

ÉLÉMENTS DE PLANCTONOLOGIE APPLIQUÉE

par

Marie-Louise FURNESTIN
(Faculté des Sciences. Marseille)

Claude MAURIN, Jean Y. LEE, René RAIMBAULT
(Institut des Pêches maritimes. Sète)

<i>Préface</i>	par J. Furnestin	117
1 ^{re} Partie	Plancton et Hydrologie	119
2 ^e Partie	Plancton et Poissons	143
3 ^e Partie	Plancton et Coquillages	224

PRÉFACE

L'océanographie des pêches, dans son utilisation des diverses disciplines nécessaires à l'étude des océans, est conduite à saisir les rapports existant entre d'une part les phénomènes océaniques et d'autre part les animaux marins et leur exploitation.

Une telle finalité est généralement étrangère à la recherche dite fondamentale. Il en résulte que l'océanographie des pêches ne trouve que trop rarement parmi les données que celle-ci lui fournit ce qui lui permettrait de progresser dans ses approches des problèmes halieutiques. Cela lui impose dans presque tous les cas de construire sa propre recherche de base, suivant des programmes et des méthodes appropriés.

Un autre inconvénient découle de cet état de choses. L'enseignement donné aux jeunes océanographes ne les prépare guère à aborder l'océanographie pratique et c'est une nouvelle formation que les débutants doivent acquérir lorsqu'ils sont affectés à un laboratoire des pêches.

A défaut d'un enseignement spécialisé comme il en existe ailleurs, au Japon par exemple, il est donc souhaitable qu'une coopération se noue entre l'Enseignement supérieur et les Instituts de recherche appliquée. Il en est souvent question sans que, pour autant, un lien durable soit créé entre ces deux secteurs de recherche et de formation.

Une telle collaboration, pourtant, peut s'établir et donner d'excellents fruits. Le présent volume publié sous le titre de « ÉLÉMENTS DE PLANCTONOLOGIE APPLIQUÉE » en apporte la preuve.

Dû à l'initiative de Marie-Louise FURNESTIN, professeur à la Faculté des Sciences de Marseille, cet ouvrage rassemble quelques-uns de ses cours de planctonologie destinés aux étudiants du Diplôme d'Études approfondies de sa discipline et les conférences et exposés que MM. Claude MAURIN, Jean Y. LEE et René RAIMBAULT, de l'Institut des Pêches à Sète, font à ces mêmes étudiants durant un stage annuel qui s'équilibre entre des travaux de laboratoire et des exercices à la mer à bord des bateaux expérimentaux « Ichthys » et « Ostrea ».

Faut-il insister sur l'importance de la planctonologie dans l'étude des océans ? Toutes les formes de l'océanographie s'intéressent à la matière organique vivante des eaux marines. Or, cette matière vivante est constituée, pour une très grande part, par le plancton qui, directement ou indirectement, influe aussi bien sur les caractères physico-chimiques de ces eaux que sur l'existence et la répartition des animaux marins, pélagiques et autres.

Mais, s'il est un secteur de recherche dans lequel le plancton joue un rôle prépondérant, c'est bien celui de l'océanographie des pêches. Les principaux maillons de la chaîne alimentaire sont planctonologiques. Nombreux sont les poissons qui se nourrissent de plancton et dont la distribution est commandée par la qualité ou l'abondance de ce monde d'organismes végétaux et animaux. Les œufs et les larves des poissons, des crustacés, des mollusques... sont eux-mêmes des constituants du plancton.

Les planctontes, plus étroitement encore que les autres organismes marins, dépendent du milieu dans lequel ils vivent. L'existence des uns ressortit à la température, celle des autres à la salinité ou à la profondeur et, plus généralement, aux composantes des divers facteurs

hydrologiques et biologiques. Il en résulte des peuplements planctoniques caractérisés, particuliers à certaines eaux, à certains courants, à certains niveaux. En sorte que des espèces ou des associations d'espèces se définissent comme d'excellents indicateurs des masses ou couches d'eau marine.

De leur côté, les poissons et autres prédateurs planctonophages ont des lois biologiques et écologiques analogues. Leurs biotopes respectifs sont avant tout hydrologiques. Si bien que le plancton, indicateur hydrologique, devient aussi indicateur halieutique.

Ce sont de tels sujets, dans leur généralité et dans nombre de leurs particularités, que traite le présent ouvrage.

Ainsi, dans sa première partie, sont définis et développés les rapports du zooplancton et du phytoplancton avec l'hydrologie et sont examinés, pour l'Atlantique et la Méditerranée, le rôle et la valeur des espèces et des communautés en tant qu'indicateurs.

Dans la deuxième partie, les auteurs décrivent et analysent successivement les relations quantitatives et qualitatives entre le plancton et les poissons, le plancton sous ses aspects d'indicateur halieutique, les œufs et les larves planctoniques des poissons, leur morphologie et leur développement en fonction du milieu, ainsi que les moyens de les identifier, les poissons planctonophages et leur nourriture.

La troisième partie, enfin, envisage l'alimentation des mollusques qui se nourrissent de plancton, la reproduction et les stades planctoniques des lamellibranches, les effets nocifs de certains planctons sur les mollusques.

Chacun des chapitres est accompagné d'une bibliographie fort utile pour les étudiants et également intéressante pour les spécialistes.

Voici donc présentée, dans ces cent soixante-six pages, la formule nouvelle d'un enseignement où se rejoignent et se complètent des cours magistraux et l'initiation pratique aux notions et méthodes de planctonologie appliquée.

Un tel enseignement laisse aux étudiants et débutants le choix entre la science fondamentale et la recherche appliquée. Il les oriente, pour la première, vers des secteurs neufs ou du moins encore mal explorés, prometteurs d'études fécondes, et, pour la seconde, ainsi nourris des connaissances de base nécessaires, vers une recherche directement utilisable dans le domaine halieutique.

Nous sommes entrés dans une période où les industries de la mer éprouvent le besoin d'être assistées par une recherche scientifique réaliste et utile. Dans le même sens, semble-t-il, les pouvoirs publics se préoccupent du développement de l'océanographie et de la formation d'océanographes. Il ne nous reste donc qu'à souhaiter qu'un exemple comme celui dont témoignent ces « *Eléments de Planctonologie appliquée* », fruits d'une coopération étroite et amicale entre deux laboratoires de vocation différente, soit retenu et multiplié.

Jean FURNESTIN



PREMIERE PARTIE

PLANCTON ET HYDROLOGIE

LE PLANCTON INDICATEUR HYDROLOGIQUE

par Marie-Louise FURNESTIN

Définition des indicateurs hydrologiques. - Groupes planctoniques fournissant des indicateurs. - Exemples d'utilisation des indicateurs hydrologiques. *Zooplankton indicateur*. I. Océan Atlantique. 1° Atlantique nord-est; 2° Atlantique nord-ouest; 3° Atlantique africain. II. Mer Méditerranée. 1° Utilisation des Chaetognathes, *a*) Bassin occidental (golfe du Lion et côtes orientales de Corse), *b*) Adriatique; 2° Indicateurs du courant atlantique : Chaetognathes, Copépodes, Mollusques pélagiques, Euphausiacés, Ptéroméduses; 3° Indicateurs relictés; 4° Indicateurs écologiques. *Phytoplankton indicateur*. - Communautés indicatrices : 1° dans la baie ibéro-marocaine; 2° dans les parages des Iles Britanniques. - Valeur des indicateurs planctoniques. — Bibliographie.

Les relations entre le plancton et l'hydrologie se manifestent essentiellement par l'existence d'organismes planctoniques liés à certaines masses d'eau, se déplaçant avec elles et permettant donc d'en détecter la présence et les mouvements : ce sont les organismes planctoniques indicateurs ou *indicateurs hydrologiques*.

Définition des indicateurs hydrologiques.

Cette qualité d'indicateurs découle des deux caractères principaux des êtres planctoniques : leur flottabilité et leur passivité relative. En effet, selon sa définition même, le plancton est l'ensemble des êtres vivants, animaux ou végétaux, adultes ou larvaires, qui flottent passivement dans les eaux douces ou marines ou qui, s'ils nagent, ne peuvent résister à des courants, même faibles.

Leur *flottabilité* est assurée par divers caractères ou dispositifs, tels la légèreté du corps due en particulier à leur très forte teneur en eau (jusqu'à 98 %), à la présence de cloches dites nata-toires, de flotteurs, de globules d'huile diminuant le poids spécifique, tels aussi la forme du corps, aplatie ou rubanée, et la présence de larges appendices ciliés augmentant la surface portante, d'épines, piquants, spicules rayonnant en tous sens et dont le rôle est de ralentir la plongée, maintenant les organismes en suspension.

Leur *passivité* est également remarquable. En effet, bien qu'un grand nombre d'entre eux soient mobiles par eux-mêmes, et capables d'effectuer, par exemple, des déplacements verticaux de quelque amplitude, la plupart des constituants du plancton n'ont qu'un potentiel natatoire minime et se laissent porter par l'eau dans laquelle ils flottent. Leurs déplacements sont liés à ceux de cette eau et c'est cette dépendance qui fait de certains de véritables détecteurs des mouvements des masses océaniques.

La notion d'indicateur est née de l'étude conjointe des formes planctoniques et des conditions hydrologiques dans des secteurs déterminés. Celle-ci a montré en effet qu'il y avait souvent un lien étroit entre la distribution du plancton et les conditions de milieu.

Mais toutes les formes n'ont pas la même sensibilité vis-à-vis des conditions ambiantes :

certaines sont relativement tolérantes, ou même plus ou moins indifférentes aux variations du milieu, telles les formes eurythermes et euryhalines; elles ont, en conséquence, une large distribution et ne possèdent aucune valeur indicatrice;

d'autres sont au contraire peu tolérantes aux mêmes variations : elles sont adaptées à des conditions de température fixes, à une salinité donnée ; elles vivent dans les eaux côtières à l'exclusion de celles du large ou inversement; elles ont donc un comportement bien tranché et une répartition limitée aux secteurs favorables; ce sont ces formes qui seront retenues comme indicateurs.

Les facteurs limitants pour ces espèces « sensibles » sont divers : température, salinité, profondeur, nourriture, agents chimiques, etc. Et c'est dans la mesure où leur distribution est conditionnée par l'un de ces facteurs qu'elles sont indicatrices.

Groupes planctoniques fournissant des indicateurs.

La plupart des groupes planctoniques sont susceptibles de fournir des indicateurs mais une place prépondérante revient aux Copépodes, aux Coelentérés (Méduses, Siphonophores), aux Tuniciers (Salpes, Doliolles), aux Chaetognathes, aux Mollusques Ptéropodes.

Ces organismes sont choisis essentiellement d'après leurs qualités biologiques ou écologiques : Méduses et Siphonophores, Salpes et Doliolles, parce que ce sont des êtres planctoniques par excellence, se laissant naturellement porter par les eaux qu'ils peuplent et donc se déplaçant avec elles, les Copépodes, Chaetognathes, Ptéropodes, parce qu'ils ont souvent des exigences biologiques nettes qui déterminent leur répartition.

Mais encore toutes les espèces de Copépodes ou de Chaetognathes n'ont-elles pas la même valeur indicatrice. Tel Chaetognathe foncièrement côtier, comme *Sagitta friderici*, fera un bon indicateur des formations à caractère néritique ; tel autre foncièrement pélagique, comme *Sagitta bipunctata*, signalera les eaux du large, alors qu'un troisième semi-néritique ou semi-pélagique, comme *Sagitta inflata*, c'est-à-dire vivant indifféremment en deçà ou au-delà du plateau continental, sera pratiquement inutilisable. Il est donc nécessaire d'opérer un choix. Celui-ci sera basé à la fois sur la connaissance de la biologie des espèces et sur celle des caractéristiques du milieu.

Exemples d'utilisation des indicateurs hydrologiques.

De nombreux exemples, choisis parmi le zooplancton et le phytoplancton, vont montrer comment on utilise les indicateurs.

Zooplancton indicateur.

Pour simplifier, on choisira d'abord un groupe détecteur-type, qui sera seul mis en jeu ; puis on s'adressera à un ensemble plus complexe de formes appartenant à divers groupes planctoniques.

I. - Océan Atlantique.

1. *Atlantique nord-est.*

Dans l'Atlantique nord-est, l'hydrologie est commandée par l'avancée et le retrait annuel des eaux atlantiques qui passent à la fois entre la France et l'Angleterre, l'Angleterre et l'Irlande et à l'ouest de cette dernière pour atteindre et dépasser les Féroé au nord (fig. 1). On a donc trois sortes d'eaux en présence :

- eaux en place, à moins de 35 ‰ ;
- eaux en progression, à 35,30 ‰ et plus ;
- eaux de mélange, de 35 à 35,30 ‰.

Or, trois espèces de Chaetognathes caractérisent ces formations (J. FURNESTIN, 1938) :
Sagitta setosa, espèce des eaux continentales de salinité inférieure à 35 ‰;
Sagitta tasmanica (= *S. serratodentata tasmanica*), espèce du large qui se cantonne dans les eaux les plus salées, excédant 35,30 ‰;
Sagitta elegans, moins pélagique et qui fréquente souvent les zones de mélange entre les eaux

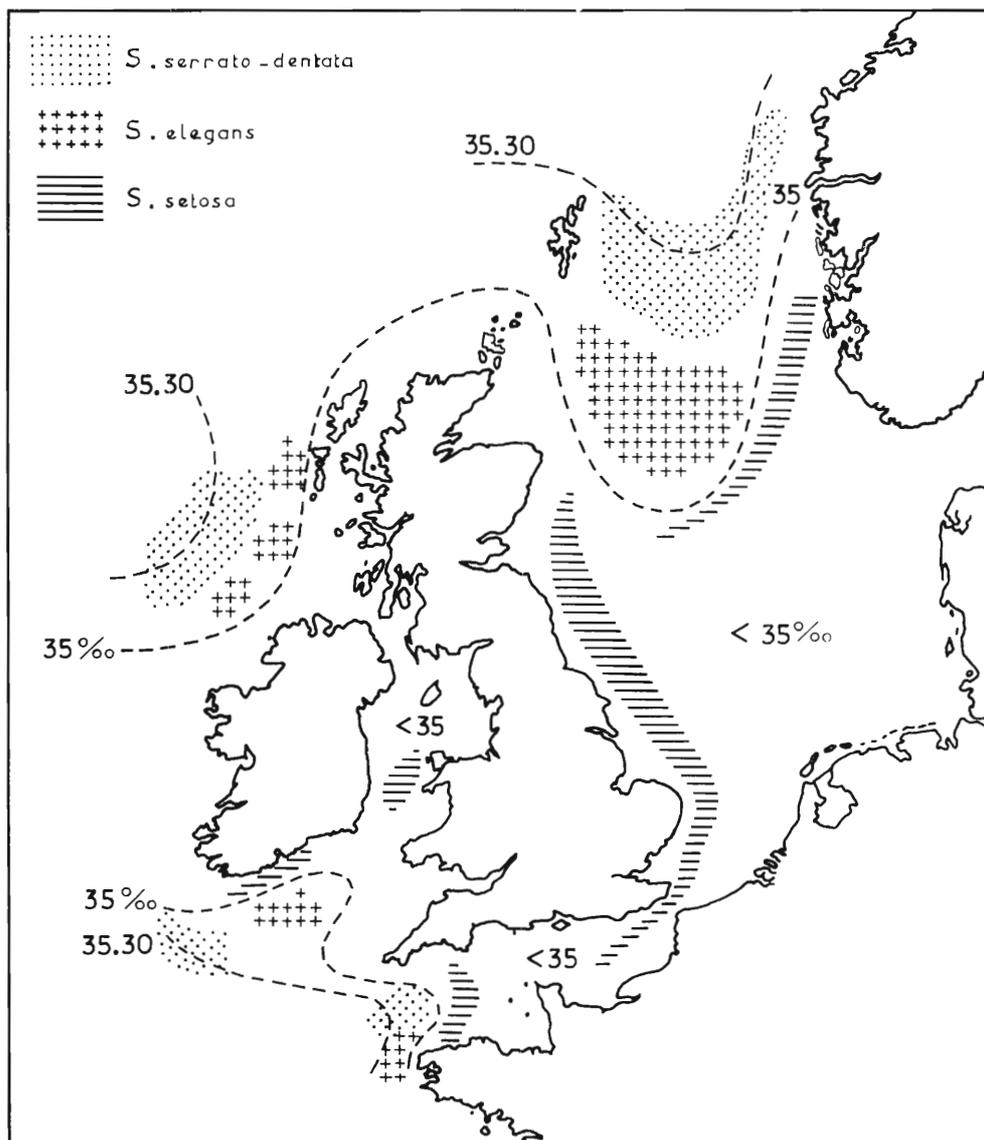


FIG. 1. — Relations entre les masses d'eaux et les Chaetognathes dans l'Atlantique nord-est.

du large et celles de la bordure continentale, se rencontre ici dans le domaine intermédiaire de salinité 35 à 35,30 ‰.

Bien que les faits ainsi présentés soient très schématisés, ils montrent que les Chaetognathes peuvent renseigner sur la salinité d'un secteur à un moment donné. Dans le cas qui nous occupe, ils sont utilisables pour évaluer les variations annuelles de l'extension des eaux atlantiques vers

le nord (extension connue sous le nom de dérive atlantique), d'après les positions relatives et la plus ou moins grande abondance de *S. tasmanica*, la plus halophile.

Ainsi, avec les seules *Sagitta*, l'examen rapide d'un échantillon de plancton peut permettre

de préciser la nature des eaux sur les lieux de prélèvements. Or, ces données sont fort intéressantes dans des régions comme l'entrée de la Manche ou de la Mer du Nord, où des masses d'eau de nature différente s'affrontent et à la limite desquelles s'installent souvent les bancs de poissons :

maquereaux dans les eaux atlantiques (eaux à *S. tasmanica*) ;

harengs dans les eaux de mélange (eaux à *S. elegans*).

Dès lors, nous voyons se dessiner un autre aspect du rôle des indicateurs planctoniques. En effet, leur présence pouvant être rattachée à celle de tel ou tel poisson, ils serviront également d'indicateurs à la pêche. Nous y reviendrons.

2. Atlantique nord-ouest (fig. 2).

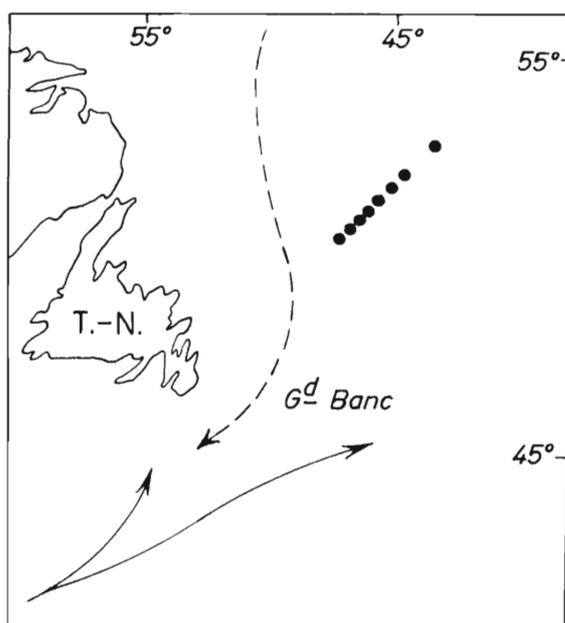


FIG. 2. — Stations (cercles noirs) à l'est de Terre-Neuve où ont été observées en hiver 1960 des formes chaudes marquant les incursions périodiques des eaux du Gulf-Stream (flèches en trait continu) sur le Grand-Banc. Flèche en trait discontinu : courant du Labrador (adaptation d'après BAINBRIDGE, 1961).

D'après les observations de BAINBRIDGE (1961), des incursions de formes chaudes, en hiver, dans les eaux à l'est de Terre-Neuve au cours des années 1960 et 1961, indiquent qu'à intervalles irréguliers les eaux du Gulf-Stream s'engagent sur le Grand-Banc y amenant quelques éléments de faune chaude tels

les Copépodes :	<i>Nannocalanus minor</i> ,	<i>Pleuromamma gracilis</i> ,
	<i>Clausocalanus arcuicornis</i> ,	<i>Pleuromamma borealis</i> ,
	<i>Lucicutia flavicornis</i> ,	<i>Heterorhabdus spinifrons</i> ,
les Euphausiacés :	<i>Thysanoessa gregaria</i> ,	<i>Euphausia krohni</i> ,

alors qu'on y rencontre normalement une faune froide entretenue par le courant du Labrador avec

les Copépodes :	<i>Calanus finmarchicus</i> ,	<i>Calanus glacialis</i> ,
	<i>Calanus hyperboreus</i> ,	<i>Metridia longa</i> ,
l'Euphausiacé :	<i>Thysanoessa longicaudata</i> .	

3. Atlantique africain.

BAINBRIDGE (1960) a montré qu'il existe une relation entre la présence d'un Copépode, *Calanoides carinatus*, et les eaux « froides » dans le golfe de Guinée. Il a pu établir que, lorsque la température descend au-dessous de 25°, les quantités de zooplancton augmentent, précisément à cause de la présence massive de ce Copépode (fig. 3).

La baisse de température est liée à l'upwelling; or celui-ci enrichit la surface en phosphates, ce qui détermine une floraison de Diatomées engendrant à son tour le développement des populations du zooplancton.

Étudiant le plancton de Dakar en 1962-1963, SEGUIN y observe aussi, parmi les espèces hivernales, *C. carinatus* en grande abondance (accompagné de *Pterosagitta draco*, espèce du talus continental). Il en fait un bon indicateur d'eaux relativement froides dans la zone tropicale.

En période chaude, *C. carinatus* s'enfoncerait dans des couches plus froides. Divers auteurs l'y ont signalé et l'on estime à 21° la température du biotope de l'espèce. Dès lors il se confirme que sa rencontre en surface en été signale des remontées d'eaux profondes. Ce serait le cas aussi dans la région du Cap (CLEVE, 1905) où l'upwelling se manifeste également de façon puissante.

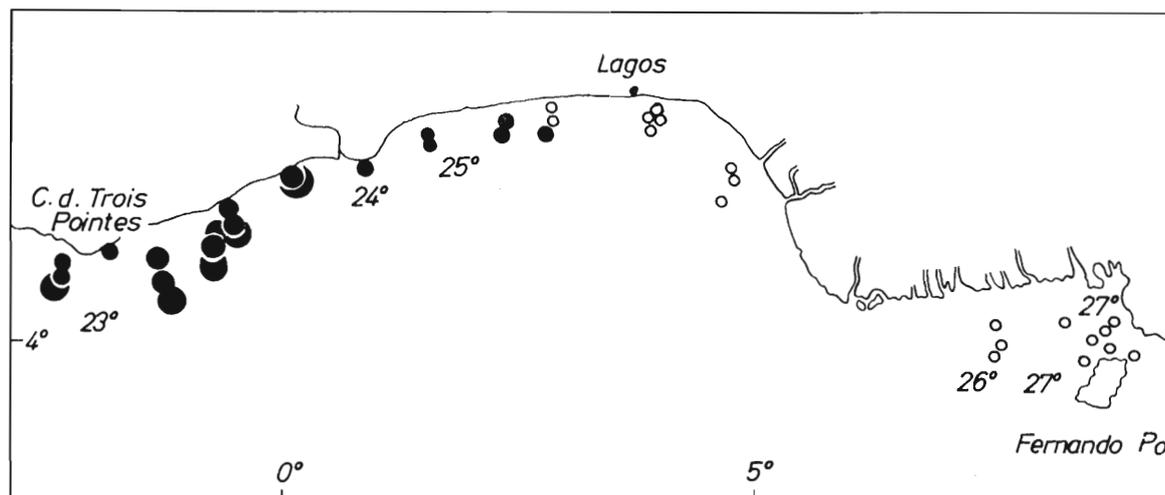


FIG. 3. — Distribution de *Calanoides carinatus* en fonction de la température dans le golfe de Guinée (adaptation d'après BAINBRIDGE, 1960) : cercles blancs = stations négatives; cercles noirs de diamètre croissant = prises de 1 à 10, 11 à 100, 101 à 1 000, 1 001 à 5 000 individus.

La biomasse importante que représente l'espèce dans les eaux sénégalaises et du golfe de Guinée pendant les mois froids constitue pour les poissons planctonophages, *Sardinella aurita* notamment, un apport alimentaire notable.

II. - Mer Méditerranée.

1. Utilisation des *Chaetognathes*.

a) **Bassin occidental** (golfe du Lion et côte orientale de Corse). Donnons d'abord un aperçu de la situation hydrologique dans le secteur considéré. La carte des isohalines en surface (fig. 4) révèle une distribution très caractéristique des salinités : basses dans le fond et le centre du golfe (35 à 36 ‰), elles se relèvent sur la bordure à l'est et à l'ouest (plus de 37 ‰) et surtout dans sa partie méridionale, de même que le long de la côte orientale de Corse (plus de 38 ‰). On distingue ainsi :

- une zone peu salée due au déversement du Rhône, dont l'extension est très importante et qui forme un noyau barrant le golfe en diagonale de la région de Marseille au large du cap Creus;
- deux zones très salées, l'une dans la partie la plus externe du golfe, l'autre à l'est de la Corse.

Deux domaines bien délimités sont ainsi définis et la distribution des organismes est en rapport étroit avec celle des salinités. Le cas des *Chaetognathes* est particulièrement net. Nous nous arrêterons aux trois espèces les plus typiques.

a) Dans la partie néritique du golfe on rencontre en grand nombre *Sagitta setosa*. Elle fréquente toute la zone de salinité inférieure à 37 ‰, s'avancant même jusqu'aux fonds de 400 m si cette condition est respectée. Elle est totalement absente ailleurs, y compris la côte de Corse à deux exceptions près qu'il est bon de signaler : les deux stations positives se situent en effet en face de l'embouchure de deux rivières d'une certaine importance.

Donc *S. setosa* servira à repérer à la fois les eaux côtières et les eaux de faible salure.

b) Au large du golfe et à l'est de la Corse, on trouve *Sagitta bipunctata*, espèce essentiellement pélagique, et *Sagitta serratodentata*, pélagique et particulièrement halophile. Ces deux

formes caractériseront donc à la fois les eaux du large et les eaux fortement salées.

Il semble y avoir entre la première espèce, d'une part, et les deux dernières, d'autre part, une sorte de barrière hydrologique qui s'oppose à leur mélange (M.-L. FURNESTIN, 1960).

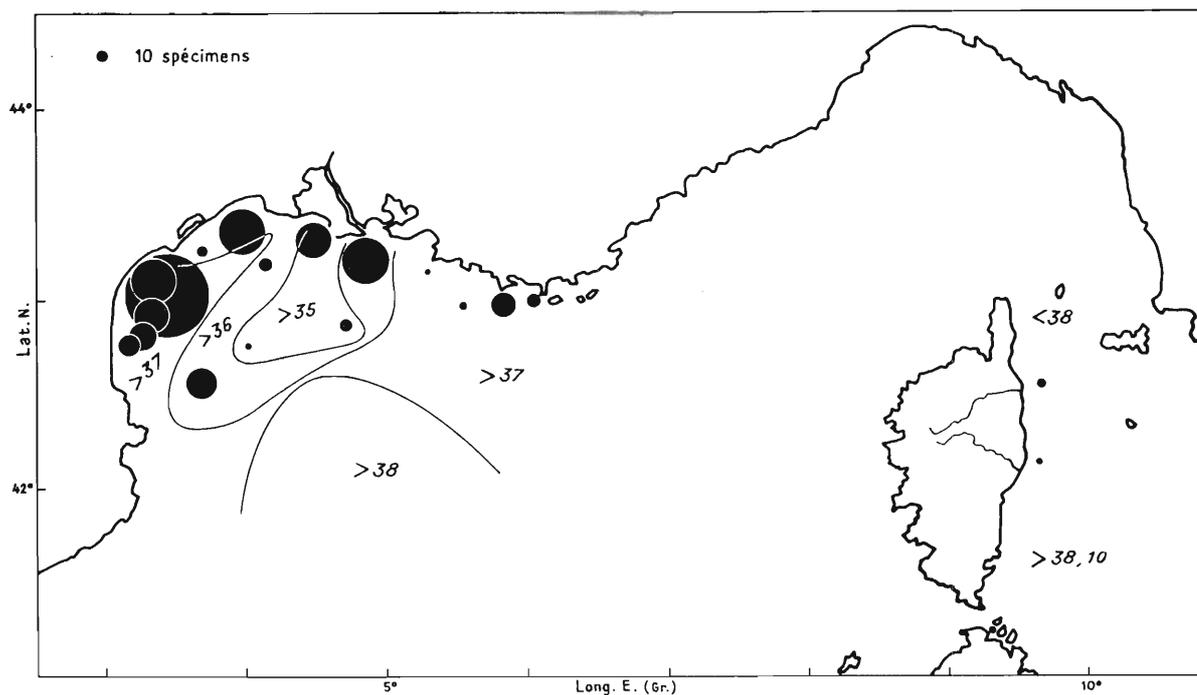


FIG. 4. — Répartition de *Sagitta setosa* en fonction des salinités : golfe du Lion et côte orientale de Corse.

b) Adriatique. T. VUCETIC (1961) a considéré la répartition des Chaetognathes en Adriatique en vue de leur utilisation comme détecteurs des conditions hydrologiques.

L'espèce la plus intéressante serait *Sagitta decipiens* qui apparaît plus abondante à certains moments sur la côte occidentale (région d'Otrante) que sur la côte orientale. Cette distribution tiendrait d'une part à la profondeur plus grande des stations prospectées à l'est (*S. decipiens* étant mésoplanctonique) mais aussi au régime des courants dans l'Adriatique et notamment à la pénétration de l'eau méditerranéenne par le canal d'Otrante. En effet, le courant d'eau méditerranéenne passe le long de la côte orientale. L'auteur cite comme exemple les années 1957-1958 au cours desquelles *S. decipiens* a été observée en grand nombre sur le versant est et qui ont été marquées par un maximum de pénétration d'eau méditerranéenne, décelée en particulier par une augmentation sensible des salinités. L'auteur conclut à une relation possible entre l'apparition et la répartition de *S. decipiens* et les mouvements des masses d'eau en Adriatique.

2. Indicateurs du courant atlantique.

On ne saurait parler de la Méditerranée sans évoquer le courant atlantique, qui, par le détroit de Gibraltar, draine en surface les eaux de l'Océan en Méditerranée. On a depuis longtemps tenté de suivre ce courant, de déterminer les saisons de son maximum d'intensité, de noter les régions extrêmes où son influence se fait sentir, et cela par le repérage des formes atlantiques. C'est un exemple très significatif de l'utilisation des indicateurs hydrologiques.

Différents groupes planctoniques fournissent des formes indicatrices du courant atlantique dont on verra par ailleurs le trajet sur les figures 5, 6 et 7.

Chaetognathes. Quatre espèces sont particulièrement caractéristiques.

Sagitta friderici, épiplanctonique, typique de l'Atlantique africain, du cap Spartel au cap de Bonne-Espérance, mais dont l'aire s'étend aussi sur l'Atlantique européen où ses mentions se succèdent jusqu'à l'entrée de la Manche, en se raréfiant toutefois à partir des côtes d'Espagne vers le nord.

Sa découverte en Méditerranée ne remonte qu'à une douzaine d'années, les récoltes s'échelonnant ainsi de l'ouest à l'est : détroit de Gibraltar, cap Carbon, baie d'Alger, baie de Villefranche. Les salinités des stations productives sont basses : 36,40 , 36,42 , 36,51 ‰.

Son pourcentage dans les récoltes de Chaetognathes de part et d'autre du détroit est très suggestif d'un transport à partir de l'Océan :

baie de Cadix	détroit	Méditerranée
90,8 %	78,5 %	0,7 %



FIG. 5. — Répartition de *Pterosagitta draco* en Méditerranée selon le trajet du courant atlantique.

Pterosagitta draco. Les captures de *P. draco* jalonnent le courant atlantique et ses ramifications : sa branche principale (Mer d'Alboran, côtes algériennes et tunisiennes, canal de Sardaigne) jusqu'aux rivages italiens (détroit de Messine, parages du Stromboli, golfe de Naples) et ses ramifications (sud des Baléares, ouest de la Sardaigne, baie de Villefranche) (fig. 5).

Sagitta tasmanica (fig. 6). C'est une forme à crochets serrulés de découverte récente en Méditerranée (M.-L. FURNESTIN, 1963). Les stations positives sont peu nombreuses (8) et les individus également peu nombreux (une quarantaine). Ceci confirme qu'elle représente bien un élément transporté car, dans son milieu normal, l'Atlantique nord par exemple, les prélèvements peuvent renfermer des centaines de spécimens. Le fait que les pêches positives n'ont jamais été faites au-dessous de 300 m de profondeur, ce qui correspond à peu près à la tranche d'eau d'influence océanique en Méditerranée, confirme aussi son transport.

Sagitta planctonis. Bien qu'il s'agisse d'une espèce mésoplanctonique et que l'on envisage donc moins facilement son transport par le courant atlantique, dont on peut supposer, *a priori*, qu'il entraîne plutôt les éléments superficiels, on doit reconnaître que sa répartition en Méditerranée est calquée sur le trajet de l'eau océanique (fig. 7).

D'après les mentions anciennes (sud d'Ivice par GERMAIN et JOUBIN, 1916; nord de la Mer d'Alboran par MASSUTI, 1961) elle passait pour rarissime en Méditerranée; l'identification de 140 spécimens dans les récoltes du « Thor » (M.-L. FURNESTIN, 1963) en fait une espèce relativement courante.

Comme beaucoup d'espèces atlantiques profondes, *S. planctonis* ne parvient pas à se maintenir en Méditerranée de manière durable et divers faits plaident en faveur d'un renouvellement continu de ses apports : non seulement elle n'est signalée que dans les secteurs d'influence océanique, où,



FIG. 6. — Répartition de *Sagitta tasmanica* en Méditerranée selon le trajet du courant atlantique (campagnes du « Thor »).



FIG. 7. — Répartition de *Sagitta planctonis* en Méditerranée selon le trajet du courant atlantique (cercles noirs = « Thor »; cercle blanc : « Dana »; triangle : « Xauen »; croix : campagnes du Prince de Monaco).

amenée par les eaux superficielles, elle ne descend guère au-dessous de 300 m, alors que dans l'Atlantique voisin ses niveaux sont entre 300 et 1 600 m, mais encore on ne l'a capturée jusqu'ici qu'immature tandis que dans l'océan on la pêche souvent adulte en profondeur.

Il n'est pas impossible que *Sagitta decipiens* entre dans la même catégorie que les quatre espèces précédentes car, outre l'Adriatique où les salinités rappellent celles de l'océan, elle apparaît dans les secteurs d'influence atlantique. Mais pour se prononcer il faudra obtenir des renseignements complémentaires sur sa présence et son comportement dans le golfe de Cadix et en Méditerranée.

Cette analyse de la répartition de Chaetognathes qui, bien qu'entraînés parfois fort loin du détroit, restent cantonnés dans les zones d'influence océanique, souligne leur valeur d'indicateur hydrologique.

Copépodes. Il est très difficile de dresser une liste des Copépodes atlantiques en Méditerranée. La présence de nombreuses formes vivant dans l'océan n'implique pas forcément un transport actuel; elles peuvent y être installées de longue date. La question serait à reprendre selon un plan de travail rigoureux, à savoir :

- faire l'inventaire des captures des formes supposées soumises à un transport actuel;
- confronter leur position avec le trajet du courant selon ses diverses ramifications;
- comparer leur distribution quantitative de part et d'autre du détroit (en baie de Cadix, en Mer d'Alboran et éventuellement plus à l'est);
- rechercher, par l'analyse des travaux comportant des données hydrologiques, ou par des élevages, leurs limites thermique et haline.

On peut cependant dès à présent séparer les espèces considérées par les auteurs comme atlantiques en deux catégories :

a) celles qui, d'origine atlantique, se sont adaptées, trouvant dans le milieu méditerranéen des conditions favorables à leur développement; ce sont notamment *Temora stylifera*, *Paracalanus parvus* et *Oithona nana* auxquelles peuvent être adjointes, certaines sous réserve :

<i>Diaixis pygmaea</i>	<i>Anomalocera patersoni</i>	<i>Paracartia dubia</i> ?
<i>Centropages chierchiae</i> ?	<i>Pontella atlantica</i>	<i>Oncaea tenella</i>
<i>C. hamatus</i> ?	<i>P. lo biancoi</i>	<i>Corycaeus anglicus</i>
<i>C. typicus</i>	<i>P. mediterranea</i> ?	
<i>Isias clavipes</i> ?	<i>Parapontella brevicornis</i> ?	

b) celles qui sont l'objet d'un transport actuel quasi continu et qui, s'adaptant avec plus ou moins de difficultés, pénètrent plus ou moins loin ou disparaissent plus ou moins vite; ce sont les véritables indicateurs du courant atlantique :

<i>Calanus tenuicornis</i>	<i>Pleuromamma xiphias</i>	<i>Candacia bipinnata</i>
<i>Pseudocalanus elongatus</i> ?	<i>P. borealis</i>	<i>Pontellopsis regalis</i>
<i>Paracalanus aculeatus</i>	<i>P. piseki</i>	<i>Pontellina plumata</i>
<i>Mecynocera clausi</i>	<i>Centropages hamatus</i>	<i>Parapontella brevicornis</i>
<i>Calocalanus pavo</i>	<i>C. violaceus</i>	<i>Acartia danae</i>
<i>C. styliremis</i>	<i>C. chierchiae</i>	<i>Macrosetella oculata</i>
<i>C. plumulosus</i>	<i>Isias clavipes</i>	<i>Lubbockia aculeata</i>
<i>Ctenocalanus vanus</i>	<i>Lucicutia flavicornis</i>	<i>Corycaeus lautus</i>
<i>Temora longicornis</i>	<i>L. gemina</i>	<i>Calanus finmarchicus</i> ?
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	<i>Euaugaptilus elongatus</i>	
<i>P. robusta</i>	<i>Candacia aethiopica</i>	

Il faut bien dire que ces listes comportent des cas douteux. Ainsi, la présence de *Calanus finmarchicus* est plus qu'incertaine et l'origine de *Pontella mediterranea* demeure imprécise. Les auteurs se contredisent pour nombre d'espèces : *Pseudocalanus elongatus* est relicte pour les uns, actuellement transporté pour d'autres. *Isias clavipes*, *Centropages hamatus* et *Parapontella brevicornis* sont pérennes pour les uns, dans divers secteurs, transportés pour d'autres. Les plus classiquement connus n'échappent pas aux contradictions. *Centropages chierchiae*, par exemple, peut être cité comme implanté de longue date ou couramment entraîné à travers Gibraltar, ou même comme un élément autochtone...

La Mer d'Alboran, lieu de passage des organismes dans leur pénétration en Méditerranée, a fait l'objet d'un travail important (F. GIRON, 1963) dans lequel 21 espèces sont mentionnées comme introduites à partir de l'océan. Leur nombre reste cependant assez faible par rapport à

celui des espèces ubiquistes ou méditerranéennes également identifiées dans ce secteur et le nombre des individus diminue rapidement une fois franchi le détroit, même pour celles, comme *Acartia danae*, qui sont largement représentées à l'ouest de Gibraltar.

Certaines formes rencontrées en Mer d'Alboran n'ont pas été signalées en d'autres points du bassin occidental (*Macrosetella oculata*) ou y sont très rares (*Lubbockia aculeata*, *Pleuromamma xiphias*). Très sensibles aux conditions physico-chimiques, elles semblent disparaître rapidement quand celles-ci se modifient. Les autres pénètrent plus ou moins loin selon leurs possibilités d'adaptation : côtes nord-africaines, côtes est des Baléares, où l'influence océanique est nette; golfes de Naples, de Gênes et du Lion, où elle est atténuée. Ce sont par exemple : *Temora longicornis*, *Centropages chierchiae*, *Isias clavipes*, *Acartia danae*, *Corycaeus lautus*.

Mollusques pélagiques (Ptéropodes). Un cas typique est celui de *Cuvierina columnella* dont les mentions sont presque toutes rassemblées en Mer d'Alboran et qui ne semble pas quitter la branche principale du courant; sa position la plus avancée se situe dans les parages d'Oran (TESCH, 1946; J. RAMPAL, 1965).

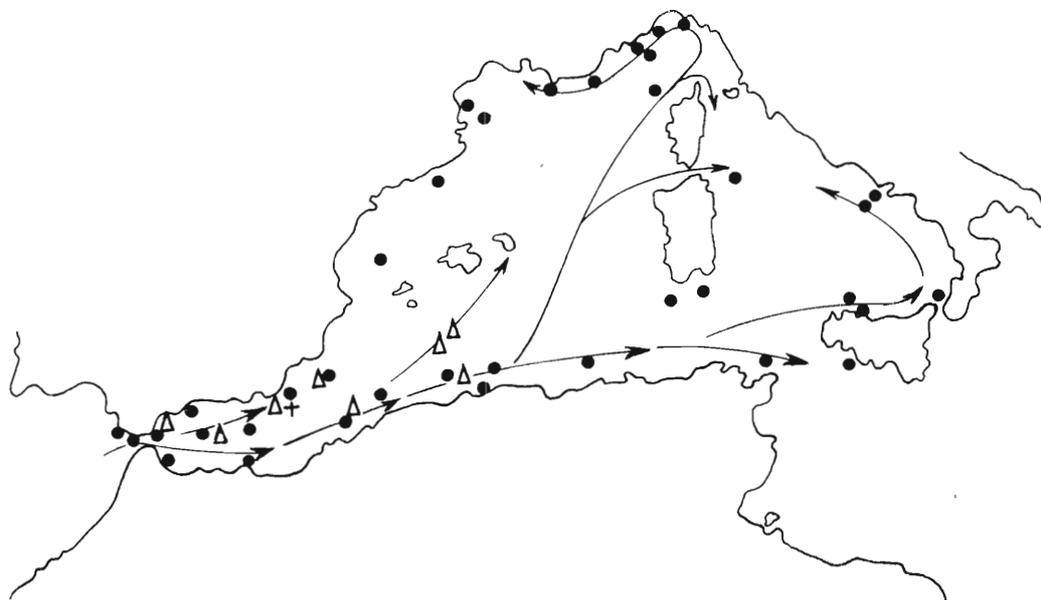


FIG. 8. — Ptéropodes à « répartition atlantique » en Méditerranée. Les plus typiques ont été distingués par une croix (*Spiratella lesueurii*) et des triangles (*Cuvierina columnella*); les autres (*Diacria trispinosa*, *D. quadridentata*, *Peraclis bispinosa*, *Cavolinia longirostris* et *Spiratella bulimoides*) ont été uniformément représentés par des cercles. (Carte établie par J. RAMPAL.)

Une autre forme atlantique, *Spiratella lesueurii*, vient d'être observée pour la première fois en Méditerranée, au large du cap de Gates (J. RAMPAL, 1965). *Cavolinia longirostris*, *Diacria trispinosa*, *D. quadridentata*, *Spiratella bulimoides* et *Peraclis bispinosa* ont aussi une « répartition atlantique » dans le bassin occidental (fig. 8).

Euphausiacés. Une espèce surtout marquerait le passage des eaux atlantiques à travers Gibraltar : *Thysanoessa gregaria*, que l'on trouve en Mer d'Alboran, le long des côtes africaines et dans le sud de la Mer tyrrhénienne (fig. 9). Les autres espèces originaires de l'océan ont colonisé la Méditerranée où elles ont des aires de ponte. Cependant, le stock méditerranéen est enrichi d'apports plus ou moins continus pour *Meganctiphanes norvegica*, *Euphausia krohni*, *E. brevis* et *E. hemigibba*.

Ptéroméduses. *Tetraplatia volitans*, curieuse forme bathypélagique des mers tropicales, mais essentiellement atlantique, rencontrée avec une certaine fréquence dans le détroit, le secteur de Malaga et en baie d'Alger, plus rarement dans les parages de Messine et de Villefranche, passe pour un des meilleurs indicateurs.

3. Indicateurs relictés.

Les vicissitudes par lesquelles la Méditerranée, mer très ancienne, a passé ont provoqué de multiples renouvellements, plus ou moins complets, de sa faune. Apports de formes froides et chaudes se sont succédé, laissant chacun des témoins de leur établissement. C'est ainsi que ses relations actuelles avec un océan tempéré ont été précédées de relations avec un océan de régime froid dont les témoins sont connus sous le nom de *relictés boréales*.

Avant de les citer nous fournirons quelques explications nécessaires à la compréhension du problème de ces relictés.

A la fin du Pliocène, l'Atlantique largement ouvert au nord, offre à travers un détroit déjà formé une voie facile aux espèces boréales qui supplantent les éléments tropicaux vivant alors en Méditerranée, comme le montrent bien Echinodermes et Mollusques. Leur pénétration s'accroît au Pleisto-

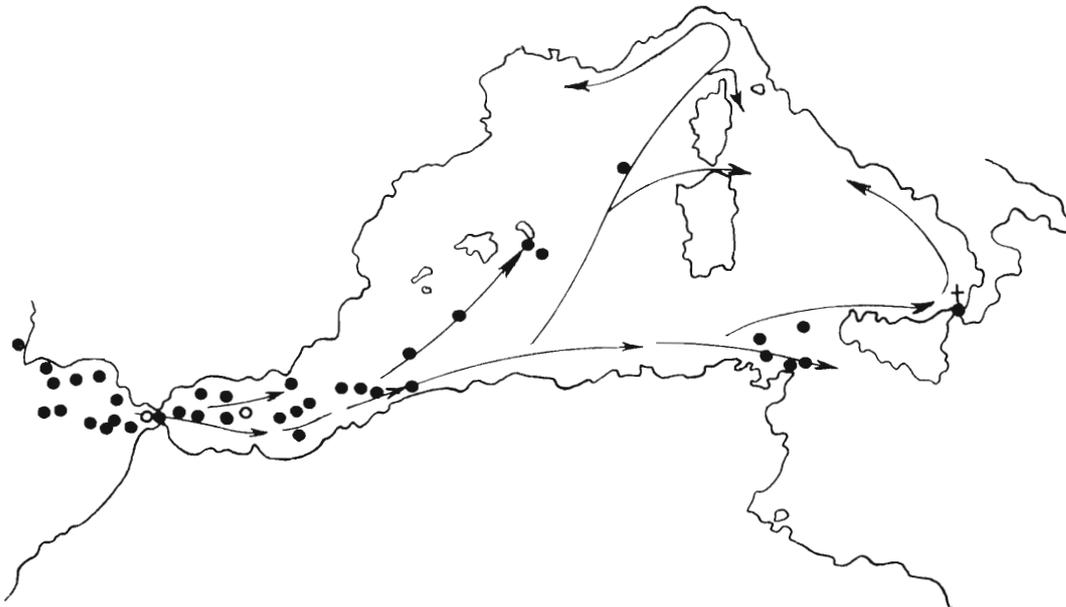


FIG. 9. — Répartition de *Thysanoessa gregaria* en Méditerranée selon le trajet du courant atlantique. Carte établie par B. SOULIER d'après ses propres mentions (cercles blancs), celles de COLOSI (croix) et de RUUD (cercles noirs).

cène moyen avec le refroidissement accru de l'Atlantique. Mais cette installation est de durée relativement courte puisque le réchauffement de la dernière période postglaciaire, contemporaine de la formation du Gulf-Stream, anéantit la plus grande partie de cette faune froide, que signalent encore cependant ses fossiles récents et ses relictés, et ramène en Méditerranée quelques espèces de l'Atlantique subtropical. C'est alors que la faune méditerranéenne prend son aspect actuel.

L'hypothèse d'une faune boréale résiduelle a pu être discutée, certaines formes ayant été considérées à tort comme relictés (tel est le cas de *Nephrops norvegicus* dont le nom a pu abuser les biologistes alors qu'il existe dans la zone atlantique ibéro-celtique). On doit pourtant lui faire crédit. EKMAN (1953) estime que certains éléments boréaux installés aux époques glaciaires subsistent en des zones de la Méditerranée qui ont conservé, bien qu'atténués, leurs caractères hydrologiques et climatiques du Pleistocène moyen. Parmi les vertébrés, il cite *Myxine glutinosa* confinée à l'Adriatique (1), *Salmo trutta macrostigma* des lacs siciliens et corses, et J. FURNESTIN (1952) mentionne *Clupea sprattus* des côtes septentrionales de la Méditerranée.

Les exemples relatifs au plancton sont peu nombreux; néanmoins deux groupes en fournissent.

(1) On l'a en fait observée à deux reprises (1894-1955) au large des côtes nord-africaines (DIEUZEIDE, 1950).

a) LES CHAETOGNATHES. *Sagitta setosa*, dont l'habitat principal, caractérisé par une faible salure et une température relativement basse, est constitué par les mers bordières (boréales) de l'Atlantique nord-est, existe aussi en différents points du bassin occidental, le golfe du Lion notamment, dans l'Adriatique et la Mer Noire.

Dans le golfe du Lion (fig. 4), ses récoltes les plus riches se font en eau côtière peu salée (35 à 37 ‰) et de température hivernale inférieure à 12°, en particulier dans les eaux diluées par les apports du Rhône qui déterminent une véritable zone à *S. setosa* (M.-L. FURNESTIN, 1960).

L'idée d'un transport de l'espèce en Méditerranée par le courant atlantique ne résiste pas à un examen critique de sa répartition dans l'océan où sa limite avoisine le 46° degré N (J. REYSSAC, 1963). Elle est donc absente de la partie méridionale du golfe de Gascogne, des côtes ibériques et de la baie ibéro-marocaine.

Son abondance dans l'Adriatique et les zones les plus diluées du bassin occidental incitent bien à la considérer comme un vestige des peuplements anciens de la Méditerranée, caractéristiques d'eaux à tendance froide et dessalée, éléments d'affinités boréales (J. FURNESTIN, 1952) ou éléments celtiques arrivés par vagues successives à partir du Calabrien (MARS et PICARD, 1958; PERES et PICARD, 1958, 1960).

Diverses variations morphologiques (taille plus faible, segment caudal plus court, maturité sexuelle précoce, ovaires plus longs, œufs plus nombreux) entre les spécimens des milieux atlantique et méditerranéen seraient aussi un indice de son isolement.

Il est intéressant de la retrouver en abondance en Mer Noire dont une des particularités est d'avoir conservé le caractère boréal de la mer pontienne en dépit de sa communication actuelle avec la Méditerranée. Sa faune, d'une grande affinité avec celle des mers septentrionales et sans grand rapport avec la faune de la mer voisine, en témoigne, et notamment *Sagitta setosa*.

b) LES COPÉPODES. SEWELL (1947) souligne la présence en Méditerranée de formes d'origine boréale comme *Ctenocalanus vanus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Cyclopina elegans*, *C. longicornis*, *Ectinosoma neglectum*, dont quelques-unes, plus ou moins largement implantées, pourraient être des relictés. Mais le caractère de relicté est ici moins net. *P. elongatus*, par exemple, est aussi considéré comme soumis à un transport actuel.

En revanche, la découverte récente de deux formes atlantiques boréales à répartition discontinue est plus convaincante :

Pareuchaeta norvegica, espèce bathypélagique commune aux abords de la Norvège et de l'Ecosse, mentionnée en Mer catalane (M.-L. FURNESTIN et F. GIRON, 1963) et en baie de Villefranche (DJORDJEVIC, 1963);

Diaixis hibernica, connu des côtes d'Irlande, d'Ecosse et de Norvège, trouvé dans la baie de Villefranche également.

Selon DJORDJEVIC, ces espèces, comme la plupart des relictés du même type, seraient plus abondantes en profondeur et remonteraient vers la surface sous l'action de facteurs d'ordre climatique ou courantologique. Quoi qu'il en soit, ces formes typiquement septentrionales posent un problème biogéographique plein d'intérêt.

4. Indicateurs écologiques.

On a défini récemment pour des formes méditerranéennes cette catégorie d'indicateurs qui signalent davantage des conditions locales de température, de salinité (DURAN, 1954; G. CANNICCI, 1959-1961; VIVES, 1965) ou de pollution (YAMAZI, 1964) que d'amples phénomènes hydrologiques.

Cladocères. Longtemps tenu pour un indicateur atlantique en raison de sa répartition (côtes algériennes, est des Baléares, littoral provençal), *Penilia avirostris*, que l'on observe aussi très souvent massé devant les embouchures : Danube, Pô, Ebre, Rhône, est actuellement considéré plutôt comme indicateur d'eaux diluées que d'eaux atlantiques (CASANOVA, 1965) et entrerait donc dans cette catégorie.

On peut y mettre aussi *Podon polyphemoides* qui permet de repérer l'expansion des eaux du Nil en Méditerranée orientale (KOMAROVSKY, 1953). Rare dans le secteur au cours des mois qui précèdent

et suivent la crue du fleuve, il se manifeste en masse au moment (septembre) où se produit l'écoulement vers le nord, le long des côtes d'Israël jusqu'au nord du cap Carmel, des eaux diluées et chargées de sels nutritifs, écoulement corrélatif d'une floraison phytoplanctonique considérable (HALIM, 1960) (fig. 10).

