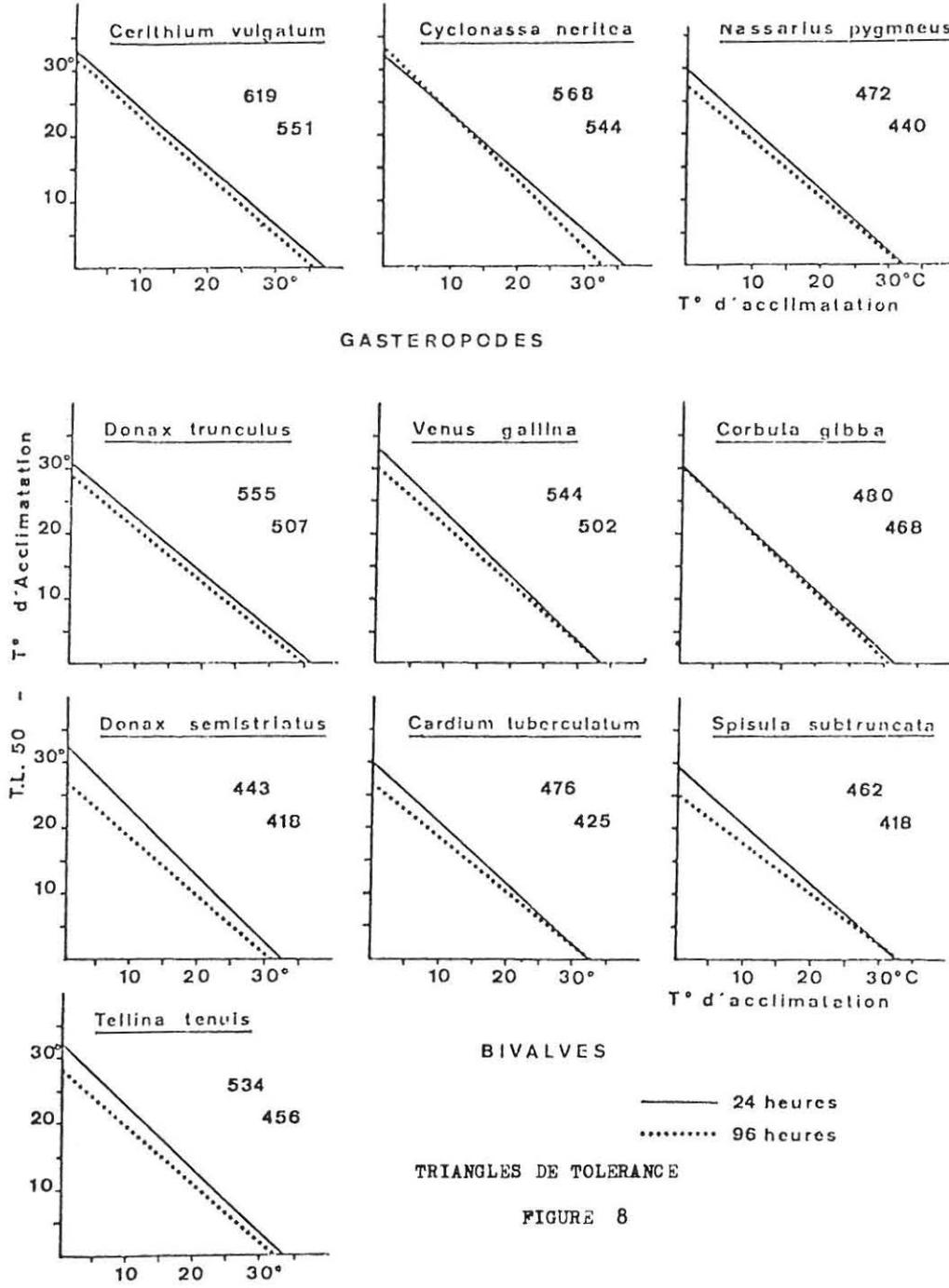


FIGURE 9

Durée du développement embryonnaire de quelques Gastéropodes en fonction de la température.

Température d'acclimatation des adultes		Durée du développement embryonnaire			
		Température d'exposition			
		10°	15°	20°	25°
<u>Polinices alderi</u>	10°	24,6±1,2	18,0±1,1	14,7±2,4	-
	15°	23,4±1,5	16,4±0,6	11,4±1,2	7,5±0,6
	20°	/	/	/	/
<u>Nassarius pygmaeus</u>	10°	31,9±1,4	15,1±3,8	7,7±0,6	(5)
	15°	29,2±2,9	12 ±1,6	7,6±0,6	6,45±0,5
	20°	-	(12,5)	(7,5)	(5)

FIGURE 10

Pourcentage de développement des embryons de Gastéropodes

Température d'élevage		Température d'incubation des pontes				
		10°	15°	20°	25°	T.L.50
<u>Polinices alderi</u>	10°	100	100	33	0	18,7
	15°	100	95	62	36	22,3
<u>Nassarius pygmaeus</u>	10°	78	70	54	20	20,5
	15°	62	75	78	64	25