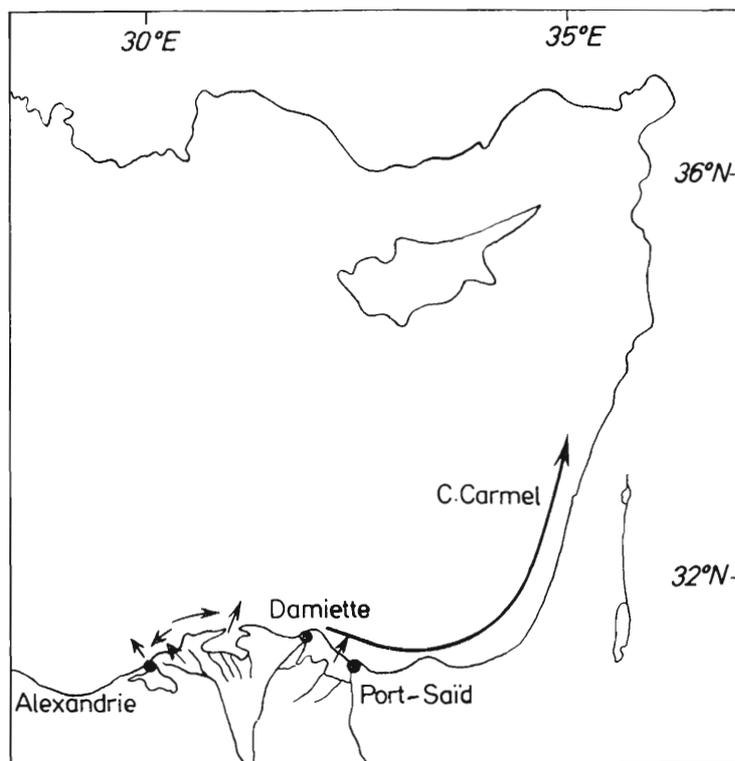


FIG. 10. — Ecoulement (marqué par les flèches) des eaux du Nil le long des côtes d'Israël en période de crue (d'après HALIM, 1960).

Chaetognathes. Outre sa qualité d'indicateur-relicte, peut être rangée sous la même appellation *Sagitta setosa*, liée à un biotope bien défini : secteur côtier de température et de salure peu élevées, plus ou moins soumis à l'influence d'eaux fluviales (zone néritique du golfe du Lion comprise dans le déversement du Rhône, débouché du Golo et du Tavignano sur la côte orientale de la Corse, par exemple, selon M.-L. FURNESTIN, 1960).

Ce ne sont là que trois exemples parmi de nombreux autres; les Copépodes en particulier pourraient en fournir.

Phytoplancton indicateur.

Comme dans le cas du zooplancton, parmi les espèces phytoplanctoniques peuplant une région, on distingue les autochtones et les allochtones ou espèces visiteuses dont certaines peuvent être spécifiques d'une masse d'eau déterminée et signaler une incursion de cette eau dans l'aire considérée. Mais les exemples connus en sont relativement rares. Ce sont les *indicatrices hydrologiques*, étudiées notamment par SMAYDA (1958).

On cite *Planktoniella sol*, Diatomée détectrice de la pénétration des eaux du Gulf-Stream en Mer de Norvège, ainsi que de l'envahissement des zones côtières du sud de l'Amérique ou de l'Afrique par les formations du large (zones du courant du Pérou et du courant de Benguela).

Il existe également des *indicateurs écologiques*, représentés par des espèces (Dinoflagellés ou Diatomées) qui signalent certains facteurs édaphiques,

par exemple : *Prorocentrum micans* }
Eutreptia lanowii } pour les zones polluées,
Cyclotella caspia } pour les zones diluées,
Prorocentrum micans }
Melosira moniliformis } pour les eaux saumâtres
Campylodiscus echeensis . . . } (DE ANGELIS, 1961)

Il peut se produire que certaines espèces visiteuses, à tendance chaude ou froide, supplantent les formes locales lorsque les conditions thermiques défavorisent momentanément ces dernières dans la région visitée. Le phénomène peut être périodique (annuel) quand il est lié à un déplacement régulier des formations hydrologiques, ou sporadique (accidentel), comme on l'a indiqué en 1927 en Mer de Norvège pour *Asterionella japonica* et un certain nombre de fois depuis 1903 en Mer du Nord pour *Biddulphia sinensis* ⁽¹⁾.

Communautés indicatrices.

Il arrive que pour « détecter » une eau de nature déterminée on ne se base pas sur un seul élément du plancton mais sur un ensemble de formes ayant mêmes exigences et même comportement. On a défini en effet des « associations » planctoniques dont les constituants sont presque constamment rassemblés dans les mêmes eaux. Le relevé de tels groupements demande du reste une connaissance approfondie de la faune des secteurs considérés.

Pour ne citer que deux exemples concernant des zones proches de la France, mentionnons que des communautés indicatrices ont été inventoriées dans l'Atlantique marocain (M.-L. FURNESTIN, 1957-1964) et dans les parages des Iles Britanniques (J. H. FRASER, 1952-1962).

Ces communautés, très complètes, font intervenir à la fois des Chaetognathes, des Copépodes, des Cœlentérés, des Tuniciers, des Mollusques pélagiques et divers autres organismes...

1. Communautés indicatrices dans la baie ibéro-marocaine.

Indiquons d'abord schématiquement la situation hydrologique au Maroc (J. FURNESTIN, 1959) (fig. 11).

Il existe le long du continent une bande d'eaux côtières occupant la surface du plateau continental et constituées par un mélange d'eau superficielle du large, à forte salure et à température relativement élevée, et d'eau originaire des profondeurs de 200 à 400 m, à salinité et température beaucoup plus basses. Ces dernières prévalent plus ou moins et il en résulte une salinité (36-36,30 ‰) et une température (16 à 17° en hiver, 18 à 20° aux autres saisons) toujours moindres près de la côte qu'au large.

Une des caractéristiques essentielles du secteur consiste en une montée générale (mais particulièrement accentuée en certains points), sous l'action des vents dominants, d'eau du talus vers la côte, se produisant suivant un cycle saisonnier. Ce cycle débute au printemps par le déclenchement du courant ascendant sur l'ensemble de la frange continentale, l'influence des eaux profondes se faisant sentir à tous les niveaux, de 200 m à la surface.

En été, les montées d'eaux de pente (35,90 - 36,10 ‰ et 15-16° en moyenne) se poursuivent en s'accroissant mais, simultanément, a lieu en surface un envahissement partiel de la zone côtière par les eaux du large qui y jouent un très grand rôle; elles sont parmi les plus salées des eaux atlantiques. Leur salinité en surface s'établit entre 36,4 et 36,6 en moyenne, avec une température de 17 à 17,8° en hiver, de 18 à 24° aux autres saisons. Il s'ensuit une augmentation de salinité et de température des eaux côtières (36,20 à 36,30 et 18 à 20° en moyenne).

(1) Exemples cités par PERES et DEVEZE (1963).

Ce déplacement des eaux du large vers la côte est plus ou moins corrélatif de l'upwelling. Mais, indépendamment de cette cause locale, les eaux de haute mer semblent exercer dans la baie ibéro-marocaine des mouvements d'avancée et de retrait de grande amplitude.

En automne, s'amorce la disparition des eaux profondes, soit par régression au-delà du plateau continental, soit par mélange avec celles du large.

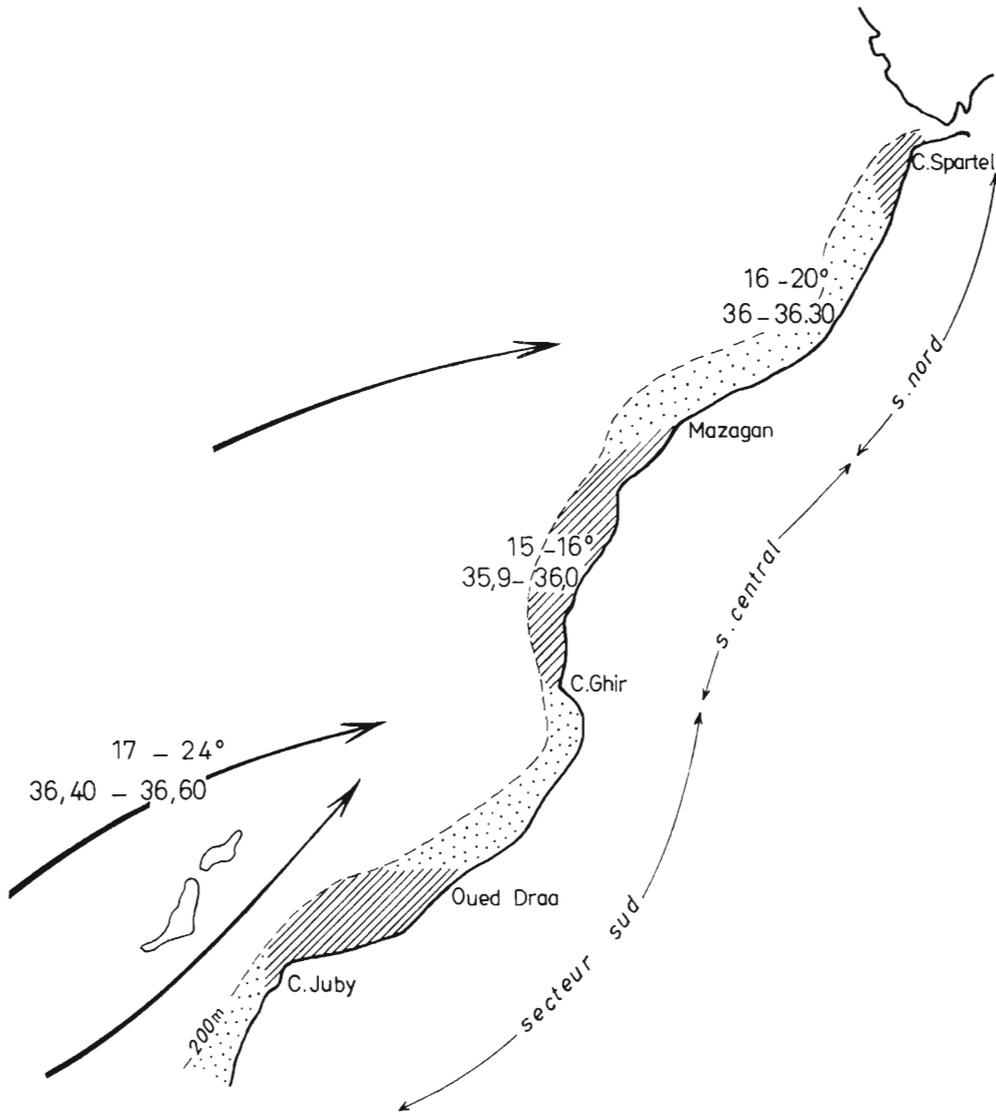


FIG. 11. — Répartition schématisée des principales formations hydrologiques dans la baie ibéro-marocaine, avec leurs températures et leurs salinités moyennes. Eaux côtières : pointillé ; eaux de pente : hachures ; eaux du large : indiquées par les flèches.

En hiver, la disparition des eaux de pente est achevée et un équilibre relatif s'établit : isothermes et isohalines s'orientent parallèlement au rivage et une certaine isohalinité ainsi qu'une certaine isothermie règnent de la surface aux fonds de 100 m. Seules subsistent par endroits quelques nappes résiduelles d'eaux de pente retenues sur le plateau continental par le relief qui le sillonne.

On distingue donc trois formations principales dans la région. Or on reconnaît aussi parmi les organismes planctoniques trois catégories qui signalent respectivement la présence des eaux côtières, du large et de la pente.

Organismes caractéristiques des eaux côtières.

De nombreuses formes s'observent toute l'année dans les eaux marocaines ou, du moins, en des périodes où aucune influence des eaux du large ne se fait sentir et ne peut donc être à l'origine de leur présence dans le secteur côtier.

Couramment rencontrées dans la zone eulittorale, on peut les tenir pour des espèces propres aux eaux de faible salure qui s'étendent en une nappe étroite et continue le long du continent.

HYDROMÉDUSES : *Phialidium hæmisphericium*, *Odessia mæotica* f. *marina*, *Gossea faureæ*, *Obelia* sp.

SIPHONOPHORES : *Muggiæa atlantica*.

CLADOCÈRES : *Podon phyphemoides*, *P. intermedius*, *Evadne spinifera*, *E. nordmanni*.

MYSIDACÉS : *Lophogaster typicus*, *Siriella armata*, *S. clausi*, *S. jaltensis*, var. *crassipes*.

APPENDICULAIRES : *Oikopleura dioica*.

CHÆTOGNATHES.

Sagitta friderici. Ce chætognathe, qui semble avoir trouvé un de ses meilleurs biotopes dans la zone marocaine où il pullule en toutes saisons, donne l'exemple d'une population nombreuse, stable, équilibrée, dont le caractère néritique foncier en fait un bon indicateur des eaux côtières peu salées.

Les divers groupes envisagés ci-dessus fournissent donc un ensemble de formes dont la présence à une station donnée signifie que l'on a affaire à une eau de type continental. Elles évoluent en effet et se reproduisent dans la zone côtière et font partie en permanence de la faune qui la caractérise.

Organismes caractéristiques des eaux du large.

Ces organismes se rencontrent non seulement dans les eaux chaudes et salées des stations éloignées de la côte, mais ils peuvent atteindre cette dernière à certains moments et il est alors logique de les considérer comme des éléments océaniques transportés dans la zone côtière à la faveur des mouvements hydrologiques. Leur répartition saisonnière parle dans ce sens : ils se signalent en effet près des rivages marocains, ou s'y montrent plus nombreux, au moment même où les eaux du large empiètent sur le plateau continental et ils peuvent être retenus comme les indices de cet envahissement temporaire de la marge continentale. Certes, il n'y a pas toujours concordance exacte entre l'estimation de l'arrivée et du retrait de ces eaux d'une part, l'apparition et la disparition des formes de haute mer dans les prélèvements d'autre part, mais un fait demeure : la coïncidence de leur capture avec la manifestation d'eaux du large sur les lieux de pêche et leur récolte en des stations voisines de terre traduit une modification du milieu avec atténuation de son caractère néritique.

Ce sont souvent des formes subtropicales dont quelques-unes s'avancent parfois loin vers le nord, jusque dans le secteur britannique où elles témoignent plus nettement encore qu'au Maroc de la pénétration des eaux atlantiques.

HYDROMÉDUSES	<i>Rhopalonema velatum</i> <i>Sminthea eurygaster</i> <i>Solmaris corona</i>	<i>Solmundella bitentaculata</i> <i>Aegina citrea</i>	<i>Solmissus</i> sp. <i>Cunocantha</i> sp.
SCYPHOMÉDUSES	<i>Nausithoe punctata</i>	<i>Atolla bairdii</i> = <i>A. wyvillei</i>	
SIPHONOPHORES	<i>Lensia conoidea</i> <i>Chelophyes appendiculata</i> <i>Bassia bassensis</i> <i>Diphyes dispar</i> <i>D. bojani</i>	<i>Abyla trigona</i> <i>A. leuckarti</i> <i>Eudoxoides spiralis</i> <i>E. mitra</i>	<i>Abylopsis tetragona</i> <i>A. eschscholtzi</i> <i>Sulculeolaria angusta</i> <i>Ceratocymba sagittata</i> <i>C. dentata</i>

Ce groupe fondamentalement de haute mer renseigne sur certains mouvements des masses d'eau de l'Atlantique ibéro-africain. D'une manière générale, quand les diverses espèces se manifestent dans

la zone côtière, plus ou moins près du littoral, c'est que les eaux du large l'ont plus ou moins envahie et l'on peut tenir l'ensemble des Siphonophores du secteur marocain pour indicateurs des formations de caractère subtropical en provenance du sud-ouest : mais toutes les espèces n'ont pas au même degré cette valeur de détecteurs biologiques; le meilleur est ici *Chelophyes appendiculata* dont les mouvements saisonniers traduisent bien les déplacements d'eau affectant la région marocaine : prati-

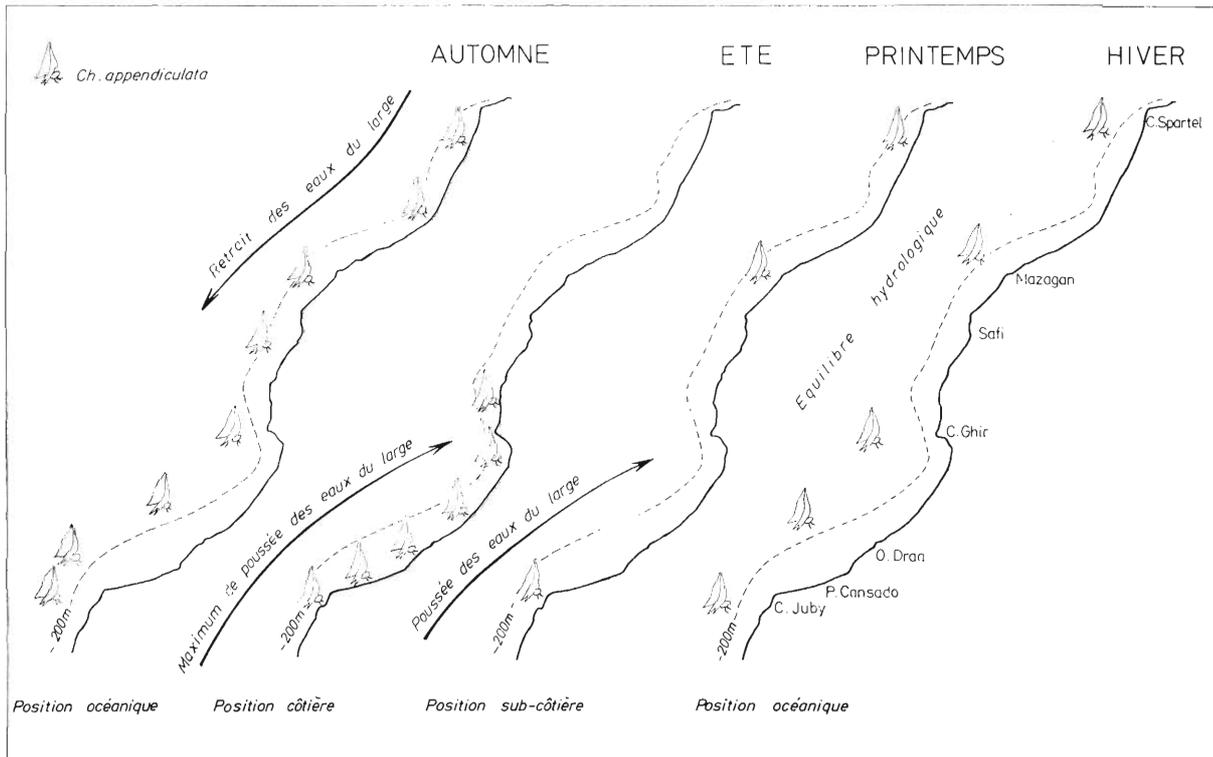


FIG. 12. — Répartition saisonnière de *Chelophyes appendiculata* en baie ibéro-marocaine. Sa position par rapport à la côte marque la poussée des eaux du large vers le continent au printemps et en été, puis leur retrait en automne. Le Siphonophore est représenté par une cloche natatoire stylisée.

quement absent de la zone littorale en hiver, il y pénètre au printemps et surtout en été, pour se retirer à nouveau vers la haute mer en automne marquant ainsi les étapes successives de la poussée des eaux du large vers la côte, puis leur retrait (fig. 12).

MYSIDACÉS

Deux espèces se distinguent parmi les Mysidacés, généralement littoraux et semi-benthiques. *Siriella thompsoni*, qui, franchement pélagique et très fréquente dans la province tropicale, existe en quantités importantes au Maroc entre la ligne des fonds de 200 m et celle des 100 m, faisant de rares incursions dans la zone eulittorale. *Gastrosaccus lobatus*, cantonné dans les eaux les plus chaudes (18 à 21°), à la limite ou au-delà du plateau continental, et qui caractérise aussi dans une certaine mesure le plancton du large.

MOLLUSQUES

PTÉROPODES. Les affinités tropicales des Ptéropodes marocains sont nettes. Les Euthécosomes d'eaux chaudes, en particulier, sont presque tous représentés en baie ibéro-marocaine :

<i>Spiratella</i> (= <i>Limacina</i>) <i>inflata</i>	<i>Styliola subula</i>	<i>Diacria quadridentata</i>
<i>Spiratella bulimoides</i>	<i>Hyalocyclix striata</i>	<i>Euclio balantium</i>
<i>Creseis acicula</i>	<i>Cavolinia inflexa</i>	
<i>Creseis virgula</i>	<i>Cavolinia longirostris</i>	

Le lieu de prédilection de ces organismes est d'ailleurs le secteur sud, à partir du cap Ghir, qui subit plus que les autres secteurs l'influence des eaux chaudes.

Une espèce, *Cavolinia inflexa*, est plus spécialement indicatrice de la pénétration de ces eaux dans l'aire côtière marocaine car on la rencontre en formations beaucoup plus denses au printemps et en été.

HÉTÉROPODES	<i>Oxygyrus keraudreni</i>	<i>Atlanta inflata</i>	<i>Pterotrachea minuta</i>
	<i>Atlanta fusca</i>	<i>Carinaria lamarcki</i>	<i>Firoloida desmaresti</i>

Tous sont des éléments du large qui franchissent rarement la limite du plateau continental et sont alors capturés par petits groupes ou par individus isolés, notamment dans le sud marocain.

CHÆTOGNATHES

Sagitta bipunctata. Son caractère écologique essentiel est d'être pélagique et en fait un des meilleurs détecteurs des eaux du large avec lesquelles elle progresse périodiquement jusqu'à la limite septentrionale de son aire, au voisinage de l'Écosse, et dont les déplacements en direction de la côte expliquent sa présence temporaire en certains points de la zone néritique en baie ibéro-marocaine.

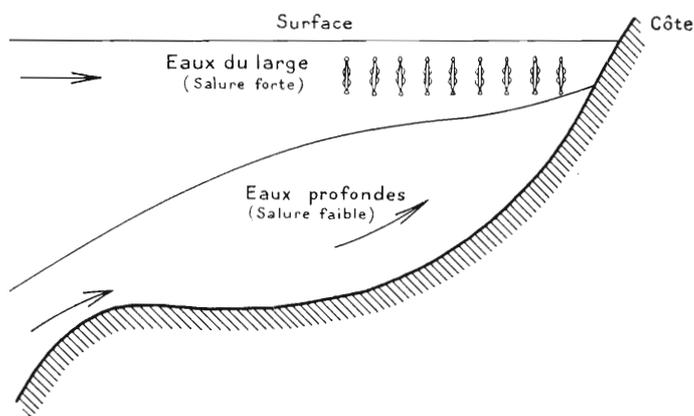


FIG. 13. — Schéma expliquant la présence de *Sagitta serratodentata* en surface (eaux très salées) et son absence en profondeur (eaux peu salées) dans la zone côtière marocaine.

Sagitta tasmanica et *Sagitta serratodentata*. Ces deux Chætoognathes à crochets serrulés sont des formes du large qu'on n'observe avec quelque fréquence, en surface, qu'à partir de la ligne des 100 m et bien plus souvent des 200 m et au-delà. Cependant, *S. serratodentata* est plus océanique : on la trouve, avec *S. bipunctata*, dans la zone des fonds de 2 000 à 4 000 m.

Sa prédilection pour les eaux de salinité élevée (toujours supérieure ici à 36,15 ‰) détermine une modification de sa répartition bathymétrique aux abords des côtes marocaines. Normalement mésoplanctonique, elle déserte les niveaux de moyenne profondeur envahis par les formations faiblement salées entraînées par l'upwelling, pour se cantonner dans la mince couche d'eaux du large de salure beaucoup plus forte qui recouvre ces eaux de pente. Ceci

rend compte de son existence relativement fréquente dans l'épiplancton de la bordure marocaine (fig. 13).

Sagitta inflata. Bien que cette espèce soit généralement plutôt semi-néritique que pélagique, les quelques spécimens récoltés dans le secteur sud-marocain (cap Juby et baie de Puerto-Cansado) semblent se rattacher aux populations subtropicales proches et très abondantes et peuvent donc indiquer la poussée jusque dans la zone marocaine des eaux de même provenance.

APPENDICULAIRES	<i>Oikopleura longicauda</i>	<i>Oikopleura rufescens</i>	<i>Stegosoma magnum</i>
	<i>Oikopleura albicans</i>	<i>Oikopleura cophocerca</i>	<i>Fritillaria pellucida</i>

Ces Appendiculaires sont des organismes du large et, en dépit de l'eurythermie et de l'euryhalinité qu'on a coutume de leur attribuer, ils ne se rencontrent au Maroc que dans les eaux fortement salées et chaudes.

Parmi eux, *O. longicauda*, qui se déplace saisonnièrement entre la haute mer et la côte d'une part, et du nord au sud d'autre part, se révèle comme un bon indicateur des mouvements océaniques dont on a fait état précédemment.

Organismes caractéristiques des eaux de pente.

Le talus du plateau continental est occupé par des eaux intermédiaires résultant d'un mélange plus ou moins intime des eaux de la côte, du large et de la profondeur. Divers éléments planctoniques en ont fait leur domaine et s'ils abordent la surface c'est généralement à la faveur des courants ascendants qui affectent ces formations.

HYDROMÉDUSES. *Liriope tetraphylla*, *Aglaura hemistoma*, *Steenstrupia rubra*.

CHÆTOGNATHES

Sagitta minima. Sa fréquence plus grande que dans les prélèvements superficiels effectués au bord du plateau continental et sa prédominance dans les stations de nuit, signe de déplacements verticaux journaliers, conduisent à la considérer comme un organisme du talus apparaissant avec une certaine constance en surface dans les secteurs côtiers envahis par les eaux de pente. On remarque d'ailleurs sa prédilection pour le secteur central marocain où les formations ascendantes se manifestent en quasi-permanence.

Pterosagitta draco. Le comportement de ce Chætognathe est voisin de celui de *S. minima*, aussi joue-t-il le même rôle indicateur des mouvements ascensionnels le long du littoral marocain.

Sagitta hexaptera et *Sagitta lyra*. Pour ces deux espèces habituellement mésoplanctoniques, mais dont un petit nombre, parmi les jeunes surtout, se livre à des migrations nocturnes les amenant dans les couches supérieures, on peut penser qu'il y a aussi une relation entre leurs déplacements et les mouvements océaniques verticaux. D'autant que les stations sur lesquelles elles sont capturées le plus souvent se situent dans les régions principales de remontée (cap Spartel au nord, Safi au centre, Puerto-Cansado au sud). Il faut noter cependant que, chez *S. lyra* au moins, les migrations doivent avoir en partie un déterminisme physiologique (M.-L. FURNESTIN et coll., 1962) et que les facteurs hydrologiques ne sont pas seuls en cause dans leur déroulement.

SALPES

Thalia democratica. Cette Salpe, très abondante, est ici parmi les meilleurs détecteurs des eaux de pente avec lesquelles elle pénètre dans la zone côtière où on la trouve en quantités d'autant plus importantes que ces eaux profondes, entraînées par les courants ascendants, sont plus développées en surface. Son maximum d'abondance dans les eaux côtières superficielles se produit en effet en même temps et dans les mêmes lieux que le maximum de l'upwelling, notamment dans le secteur central en été.

Bien que l'aire marocaine se prête moins bien que d'autres régions atlantiques, comme les côtes américaine (1) ou l'entrée de la Manche et de la Mer du Nord (2), à la recherche des indicateurs planctoniques, car les contrastes thermiques, halins et autres, aux diverses saisons, y sont moins marqués, on peut y déceler des rapports étroits entre l'hydrologie et le plancton. Ceux-ci ont conduit à distinguer plusieurs catégories de formes bien adaptées aux eaux de nature différente présentes dans le secteur et qui peuvent être utilisées comme indicateurs de ces formations (eaux côtières, eaux du large, eaux profondes), ainsi que des phénomènes hydrologiques locaux les plus typiques (montées printanières et estivales d'eaux de pente, poussée corrélative des eaux du large vers la côte).

2. Communautés indicatrices dans les parages des Iles Britanniques.

Les secteurs anglais, écossais et irlandais ont donné lieu à des recherches du même genre. Elles sont beaucoup plus complexes cependant, puisqu'on a pu reconnaître six associations différentes, liées à six types d'eaux :

les eaux, dites locales ou en place, de la Mer du Nord et de la Mer d'Irlande, avec

<i>Sagitta setosa</i> (Chaetognathe)	
<i>Labidocera wcllastoni</i>	} (Copépodes)
<i>Isias clavipes</i>	
	} (Méduses)
<i>Tima bairdii</i>	
	<i>Eutonia indicans</i>

(1) Voir CLARKE, 1940; FISH et JOHNSON, 1937; PIERCE, 1953; REDFIELD et BEALE, 1940.

(2) Voir FRASER, 1952; GOUGH, 1905; RUSSELL, 1939.

les eaux de mélange entre les masses continentales et les masses atlantiques en progression, dans le nord de la Mer du Nord ou certaines zones de la Mer d'Irlande, avec

<i>Sagitta elegans</i> (Chaetognathe)	<i>Thysanoessa inermis</i> (Euphausiacé)
<i>Metridia lucens</i> } (Copépodes)	<i>Clione limacina</i> } (Ptéropodes)
<i>Candacia armata</i> }	<i>Spiratella retroversa</i> }

les eaux de la dérive atlantique vers le nord, les plus chaudes et les plus salées, avec

<i>Sagitta serratodentata</i> (Chaetognathe)	<i>Lensia conoidea</i> }	(Siphonophores)
<i>Rhincalanus nasutus</i> } (Copépodes)	<i>Dimophyes arctica</i> }	
<i>Euchaeta hebes</i> }	<i>Physophora hydrostatica</i> }	(Thaliacés)
<i>Laodicea undulata</i> } (Méduses)	<i>Agalma elegans</i> }	
<i>Cosmetira pilosella</i> }	<i>Salpa fusiformis</i> }	
	<i>Doliolitta gegenbauri</i> }	

les eaux d'origine boréale ou arctique, froides au contraire, et en mouvement vers le sud, en surface, avec

<i>Sagitta maxima</i> } (Chaetognathes)	<i>Calanus hyperboreus</i> }	(Copépodes)
<i>Eukrohnia hamata</i> }	<i>Metridia longa</i> }	
<i>Spiratella helicina</i> (Ptéropode)	<i>Pareuchaeta barbata</i> }	

les eaux froides profondes, qui se distinguent des précédentes par leur position et leur faune, avec

<i>Sagitta macrocephala</i> } (Chaetognathes)	<i>Gaetanus pileatus</i> (Copépode)
<i>Sagitta zetesios</i> }	<i>Spiratella helicoides</i> (Ptéropode)
<i>Amalopenaeus</i> (= <i>Gennadas</i>) <i>elegans</i> (Décapode)	

les eaux dites du courant lusitanien, d'origine méditerranéenne, en provenance du détroit de Gibraltar et du golfe de Gascogne, cheminant à plus ou moins grande profondeur, avec, entre autres, *Sagitta lyra* (Chaetognathe), *Thalia democratica* et *Doliolina mülleri* (Thaliacés).

Après ces deux exemples étudiés en détail, on notera encore, mais sans les fournir, que MOORE (1958) donne, notamment d'après RUSSELL (1935 et 1939), des listes d'indicateurs caractéristiques d'eaux de nature différente dans diverses mers du globe :

eaux arctiques (Mer de Barentz, courant du Labrador et ses incursions sur les bancs de Terre-Neuve, dans le golfe du Maine, etc.); eaux de mélange arctiques-atlantiques (golfe du Maine en particulier); eaux atlantiques (Mer de Norvège, nord-ouest de la Mer du Nord, Manche, bancs de Terre-Neuve, golfe du Maine); eaux côtières (Spitzberg, Norvège, Mer du Nord).

Ces listes, certes, ont fait leurs preuves, mais elles restent d'interprétation délicate.

Valeur des indicateurs planctoniques.

L'utilisation des indicateurs planctoniques donne-t-elle toujours des résultats valables ?

Il faut reconnaître que l'interprétation des faits est difficile et nécessite une longue série d'observations portant sur plusieurs années consécutives. La reconnaissance des formes indicatrices se heurte en effet à plusieurs obstacles.

L'un des premiers tient aux techniques mêmes de récolte du plancton qui ne sont pas encore absolument au point et fournissent rarement des données très précises. D'une part, les filets sont plus ou moins sélectifs et collectent mieux, selon leur type, soit le phytoplancton, soit le zooplancton, soit même certains organismes de ce dernier à l'exclusion des autres, renseignant imparfaitement sur la composition du plancton au point considéré. D'autre part le plancton n'est pas uniformément réparti mais forme des essais : une pêche qui aura malencontreusement évité de telles concentrations induira en erreur non seulement sur la densité mais sur la nature du plancton dans la zone prospectée. D'où la nécessité de multiplier les prélèvements à des heures différentes.

à des saisons différentes aussi, car le plancton est soumis à des variations journalières et saisonnières aussi bien qualitatives que quantitatives.

Par ailleurs, la connaissance du milieu marin est aussi très incomplète. On évalue surtout la température, la salinité, la densité, la teneur en oxygène, en phosphates et en nitrates de l'eau de mer. Or les facteurs influençant l'écologie des formes planctoniques sont beaucoup plus divers et leurs interférences presque impossibles à saisir. Certains auteurs (WILSON et ARMSTRONG, 1951, 1952, 1954) admettent même l'existence, entre des masses d'eaux voisines, de qualités particulières encore indéfinissables, c'est-à-dire de véritables « différences biologiques » qui conditionnent la vie des organismes et expliqueraient en particulier la pullulation et la concentration en certains points d'une ou plusieurs formes dominantes aboutissant à la constitution des essaims. On aurait ainsi des eaux à *Sagitta*, à Copépodes, à Salpes, définies par l'organisme même auquel elles semblent spécialement convenir.

La difficulté d'interprétation des observations est parfois particulièrement frappante : le fait qu'on puisse reconnaître, à quelques milles de distance seulement, par des salinités et des températures presque identiques, des « faciès planctoniques » tout différents, ou, inversement, une constance remarquable dans la composition du plancton sur des lignes de stations où températures et salinités font de brusques écarts, montre bien que d'autres facteurs : éclaircissement, courants ascendants, épaisseur d'eau variable... interviennent aussi et contrecarrent l'action de la salinité et de la température, qui ne représentent que les deux agents les plus faciles à mesurer et auxquels on aurait tort de se rapporter avec trop d'exclusivité.

Ces réserves faites, une étude serrée amène fréquemment à déceler des rapports étroits entre l'hydrologie et le plancton, et à trouver des organismes planctoniques susceptibles de jouer un rôle d'indicateurs des conditions de milieu (indicateurs écologiques) ou de la circulation marine (indicateurs hydrologiques).

Mais il faut se garder de tirer des conclusions hâtives et de généraliser, car une liste d'indicateurs n'a qu'une valeur locale, une faune étant adaptée à un milieu bien défini et l'établissement d'une telle liste étant basé sur la connaissance de l'habitat propre à chaque forme dans une région donnée.

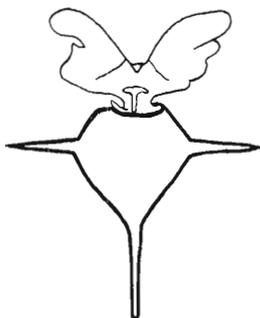
BIBLIOGRAPHIE

- BAINBRIDGE (V.), 1960. — Occurrence of *Calanoides carinatus* (K) in the plankton of the gulf of Guinea. — *Nature*, Londres, **188**, n° 4754, : 932-933, fig. 1.
- 1961. — Warm-water species in the Plankton off Newfoundland during winter months. — *Nature*, Londres, **191**, n° 4794 : 1216-1217, fig.1.
- BERNARD (M.-F.), 1955. — Etude préliminaire quantitative de la répartition saisonnière du zooplancton de la baie d'Alger (1950-1951). — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 1065, 28 p., 6 fig.
- BIERI (R.), 1954. — The distribution of planktonic Chaetognatha in the Pacific and their relationship to the water masses. — *Limn. and Ocean.*, **4** (1), 28 p., 26 tabl. et fig.
- CANNICCI (G.), 1959. — Considerazioni sulla possibilità di stabilire « indicatori ecologici » nel plancton del Mediterraneo. Nota I. — *Boll. Pesca Pisc. Idrob.* (n.s.), **14** : 164-188.
- 1961. — Considérations sur la possibilité d'établir des « indicateurs écologiques » dans le plancton de la Méditerranée. Note II. Sur les Copépodes pélagiques du bassin septentrional de la Mer Tyrrhénienne. — *Comm. int. Explor. sci. Médit., Rapp. et P.V.*, **16** (2) : 207-214.
- CASANOVA (J.-P.), 1964. — Pêches planctoniques superficielles et profondes en Méditerranée occidentale. V. Cladocères. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **28** (3) : 265-270, 3 fig.
- 1965. — *Penilia avirostris* indicateur d'eaux diluées. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **29** (2) : 197-204, 4 fig.
- CLARKE (G.-L.), 1940. — Comparative richness of zooplankton in coastal and offshore areas of the Atlantic. — *Biol. Bull. Woods Hole*, **78** : 226-255.
- CLARKE (G.L.), PIERCE (E.L.), BUMPUS (D.F.), 1943. — The distribution and reproduction of *Sagitta elegans* on Georges Bank in relation to hydrographical conditions. — *Biol. Bull. Woods Hole*, **85** (3) : 201-226.

- CLEVE (P.T.), 1905. — The plankton of the South-African seas. II. Vermes. B. Chaetognatha. — *Marine investigations in South Africa*, 4 : 126-128.
- COLOSI (G.), 1922. — Eufausiacci e Misidacei dello stretto di Messina. — *R. Comit. talassogr. ital., Mem.* 98, 22 p., 4 fig.
- DE ANGELIS (M.C.), 1961. — Report on the common species and characteristics of the phytoplankton of the tyrrhenian brackish ponds. — *Comm. int. Explor. sci. Médit., Rapp. et P.V.*, 16 (2) : 133-137.
- DJORDJEVIC (M.), 1963. — Observations sur les Copépodes pélagiques en rade de Villefranche, de mars à août 1962. — *Comm. int. Explor. sci. Médit., Rapp. et P.V.*, 17 (2) : 575-580.
- DURAN (M.), 1954. — Indicadores biológicos de afloramiento y otros organismos indicadores en Castellon. — *Inst. Invest. Pesq. (Réunion « productividad y pesquerías »)* : 30-32.
- EHRHARDT (J.P.), BAUDIN-LAURENCIN (F.) et SEGUIN (G.), 1964. — Contribution à l'étude du plancton dans le canal Corse-Provence. — *Cah. océanogr.*, 16^e année, n° 8.
- EKMANN (S.), 1953. — Zoogeography of the Sea. — Londres, Sidgwick & Jackson Ltd., 417 p., 121 fig.
- FISH (C.J.) et JOHNSON (M.V.), 1937. — The biology of the zooplankton population in the bay of Fundy and Gulf of Maine with special reference to production and distribution. — *J. Biol. Brd Canada*, 3 (3) : 180-321.
- FRASER (J.H.), 1937. — The distribution of Chaetognatha in scottish waters during 1936, with notes on the scottish indicator species. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, 12 (3) : 311-320.
- 1952 a. — The Chaetognatha and other Zooplankton on the Scottish area and their value as biological indicators of hydrographical conditions. — *J. mar. Res.*, 2, 52 p., 4 fig., 3 pl., 21 cart.
- 1952 b. — Hydrobiological correlations at the Entrances to the Northern North sea in 1947. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, 131 (1951) : 38-43. (Meeting on « The effect of hydrographical conditions on Fish and fisheries »).
- 1954 a. — Warm-water species in the plankton off the English Channel entrance. — *J. mar. biol. Assoc.*, 33 : 345-346.
- 1954 b. — The plankton of the waters approaching the British Isles in 1953. — *Cons. int. Explor. Mer*, (Comité du Plancton, n° 8).
- 1962. — Nature adrift. The story of marine Plankton. — Londres G.T. Foulis & Co Ltd, 178 p., 38 fig.
- FURNESTIN (J.), 1938. — Influence de la salinité sur la répartition du genre *Sagitta* dans l'Atlantique nord-est. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, 11 (3) : 425-439.
- 1952. — Biologie des Clupeidés méditerranéens. — *Vie et Milieu*, suppl. n° 2, Océanogr. médit. : 96-116, 6 fig.
- 1959. — Hydrologie du Maroc atlantique. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 23 (1) : 5-77, 53 fig.
- FURNESTIN (M.-L.), 1957. — Chaetognathes et Zooplankton du secteur atlantique marocain. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 21 (1 et 2) : 1-356. (Thèse, Paris, n° 2965).
- 1960. — Zooplankton du golfe du Lion et de la côte orientale de Corse. — *Ibid.*, 24 (2) : 153-252, 66 fig.
- 1963. — Les Chaetognathes atlantiques en Méditerranée. — *Ibid.*, 27 (2) : 155-160, 4 fig.
- 1963. — Les indicateurs planctoniques. — *Science et Pêche*, n° 117 : 1-8, 2 fig.
- 1964. — Les indicateurs planctoniques dans la baie ibéro-marocaine. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 28 (3) : 257-264, 3 fig.
- FURNESTIN (M.-L.) et GIRON (F.), 1963. — Copépodes de la Mer Catalane. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 27 (2) : 137-153.
- FURNESTIN (M.-L.), MAZZA (J.) et ARNAUD (J.), 1962. — Pêches planctoniques, superficielles et profondes, en Méditerranée occidentale. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 26 (3) : 319-368, nbr. fig.
- GAUDY (R.), 1963. — Sur la présence à Marseille d'espèces planctoniques indicatrices d'eaux d'origine atlantique. — *Comm. int. Explor. sci. Médit., Rapp. et P.V.*, 17 (2) : 539-543.
- GERMAIN (L.) et JOUBIN (L.), 1916. — Chaetognathes provenant des campagnes des yachts « Hirondelle » et « Princesse-Alice » (1885-1910). — *Rés. Camp. sci. Monaco*, 49, 119 p., 8 pl., 7 cart.
- GIRON (F.), 1963. — Copépodes de la Mer d'Alboran. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 27 (4) : 355-402, 28 fig.
- GOUGH (L.H.), 1905. — On the distribution and the migrations of *Muggiaea atlantica* CUN. in the English Channel, the Irish Sea, and off the south and west coasts of Ireland, in 1904. — *Cons. int. Explor. Mer, Publ. Circ.*, 29, 13 p., 3 cart.
- GRAN (H.H.), 1902. — Das Plankton des norwegischen Nordmeeres, von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. — *Rep. Norw. Fish. Mar. Invest.*, 2 (5).
- HALIM (Y.), 1960. — Observations on the Nile bloom of phytoplankton in the Mediterranean. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, 26 (1) : 57-67, 4 fig.
- KOMAROVSKY (B.), 1953. — A Cladoceran from the plankton as a possible Indicator for the presence of the Nile Flood of the Israeli Coast. — *Nature*, Londres, 171 : 937.

- LE BRASSEUR (R.), 1959. — *S. Lyra*, a biological indicator species in the subarctic waters of the eastern Pacific ocean. — *J. Fish Res. Bd Canada*, **16** (6).
- MARS (P.) et PICARD (J.), 1958. — Note sur les gisements sous-marins à faune celtique en Méditerranée. — *Comm. int. Explor. sci. Médit., Rapp. et P.V.*, **15** (3) : 325-330.
- MASSUTI (M.), 1961. — Note préliminaire à l'étude des Chaetognathes de la Méditerranée occidentale (campagne du « Xauen » X-6911). — *Comm. int. Explor. sci. Médit., Rapp. et P.V.*, **16** (2) : 117-121.
- MAZZA (J.), 1962. — Pêches planctoniques, superficielles et profondes, en Méditerranée occidentale. II. Copépodes. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **26** (3) : 329-356, 37 fig., 1 tabl.
- MOORE (H.B.), 1958. — Marine ecology. — New York, J. Wiley a. Sons, Inc., 493 p., nbr. fig.
- PERES (J.M.) et DEVEZE (L.), 1963. — Océanographie biologique et Biologie marine. II. La vie pélagique. — Paris, P.U.F., 514 p., 51 fig.
- PERES (J.M.) et PICARD (J.), 1958. — Faunes « froides » et faunes « chaudes » de la Méditerranée quaternaire. — *Comm. int. Explor. sci. Médit., Rapp. et P.V.*, **14** : 509-514, 1 fig.
- — 1960. — Origine, distribution et modifications récentes du peuplement de la Mer Méditerranée. — *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, **33** (20) : 29-33.
- PIERCE (E.L.), 1953. — The Chaetognatha over the continental shelf of North Carolina with attention to their relation to the hydrography of the area. — *J. mar. Res.*, **12** : 75-92.
- PIERCE (E.L.) et ORTON (J.M.), 1939. — Sagitta as an indicator of water movements in the Irish Sea. — *Nature*, Londres, **144** : 784.
- RAE (K.M.) et RESS (C.B.), 1947. — The Copepoda in the North Sea 1938-1939 (§ the use of Copepoda as indicator-species). — *Hull. Bull.*, **11** (2) : 95-132.
- RAMPAL (J.), 1965. — Pteropodes Thécosomes indicateurs hydrologiques. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **29** (4), p. 393-400, 5 fig.
- REDFIELD (A. C.) et BEALE (A.), 1940. — Factors determining the distribution of population of Chaetognaths in the Gulf of Maine. — *Biol. Bull. Woods Hole*, **79** (3), p. 459-487.
- REYSSAC (J.), 1963. — Les Chætognathes de la bordure atlantique, du golfe de Cadix à la Mer celtique. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **27** (3), p. 245-299, 26 fig.
- ROSE (M.), 1927. — Comparaison entre le plancton d'Alger et celui des côtes méditerranéennes françaises. — *C. R. Ass. fr. Avanc. Sci., Congrès de Constantine*, p. 542-543.
- 1930. — Sur les affinités atlantiques du plancton de la région d'Alger. — *C. R. Ass. fr. Avanc. Sci., Congrès d'Alger*, p. 585-586.
- RUSSELL (F. S.), 1935. — On the value of certain plankton animal as indicators of water movements in the English Channel and North Sea. — *J. mar. Biol. Ass.*, **20** (2), p. 309-331.
- 1936 a. — The importance of certain plankton animal as indicator of water movements in the western end of the English Channel. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, **100**, p. 7-10.
- 1936 b. — A review of some aspects of zooplankton research. — *Ibid.*, **95**, p. 5-30.
- 1936 c. — Observations on the distribution of plankton animal indicators made on Col. E.T. Peel's yacht "St-George" in the mouth of the English Channel, July 1935. — *J. mar. Biol. Assoc.*, **20** (3), p. 507-522.
- 1939. — Hydrographical and biological conditions in the North sea as indicated by plankton organisms. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **14** (2), p. 171-92.
- RUUD (J.T.), 1936. — Euphausiacea. — *Rep. dan. oceanogr. Exped. 1908-1910 Medit.*, n° 2, 2 (D 6), 86 p.
- SEGUIN (G.), 1964. — Contribution à l'étude de la biologie du plancton de surface de la baie de Dakar (*Thèse de 3^e cycle*, Marseille).
- SEWELL (R. B.), 1947, 1948. — The free-swimming planktonic Copepoda, Systematic account. Geographical distribution. — *John Murray Exped., 1933-34, Sci. Rep.*, **8** (1), p. 1-303, 71 fig., et (3), p. 317-592, 95 fig., 2 cart.
- SMAYDA (J.T.), 1958. — Biogeographical studies of marine phyto-plankton. — *Oikos. Acta oecol. scand.*, **9** (2), p. 158-191.
- SOULIER (B.), 1965. — Euphausiacés des bancs de Terre-Neuve, de Nouvelle Ecosse et du golfe du Maine. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **29** (2), p. 173-189, 11 fig.
- SUND (P. N.), 1961. — Some features of the autecology and distributions of Chætognatha in the eastern Tropical Pacific. — *Int. Amer. trop. Tuna Comm. Bull.*, **5** (4), p. 307-340, fig., réf.
- SUND (P. N.) et RENNER (J. A.), 1959. — The Chætognatha of the eastropic expedition, with notes as to their possible value as indicators of hydrographic conditions. — *Int. Amer. trop. Tuna Comm. Bull.*, **3** (9), p. 395-436, 27 fig., réf.
- TESCH (J.J.), 1946. — The Thecosomatous Pteropods. I. The Atlantic. — "*Dana Report*", n° 28, 82 p., 34 fig., 8 pl.
- TOKIOKA (T.), 1959. — Observations on the taxonomy and distribution of Chætognaths of the North Pacific. — *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **7** (3), p. 349-456, 35 fig., tabl.
- VIVES (F.), 1965. — Rapports entre hydrographie et zooplancton dans une région néritique de la Méditerranée occidentale. — *Comm. int. Explor. sci. Médit., Rapp. et P.V.*, **18**, p. 383-390, 2 fig.
- VUCETIC (T.), 1961. — Sur la répartition des Chætognathes en Adriatique et les possibilités de leur utilisation comme indicateurs biologiques des conditions hydrographiques. — *Comm. int. Explor. sci. Médit., Rapp. et P.V.*, **16**, p. 111-116, 3 fig.

- WIBORG (K. F.), 1954. — Plankton and hydrography in the Norwegian Sea. — *Cons. int. Explor. Mer. Com. Plancton*, n° 53.
- WILSON (D. P.), 1951. — A biological difference between natural sea waters. — *J. mar. biol. Ass.*, **30**, p. 1-20.
- WILSON (D. P.) et ARMSTRONG (F. A. J.), 1952. — Further experiments on biological differences between natural sea waters. — *J. mar. biol. Ass.*, **31** (2), p. 335-349.
- 1954. — Biological difference between sea waters: experiments in 1953. — *Ibid.*, **33**, p. 347-360.
- YAMAZI (I.), 1964. — Structure of the netted Plankton communities in the inner area of the gulf of Naples in september 1962. — *Publ. Staz. zool. Napoli*, **34**, p. 98-136.



DEUXIEME PARTIE

PLANCTON ET POISSONS

I. Relations quantitatives entre Plancton et Poissons	143
par Marie-Louise FURNESTIN et Claude MAURIN.	
II. Le Plancton indicateur halieutique	163
par Marie-Louise FURNESTIN.	
III. Œufs et larves planctoniques de poissons	171
par Jean Y. LEE.	
IV. Les poissons planctonophages	209
par Claude MAURIN et Jean Y. LEE.	

I

RELATIONS QUANTITATIVES ENTRE PLANCTON ET POISSONS

par M.-L. FURNESTIN et Cl. MAURIN

1. Les concentrations de plancton : *a*) leur origine; *b*) leur localisation. - 2. Discussion des relations entre plancton et poissons. - 3. Principales zones de concentration de plancton et de poissons : *a*) zones de courants horizontaux; *b*) zones de courants ascendants; *c*) zones de contact; *d*) zones de convergence; *e*) concentrations locales. - 4. Conséquences des variations saisonnières du plancton sur les captures de poissons. - 5. Migration de nutrition : *a*) migration des larves et des post-larves; *b*) migration des adultes; *c*) déplacements verticaux. - 6. Recherche des concentrations de plancton et de poissons : *a*) recherche de nouvelles zones de pêche par mesures de productivité; *b*) repérage par les sondeurs ultrasonores. -- Bibliographie.

A propos des poissons planctonophages, dans un des chapitres suivants, il sera fait allusion aussi à un certain nombre de relations existant entre le plancton et les poissons; mais leurs rapports seront examinés ici à la fois sur un plan plus général et sur celui de leur application à la pêche.

I. - Les concentrations de Plancton.

a) *Leur origine.*

Le cycle vital en mer (fig. 1). Le plancton constitue le terme de passage entre le milieu marin proprement dit et les organismes capables de mouvements indépendants, vivant dans ce milieu. Un rappel rapide du cycle de la matière vivante en mer conduira à démontrer cette assertion.

Les végétaux marins, phanérogames, algues et phytoplancton, que nous considérerons essentiellement ici, constituent l'élément de base de la vie en mer. Les principaux facteurs de leur développement, moins nombreux que sur terre, sont au nombre de deux : lumière, sels minéraux.

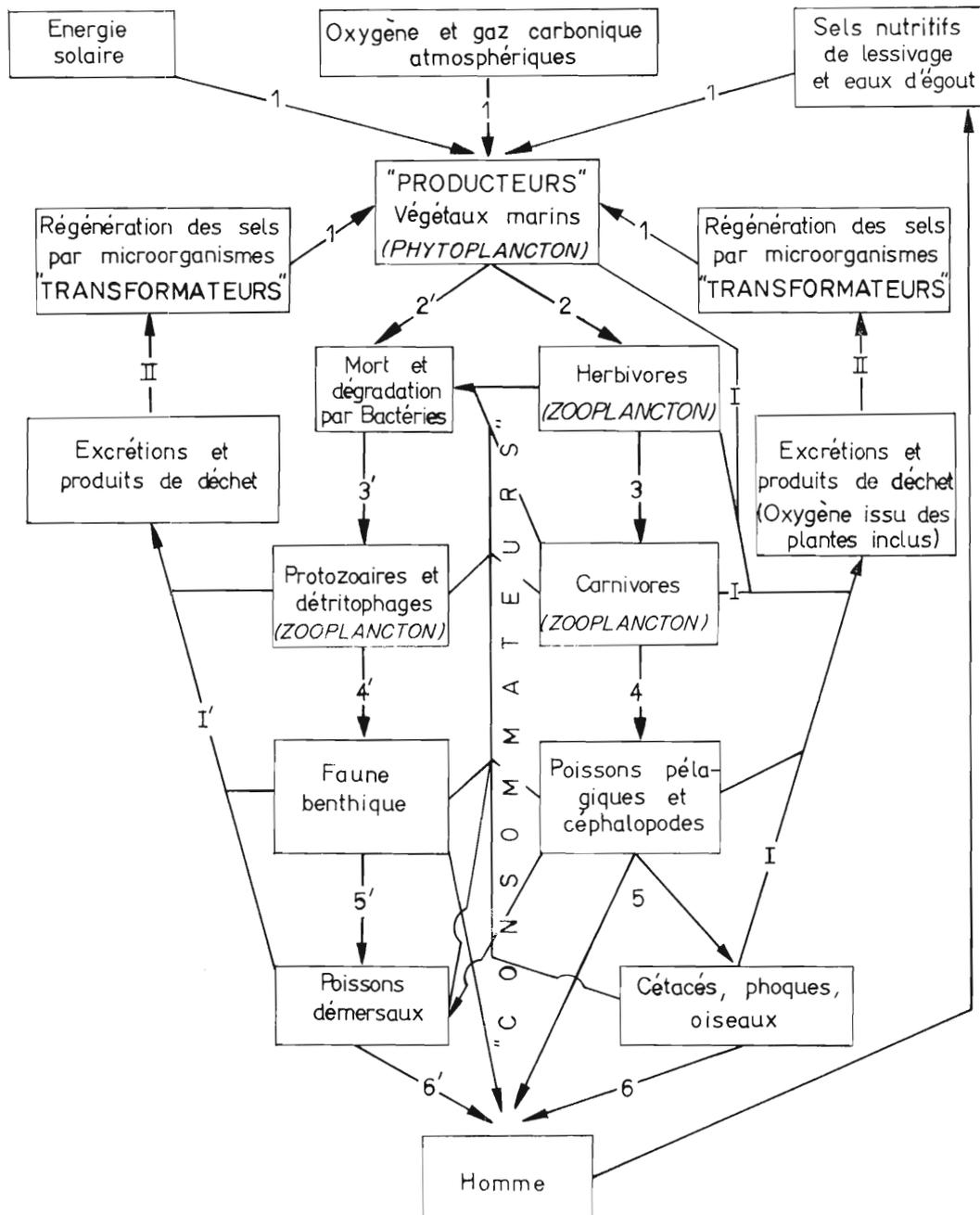


FIG. 1 — Schéma du cycle des matières nutritives dans la mer (phases d'organisation et de minéralisation). Traduit de FRASER, 1962 et complété.

En effet, en présence d'eau et d'anhydride carbonique, grâce à l'énergie solaire, les pigments contenus dans ces végétaux ont la propriété de fabriquer des matières organiques carbonées en libé-

rant de l'oxygène. Cette réaction photosynthétique s'associe à d'autres réactions de synthèse pour accumuler dans le végétal, les éléments du phytoplancton notamment, les matières organiques qui assureront leur entretien et leur développement ainsi que celui des animaux qui les absorberont (zooplancton, poissons herbivores, cétacés, etc.) et, indirectement, celui des poissons ou autres animaux marins qui se nourriront d'organismes herbivores.

L'anhydride carbonique nécessaire à cette photosynthèse est issu soit de l'air, soit de carbonates contenus dans la mer. D'autre part, l'oxygène dissous dans l'eau, provenant de l'air ou de la photosynthèse, permettra la respiration des végétaux et autres organismes marins. Mais l'utilisation des composés carbonés et celle de l'oxygène ne sont pas suffisantes pour assurer le plein développement des végétaux marins. Celui-ci nécessite l'assimilation de certains sels minéraux, que l'on nomme pour cette raison sels nutritifs; ce sont les phosphates, les nitrates et certains oligo-éléments, sels de fer, de manganèse, cuivre, zinc, cobalt, etc. Ces éléments sont pour une certaine part amenés dans les océans par les rivières et les fleuves donc d'origine terrigène. Mais une grande partie du phytoplancton qui n'est pas consommée par les herbivores, planctoniques ou autres, servira après sa mort, de nourriture aux animaux benthiques ou sera directement reprise par les bactéries. Il en sera de même des matières organiques fournies par la décomposition de l'ensemble des organismes marins ou par leurs excréments. L'action bactérienne aboutira finalement à la formation de phosphates, nitrates et autres éléments minéraux. Ainsi, les sels nutritifs contenus dans l'eau de mer ont deux origines: continentale, marine.

L'on voit ainsi comment le zooplancton et le phytoplancton, tant par leurs manifestations vitales que par leur dégradation, interviennent dans ce cycle biologique. On saisit également comment, en conditions de milieu optimales, peuvent se former des concentrations de plancton, végétal d'abord, animal ensuite.

b) Leur localisation.

Il convient de remarquer que pour engendrer une poussée importante de phytoplancton il suffit d'une quantité minime de sels nutritifs. Ainsi, d'après SVERDRUP, JOHNSON et FLEMING (1942) 1 mg de phosphore est suffisant pour assurer un vigoureux développement de Diatomées dans 1 000 litres d'eau de mer, si toutefois les autres facteurs sont favorables. Cette assimilation est fortement favorisée par la toute petite taille des éléments phytoplanctoniques. KROGH (1934) a calculé que l'absorption des sels nutritifs dissous par un élément végétal de $0,001 \text{ mm}^3$ est proportionnellement 1 000 fois supérieure à celle qu'aurait un élément de 1 mm^3 . Cela vient d'une densité 10 fois supérieure de sels par rapport à la surface de contact et d'une possibilité de diffusion de ces sels 100 fois meilleure. En revanche, il faut considérer que l'assimilation du carbone et le transport de sels minéraux vers la cellule en voie de développement sont beaucoup plus difficiles dans l'eau que dans les plantes terrestres. Pour se développer, il est nécessaire aux cellules végétales marines de se trouver dans une zone de lumière optimale, donc au voisinage de la surface (1); il faut également qu'elles soient alimentées en sels nutritifs. On comprend dès lors que les concentrations maximales de phytoplancton se feront à certains niveaux et dans certaines zones.

1) Entre la surface (ou mieux, la subsurface) et 50 m de profondeur, c'est-à-dire au niveau où la transmission de la lumière est la meilleure.

2) Dans les secteurs où les sels nutritifs sont amenés de la terre par les rivières, c'est-à-dire dans la zone côtière, et dans les eaux du large, là où les courants les ont entraînés. LOHMANN (1908) indique que, d'une manière générale, les eaux du large sont 50 fois moins productives que les eaux côtières. Cependant ALLEN (1936) signale avoir trouvé des concentrations de 220 000 Diatomées par litre, au large, dans le nord Pacifique; cette production intense est due à l'action des courants qui ont véhiculé les sels nutritifs nécessaires.

3) Dans les zones où les eaux de profondeur, chargées de sels nutritifs, issus des matières organiques décomposées sur le fond, remontent vers la surface, autrement dit dans les secteurs

(1) On a cependant mis en évidence récemment l'existence d'un phytoplancton varié et abondant en zone aphotique (BERNARD, 1964, 1965; KIMBALL et coll., 1963; KIMOR, 1965 b; NEL, 1965; etc.). Son étude en est à ses débuts et, faute de données générales, nous n'en tiendront pas compte dans cet exposé.

d'upwelling. D'ailleurs, comme l'avait remarqué NATHANSON dès 1906, ce sont ces éléments ramenés du fond vers la zone d'insolation qui compensent la consommation, par le phytoplancton, des sels nutritifs provenant de la terre.

2. - Discussion des relations entre Plancton et Poissons.

A partir du cycle complexe qui met en jeu la production et la consommation de matières organiques et minérales dans la mer par les microorganismes, le plancton animal, le plancton végétal et les espèces benthiques ou pélagiques qui en sont tributaires, on a pu traduire graphiquement les relations étroites qui existent entre ces éléments. C'est ce qu'ont fait, en particulier, HELA et LAEVASTU (1961) auxquels nous empruntons, avec quelques simplifications, la figure qui schématise les rapports quantitatifs entre phytoplancton, zooplancton et poissons pélagiques aux différents mois de l'année (fig. 2).

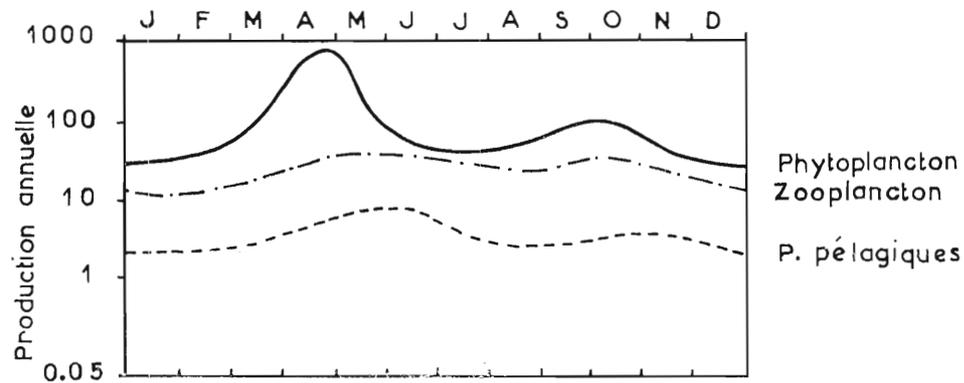


FIG. 2. — Relations quantitatives entre le plancton (animal et végétal) et les poissons pélagiques. Adaptation d'après HELA et LAEVASTU, 1961.

Plus précisément, DIMOV (1965) a établi des corrélations chiffrées très significatives entre le taux de croissance du sprat et la biomasse zooplanctonique sur les côtes bulgares de la Mer Noire. De même, d'une étude comparative des quantités de plancton et de sardinelles prises sur les côtes méditerranéennes d'Israël à différentes périodes, KIMOR (KOMAROVSKY) (1959, 1965 a) conclut que ces poissons se trouvent généralement rassemblés dans les zones où les organismes planctoniques de grande valeur alimentaire (Copépodes, larves de Décapodes, Cladocères) sont les plus abondants. Ce sont là deux exemples parmi beaucoup d'autres.

Etant donné l'ensemble des relations évoquées, il est naturel de penser que les concentrations de poissons pélagiques se feront dans les zones de concentrations de plancton. Cela se vérifie en général, quoiqu'il ne soit pas toujours possible de montrer des rapports directs entre plancton et poissons⁽¹⁾. En effet, d'autres facteurs que la nourriture peuvent intervenir dans la distribution de ces derniers dont la physiologie est plus exigeante et plus complexe : le facteur température par exemple peut dominer le facteur nourriture à certains moments, notamment à celui de la reproduction, et l'on peut voir alors certains poissons délaisser une zone riche en plancton pour une plus pauvre si les conditions de milieu qui y règnent leur sont par ailleurs défavorables. La distinction entre les migrations trophiques et les migrations de reproduction ou génétiques est établie depuis longtemps.

De ce fait, les corrélations attendues entre plancton et poissons ne se manifestent pas obligatoirement. Ainsi T. VUCETIC (1961), comparant l'abondance du zooplancton et les prises de sardines

(1) Il faut noter que les relations entre phyto- et zooplancton elles-mêmes ne sont pas toujours simples. On connaît entre eux des relations directes (quand une zone donnée est riche ou pauvre à la fois en phyto- et zooplancton, avec des maximums saisonniers en correspondance : simultanéité ou léger décalage du zoo- par rapport au phytoplancton. Voir RUUD 1926, JESPERSEN 1940, WIMPENNY 1944, WIBORG 1954) et des relations indirectes ou inverses (quand une zone riche en phytoplancton est pauvre en zooplancton ou inversement. Voir DEVÈZE, 1959).

dans la partie centrale de l'Adriatique orientale de 1951 à 1960, a relevé à plusieurs reprises des relations inverses entre les quantités de plancton et celles de poissons (fig. 3).

Il n'en reste pas moins que la production en matière organique élaborée par le phytoplancton demeure « la condition essentielle de l'existence d'autres êtres vivants dans les biotopes marins » (HELA, 1966). Et il n'est pas niable non plus que le repérage du plancton aide à celui des bancs de poissons.

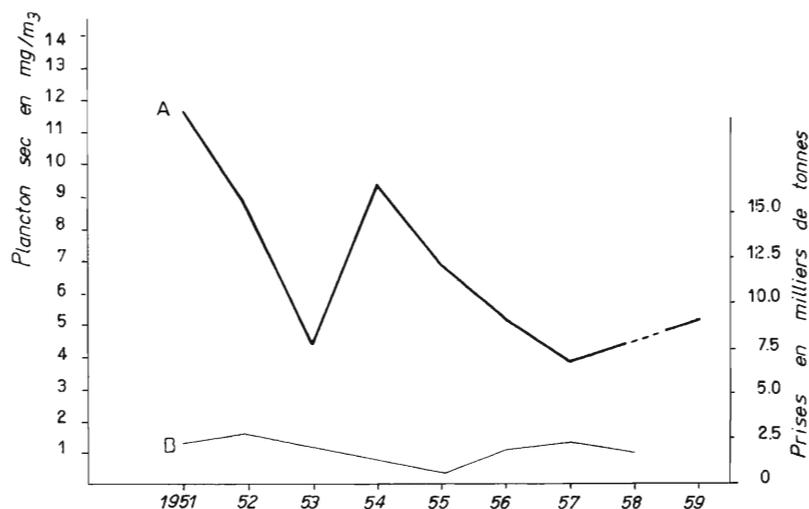


FIG. 3. — Comparaison des valeurs moyennes de zooplancton (poids secs) (A) et des prises de sardines (B) dans la partie centrale de l'Adriatique orientale, de 1951 à 1959. D'après VUCETIC (1961), simplifié.

Les Scandinaves et les Britanniques, par exemple, depuis quelques années, orientent en grande partie leurs pêcheries vers les concentrations de Copépodes du genre *Calanus* qui font l'objet d'actives investigations. Sur un plan plus général, nous allons essayer d'envisager les grandes zones océaniques où se font des rassemblements corrélatifs de plancton et de poissons, en les classant d'après l'origine de leur richesse.

3. - Principales zones de concentrations de Plancton et de Poissons.

a) Zones de courants horizontaux.

Choisissons comme exemple une région bien connue et souvent décrite, notamment par HENTSCHEL (1928), ainsi que par SVERDRUP et ses collaborateurs (1942) : l'Atlantique central et méridional. Considérons les figures 4 et 5 : distribution horizontale des phosphates (fig. 4 b), concentration totale en plancton entre la surface et 50 m (fig. 4 a), carte simplifiée des courants dans l'Atlantique tropical et équatorial (fig. 5). Leur examen comparé permet d'attribuer l'extension des zones riches en phytoplancton du sud-ouest africain aux apports de sels provenant des eaux continentales, entraînés par le courant de Benguela et par le courant sud-équatorial, alors que la pauvreté relative du golfe de Guinée peut être imputée à l'influence du contre-courant de Guinée pauvre en sels minéraux.

b) Zones de courants ascendants.

La richesse de la zone ouest et nord-ouest africaine en revanche ne s'explique pas par l'influence des courants horizontaux mais par la présence de l'upwelling déjà remarqué par HENTSCHEL en 1928; c'est cette remontée d'eau profonde qui amène à la surface phosphates et nitrates et engendre la prolifération du phytoplancton.

Comparons maintenant cette richesse en plancton avec celle en poisson. La région atlantique africaine est considérée comme une des plus riches du monde en poissons clupéiformes. En 1964 par

exemple, le sud-ouest africain et l'Angola ont débarqué à eux seuls 764 000 tonnes de pilchards (*Sardinops ocellata*). Il s'agit justement d'un des secteurs où la concentration en plancton total est la plus forte.

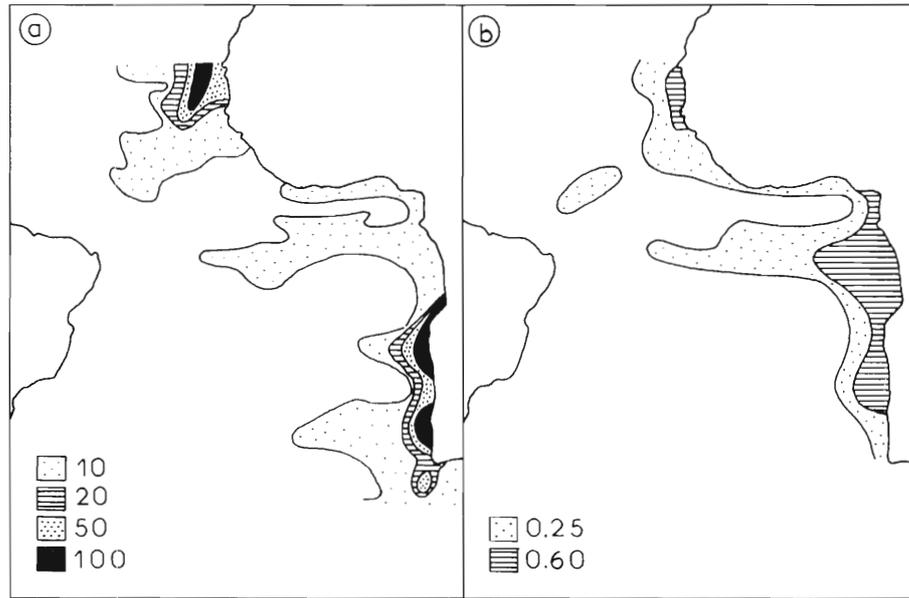
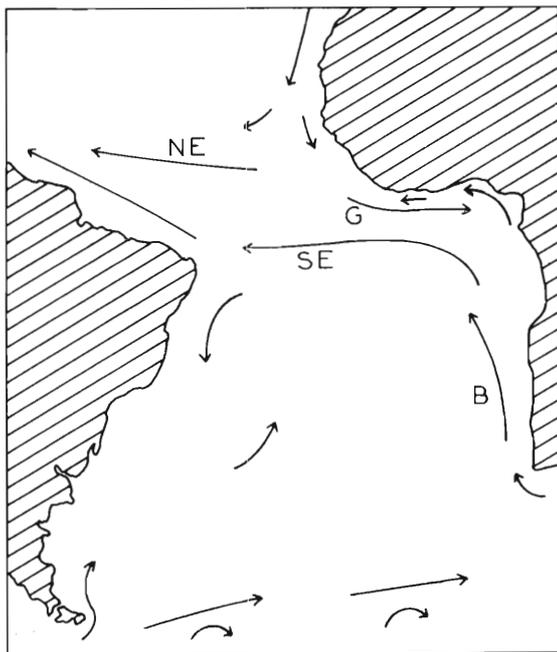


FIG. 4. — Répartitions comparées du plancton et des phosphates au large des côtes occidentales d'Afrique (d'après SVERDRUP et coll.). a) Plancton total; les chiffres indiquent le nombre de milliers d'individus contenus dans un litre d'eau de mer prélevée entre la surface et 50 mètres de profondeur. b) Phosphates; les chiffres donnent le nombre milligrammes de P_2O_5 par mètre cube d'eau de mer.



On sait d'autre part qu'au large des côtes occidentales et équatoriales d'Afrique des pêches intenses de thonidés sont effectuées depuis quelques années. A la lumière des faits exposés plus haut, les statistiques de pêche japonaises (SCHIOHAMA, MYOJIN et SAKAMO, 1965) peuvent être interprétées de la manière suivante : la répartition géographique des captures de *Neothunnus albacora* varie, selon les saisons, en fonction de l'extension plus ou moins grande du contre-courant de Guinée; les captures se font en dehors de ce contre-courant, au sud en hiver, au nord et au sud en été, dans les zones les mieux pourvues en éléments nutritifs, en plancton et par conséquent en poissons planctonophages (fig. 6).

FIG. 5. — Schéma des courants généraux dans l'Atlantique tropical et équatorial : NE, courant nord équatorial; SE, courant sud-équatorial; G, contre-courant de Guinée; B, courant de Benguela.

De même, les côtes du Rio de Oro, de Mauritanie et du Sénégal, où la concentration en plancton total est comprise entre 50 et 100 000 individus par litre d'eau, sont extrêmement riches en pois-

sons de toutes sortes. Cette abondance est manifestement due à l'upwelling qui affecte l'ensemble de la région.

Dans le Pacifique, et plus particulièrement en Californie, la production en « sardines », *Sardinops coerulea*, a atteint il y a une dizaine d'années près de 800 000 tonnes par an. SVERDRUP et ses collaborateurs donnent la raison de cette intense production : l'upwelling de Californie, qui amène en surface des eaux chargées de sels nutritifs.

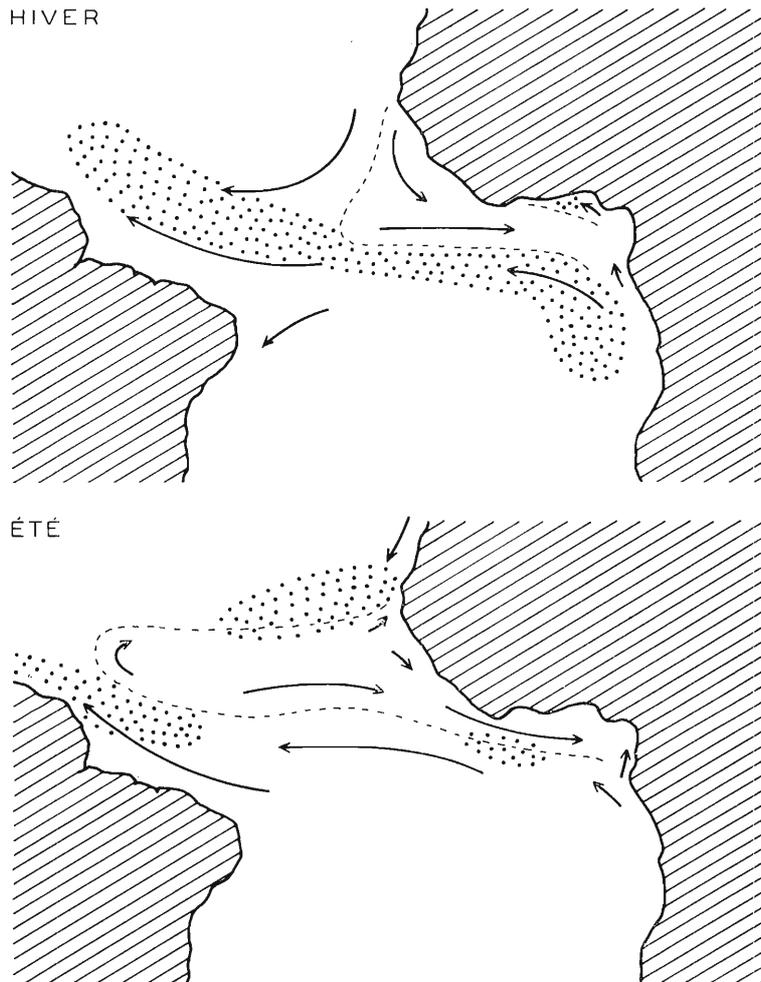


FIG. 6. — Cartes schématiques de la répartition comparée des captures de *Neohunnus albacora* en fonction du contre-courant de Guinée, en hiver et en été. Les pointillés indiquent l'emplacement des principales prises faites par les palangriers japonais.

On pourrait multiplier les exemples. Nous emprunterons le dernier à la Méditerranée où le golfe du Lion est également une zone où le poisson de surface abonde. L'influence du Rhône et des rivières côtières, la violence du vent de nord-ouest générateur d'upwelling, y modifient l'hydrologie au point d'en faire une région toute différente, océanographiquement, de la Méditerranée proprement dite. La couleur de ses eaux est verte du fait de sa richesse en plancton, notamment en phytoplancton, ce qui contraste avec le bleu profond des eaux typiquement méditerranéennes, bleu dont on a pu dire « qu'il est, pour la mer, la couleur du désert ».

Cependant il ne faudrait pas généraliser car, ainsi qu'il a été dit, d'autres facteurs peuvent intervenir dans la répartition des espèces ichthyologiques, la température en particulier. C'est ainsi que

dans une zone où le plancton est dense, la Mer du Japon et ses abords, les clupéidés (*Sardinops melanosticta*) étaient extrêmement abondants il y a environ une trentaine d'années; un abaissement important de la température a entraîné une très grande diminution des captures, surtout du fait de la disparition des aires de ponte (NAKAI, 1960). Or il faut remarquer que la région est restée très riche en plancton.

Un cas similaire est présenté par la sardine marocaine. On a pu démontrer en effet que toute sa biologie dépend de l'hydrologie et notamment de la température. Dans ses stades jeunes, jusqu'à

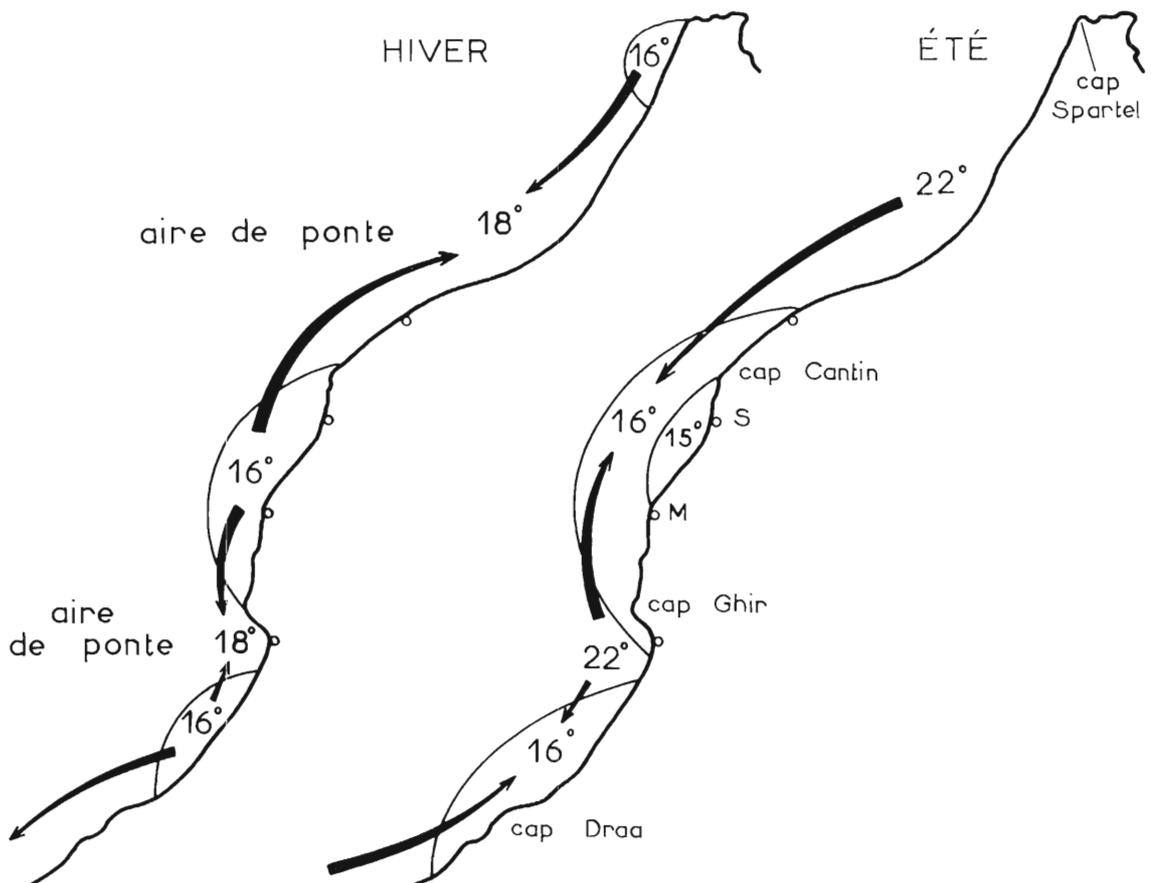


FIG. 7. — Les migrations de sardines adultes sur la côte marocaine; relations avec les températures (d'après FURNESTIN, 1952).

un an révolu, elle recherche des eaux ensoleillées et chaudes (18-24°) et se tient surtout en surface. Ensuite, et particulièrement après chaque ponte annuelle, elle exige des températures plus basses (fig. 7). La sardine tend ainsi à gagner des eaux de plus en plus froides à mesure qu'elle vieillit. Le secteur central du Maroc entre le cap Cantin et le cap Ghir, occupé en permanence par les eaux à 14-16° de l'upwelling côtier, fournit aux adultes des conditions optimales et constitue une sorte de vaste « réserve », refuge naturel des sardines âgées, ce qui explique l'importance de la pêche dans cette région (J. FURNESTIN, 1950).

Or on peut affirmer que ces rassemblements dans le secteur central et les migrations qui sont à leur origine ne sont pas déterminés par la recherche d'une nourriture de choix. L'étude du plancton (M.-L. FURNESTIN, 1957) le prouve : tandis qu'en été la zone de Safi-Mogador est pauvre en zooplancton (Copépodes et autres Crustacés, notamment), aliment préférentiel des

sardines, les secteurs nord et sud en sont abondamment pourvus. Pourtant les sardines les quittent pour le secteur où elles n'auront jusqu'en automne qu'une nourriture beaucoup moins riche (J. FURNESTIN, 1952).

c) Zones de contact.

Ces zones existent à la jonction de deux formations de nature différente et elles sont caractérisées par un gradient d'autant plus fort de salinité et de température que le contraste entre les masses est plus accentué. Ce sont des zones généralement poissonneuses (RALLIER DU BATY, 1926; BEAUGÉ, 1928-29).

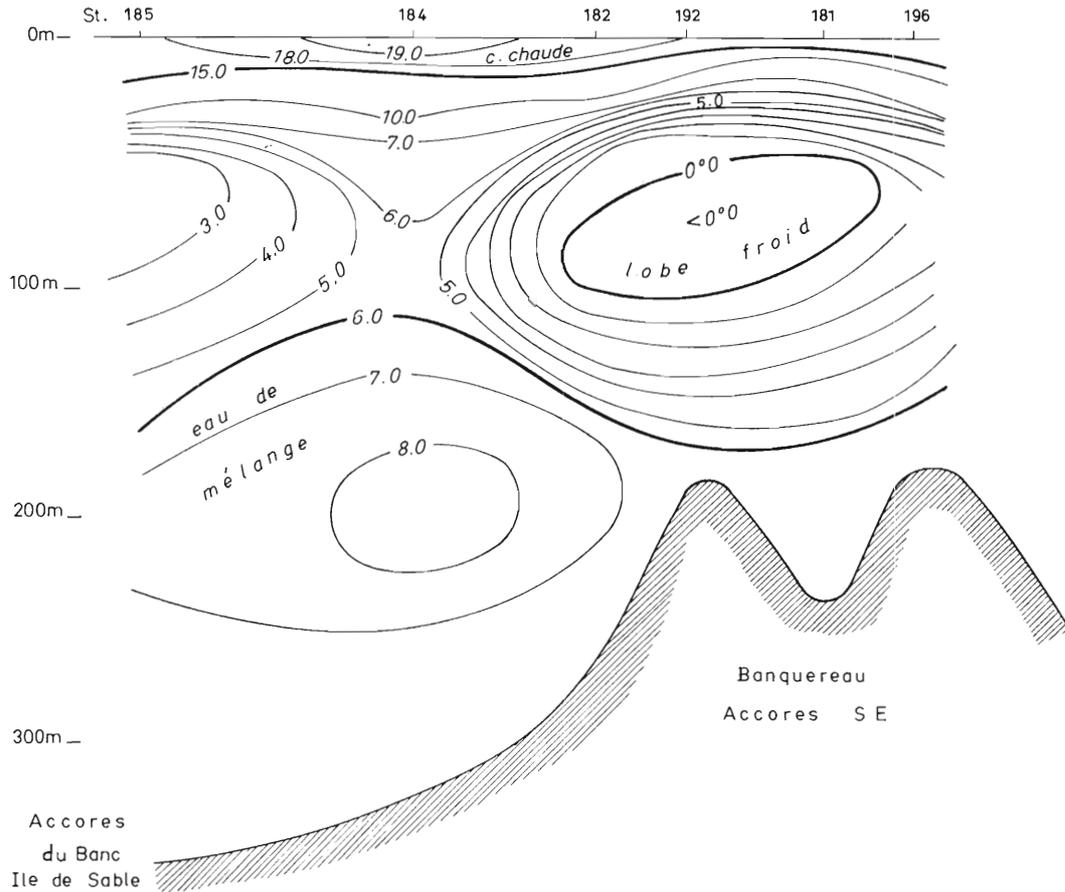


FIG. 8. — Coupe entre le Banquereau et le banc de l'Île de Sable (Nouvelle Ecosse) montrant la distribution verticale des températures (1961).

Le cas des bancs de Terre-Neuve, particulièrement frappant, est connu depuis que l'on applique à la morue les méthodes de pêche scientifique. En effet, outre le fait bien établi que la morue se situe dans les eaux de température inférieure à 7°, on a constaté qu'elle formait, de même que les éléments du plancton, de fortes concentrations dans la zone de rencontre du courant chaud, le Gulf-Stream, en provenance des côtes d'Amérique, et du courant froid du Labrador s'écoulant de la Mer de Baffin vers le secteur de Terre-Neuve, où il s'enfonce sous le premier, à cause de la densité supérieure de ses eaux à basses températures.

La situation ainsi présentée est schématisée à l'extrême. En effet, à l'action du courant chaud de surface s'ajoute celle du réchauffement solaire en été. De plus, à partir de 200 m mais plus souvent de 400 m de profondeur, existent des eaux de mélange, de température intermédiaire. C'est ce que traduisent les figures 8 et 9. On y voit une couche superficielle chaude, dépassant 14° en

1962, atteignant 19° en 1961; un lobe froid (0-2°) de la subsurface à 200 m environ, puis une eau de mélange moins froide (5-8°). Il se trouve ainsi une thermocline supérieure et une inférieure qui délimitent d'intéressants secteurs de pêche (morue, sébaste, argentine, etc.). La zone la plus favorable et surtout la plus constamment riche paraît être sous la thermocline inférieure, zone recherchée par les chalutiers, notamment au SE du Groënland et sur la côte du Labrador (ALLAIN, 1964). Quelques pêches planctoniques dans ces zones ou à leurs abords permettent d'évaluer la richesse en plancton et, par là, la richesse en poisson.

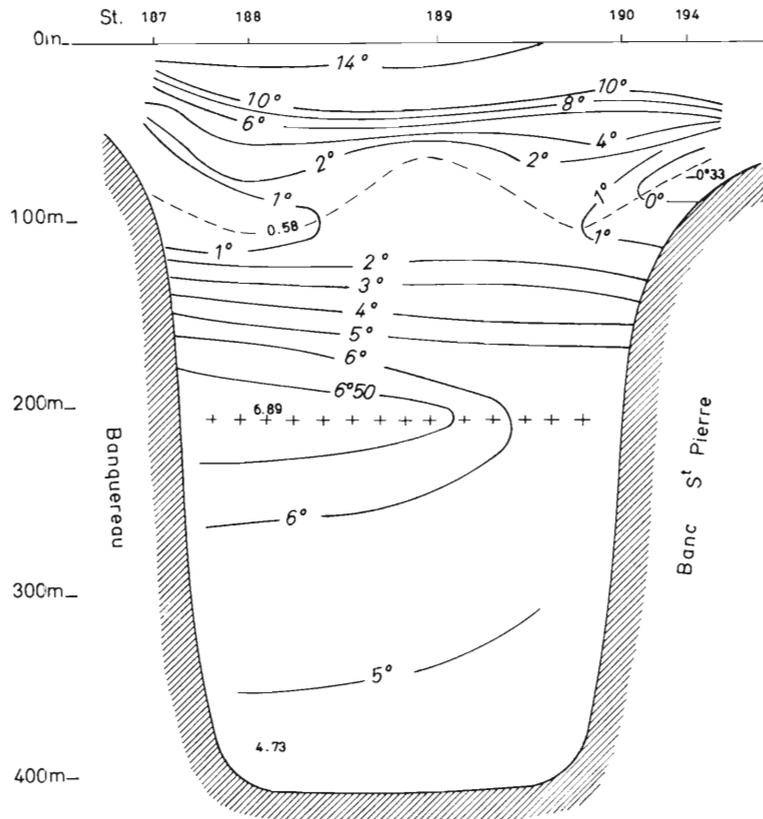


FIG. 9. — Coupe entre le banc Saint-Pierre et le Banquereau, à travers le chenal laurentien, montrant la distribution verticale des températures (1962). Emprunté à ALLAIN, 1965.

La recherche des zones de contact a donc une importance capitale pour situer les concentrations de la faune marine (formes pélagiques ou démersales). Le bathyscaphe peut, à ce propos, amener à des constatations de valeur. J.M. PÉRÈS (1958), au cours de deux plongées au large du Japon à 1 000 et 1 650 m dans une zone où se rencontrent le flux chaud du Kouroushio et le courant froid de l'Oyashio, et où le changement de température est particulièrement brutal, à la séparation des deux masses d'eaux, a remarqué que l'abondance du plancton était extrême et la « pluie organique » sur le fond d'une densité extraordinaire, entretenant un benthos très fourni, à base d'Actinies, Octocoralliaires, Echinodermes et Poissons.

On voit plusieurs raisons au fait que les zones de contact sont favorables au rassemblement de diverses espèces marines : d'une part, elles représentent les frontières d'habitats différents; d'autre part, elles sont le siège de remous et de mouvements tourbillonnaires où le poisson se maintiendrait sans effort; enfin, le plancton, nourriture de base, s'y trouve transporté par le déplacement des masses d'eau et constitue un centre d'attraction pour nombre d'animaux marins (ALLAIN, 1964).

d) Zones de convergence.

Elles sont également propices aux concentrations de faune. Lorsque deux courants convergent, leur vitesse augmente et les eaux qu'ils entraînent s'accumulent sur une aire restreinte et plongent. C'est ainsi que, sur les fronts polaires arctique et antarctique, les convergences alimentent une partie des grands fonds océaniques. Les eaux plongent aussi sur les convergences subtropicales nord et sud et au niveau de la convergence du contre-courant équatorial.

Les éléments flottants, ne pouvant réagir contre les courants, dérivent nécessairement vers le point de jonction des eaux; il en est ainsi du plancton qui s'y concentre et y attire secondairement les poissons. C'est pourquoi les méthodes de pêche scientifique prévoient l'évaluation des quantités de plancton dans les zones de convergence par rapport aux secteurs environnants et d'après la nature des eaux qui plongent (HELA et LAEVASTU, 1961).

Les pêcheurs japonais, par exemple, recherchent spécialement les thons sur les zones de convergence, notamment le long et au large des côtes du Japon où la rencontre du Kuroshio et de l'Oyashio déterminent des secteurs de pêche intensive.

Un phénomène de convergence local très caractéristique a été observé en 1962 par les biologistes de la « Thalassa » aux accores nord du banc Georges où d'immenses concentrations d'Euphausiacés et autres planctontes réunies par le jeu d'un mouvement tourbillonnaire résultant de plusieurs courants intéressant le golfe du Maine, avaient provoqué un rassemblement exceptionnel de harengs et cétaqués, les poissons formant une masse compacte de la surface au fond, les mammifères évoluant dans une aire nettement délimitée (ALLAIN, 1964).

L'intérêt pour la pêche de la reconnaissance de l'ensemble de ces zones particulières sur le plan hydrologique ressort de la répartition des zones de productivité océaniques que l'on voit coïncider avec les zones d'upwelling relativement littorales et bon nombre de zones de divergence et de convergence au large (HELA et LAEVASTU, 1961; ALLAIN, 1964).

Ainsi, d'après les travaux mondiaux et surtout japonais, les thons ne fréquentent pratiquement que les zones de divergence et de convergence où ils trouvent une nourriture abondante, le germon stationnant de préférence sur les convergences. Quant aux baleines, elles aussi tributaires des concentrations planctoniques, d'après les cartes de WALFORD (1958), elles fréquentent surtout les grandes convergences subtropicale et antarctique, et aussi les zones d'upwelling.

e) Concentrations locales.

En dehors de ces vastes régions où le plancton abonde, que nous venons d'énumérer, on observe des zones de concentration d'étendue plus réduite. C'est assez souvent le cas près des embouchures des fleuves ou des rivières.

Nous prendrons deux exemples méditerranéens : le golfe de Fos et l'embouchure du Var. Dans le premier, en raison de la force de Coriolis, les eaux diluées du Rhône s'écoulent en direction du sud-ouest, glissant sur les eaux salées plus denses. Latéralement, on peut observer une zone de contact très visible à l'œil nu; le plancton se trouve concentré à la limite des deux formations. On remarque la présence de sardines le long de la ligne de contact des eaux, celle des sprats et des jeunes anchois à l'intérieur de celle-ci, celle des maquereaux à l'extérieur. Il en est de même pour les eaux du Var dans la baie des Anges au printemps : « poutine », c'est-à-dire larves de sardines près de la surface, sardines adultes et chinchards dans les eaux de contact.

Comme l'a mentionné GUILCHER (1965), des observations analogues sur la concentration d'organismes planctoniques dans les zones de discontinuité entre deux masses d'eaux ont été faites localement en Mer du Nord, par JOSEPH, de l'Institut allemand d'Hydrographie.

4. - Conséquences des variations saisonnières du plancton sur les possibilités de captures de poissons.

Il est facile de montrer comment les variations quantitatives et qualitatives du plancton influent sur le mode d'alimentation des poissons planctonophages et sur leur comportement, de manière parfois très importante. L'exemple des athérines est suggestif : pendant la saison chaude elles ont

un comportement pélagique et se nourrissent de plancton; en hiver, faute d'aliments près de la surface, elles se rapprochent du fond et ingèrent des éléments nectoniques ou même benthiques. D'une façon générale, les espèces planctonophages se rencontreront à l'époque et au lieu où le plancton qui leur sert de nourriture aura une densité maximale. Un tel comportement aura bien évidemment pour conséquence de faciliter, ou au contraire de diminuer, les possibilités de capture de ces poissons selon le lieu, la profondeur, le moment de la concentration du plancton. C'est ainsi que KOMAROVSKY (1959) a remarqué une étroite corrélation entre les concentrations de *Sardinella aurita* au début de l'été 1958 au large des côtes sud d'Israël et la poussée de plancton enregistrée dans la même région, à la même époque. Cependant, les chiffres donnés par le même auteur dans une étude postérieure portant sur l'ensemble des années 1955-1960, révèlent que si ces relations existent d'une manière générale, elles ne sont pas toujours exactement vérifiées (KIMOR (KOMAROVSKY), 1965). Précisons, en effet, que la nourriture n'est pas le seul facteur commandant la dispersion des poissons ou leur concentration en une zone donnée. Il en est en réalité au moins trois principaux qui peuvent, selon l'époque de l'année, soit se conjuguer, soit s'opposer. Ce sont :

- 1) la présence d'aliments (plancton) en quantité suffisante;
- 2) les conditions de milieu (température, salinité, etc.);
- 3) l'état physiologique (période de ponte, période de repos sexuel).

C'est en analysant l'influence de chacun de ces facteurs aux différentes époques de l'année que l'on peut juger objectivement des conséquences des variations saisonnières dans la composition du plancton (qualitativement et surtout quantitativement) sur la présence des poissons.

Prenons pour exemple le cas des sardines du golfe du Lion étudié par LEE (1961) et examinons-le sous ce triple aspect. Pendant l'hiver ces poissons sont groupés près du fond, au large, entre 60 et 120 m de profondeur; c'est la période de ponte. A cette saison et à cette profondeur la température est presque uniforme (13° environ); le plancton, relativement peu abondant, se trouve cependant en quantité suffisante pour assurer une alimentation moyenne ou faible, mais régulière. Les sardines trouvent donc dans cette zone :

- a) une nourriture suffisante;
- b) une température assez basse mais néanmoins généralement plus élevée qu'aux niveaux supérieurs;
- c) des conditions favorables à la ponte (nature du fond, etc.).

Elles sont difficilement accessibles aux filets tournants sauf à chaque extrémité du golfe (région de Marseille, Roussillon) où le plateau continental est étroit et les aires de ponte relativement proches de la côte.

Au printemps la ponte est terminée. Le plancton est très abondant surtout près du littoral où les *Calanus* sont particulièrement nombreux. Les sardines qui se nourrissent alors intensément gagnent les eaux relativement peu profondes (20 à 40 m) à température moyenne (15 à 19°). C'est une époque de forte pêche.

En été, période de repos sexuel, l'alimentation est moins active; le plancton est d'ailleurs moins abondant mais très riche en larves de crustacés, élément nutritif important pour la sardine. Si parfois la température reste favorable dans la zone côtière, il arrive assez fréquemment qu'elle s'élève au-dessus de 19-20°; alors, le facteur température dominant le facteur nutrition, les poissons plongent ou effectuent des déplacements pour retrouver des eaux souvent plus pauvres mais plus fraîches. Les captures sont généralement irrégulières.

Au début de l'automne le refroidissement des eaux entraîne un regroupement des sardines et l'alimentation est de nouveau active; le plancton est d'ailleurs abondant. Les apports sont bons, parfois même très importants. Mais les conditions favorables à la pêche durent peu, au moins en Languedoc et en Roussillon. Au cours du mois de novembre, les poissons quittent la zone côtière pour rejoindre les aires de ponte. Dans ce cas le facteur reproduction domine les autres.

Dans le même ordre d'idées, décrivant les relations qui existent entre la répartition du plancton et celle des poissons planctonophages dans le lac Baïkal, KOJOV (1954) donne, à ce sujet, de très intéressantes précisions. En hiver, les corégones (*Coregonus autumnalis migratorius* GEORGI) et les *Cottocomephorus* (poissons cottidés) se tiennent au large et près du fond, entre 150 et 300 m. Alors que la surface du lac est gelée, ils bénéficient à ce niveau et à cette époque d'une température

uniforme et relativement élevée (3°6) ainsi que d'une nourriture zooplanctonique suffisante pour une alimentation faible en cette période d'hivernage.

En février-mars le phytoplancton se développe très rapidement dans les couches supérieures, surtout près des côtes. A cette poussée correspond, en avril-mai, une grande prolifération de copépodes phytoplanctonophages. *Cottocomephorus*, corégones jeunes, puis corégones adultes gagnent peu à peu la zone côtière tout en se tenant près du fond où la température est la plus élevée et la nourriture assez abondante; ils se trouvent ainsi répartis sur l'ensemble de la pente entre 200 et 50 m.

En juin-juillet le plancton est riche à tous les niveaux mais la température de surface n'est que de 4° au large tandis qu'elle atteint 9° à la côte. Pour cette raison, les poissons sont groupés dans les eaux peu profondes : les *Cottocomephorus* sur le littoral, près des rochers où ils pondent, les corégones un peu au large, surtout les adultes. C'est une période de pêche très active.

En été les crustacés planctoniques sont extrêmement abondants, jusqu'à une cinquantaine de mètres de profondeur, dans l'ensemble du lac. La température dans la zone côtière dépasse 16°; elle n'est que de 12° au large. Les corégones fuyant les eaux trop chaudes quittent la côte, tout en se tenant dans les niveaux supérieurs, riches en nourriture; ils atteignent le milieu du lac en bancs serrés. La pêche est encore très active mais elle ne se fait plus de la même manière : les pêcheurs emploient alors les filets dérivants. Les *Cottocomephorus* effectuent une migration analogue mais de moindre amplitude.

En novembre-décembre, la température baisse rapidement en surface jusqu'à 1°; le plancton se raréfie entre 0 et 50 m mais les crustacés planctoniques sont encore nombreux entre deux eaux. Les poissons des deux espèces commencent à plonger tout en continuant à se nourrir. Ils gagnent peu à peu leur lieu d'hivernage.

5. - Migrations de nutrition.

Ces remarques amènent tout naturellement à parler plus spécialement des migrations de nutrition à longues distances. Elles s'effectuent habituellement du lieu de ponte vers les zones où la nourriture abonde. Ce sont le plus souvent des migrations de dispersion, les « aires » d'alimentation étant beaucoup plus étendues que les zones de ponte. Il faut d'abord préciser qu'elles ne concernent pas seulement les adultes mais également les larves ou post-larves.

a) Migrations des larves et des post-larves.

Ces « migrations », si toutefois on peut les nommer ainsi, sont « passives » chez les larves. Celles-ci sont transportées, grâce aux courants, vers les lieux où elles se nourriront. NIKOLSKY (1963) cite à ce propos les larves de rougets en Mer Noire qui sont entraînées au large par les courants, y effectuent un stage d'alimentation active avant de regagner les fonds côtiers. Il en est de même pour les larves de hareng et de morue qui, nées sur les côtes de Norvège, sont transportées vers la Mer de Barentz où elles s'alimentent avant de se livrer à de nouvelles migrations. En Méditerranée, les post-larves de sardines gagnent la côte, par leurs propres moyens, lorsqu'elles ont atteint une taille suffisante; elles y trouvent une alimentation riche et à leur convenance (phytoplancton).

b) Migrations des adultes.

Les migrations de nutrition affectent un grand nombre d'espèces, poissons marins pélagiques, poissons d'eau douce. NIKOLSKY (1963) indique par exemple que le hareng des côtes de Norvège effectue après la ponte un long périple océanique qui l'amène dans les régions où le plancton est le plus riche. Il y séjourne pour s'y nourrir puis retourne vers les zones de ponte. Ce périple est plus ou moins long selon que le hareng est né dans l'une ou l'autre des deux principales aires de ponte. La première, la plus étendue, se situe entre Stavanger et le nord de Bergen. Les harengs qui y ont pondu gagnent le large en direction du nord, jusqu'au 70° parallèle. Ils se déplacent ensuite vers l'ouest puis le sud-ouest et rejoignent leurs côtes d'origine. Les poissons provenant de la deuxième zone de reproduction, située au large d'Aalesund, longent les côtes de Norvège jusqu'au cap Nord puis se dirigent vers le nord-ouest, entre le Spitzberg et le Groënland, région extrême-

ment riche en plancton. Une nouvelle course, vers le sud cette fois, les ramène vers leur lieu de départ (fig. 10).

Pour les sardines du golfe du Lion, les déplacements sont trop limités pour qu'on puisse parler de vraies migrations; on a vu qu'après la ponte, en mai-juin, elles s'orientent vers les eaux côtières. Ce déplacement affecte successivement les différentes classes d'âge : jeunes, puis adultes de taille moyenne, enfin adultes de grande taille.

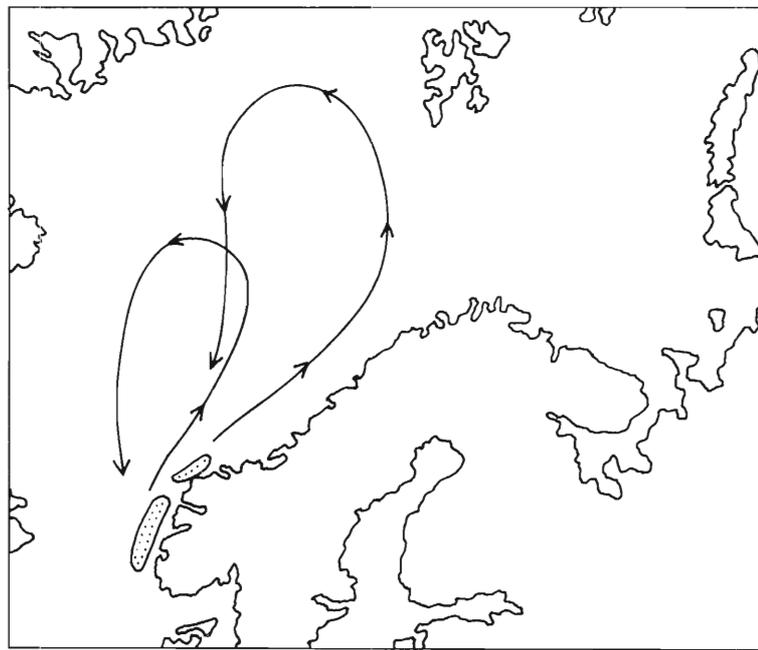


FIG. 10. — Migrations dans l'Atlantique nord des harengs adultes, nés au large des côtes sud-ouest de Norvège (d'après NIKOLSKY). Les zones en pointillés indiquent les principales aires de ponte.

c) Déplacements verticaux.

Il convient enfin de signaler que les poissons planctonophages effectuent fréquemment des mouvements verticaux à la recherche de leur nourriture. Ce ne sont pas alors des migrations mais des déplacements de faible amplitude. On a décrit, à cet égard, le comportement de la sardine. On peut également prendre comme exemple le maquereau qui monte fréquemment dans les eaux superficielles à la recherche du plancton, plus riche à ce niveau qu'en profondeur.

Ceci conduit actuellement les auteurs à rechercher l'incidence des migrations verticales du zooplancton (par exemple des Copépodes *Calanus*, Amphipodes *Themisto*, Euphausiacés *Thysanoessa*) sur les déplacements corrélatifs et la nutrition des poissons planctonophages, hareng, capelan, etc. (MANTEUFEL, 1960).

La montée en surface des essaims de *Calanus*, *Themisto* et *Thysanoessa* jusque dans la zone éclairée riche en phytoplancton est bénéfique pour ces poissons. Bien que ce soit une courte période, correspondant en gros à la saison de reproduction de ces éléments planctoniques, elle est de grande importance, notamment pour le hareng dans les mers de Norvège et du Groënland.

De même, dans la Mer de Barentz, les planctonophages se nourrissent essentiellement de jeunes *Calanus* et Euphausiacés pendant les trois ou quatre mois de leur présence en surface.

C'est pendant ce temps relativement restreint que le hareng de Mourmansk accumule assez de lipides pour assurer son entretien.

Inversement, lorsque le plancton plonge, de lui-même ou entraîné en masse par des courants, d'une part il sert de nourriture à des poissons démersaux qui ne l'utilisent pas normalement (morue, par exemple), d'autre part les espèces pélagiques rejoignent ces concentrations profondes. Ainsi le hareng, qui passe l'hiver vers 200 m, dans les couches proches du fond, anéantit pratiquement pendant ce laps de temps les stocks de *Calanus*.

On a montré aussi comment l'Euphausiacé *Thysanoessa inermis*, qui se reproduit au printemps en surface dans les zones à phytoplancton et descend ensuite en essaims denses près du fond, vers 150-200 m, attire à ces niveaux d'énormes concentrations de morues et d'églefins chaque année. Des faits du même ordre se produisent pour d'autres espèces dans la Caspienne, la Mer Noire et la Baltique. Il est donc possible de déceler une sorte d'adaptation des planctonophages au comportement des planctontes et, en tout cas, des migrations corrélatives des uns et des autres.

6. - Recherche des concentrations de Plancton et de Poissons.

a) Recherche de nouvelles zones de pêche par mesures de la productivité.

Notre propos n'est pas de rapporter les diverses méthodes d'évaluation de la productivité marine, mais seulement d'indiquer ce qui peut être fait en océanographie des pêches dans ce domaine.

Les relations qui existent entre la présence du plancton et celle des poissons ont donné l'idée d'utiliser les méthodes d'évaluation quantitative des sels nutritifs et du plancton pour la recherche de zones susceptibles d'être riches en poissons, donc productives. On peut calculer la teneur d'une eau donnée en sels nutritifs (phosphates et nitrates), mais les opérations de dosage de ces éléments sont longues et difficiles. On en est ainsi venu à l'évaluation quantitative du phytoplancton en dosant d'une manière globale la « chlorophylle » contenue dans l'eau de mer, selon la méthode dite de HARVEY (1934) (adaptation de la méthode de KREPS et VERJBINSKAYA).

Dans une étude générale dans le cadre de l'océanographie des pêches et portant sur un secteur étendu, cette technique peut donner des renseignements utiles, au moins en première approximation; mais elle manque incontestablement de précision. En effet, les végétaux contiennent non seulement des pigments effectivement assimilateurs tels que la chlorophylle *a* mais encore des pigments associés (autres chlorophylles, caroténoïdes, etc.). C'est la raison pour laquelle certains chercheurs se sont attachés non plus à évaluer d'une manière globale la chlorophylle mais à titrer séparément les différents pigments, ou bien à séparer et à titrer la chlorophylle *a*, la seule présentant de l'intérêt pour l'évaluation quantitative du phytoplancton (RICHARDS et THOMPSON, 1952).

D'autre part, certains pigments photosynthétiques peuvent se trouver, souvent plus ou moins dégradés, dans le zooplancton, soit comme contenus stomacaux, soit comme constituants de la matière vivante; la présence de ces pigments peut perturber le dosage de la chlorophylle « vivante », fonctionnelle, du phytoplancton. De plus, les techniques de séparation du phytoplancton de l'eau de mer par centrifugation ou par filtration sont loin d'être satisfaisantes et sont sources d'erreur. Aussi s'orientent-on maintenant vers des méthodes employant la lyophilisation et le froid pour le maintien du plancton dans les meilleures conditions de stabilité : congélation à -80° du matériel récolté, dessiccation et conservation sous vide, dépôt dans une enceinte froide et obscure des ampoules scellées contenant le produit préparé, jusqu'au traitement par le solvant des pigments; mais il s'agit là de techniques coûteuses et difficiles à réaliser, surtout en mer (CECCALDI et BERLAND, 1964). Il en est de même des autres méthodes de mesures de la productivité, qui mettent en jeu, non plus directement les pigments, mais soit l'oxygène libéré par la photosynthèse, soit le carbone intégré dans la matière organique élaborée par la même fonction.

De toute manière il est nécessaire, pour avoir une idée assez juste de la productivité dans une région déterminée, de multiplier les prélèvements à des niveaux constants et de filtrer des quantités importantes d'eau de mer. On comprend dès lors pourquoi l'étude de la productivité (productivité primaire notamment) s'est souvent avérée décevante lorsqu'il s'agit de préciser les possibilités de pêche dans une zone donnée.

b) Repérage par les sondeurs ultra-sonores.

Un moyen de repérage moderne et efficace des concentrations de plancton et de poissons est constitué par le sondeur ultra-sonore.

Pour analyser les possibilités de cet appareil dans le domaine qui nous occupe, il est nécessaire d'indiquer les facteurs qui conditionnent une bonne détection.

a) *Type de projecteur.* Le projecteur piezzo-électrique à quartz utilisé dans les premiers modèles de sondeur est maintenant pratiquement abandonné au bénéfice du système à magnétostriction.

b) *Ouverture du faisceau.* Il est bien évident que plus l'angle d'ouverture du faisceau d'émission est faible, plus la puissance de pénétration est grande et plus les indications concernant le fond (profondeur, nature du fond, topographie) sont précises. C'est la raison pour laquelle les sondeurs hydrographiques ont un angle d'émission réduit (2° à $2^{\circ}5$ par rapport à la verticale), qu'il est encore possible de concentrer au moyen de réflecteurs.

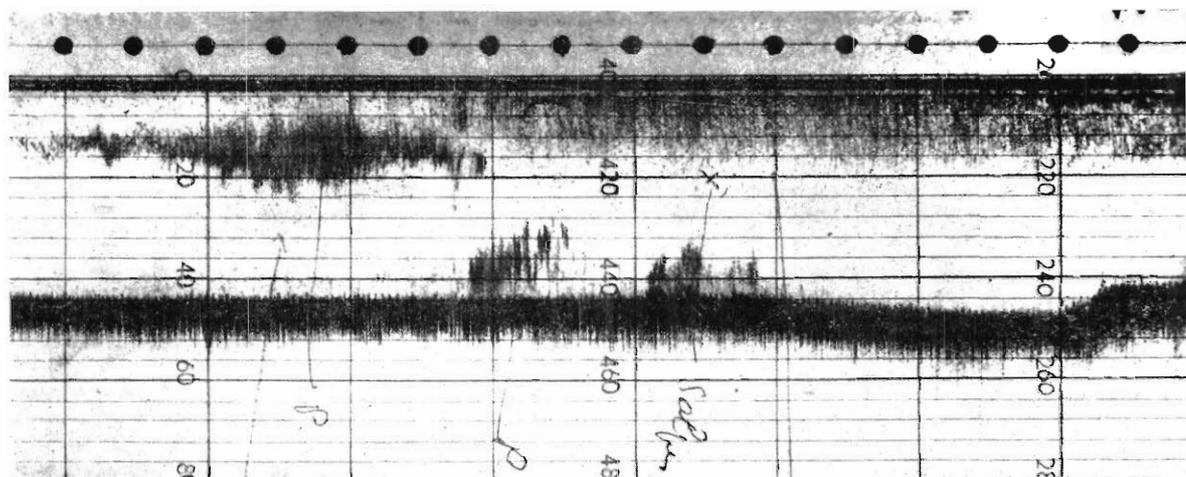


Fig. 11. — Echogramme enregistré à bord du « Jean-François » au large des côtes du Maroc en 1951 (fréquence d'émission = 30 KHz). A droite, sous la surface, noter l'écho donné par les Salpes. Reproduit de FURNESTIN et coll., 1953.

Cependant, si dans le domaine de la pêche il est important d'avoir une bonne image du fond, il est sans doute plus important encore d'étendre au maximum la surface de balayage, c'est-à-dire d'avoir un angle d'émission le plus large possible. A ce point de vue, le sondeur horizontal orientable, type Asdic, offre le maximum de possibilités; mais cet appareil est très onéreux et d'un maniement délicat. Une expérience de plusieurs années nous a montré que l'on obtient aussi d'excellents résultats avec des sondeurs verticaux dont l'angle d'ouverture est de 7° par rapport à l'axe du projecteur.

c) *Fréquence d'émission.* Plus la fréquence d'émission est grande, meilleure est la définition; autrement dit, plus les échos entre la surface et le fond sont nombreux, plus l'échogramme est détaillé. Aussi, alors que les premiers sondeurs opéraient sur des fréquences faibles (15 à 30 KHz), a-t-on observé une nette tendance à augmenter la fréquence d'émission, jusqu'à 75 et même 140 KHz. Dans ce cas, l'enregistrement du plancton est aisé et il est même parfois possible de déceler la ligne de contact entre des eaux de nature différente.

Cette possibilité d'obtenir un écho du moindre obstacle est souvent gênante dans la pratique de la pêche, surtout lorsqu'il s'agit de détection de nuit, le poisson étant alors dispersé. Dans ce cas le pêcheur a certaines difficultés à différencier les échos de poissons des autres, sans intérêt pour lui. Pour cette raison, les constructeurs reviennent à des fréquences moyennes (30 à 50 KHz) en augmentant la faculté de jouer sur le « gain » (voir en *d*). Il est à noter que même

avec de telles fréquences le plancton peut être souvent enregistré dans de bonnes conditions. Ainsi CUSHING, LEE et RICHARDSON (1956) ont pu remarquer l'existence d'une couche associée aux thermoclines. Des observations directes leur ont permis de penser qu'il s'agissait d'un ensemble constitué de phytoplancton, de zooplancton et de détritits. FURNESTIN et ses collaborateurs (1953) ont enregistré d'une manière très claire des concentrations de Salpes dans les eaux marocaines, distinctes de concentrations voisines de sardines (fig. 11). A titre de comparaison nous donnons un autre échogramme réalisé dans le golfe du Lion avec un sondeur émettant sur 75 KHz et présentant à la fois des enregistrements de plancton et de divers poissons (fig. 12).

d) Le « gain » est l'augmentation de la sensibilité à la réception. Un gain suffisant permet d'obtenir une bonne détection de poissons même sur des appareils dont la fréquence est moyenne. La plupart des fabricants de sondeurs en ont maintenant amélioré la sensibilité et on peut avoir des résultats satisfaisants avec un gain relativement faible.

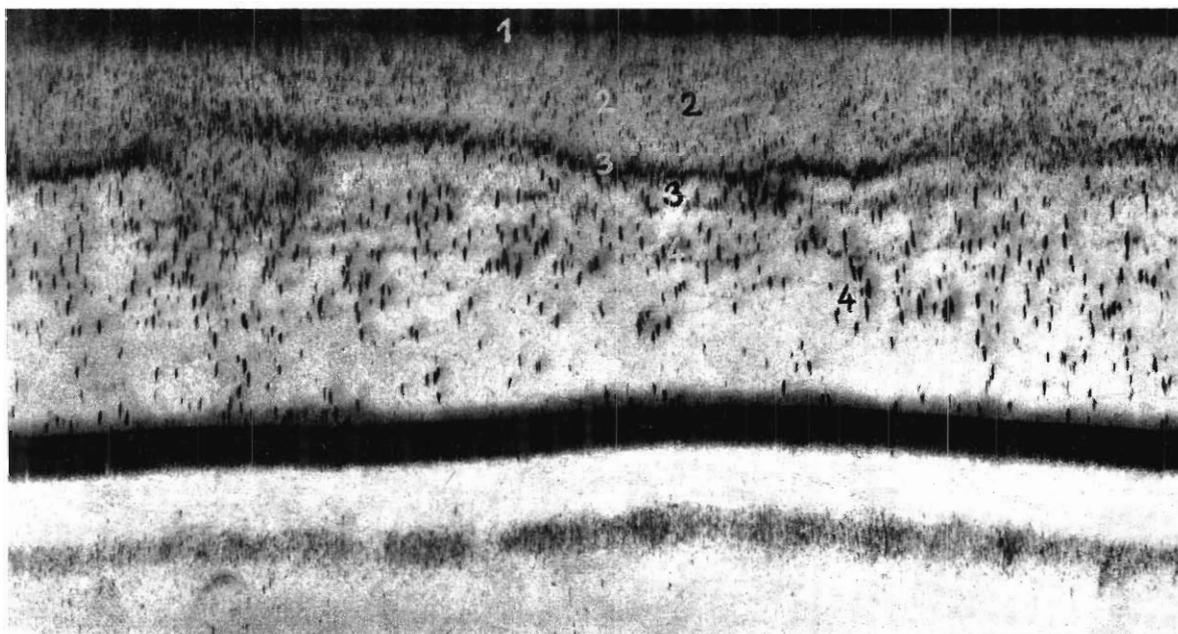


FIG. 12. — Echogramme enregistré dans le golfe du Lion en 1964 (fréquence d'émission = 75 KHz). De haut en bas : 1 plancton ; 2 larves de poissons ; 3 maquereaux ; 4 bancs de sardines.

e) La forme et la situation de l'émetteur, enfin, sont des facteurs importants. Surtout à bord des petites unités, le fonctionnement de l'appareil peut être gêné par la présence de parasites dus à la turbulence de l'eau le long de la coque, ou à la proximité du moteur. On devra donc, avant la pose, chercher avec soin le meilleur emplacement en tenant compte à la fois de la forme de la carène et de la position du moteur.

Quoi qu'il en soit, les techniques actuelles permettent à la fois de reconnaître les principales espèces de poissons pélagiques et de détecter le plancton, ce qui est d'importance primordiale dans la recherche corrélative des concentrations de l'un et des autres. Il doit être possible, en poursuivant les observations avec des appareils à haute fréquence, de déterminer la nature du plancton et d'estimer son importance quantitative. Les travaux dans ce sens sont déjà nombreux (TROUT, 1952; RICHARDSON, 1954; CUSHING et RICHARDSON, 1956; SOUTHWARD, 1962, etc.).

Signalons cependant une analyse critique des traces formées sur les échogrammes par les organismes planctoniques, due à FRASER (1961). La discussion a été reprise lors du Symposium

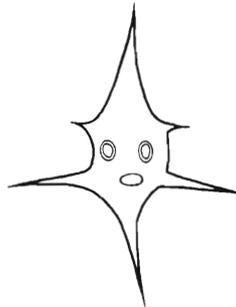
« Zooplankton-Production » (1961), à l'occasion de la communication de BODEN sur les relations du plancton avec les couches diffusantes, les avis étant partagés sur la validité du repérage des essaims de plancton par les ultra-sons (cf. BODEN, 1950 et 1962; BLACKBURN, 1956; MOORE, 1950, etc.). C'est donc là, on le voit, un domaine de passionnantes et prometteuses investigations.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLAIN (Ch.), 1964. — Les poissons et les courants. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **28** (4), p. 401-426.
- ALLEN (W. E.), 1936. — Surface plankton diatoms in the north Pacific ocean in 1934. — *Madroño*, **3**, p. 1-3.
- BEAUGÉ (L.), 1928-1929. — Rapport de mission sur le Banc de Terre-Neuve. — *Rev. Trav. Off. sci. techn. Pêches marit.*, **1** (2), p. 27-86 (campagne 1927) et **2** (1), p. 33-71 (campagne 1928).
- 1929. — Rapport de mission au Groënland et à Terre-Neuve (campagne 1929). — *Ibid.*, **2** (4), p. 369-411.
- BERNARD (F.), 1964. — Le nanoplankton en zone aphotique des mers chaudes. — *Pelagos, Bull. Inst. océanogr. Alger*, **2** (2), p. 5-32.
- 1965. — Production de Flagellés en zone aphotique méditerranéenne. — *Comm. int. Explor. sci. Médit., Rapp. et P.V.*, **18** (2), p. 341-344.
- BLACKBURN (M.), 1956. — Sonic Scattering layers of Heteropods. — *Nature*, Londres, **177**, p. 374-375.
- BODEN (B. P.), 1950. — Plankton organisms in the deep scattering layer. — *U.S.N.G.E.L.*, Rep. 186, unpubl. M. S.
- 1962. — Plankton and Sonic Scattering. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P. V.*, **153**, Symp. 1961 Zoopl. Prod., 28, p. 171-177.
- CECCALDI (H. J.), 1964. — Contribution à l'étude de dosages quantitatifs du plancton. 1^o Introduction. — *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, **35** (51), p. 9-16.
- CECCALDI (H. J.) et BERLAND (B.), 1964. — Contribution à l'étude de dosages quantitatifs du plancton. 2^o Lyophilisation ou filtration sur filtres « Millipore »; comparaison de la solubilité des pigments photosynthétiques de la diatomée *Phaeodactylum tricornerutum* (BOHLIN) par quelques solvants organiques à diverses concentrations. — *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, **35** (51), p. 17-42.
- CUSHING (D. H.), 1953. — Studies on Plankton Populations. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **19**, p. 3-22.
- CUSHING (D. H.) et RICHARDSON (I. D.), 1956. — A record of plankton on the echo-sounder. — *J. mar. biol. Ass.*, **35**, p. 231-240.
- CUSHING (D. H.), LEE (A. J.) et RICHARDSON (I. D.), 1956. — Echo traces associated with thermoclines. — *J. mar. Res.*, **15**, p. 1-13.
- DEVÈZE (L.), 1959. — Cycle biologique des eaux et écologie des populations planctoniques. — *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, **25** (15), 220 p.
- DIMOV (I.), 1965. — Certain quantitative correlations between the zooplankton and sprat (*Sprattus sprattus sulinus* ANT.) in the Black Sea, off the Bulgarian coast. — *Proc. Res. Inst. Fish. Oceanogr.*, Varna, **6**, p. 49-62, 7 fig.
- EKMANN (S.), 1953. — Zoogeography of the sea. — Londres, Sidgwick and Jackson Ltd, 401 p.
- FRASER (J. H.), 1961. — The oceanic and bathypelagic plankton of the north-east Atlantic. — *Mar. Res.*, **4**, p. 1-48, 2 fig.
- 1962. — Nature adrift. The story of marine plankton. — Londres, G. T. Foulis a. Co. Ltd, 178 p., 38 fig.
- FURNESTIN (J.), 1950. — Les pêches maritimes et les industries du poisson au Maroc. — *Congrès des pêches et des pêcheries de l'Union française d'Outre-mer* (1950), *Inst. colonial*, Marseille, p. 90-103, fig.
- 1952 a. — L'application de l'océanographie à la pêche maritime au Maroc. — *Bull. écon. soc. Maroc*, **15**, n^o 55, 11 p., 5 fig.
- 1952 b. — Biologie des Clupeidés méditerranéens. — *Vie et Milieu*, suppl. 2, p. 96-117.
- FURNESTIN (J.), COUPÉ (R.), GAIL (R.), MAURIN (Cl.) et ROSSIGNOL (M.), 1953. — Ultra-sons et pêche à la sardine au Maroc. Les essais du bateau-pilote-de-pêche « Jean-François ». — *Bull. Inst. Pêches marit. Maroc*, **1**, p. 1-63.
- FURNESTIN (M.-L.), 1957. — Chætonathes et zooplankton du secteur atlantique marocain. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **21** (1 et 2), 356 p., 103 fig., 51 photos.
- GUILCHER (A.), 1965. — Précis d'hydrologie marine et continentale. — Paris, Masson et Cie, 389 p.
- HARDY (Sir A.), 1956. — The open sea. Its natural history. Part I. The world of plankton. — Londres, Collins, 335 p.
- HARVEY (H. W.), 1934. — Measurement of phytoplankton population. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **19**, p. 761-773, 9 fig.

- HELA (I.), 1966. — Utilization of physical oceanography in the service of fisheries. — *Ann. Acad. Sci. Fenn.*, Y.B.
- HELA (I.) et LAEVASTU (T.), 1961. — Fisheries hydrography. — *Fishing News* (Bocks) Ltd London, 137 p.
- HENTSCHEL (E.), 1928. — Die Grundzüge der Planktonverteilung im Südatlantischen Ozean. — *Internat. Rev. d. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, **21**, p. 1-6.
- HENTSCHEL (E.) et WATTENBERG (H.), 1930. — Plankton und Phosphat in der Oberflächenschicht des Südatlantischen Ozeans. — *Ann. d. Hydrogr. u. Mar. Meteor.*, **58**, p. 273-277.
- JESPERSEN (P.), 1940. — Investigations on the quantity and distribution of zooplankton in Icelandic waters. — *Medd. Komm. Hav., ser. Plankton*, **3** (5), 77 p., 58 fig.
- KESTEVEN (G. L.) et LAEVASTU (T.), 1957. — The oceanographical conditions for life and abundance of phytoplankton considered with respect to fisheries. — *F.A.O.*, 57/8/5526.
- KIMBALL (J.F.), EUGÈNE (J.R.) et CORCORAN (F.), 1963. — Chlorophyll-containing microorganisms in the aphotic zone of the oceans. — *Bull. mar. Sci. Gulf. Caribb.*, **13** (4), p. 574-577.
- KIMOR (KOMAROVSKY) (B.), 1965 a. — Fluctuations in the abundance and composition of the plankton communities off the Mediterranean coast of Israël in relation to the *Sardinella aurita* fishery during the years 1955-1960. — *F.A.O., Cons. gén. Pêches Médit.*, 8^e sess., Rome mai 1965, DT 64, 14 p.
- KIMOR (B.), 1965 b. — Phytoplankton organisms recorded in the aphotic zone in a depression east of Rhodes island in the Mediterranean Sea. — *Cons. int. Explor. Mer*, Rome (oct. 1965).
- KOJOV (M.M.), 1954. — Distribution verticale du plancton et des poissons planctonophages du lac Baïkal. En russe : Verticalnoië rapredelenië planctona i planctoiadneikh reib ozera Baïkala. — *Voprossei ikhtiologhii*, **2**, p. 7-20.
- KOMAROVSKY (B.), 1959. — A study of the food *Sardinella aurita* V. off the Mediterranean coast of Israël during a peak season (may-june 1958). — *F.A.O., Cons. gén. Pêches Médit.*, **5**, DT 42, p. 311-319.
- KROGH (A.), 1934. — Conditions of life in the ocean. — *Ecological Monographs*, **4**, p. 421-429.
- LAEVASTU (T.), 1957. — Zooplankton considered in relation to phytoplankton and this as a factor affecting basic production and fisheries. — *F.A.O.*, 57/7/4471.
- LEE (J. Y.), 1961. — La sardine du golfe du Lion (*Sardina pilchardus sardina* REGAN). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **25** (4), p. 417-511.
- LOHMANN (H.), 1908. — Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. — *Konun. z. Wissensch. Untersch. d. Deutschen Meere in Kiel und d. Biologischen Anstalt auf Helgoland Wissensch. Meeresuntersuch.*, N.F., Abt. Kiel, **10**, p. 131-370.
- MANTEUFEL (B. P.), 1960. — Vertical migrations of sea zooplankton and feeding of plankton-eating fish. — *Cons. int. Explor. Mer*, n° 173, Com. plancton.
- MAURIN (C.), 1965. — Situation de la pêche à la sardine dans la région marseillaise. — *Science et Pêche, Bull. Inform. Document Inst. Pêches marit.*, n° 143, p. 1-4.
- MOORE (H.B.), 1950. — The relation between the scattering layer and the Euphausiacea. — *Biol. Bull. Woods Hole*, **99** (2), p. 181-212.
- NAKAI (Z.), 1960. — Changes in the population and catch of the far east sardine area. — *F.A.O., Proc. World sci. Meeting Biol. sardines*, **3** (5), p. 807-853.
- NATHANSON (A.), 1906. — Über die Bedeutung vertikaler Wasserbewegungen für die Produktion des Planktons im Meer. — *Kgl. Sächs. Beseelsch. der Wissensch., Abhandl. d. Math.-Phys. Klasse*, **29** (5).
- NEL (E.), 1965. — Diatoms in the aphotic zone of the south-west Indian Ocean (in KIMOR, *Cons. int. Explor. Mer*, Rome 1965).
- NIKOLSKY (G. V.), 1963. — The ecology of fishes. — Londres et New York, Academic Press, 352 p.
- PERES (J.M.), 1958. — Le bathyscaphe français. — *Rev. gen. Sci. pures et appl., Bull. A.F.A.S.*, **65** (9-10), p. 273-276.
- RALLIER DU BATY (R.), 1926. — La pêche sur les bancs de Terre-Neuve et autour des îles Saint-Pierre et Miquelon. — *Mém. Off. sci. techn. Pêches marit.*, n° 5, 132 p.
- RICHARDS (F. A.) et THOMPSON (T. G.), 1952. — The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. — *J. mar. Res.*, **11** (2), p. 156-172.
- RICHARDSON (I. D.), CUSHING (D. H.), HARDEN-JONES (F. R.), BEVERTON (R. H. J.) et BLACKER (R. W.), 1959. — Echo-sounding experiments in the Barents sea. — *Fish. Invest.*, Londres, ser. 2, **22** (9), 57 p.
- RUUD (B.), 1926. — Quantitative investigations of plankton at Lofoten, march-april 1922-24. — *Rep. Norv. Fish. Mar. Invest.*, **3** (7), 29 p., 5 fig.
- SAVAGE (R. E.) et HARDY (A. C.), 1934. — Phytoplankton and the herring. Part. I. — *Fish. Invest.* Londres, **14** (2).
- SAVAGE (R. E.) et WIMPENNY (R. S.), 1936. — Phytoplankton and the herring. Part. II. — *Fish Invest.*, Londres, **15** (1).
- SHIOHAMA (T.), MYOJIN (M.) et SAKAMOTO (H.), 1965. — The catch statistic data for Japanese Tuna long-line fishery in the Atlantic ocean and some simple considerations on it. — *Nankai regional fish. Lab. Sanbashidori*, Kochi, Japan, 21, p. 1-131.
- SOUTHWARD (A.J.), 1962. — The distribution of some plankton animals in the english Channel and approaches. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **42**, p. 275-375.
- SVERDRUP (H.U.), JOHNSON (M.W.) et FLEMING (R.H.), 1942. — The oceans. Their physics, chemistry and general biology. — New York, Prentice-Hall, Inc. 1 087 p.

- TROUT (G.C.) et coll., 1952. — Recent echo-sounder studies. — *Nature*, Londres, **170**, p. 71.
- VUCETIC (T.), 1961. — De l'abondance du zooplancton et de la pêche de la sardine dans la partie centrale de l'Adriatique orientale. — *Cons. gén. Pêches Médit., Proc. techn. Pap.*, 6, F.A.O. Rome, n° 34, p. 245-249, 2 fig.
- WALFORD, 1938. — Effect of currents on distribution and survival of the eggs and larvae of the haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) on George Bank. — *Bull. U.S. Bur. Fish.*, **49** (29), 73 p.
- 1958. — Living resources of the sea. Opportunities for research and expansion. — New York, Ronald press C°, 321 p., 23 fig.
- WIBORG (K.F.), 1954. — Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters of western and north-western Norway. — *Rep. Norv. Fish. Mar. Invest.* **11** (1), 246 p.
- WIMPENNY (R.S.), 1944. — Plankton production between the Yorkshire coast and the Dogger Bank 1933-39. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **26** (1).



LE PLANCTON INDICATEUR HALIEUTIQUE

par Marie-Louise FURNESTIN

1. Importance de l'étude qualitative du plancton en matière de pêche. - 2. Formes significatives de la présence de certains poissons : *a*) formes directement indicatrices; *b*) formes indirectement indicatrices. - 3. Indicateurs adverses. - 4. Extension mondiale de l'utilisation des indicateurs halieutiques. — Bibliographie.

1. - Importance de l'étude qualitative du plancton en matière de pêche.

Dans le chapitre précédent on a vu que les données concernant l'abondance globale du plancton peuvent être précieuses en matière de pêche. Pourtant il est des cas où cette notion d'abondance peut être insuffisante et même occasionner certaines erreurs. En effet, aux relations quantitatives entre plancton et poissons, s'ajoutent des rapports d'ordre qualitatif : la composition du plancton entre elle-même en ligne de compte, notamment par l'intermédiaire des indicateurs halieutiques (de « halieutikos », qui a rapport à la pêche).

On entend par-là des formes particulièrement significatives de la présence de certains poissons, soit qu'elles constituent leur aliment de choix, soit qu'elles aient les mêmes exigences biologiques et se trouvent donc dans les mêmes eaux.

Zooplancton et phytoplancton ont donné lieu à de très nombreuses observations de ce type.

2. - Formes significatives de la présence de certains poissons.

a) Formes directement indicatrices.

Nous n'envisagerons pas ici les indications données par la présence dans le plancton des œufs et larves de poissons, éléments qui signalent la proximité des reproducteurs et dont la plus ou moins grande abondance renseigne aussi sur l'importance des bancs que constituent ces derniers. Un chapitre spécial (III) sera consacré à cet aspect de la question.

En revanche, nous allons voir quelles formes zooplanctoniques et phytoplanctoniques l'on met en relation avec différents poissons.

Le maquereau serait en liaison avec le Chætognathe *Sagitta serratodentata*, caractéristique des eaux de type atlantique. On peut consulter à son sujet les travaux de BULLEN (1908) qui a pratiqué le repérage comparé de ce poisson et du plancton dans tous les types d'eau autour des Iles Britanniques; également, ceux de CORBIN (1947).

La sardine a été mise en relation dans la Manche et la Mer celtique avec des Chætognathes et des Cœlentérés (*Muggiaea atlantica* et *M. kochi*), par CORBIN (1947, 1951). En Méditerranée, on effectue d'excellentes captures dans les eaux riches en Copépodes *Calanus* (*C. minor* et *C. helgolandicus*) surtout au moment du maximum d'abondance de ces Crustacés, c'est-à-dire d'avril à juin (MAURIN).

Dans l'Atlantique nord, les larves du gadidé de profondeur *Gadus poutassou* sont souvent associées à des Salpes (*Salpa fusiformis*) et leur dispersion finale se calque à peu près sur celle de ces organismes (FRASER, 1958).

Le saumon a été observé sur les côtes de Northumberland (embouchure de la Tyne) simultanément avec le Chætonathe *Sagitta setosa* (BURTON et MEEK, 1932).

Le requin pèlerin, au moins dans les parages de l'Angleterre, semble fréquenter les eaux riches en Copépodes Calanidés.

La sardinelle (*Sardinella aurita*) est très abondante sur la côte du Ghana lorsque la température de surface est inférieure à 25° et se rapproche de l'optimum qui caractérise le Copépode *Calanoides carinatus* qui constitue sa nourriture préférentielle. Le Copépode, normalement réfugié en profondeur dans les eaux plus froides, rejoint en masse la surface lorsque la baisse de température le lui permet et c'est l'origine de fortes concentrations corrélatives de sardinelles (BAINBRIDGE, 1960).

Dans le courant de Benguela, la distribution des œufs et larves du « pilchard sud-africain » (*Sardinops ocellata*), le poisson pélagique le plus important de la région, coïncide avec celle de quantités considérables d'un Cumacé à phase pélagique (*Iphincé fagei*), nourriture de base des reproducteurs. Des œufs et jeunes stades de divers autres poissons : anchois, stockfish (*Merluccius capensis*) correspondent aussi à ces concentrations de Cumacés (HART et CURRIE, 1960). Par ailleurs *Sardinops ocellata*, dans ses stades juvéniles, forme des concentrations importantes en liaison avec divers éléments du phytoplancton, sa principale nourriture (DE JÄGER, 1954). Il en est de même de la « sardine indienne » (*Sardinella longiceps*) avec la Diatomée *Fragilaria oceanica* (NAIR et SUBRAHMANYAN, 1955).

Pour les thons, on poursuit d'actives recherches dans l'Atlantique et en Méditerranée; mais le problème de leur répartition se double de celui de migrations et se trouve fort complexe. Dans le nord du Pacifique, on a récemment orienté avec plus ou moins de succès les investigations concernant l'albacore (*Neothunnus albacora*) vers la distribution des Chætonathes et Ptéropodes (HIDA, 1957).

Certains mammifères marins, également planctonophages, doivent être évoqués ici. Les cétacés, par exemple, recherchent le « krill » composé d'Euphausiacés (*Meganyctiphanes norvegica* et *Euphausia pacifica* dans les régions boréales, atlantique ou pacifique, *Euphausia superba* dans l'Antarctique) dont ils consomment couramment une tonne par tête.

Les investigations menées par le « Discovery » dans l'Antarctique ont précisément montré une remarquable concordance entre les zones à krill et les rassemblements de baleines. Des observations du même ordre ont été faites en été 1962, au cours de la campagne de la « Thalassa » intéressant les bancs de la Nouvelle-Ecosse et du golfe du Maine, sur le bord septentrional du banc Georges où pullulaient localement de façon spectaculaire les Euphausiacés planctoniques, ainsi que les mammifères marins et les poissons (B. SOULIER, 1965 ; ALLAIN, 1965).

Ce ne sont cependant pas toujours des Euphausiacés qui constituent la base de l'alimentation des Cétacés : d'après HJORT et RUUD, *Baleinoptera borealis* mange presque exclusivement *Calanus finmarchicus*. Le développement important et rapide de ce Copépode sur les côtes de Norvège précède de peu l'apparition de cette baleine dans ces eaux. En 1926, année-test, la courbe d'abondance des Copépodes et celle des captures de *B. borealis* étaient voisines. Un parallélisme étroit put également être discerné de 1926 à 1928, par exemple, entre les fluctuations du cétacé et du copépode.

Mais revenons aux poissons, car c'est pour le hareng que l'on a réuni les résultats les plus nombreux (RUSSELL, 1952); la courte analyse suivante en révèle la diversité.

1) La composition du plancton renseigne sur les quantités de hareng que l'on peut espérer trouver dans un secteur.

A ce propos, et bien que cette méthode soit maintenant dépassée, on doit évoquer les recherches effectuées grâce à « l'indicateur de Hardy », engin métallique traîné comme un filet à plancton et qui recueille celui-ci sur des disques filtrants, disques de soie dont on observait la couleur après un certain temps de pêche : un disque vert étant un indice défavorable, parce que correspondant à du phytoplancton normalement peu apprécié du hareng, sauf dans ses stades jeunes; un disque rose ou bleu étant favorable car révélant la présence de Copépodes Pontellidés ou Calanidés (HARDY et coll., 1936). Les Copépodes représentent, en effet, parfois plus de 75 % du contenu stomacal des harengs (HARDY et SAVAGE).

Comparant le rendement de la pêche du hareng et l'abondance plus ou moins grande des *Calanus* dans une région, HARDY a pu établir le tableau ci-après qui trouve son illustration dans la figure 1.

Outre les Copépodes *Calanus*, *Temora*, etc., divers organismes sont tenus pour significatifs de la présence du hareng : des larves d'Euphausiacés, certains Mollusques pélagiques (Limacines) qui constituent sa nourriture, ou, dans un autre ordre d'idées, le Chætognathe *Sagitta elegans*, parce qu'il indique les zones de mélange d'eaux océaniques et côtières que fréquente ce poisson.

Eaux pauvres en <i>Calanus</i>		Eaux riches en <i>Calanus</i>	
Nb de <i>Calanus</i> capturés en 11 pêches	Nb de harengs « crans » ⁽¹⁾	Nb de <i>Calanus</i> capturés en 11 pêches	Nb de harengs
total 587	157	3 881	345 1/4
moy. 53	14 1/4	353	31 1/2

(1) 1 cran = environ 1 000 individus de taille moyenne.

En Mer du Nord, on a depuis longtemps relié la présence de harengs à celle d'un plancton riche. On a même pu établir des corrélations chiffrées entre les quantités de plancton et les prises de hareng sur les mêmes lieux (EINARSSON, 1955).

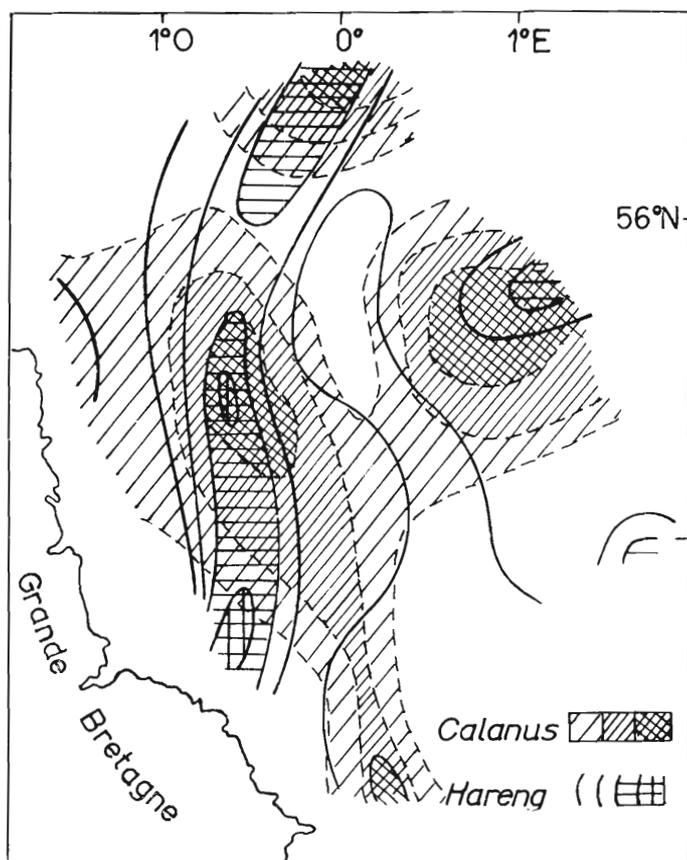


FIG. 1. — Correspondance entre les concentrations de hareng détectées au sondeur et les essaims de *Calanus* dans la partie occidentale de la Mer du Nord. Emprunté à HARDY (1962) d'après CUSHING (1953).

Chætognathe *Sagitta tasmanica* indiquait la présence des eaux atlantiques fréquentées par le maquereau, alors que *Sagitta elegans* signalait les eaux de mélange peuplées par le hareng.

Inversement, on a reconnu l'existence d'éléments défavorables au hareng, ou du moins dont l'observation coïncide avec l'absence de ce dernier. Nous les citerons plus loin en définissant le « plancton adverse ».

2) L'abondance du plancton intervient aussi dans le rendement de la pêche.

Selon WIMPENNY, la voracité du hareng avant la ponte, alors que la teneur du plancton en lipides est forte, conditionne sa reproduction car, en période de disette, sa maturité est retardée de plusieurs mois. La présence d'un plancton abondant est donc nécessaire au développement des populations harenguières.

3) La nature du plancton influe enfin sur la qualité du poisson, notamment sur la consistance de la chair et sur sa teneur en matières grasses. HART et WAILES, sur les côtes de Colombie britannique, ont ainsi montré que le pilchard était pauvre en lipides quand il se nourrit de « matière verte » (Diatomées), alors qu'il en est chargé dans le cas de « nourriture rouge » (Copépodes).

La figure 2 retrace précisément les différents maillons de la chaîne alimentaire qui conduit du microplancton au hareng larvaire et adulte.

b) Formes indirectement indicatrices.

Le plancton indicateur hydrologique (précédemment défini et étudié) peut être utilisé dans la recherche d'espèces ichthyologiques dont on connaît la prédilection pour des eaux de nature déterminée.

Nous avons dit comment, à l'entrée de la Manche ou de la Mer du Nord, le

GLOVER (1955) a pu établir un calendrier de l'extension en Mer du Nord de ces eaux de mélange à *S. elegans* accompagnée des Ptéropodes *Limacina retroversa* et *Clione limacina*, parallèlement à l'emplacement des principales zones de ponte du hareng d'août à décembre : la limite des eaux de

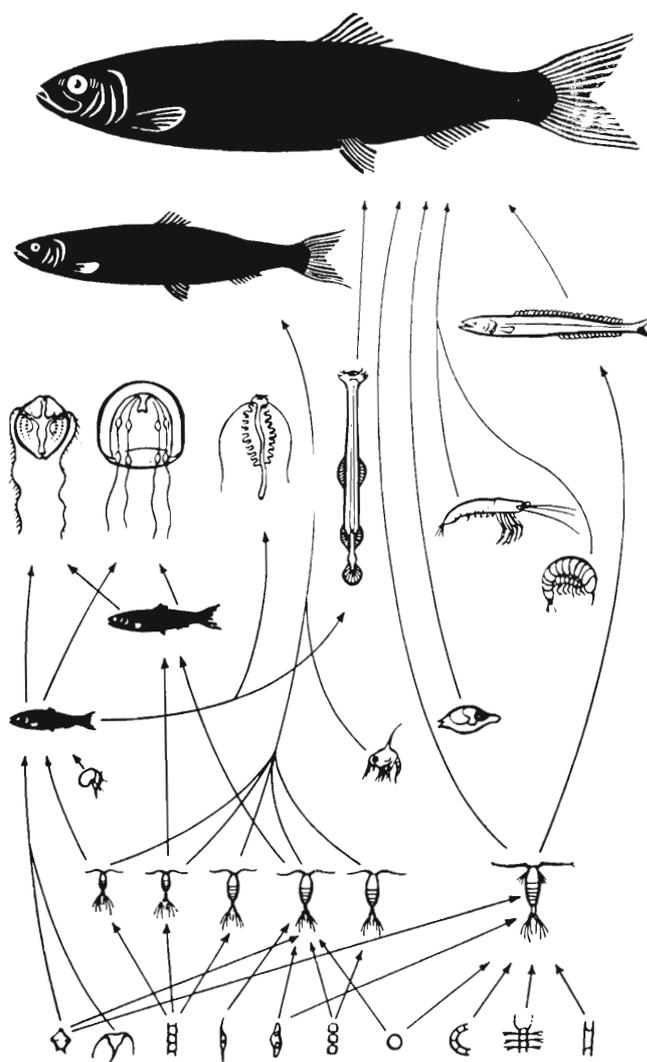


FIG. 2. — Les différents maillons de la chaîne alimentaire reliant le microplankton au hareng larvaire et adulte. Emprunté à HEDGPETH, 1957, d'après HARDY, 1924, et BUCHSBAUM, 1954.

mélange ayant progressé vers le sud d'août (période pendant laquelle elles se trouvaient à l'est de la ligne Orcades-Shetland) à décembre (mois pendant lequel elles ont atteint le sud-est de l'Angleterre), les zones de ponte se sont déplacées dans le même sens durant la même période (fig. 3).

Cet exemple montre tout l'intérêt des indicateurs planctoniques qui, permettant de suivre facilement l'avancée des eaux, variable d'une année à l'autre, permettent indirectement de localiser les concentrations de harengs en ponte.

Il faut remarquer que les eaux à *S. elegans* ne manifestent pas leurs qualités pour le seul hareng. D'après RUSSELL, pour la Manche, et FRASER (1961 a), pour la Mer du Nord, les larves de poissons (sans précision d'espèces) sont plus abondantes quand cette *Sagitta* est présente, sans doute à cause

de la richesse alimentaire des eaux de mélange qu'elle caractérise. Quant aux œufs de poissons, ils ne sont pas plus nombreux au total quand elle se trouve dans les zones prospectées, mais ceux de morue et de haddock le sont plus dans leurs derniers stades, et moins dans les premiers.

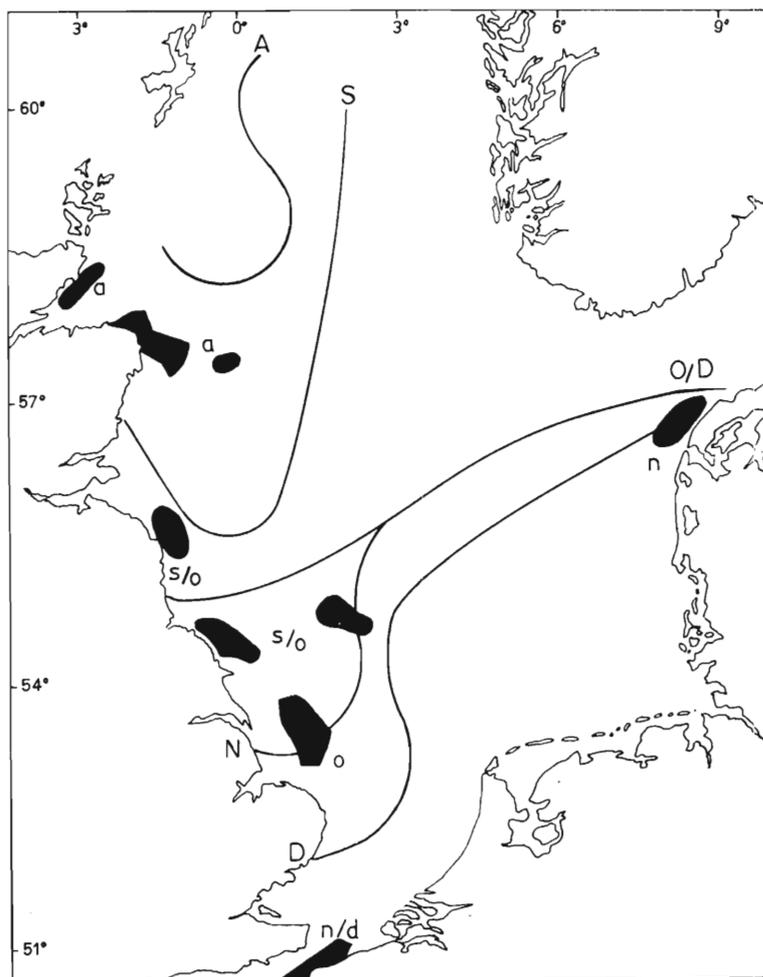


FIG. 3. — Limites, mois par mois, de la progression vers le sud, dans la Mer du Nord, des eaux atlantiques de mélange arrivées par le nord (détectées par les espèces planctoniques indicatrices) et position corrélative des principales aires de ponte du hareng. Adaptation d'après GLOVER (1955).

3. - Indicateurs adverses.

On connaît aussi des espèces qualifiées de « répulsives » ou d'indicateurs adverses dont la présence conduit à augurer l'absence de tel ou tel poisson. La notion est déjà ancienne.

C'est ainsi que PEARCEY (1885), effectuant systématiquement des récoltes de plancton et des pêches de hareng, remarqua qu'il n'y avait pas de hareng dans les eaux riches en phytoplancton, notamment en Diatomées du genre *Rhizosolenia*.

Plus tard, à partir de 1921, HARDY analysa de plus près le phénomène. Il vérifia d'abord l'absence de hareng dans les eaux où les Diatomées sont si abondantes qu'elles collent aux filets; il nota ensuite que la densité du phytoplancton passe chaque année par deux maximums, l'un en automne avec *Phaeocystis* comme forme dominante, l'autre au printemps avec la Diatomée *Chaetoceros*; ces deux périodes

sont défavorables à la pêche du hareng. Utilisant l'indicateur de HARDY déjà mentionné, il constatait que si le disque filtrant de l'engin révélait une forte densité de phytoplancton, les pêches de hareng au filet maillant étaient comprises entre 1/2 et 6 crans, tandis que si le disque ne retenait pas de phytoplancton, les captures variaient entre 15 et 45 crans (moyenne 25). Par la suite CUSHING précisa que les zones riches en phytoplancton étaient cependant fréquentées par de petits harengs, mais ceux-ci non capturés par les filets maillants.

Un autre indice négatif pour la pêche au hareng est le Chætognathe *Sagitta setosa* qui caractérise des eaux (eaux côtières diluées) où ce poisson n'apparaît pas.

On a remarqué aussi qu'il n'y a pas de bonnes prises de hareng dans l'Atlantique nord si les Méduses sont abondantes (LUCAS et HENDERSON, 1936). De même, les Salpes et Cténophores en grand nombre ont une sorte d'effet antagoniste sur les poissons pélagiques (FRASER, 1961 a). Au Maroc par exemple, l'abondance des Salpes et des Méduses est souvent un signe de l'absence de sardines. KOMAROVSKY (1959) voit dans la concurrence alimentaire l'origine probable de l'influence négative sur l'abondance de *Sardinella aurita* sur la côte méditerranéenne d'Israël, de la réunion de grandes concentrations de ces mêmes organismes.

Des auteurs anglais ont par ailleurs vérifié l'exactitude des dires des pêcheurs selon lesquels les captures de maquereaux sont faibles ou nulles dans ce qu'ils nomment les « eaux puantes » (stinking water) dont l'odeur paraît due à une forte prolifération de plancton végétal.

Ce cas de prolifération excessive du phytoplancton, qui écarte les poissons, peut aller beaucoup plus loin en déterminant la toxicité des eaux et en entraînant la mort d'une partie de la faune de poissons, crustacés et mollusques. C'est le phénomène bien connu des « eaux rouges » à Dinoflagellés, que nous évoquerons rapidement ⁽¹⁾.

Très fréquent dans les régions tropicales (baie des Baleines, côte ouest-africaine du cap Vert au banc d'Arguin), il se produit aussi en dehors d'elles, par exemple sur la côte atlantique marocaine, sur la côte portugaise et aussi en Méditerranée, mais sous une forme généralement atténuée. La couleur des eaux, qui varie du brun au rouge et à l'orange, est due à la pullulation de Dinoflagellés chargés de pigments caroténoïdes et par ailleurs producteurs de toxines très virulentes, qui déterminent de véritables hécatombes dans la zone envahie.

Les invasions de ce phytoplancton toxique se déclenchent sous l'effet d'un enrichissement passager des eaux de surface en sels nutritifs, phosphates et nitrates, venus de la profondeur sous l'action de courants ascendants et qui constituent l'aliment naturel de ces êtres unicellulaires. C'est pourquoi les manifestations d'eaux rouges sont fréquentes le long des côtes affectées par les alizés qui provoquent les remontées d'eaux profondes connues sous le nom d'upwelling.

Mais ces phénomènes représentent un cas extrême de plancton adverse dont l'étude complète déborderait le cadre de notre exposé.

4. - Extension mondiale de l'utilisation des indicateurs halieutiques.

Des relations qualitatives entre le plancton et les poissons ont été mises en évidence, nous l'avons vu, pour un grand nombre d'espèces. En effet, les investigations dans ce sens, entreprises depuis une soixantaine d'années, prennent actuellement de plus en plus d'ampleur. Commencées dans la Manche, la Mer du Nord et la partie septentrionale de l'Atlantique, régions auxquelles nous avons surtout fait allusion parce que ce sont à la fois les mieux connues sous cet aspect et les plus proches de nous, ces recherches ont gagné le reste de l'Atlantique, la Méditerranée, puis le Pacifique et l'Océan Indien. Les observations rapportées sont loin d'avoir épuisé le sujet et la bibliographie qui termine ce chapitre témoigne de l'intérêt que l'on accorde partout aux indicateurs planctoniques en matière de pêche.

Les Japonais notamment font le plus grand usage de toutes ces notions. C'est ainsi que les multiples aspects sous lesquels on peut envisager le rôle du plancton vis-à-vis de l'abondance ou du comportement des poissons ont été pour ainsi dire résumés dans une véritable classification des éléments planctoniques en regard des pêcheries, établie il y a quelques années pour l'Indo-Pacifique par un auteur japonais (NAKAI, 1954).

(1) Il existe aussi des eaux rouges d'origine bactérienne mais elles n'ont pas leur place dans cet exposé.

Les principales rubriques de cette classification présentent le plancton à la fois dans ses relations immédiates avec les poissons (comme nourriture zoo- ou phytoplanctonique) ou avec les pêcheries (par l'intermédiaire des espèces indicatrices dont l'observation coïncide avec celle des bancs) et dans ses relations à plus longue échéance avec eux, en considérant les œufs et larves planctoniques de poissons qui évolueront en adultes.

Ce classement met en jeu non seulement les facteurs favorables, mais aussi les facteurs défavorables au développement des poissons ou au succès des pêches, en particulier les indicateurs adverses dont l'apparition dans un secteur correspond à la disparition momentanée des espèces recherchées.

Mais, nous en avons eu maints exemples, les indicateurs halieutiques sont souvent inséparables des indicateurs hydrologiques et ceci montre toute l'ampleur, la complexité et la difficulté d'interprétation des rapports unissant le plancton à son milieu et aux espèces qui s'en nourrissent ou vivent dans les mêmes eaux. Ces rapports sont loin d'être connus dans leur ensemble, mais la précision de certains résultats et les succès auxquels ils ont conduit, incitent à ne pas négliger cet aspect de la pêche scientifique que représentent le repérage et l'utilisation des formes indicatrices.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLAIN (Ch.), 1965. — Hydrologie de la bordure atlantique nord-américaine, du banc Saint-Pierre au cap Cod, en été 1962 (Campagne de la « Thalassa », juillet-août 1962). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **29** (4), p. 357-381, 32 fig.
- BAINBRIDGE (V.), 1960. — Occurrence of *Calanoïdes carinatus* in the plankton of the gulf of Guinea. — *Nature*, Londres, **188**, 4754, p. 932-933, 1 fig.
- BUCHSBAUM (R.), 1954. — The life in the sea. — *Condon Lectures, Eugene, Oregon*, 101 p., fig.
- BULLEN (G.E.), 1908. — Plankton studies in relation to the western Mackerel Fisheries. — *J. mar. biol. Ass.*, **8** (3), p. 269-302.
- BURTON (M.K.) et MEEK (A.), 1932. — The Northumbrian species of *Sagitta*. — *Dove Mar. Lab., Cullercoats North. Rep.*, n.s., 21, p. 37-91.
- CLARKE (G.L.), 1934. — The role of Copepods in the economy of the sea. — *Repr. Woods Hole oceanogr. Inst., Contrib. n° 40, Proc. 5th Pacific Sci. Congr., Canada, 1933*, A5, 5, p. 2017-2021.
- CORBIN (P.G.), 1947. — The spawning of Mackerel and Pilchard in the Celtic sea with observations on the zooplankton indicator species. — *J. mar. biol. Ass.*, **27**, p. 65-132.
- 1951. — Records of Pilchard spawning in the English Channel. — *Ibid*, **29** (1950), p. 91-95, 1 fig.
- CUSHING (D.H.), 1953. — Studies on plankton population. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **18**, p. 45-60.
- 1955. — Production and a pelagic fishery. — *Fish. Invest.*, Londres, ser. 2, **18** (7), 104 p.
- EINARSSON (H.), 1955. — Nokkur or um samanorraenu sildarrann skirnir a Dana, G.O. Sars og Aegri. — *Aegri*, **48** (12), p. 179-181.
- FRASER (J.H.), 1958. — The drift of the planktonic stages of fish in the north east Atlantic and its possible significance to the stocks of commercial fish. — *Spec. Publ. int. Comm. N. W. Atlant. Fish.*, 1, p. 289-310.
- 1961 a. — The survival of larval fish in the northern North Sea according to the quality of the sea water. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **41**, p. 305-312.
- 1961 b. — The oceanic and bathypelagic plankton of the north east Atlantic and its possible significance to fisheries. — *Mar. Res.*, **4**, 48 p. cart. réf.
- FURNESTIN (M.-L.), 1963. — Les indicateurs planctoniques. — *Science et Pêche, Bull. Inform. Document. Inst. Pêches marit.*, n° 117, p. 1-8, 2 fig.
- GLOVER (R.S.), 1955. — Science and herring fishery. — *Advancement of Science*, 11, p. 426-434.
- HARDY (A.C.), 1924. — The herring in relation to its animal environment. I. The food and feeding habits of the herring with special reference to the east coast of England. — *Fish Invest.*, Londres ser. 2, **7** (3), 53 p.
- 1962. — The open sea. Its natural history. I. The world of Plankton. — Londres, Collins, 335 p., 99 fig.
- HARDY (A.C.), HENDERSON (G.T.), LUCAS (C.E.) et FRASER (J.H.), 1936. — The ecological relations between the herring and the plankton investigated with the « Plankton-indicator ». — *J. mar. biol. Ass.*, **21**, p. 147-291.
- HART (J.T.) et CURRIE (R.I.), 1960. — The Benguela current. — *Discovery Report*, **31**, p. 123-298, 96 fig.
- HEDGPETH (J.W.), 1957-1963. — Concepts of Marine ecology. In *Treatise on marine Ecology and Paleocology*, 1. Ecology. — *Geol. Soc. Amer., Mem.* 67, p. 29-52, 7 fig.
- HELA (I.) et LAEVASTU (T.), 1961. — Fisheries hydrography. — *Fishing News (Books)*, Londres, 137 p.

- HENDERSON (G.T.), 1936. — The zooplankton herring correlations in the Scottish fisheries. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **21**, p. 243-276.
- HENDERSON (G.T.), LUCAS (C.E.) et FRASER (J.H.), 1936. — The relations between catches of herring and phytoplankton collected by the « Plankton-indicator ». — *J. mar. biol. Ass.*, **21**, p. 277-291.
- HIDA (T.S.), 1957. — Chaetognaths and Pteropod as biological indicators in the North Pacific. — *Spec. sci. Rep., Fish., U.S. Fish. Wildl. Serv.*, 215, 13 p., 6 fig.
- JÄGER (B.V. DE), 1954. — The south African Pilchard (*Sardinops ocellata*). Plankton studies and around St. Helena bay 1950-51. — *Invest. Rep. Fish. mar. Biol. Survey. S. Afr.*, 17, p. 1-26.
- JESPERSEN (P.), 1944. — Investigations on the food of the herring and the macroplankton in the waters round the Faeroes. — *Medd. Komm. Hav., ser. Plankton*, **3** (27), 44 p., 14 fig.
- KOMAROVSKY, 1959. — Etude de la nourriture de *Sardinella aurita* V. de la côte méditerranéenne d'Israël en une période d'abondance (mai-juin, 1958). — *Cons. gén. Pêches Médit., Proc. Techn. Pap.* 5, F.A.O., Rome, DT n° 42, p. 311-319.
- LAEVASTU (T.), 1957. — Zooplankton considered in relation to phytoplankton and thus as a factor affecting basic production and fisheries. — *F.A.O.*, **57** (7), 4471.
- LIE (U.), 1961. — Zooplankton in relation to herring in the Norwegian sea, June 1959. — *Fisk. skr.*, **13** (1), 14 p., fig., réf.
- LUCAS (C.E.), 1936. — Zooplankton-herring correlations in the English fisheries. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **21**, p. 178-242.
- LUCAS (C.E.) et HENDERSON (G.T.), 1936. — On the association of jellyfish and other organisms with the catches of herring. — *J. mar. biol. Ass.*, **21** (1), p. 393-404.
- MARSHALL (N.B.), 1948. — Zooplankton (other than Copepoda and young fish) in the North Sea 1938-1939 (paragraphe : Plankton indicator species). — *Hull Bull. mar. Ecol.*, **2** (13), p. 173-213.
- MARUKAWA (H.), 1934. — Some notes on marine and freshwater Copepods in relations to fishery economy in Japan. — *Proc. 5 th. Pacif. Sc. Congr.*, 3, p. 1993-1995.
- MAURIN (C.), 1965. — Situation de la pêche à la sardine dans la région marseillaise. — *Science et Pêche, Bull. Inform. Document. Inst. Pêches marit.*, n° 143, p. 1-4.
- NAIR (R.V.) et SUBRAHMANYAN (R.), 1955. — The Diatom, *Fragilaria oceanica*, an indicator of abundance of the Indian oil Sardinae (*Sardinella longiceps*). — *Curr. Sci.*, **24** (2), p. 41-42.
- NAKAI (Z.), 1954. — On the methodology of marine plankton collection with a suggested classification. — *Symp. Mar. Freshwater Plankt. Ind. Pac. F.A.O./U.N.E.S.C.O.*, Bangkok, p. 71-77.
- PEARCEY (F.G.), 1885. — Investigations on the movements and food of the herring and additions to the marine fauna of the Shetland Isles. — *Proc. roy. Phys. Soc. Edinb.*, **8** (32), p. 389-415.
- RUSSELL (F.S.), 1952. — The relation of plankton research fisheries hydrography. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, 131, Meeting 1951, Fisheries hydrography, p. 28-34.
- SAVAGE (R.E.) et WIMPENNY (R.S.), 1936. — Phytoplankton and the herring. — *Fish. Invest.*, Londres, **23** (6), p. 389-409.
- SOULIER (B.), 1965. — Euphausiacés des bancs de Terre-Neuve, de Nouvelle-Ecosse et du golfe du Maine. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **29** (2), p. 173-190, 11 fig.
- TSURUTA (A.), 1963. — Distribution of plankton and its characteristics in the oceanic fishing grounds, with special references to their relation to fishery. — *J. Shimonoseki Col. Fish.*, **12** (1), p. 13-214, 68 fig., 38 tabl.



III

ŒUFS ET LARVES PLANCTONIQUES DE POISSONS

par Jean Y. LEE

Intérêt et difficulté de cette étude. - A. *Les œufs*. I. Classification des œufs en fonction de leur comportement : a) œufs pélagiques, caractères généraux, fréquence et abondance; b) œufs démersaux; c) œufs bathypélagiques. II. Morphologie des œufs pélagiques et développement : a) forme; b) structure; c) fécondation; d) développement. III. Aspect biologique des œufs récoltés : œufs vivants fécondés ou non fécondés, œufs morts, œufs parasités. IV. Caractères utilisés pour la détermination des œufs de poissons : forme, aspect extérieur, diamètre, globule d'huile, espace périvitellin, vitellus, embryon, pigments. V. Clé pour la diagnose des œufs de quelques poissons de Méditerranée. - B. *Les larves*. I. Caractères morphologiques utilisés pour la détermination des larves planctoniques : a) aspect extérieur; b) aspect intérieur. II. Identification des larves de diverses familles. III. Comportement. - C. *Le développement de quelques espèces suivi au laboratoire* : *Microchirus variegatus*, *Pegusa lascaris*, *Buglossidium luteum*, *Clupea sprattus*, *Sardina pilchardus sardina*, *Engraulis encrasicolus*, *Diplodus* sp., *Trachinus vipera*. - D. *Importance de l'étude des œufs et larves pour la pêche*. I. Eléments apportés par cette étude. II. Exemples. III. Facteurs influant sur le devenir des œufs et larves : 1) température; 2) problèmes de la dérive des œufs et larves; 3) les prédateurs d'œufs et larves; 4) la nourriture des larves; 5) les parasites des œufs. - Bibliographie.

Intérêt et difficulté de cette étude.

Si l'on excepte quelques espèces de petite taille qui peuvent être récoltées dans les pêches de plancton en mer, à de grandes profondeurs, et qui, somme toute, peuvent être considérées comme appartenant au necton, les vertébrés ne sont représentés, dans le plancton, que par les œufs et les larves de poissons.

L'étude de ces éléments a non seulement un intérêt scientifique : préciser la systématique, renseigner sur la biologie des poissons, mais aussi un grand intérêt pratique. C'est ainsi que les quantités d'œufs et de larves de poissons récoltées en un lieu déterminé pendant une période limitée, le pourcentage d'œufs fécondés vivants ou morts, celui des larves mortes, permettent d'évaluer le stock d'une espèce de poisson et d'émettre des prévisions à plus ou moins long terme sur les possibilités de pêche de cette espèce.

L'étude de ces œufs et de ces larves est certainement une des plus difficiles et une des plus délicates parmi celles des divers groupes planctoniques. La difficulté n'en est pas évidente puisque, en général, les œufs et larves de poissons ne constituent pas un élément quantitatif très important par rapport à la masse des autres représentants du plancton. Elle vient, non seulement du grand nombre d'espèces représentées, mais des ressemblances qui affectent les œufs et les larves d'espèces appartenant à des groupes parfois très différents. Si certains œufs comme ceux des macruridés, des poissons volants ou de l'anchois, ont une morphologie assez particulière pour être reconnus à première vue, ils ne constituent que des exceptions.

On montrera d'abord quels sont les détails qui, dans la morphologie des œufs et larves, conduisent à une première détermination; on décrira ensuite ces éléments pour certaines espèces parmi les plus fréquentes ou parmi celles qui présentent un intérêt particulier pour la pêche.

A. - Les œufs.

I. Classification des œufs en fonction de leur comportement.

Les œufs de poisson sont classés en trois principales catégories selon leur comportement après la ponte. Ils peuvent en effet être pélagiques, démersaux ou bathypélagiques. Ces différences de comportement sont en général dues aux écarts de densité qui existent entre l'eau de mer dans la zone de ponte et l'œuf lui-même.

a) Œufs pélagiques.

Caractères généraux. Les œufs pélagiques sont légers, transparents et généralement de petite taille. Ils se trouvent surtout dans les couches superficielles de la mer, en surface ou près de la surface. On en rencontre cependant en grande quantité jusqu'à une profondeur d'une quarantaine de mètres. Leur densité étant faible, leur distribution verticale est très influencée par les variations des conditions physiques de l'eau de mer (température, salinité, etc.). Dans la nature ces œufs peuvent se présenter sous deux formes : libres ou agglutinés.

1° *Œufs libres.* Ils se rencontrent notamment chez les clupéidés, gadidés, pleuronectidés, soléidés, scombridés, sparidés, serranidés, mullidés, triglidés. Il est possible de les classer en fonction de leur aspect morphologique et, en particulier, de les séparer en quatre catégories de la manière suivante :

- gouttelette d'huile présente, 1 goutte : sardines, daurades, maquereaux ;
plusieurs gouttes : soles, vives, etc. ;
- gouttelette d'huile absente, vitellus segmenté . . . : anchois ;
vitellus non segmenté : capelan.

En effet l'aspect du vitellus, ainsi que le nombre et la grosseur des globules lipidiques, sont généralement assez fixes, au sein d'une même espèce, pour servir à l'identification des œufs. D'autres caractères morphologiques qui peuvent aider à la diagnose seront signalés par la suite.

2° *Œufs agglutinés.* Lorsque ces œufs sont émis, ils sont enfermés dans un long ruban gélatineux, parfois rapidement dissocié par l'eau comme chez les scorpénidés ou résistant et flottant en surface comme chez les lophiidés et les antennariidés. Chez la baudroie (lophiidé) ce filament peut atteindre une dizaine de mètres de long et près d'un mètre de large; il renferme plusieurs millions d'œufs qui n'ont pas plus de 2 mm de diamètre.

Certains auteurs pensent même que certains œufs libres, comme ceux des sardines, se présentent agglutinés en une masse gélatineuse au moment de la ponte qui s'effectue près du fond. Ce fait, qui n'a d'ailleurs pas été vérifié, ne doit avoir de toute manière qu'une durée très limitée, les œufs étant libres avant de parvenir à la surface.

Fréquence et abondance. Les œufs pélagiques sont la plupart du temps émis en grande quantité. Il est bien entendu que le nombre d'œufs pondus par poisson varie avec l'espèce et avec l'âge, c'est-à-dire avec la taille. Quelques chiffres donneront un ordre d'idée du nombre d'œufs pélagiques qui peuvent être émis chez différentes espèces :

barbeau	6 000	plie	150 000	certaines gadidés	2 à 8 000 000
maquereau	45 à 80 000	églefins	300 000	certaines congridés	10 000 000
sardine	50 à 80 000	morue	500 000		
hareng	30 à 100 000	anguille	5 000 000		

Le nombre d'œufs pélagiques pondus par poisson étant souvent très important, ces œufs peuvent apparaître soudainement dans le plancton en très grande quantité. C'est ainsi qu'EHRENBAUM (1905) a trouvé, par m³ d'eau de mer, jusqu'à 1 000 œufs de limande, 576 œufs de plie, 433 œufs de sprat, 377 œufs de morue, 153 œufs de maquereau.

La densité de ces œufs dans l'eau de mer est évidemment variable selon le lieu et la saison. On peut faire, à ce propos, trois principales remarques.

1) D'une manière générale les œufs pélagiques sont d'autant plus nombreux que la distance

de la terre est réduite et que la profondeur est faible. C'est ainsi que, pour l'Irlande, J. SCHMIDT (mentionné par OKUBO, 1956) fournit les indications suivantes :

distance de la côte	4 milles	10 milles	23 milles
profondeur	32/70 m	86 m	106 m
nombre d'œufs pélagiques ..	300/400	100	3

2) Les eaux soumises à des courants faibles ou nuls sont plus riches que les zones de fort courant ; selon LOHMANN (1904) on pêche en moyenne, par m³ d'eau de mer, 138 à 180 œufs en Mer du Nord, 60 dans le Gulf-Stream, 11 dans le courant nord-équatorial, 51 dans le courant sud-équatorial.

3) La présence et le nombre d'œufs pélagiques dans l'eau de mer varient en fonction des périodes de frai des différentes espèces. C'est ainsi qu'en Méditerranée on récolte généralement les œufs de sardines d'octobre à mars dans la région de Sète, jusqu'en mai dans la région de Marseille. La ponte n'est d'ailleurs pas régulière mais présente deux maximums : décembre et février-mars pour Sète, décembre-janvier et avril-mai pour Marseille. Les œufs de sprat sont pêchés de décembre à février avec un maximum en janvier, ceux de maquereau de décembre à mai, ceux d'anchois de mai à septembre avec maximum en juillet dans la zone côtière. En janvier et février apparaissent les œufs de poissons plats et en décembre-janvier ceux de *Callionymus*, de *Boops* et de *Spicara*.

L'irrégularité de la ponte entraîne une grande variabilité dans l'abondance des captures. Signalons par exemple que le nombre moyen d'œufs de sardines pêchés en un quart d'heure avec un filet de 70 cm traîné près de la surface au-dessus des fonds de pêche de Sète (fonds de 50 à 100 m) a varié entre décembre 1956 et mars 1959 de 2 à 600. A Marseille et dans les mêmes conditions, plus de 700 œufs ont été récoltés au début de mai 1959. En hiver 1964-65, dans un seul secteur d'observation, celui de Sète (fonds de 50 à 100 m) on obtenait les chiffres suivants :

décembre 1964	13 pêches	minimum 2 œufs	maximum 100	moy. 27
janvier 1965	2 »	» 5 »	» 7	» 6
février »	3 »	» 3 »	» 13	» 8
mars »	5 »	» 2 »	» 500	» 120

b) Œufs démersaux.

Ces œufs, émis pour la plupart par des poissons littoraux ou d'eau douce, ne sont qu'exceptionnellement observés dans le plancton; il s'agit alors d'œufs morts. J'y ferai pourtant une courte allusion parce que bon nombre de poissons pélagiques, comme les harengs et les belones, ont des œufs de ce type. Translucides, d'assez grande taille, ils sont évidemment plus denses que l'eau ambiante. Ils peuvent se présenter soit sous forme libre, soit en agglutinat, soit encore fixés au substrat.

1° *Œufs libres*. C'est le cas des œufs de salmonidés et de certains clupéidés (aloses) ou gadidés (*Lota*) pondant en eau douce. Ils reposent sur le fond mais sans y adhérer.

2° *Œufs agglutinés*. On les rencontre, pour les poissons de mer, chez le hareng, les cottidés, les cycloptéridés ainsi que chez quelques blenniidés. Ils sont pondus en masse et n'adhèrent entre eux que par quelques points de la surface; l'eau peut ainsi circuler dans les intervalles. Chez les exocétidés, les œufs, pourvus de longs filaments, adhèrent aux algues, flottantes ou fixées au fond, ou s'emmêlent entre eux pour former de véritables « poches » qui peuvent atteindre 50 cm de diamètre; leur nombre est alors très élevé, de l'ordre d'un million.

3° *Œufs fixés*. On les trouve, par exemple, chez les esturgeons, les gobiidés, les gobiésocidés et certains blenniidés. De courts filaments les relient généralement au substrat; ils sont parfois collés les uns aux autres. Dans le cas de l'éperlan et du hareng des eaux japonaises, ils sont fixés par leur membrane externe qui est retroussée.

c) Œufs bathypélagiques.

Ce type d'œuf est mal connu et paraît assez rare. Je citerai seulement les argentinidés, poissons qui vivent sur le talus du plateau continental; leurs œufs, d'une densité relativement élevée, ne parviennent pas jusqu'à la surface mais restent entre deux eaux.

II. Morphologie des œufs pélagiques et développement.

a) **Forme.** La forme la plus courante est sphéroïde. Toutefois, dans beaucoup de familles de Téléostéens comme les engraulidés, les pomacentridés, les blenniidés, les gobiésocidés et les gobiidés, on peut trouver des aspects très variables : cylindrique, hémisphérique, fusiforme, piriforme, bacilliforme, ovoïde chez l'anchois dont les œufs ont une forme caractéristique qui rappelle celle d'un ballon de rugby.

b) **Structure.** D'après PASTEELS (1958) les membranes propres des œufs libres constituent le cortex. Secrétées par l'œuf sans intervention directe du follicule, elles sont minces chez les œufs planctoniques. Il y en a en principe trois mais la première, la membrane villeuse, manque souvent chez les œufs pélagiques; pour les œufs démersaux, elle se réduit à des bourgeons qui s'allongent en filaments (scombrésocidés et gobiidés). La seconde, la membrane pellucide, est appelée par les histologistes « zona radiata ». La troisième, la membrane vitelline ou protoplasmique, membrane primitive de la cellule ovulaire, est seulement séparée du vitellus par une couche périphérique de cytoplasme.

La plupart des œufs planctoniques portent au moins une goutte d'huile; c'est un élément qui contribue à assurer la flottabilité. Ces gouttelettes d'huile se présentent souvent différemment, en aspect et en nombre, selon les espèces.

L'espace périvitellin apparaît après la fécondation par rétraction plus ou moins accusée du contenu de l'œuf; sa dimension varie selon les espèces et selon le degré de maturation. C'est ainsi qu'il est très visible, à tous les stades, dans les œufs de sardines et de muraenidés et qu'il est au contraire nul chez les maquereaux dans les stades précédant la gastrulation et très réduit dans les stades postérieurs. Quoi qu'il en soit, le vitellus est toujours suffisamment important pour occuper le pôle végétatif de l'œuf. Il peut être indivis ou cloisonné en masses inégales, soit partiellement soit totalement.

c) **Fécondation.** La fécondation est externe; les œufs sont pondus en pleine eau, le plus souvent près du fond, et fécondés par les gamètes mâles qui sont émis à proximité. Si, dans le cas des œufs télolécithes très riches en vitellus, plusieurs spermatozoïdes pénètrent dans l'œuf, un seul s'unit au pronucleus femelle.

d) **Développement.** Après fécondation il y a formation de l'espace périvitellin. Chez les Téléostéens la segmentation est partielle; le cytoplasme du pôle animal se segmente seul et le disque germinatif est petit par rapport au vitellus. L'œuf passe successivement par les stades ordinaires de morula, gastrula et neurula.

La durée de l'incubation est variable selon les espèces et soumise pour chacune aux conditions du milieu extérieur, tout particulièrement à la température et à la luminosité solaire. En fonction de ces différences spécifiques imposées par le milieu cette durée peut être comprise entre 2 et 50 jours. Dans l'ensemble l'incubation est plus longue pour les œufs dont le diamètre est élevé et le vitellus abondant que pour ceux dont la taille est réduite. Ceci explique pourquoi, chez les poissons marins dont les œufs sont le plus souvent petits, la durée d'incubation est plus courte que chez les espèces d'eau douce dont les œufs sont généralement gros. Lorsque les conditions d'aération et de luminosité sont bonnes, la durée d'incubation se trouve raccourcie. L'élévation de la température accélère également le développement des œufs. C'est ainsi que chez les sardines l'éclosion se produit 48 heures après la ponte si la température ambiante est de 22° et au bout de 6 jours si elle n'est que de 11 à 12°. Il faut noter que les variations de température ont un effet plus marqué lorsqu'elles sont négatives. Autrement dit, une augmentation de la température diminue la durée du développement dans des proportions moindres qu'un abaissement de la température de même importance ne la ferait augmenter.

Pour juger du temps nécessaire à l'œuf pour effectuer les différents stades de son évolution, prenons pour exemple son développement suivi chez le maquereau par BONNET en 1964 grâce à la fécondation artificielle. A une température de 16°7 la première division a lieu environ 1 heure après la fécondation; 30 minutes plus tard on observe une division perpendiculaire à la première. Le stade morula apparaît 4 heures après la mise en contact des œufs et du sperme. La gastrulation débute 8 heures après. Le sac vitellin se décolle de la membrane 16.30 h après la fécondation. L'embryon commence à se former au bout de 25 heures. Dans ces conditions particulières l'éclosion se produit 3 jours et 7 heures après la fécondation.

III. Aspect biologique des œufs récoltés.

Les œufs récoltés dans le plancton ont un aspect différent selon leur état biologique. C'est ainsi que les œufs vivants fécondés peuvent se distinguer des œufs non fécondés ou morts. Pour me permettre de définir et de décrire clairement ces différents aspects, je choisirai comme exemple l'œuf de sardine. Cinq cas peuvent se présenter.

1 - L'œuf est normalement constitué, parfaitement clair et l'on note facilement le stade d'évolution.

2 - Le vitellus est dispersé dans l'ensemble de l'œuf et offre un aspect laiteux. Pour cette raison l'œuf est partiellement opaque et ne renferme aucun élément différencié.

3 - L'œuf est vide. On n'aperçoit ni vitellus ni embryon mais seulement la goutte d'huile collée à la capsule. Il ne faut pas confondre cet œuf avec une capsule vide après l'éclosion; on évitera cette confusion en le soumettant à une légère pression. Dans ce cas, la capsule ne porte pas de trace de déchirure et résiste à la pression.

4 - L'œuf est partiellement opaque comme dans le deuxième cas mais l'embryon est apparent. Son degré d'évolution correspond généralement au premier stade.

5 - Le sac vitellin et l'embryon sont apparents mais séparés l'un de l'autre. Le vitellus éclaté est plus ou moins dispersé. L'œuf est plus ou moins opaque selon le degré de dispersion du vitellus. L'état d'évolution de l'embryon est assez avancé. L'embryon est toujours opaque et déformé.

Dans le premier cas, il s'agit incontestablement d'œufs vivants. Le deuxième et le troisième correspondent, à mon avis, à des œufs morts avant la fécondation et en état de désagrégation. Dans les quatrième et cinquième il s'agit d'œufs morts après fécondation mais pour le dernier la mort est probablement due au parasitisme.

L'état particulier de parasitisme nécessite quelques commentaires. En effet, l'identification des œufs affectés par un tel phénomène est d'autant plus difficile que la mort n'est pas toujours immédiate; elle ne touche parfois l'embryon qu'après l'éclosion. Comme l'ont signalé HOLLANDE et CACHON en 1952, c'est ce qui se produit dans l'attaque des œufs de sardines, de *Maurolicus pennanti* ou de certains gadidés par *Ichthyodinium chabelardi*. La présence de ce péridinien se manifeste extérieurement par l'apparition, au sein du vitellus, de petites sphérules réfringentes au contour irrégulier; elle ne gêne pas le développement de l'œuf qui s'effectue normalement. Mais quelques heures après l'éclosion l'alevin, dont le vitellus est opalescent, meurt par éclatement de la vésicule ombilicale. Les œufs de harengs (démersaux) sont infestés par un dinoflagellé voisin de *I. chabelardi* (1959, aire de ponte de la Clyde et banc Ballantræ, FRASER, 1961 b). Les œufs de morue peuvent aussi être infestés par les spores d'un parasite, logées dans l'espace périvitellin (mai 1949, côte sud-ouest de l'Islande, FRASER 1961).

IV. Caractères utilisés dans la détermination des œufs de poisson.

Il semble nécessaire, au début de ce paragraphe, de préciser les conditions dans lesquelles il est souhaitable d'effectuer l'étude des œufs. Tout d'abord, l'identification et les mensurations doivent se faire, autant qu'il est possible, sur du matériel frais. Il convient, d'autre part, de suivre les différents stades de développement en conservant les œufs vivants dans de petits cristallisoirs. En effet, lorsque l'œuf est conservé dans l'alcool les mensurations risquent d'être erronées par suite de phénomènes de contraction; l'importance de l'erreur est estimée dans ce cas à près de 10 %.

Les œufs conservés dans du formol à 2 ou 4 % d'aldéhyde formique (ce qui est considéré comme le pourcentage maximum) sont très souvent opaques; dans ces conditions il n'est pas possible d'observer tous les caractères de diagnose utilisés pour les déterminations. Des disparitions de pigments sont également à signaler.

Ceci posé, les principaux caractères à retenir dans cette identification sont les suivants.

1. Forme. Nous avons déjà vu que si la forme la plus fréquente chez les œufs planctoniques est sphéroïdale, il en existe de nombreuses autres. Ces observations sur la morphologie extérieure permettent d'identifier immédiatement certains œufs, ceux d'anchois par exemple.

2. Aspect extérieur. Chez certaines espèces la surface des œufs est constituée par un réseau polygonal saillant ; c'est le cas chez *Macrurus*, *Callionymus* et les Uranoscopidés. Ceci est dû à une modification importante de l'épithélium. Pour la sardine, le sprat, les sardinelles, l'aspect irisé de la surface de l'œuf est également à remarquer.

3. Diamètre. Le diamètre des œufs pélagiques varie dans de grandes proportions : 0,6 mm chez la limande, 5,5 mm chez la murène (BERTIN, 1958). De façon générale, les poissons pélagiques ont des œufs petits (0,7 à 2 mm). Au sein d'une même espèce le diamètre des œufs peut varier selon l'époque de ponte et les conditions de milieu ; le diamètre peut également varier, toujours au sein d'une même espèce, selon l'âge des femelles en ponte et aussi en fonction de la densité de l'eau dans laquelle les œufs ont été pondus. Mais, pour la sardine comme pour l'anchois, il est faux de vouloir prétendre déterminer l'origine géographique des reproducteurs d'après la dimension des œufs ; celle-ci est variable dans une même région, selon les conditions déjà mentionnées (LEE 1961, LEE et JUGE, 1965).

4. Gouttes d'huile. La présence ou l'absence de gouttes d'huile, leur nombre, leur diamètre, leur localisation, leur couleur, sont autant de caractères à retenir.

5. Espace périvitellin. La largeur de l'espace périvitellin est un caractère remarquable car elle varie beaucoup suivant les espèces. Par exemple chez le maquereau, le chinchard, l'espace périvitellin est presque nul, tandis qu'il est très grand chez la sardine.

6. Vitellus et embryon. La dimension, l'aspect, la couleur du vitellus et de l'embryon sont des éléments importants qu'il convient d'observer avec soin. Le vitellus peut avoir une forme ronde, ovale ou cylindrique ; l'aspect de sa segmentation change généralement suivant l'espèce considérée. Du point de vue de la coloration il est, la plupart du temps, achromatique et transparent mais présente parfois une teinte jaune, verte ou rougeâtre. Il en est de même pour l'embryon dont les formes et la dimension sont souvent caractéristiques.

7. Pigments. Il faut également tenir compte de la forme et de la distribution des cellules pigmentaires. Qu'il s'agisse de mélanophores ou de chromatophores jaunes, ils sont punctiformes, en étoiles, en mailles ou en filaments. Leur position sur l'embryon ou leur localisation sur l'œuf sont variables selon le stade de développement ; aussi, une fois la détermination faite, ce caractère permet-il de préciser le degré d'évolution.

Il a paru judicieux de donner ici une clé de détermination des œufs les plus fréquents en Méditerranée ; je l'ai établie d'après mes propres observations et d'après les données fournies par différents auteurs : EHRENBAUM (1905 et 1909), D'ANCONA (1931 et 1933), SANZO (1933 et 1956) BERTOLINI (1933), RANZI (1933), PADOA (1956), VIALLI (1956), TORTONESE (1956), SPARTA (1956).

Au préalable, à titre d'exemple et pour rassembler les principaux critères de détermination, voici les caractères morphologiques des œufs de sardines, sardinelles et sprats du golfe du Lion.

Sprat (*Clupea sprattus*).

Diamètre de l'œuf 1,17 à 1,75 mm, capsule irisée, espace périvitellin large, vitellus à segmentation serrée, goutte d'huile unique, jaunâtre, de 0,16 mm de diamètre en moyenne, position de la goutte d'huile sur la partie postérieure du sac vitellin, pigmentation très fine, limitée à la région dorsale.

Sardinelle (*Sardinella aurita*).

Diamètre de l'œuf 1,18 à 1,44 mm, capsule irisée, espace périvitellin large, vitellus à segmentation lâche, goutte d'huile unique, verdâtre, de 0,12 mm de diamètre en moyenne, position de la goutte d'huile sur la partie inférieure du sac vitellin, pigmentation très nette sur la ligne latérale.

Sprat (*Clupea sprattus*).

Diamètre de l'œuf 0,93 à 1,5 mm, capsule irisée, espace périvitellin très réduit, vitellus peu segmenté, goutte d'huile absente, pigmentation diffuse.

V. Clef pour la diagnose des œufs embryonnés de quelques poissons de Méditerranée.

L'époque où l'on rencontre ces œufs dans le plancton est indiquée pour chaque espèce.

a - Une goutte d'huile.

1. Vitellus segmenté.

a) Segmentation partielle.

Diamètre de l'œuf 0,70 à 0,84 mm, diamètre de la goutte d'huile 0,17 à 0,23 mm. Œuf sphérique. Petits mélanophores punctiformes sur tout le tronc de l'embryon et autour de la goutte d'huile. Avant l'éclosion, apparition de chromatophores jaunâtres mélangés à des éléments noirâtres sur la goutte d'huile et sur les deux premiers tiers du corps. Surface du vitellus toujours dépigmentée.

Mars-mai *Pomatomus saltator*.

b) Segmentation totale.

1) Espace périvitellin grand.

Surface de l'œuf lisse, irisée.

1 - Segmentation du vitellus très serrée, goutte d'huile jaunâtre. Diamètre de l'œuf 1,3 à 1,75 mm. Diamètre de la goutte d'huile 0,12 mm, en moyenne. Chromatophores punctiformes noirâtres limités à la région dorsale de l'embryon.

Octobre-mars (juin) *Sardina pilchardus sardina*.

2 - Segmentation du vitellus lâche. Goutte d'huile jaune-verdâtre. Diamètre de l'œuf 1,2 à 1,4 mm. Diamètre de la goutte d'huile 0,12 mm, en moyenne. Chromatophores punctiformes et noirâtres très nets sur la ligne latérale de l'embryon.

Juillet-octobre *Sardinella aurita*.

2) Espace périvitellin très réduit ou presque nul.

Capsule en mosaïque, à facettes hexagonales hérissées.

Diamètre de l'œuf 1,32 à 1,58 mm. Goutte d'huile incolore, de 0,26 à 0,28 mm de diamètre.

Toute l'année *Maurolicus pennanti*.

Capsule lisse.

1 - Diamètre de l'œuf supérieur à 1,04 mm.

Capsule légèrement striée. Diamètre de l'œuf 1,04 à 1,12 mm. Diamètre de la goutte d'huile 0,28 mm environ. Chromatophores noirs et jaunes sur la région céphalique et sur tout le tronc de l'embryon. Mélanophores étoilés sur la goutte d'huile.

Du printemps à l'été *Seriola dumerili*.

2 - Diamètre de l'œuf inférieur à 1,04 mm.

2a - Diamètre de l'œuf 0,76 à 1,04 mm. Diamètre de la goutte d'huile 0,19 à 0,24 mm; goutte colorée en jaune orange. Pigmentation noire sur le corps de l'embryon et à la surface de la goutte d'huile; pigmentation jaune apparaissant plus tardivement, sur le corps et sur la goutte d'huile.

Avril-octobre *Trachurus trachurus*.

2b - Œuf légèrement sphéroïdal et transparent; axe longitudinal 0,8 mm, transversal 0,75 mm environ. Une goutte d'huile de couleur rose corail de 0,4 mm de diamètre.

Été *Dactylopterus volitans*.

2. Vitellus non segmenté.

a) Œufs agglutinés ou en sac.

Œufs en très grand nombre formant un sac long de plusieurs mètres et large de plusieurs centimètres; les œufs sont déposés les uns à côté des autres sur une seule rangée. Œuf sphérique ou à peine ellipsoïdal de 2,04 à 3,11 mm de diamètre. Une grosse goutte d'huile

de 0,52 à 0,88 mm. Pigmentation noire sur l'embryon, particulièrement sur la tête, sur le corps dans la région préanale, sur le canal alimentaire, sur la face postérieure du sac vitellin et sur la goutte d'huile.

Décembre-janvier *Lophius piscatorius*.

b) *Œufs libres*.

1) Capsule présentant l'aspect d'une mosaïque polygonale.

Capsule en mosaïque à facettes hexagonales ou pentagonales. Œuf clair, sans pigment ni coloration, sphérique et un peu opaque. Diamètre de l'œuf 1,15 à 1,6 mm. Goutte d'huile de couleur brique de 0,24 à 0,28 mm. Espace périvitellin petit.

..... *Cœlorhynchus cœlorhynchus*.

2) Capsule lisse.

2a) Diamètre de l'œuf égal ou supérieur à 1,5 mm.

Diamètre de l'œuf 1,96 à 2,0 mm. Goutte d'huile légèrement colorée de jaune paille; diamètre 0,35 à 0,40 mm. Espace périvitellin assez grand. Pigments noirs sur toute la surface de l'embryon sauf à la partie postérieure de la caudale.

Printemps *Zeus faber*.

2b) Diamètre de l'œuf 0,8 à 1,4 mm.

1 - Diamètre de la goutte d'huile inférieur à 0,21 mm.

1a - Diamètre de l'œuf, environ 0,90 mm. Œuf sphérique, transparent. Goutte d'huile incolore de 0,15 mm de diamètre. Espace périvitellin nul. Pigments jaunes et noirs sur toute la surface du corps de l'embryon et sur le vitellus.

Avril-juillet *Serranellus cabrilla*.

1b - Diamètre de l'œuf 0,8 à 1,1 mm. Goutte d'huile légèrement colorée en jaune, de 0,15 à 0,21 mm de diamètre. Espace périvitellin nul. Chromatophores jaune citron sur tout le corps de l'embryon.

Avril-juin *Diplodus sargus*.

1c - Diamètre de l'œuf 0,91 à 1,01 mm. Goutte d'huile jaunâtre de 0,15 à 0,16 mm de diamètre. Chromatophores punctiformes noirs le long du corps de l'embryon et autour de la goutte d'huile. Espace périvitellin étroit.

Avril-août *Capros aper*.

1d - Diamètre de l'œuf 0,96 à 1,11 mm. Diamètre de la goutte d'huile environ 0,2 mm. Œuf sphérique, transparent. Capsule épaisse, caractérisée par la présence de nombreux pores uniformément distribués sur toute la surface ce qui lui donne un aspect régulièrement pointillé. Espace périvitellin très étroit. Mélanophores en forme de barre, situés à peu près au milieu de la partie post-anale du corps de l'embryon ainsi que dans les régions céphalique et abdominale. Quelques chromatophores jaunes à la surface de la goutte d'huile.

Du printemps à l'été *Trachinus draco*.

2 - Diamètre de la goutte d'huile de 0,21 à 0,25 mm.

2a - Diamètre de l'œuf 1,16 mm environ. Goutte d'huile légèrement rosâtre, de 0,21 à 0,22 mm de diamètre. Espace périvitellin à peu près nul. Cellules pigmentaires étoilées et ramifiées, jaunes et noirâtres, apparaissant sur toute la surface du vitellus après la formation de l'embryon.

Avril-juin *Lepidotrigla aspera*.

2b - Diamètre de l'œuf environ 1 mm. Goutte d'huile incolore ou légèrement ocre, de 0,15 à 0,22 mm de diamètre. Espace périvitellin nul. Embryon présentant d'abord des mélanophores punctiformes, puis des chromatophores pâles devenant de plus en plus rouges. Vitellus transparent.

De la fin de l'hiver à l'été *Scophthalmus maximus*.

- 3 - Diamètre de la goutte d'huile supérieur à 0,25 mm.
- 3a - Vitellus incolore.
- + Diamètre de l'œuf 1,0 à 1,2 mm. Goutte d'huile incolore de 0,25 à 0,28 mm de diamètre. Espace périvitellin nul. Petits chromatophores noirs autour de la goutte d'huile et le long du corps. Mélanophores s'étendant jusqu'à la tête; éléments jaunâtres apparaissant dans la région abdominale lorsque la queue se détache du vitellus.
 Juin-juillet *Thunnus thynnus*.
 - ++ Diamètre de l'œuf 1,1 à 1,2 mm. Goutte d'huile incolore de 0,3 mm, à capsule rugueuse. Mélanophores ramifiés sur le corps de l'embryon et sur la goutte d'huile.
 Hiver *Lepidorhombus megastoma*.
 - +++ Diamètre de l'œuf 0,95 à 1,35 mm. Goutte d'huile réfringente, de 0,28 à 0,36 mm. Pas d'espace périvitellin. Embryon et goutte d'huile présentant quelques pigmentations noires. Pigments jaunes apparaissant sur l'embryon à un stade avancé.
 Décembre-mai *Scomber scombrus*.
 - ++++ Diamètre de l'œuf 1,15 à 1,16 mm. Diamètre de la goutte d'huile 0,33 à 0,36 mm. Pas d'espace périvitellin. Vitellus légèrement opaque. Mélanophores de forme irrégulière situés sur la partie dorsale de l'embryon. Lorsque l'embryon est bien formé, nombreux pigments jaunes apparaissant sur la partie dorsale et latérale de l'embryon et se répandant dans la goutte d'huile et le vitellus.
 Janvier-mars *Morone labrax*.
- 3b - Vitellus avec quelques cellules pigmentaires.
- + Diamètre de l'œuf 0,94 à 1,03 mm. Diamètre moyen de la goutte d'huile 0,27 mm. Chromatophores noirs et jaunes sur l'embryon, sur la goutte d'huile et sur le vitellus près de l'embryon.
 De l'hiver au printemps *Merlucius merlucius mediterraneus*.
 - ++ Diamètre de l'œuf 0,97 à 1,13 mm. Goutte d'huile vert-jaunâtre de 0,28 à 0,31 mm de diamètre. Espace périvitellin nul. Mélanophores en deux lignes le long du dos, s'irradiant sur la goutte d'huile et sur le vitellus. Avant l'éclosion, apparition en abondance de fins pigments d'un jaune-verdâtre sur la partie ventrale du corps, sur la nageoire, l'amorce des nageoires impaires et sur le vitellus.
 Mars-juin *Molva molva*.
- 2c) Diamètre de l'œuf inférieur à 0,9 mm.
- 1 - Vitellus pigmenté.
- Diamètre de l'œuf 0,72 à 0,88 mm. Espace périvitellin réduit. Chromatophores noirs sur le sac vitellin. Lorsque l'embryon est au stade avancé, apparition de mélanophores sur le dos suivant deux lignes longitudinales, dans la partie céphalique et sur la goutte d'huile.
 Décembre *Mora mediterranea*.
- 2 - Vitellus non pigmenté.
- 2a - Diamètre de l'œuf supérieur à 0,7 mm.
- a1 Diamètre de l'œuf 0,84 à 0,94 mm. Capsule très finement réticulée. Goutte d'huile incolore, de 0,24 mm de diamètre. Espace périvitellin absent. Mélanophores punctiformes, peu nombreux, sur tout le corps de l'embryon et disposés en étoile sur la goutte d'huile. Pigmentation jaunâtre étoilée ou en tache sur les parties céphalique et abdominale de l'embryon ainsi que près de la goutte d'huile.
 Mai-septembre *Germo alalunga*.
 - a2 Diamètre de l'œuf 0,72 à 0,84 mm. Goutte d'huile de couleur rose ou cuivre, de 0,14 à 0,15 mm de diamètre. Pigments jaunes et noirs sur le corps de l'embryon et sur la goutte d'huile.
 Mars-août *Paracentropistis hepatus*.

2b - Diamètre de l'œuf inférieur à 0,7 mm.

b1 Diamètre de l'œuf environ 0,7 mm. Espace périvitellin nul. Une goutte d'huile incolore ou jaune-verdâtre, de 0,22 mm de diamètre. Chromatophores jaunâtres disposés avec régularité sur l'embryon, une paire par segment.

De l'automne à l'hiver *Onos mediterraneus*.

b2 Diamètre de l'œuf 0,61 à 0,69 mm. Goutte d'huile incolore ou brunâtre, de 0,11 à 0,15 mm de diamètre. Lorsque l'embryon est à un stade avancé, pigments orange ou rouges répartis sur l'ensemble du corps sauf à l'extrémité de la partie caudale.

Mars-août (novembre) *Arnoglossus laterna*.

b3 Diamètre de l'œuf 0,6 à 0,7 mm. Une goutte d'huile incolore de 0,13 mm de diamètre. Des pigments roses ou orange sur la totalité de l'embryon lorsque celui-ci est à un stade avancé.

De l'hiver au printemps *Arnoglossus thoi*.

b - Plusieurs gouttes d'huile.

1. Gouttes d'huile colorées.

a) Espace périvitellin très réduit ou nul. Vitellus segmenté à sa périphérie.

Diamètre de l'œuf inférieur à 1 mm.

Diamètre de l'œuf 0,6 à 0,9 mm. 12 à 15 gouttes d'huile réparties à la surface du vitellus. Chromatophores jaunâtres très nombreux sur l'embryon et sur le sac vitellin.

Février-juin *Buglossidium luteum*.

Diamètre de l'œuf supérieur à 1 mm.

1 - De nombreuses gouttelettes d'huile groupées en plusieurs éléments séparés.

+ Diamètre de l'œuf très variable : 0,98 à 1,58 mm. Grand nombre de gouttelettes d'huile légèrement jaunâtres unies les unes aux autres en amas; ces amas plus ou moins groupés en position périphérique. Mélanophores punctiformes répartis sur toute la surface de l'embryon; d'autres ramifiés et éparpillés sur le vitellus. Apparition de pigments jaunes, à un stade avancé.

Décembre-mai *Solea solea*.

++ Diamètre de l'œuf 1,0 à 1,4 mm. Nombreuses gouttes d'huile de diamètres différents se présentant soit en amas soit isolées. Nombreux chromatophores jaunâtres ramifiés, sur l'embryon puis sur le sac vitellin. Mélanophores peu nombreux.

Du printemps à l'été *Pegusa lascaris*.

2 - De nombreuses gouttelettes d'huile isolées et uniformément distribuées.

Diamètre de l'œuf 1,25 à 1,36 mm. 40 à 50 gouttelettes d'huile volumineuses et distribuées uniformément sur la surface du vitellus. Mélanophores étoilés sur le vitellus et punctiformes sur l'embryon. Chromatophores punctiformes jaune citron assez régulièrement répartis sur la surface du vitellus et surtout sur le corps de l'embryon.

Février-juillet *Microchirus variegatus*.

b) Espace périvitellin très réduit ou nul. Vitellus non segmenté.

Œuf sphérique de 0,95 à 1,37 mm de diamètre. 4 à 15 gouttelettes d'huile jaune ou jaune-verdâtre dispersées sur le sac vitellin. Nombreux chromatophores jaunâtres et mélanophores assez nombreux sur l'embryon et le sac vitellin.

Mars-juin *Trachinus vipera*.

2. Gouttes d'huile incolores ou très légèrement colorées.

Œuf transparent à capsule finement striée, diamètre 1,20 à 1,32 mm. Espace périvitellin très réduit. Petites granulations sur le vitellus. 1 à 5 gouttelettes d'huile de 0,27 à 0,36 mm de dia-

mètre légèrement jaunâtres. Rares mélanophores, petits et ramifiés, sur la partie céphalique de l'embryon, le long de son corps et autour de la gouttelette d'huile. Apparition tardive de pigments jaunes sur la partie distale du sac vitellin.

Mai-juin *Sarda sarda*.

c - Pas de goutte d'huile.

1. Œuf de forme ellipsoïdale.

a) Capsule lisse simple.

Grand axe de l'œuf, 0,96 à 1,58 mm, petit axe 0,42 à 0,65 mm. Capsule mince, espace périvitellin très étroit. Vitellus segmenté. Quelques mélanophores sur la partie caudale de l'embryon.

Avril-septembre *Engraulis encrasicolus*.

b) Capsule lisse présentant à l'extérieur une membrane.

1) Grand axe 0,9 à 1,1 mm, petit axe 0,84 à 0,92 mm. Espace périvitellin très réduit. Vitellus homogène. Au moment de la ponte, les œufs sont agglutinés, ils se dissocient plus tard et deviennent libres. Membrane extérieure formant un halo rose ou bleu.

Mai-août *Scorpaena porcus*.

2) Grand axe 0,84 à 0,88 mm, petit axe 0,7 mm environ. Espace périvitellin très réduit. Vitellus homogène. Œuf comportant une membrane extérieure irrégulière. Capsule bleuâtre.

Printemps *Scorpaena ustulata*.

2. Œuf sphérique.

a) Surface de la capsule portant un réseau de mailles hexagonales, réticulées assez régulièrement, en nid d'abeille.

1) Diamètre de l'œuf supérieur à 1 mm.

Diamètre de l'œuf 1,6 à 2,0 mm. Du pigment noir sur l'embryon. Longueur des mailles du réticule 0,033 à 0,05 mm.

Mai-septembre *Uranoscopus scaber*.

Diamètre de l'œuf 1,10 à 2,0 mm. Chromatophores sur les côtés du tronc et sur les yeux de l'embryon. Longueur des mailles du réticule 0,08 mm environ.

Juin-novembre *Synodus saurus*.

2) Diamètre de l'œuf inférieur à 1 mm.

Diamètre de l'œuf 0,66 à 0,79 mm. Réticule très serré. Pas de pigmentation sur le corps de l'embryon.

Février-août *Callionymus maculatus*.

Diamètre de l'œuf 0,8 à 0,97 mm. Embryon faiblement pigmenté.

Janvier-août *Callionymus lyra*.

b) Surface de la capsule lisse.

1) Vitellus segmenté.

Diamètre de l'œuf 0,93 à 1,5 mm. Espace périvitellin réduit. Pigmentation très diffuse. Capsule légèrement irisée.

Décembre-mars *Clupea sprattus*.

Diamètre de l'œuf 2,2 à 2,6 mm. Espace périvitellin grand. Nombreuses granulations sur la surface du vitellus.

Hiver *Chauliodus sloani*.

2) Vitellus non segmenté.

Diamètre de l'œuf environ 1 mm. Espace périvitellin très réduit. Pigmentation noirâtre sur l'embryon. Pas de pigment sur le vitellus. Capsule mince, légèrement bleuâtre.

Décembre-mai *Gadus capelanus*.

B. - Les larves.

Les larves écloses ont une taille au moins trois fois supérieure au diamètre de l'œuf; elles sont transparentes et difficiles à discerner à l'œil nu. Sous la loupe binoculaire on peut y observer, en général, de nombreux chromatophores jaunes et noirs dispersés sur les différentes parties du corps, soit en masses, soit en points. Le vitellus n'est pas encore complètement absorbé; sauf dans sa partie céphalique, l'embryon est entouré, dans le plan vertical, d'une membrane très mince, amorce de la nageoire primordiale.

Pendant les quelques jours de cette période libre le développement continue en dehors de la capsule, l'alevin absorbant le reste du vitellus. Lorsque celui-ci est presque résorbé la formation des organes buccaux est pratiquement achevée. La larve passe au stade de post-larve et consomme alors une nourriture d'origine extérieure mais ni son aspect externe ni sa structure interne n'ont encore acquis les caractères adultes qui n'apparaîtront qu'à la métamorphose.

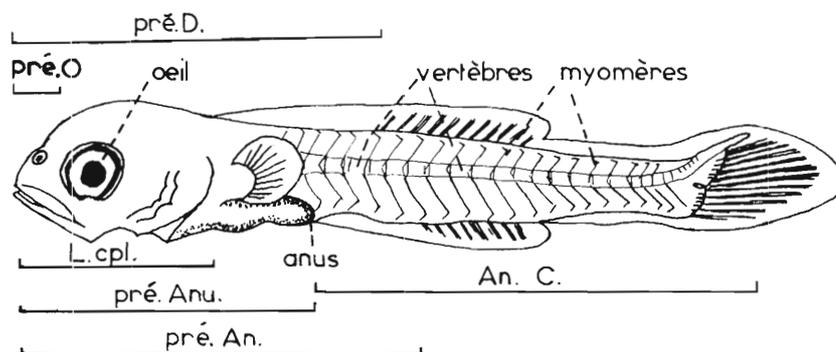


FIG. 1. — Schéma indiquant les principales observations biométriques à faire sur les larves de poissons.

I. Caractères morphologiques utilisés pour la détermination des larves planctoniques.

Comme pour l'identification des œufs, ces caractères sont nombreux.

a) Aspect extérieur. Il est important de noter la longueur des différentes parties du corps par rapport à la longueur totale, la forme des parties caudale et céphalique, la position de l'anus, la largeur de la membrane qui entoure l'embryon, l'amorce des nageoires impaires, l'aspect, la forme et la localisation des chromatophores sur les diverses parties du corps, le nombre de rayons des nageoires, en particulier de la dorsale et de la caudale (fig. 1).

b) Aspect intérieur. L'observation du nombre de myomères et de vertèbres est essentielle, ces caractères étant fixes très tôt. Bien qu'au sein d'une même espèce le nombre de vertèbres puisse varier de quelques unités, surtout dans les familles évoluées (gadidés, clupéidés), les chiffres moyens obtenus ou « moyenne vertébrale » sont assez constants pour permettre de confirmer ou d'infirmer la détermination effectuée au moyen des critères déjà cités. Cette affirmation est contraire au point de vue exprimé il y a quelques années par certains auteurs. Ceux-ci estimaient que le nombre de vertèbres est un caractère sans valeur dans la systématique puisque les conditions de milieu, température surtout, ont une influence directe sur leur déterminisme. S'il est vrai que des variations brutales et importantes de la température peuvent donner, en laboratoire, des variations corrélatives du nombre de vertèbres, on remarque que ces variations ne se produisent pas toujours dans le même sens. On a trop oublié également que ce qui se passe dans un aquarium de dimension réduite ne peut être étendu aux conditions naturelles. Mes propres observations sur la sardine m'ont amené à conclure que les changements de température enregistrés en mer au cours d'une longue période de ponte n'ont pas une influence visible sur la formule vertébrale d'une génération et qu'en conséquence ce caractère conserve tout son intérêt (LEE, 1961).

Ceci posé il convient de préciser que le dénombrement des myomères ou des vertèbres peut être relativement difficile chez les larves très jeunes ou mortes. Pour les myomères le meilleur moyen d'effectuer un comptage aisé est de travailler sur des larves fixées au formol à 4 %, éclairées latéralement. Pour les vertèbres j'emploie la méthode de J.L. PERROT : fixation dans le formol à 4 %, coloration dans une solution alcoolique acétifiée d'alizarine, différenciation dans l'alcool absolu pendant quelques heures, éclaircissement au benzène, conservation dans un mélange d'izosafrol et d'essence de Wintergreen. Il faut éviter la potasse glycinée parfois préconisée; ce produit rend souvent les larves opaques.

II. Identification des larves de diverses familles.

Malgré les très grandes difficultés qui se présentent pour l'identification des larves, difficultés dues aux variations des caractères généraux au sein même d'une espèce depuis l'éclosion jusqu'à la métamorphose, on peut toutefois dégager les principaux éléments qui permettent de distinguer les larves de certaines familles, en tenant compte de leur stade de développement.

C'est ainsi qu'en 1964 ABOUSSOUAN a établi une clef de détermination des larves alécithes de Téléostéens dont la taille n'excède pas 5 à 6 mm et dont les nageoires impaires ne sont pas encore développées. Cette clef de détermination est la suivante.

1. Distance entre l'extrémité antérieure de la tête et l'origine de l'anوس, supérieure ou égale aux 2/3 de la longueur totale.
 - 1.1. Longueur de la tête plus de 4 fois et moins de 6 fois dans la longueur totale.
 - 1.1.1. Distance de l'anوس à l'extrémité de l'urostyle plus de 4 fois dans la longueur totale, ARGENTINIDÉS, CLUPÉIDÉS, ENGRAULIDÉS.
 - 1.1.2. Distance de l'anوس à l'extrémité de l'urostyle plus de 2 fois et moins de 4 fois dans la longueur totale SPHYRAENIDÉS, AMMODYTIDÉS, SYNODIDÉS.
 - 1.2. Longueur de la tête plus de 6 fois dans la longueur totale, aplatie latéralement, dents larvaires grandes APODES.
2. Distance entre l'extrémité antérieure de la tête et l'origine de l'anوس voisine de 1/2 de la longueur totale ou légèrement supérieure.
 - 2.1. Pas de vessie natatoire visible.
 - 2.1.1. Tube digestif linéaire fait un angle droit [pour se terminer] sur [le bord libre de] la primordiale. hauteur de la tête plus de 5 fois dans la longueur totale, larve élancée LABRIDÉS.
 - 2.1.2. Tube digestif globuleux, corps trapu, urostyle saillant, tête plus haute que longue, front haut ZÉIDÉS, CAPROIDÉS.
tête aussi longue que haute, front bas CALLIONYMIDÉS, SCIÆNIDÉS.
 - 2.2. Vessie natatoire visible.
 - 2.2.1. Tube digestif rectiligne, vessie bien visible et large entre pectorale et anus, hauteur de la tête plus de 4 fois dans la longueur totale, diamètre horizontal de l'œil supérieur à la distance préorbitale GOBIIDÉS.
 - 2.2.2. Tube digestif courbe à son extrémité postérieure ou massif, tête aussi longue que haute, hauteur de la tête moins de 4 fois dans la longueur totale, diamètre horizontal de l'œil supérieur ou égal à la distance préorbitale, pas de ventrale CARANGIDÉS.
tête plus longue que haute, hauteur de la tête plus de 4 fois dans la longueur totale, diamètre horizontal de l'œil inférieur à la distance préorbitale, ventrales précoces SERRANIDÉS.
3. Distance entre l'extrémité antérieure de la tête et l'origine de l'anوس comprise entre 1/3 et 1/2 de la longueur totale.
 - 3.1. Diamètre horizontal de l'œil moins de 2 fois dans la hauteur de la tête.
 - 3.1.1. Ampoule urinaire bien visible et large, pas de ventrales THUNNIDÉS.
 - 3.1.2. Pas d'ampoule urinaire large, ventrales précoces TRACHINIDÉS.

- 3.2. Diamètre horizontal de l'œil plus de 2 fois et moins de 3 fois dans la hauteur de la tête.
 - 3.2.1. Distance préorbitaire supérieure à la distance horizontale de l'œil, bouche grande, fendue horizontalement, front concave, pectorales précoces et larges
nageoire primordiale dépasse la tête en avant SCORPÆNIDÉS.
nageoire primordiale ne dépasse pas la tête en avant TRIGLIDÉS.
 - 3.2.2. Distance préorbitaire inférieure ou égale au diamètre horizontal de l'œil, bouche fendue obliquement, front convexe, ventrales précoces, anus n'atteint pas le bord de la primordiale GADIDÉS, MACRURIDÉS.
- 3.3. Diamètre horizontal de l'œil plus de 3 fois dans la hauteur de la tête, bouche petite, la fente atteint à peine l'œil au maximum, tête ronde, nageoire primordiale ample, front haut et vertical.
 - 3.3.1. Appendice céphalique généralement présent BOTHIDÉS.
 - 3.3.2. Pas d'appendice céphalique SOLÉIDÉS, PLEURONECTIDÉS.
4. Distance entre l'extrémité antérieure de la tête et l'origine de l'anوس comprise entre le 1/4 et le 1/3 de la longueur totale, tube digestif dilaté antérieurement.
 - 4.1. Tube digestif fait un angle droit sur la primordiale, vessie natatoire visible, diamètre horizontal de l'œil compris plus de 2 fois dans la hauteur de la tête SPARIDÉS.
 - 4.2. Tube digestif ne fait pas d'angle droit.
 - 4.2.1. Diamètre horizontal de l'œil plus de 2 fois dans la hauteur de la tête, épines operculaires précoces et fortes CÉPOLIDÉS.
 - 4.2.2. Diamètre horizontal de l'œil moins de 2 fois dans la hauteur de la tête, pectorales en général bien développées et longues, pas d'épines BLENNIIDÉS.
5. Distance entre l'extrémité antérieure de la tête et l'origine de l'anوس comprise entre 1/5 et le 1/4 de la longueur totale.
 - 5.1. Appendice céphalique présent, tête plus longue que haute, diamètre horizontal de l'œil plus de 2 fois dans la hauteur de la tête, distance préorbitaire supérieure au diamètre horizontal de l'œil TRICHIURIDÉS.
 - 5.2. Pas d'appendice céphalique.
 - 5.2.1. Tête plus longue que haute, diamètre horizontal de l'œil moins de 2 fois dans la hauteur de la tête, bouche petite atteint à peine l'œil, front fuyant ATHÉRINIDÉS.
 - 5.2.2. Tête aussi longue que haute, bouche forme un bec, fente buccale atteint l'œil, distance préorbitaire supérieure au diamètre horizontal de l'œil PARALÉPIDÉS.
 - 5.2.3. Tête plus haute que longue, distance préorbitaire inférieure au diamètre horizontal de l'œil, front haut, diamètre horizontal de l'œil 3 fois dans la hauteur de la tête .. BRAMIDÉS.
6. Distance entre l'extrémité antérieure de la tête et l'origine de l'anوس inférieure ou égale au 1/5 de la longueur totale.
 - 6.1. Appendice post-céphalique présent CARAPIDÉS.

Parmi les familles les plus communes (clupéidés, engraulidés, gadidés, sparidés, serranidés) je me suis attaché à rassembler les caractères propres à certaines espèces. Ces caractères sont les suivants.

Clupéidés et engraulidés.

Parmi les clupéidés rencontrés fréquemment dans nos régions se trouvent la sardine méditerranéenne (*Sardina pilchardus sardina*), sous-espèce de la sardine atlantique, le sprat (*Clupea sprattus*) et parfois la sardinelle ou allache (*Sardinella aurita*). Si les œufs de ces espèces sont relativement faciles à identifier, il n'en est pas de même pour leurs larves ; leur détermination ne peut se faire que par une étude biométrique précise. Quoi qu'il en soit, les larves de clupéidés et d'engraulidés ont des caractères communs qui permettent de les séparer des autres familles, en particulier :

corps allongé, tube digestif rectiligne, plissements annulaires de l'intestin très visibles, anus très postérieur, pigmentation, myomères nombreux.

Voici une clef de détermination des larves des espèces de ces deux familles récoltées en Méditerranée aux différents stades de leur croissance (d'après FAGE, 1920).

1. A la longueur de 8 à 10 mm.
 - a. Longueur de la queue (égale à la longueur de la tête) contenue au maximum 5 fois dans la longueur totale
nombre de myomères : 45-47 Anchois.
 - b. Longueur de la queue contenue au maximum 5 fois 1/2 dans la longueur du corps. Longueur de la tête contenue environ 5 fois dans la longueur totale
nombre de myomères : 48 Sardinelle.
 - c. Longueur de la tête contenue environ 7 fois dans la longueur totale
nombre de myomères : 46 à 48 Sprat.
nombre de myomères : 51 à 52 Sardine.
2. A la longueur de 10 à 20 mm.
 - a. Tête beaucoup plus courte que la queue ; longueur de la partie antérieure du tube digestif (du début de l'œsophage au pylore) contenue un peu plus de 2 fois dans la longueur du tronc ; première ébauche des ventrales visible à la taille de 15 mm et située au niveau du pylore
45 à 47 myomères Anchois.
 - b. Longueur de la partie antérieure du tube digestif contenue environ 2 fois 1/2 dans la longueur du tronc ; première ébauche des ventrales visible à la taille de 18 mm et située au niveau du pylore, 51 à 52 myomères Sardine
en arrière du pylore, 46 à 48 myomères Sprat.
 - c. Tête beaucoup plus longue que la queue ; longueur de la partie antérieure du tube digestif contenue plus de 3 fois dans la longueur du tronc ; première ébauche des ventrales visible à la taille de 11 mm
48 myomères Sardinelle.
3. A la longueur de 20 à 40 mm.
 - a. Ventrales situées au niveau du pylore,
longueur de la queue au moins 1 fois 1/2 supérieure à celle de la tête : sa longueur est comprise 3 fois 1/2 dans la longueur totale
45 à 47 myomères Anchois.
longueur de la queue égale à celle de la tête : sa longueur est comprise plus de 5 fois dans la longueur totale
51 à 52 myomères Sardine.
 - b. Ventrales situées en arrière du pylore, tête et queue de même longueur,
longueur de la queue comprise 4 fois 1/5 environ dans la longueur totale.
46 à 48 myomères Sprat.

En résumé, on peut distinguer en premier lieu l'anchois dont la position de l'anus est reculée, ensuite la sardinelle dont la tête est très développée et l'intestin relativement long, enfin la sardine dont l'anus est plus avancé que chez le sprat et plus en arrière que chez l'anchois.

Période d'apparition des nageoires :

anchois : la nageoire ventrale apparaît à la taille de 15 mm ;

sardine et sprat : les nageoires s'ébauchent à une taille plus élevée ;

sardinelle : à 11 mm la dorsale est constituée, la caudale symétrique et les ventrales rudimentaires.

Gadidés.

Parmi les espèces qui fréquentent nos régions, les plus courantes sont *Gadus poutassou*, *Gadus capelanus*, *Gadus argenteus*, *Gadus gadiculus*, *Mora mora*, *Molva elongata*, *Merlucius merlucius*, *Phycis phycis*, *Phycis blennioides*, *Onos mediterraneus*.

Les caractéristiques communes à ces espèces sont les suivantes.

L'intestin est court ; son extrémité n'atteint pas le bord libre de la nageoire verticale. Ce caractère est constant chez les gadiformes; on peut cependant l'observer également dans d'autres groupes.

Les stades juvéniles sont en général reconnaissables par la grosseur relative de la tête et de l'abdomen par rapport à la région caudale; celle-ci est allongée et amincie.

On peut observer très tôt le développement des nageoires impaires ; leur apparition, le nombre de rayons qu'elles contiennent sont caractéristiques. Le mode de formation des pédoncules caudaux l'est également.

Les stades juvéniles dans les genres *Gadus* et *Gadiculus* se distinguent par la différenciation précoce des trois nageoires dorsales et des deux anales, ainsi que par le faible développement des ventrales dans la période post-larvaire. C'est exactement le contraire qui se produit dans les autres genres.

Enfin chez *Gadus* et *Gadiculus* la pigmentation noire est le caractère le plus sûr pour la distinction des espèces.

Grâce au travail de D'ANCONA (1933) la clef de détermination pour les principales espèces méditerranéennes de gadidés peut s'établir comme suit.

Gadus capelanus : sac vitellin sans globule lipidique, œil pigmenté et, à partir du 4^e ou 5^e jour, chromatophores noirs et jaunes étendus au sac vitellin.

Mora mora : sac vitellin avec un globule lipidique, œil non pigmenté, tête non détachée, double ligne de chromatophores noirs sur le dos, la tête, la goutte huileuse et la partie antérieure du vitellus.

Molva molva : sac vitellin avec un globule lipidique, œil non pigmenté, pigments jaunes abondants; deux lignes dorsales de pigmentation, pigmentation jaune et noire autour de la goutte huileuse.

Phycis blennioides : couleur jaune diffuse, chromatophores noirs, extrémité de la caudale et des autres nageoires incolore.

Merluccius merluccius : sac vitellin avec un globule lipidique, œil non pigmenté, pigments jaunes et noirs, trois taches noires latérales le long du corps.

Onos sp. : sac vitellin avec un globule lipidique, pigmentation noire sur la cavité abdominale, deux taches noires, une dorsale, une ventrale.

Sparidés.

D'après RANZI (1933) les stades larvaires sont caractérisés par la position de l'ouverture anale qui est placée en avant du milieu du corps; l'intestin est plié en équerre et dilaté antérieurement par la présence d'une vessie natatoire; ces larves possèdent environ 24 myomères et une seule nageoire dorsale. Après la formation des rayons des nageoires, les stades jeunes sont caractérisés par les formules suivantes :

dorsale.....	9 ou 10 rayons épineux, 15 à 16 rayons mous,
anale.....	3 rayons épineux, 3 rayons mous opposés aux rayons de la dorsale,
ventrale.....	1 rayon épineux, 5 rayons mous.

Serranidés.

Ouverture anale située, à peu de chose près, au milieu du corps. Dans le premier stade la distance préanale est plus grande que chez les sparidés. Il y a environ 25 myomères. Les ventrales se forment presque toujours très vite et sont très développées. La présence d'un rayon extrêmement allongé à la dorsale peut être une caractéristique d'espèces appartenant à cette famille (BERTOLINI, 1933).

III. Comportement.

La plupart des larves ont une forme caractéristique, en rapport avec leur comportement pélagique : grosse tête, corps rond et très allongé. Le plus souvent, une nageoire ou une partie de nageoire a un développement hors de proportion avec le reste du corps. Certaines larves peuvent être pourvues d'organes appropriés à la flottaison : scutelles ou longues épines sur le corps, appendices mentonniers (exocétidés). Les post-larves, et même dans certains cas les larves, s'éloignent de la zone de ponte vers

la côte (sardine) ou vers le large (morue) pour rechercher leur nourriture; elles commencent également à effectuer des mouvements journaliers dans le sens vertical. De toute manière, lorsque les mouvements trophiques ont débuté, la forme de l'animal évolue rapidement vers l'état adulte.

Voyons le comportement particulièrement typique des larves de quelques poissons.

1. Harengs

Les larves de hareng, nous l'avons dit, sont écloses à partir d'œufs déposés sur le fond et adhérent aux algues ou aux éléments du substrat. De septembre à décembre elles sont entraînées en surface et dérivent suivant les courants. Avant même que le vitellus ne soit résorbé, elles se nourrissent d'œufs, de nauplii de copépodes, de diatomées et de péridiniens. Lorsqu'elles atteignent la taille de 12 mm environ, elles nagent et poursuivent les petits copépodes. Elles se rapprochent de la côte un mois environ après l'éclosion; la métamorphose est achevée à la taille de 40 mm.

2. Sardines

Chez la sardine, la post-larve se rapproche également de la côte pour se nourrir. La nutrition commence après la résorption complète du vitellus; elle est surtout active lorsque la température des eaux côtières est supérieure à 14°. La nourriture de ces post-larves est composée de phytoplancton, de diatomées en particulier. Au moment de la métamorphose, qui se produit à une taille d'environ 40 mm, la dorsale migre vers l'avant et arrive à la position qu'elle occupera chez l'adulte; le corps devient relativement plus court.

3. Anguilles

Depuis les observations de J. SCHMIDT (1909) on sait que le lieu de ponte des anguilles d'Amérique et d'Europe se situe en plein Atlantique au voisinage de la Mer des Sargasses. D'après cet auteur les œufs flottants, émis à des profondeurs maximales de 1 000 m dans des eaux relativement chaudes (de plus de 13° C), donnent naissance à des larves caractérisées par leurs longues dents larvaires; elles se transforment en leptocéphales au cours de leur ascension dans des eaux de plus en plus chaudes et de plus en plus superficielles.

Ces leptocéphales comprimés latéralement, transparents, se mettent à dériver sous l'action des courants tout en se nourrissant. Des travaux récents ont montré qu'il existe deux principales zones de ponte. Les larves de la zone la plus septentrionale sont transportées vers l'Amérique; celles nées dans la zone la plus méridionale sont entraînées vers l'Europe. Il est bon de remarquer que chacun des deux stocks de larves possède une moyenne vertébrale distincte.

Les leptocéphales des anguilles européennes mènent une vie larvaire très longue (2 ans et demi) et deviennent alors civelles (corps cylindrique, au début transparent et plus tard pigmenté); elles terminent leur vie planctonique en se dirigeant vers les cours d'eau où elles se métamorphosent en petites anguilles jaunes.

C. - Le développement de quelques espèces suivi au laboratoire.

Ce paragraphe est consacré à la description de différentes phases du développement d'œufs et de larves appartenant aux espèces suivantes : *Microchirus variegatus* (DONOVAN), *Pegusa lascaris* (Risso), *Buglossidium luteum* (Risso), *Clupea sprattus* LINNÉ, *Sardina pilchardus sardina* REGAN, *Engraulis encrasicolus* LINNÉ, *Diplodus* sp., *Trachinus vipera* CUVIER et VALENCIENNES.

Il s'agit de notes prises au cours d'observations réalisées au laboratoire sur des œufs récoltés par l'« Ichthys » en décembre 1964, mai et juin 1965 au large des côtes du Languedoc et du Roussillon, du Grau-du-Roi au Barcarès de Saint-Laurent-de-la-Salanque. Le matériel de travail a été prélevé grâce à des pêches horizontales faites pendant 15 minutes à la vitesse d'environ 2 nœuds en utilisant des filets à plancton du type Nansen, de 70 cm de diamètre.

Le plancton pêché est trié vivant au laboratoire, sous loupe binoculaire, en utilisant de préférence la lumière du jour pour éviter des erreurs d'estimation de couleur. Les mensurations sont faites avec un oculaire millimétrique Zeiss. Après détermination et pour permettre leur développement, les œufs sont placés, par espèce, dans des boîtes de Pétri contenant de l'eau de mer filtrée. Au cours de l'évolution, des clichés sont pris régulièrement au moyen d'une loupe binoculaire équipée d'un appareil photographique, un éclairage artificiel étant placé sous les boîtes de Pétri.

L'incubation des œufs et l'élevage des larves se fait aisément jusqu'à la résorption complète du vitellus si on a le soin d'observer certaines précautions. A l'heure actuelle il ne semble pas possible de dépasser ce stade dans ces conditions. On peut remarquer que les œufs résistent bien aux chocs mais il est souhaitable de les transporter le plus rapidement possible en les maintenant à l'abri du soleil ou d'une forte chaleur.

La durée du développement est très nettement influencée par la température. En principe, plus celle-ci est élevée, plus l'évolution est rapide; pourtant, il existe pour chaque espèce des limites thermiques (minimale et maximale) au-delà desquelles la mort est inévitable. Aussi est-il toujours préférable de maintenir, au laboratoire, la température de l'eau dans laquelle se trouvent les œufs à un niveau aussi proche que possible des conditions naturelles. Une autre précaution à prendre est de veiller à la conservation du matériel d'étude dans de bonnes conditions physiologiques. Pour ce faire il est nécessaire de renouveler l'eau au moins une fois par jour; il faut également assurer au milieu une certaine turbulence en lui insufflant de l'air au moyen d'un compte-goutte. Ces procédés permettent d'obtenir une bonne oxygénation, d'éviter les mycoses et de faciliter l'éclosion.

1. *Microchirus variegatus* (DONOVAN).

Récolte : le 25 mai 1965, 16.35-16.50 h ; SO de Sète (43°35'N-03°35'E).

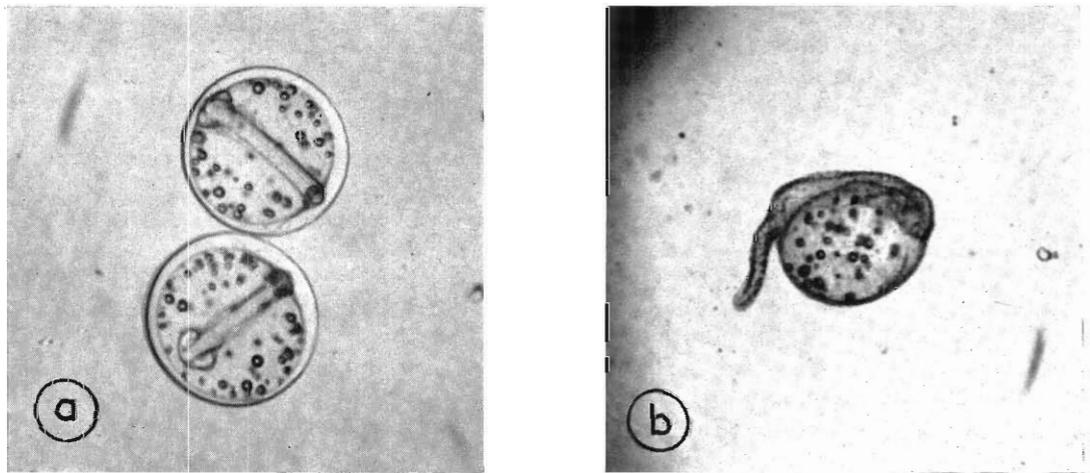


FIG. 2. — Deux stades du développement de *Microchirus variegatus* (DONOVAN) au cours de 21 heures d'observation.

La figure 2 présente deux stades du développement visibles au cours d'un temps d'observation de 21 heures.

a) 25 mai (17h45). Diamètre de l'œuf 1,25 mm environ. 40 à 50 globules d'huile sur le vitellus. Pigments répartis assez régulièrement : chromatophores jaunes, punctiformes, sur le vitellus et très nombreux sur l'embryon; mélanophores punctiformes sur l'embryon et d'autres étoilés sur le vitellus (cet œuf est éclos le lendemain à 14h30; la larve mesurait alors 2,13 mm).

b) 26 mai (18h00). Mélanophores punctiformes, répartis assez régulièrement sur le corps de la larve, particulièrement abondants sur la partie dorsale, existant aussi sur le vitellus. Chromatophores punctiformes, jaunes sur la larve et, en nombre moindre, sur le vitellus.

2. *Pegusa lascaris* (Risso).

Récolte : le 18 juin 1965, 09.40-09.55 h ; S de Palavas (43°29'N-03°53'E).

Deux stades du développement au cours de 19 heures d'observation (fig. 3).

a) 18 juin (20h10). Diamètre de l'œuf 1,0 à 1,05 mm. Vitellus à surface granuleuse et segmentation marginale, renfermant une trentaine de globules d'huile réunis en petits amas ou isolés. Chromatophores jaunes et mélanophores punctiformes, distribués assez régulièrement sur le vitellus et l'embryon, mais plus denses sur ce dernier.

b) 19 juin (15h00). La tête de la larve présente une proéminence accusée. Chromatophores jaunes en réseau sur tout l'embryon. Mélanophores moins nombreux, sur le tronc, la nageoire primordiale et le vitellus.

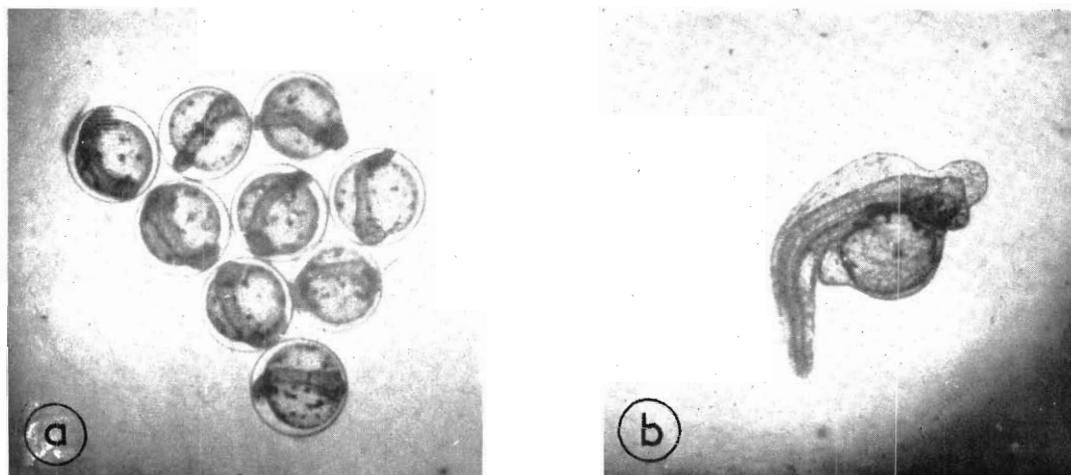


FIG. 3. — Deux stades du développement de *Pegusa lascaris* (Risso) au cours de 19 heures d'observation.

3. *Buglossidium luteum* (Risso).

Récolte : le 25 mai 1965, 10.30-10.45 h ; E de Sète (43°27'N-03°53'E).

Quelques stades du développement au cours de 33 heures d'observation (fig. 4).

a) 26 mai (2h45). Diamètre de l'œuf 0,73 à 0,9 mm; vitellus segmenté à la périphérie; globules d'huile jaunâtres (12 à 18); nombreux chromatophores punctiformes, jaunâtres, sur le vitellus et l'embryon, plus compacts sur ce dernier.

b) 26 mai (4h00). Nombreux chromatophores jaunes, étoilés, sur le vitellus et l'embryon, formant un amas compact sur la partie précaudale.

c) 26 mai (6h30). Ecllosion.

d) 26 mai (11h45). Larve avec sac vitellin; longueur totale 2,2 mm. Chromatophores jaunâtres compacts formant une tache très visible sur la partie précaudale. Quelques mélanophores et des chromatophores jaunes sur la marge dorsale de la nageoire primordiale.

e) 27 mai (11h30). Larves avec sac vitellin; longueur totale : 2,5 mm.

4. *Clupea sprattus* LINNÉ et *Sardina pilchardus sardina* REGAN.

Récolte : le 15 décembre 1964, 11.25-12.05 h ; S du Grau-du-Roi (43°23'N-04°08'E).

Quelques stades du développement de *Clupea sprattus* (fig. 5 a et b) et de *Sardina pilchardus sardina* (fig 5 b, c, d, e).

a) Sprat : diamètre de l'œuf 0,93 à 1,50 mm. Pas de globule d'huile. Espace périvitellin très réduit. Œuf transparent; pigmentation très diffuse. Vitellus segmenté.

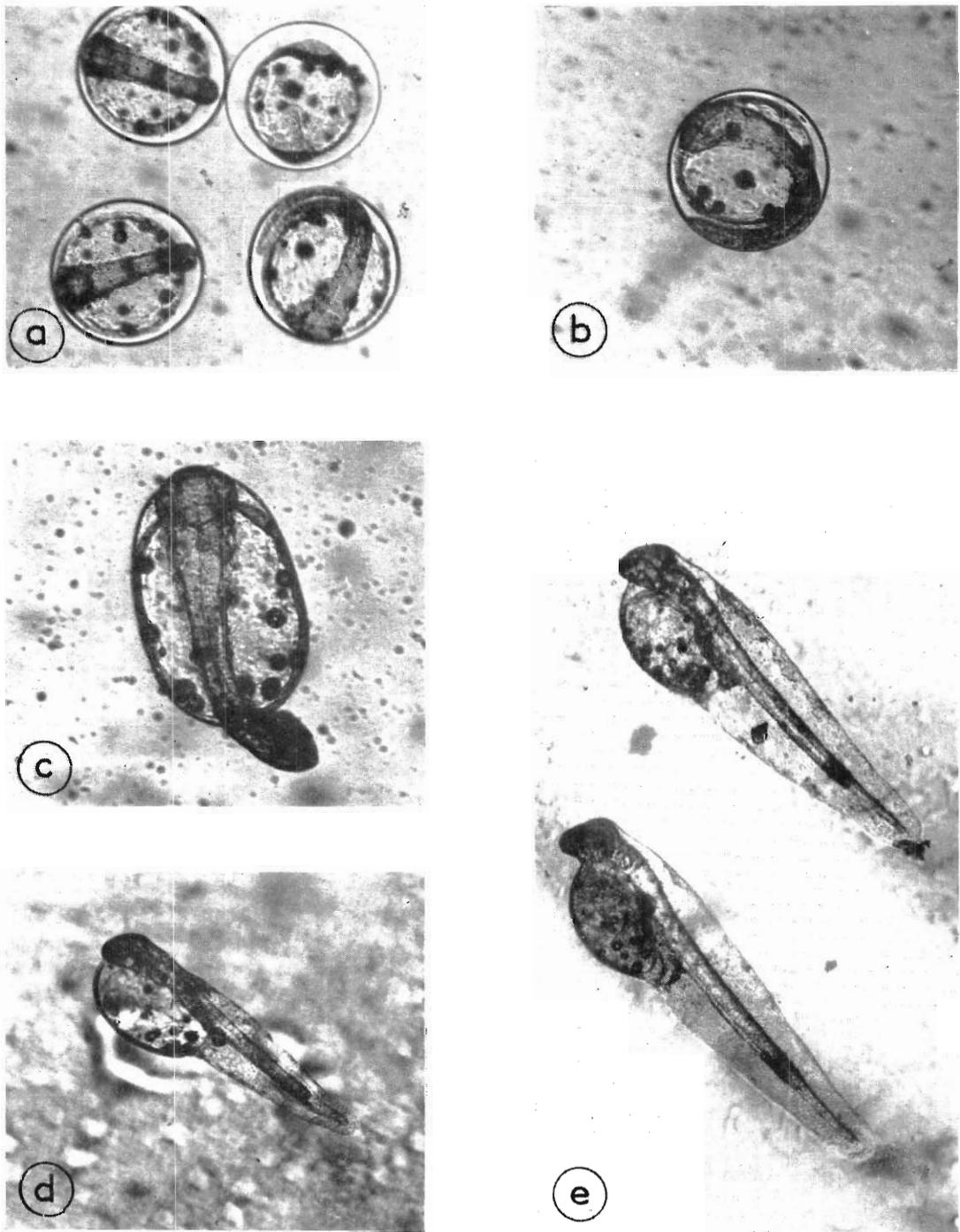


FIG. 4. — Quelques stades du développement de *Buglossidium luteum* (Risso) au cours de 33 heures d'observation.

b) Larve de sprat (en haut sur la figure) comparée à celle de sardine (en bas). Grande ressemblance mais, chez le sprat, pas de globule d'huile, pigmentation très diffuse.

c) Sardine : diamètre de l'œuf 1,3 à 1,75 mm. Un globule d'huile jaunâtre de 0,14 à 0,17 mm de diamètre. Surface de l'œuf irisée. Espace périvitellin très large. Segmentation du vitellus très serrée.

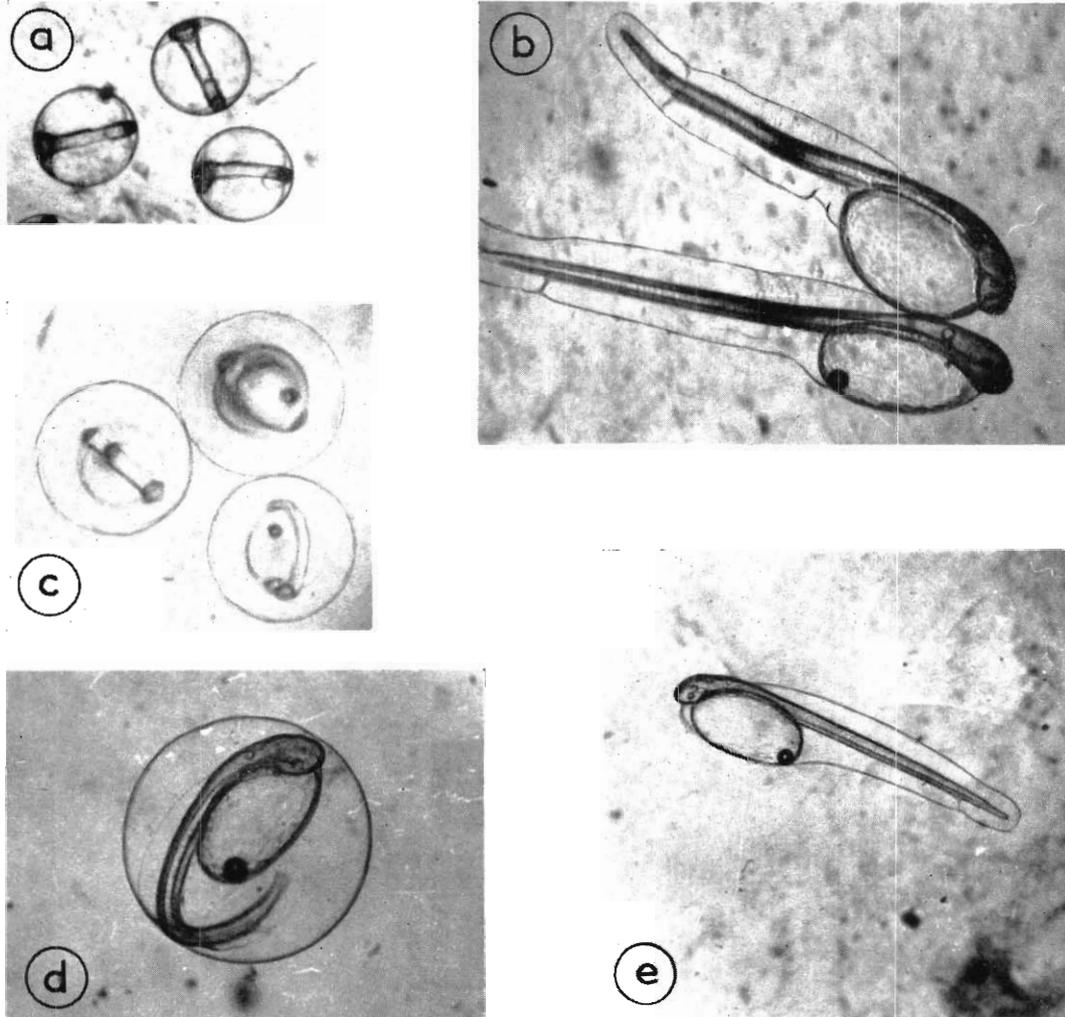


FIG. 5. — Quelques stades du développement de *Clupea sprattus* LINNÉ et de *Sardina pilchardus sardina* REGAN.

d) Stade avancé de l'œuf de sardine, apparition de quelques mélanophores punctiformes sur le tronc de l'embryon. Globule d'huile à la partie postérieure du sac vitellin.

e) Larve de sardine à l'éclosion : quelques mélanophores punctiformes épars sur le corps. Position de l'anus très reculée. Globule d'huile à la partie postérieure du sac vitellin.

5. *Engraulis encrasicolus* LINNÉ.

Récolte : le 18 juin 1965, 09.40-09.55 h ; S de Palavas (43°29'N-03°53'E).

Quelques stades du développement au cours de 19 heures d'observation (fig. 6).

- a) 18 juin (19h20). Œuf ellipsoïdal, transparent, sans pigmentation. Vitellus segmenté à surface légèrement granuleuse.
- b) 19 juin (2h00). L'embryon occupe la totalité du grand axe du vitellus. Aucune pigmentation.
- c) 19 juin (11h30). L'embryon fait presque le tour complet du vitellus. Quelques mélanophores punctiformes sur sa partie caudale.
- d) 19 juin (14h00). Larves écloses : une douzaine de mélanophores ventraux au milieu du corps; position de l'anus très reculée. Vitellus très allongé, atteignant près des 2/3 de la longueur totale.

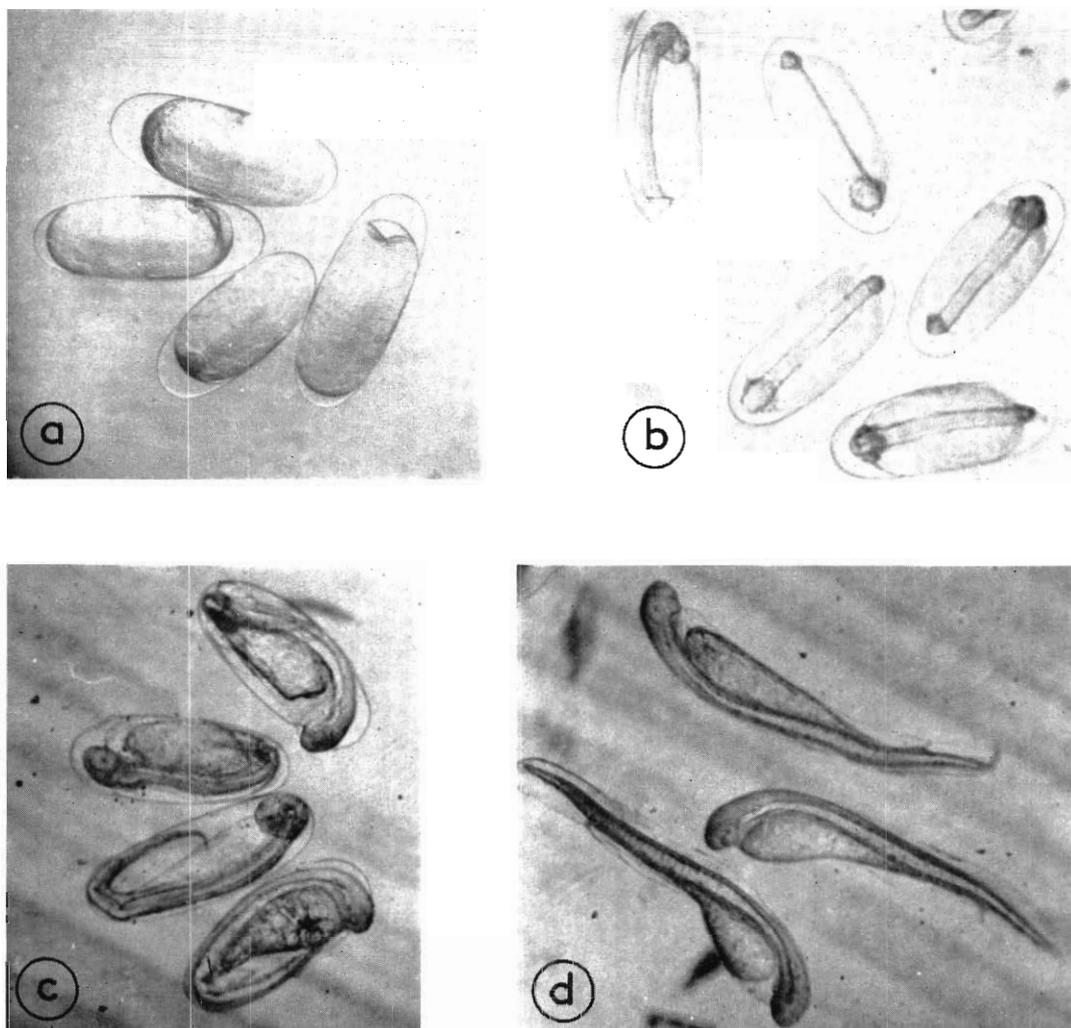


FIG. 6. — Quelques stades du développement d'*Engraulis encrasicolus* LINNÉ au cours de 19 heures d'observation.

6. *Diplodus* sp.

Récolte : le 19 mai 1965, 00.55-01.10 h; au large du Barcarès de Saint-Laurent-de-la-Salanque (42°46'N-03°06'E).

Quelques stades du développement au cours de 65 heures d'observation (fig. 7).

- a) 19 mai (19h30). Les œufs observés diffèrent légèrement des œufs typiques de *Diplodus sargus*. Leur diamètre varie de 0,85 à 1,58 mm (sur la figure, œufs de 0,85 à 1,01 mm). Un globule

d'huile jaune pâle (0,17 à 0,21 mm de diamètre) situé à égale distance des parties céphalique et caudale de l'embryon. Espace périvitellin presque nul, vitellus non segmenté. Pas de mélanophores; chromatophores punctiformes, jaunâtres, sur le tronc et la partie céphalique de l'embryon.

b) 20 mai (10h55). Œufs à un stade peu avancé. La queue n'est pas encore détachée du vitellus.

c) 20 mai (10h55), autre lot. Œufs à un stade avancé : queue de l'embryon plus développée. Au fur et à mesure de l'évolution le globule d'huile se rapproche de la partie caudale de l'embryon. Les chromatophores se répandent sur tout le corps et autour du globule mais tendent à devenir étoilés. Apparition de mélanophores punctiformes, beaucoup plus petits que les chromatophores

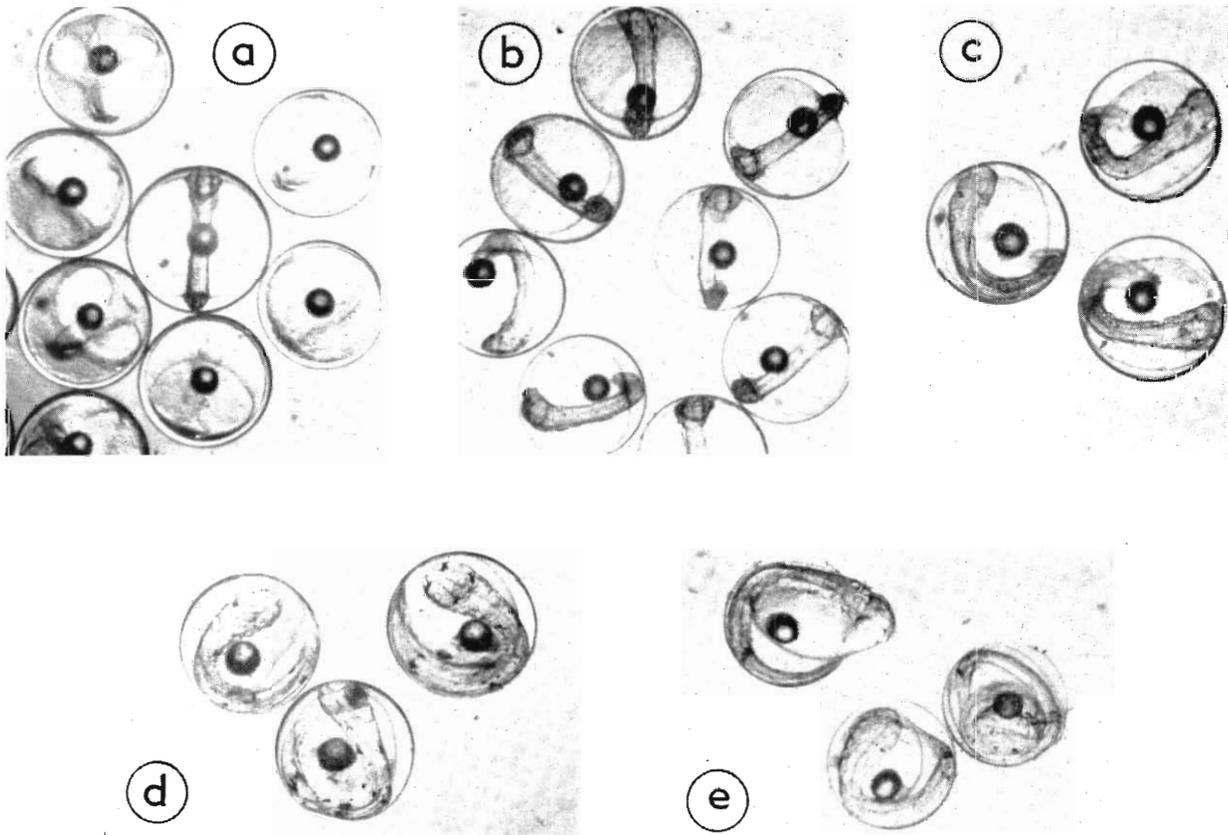


FIG. 7 (a à e). — Quelques stades du développement de *Diplodus* sp. au cours de 65 heures d'observation.

jaunes, tout le long du corps, en particulier du côté dorsal; quelques mélanophores sur le vitellus, selon les œufs.

d) 20 mai (18h00). Œufs aux stades les plus avancés : l'embryon occupe la quasi-totalité de l'œuf, la queue est bien détachée de la masse vitelline. Des mélanophores apparaissent sur l'hémisphère inférieur du globule d'huile. Les chromatophores jaunes tendent à devenir plus compacts dans les régions précaudale et céphalique antérieure, derrière l'œil et sur le 1/4 antérieur du tronc.

e) 21 mai (10h00). Œufs, juste avant l'éclosion : outre les chromatophores jaunes précités, des mélanophores punctiformes très nets, sur deux rangées, le long de la partie dorsale et sur la tête de l'embryon. Ce dernier occupe la totalité de l'œuf. Quelques mélanophores étoilés constants, distincts de quelques chromatophores punctiformes, jaunâtres, sur la partie inférieure du globule d'huile.

f) 20 mai (18h00). Une des premières larves écloses, provenant des œufs qui avaient atteint le stade le plus avancé le 20 mai à 10h55 (c) : longueur totale 2,12 mm, longueur préanale 0,95 mm. Globule d'huile à la partie postérieure du vitellus, juste en avant de l'anus. Mélanophores dorsaux et 5 amas de chromatophores jaunes ainsi répartis : 2 amas de part et d'autre de la base de la tête et tendant à s'unir, 2 en arrière de l'œil à droite et à gauche, 2 moins importants à droite et à gauche, au 1/4 antérieur environ du tronc, enfin 2 en position dorso-ventrale au 1/3 postérieur du corps. Chromatophores jaunes, étoilés, sur le globule d'huile; pas de pigment sur le vitellus.

g) 21 mai (11h00). Une larve : longueur totale 2,73 mm, longueur préanale 1,19 mm. Corps allongé, transparent, 4 amas de chromatophores jaunes : à la partie inférieure de la bouche, en arrière de l'œil, entre les 4^e et 5^e myomères à partir de la queue (amas divisé en 2 masses, l'une dorsale, l'autre ventrale), à la partie postérieure du globule d'huile. Mélanophores punctiformes, bien séparés les uns des autres sur toute la région dorsale; d'autres, petits et étoilés, sur la face ventrale au niveau des derniers chromatophores de la caudale.

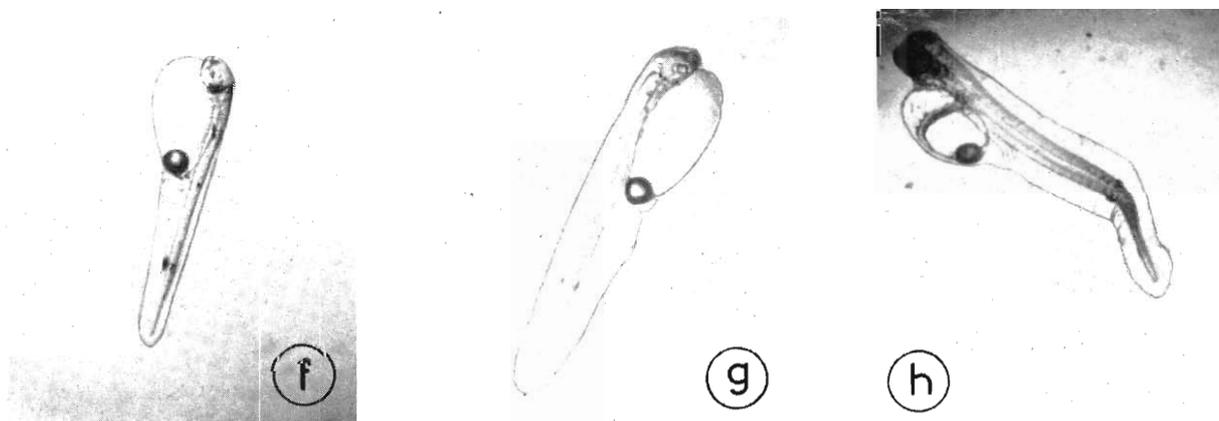


FIG. 7 suite (f à g). — Développement de *Diplodus* sp.

Chez certaines larves le nombre des amas de chromatophores jaunes est de 6; en plus des 4 amas précités, on en observe deux autres : l'un un peu en arrière de la partie céphalique, divisé en deux masses, l'autre sur la partie dorsale, au niveau de l'anus. Mélanophores punctiformes tout le long du corps jusqu'à la tête mais non sur la partie caudale.

h) 22 mai (11h30). Larve très allongée, mélanophores situés sur la moitié antérieure de la région qui sépare l'anus de l'extrémité de la caudale, sur la partie frontale de la tête et sur la partie inférieure du globule d'huile. A mi-distance de l'anus et de l'extrémité de la caudale, 2 amas de chromatophores jaunes, l'un dorsal avec une masse mélanophorique, l'autre ventral. D'autres chromatophores situés à la partie postérieure du globule d'huile, sur l'arrière de l'œil, sur la tête et en position dorso-ventrale, au niveau de l'anus. Ebauche d'une pectorale visible; une petite tache mélanophorique à l'extrémité de la caudale incolore.

7. *Trachinus vipera* CUV et VAL .

Récolte : le 19 mai 1965, 00.55-01.10 h, au large du Barcarès de Saint-Laurent-de-la-Salanque (42°46'N-03°06'E).

Quelques stades du développement au cours de 148 heures d'observation (fig. 8).

a) 19 mai (17h30). Diamètre de l'œuf 0,95 à 1,07 mm. Espace périvitellin nul, 4 à 6 globules d'huile sur l'hémisphère supérieur du vitellus qui est non segmenté.

Au stade le moins avancé (œuf situé à gauche en haut sur la photographie), chromatophores punctiformes régulièrement répartis sur le vitellus et l'embryon; celui-ci en porte le plus grand nombre. Mélanophores beaucoup moins nombreux, situés sur tout le vitellus.

Au stade le plus avancé (queue de l'embryon déjà formée, appliquée contre le vitellus), chromatophores punctiformes et mélanophores plus abondants qu'au stade précédent. Apparition de chromatophores étoilés, notamment sur le vitellus et sur la tête de l'embryon. Les mélanophores restent moins nombreux que les chromatophores jaunes.

b) 20 mai (10h45). Stade le moins avancé : les chromatophores punctiformes paraissent devenir filamenteux; relativement rares sur le vitellus, ils restent nombreux sur l'embryon, en particulier sur les parties céphalique et caudale.

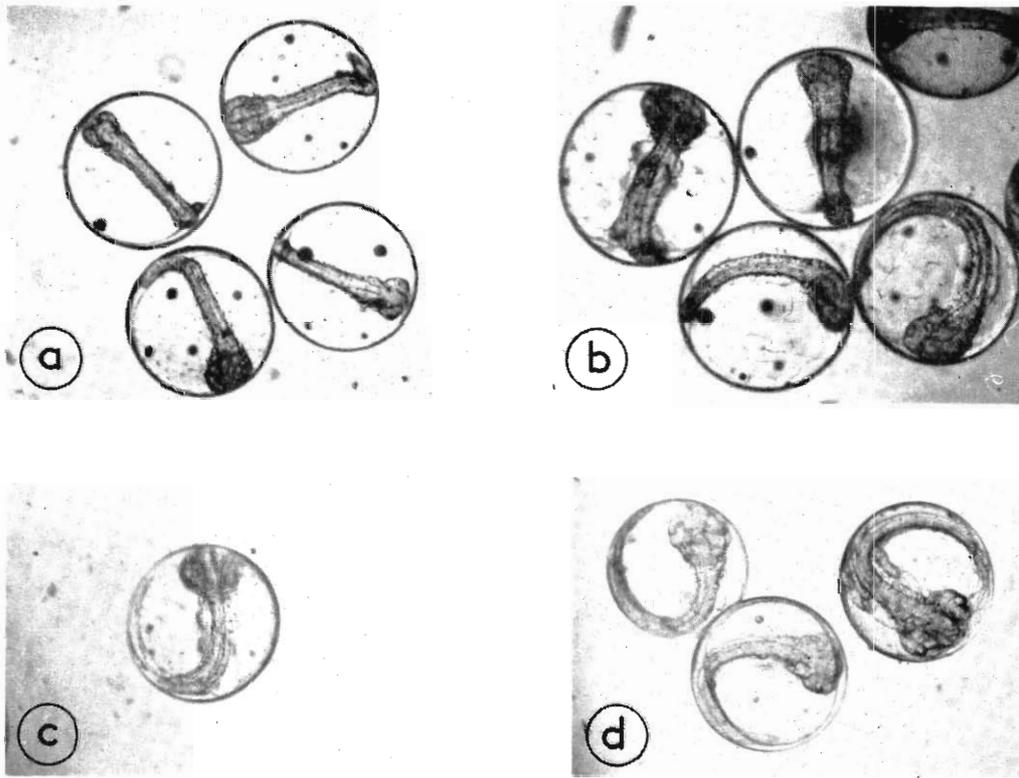


FIG. 8 (a à d). — Quelques stades du développement de *Trachinus vipera* C.V. au cours de 148 heures d'observation.

Stade le plus avancé : l'embryon occupe les 3/4 environ de la circonférence de l'œuf. Queue bien développée mais pas encore détachée de la masse vitelline. On voit l'ébauche des nageoires pectorales. Chromatophores et mélanophores répartis comme précédemment mais plus nombreux et formant un réseau sur le vitellus; il existe un petit nombre de chromatophores punctiformes jaunes sur l'embryon; les mélanophores punctiformes semblent se concentrer dans l'hémisphère supérieur du vitellus, le nombre de ceux qui sont répartis régulièrement variant selon les œufs.

c) 20 mai (18h00) : l'ébauche des nageoires pectorales est plus nette.

d) 21 mai (10h00). L'embryon occupe la totalité de la circonférence de l'œuf. Les chromatophores jaunes, filamenteux, s'étalent de plus en plus à la surface du vitellus et de l'embryon. Les mélanophores punctiformes sont très visibles à ce stade sur le vitellus et sur l'embryon. Les chromatophores punctiformes, jaunes, sont pratiquement localisés sur le vitellus.

e) 22 mai (11h00). Les œufs sont déjà éclos et les larves ont atteint la taille d'environ 3,4 mm (longueur préanale 1,35 mm). Formation des nageoires pectorales et ventrales. De la base de la

tête aux 2/3 antérieurs du tronc, mélanophores réticuliformes abondants; le reste du corps, non pigmenté, est transparent. Des mélanophores sur les yeux, sur 2/3 des nageoires ventrales; un grand mélanophore filamenteux dans l'espace inter-orbitaire; quelques autres sur la tête et le tronc. Chromatophores jaunes abondants sur le vitellus et sur la membrane primordiale en 4 amas dorsaux : au niveau de la base des pectorales, un peu en avant et un peu en arrière de l'anus, entre ce dernier et l'extrémité de la queue (juste avant la masse mélanophorique du tronc).

23 mai (13h30). Bien qu'elle ne soit pas illustrée, cette observation mérite d'être décrite : pas de changement majeur mais chez quelques larves, les chromatophores jaunes en amas sont localisés selon 5 zones, la 5^e se situant juste en arrière de la dernière du stade précédent. En outre, 1 ou 2 amas de chromatophores sur la nageoire primordiale du côté ventral ainsi qu'au niveau des 4^e et 5^e amas dorsaux.

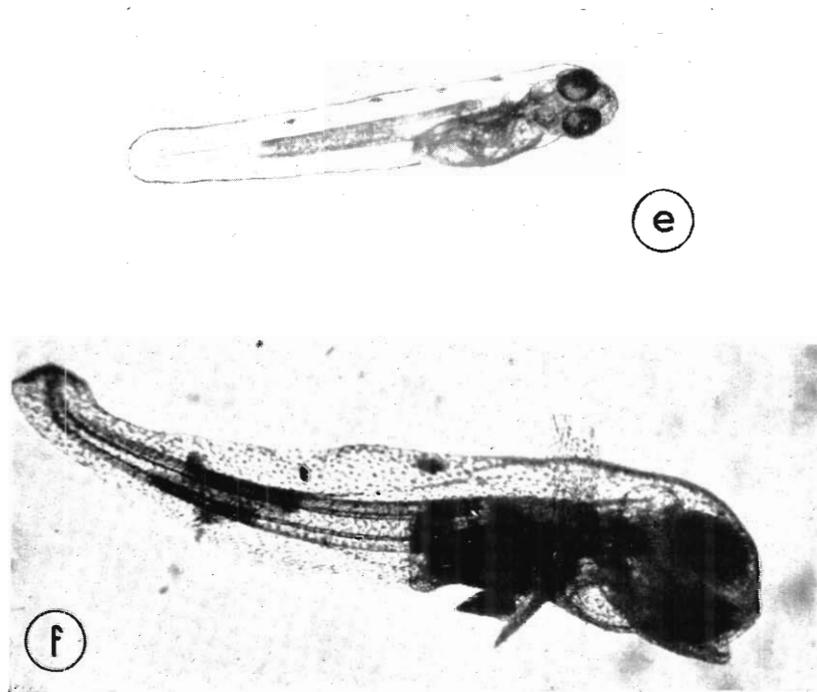


FIG. 8 suite (e et f). — Développement de *Trachinus vipera*.

f) 25 mai (21h00). Longueur totale : 3,77mm. Nageoires pectorales et ventrales très développées. Ces dernières sont fortement pigmentées de noir. Mélanophores concentrés en deux zones, l'une préanale, l'autre post-anale. Œil très pigmenté. Quelques amas dorsaux de pigment noir sur la nageoire primordiale.

D. - Importance de l'étude des œufs et larves de poisson pour la pêche.

I. *Éléments apportés par cette étude.*

Cette question a été abordée au début de l'exposé. Il faut maintenant en parler de façon plus détaillée et voir les éléments que peut apporter l'observation des œufs et larves planctoniques dans le domaine de la pêche.

Indiquons qu'une étude de ces éléments géographiquement précise et renouvelée périodiquement permet d'obtenir, entre autres, trois types de données.

1. Connaissance des dates de ponte d'après la période d'apparition des œufs et des larves dans le plancton.

2. Détermination des zones fréquentées par les poissons au moment de la ponte et observations de leurs migrations. Il est bien certain en effet que l'abondance de tels éléments planctoniques signale, au moins dans les secteurs où les courants sont faibles, que les reproducteurs se trouvent à proximité. On observe très fréquemment ce fait pour les sardines; de même, la recherche dans le plancton des œufs de certains poissons de fond tels que le lieu jaune (*Gadus pollachius*), le lieu noir (*Gadus virens*), la morue, était un moyen souvent employé pour la détection de ces espèces avant l'utilisation courante des sondeurs ultra-sonores.

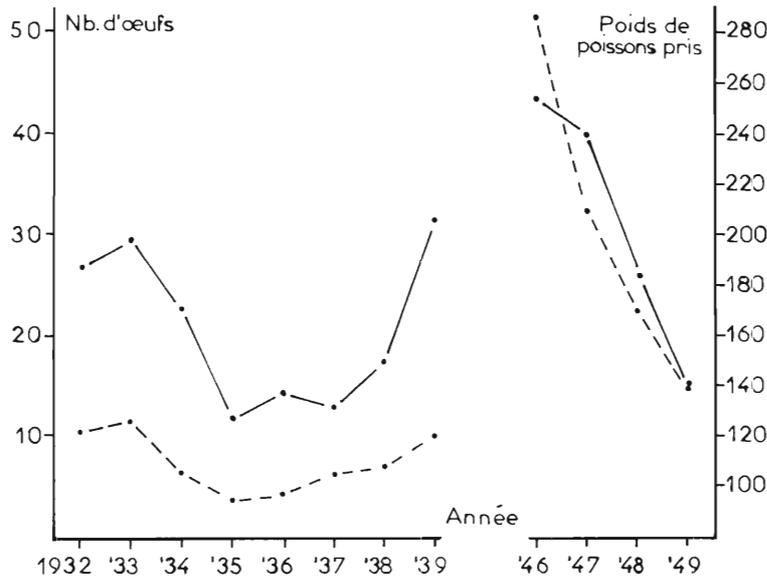


FIG. 9. — Graphique montrant la correspondance entre le nombre d'œufs de poissons récoltés au filet à plancton en Mer du Nord et les captures des chalutiers opérant dans la même région. D'après HENDERSON (1954). Pour les œufs, les chiffres indiquent les moyennes annuelles du nombre d'œufs récoltés dans 100 m³ d'eau de mer, établies d'après les prélèvements mensuels. Pour les apports de chalutiers, ils indiquent les quantités pêchées en 100 heures de trait (unité = British hundred-weight, CWT, soit 50,800 kg).

3. Estimation du stock des espèces ichthyologiques considérées d'après l'état de leurs stades planctoniques (œufs fécondés, larves vivantes, etc.). Dans les prévisions de pêche à plus ou moins longue échéance, l'estimation quantitative des œufs de poissons dans une zone déterminée peut effectivement donner des indications précieuses. C'est la raison pour laquelle l'Institut des Pêches de Sète évalue régulièrement l'importance de la ponte des sardines dans la région. Dans un même ordre d'idées, et comme le mentionne HARDY (1956), HENDERSON remarque en 1954 que dans les zones de pêche fréquentées par les chalutiers anglais la richesse plus ou moins grande en œufs de poissons, d'une année à l'autre, coïncide avec les variations des apports en poissons de fond (fig. 9).

II. Exemples.

Les trois points précédents pourraient être illustrés par des exemples nombreux. Pour ne parler que des secteurs assez proches de nous, j'évoquerai différents travaux réalisés en Adriatique, en Méditerranée occidentale et, pour l'Atlantique, en baie ibéro-marocaine.

1° **Adriatique.** Nombreuses sont les observations faites, depuis 1940, par les auteurs yougoslaves sur la sardine et l'anchois.

Sardine. GAMULIN a consacré une série de publications (1940, 1948, 1954) à l'étude des œufs et larves de sardines en Adriatique orientale. Bien qu'il ait constaté que les sardines pondent tout au long des côtes yougoslaves, cet auteur, grâce aux campagnes réalisées en 1948 et 1949 par le

navire océanographique « Hvar », met en évidence trois principales zones de reproduction : la première en Adriatique septentrionale, la seconde dans la zone est de l'Adriatique moyenne, la troisième à la limite entre l'Adriatique moyenne et l'Adriatique méridionale (île de Palagrutz). Les reproducteurs se tiennent essentiellement au-dessus des fonds de 60 à 120 m, exceptionnellement jusqu'à 150 m.

En 1959, HURÉ confirme l'importance de la ponte dans les parages de cette île et, toujours d'après le matériel récolté par le « Hvar », KARLOVAC (1955) précise la répartition des larves et post-larves de sardines en Adriatique.

Du point de vue de la répartition dans le temps, on peut dire que la ponte s'étale d'octobre à avril en Adriatique moyenne, de novembre à mai en Istrie (GAMULIN et KARLOVAC, 1957; GAMULIN et ZAVODNIK, 1961).

L'importance de la ponte a été également estimée par GAMULIN et KARLOVAC au cours de cinq campagnes faites d'octobre 1950 à avril 1951; le chiffre maximum enregistré, par mètre carré de surface d'eau de mer, est de 147 œufs. HURÉ (1961) estime que dans la région de Palagrutz le pourcentage d'œufs morts s'est élevé à 40 % en 1959 et à 24 % en 1960.

Anchois. D'après KARLOVAC (1963), c'est surtout en Adriatique septentrionale et moyenne que pond l'anchois; le maximum de larves se trouve au-dessus des fonds de 150 à 200 m. Comme pour la sardine, on note certaines différences dans les dates de ponte selon la région d'observation : avril à octobre en haute Adriatique, mi-avril à août en Adriatique moyenne (GAMULIN, 1940; VUCETIC, 1957). La densité d'œufs d'anchois au mètre carré d'eau de mer est de 30 de la fin mai au début de juin, de 32 de la fin juin au début de juillet et de 6 seulement de fin juillet au début d'août (VUCETIC, 1964).

2° Côtes espagnoles de Méditerranée. Des résultats intéressants ont été obtenus pour la sardine par les auteurs espagnols.

D'après l'examen de différentes études faites sur les sardines adultes aussi bien que sur les zones de ponte, SUAU (1959) pense pouvoir distinguer quatre « populations » principales vivant sur les côtes espagnoles de Méditerranée. D'après lui, une première se situe entre la frontière française et Sagunto, au sud de Castellon de la Plana (îles Columbretes incluses); son centre de ponte se trouve en face de l'embouchure de l'Ebre (PLANAS et ROIG, 1949). La seconde qui fréquente la région comprise entre le cap de la Nao et Carthagène, ainsi que les îles d'Ibiza et de Formentera, a son aire de frai à proximité de Guardamas, au sud d'Alicante. La troisième se tient entre Carthagène et le détroit de Gibraltar; elle se reproduit surtout autour de Motril. Enfin la quatrième peuple les eaux de l'île de Majorque, sa principale zone de ponte étant localisée à la baie de Palma (OLIVER, 1957).

C'est à MASSUTI (1955) que l'on doit des précisions sur la durée de la ponte dans les eaux espagnoles de diverses régions. Ces données proviennent de quatre campagnes réalisées de 1951 à 1954. Pour la zone continentale, l'auteur pense que la reproduction des sardines s'effectue entre décembre et fin mars mais qu'elle présente deux maximums : le premier fin janvier, le second début mars. Pour la région de Majorque, la ponte se fait de novembre à février. D'une manière générale, les reproducteurs se groupent au-dessus de fonds de 100 à 150 m.

3° Golfe du Lion. Pour prendre un exemple qui m'est particulièrement bien connu, je résumerai les données obtenues sur la sardine du golfe du Lion (LEE, 1961). Dans cette région, la sardine vit sur le plateau continental et ne dépasse guère l'isobathe de 150 m. L'importante zone de pêche que constitue le golfe du Lion se divise en trois parties principales :

Roussillon, de Port-la-Nouvelle à la frontière espagnole,
Languedoc, du Grau-du-Roi à Valras,
Provence, à l'est de l'embouchure du Rhône.

L'analyse du plancton, effectuée d'une façon régulière entre 1958 et 1962 dans toute la zone côtière du golfe du Lion, a donné les résultats suivants.

1) *Zones de ponte.* Pour la région de Sète les œufs ont surtout été récoltés au-dessus de fonds de 20 à 80 m entre Palavas et Agde. Leur maximum de densité se situe au-dessus des fonds de 40 m environ, c'est-à-dire approximativement à 7 milles de la côte.

Pour la Provence, on note deux aires principales de concentration de sardine en ponte :

la première au large de la Camargue, au-dessus des fonds de 70-90 m, son centre se plaçant au large de la baie de Beauduc,

la seconde du large de Carry-le-Rouet à l'île de Riou, au-dessus des fonds de 60-70 m.

Dans le Roussillon, les principales captures d'œufs se font au large de Collioure, au-dessus des fonds de 35 à 80 m.

Bien que la localisation de ces zones puisse changer en fonction des variations des conditions hydrologiques, on peut leur attribuer une fixité relative en raison d'une certaine constance dans le régime hydrologique du secteur.

2) *Période de ponte.* La ponte des sardines du golfe du Lion s'étale de septembre à mars; elle peut se prolonger jusqu'en mai et même au-delà dans les parages de Marseille, ou au contraire s'arrêter en février, comme c'est le cas dans le Roussillon. L'examen des œufs et des larves a permis de constater que la ponte n'est pas continue mais passe par deux maximums qui se situent le plus souvent en novembre et en février.

3) *Conditions de milieu correspondant à la ponte.* Des œufs de sardines sont récoltés dans les eaux dont les limites de température sont les suivantes : 11°3 à 20°1 à 5 m, 12°2 à 21°1 à 25 m, 11°3 à 17°1 à 50 m. La limite inférieure au-dessous de laquelle le plancton ne renferme aucun œuf de sardine se tient autour de 11°. Les pêches d'œufs les plus importantes se font lorsque la température de l'eau est comprise entre 11°3 et 17° à 5 m, 12°2 et 17°3 à 25 m. Pour la salinité, les valeurs extrêmes pendant la période de reproduction sont : 36.08 et 38.20 ‰ à 50 m. La ponte paraît s'arrêter lorsque la salinité tombe en dessous de 36 ‰. Cependant, si elle est influencée de façon directe par les variations de température, celles de la salinité l'affectent moins et ne sont évidentes que dans les cas de modification profonde du milieu ; en revanche, d'autres facteurs hydrologiques, tels la teneur en oxygène ou en sels nutritifs, peuvent intervenir plus directement.

4) *Fécondité.* Sur 1 500 œufs récoltés dans le golfe du Lion en 1959, 64,5 % étaient vivants et fécondés, 12,2 % morts non fécondés, 23,3 % morts après fécondation. Ces pourcentages de mortalité sont inférieurs à ceux signalés pour d'autres régions méditerranéennes, l'Adriatique notamment, où 40 % des œufs fécondés seulement parviennent à survivre. En conséquence, on peut dire que la fécondité est bonne dans le golfe du Lion. Ceci est un facteur rassurant pour l'avenir de la pêche; une exploitation même intensive des bancs de sardines ne devrait pas entraîner la diminution des stocks. Cette constatation a amené l'Institut des Pêches à conseiller dès 1959 l'utilisation d'engins modernes (sondeurs ultra-sonores, filets tournants et coulissants), utilisation qui est à l'origine du développement spectaculaire de la pêche du poisson de surface dans notre région, le tonnage ayant passé de moins de 2 000 tonnes avant 1960 à plus de 15 000 tonnes en 1964.

Signalons enfin que, malgré la rareté de la sardinelle (*Sardinella aurita* C.V.) dans le golfe du Lion, il nous a été donné d'observer une zone de ponte de ce clupe au large de Sète en 1959 (MAURIN et LEE, 1960). Les conditions hydrologiques au moment de la pêche des œufs de ces sardinelles étaient les suivantes : à 5 m, température 22° C, salinité 37,54 ‰ ; à 20 m, 21°5 et 37,92.

4° *Baie ibéro-marocaine.* La synthèse d'une dizaine d'années d'observations sur la sardine et l'anchois de la côte atlantique marocaine a été publiée en 1959 par J. et M.-L. FURNESTIN.

Sardine. La saison de ponte principale est l'hiver, secondairement le printemps. On reconnaît généralement deux aires de ponte, nord et sud, séparées par une solution de continuité de 250 à 400 km (au nord, du cap Spartel à Casablanca; au sud, du cap Ghir au cap Juby et certainement vers le Rio de Oro). Il y a, bien entendu, des variations saisonnières et géographiques annuelles (fig. 10).

La température est le facteur essentiel dans la localisation du phénomène : la ponte se produit entre 15°5 et 20°, avec un optimum vers 16-18°. On peut en tirer une loi concernant la baie ibéro-marocaine : la ponte est faible et éparse si l'hiver est froid, elle est forte et limitée à une étendue restreinte s'il est chaud. Donc, sur le plan pratique, à un hiver chaud correspondent de fortes concentrations de reproducteurs et des possibilités accrues de pêche; d'un hiver froid résultent un éparpillement des bancs et des pêches moindres. Ces conclusions ne concernent du reste que la saison de reproduction car, ensuite, les sardines se rassemblent dans le secteur central, selon des exigences thermiques différentes.

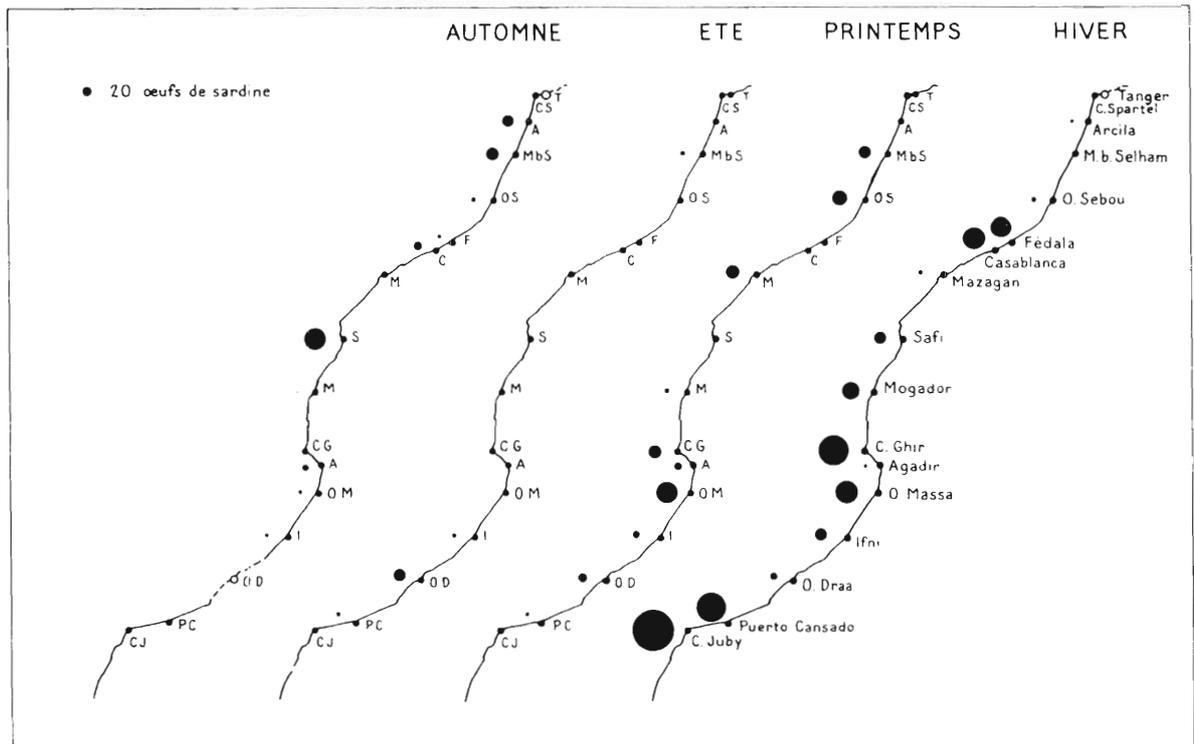


FIG. 10. — Répartition géographique et saisonnière des œufs de sardines dans la zone côtière marocaine, année 1949 (J. et M.-L. FURNESTIN, 1959).

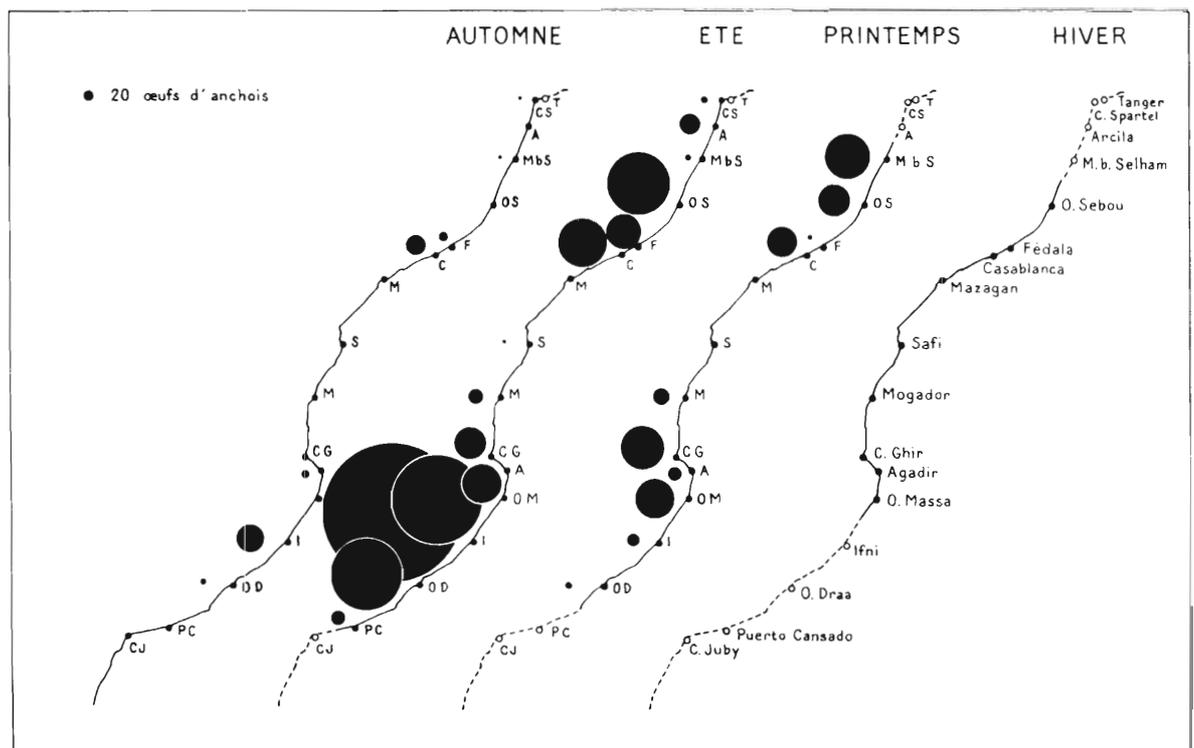


FIG. 11. — Répartition géographique et saisonnière des œufs d'anchois dans la zone côtière marocaine, année 1947 (J. et M.-L. FURNESTIN, 1959). Le pointillé indique les parties de la côte où la prospection n'a pas été faite.

Anchois. La ponte se fait principalement en été (parfois au printemps). Il y a deux aires, analogues à celles de la sardine, correspondant aux secteurs nord et sud et se prolongeant sans doute dans la baie de Cadix et sur la côte saharienne. On observe aussi des variations d'une année à l'autre (fig. 11).

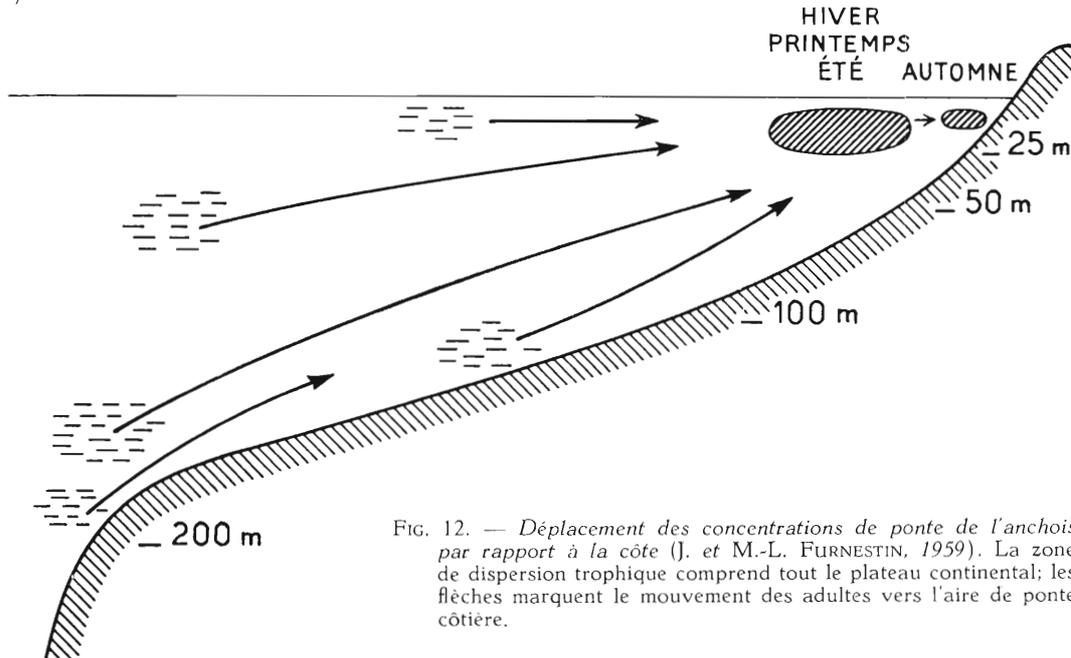


FIG. 12. — Déplacement des concentrations de ponte de l'anchois par rapport à la côte (J. et M.-L. FURNESTIN, 1959). La zone de dispersion trophique comprend tout le plateau continental; les flèches marquent le mouvement des adultes vers l'aire de ponte côtière.

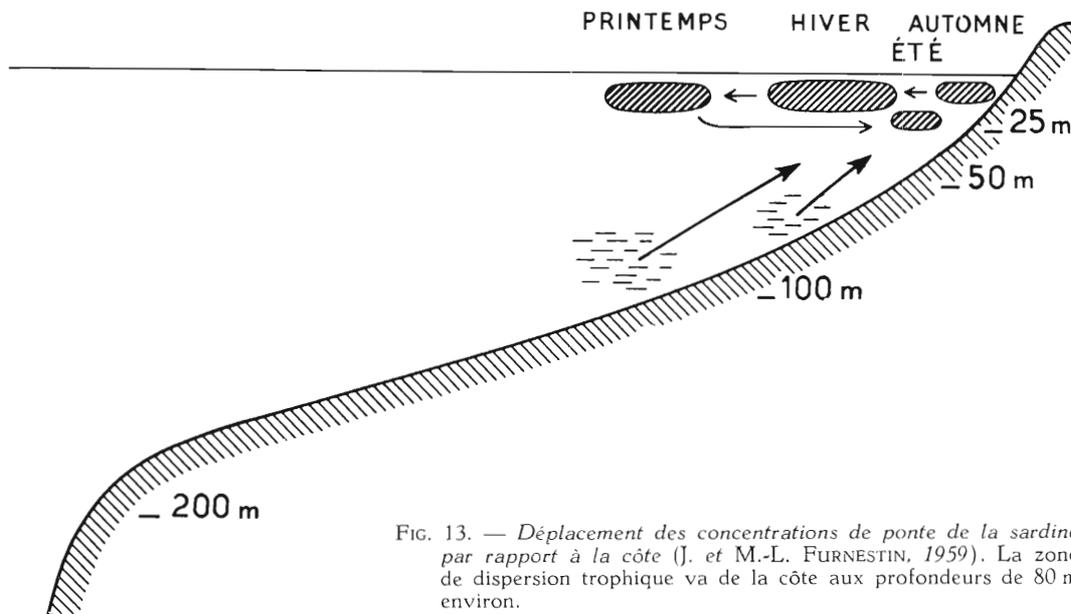


FIG. 13. — Déplacement des concentrations de ponte de la sardine par rapport à la côte (J. et M.-L. FURNESTIN, 1959). La zone de dispersion trophique va de la côte aux profondeurs de 80 m environ.

Pour l'anchois la température joue également un rôle capital; la marge thermique va de 15°8 à 24°; elle est plus large que pour la sardine et l'optimum est plus haut : 18-23°. Mais le parallélisme avec la sardine est assez étroit cependant pour que soit énoncée une loi similaire : un hiver froid annonce une ponte tardive, un hiver chaud une ponte précoce.

Enfin, pour ces deux clupes, la ponte donne lieu à des déplacements vers la côte (fig. 12-13).

III. Facteurs influant sur le devenir des œufs et larves.

Pour tirer de l'étude des œufs et larves de poissons le maximum de données en vue de la pêche scientifique, il faut tenir compte de nombreux facteurs.

1. Température. Le repérage des frayères se fait d'autant mieux que les poissons recherchent généralement des conditions physiques optimums de milieu au moment de la ponte, nous l'avons vu pour la sardine et l'anchois; les migrations génétiques annuelles se font ainsi dans les mêmes secteurs, ou mieux, dans des secteurs d'ambiance identique.

Néanmoins, les œufs ne demeurent pas nécessairement là où ils sont pondus. Les œufs flottants, montant en surface, subissent souvent des différences de température importantes par rapport au niveau auquel ils ont été émis : ceux de morue, par exemple, sont pondus vers 50 m de profondeur à 4-5°, alors que les eaux superficielles sont à 7°.

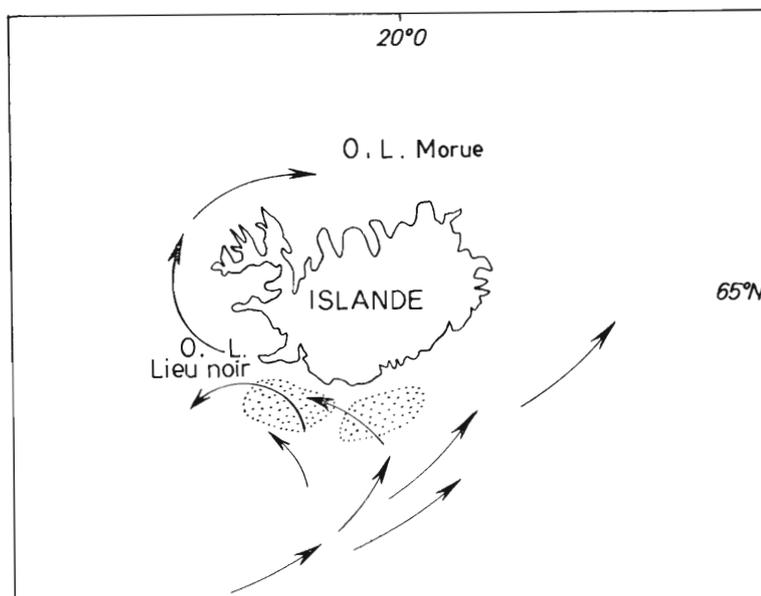


FIG. 14. — Dérive des œufs et larves de morue et de lieu noir autour de l'Islande, à partir des frayères, sous l'influence du courant anticyclonique entourant l'île. O., L. = œufs, larves; les pointillés indiquent les frayères, les flèches, le courant.

On a donc cherché à dresser des tables donnant les conditions optimales de température des frayères dans différents secteurs : on peut voir ainsi sur les tables de JEAN (1956), de HELA et LAEVASTU (1961), que le hareng fraie dans des eaux de 3 à 7° en Norvège, de 6 à 12° dans le Pas-de-Calais.

2. Problème de la dérive des œufs et larves. Les œufs de poissons sont incapables de mouvements propres. Cependant ils effectuent des déplacements verticaux à la suite des variations de densité de l'eau de mer, consécutives à des changements de température ou de salinité.

Les larves, en revanche, peuvent effectuer des mouvements propres. Ce sont des déplacements verticaux et horizontaux dont l'ampleur est supérieure à celle des œufs. Ainsi, chez certains poissons qui pondent près du fond, la larve à l'éclosion, du fait de sa forme et de sa faible densité, est entraînée vers la surface. Après la métamorphose et notamment la formation des nageoires, la post-larve regagnera le fond pour mener sa vie benthique.

Mais les œufs flottants, comme les larves, sont essentiellement soumis à l'action des vents et des courants qui sont à l'origine de déplacements horizontaux sur des distances plus ou moins grandes, parfois considérables, lorsque les œufs, par exemple, ont été émis dans une zone soumise à l'influence des grands courants océaniques tels que le Gulf-Stream ou le courant de Benguela.

Œufs et larves dérivent donc avec les courants et leur rencontre dans un secteur ne signifie par suite pas toujours la présence des reproducteurs alentour. C'est ici évidemment que l'hydrologie intervient et que l'on voit les liens inextricables entre les hôtes du milieu marin et le milieu lui-même.

PETERSEN (1893) fut un des premiers à signaler la dérive des œufs pélagiques. Par la suite, on s'est intéressé aussi à la durée de la vie pélagique des larves.

J. SCHMIDT (1909), étudiant la morue et le lieu noir (*Gadus morrhua* et *G. virens*) autour de l'Islande, constatait que les frayères des deux poissons se situaient au sud et au sud-ouest et que les œufs étaient aussitôt transportés par le courant anticyclonique entourant l'île. Mais les lieux noirs, dont les larves ont une vie pélagique beaucoup plus courte que celles de morue, se développent et demeurent sur la côte sud-ouest. Tandis que les œufs et larves de morue gagnent le nord et l'est de l'île avant de se développer (fig. 14).

De même, dans le sud du golfe de Gascogne, on rencontre souvent des alevins de lieux noirs alors que les adultes n'y viennent pas. Le fait s'explique par la dérive d'œufs depuis les frayères du plateau celtique.

Les effets de cette dérive sont du reste parfois désastreux: alors qu'en 1931 dans le golfe du Maine d'après WALFORD (1938), les œufs d'églefin se sont déplacés vers le banc Georges où règnent habituellement des conditions favorables à leur développement, en 1932, des changements dans le régime hydrologique et les courants en ont fait dériver une grande partie au large où ils ont péri.

Les vents locaux durant les mois de ponte ont souvent aussi une forte incidence sur la survie des larves et leur distribution ultérieure.

Le problème dans son ensemble a particulièrement retenu l'attention des organismes scientifiques britanniques reliés aux pêcheries et J.H. FRASER, en 1958, a fait un rapport précis sur la dérive des stades planctoniques de poissons dans l'Atlantique du nord-est et ses conséquences possibles sur l'importance du stock de poissons commerciaux.

Dans ce rapport, l'auteur envisage d'abord le régime des courants majeurs tout autour des Îles Britanniques; eaux arctiques venant du nord le long des côtes du Groënland, dérive nord-atlantique passant entre l'Irlande, l'Écosse et les Féroë et envahissant la Mer du Nord par le nord, courant lusitanien remontant le long du Portugal, «s'infiltrant» dans le golfe de Gascogne et poursuivant sa route jusqu'à l'ouest de l'Irlande. Il détaille ensuite le régime des courants locaux intéressant les principaux bancs: Porcupine, Lousy, Rockall, Rosemary, Féroë, etc. (fig. 15).

L'auteur traite alors des poissons locaux: *Gadus aeglefinus* (églefin ou haddock), morue, lieu noir, *Pleuronectes platessa* (plie), *P. microcephalus* (limande-sole), hareng, etc., et de l'incidence sur leurs peuplements de la dérive des œufs et larves. Il évoque enfin le cas de *Gadus poutassou*, hôte de la Méditerranée qui se retrouve en mers de Norvège et de Barentz grâce aux apports du sud et de façon évidemment très fluctuante selon les années. Or c'est une nourriture de choix pour le merlu, d'où l'importance de la dérive des jeunes stades de ce poisson pour les pêcheries nordiques. La dispersion de cette espèce est calquée sur celle de *Salpa fusiformis* aux essaims de laquelle il est souvent associé.

Dans ce paragraphe relatif à la dérive des stades planctoniques de poissons, on ne peut manquer d'évoquer aussi les recherches de J. SCHMIDT (1909) concernant l'anguille. En effet la distribution des adultes dépend étroitement de la migration des larves leptocéphales depuis la Mer des Sargasses jusqu'aux côtes américaines d'une part, européennes et nord-africaines d'autre part, donc sur des milliers de milles marins. Le long voyage qui les amène dans nos parages (deux ans et demi) ne peut se faire qu'à la faveur du courant circulaire drainant l'Atlantique nord. C'est du reste dans les zones continentales atteintes par ses ramifications que l'on observe les civelles avant leur montée en eau douce.

Poussant plus loin l'analyse, en étudiant les larves d'anguilles et de congres en baie ibéro-marocaine et en Méditerranée, SCHMIDT (1924) constatait que les larves de congres étaient nettement plus grandes à l'ouest du détroit de Gibraltar qu'à l'est. Il en concluait à l'existence de deux populations,

l'une atlantique frayant plus tôt que l'autre ou bénéficiant d'une croissance plus rapide, l'autre méditerranéenne. En revanche, la taille croissante des larves d'anguilles de l'ouest à l'est constitue une preuve de leur migration de l'Atlantique en Méditerranée ⁽¹⁾.

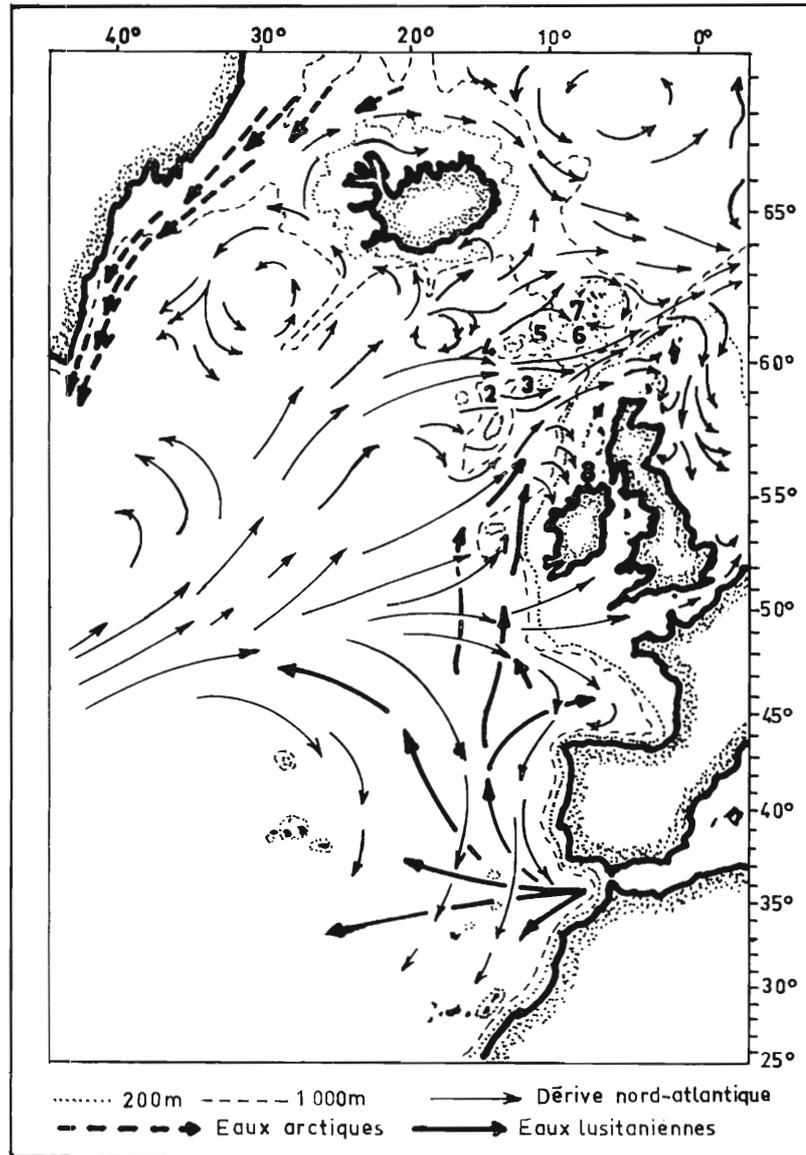


FIG. 15. — Systèmes de courants intervenant dans la dérive des stades planctoniques de poissons en Atlantique nord-est (d'après FRASER, 1958). Bancs : 1 Porcupine, 2 Rockall, 3 Rosemary, 4 Lousy, 5 Bill Bailey, 7 des Faerøe, 8 Stanton, 6 plateau des Faerøe.

Cependant, les relations des stades planctoniques des poissons avec la pêche peuvent être d'autre nature que la recherche des concentrations de reproducteurs ou les questions de dérive. Pour juger

(1) Cette hypothèse, toutefois, serait susceptible d'être révisée, à la suite des résultats obtenus par l'étude sérologique comparée d'anguilles provenant de l'Atlantique et de la Méditerranée : A. DRILHON, J.-M. FINE, G.A. BOFFA, P. AMOUCH et J. DROUHET, C. R. Acad. Sci., Paris, t. 262, sér. D, n° 11, mars 1966, p. 1315.

de l'évolution favorable de ces œufs, de ces larves et de leur transformation en poisson commercial, il faut considérer de nombreux autres facteurs.

3. Les prédateurs d'œufs et larves. Le plancton recèle divers organismes prédateurs d'œufs ou de petites larves tels les stades jeunes de la méduse *Aurelia*, les méduses *Aequora* et *Chrysaora* ou autres Scyphoméduses (pour la morue notamment). Les Chaetognathes, pour ainsi dire omnivores, et très voraces, renferment souvent des larves de poissons dans leur tube digestif, larves de morue par exemple chez *Sagitta maxima*, *S. elegans* et *Eukrohnia hamata*. Les amphipodes *Parathemisto libellula*, *Pseudalibrotus sp.* sont reconnus aussi comme prédateurs des larves de morue; les Cténophores, les Annélides Tomoptéridés, les Chaetognathes et diverses méduses comme destructeurs des larves de hareng. Les Cténophores (*Pleurobrachia*) sont de sérieux prédateurs qui se nourrissent d'œufs et larves de morue, maquereau, haddock, etc. (FRASER, 1962).

4. La nourriture des larves intervient aussi dans leur développement et, ce, de différentes manières.

En effet, il y a d'abord une question d'abondance de nourriture : celle-ci doit être suffisante sur place à l'éclosion des larves, laquelle représente pour ces dernières une période critique. Des observations de SHELBORNE (1953-1957 a) par exemple, suggèrent que les larves de plie ne peuvent supporter l'inanition au moment de la résorption du sac vitellin sans de graves bouleversements d'osmo-régulation. D'autre part des phénomènes de compétition nutritives peuvent avoir lieu; il en serait ainsi pour les larves de plie (*Pleuronectes platessa*) dont la nourriture principale, même quasi exclusive, dans le sud de la Mer du Nord, est constituée par l'Appendiculaire *Oikopleura dioica*, lequel se trouve être aussi l'élément dominant dans l'alimentation des larves d'*Ammodytes marinus* qui apparaissent en grand nombre sur les mêmes lieux à peu près au même moment et dont le comportement est très voisin (RYLAND, 1964).

Par ailleurs, la qualité de la nourriture, c'est-à-dire la composition du plancton environnant, pose aussi un problème. En effet, les diverses larves, dont l'éclosion se produit à différentes périodes de l'année, ont des exigences propres, sans parler des préférences spécifiques ne tenant pas à la saison. Ainsi les post-larves de harengs ont besoin de trouver des copépodes et des larves de mollusques, les larves de plies et limandes des appendiculaires; les larves de morue, selon leur taille que nous ne précisons pas, ingèrent des copépodes (depuis les *nauplii* jusqu'aux adultes) des espèces *Calanus finmarchicus*, *C. hyperboreus*, *Metridia sp.*, *Temora longicornis*, *Acartia clausi*, *Oithona helgolandica*, des larves de gastropodes, quelques diatomées (*Navicula* notamment) des radiolaires, flagellés et autres protozoaires, peut-être des appendiculaires, etc. Les larves de sébaste consomment des larves de limacines et autres gastropodes, des larves d'euphausiacés et, en quantité, les œufs, *nauplii* et jeunes de copépodes. Elles paraissent avoir, aux différents âges, une nourriture relativement sélective car on ne trouve que rarement des mélanges dans leur contenu stomacal. Les larves du pilchard sud-africain (*Sardinops ocellata*) se nourrissent principalement de phytoplancton (DE JÄGER, 1954).

5. Les parasites. Rappelons enfin une cause de mortalité d'œufs et larves, qui affecte évidemment le stock de poissons survivants, dans la présence des parasites tel *Ichthyodinium chabelardi* déjà mentionné.

On voit ainsi la somme des facteurs qu'il faut envisager et des données qu'il faut accumuler quand on veut évaluer les stocks de poissons et leur devenir. C'est un travail d'équipe, non seulement par laboratoire mais interlaboratoire, sur le plan international, qui peut seul fournir des résultats. Comme exemple de cette coopération, nous citerons la campagne organisée par l'I.C.N.A.F. en 1963 à laquelle ont participé cinq pays dont la France, avec la « Thalassa » de l'Institut des Pêches maritimes. Son but était de tenter de saisir les éléments susceptibles d'expliquer les fluctuations annuelles dans la production de la morue et du sébaste dans les eaux septentrionales et, pour ce faire, étudier les conditions de milieu (l'« environnement »), y compris les populations planctoniques.

Le travail, poursuivi selon les mêmes normes et les mêmes méthodes, a comporté des mesures de volume de plancton total, l'établissement de cartes de répartition des œufs et larves de morue, des larves de sébaste (vivipare), la détermination qualitative et quantitative des organismes constituant la nourriture de ces larves, l'identification et la numération de leurs prédateurs. Il faut y ajouter la considération des éléments planctoniques indicateurs des différentes formations hydro-

logiques présentes dans les secteurs prospectés; pour la France, il s'agissait de la région du détroit de Danemark, entre l'Islande et le Groënland (J. BEAUDOIN, 1966).

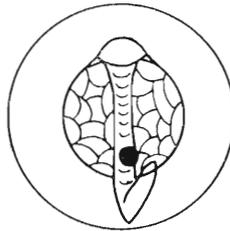
Les résultats doivent être dépouillés par un comité de chercheurs spécialisés qui s'est déjà réuni à Hambourg en 1964 pour discuter des premières données et de la forme sous laquelle elles devront être fournies pour être utilisables au mieux. Un rapport définitif sera publié dans le courant de l'année 1966.

BIBLIOGRAPHIE

- ABOUSSOUAN (A.), 1964. — Contribution à l'étude des œufs et larves pélagiques des poissons téléostéens dans le golfe de Marseille. — *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, **48** (32) : 87-171.
- ANCONA (U. D'), 1931. — Uova, larve e stadi giovanili di *Teleostei* : Sottordine *Clupeodei*. — *Fauna e Flora del golfo di Napoli*, **38 Monogr.**, 1 a : 1-21.
- 1933. — Uova, larve e stadi giovanili di *Teleostei* : famiglia *Gadidae*. — *Ibid.*, **38 Monogr.**, 1 a : 178-255.
- BEAUDOIN (J.) (à paraître). — Œufs et larves de poissons de la campagne Norwestlant I dans le détroit de Danemark (relations avec l'hydrologie et le zooplancton). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*
- BERTIN (L.), 1958. — Sexualité et fécondité. In *Traité de Zoologie* de P.P. GRASSÉ. — Paris, Masson et C^{ie}, Ed., **13** (2) : 1585-1652.
- BERTOLINI (F.), 1933. — Uova, larve e stadi giovanili di *Teleostei* : famiglia *Serranidae*. — *Fauna e Flora del golfo di Napoli*, **38 Monogr.**, 2 a : 310-331.
- BONNET (M.) (à paraître). — Observations biologiques sur le maquereau (*Scomber scombrus* L.). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*
- EHRENBAUM (E.), 1905. — Eier und larven von Fischen. — *Nordisches Plankton Zool.*, **1** : 1-216.
- 1909. — Eier und larven von Fischen. — *Ibid.*, **2** : 217-414.
- FAGE (L.), 1920. — *Engraulidae, Clupeidae*. Explor. 1908-1910 to Medit. and adjacent seas. — *Rap. dan. oceanogr.*, **A. 9** : 5-140.
- FRASER (J.H.), 1958. — The drift of the planktonic stages of fish in the northeast Atlantic and its possible significance to the stocks of commercial fish. — *Int. Comm. Northwest Atl. Fish., Spec. Publ.*, n° 1 (Symp. Biarritz) : 289-310.
- 1961 a. — The survival of larval fish in the northern North Sea according to the quality of the sea water. — *J. mar. biol. Ass.*, **41** : 305-312.
- 1961 b. — The oceanic and bathypelagic plankton of the northeast Atlantic and its possible significance to fisheries. — *Mar. Res.*, n° 4, 48 p.
- 1962. — The role of Ctenophores and Salpes in zooplankton production and standing crop. — *Rapp. et P.V., Cons. int. Explor. Mer*, **153**, *Contr. Symp. Zooplankton Prod.* (1961), n° 14 : 121-123.
- FURNESTIN (J.) et FURNESTIN (M.-L.), 1959. — La reproduction de la sardine et de l'anchois des côtes atlantiques du Maroc (saisons et aires de ponte). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **23** (1) : 79-104.
- GAMULIN (T.), 1940. — Beobachtungen über das Vorkommen der Fischeier in der Umgebung von Split unter besonderer Berücksichtigung der eier von *Clupea pilchardus* und *Engraulis encrasicolus*. — *Godisnjak Ocean. Inst. Svezak*, **2**, Split (en croate, rés. allemand).
- 1948. — Quelques observations sur la ponte de la sardine (*Clupea pilchardus* WALB.) dans la zone insulaire de la Dalmatie moyenne. — *Acta Adriatica*, **3** (4).
- 1954. — La ponte et les aires de ponte de la sardine dans l'Adriatique. — *FAO, Cons. gén. Pêches Médit.*, n° 2, *Docum. techn.* n° 40 : 229-232.
- GAMULIN (T.) et HURÉ (J.), 1955. — Sur l'écologie de la ponte de la sardine dans l'Adriatique. — *FAO, Cons. gén. Pêches Médit.*, n° 3, *Docum. techn.* n° 10 : 141-143.
- GAMULIN (T.) et KARLOVAC (J.), 1957. — Données récentes concernant la densité des œufs de sardine (*Sardina pilchardus* WALB.) sur une frayère de l'Adriatique moyenne. — *FAO, Cons. gén. Pêches Médit.* n° 4, *Docum. techn.* n° 29 : 219-226.
- GAMULIN (T.) et ZAVODNIK (D.), 1961. — Spawning on the sardine (*Sardina pilchardus* WALB.) off the west coast of Istria (Northern Adriatic). — *FAO, Cons. gén. Pêches Médit.* n° 6, *Docum. techn.* n° 11 : 121-123.
- HARDY (A.C.), 1956. — The open sea. Its Natural History. Part I. The world of Plankton. Part II. Fish and Fisheries. — Londres, Collection « New Naturalist », Collins, 2 vol.
- HELA (I.) et LAEVASTU (T.), 1961. — Fisheries hydrography. New oceanography and meteorology can and do serve fisheries. — *Fish. News (Books)*, Ltd., Londres, 137 p.
- HENDERSON (G.T.D.), 1954. — The young Fish and Fish eggs 1932-39 and 1946-49. — *Hull. Bull. mar. Ecol.*, **3** : 215-252.

- HOLLANDE (A.) et CACHON (J.), 1952 a. — Un parasite des œufs de sardine : *Ichthyodinium chabelardi* nov. gen. nov. sp. (Péridinien parasite). — *C.R. Acad. Sci. Paris*, **235** : 976-977.
- 1952 b. — Morphologie et évolution d'un péridinien parasite des œufs de sardine (*Ichthyodinium chabelardi*). — *Stat. Aquic. Pêches Castiglione*, n. s., n° 4 : 321-330.
- HURÉ (J.), 1959. — Données nouvelles concernant la ponte de la sardine (*Sardina pilchardus* WALB.) sur les frayères situées dans les parages de l'îlot de Palagruza. — *Congr. sci. mond. Biol. Sardine*, EP 5, 3 p.
- 1961. — Contribution à la connaissance de la ponte de la sardine et du maquereau au large de l'Adriatique moyenne. — *FAO, Cons. gén. Pêches Médit.*, n° 6, *Docum. techn.* n° 9 : 107-110.
- JÄGER (B.V. DE), 1954. — The south-african pilchard (*Sardinops ocellata*). Plankton studies in and around St. Henela Bay, 1950-51. — *Invest. Rep. Fish. mar. Biol. Survey S. Afr.*, **17** : 1-26.
- JEAN (Y.), 1956. — A study of spring and fall spawning herring at Grande-Rivière, Bay of Chaleur, Québec. — *Contr. Dep. Fish.*, **49** : 1-76.
- KARLOVAC (J.), 1955. — Apparition de larves de sardines (*Sardina pilchardus* WALB.) au large de l'Adriatique pendant la croisière du « Hvar » 1948-1949. — *FAO, Cons. gén. Pêches Médit.*, n° 3, *Docum. techn.* n° 45 : 407-412, 12 cart.
- 1963. — Contribution à la connaissance de la ponte de l'anchois (*Engraulis encrasicolus* L.) dans la haute Adriatique. Note préliminaire. — *Comm. int. Explor. Médit., Rapp. et P.V.*, **17** (2) : 321-326.
- LEE (J.Y.), 1961. — La sardine du golfe du Lion (*Sardina pilchardus sardina* REGAN). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **25** (4) : 417-498, 16 tabl.
- LEE (J.Y.) et JUGE (Cl.), 1965. — Observations morphologiques et biologiques sur les anchois (*Engraulis encrasicolus*) du golfe du Lion. — *Comm. int. Explor. Médit., Rapp. et P.V.*, **18** (2) : 221-224.
- LOHMANN (H.), 1904. — Eier und Sogenannte Cysten der Plankton-Expedition Anhang Cyphonautes. — *Ergeb. der Plankton-Expedition*, Bd. 4. N.
- MAGNUSSON (Jak.), MAGNUSSON (Jut.) et HALLGRIMSSON (I), 1965. — The « Aegir » redfish larvae Expedition to the Irminger Sea in may 1961. — *Rit Fiskideildar, Reykjavik*, **4** (4), n° 2, 86 p., 31 fig.
- MAURIN (Cl.) et LEE (J.Y.), 1960. — Note sur la présence de *Sardinella aurita* C.V. dans le golfe du Lion. — *Congr. sci. mond. Biol. Sardine*, sept. 1959, EP 24, 6 p.
- OKUBO (S.), 1955. — Planctonologie (phon. : Fouyouseiboutsu Bunluigaku). — Tokyo, publié par « Koseigaku » C¹e, 433 p., 34 pl.
- OLIVER MASSUTI (M.), 1955 a. — La ponte de la sardine (*Sardina pilchardus* WALB.) dans le détroit de Gibraltar, la Mer d'Alboran, les eaux du Levant espagnol et des îles Baléares. — *FAO Cons. gén. Pêches Médit.*, n° 3, *Docum. techn.* n° 7 : 103-130.
- 1955 b. — Zonas de alevinaje y su importancia en el estudio de la sardina. — *Patronato « Juan de la Cierva »*. II. Réunion Prod. y Pesqu.
- OLIVER (M.), 1957. — Biologie de la sardine des Baléares. — *FAO, Cons. gén. Pêches Médit.*, n° 4, *Docum. techn.* n° 6 : 51-62.
- PADOA (E.), 1956. — Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei : Scombriformes, Carangiformes et Heterosomata. — *Fauna e Flora del golfo di Napoli*, 38 *Monogr.*, 3 a, 2 p.
- PASTEELS (J.), 1958. — Développement embryonnaire. In : *Traité de Zoologie de P.P. GRASSÉ*. — Paris, Masson et Cie, Ltd **13** (2) : 1683-1754.
- PETERSEN (C.G.J.), 1893. — On the biology of our flat-fishes and on the decrease of our flat-fish fisheries. — *Rep. dan. biol. Stat.*, **4**, 146 p., 2 pl., 1 carte, XVIII tabl. h.-t.
- PLANAS (A.) et ROIG (J.), 1949. — Nota sobre la localizacion de un area de puesta de *Sardina pilchardus* WALB. en el Mediterraneo occidental (sectores de Cambrils, Vinaroz y Castellon de la Plana). — *Publ. Inst. Biol. apl.*, **6** : 53-58.
- PLANAS (A.) et VIVES (F.), 1951. — Sobre la puesta de la anchoa en Levante español. — *Publ. Inst. Biol. apl.*, **9** : 119-130.
- RANZI (S.), 1933. — Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei : Sparidae. — *Fauna e Flora del golfo di Napoli*, 38 *Monogr.*, 2 a : 332-382.
- RYLAND (J.S.), 1964. — The feeding of plaice and sand eel larvae in the southern North sea. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **44** (2) : 343-364.
- SANZO (L.), 1933. — Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei : Macruridae. — *Fauna e Flora del golfo di Napoli*, 38 *Monogr.*, 2 a : 255-265.
- 1956. — Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei : Zeomorphi. — *Ibid*, 38 *Monogr.*, 3 a (2 p.) : 461-470.
- SCHMIDT (J.), 1909 a. — On the distribution of the freshwater eels throughout the world. I. Atlantic ocean and adjacent regions. — *Medd. Komm. How. Fisk. Copenh.*, **3** (7) : 1-45.
- 1909 b. — The distribution of the pelagic fry and the spawning regions of the gadoids in the north atlantic from Iceland to Spain. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, **10** (4), 227 p., 15 fig., 10 cartes.
- 1924. — L'immigration des larves d'anguille dans la Méditerranée par le détroit de Gibraltar. — *C.R. Acad. Sci. Paris*, **179** : 729-733.

- SHELBOURNE (J.E.), 1953. — The feeding habits of plaice postlarvae in the Southern Bight. — *J. mar. biol. Ass.*, **32** : 149-159.
- 1957 a. — The feeding and condition of plaice larvae in good and bad plankton patches. — *Ibid.*, **36** : 539-552.
- 1957 b. — Site of chloride regulation in marine fish larvae. — *Nature*, Londres, **180** : 920-922.
- SPARTA (A.), 1956. — Uova, larve e stadi giovanili di *Teleostei* : *Scorpaenidae*. — *Fauna e Flora del golfo di Napoli*, 38 *Monogr.*, 3 a (2 p.) : 599-626.
- SUALI (P.), 1959. — Contribution à la connaissance des stocks de sardines de la Méditerranée espagnole. — *FAO, Cons. gén. Pêches Médit.* (FAO) n° 5, *Docum. techn.* n° 63 : 453-458.
- TOMOPOULOS (A.), 1954. — Sur quelques œufs planctoniques de téléostéens de la baie de Villefranche. — *Bull. Inst. océanogr.* Monaco, n° 1043, 9 p.
- 1956. — Sur quelques œufs planctoniques de téléostéens de la baie de Villefranche. — *Ibid.*, n° 1072, 16 p.
- TORTONESE (E.), 1956. — Uova, larve e stadi giovanili di *Teleostei* : Iniomi, Plectognathi. — *Fauna e Flora del golfo di Napoli*, 38 *Monogr.*, 3 a (2 p.) : 889-997.
- VIALLI (M.), 1956. — Uova, larve e stadi giovanili di *Teleostei* : *Mugilidae*, *Sphyraenidae*. — *Fauna e Flora del golfo di Napoli*, 38 *Monogr.*, 3 a (2 p.)
- VUCETIC (T.), 1957. — Quelques observations sur l'écologie de la ponte de l'anchois dans les lacs de l'île de Mljet. — *FAO, Cons. gén. Pêches Médit.*, n° 4, *Docum. techn.* n° 30 : 227-233.
- 1964. — Données sur la ponte de l'*Engraulis encrasicolus* L. en haute mer dans l'Adriatique centrale et septentrionale. — *Ibid.*, n° 7, *Docum. techn.* n° 15 : 203-209.
- WALFORD (L.A.), 1938. — Effect of currents on distribution and survival of the eggs larvae of the haddock on Georges Bank. — *Bull. U.S. Bur. Fish.*, **49** (29) : 1-73.



IV

LES POISSONS PLANCTONOPHAGES

I. - CARACTERES GENERAUX, COMPORTEMENT

par Claude MAURIN

I. L'alimentation planctonique : *a)* Relation de taille entre plancton ingéré et poissons; *b)* Relation entre le mode de vie des poissons et leur alimentation; *c)* Conséquences des variations qualitatives et quantitatives du plancton sur le type d'alimentation. II. Variations morphologiques et physiologiques en fonction de l'alimentation : *a)* Organes de nutrition; *b)* Adaptation de la sécrétion digestive au régime alimentaire; *c)* Organes des sens. III. Systématique des poissons planctonophages. IV. Comportement.

II. - NUTRITION

par Jean Y. LEE

I. Composition des contenus stomacaux. *a)* Méthode d'analyse. *b)* Principaux éléments de l'alimentation des poissons planctonophages ; 1) nourriture zooplanctonique : chez les jeunes, chez les adultes; 2) nourriture phytoplanctonique. II. Variations de la composition des contenus stomacaux. *a)* Variations quantitatives; *b)* Variations qualitatives; *c)* Relations entre les contenus stomacaux et le plancton. - Conclusion. - Bibliographie.

I. - CARACTERES GENERAUX, COMPORTEMENT

par Claude MAURIN

Le fait pour certains poissons de s'alimenter de plancton ne constitue pas toujours un mode de vie, ou d'alimentation, permanent mais un état. Un poisson peut être, à certaines époques ou à certaines saisons, planctonophage, sans l'être pour autant de manière constante. Le fait de se nourrir de plancton peut dépendre également des conditions de milieu dans le secteur fréquenté.

Dès lors, si l'adaptation à la nutrition planctonique présente parfois certaines caractéristiques précises, elle n'en est pas moins très polymorphe; il faut donc éviter de tirer des conclusions trop hâtives et se garder de faire preuve d'un finalisme excessif. Décrire un poisson planctonophage qui semble caractéristique et le donner pour type unique serait une erreur fondamentale.

Pour essayer d'y voir clair tout en évitant de généraliser, commençons par donner les principaux critères de cette forme d'alimentation et précisons ses exigences. On examinera ensuite les différents organes susceptibles de manifester des variations en fonction du mode de nutrition. Puis, les principales espèces ou familles de poissons planctonophages seront citées et le comportement particulier de certaines espèces décrit.

I. - *L'alimentation planctonique.*

Les divers aspects de cette alimentation dérivent à la fois de la nature du plancton, des variations dans sa composition et du genre de vie des poissons qui le consomment.

a - Relations entre plancton ingéré et poissons.

Les éléments planctoniques, généralement de petite taille, sont à la portée des poissons de faible dimension et constituent, de ce fait, leur nourriture habituelle. Ainsi, les larves de poissons s'alimentent de phytoplancton ou de nanoplancton animal. De même, les poissons pélagiques les plus petits (sprats, anchois, sardines) se nourrissent de plancton tandis que les thons sont essentiellement des prédateurs. Ceux de taille intermédiaire, comme les maquereaux, sont euryphages; ils peuvent ingérer selon les cas, du plancton ou des proies nectoniques. Comme l'a noté LEE (1961) pour les sardines, l'ingestion des éléments planctoniques dépend du calibre de ceux-ci. C'est sans doute en raison de leur dimension trop élevée que certaines espèces (méduses, salpes et doliolles), abondantes dans le plancton, sont absentes dans les contenus stomacaux de ce clupe.

Les relations de taille entre le plancton et le consommateur ne peuvent pourtant pas être établies en règle générale; il existe en effet de grands animaux, cétacés ou poissons, planctonophages de manière permanente ou saisonnière. Outre le cas bien connu des cétacés, baleines et baleinoptères, voici deux exemples caractéristiques parmi les Sélaciens. Le *Rhynchodon typus* ou requin baleine ne se nourrit que de plancton; le requin pèlerin *Selache maxima* est, au moins à l'état adulte, saisonnièrement planctonophage.

b - Relations entre le mode de vie des poissons et leur alimentation.

La nutrition des poissons dépend, dans une certaine mesure, de leur mode de vie. Ceux qui mènent une existence toujours pélagique ou bathypélagique et qui, du fait de leur taille réduite ne peuvent consommer des proies nectoniques, se nourrissent de plancton, seul élément nutritif qui soit à leur portée. De même d'autres espèces de pleine eau, de grande taille mais incapables de chasser à cause de la faiblesse ou de l'atrophie de leurs muscles, ont une alimentation composée pour une part importante de macroplancton, méduses, salpes ou siphonophores. Tels sont les poissons-lunes (*Mola mola*), les *Lampris regius*, certains Stromatéidés, les *Trachypterus* et surtout les *Regalecus*.

Chez d'autres formes, le mode d'existence est variable selon les saisons; leur nourriture sera donc composée aux différentes époques de l'année, soit de plancton, soit d'organismes benthiques. Il en est ainsi du requin pèlerin adulte qui mène une vie pélagique pendant la période chaude et gagne les eaux profondes en hiver. Il est planctonophage dans le premier cas; il s'alimente d'éléments benthiques dans le second.

c - Conséquences des variations qualitatives et quantitatives du plancton sur le type d'alimentation.

Certains poissons de pleine eau, de petite dimension et ne fréquentant que la zone littorale, s'alimentent normalement lorsque le nanoplancton, végétal ou animal, est abondant. Si ce type de plancton disparaît ou tout au moins diminue considérablement, un changement se produit dans le régime alimentaire. Ainsi, les athérines normalement planctonophages deviennent carnivores en hiver (AL HUSSAINI, 1947 a). L'inverse se produit également: l'églefin (*Gadus aeglefinus*) recherche habituellement les animaux benthiques, cependant il consomme surtout des œufs et larves de clupéidés lorsque ceux-ci sont abondants (NIKOLSKY, 1963).

De plus, les représentants d'une même espèce de poissons peuvent avoir, dans différentes régions, une alimentation distincte en raison de l'abondance ou de l'absence de telle ou telle proie. Par exemple, la sardine est peu phytoplanctonophage à l'état adulte en Méditerranée, tandis qu'elle l'est au contraire à un degré élevé en Atlantique. D'après NIKOLSKY un fait analogue se produit chez un poisson d'eau douce réputé typiquement planctonophage, le lavaret; une variété de cette espèce (*Coregonus lavaretus pidschian*) consomme des larves d'insectes, des crustacés ou des mollusques selon l'endroit où elle se trouve.

II. - Variations morphologiques et physiologiques en fonction de l'alimentation.

a - Organes de nutrition.

La bouche. On dit que les poissons planctonophages ont une bouche terminale, relativement petite et peu mobile. C'est en effet le cas chez certains Clupéidés; elle est même tubulaire chez les Syngnathidés. Mais ceci ne constitue pas une règle générale. Elle est parfois grande et infère :

chez l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) pour les Téléostéens ou chez *Selache maxima* pour les Sélaciens; elle est largement dilatable chez beaucoup de poissons bathypélagiques dont l'alimentation et surtout, planctonique (*Regalecus*, *Trachipterus*, *Lampanyctus*) ou très protractile chez le Centracanthidé planctonophage *Spicara*. A l'inverse, beaucoup de poissons à bouche très petite (*Chi-maera*) ou tubulaire (*Macrorhamphosus*) ne mangent que des éléments benthiques.

Dents des mâchoires. L'absence ou tout au moins la réduction des dents sur les mâchoires est un caractère assez général chez les planctonophages, quelles que soient les familles ou groupes auxquels ils appartiennent. On peut citer à cet égard, outre les Clupéidés (sardines, sprats, harengs, sardinelles, ethmaloses), les Trachiptéridés, en particulier *Regalecus*, les Stromatéidés (*Stromateus*, *Mopus*), les Syngnathidés, certains Sparidés et Maenidés (*Bcops boops*, *Spicara smaris*, *S. melanura*), les Sélaciens Pleurothrèmes *Rhynchodon* et *Selache*, les Hypothrèmes *Manta* et *Mobula*. Il ne faudrait pas en conclure pour autant que tous les poissons sans dent n'utilisent que ce type d'aliment. Remarquons en passant que des poissons à nourriture mixte, comme le maquereau, possèdent de petites dents.

Organe palatin, brosses et dents pharyngiennes, aspérités buccales. L'organe palatin, sorte de coussinet charnu situé à l'opposé de la langue à la partie postérieure de la voûte bucco-pharyngienne, est fréquent chez les Téléostéens. Il est dû à l'épaississement de la muqueuse. Souvent, un autre coussinet semblable au précédent se trouve sur le plancher du buccopharynx, en arrière de la langue.

L'intérieur de la bouche de la plupart des Sélaciens est tapissé de denticules analogues à ceux de la peau. Il existe chez certains poissons osseux (*Esox*, *Lucioperca*) des denticules comparables, au contact des arcs branchiaux; ils occupent la place des branchiospines.

Les muges, surtout limnivores, possèdent des brosses pharyngiennes qui recouvrent les os pharyngiens supérieurs. Chez d'autres formes, les os pharyngiens supérieurs et inférieurs sont recouverts de véritables dents. C'est le cas pour les Cyprinidés et les Labridés que l'on appelle pour cette raison pharyngognathes.

D'une manière générale les poissons planctonophages sont dépourvus de tels organes. Mais là encore il faut se garder de généraliser car le *Tilapia esculenta*, Cichlidé des eaux saumâtres et douces africaines, souvent donné comme type de poisson planctonophage, possède de puissantes dents pharyngiennes (GREENWOOD, 1953). De même, l'athérine a une dentition serrée sur les mâchoires, le palais et le pharynx; il est vrai qu'elle se nourrit pendant l'hiver de proies nectoniques, petits poissons ou crustacés.

Diverticules pharyngiens. Comme le note BERTIN (1958), ce sont des tubes plus ou moins enroulés en spirale ou en hélice qui s'ouvrent dans la partie postérieure de la voûte pharyngienne et s'étendent à l'intérieur des cavités branchiales par leurs extrémités en cul-de-sac. Il semble que l'on puisse les considérer comme dérivés de la cinquième fente branchiale. On a d'abord pensé qu'ils étaient susceptibles d'assurer des échanges gazeux. HYRTL (1855) les a même appelés organes branchiaux accessoires et HEIM (1935) remarque qu'ils existent chez beaucoup de poissons limnivores ou herbivores et qu'ils ont vraisemblablement un rôle annexe des filtres branchiaux, servant en quelque sorte de « presse purée ». LAGLER et KRAATZ (1945) ont observé cet organe chez le Clupéidé *Dorosoma cepedianum*; il contribuerait à augmenter la pression de l'eau respiratoire sur l'obstacle constitué par les branchicténies et faciliterait son évacuation. On a remarqué enfin que les sacs pharyngiens des Stromatéidés possèdent un grand nombre de spicules ou organes dentaires qui auraient une fonction mécanique; ils permettraient l'ingurgitation de grosses proies planctoniques, méduses ou salpes.

Autrement dit, les diverticules pharyngiens, lorsqu'ils existent, paraissent avoir un rôle dans l'alimentation, en particulier chez les poissons planctonophages.

Branchiospines et filtres branchiaux. Egalement appelées branchicténies (du grec « braghkia » branchies et « kténion » petit peigne), les branchiospines (du latin « branchiae » branchies et « spina » épine) sont des protubérances placées sur le bord interne et concave des arcs branchiaux. Ce ne sont pas des dents au sens structural, sauf chez les Sélaciens (*Selache maxima*), mais seulement des papilles de la muqueuse pharyngienne (BERTIN, 1958).

Lorsqu'elles sont allongées, les branchiospines constituent un peigne; elles obturent la fente branchiale située en avant ou en arrière et peuvent être considérées comme un crible. Parfois, comme chez les *Rhynchodon*, leur forme concave augmente l'efficacité de ce filtre.

Leur rôle est double : arrêter les particules de sable et de vase qui pourraient souiller les branchies, retenir dans le pharynx les petites proies ou autres particules alimentaires.

Ces deux fonctions sont particulièrement manifestes chez les poissons planctonophages mais elles s'exercent aussi chez les fouisseurs. Ainsi, le Sélacien *Polyodon* fouille la vase avec son rostre en forme de palette et retient au moyen de filtres branchiaux très développés les particules alimentaires; il en est de même pour d'autres poissons limnivores : muges ou Cyprinidés.

Le mécanisme de fonctionnement des branchicténies a été mis en évidence par MONOD (1949) pour l'ethmalose. On sait qu'un arc branchial est toujours constitué d'une branche dorsale et d'une branche ventrale articulées entre elles à leur extrémité postérieure; chez *Ethmalosa dorsalis* les branchicténies correspondantes sont disposées de telle sorte qu'elles s'encastrent l'une dans l'autre quand les deux branches se rapprochent. Le même fait se reproduit pour les quatre paires d'arcs branchiaux; il en résulte la formation d'un filtre double.

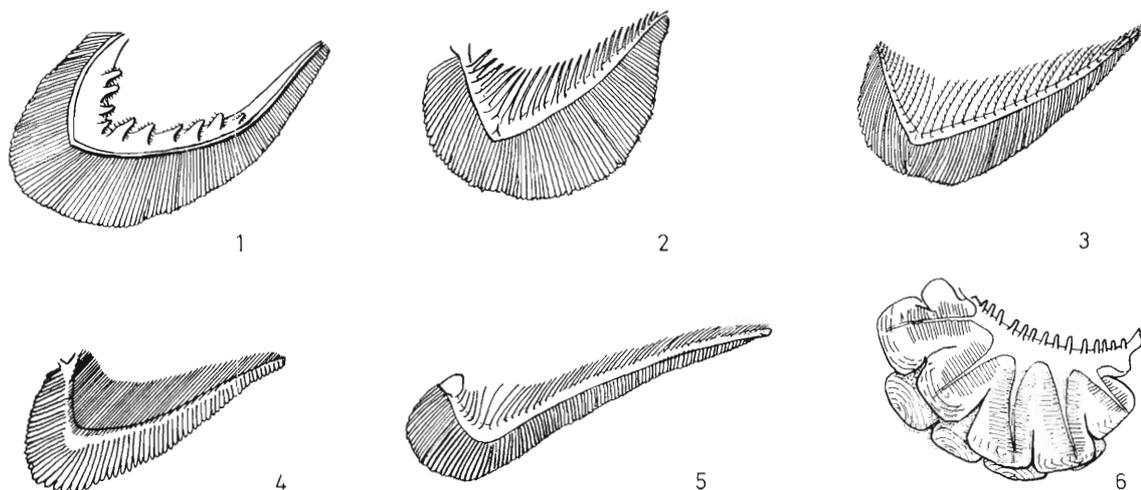


FIG. 1. — Premier arc branchial droit de quelques espèces de poissons du golfe du Lion. 1. *Pagellus erythrinus* (L.); 2. *Spicara maena* (L.); 3. *Scomber scombrus* (L.); 4. *Sardina pilchardus sardina* REGAN; 5. *Argentina leioglossa* (C.V.); 6. *Syngnathus acus* (L.).

En principe, on peut distinguer trois types principaux de branchiospines.

a) Chez les poissons carnivores elles sont parfois remplacées par des plaques dentées (*Esox*) mais le plus souvent, sont courtes, espacées et fortement barbulées comme chez *Pagellus erythrinus* (fig. 1).

b) Pour les espèces qui s'alimentent de petites proies planctoniques (l'éperlan *Osmerus*, l'aloise, la sardine, l'ethmalose), ce sont de fines tigelles extrêmement nombreuses et serrées les unes contre les autres comme les dents d'un peigne fin.

c) Chez les limnivores *Polyodon*, *Mugil*, *Cyprinus*, elles ont des formes variées mais s'engrènent toujours d'un arc à l'autre au point de ne laisser entre elles que de minuscules interstices.

Il y a des exceptions, puisque chez les Syngnathidés les branchiospines sont très petites mais les branchies elles-mêmes présentent un curieux aspect en houppette et remplissent toute la cavité branchiale; ce sont elles qui font office de filtre.

Les relations entre la constitution des branchicténies et l'alimentation sont évidentes. PARKER et BOESEMAN ont même remarqué en 1954 que les longues branchiospines des *Selache maxima* correspondent à la période d'alimentation planctonique de ces Sélaciens; elles s'atrophient pendant la phase démersale. SVETOVIDOV (1953) a établi un tableau de correspondance du nombre des branchiospines de différentes espèces d'aloses de la Caspienne en fonction de leur mode de nutrition;

il est beaucoup plus élevé chez les planctonophages que chez les carnivores. Ajoutons que les maquereaux, dans l'alimentation desquels le plancton entre pour une bonne part, ont un filtre perfectionné.

Il faut pourtant, comme l'a noté STEUER dès 1905, se garder de généraliser; les branchic-ténies ne sont pas toujours parfaitement adaptées à la filtration de l'eau ou à la capture des proies. Cet auteur cite, en exemple, les bogues (*Boops*) qui se tiennent généralement dans les eaux à turbidité élevée et les Pleuronectes qui vivent dans la vase; leurs branchiospines sont courtes et incapables d'arrêter les salissures ou les particules alimentaires. Si cette remarque est pleinement justifiée dans le second cas, elle l'est moins dans le premier, les bogues ayant des branchiospines relativement longues pour des Sparidés.

Quoi qu'il en soit, la conclusion à laquelle arrive MONOD (1949), après avoir comparé les filtres branchiaux chez diverses espèces microphages mais différemment adaptées, a été reprise par BERTIN. Elle paraît susceptible d'être retenue: « l'impression générale, dit-il, demeure celle d'une série de réponses variées et autonomes à des exigences pour nous largement hypothétiques, à des problèmes dont les données participent à la fois de la constitution du matériel héréditaire et de la réaction active de l'organisme aux influences et aux sollicitations du milieu ».

Tube digestif. Le tube digestif est normalement constitué chez les poissons: d'un intestin antérieur en fait composé de l'œsophage et d'un estomac de type rectiligne, siphonal ou cœcal, d'un intestin moyen et d'un intestin postérieur ou rectum (fig. 2).

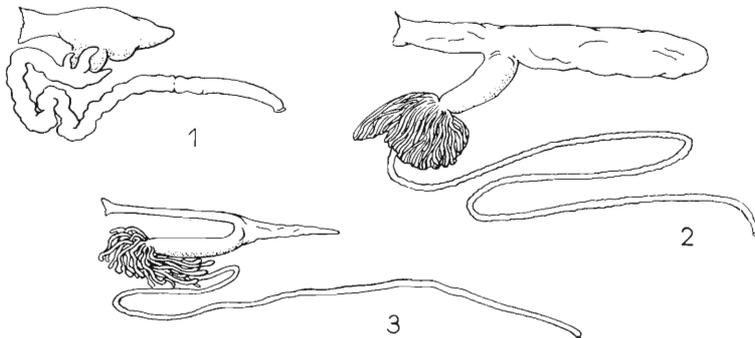


FIG. 2. — Tubes digestifs de trois poissons méditerranéens à régime alimentaire différent. 1. *Pagellus erythrinus* (L.), carnivore; 2. *Scomber scombrus* L. eurypage à dominance planctonique; 3. *Sardina pilchardus sardina* REGAN, uniquement planctonophage.

Chez certaines espèces limnivores comme les muges ou même herbivores, la tunique musculaire de l'estomac s'épaissit et forme un véritable gésier; ce gésier paraît absent chez les carnivores. Dans d'autres cas l'estomac peut manquer, comme chez les Labridés, les Gobiidés, les Scaridés, les Blennidés, familles qui possèdent souvent un appareil masticateur particulièrement développé. Il peut également être absent chez des poissons qui consomment surtout des crustacés planctoniques (Syngnathidés) et même chez des prédateurs de pleine eau comme *Scomberesox* (AL HUSSAINI, 1947 b).

La longueur de l'intestin est également variable; cet organe est en principe très court chez les carnivores, assez court chez les omnivores, long chez les herbivores. On trouve de plus, dans certains groupes, des évaginations digitiformes de la paroi intestinale au voisinage de la valvule pylorique, ce sont les cœcums pyloriques. SVETOVIDOV (1953) a établi à partir de ses observations sur *Caspialosa* une certaine relation entre le mode d'alimentation et le nombre de cœcums. Au contraire des branchiospines, ce nombre est plus élevé chez les aloses carnivores et moins élevé chez les planctonophages et herbivores. Il ne semble pas que cette remarque puisse être généralisée: il y a en effet beaucoup de poissons carnivores qui n'ont qu'un cœcum pylorique ou même qui n'en n'ont pas, tandis que chez certains mangeurs de plancton ils peuvent être nombreux. Le merlu, prédateur par excellence, n'a qu'un cœcum pylorique tandis que la sardine adulte en possède environ 100 et le corégone 150. Comme nous le verrons plus loin, le rôle de ces cœcums dans la digestion est d'ailleurs très discuté.

On estime parfois que la planctonophagie entraîne une simplification générale de l'appareil digestif ; en réalité, le problème est très complexe. On peut seulement dire que chez les mangeurs de plancton l'estomac est d'une importance faible ou moyenne avec une paroi interne simple et que l'intestin est relativement mince et long. La comparaison entre un tube digestif de sardine, uniquement planctonophage, de maquereau, euryphage, et de pageot, carnivore, est à cet égard assez suggestive (fig.2).

b - Adaptation de la sécrétion digestive au régime alimentaire.

Comme le remarque BERTIN (1958) il n'existe pas chez les poissons, gadidés exceptés, de glandes intestinales sécrétrices d'enzymes. La digestion qui se fait dans l'intestin est donc due à l'action du suc pancréatique, qui, lui, contient des ferments, et à la bile. Elle est la seule existante chez les espèces sans estomac ; chez les autres, elle complète la sécrétion gastrique. Mais, dans ce domaine, les avis des physiologistes diffèrent sur bien des points, notamment sur le rôle exercé par les appendices pyloriques ; il est donc très difficile de conclure d'une manière absolue à l'adaptation de l'action digestive au régime alimentaire et par conséquent de préciser le mécanisme de la nutrition chez les poissons planctonophages. Il semble cependant que les sécrétions pancréatiques diffèrent, sauf exception, selon le régime alimentaire par leur abondance ou par leur nature.

VONK (1941) montre que les poissons carnivores produisent un peu plus d'enzymes agissant sur les aliments azotés (protéases) que les omnivores ou les végétariens. En revanche, ces derniers fabriquent beaucoup plus de ferments attaquant les hydrates de carbonés (amylases, lactases, etc.) que les premiers.

On peut considérer, d'autre part, qu'à l'exception des lipases (CHESLEY, 1934), les ferments de même type n'ont pas la même puissance d'action chez deux individus à régime alimentaire différent. De par sa nature chimique intime l'activité d'une enzyme est généralement plus puissante lorsqu'elle est nécessaire à la digestion de l'élément nutritif dominant.

c - Organes des sens.

Les organes des sens jouent un rôle important dans la nutrition ; il y a certainement, dans ce domaine, d'intéressants exemples d'adaptation. Aux premiers stades de leur vie, la plupart des poissons se nourrissent de plancton ; les yeux et la ligne latérale interviennent alors dans l'orientation pour la recherche des proies. A l'état adulte, lorsque commence pour certains la nutrition benthique, d'autres organes des sens se développent. Ce sont en particulier :

- les barbillons (rougets barbets, morues, mostelles, etc.),
- les pores sensitifs sur les lèvres ou la tête (*Conger*, *Lophius*, *Scorpaena*),
- les papilles sensitives sur les lèvres (*Mugil labrosus*) ou sur les parties antérieures du corps, du côté aveugle, chez les soles et les *Pleuronectes*,
- certaines rayons filiformes des nageoires pectorales, ventrales ou anales chez les poissons abyssaux (*Bathypterois*).

D'une manière générale, les poissons planctonophages sont dépourvus de ces appendices ou organes tactiles, qu'ils soient pélagiques (sardines) ou bathypélagiques (*Alepocephalus*). Il semble alors que ce soit aux yeux et à la ligne latérale qu'incombe le rôle primordial dans la recherche et la détection des proies.

III. - Systématique des poissons planctonophages.

Le fait de consommer du plancton ne constitue pas toujours un genre de vie caractéristique d'une espèce ou d'une famille, mais plutôt un état ; il est donc délicat de donner une classification des poissons planctonophages. Il existe pourtant certaines espèces et même certaines familles chez lesquelles la planctonophagie est une règle ; ce sont celles que nous citerons.

Les Sélaciens Pleurothèmes les plus caractéristiques à cet égard sont *Rhynchodon typus*, le requin baleine et *Selache maxima* le pèlerin. Pour les Hypothèmes, les diables de mer appartenant aux genres *Manta* et *Mobula* se nourrissent très généralement de zooplancton ; leur large bouche, la disposition particulière de leur branchies en filtre en font des espèces bien adaptées à ce type d'ali-

mentation. CADENAT (1960) précise avoir trouvé 5 kg de crustacés planctoniques dans l'estomac d'un mâle de *Manta birostris* de 655 kg et 8 kg d'un plancton de composition identique chez une femelle de la même espèce pesant 940 kg.

Parmi les Téléostéens, les Clupéidés (ethmaloses, sardines, sprats, aloses) sont d'une manière générale planctonophages; il en est de même pour les Engraulidés et les Osméridés (éperlan). En revanche, les représentants de familles très voisines telles que les Elopidae et Ptérothriissidés (*Albula vulpes*, *Elops*, *Megalops*, *Pterothrissus belloci*) se nourrissent surtout de crustacés benthiques. Les Clupéiformes bathypélagiques, en particulier les Alepocéphalidés, sont souvent des mangeurs de plancton assez caractéristiques; c'est le cas d'*Alepocephalus rostratus* et de *Xenodermichthys socialis*. Les Myctophidés constituent une famille homogène de poissons de petite taille possédant des organes lumineux; leurs migrations verticales nocturnes semblent être en relation avec la recherche de l'aliment planctonique. Citons parmi eux les *Diaphus*, *Lampadena* et *Lampanyctus*. Les Suidés, en particulier les *Paralepis*, sont également planctonophages.

Il a déjà été fait allusion au Tétrodontiforme *Mola mola* mais il s'agit là davantage d'un omnivore que d'un planctonophage au sens strict.

La plupart des Apodes sont carnivores; pourtant, parmi les espèces bathypélagiques de ce groupe, *Nemichtys scolapaceus* consomme des crustacés planctoniques ou nectoniques.

Les Sygnathiformes littoraux et néritiques utilisent dans leur alimentation les éléments planctoniques vivant au voisinage des algues fixées ou flottantes. D'autres espèces du même groupe, bathypélagiques celles-là, sont également planctonophages; en Méditerranée, c'est le cas de *Syngnathus phlegon*.

Les Mugiliformes, remarquables à la fois par leurs caractères primitifs et leur haute spécialisation, ont, selon les espèces auxquelles ils appartiennent, des moyens de subsistance très divers. Les Athérinidés, qui recherchent pendant la belle saison le zooplancton, appartiennent à cet ordre.

On a vu que les Lampridiniformes (*Lampris*, *Trachipterus*, *Regalecus*) consomment les proies qu'ils rencontrent en pleine eau (larves, méduses, salpes); ils sont donc eux aussi, pour une grande part, planctonophages.

Les Perciformes, hautement spécialisés, sont le plus généralement prédateurs ou brouteurs. Il existe cependant parmi eux des planctonophages, au moins saisonniers. En voici quelques exemples: le sparidé *Bcops boops*, les Centranchidés du genre *Spicara*, le Cichlidé *Tilapia*, le Pomacentridé *Abudefduf*, les Carangidés *Trachurus trachurus*, *T. mediterraneus*, *T. picturatus*, *T. trecae*, *Selar crumenophthalmus*, *Caranx senegalus*. Sur ces six dernières espèces, les trois premières sont européennes, les trois autres africaines; elles ne se nourrissent pas exclusivement de plancton mais également de jeunes poissons. Il en est de même, chez les Scombridés, pour les maquereaux *Scomber colias* et *S. scombrus*.

Le *Luvarus imperialis* absorbe du plancton et des débris végétaux. Tout près dans la systématique, se trouvent les Stromatéidés et les Tétragonuridés (*Stromateus fiatola*, *Mupus medusophagus*, *Tetragnurus cuvieri*); nectoniques ou bathypélagiques, ils ingèrent des petits crustacés, des méduses, des salpes, des œufs et larves de poissons.

Terminons ce rapide examen par les poissons plats. On peut dire qu'en général ils sont omnivores et s'alimentent des petites proies qui passent à leur proximité; certains même, comme le flétan de Mauritanie *Psettodes belcheri*, sont franchement carnivores. Mais on voit fréquemment du plancton dans les contenus stomacaux de certains d'entre eux, en particulier les Soléidés et quelques Pleuronectes. Il paraît probable que ce plancton est absorbé la nuit, lorsque ces poissons quittent le fond.

IV. - Comportement.

S'il est impossible de définir un type unique de poisson planctonophage, il est également difficile de donner des règles générales en ce qui concerne le comportement de ces espèces; aussi nous contenterons-nous de relater quelques observations faites chez les poissons pélagiques et plus particulièrement chez la sardine. Ces poissons ne vivent que rarement isolés; ils se groupent en *concentrations* ou rassemblements d'individus vivant dans des conditions similaires de physiologie ou d'âge.

En effet s'il y a, en un endroit déterminé, plusieurs concentrations de la même espèce, on peut remarquer qu'elles sont composées de poissons appartenant à des classes d'âge différentes. C'est ainsi que l'on repère souvent, sur un enregistrement effectué au sondeur, les petites sardines près de la surface tandis que les adultes sont groupés à une certaine profondeur.

La concentration est elle-même constituée de divers éléments de plus ou moins grande importance, les *bancs*. D'après NIKOLSKY, les poissons qui constituent un banc sont rassemblés dans la zone d'interaction de leurs organes sensitifs. Précisons que ces bancs se dispersent souvent pendant la nuit, à l'intérieur de la concentration ; il en est ainsi pour les sardines.

RADAKOV (1958) et NIKOLSKY (1963) attribuent à la réunion en banc une valeur d'adaptation significative : recherche et captage de la nourriture, défense contre les prédateurs, protection en période d'hibernation dans les régions froides. De plus, ce groupement leur semble être souvent en relation avec une alimentation planctonique ; c'est le cas chez les jeunes de nombreuses espèces ainsi que chez les Clupéidés et d'autres familles. Le banc aurait, d'après ces auteurs, une structure relativement définie en forme et en importance qui correspondrait aux conditions hydrodynamiques les meilleures pour les mouvements de chasse et d'orientation. Comme le prouvent les enregistrements ultra-sonores il est incontestable que les bancs de certaines espèces (sardines, anchois, sprats, chinchards) affectent une forme particulière aisément reconnaissable (FURNESTIN et coll., 1953 ; MAURIN, 1963).

Pour prouver l'efficacité de la formation en banc dans l'alimentation planctonique, VOROBIEF (1937) indique que les brèmes de la Mer d'Azov se nourrissent plus intensément en bancs qu'isolément quand elles sont jeunes, donc planctonophages. Le contraire se produit lorsqu'elles deviennent adultes, par conséquent carnivores. Cette opinion paraît confirmée par le fait que l'alimentation des sardines méditerranéennes semble plus active au crépuscule et à l'aube ; ces poissons se trouvent alors groupés en bancs compacts entre deux eaux.

La dispersion nocturne, qui affecte bon nombre de pélagiques, s'expliquerait pour NIKOLSKY par un réflexe de défense inverse de celui qui se produit de jour : les prédateurs nocturnes distingueraient mal leurs proies isolées ; mais ceci paraît plus discutable.

Les différents exemples donnés soulignent la complexité du problème de l'alimentation chez les poissons et montrent qu'il y a encore, dans ce domaine, beaucoup de recherches à faire.

II. - NUTRITION

par Jean Y. LEE

Les éléments planctoniques que l'on rencontre le plus souvent dans les estomacs de différentes espèces seront d'abord décrits. Ensuite, les variations qui se présentent dans l'alimentation des poissons planctonophages seront mises en évidence à l'aide d'exemples : sardines, harengs, autres Téléostéens.

I. - *Composition des contenus stomacaux.*

a - *Méthode d'analyse.*

L'étude du contenu stomacal est faite le plus rapidement possible sur le bateau ou à terre et de préférence sur du matériel à l'état frais. Les estomacs prélevés peuvent être également conservés dans une solution de formol de 4 à 7 % ou de picroformol ; il convient en effet d'arrêter l'action digestive des enzymes qui s'exerce même après la mort. Il est bon d'accompagner cette analyse par celle du plancton récolté sur les lieux de pêche. On complète l'examen qualitatif des contenus stomacaux par des remarques sur l'état de la digestion, l'évaluation quantitative en volume ou en poids sec, la numération des espèces, etc.

b - Principaux éléments de l'alimentation des poissons planctonophages.

1) Nourriture zooplanctonique.

Chez les jeunes. Voici, d'après LEBOUR (1919) quelles sont les différentes espèces planctoniques trouvées, en Atlantique, dans les contenus stomacaux des jeunes poissons.

CILIÉS. Plusieurs espèces de Tintinnides sont consommées par *Labrus sp.*, *Solea variegata*, *Pleuronectes platessa*, *Pleuronectes limanda* et *Clupea harengus*.

ŒUFS DE COPÉPODES. Ils sont fréquents chez *Scomber scombrus*, *Gadus merlangus*, *Trachinus vipera*, *Rhombus laevis*, *Pleuronectes microcephalus* ; il s'agit surtout d'œufs de *Calanus*.

CLADOCÈRES. *Podon* et *Evadne* sont ingérés en abondance par la plupart des jeunes poissons et même par les larves portant encore leur sac vitellin.

OSTRACODES. On les trouve chez les formes littorales ou chez les post-larves d'espèces de haute mer, pendant la période de leur vie côtière.

COPÉPODES. C'est, d'une manière générale, l'élément nutritif le plus important des larves et post-larves de poissons. Les quatre espèces de copépodes les plus abondantes et les plus fréquentes sont : *Pseudocalanus elongatus* (espèce de prédilection des jeunes du hareng et du merlan), *Acartia clausi*, *Temora longicornis*, *Calanus finmarchicus*. On trouve également *Temora* et *Pseudocalanus* (chez les soles et les limandes), *Paracalanus parvus*, *Euterpina acutifrons*, *Oithona similis*, ainsi que divers *nauplii* de ce groupe.

CIRRIPÈDES. L'élément le plus courant est la balane au stade *nauplius*.

MYSIDACÉS. Cette famille est en général peu représentée, sauf à l'état larvaire chez les jeunes de *Scomber scombrus*, *Trigla gurnadus*, *Rhombus maximus*, *Trachinus vipera*, *Gadus minutus*.

ISOPODES. Ils sont très rares et ne se trouvent que chez quelques petits poissons benthiques qui effectuent une migration verticale nocturne.

AMPHIPODES. Ils sont surtout fréquents chez les immatures de *Callionymus lyra* et *Rhombus maximus* ainsi que chez les larves de poissons littoraux tels qu'*Arnoglossus laterna*, *Trachinus vipera*, *Pleuronectes limanda* et *Pleuronectes platessa*.

DÉCAPODES. Zoés et mégalopes de *Porcellana*, zoés d'*Eupagurus* et de *Gebia* sont absorbées par les larves et post-larves de diverses espèces.

MOLLUSQUES. Les estomacs des jeunes harengs, turbots et belones, contiennent de très nombreuses larves de Lamellibranches et Gastropodes.

APPENDICULAIRES. *Oikopleura dioica* constitue la nourriture principale, quasi exclusive, de la plie (*Pleuronectes platessa*) dans le sud de la Mer du Nord (RYLAND, 1964).

Chez les adultes. La nourriture devient beaucoup plus variée avec l'âge. Un exemple fourni par NALBANDOGLU en 1957 donnera une idée de cette diversité ; il s'agit du maquereau du Bosphore et de la Mer de Marmara.

COPÉPODES : *Calanus helgolandicus*, *C. tenuicornis*, *Eucalanus crassus*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Clausocalanus arcuicornis*, *Centropages typicus*, *Candacia armata*, *Metridia lucens*, *Acartia clausi*, *Mormonilla phasma*, *Oithona nana*, *O. helgolandica*, *Microsetella rosea*, *M. norvegica*, *Clytemnestra rostrata*, *Oncaea sp.*, *Urocorycaeus sp.*, *Corycella rostrata*.

CLADOCÈRES : *Evadne spinifera*, *Podon intermedius*.

CIRRIPÈDES : larves de balanes.

DÉCAPODES : *Lucifer sp.*, larves *mysis* de Décapodes.

MOLLUSQUES : larves de Gastropodes, post-larves de Lamellibranches.

CHÆTOGNATHES : *Sagitta bipunctata*.

UROCHORDÉS : *Doliolum sp.*

CÉLÉNTÉRÉS : colonies de polypes d'*Obelia sp.*, *Solmundella mediterranea*, *Aurelia aurita*, *Mugilaea kochii*, *Pleurobrachia sp.*

POLYCHÈTES : *Tomopteris sp.*, *Nereis sp.*, Alciopidés, larves d'Annélides.

ŒUFS ET LARVES DE POISSONS. Comme c'est le cas pour beaucoup d'autres poissons pélagiques, ce

sont les crustacés les mieux représentés dans les estomacs des maquereaux de cette région ; viennent ensuite les larves de mollusques.

Notons, en revanche, que les Coelentérés et les Prochordés sont très rarement ingérés par les poissons planctonophages de petite taille. Cela paraît dû surtout à la grosseur et à la forme de ces proies dont la capture est limitée par la dimension des organes buccaux.

Mois	Contenus stomacaux (en %)						Plancton	
	Nuls	Peu abondants	Moyen. abondants	Abondants	Nb	Importance (en moy.) des contenus	Zooplancton	Phytoplancton
Février	8,1	27,0	52,7	12,2	148	moy.	peu abondant peu varié	moy. abondant peu varié
Mars		6,2	35,7	58,1	129	—	moy. abondant peu varié	moy. abondant peu varié
Avril	4,6	17,3	23,0	55,1	196	—	moy. abondant varié	moy. abondant peu varié
Mai	2,8	9,5	11,4	76,3	286	ab.	très abondant très varié	peu abondant très peu varié
Juin	6,5	37,4	14,3	41,8	495	p. ab.	peu abondant varié	peu abondant très peu varié
Juillet	25,3	57,2	12,3	5,2	415	p. ab.	moy. abondant varié	très peu abond. très peu varié
Août	31,3	50,7	7,5	10,5	456	p. ab.	peu abondant varié	très peu abond. très peu varié
Septembre . .	1,4	43,0	15,0	40,6	421	—	très abondant très varié	peu abondant peu varié
Octobre	5,0	47,1	26,4	21,5	121	—	très abondant très varié	moy. abondant varié
Novembre . .	22,8	71,4	2,9	2,9	105	p. ab.	moy. abondant varié	peu abondant très peu varié
Décembre . .							peu abondant peu varié	peu abondant très peu varié

TABLE. 1. — Variations mensuelles quantitatives des contenus stomacaux comparées à celles du plancton récolté en mer.

2) Nourriture phytoplanctonique.

Le phytoplancton est abondamment consommé par les larves et les post-larves de poissons. Citons les genres les plus courants dans les contenus stomacaux des principales espèces pêchées en Atlantique en remarquant l'importance qualitative et quantitative des Diatomées (LEBOUR, 1919 et 1920).

DIATOMÉES. Les genres principaux à signaler sont : en premier lieu *Coscinodiscus*, puis *Rhizosolenia*, *Thalassiothrix*, *Thalassionema*, *Chaetoceros*, *Asterionella* et *Biddulphia*.

SILICOFLAGELLÉS. Une seule espèce appartenant au genre *Dictyocha* : *Dictyocha speculum*.

PÉRIDINIENS. Occasionnels, et seulement chez les poissons côtiers, ce sont surtout : *Dinophysis*, *Peridinium*, *Prorocentrum*, *Gonyaulax*.

XANTHOPHYCÉES. *Halosphaera viridis* est fréquente chez la sardine, le sprat et les Carangidés.

Si les espèces phytoplanctoniques sont surtout présentes dans les estomacs de jeunes poissons, elles se trouvent parfois en quantités appréciables chez les adultes notamment chez les clupes ; c'est

ainsi que BAINBRIDGE (1963) démontre l'aptitude qu'a *Ethmalosa dorsalis* à se nourrir de phytoplancton et surtout de Diatomées. Il s'agit en particulier des espèces suivantes : *Paralia sulcata*, *Cyclotella* sp., *Thalassiosira subtilis*, *Thalassionema nitzschioides*, *Coscinodiscus jonesianus*, *C. lineatus*.

II. - Variations de la composition des contenus stomacaux.

Elles seront mises en évidence par l'étude de la sardine de Méditerranée (LEE, 1961), par celle du hareng de la Mer d'Irlande (RICE, 1963) et par quelques exemples donnés par divers auteurs.

a - Variations quantitatives.

Sardines. Les données fournies ont pour base l'étude de 2 772 sardines du golfe du Lion. D'une manière générale les contenus stomacaux de ces clupes sont abondants. Les exceptions à cette règle ne se produisent que rarement, par vent fort, mer très agitée, ou par suite d'un changement brutal dans les conditions hydrologiques. Il existe cependant chez les sardines adultes des variations saisonnières notables. Ainsi, l'importance des contenus stomacaux est un peu inférieure à la moyenne au mois de février ; en mars elle est moyenne ; elle augmente sensiblement dans le courant d'avril et devient forte en mai (tabl. 1).

La période qui s'étend du début mai à la mi-juin correspond au maximum annuel. A partir de la mi-juin les quantités décroissent.

Vers la fin du mois de juillet une chute brutale se produit. Au début du mois d'août, le pourcentage des estomacs vides ou contenant peu d'aliments est très élevé ; le minimum annuel est atteint. Une grande activité dans l'alimentation se manifeste à nouveau en septembre. A la mi-septembre, le contenu stomacal est très abondant pour 56,8 % des sardines examinées. A partir d'octobre, nouvelle chute : sur 121 individus examinés au cours de ce mois, 21,5 % seulement ont un contenu stomacal abondant ; puis, au début de novembre, ce pourcentage tombe à 2,9 %.

Les quantités d'aliments contenues dans les estomacs de sardines adultes passent donc par deux maximums : le premier se situe à la fin du printemps, le second, moins prononcé, correspond à l'automne ; c'est au mois de novembre que l'activité alimentaire est la plus réduite.

Harengs. Les données de RICE portent sur 1 767 harengs de 17,8 à 30,9 cm capturés de mai à septembre 1961 et de juin à septembre 1962. La première constatation faite par cet auteur est le grand nombre d'estomacs vides : 635 sur 917 en 1961, 553 sur 850 en 1962. Il remarque d'autre part que l'importance du contenu stomacal varie beaucoup, à la même période, d'un individu à l'autre. Néanmoins, les résultats comparatifs des deux années permettent quelques observations. En mai l'alimentation est intense. Elle est un peu moins grande et surtout plus irrégulière en juin et au début de juillet. Une nette reprise de l'activité nutritionnelle, fin juillet, est immédiatement suivie d'une baisse générale qui se poursuit jusqu'aux alentours du 20 septembre. Les derniers jours de ce mois, l'alimentation semble augmenter légèrement.

b - Variations qualitatives.

Sardines. L'étude qualitative des contenus stomacaux montre que leurs constituants sont très différents au cours des stades successifs du développement de ces poissons.

1) *Larves.* Les larves se nourrissent surtout de Diatomées : *Coscinodiscus* et *Rhizosolenia*, auxquelles s'ajoutent d'autres éléments chlorophylliens indéterminables qui sont vraisemblablement des débris d'algues.

2) *Stade jeune.* Entre la métamorphose et la taille de 10 cm, rarement plus, les jeunes sardines du golfe du Lion vivent près des côtes, dans les canaux ou les étangs ; elles ont une nourriture plus variée que les larves. Cette nourriture est encore composée en partie de phytoplancton : *Rhizosolenia*, *Thalassiothrix*, *Coscinodiscus*, *Biddulphia* et plus rarement *Pleurosigma*. Le constituant le plus important est pourtant le zooplancton : jeunes Copépodes, *nauplii* et *cypris* de Cirripèdes, plus rarement zoés de Décapodes.

3) *Stade adulte.* Les sardines adultes de Sète, du Roussillon et de Marseille absorbent moins de Diatomées que les jeunes ; les plus fréquentes appartiennent aux genres *Coscinodiscus*, *Rhizosolenia* et *Thalassiothrix*. La seule Chlorophycée rencontrée est *Halosphaera viridis* ; elle est rare

et n'apparaît qu'à la fin de l'hiver et au début du printemps. En revanche, on trouve de grandes quantités de Périidiniens, notamment : *Ceratium tripos*, *C. furca*, *C. macroceros*, de février à juillet, particulièrement en février.

Par ailleurs, la présence de nombreux groupes animaux, 16 au total, a été notée au cours de ces examens. Contentons-nous de citer les plus importants.

Les crustacés viennent en tête, en fréquence et en abondance. Les Copépodes sont présents toute l'année dans les contenus stomacaux. Leur abondance est variable suivant les saisons. C'est surtout au début du printemps et en automne qu'ils sont nombreux; leur fréquence diminue en été. Les genres les mieux représentés sont *Calanus*, *Paracalanus*, *Centropages* et *Oithona*. D'autres sont plus rares : *Corycaeus*, *Microsetella*, *Euterpina*, *Oncaea* et *Temora*. En ce qui concerne les larves de Décapodes, on rencontre surtout des zoés et des métazoés de Macroures, de Brachyours, d'Anomoures. Ces larves, également trouvées toute l'année, sont surtout abondantes en juin et à un degré moindre en juillet et en août. Les *mysis* de Mysidacés ne sont observées dans les estomacs qu'au mois de juin. Elles sont alors très nombreuses. Les larves de Stomatopodes, *alima* et *erichthus*, sont rares. On en note quelques-unes seulement en février-mars et en août-septembre. Les Cladocères *Podon* et *Evadne*, les *nauplii* et *cypris* de Cirripèdes, les jeunes Amphipodes Caprelliens et Gammariens sont quelquefois présents mais de façon irrégulière et en petite quantité.

Beaucoup d'autres groupes sont représentés mais la fréquence des espèces qui s'y rattachent est moindre que celle des crustacés.

Les spicules d'Acanthaires, rares ou absents pendant presque toute l'année, sont très abondants en mai. Les Siphonophores sont toujours très rares. Pour les mollusques, citons surtout les véligères de Lamellibranches et de Gastropodes; ces larves sont trouvées au printemps et en été; elles sont surtout nombreuses en avril. Les Ptéropodes, tel *Creseis virgula*, sont accidentels. Les Chaetognathes peuvent être considérés comme rares. Les larves d'Annélides et de Tuniciers planctoniques sont très rares.

Une mention spéciale mérite d'être réservée aux œufs et larves de poissons. On les trouve en petite quantité à la fin de l'hiver, en été et au début de l'automne. Il s'agit surtout d'œufs de sardines, sprats, anchois, soléïdes et de larves de divers clupes.

En résumé, le phytoplancton est abondant dans les estomacs des larves de sardines. Il devient de plus en plus réduit au fur et à mesure que ces poissons grandissent. Si l'on excepte les Périidiniens, le rôle du phytoplancton est beaucoup moins important que celui du zooplancton dans l'alimentation des sardines adultes. Les crustacés dominent nettement sur les autres groupes animaux. On observe une alternance intéressante entre la répartition des Copépodes et celle des larves de Décapodes : l'essentiel de l'alimentation est constitué de Copépodes au printemps et en automne, de larves de Décapodes et de Mysidacés en été.

Harengs. Pour cette espèce, RICE indique qu'en mai les estomacs contiennent presque uniquement des Copépodes, en particulier *Temora longicornis* qui représente 60 % du volume total. Au début de juin les Copépodes sont toujours nombreux mais il s'agit surtout de *Calanus*; au même moment l'importance des zoés et mégaloopes de *Brachyours* est également grande. A la fin de juin on remarque, outre les *Calanus*, des larves de Décapodes, de Téléostéens et l'Appendiculaire *Oikopleura dioica*. En août et en septembre, c'est-à-dire pendant la période de ralentissement trophique, les aliments sont essentiellement constitués d'Euphausiacés (*Meganctiphanes norvegica*) et de larves de Téléostéens.

c - Relations entre les contenus stomacaux et le plancton.

Il convient d'établir maintenant certaines relations entre les contenus stomacaux et le plancton ambiant.

Sardines. Les observations apportées sont basées sur 53 récoltes de plancton faites entre février et novembre 1959 dans la zone de pêche qui se situe près de Sète entre 2 et 8 milles de la côte.

Les variations saisonnières du plancton sur le plan quantitatif sont parallèles à celles des contenus stomacaux. Ainsi, le plancton est peu abondant en juillet et en août, mois pendant lesquels

le pourcentage d'estomacs vides est le plus élevé de toute l'année. L'augmentation de la température, facteur dans lequel certains auteurs ont voulu voir la cause d'une diminution des contenus stomacaux, n'a vraisemblablement qu'une action indirecte. Il existe, il est vrai, de rares cas pour lesquels il n'y a pas correspondance entre les quantités de plancton trouvées dans les estomacs et celles pêchées en mer. Cela s'est produit, par exemple, à la fin de mai et au milieu d'octobre 1959. Pendant ces périodes, le plancton était abondant et l'activité nutritionnelle grande mais le pourcentage des contenus stomacaux faibles ou nuls était élevé. Ce fait est vraisemblablement dû aux conditions météorologiques particulièrement défavorables qui ont pu contribuer à une dispersion momentanée du plancton.

Il y a également, comme on pouvait s'y attendre, une correspondance certaine entre les éléments du plancton et ceux des estomacs. Tel est le cas des larves de Cirripèdes et d'Annélides, de véligères de Lamellibranches, des larves et des œufs de poissons qui apparaissent saisonnièrement dans le plancton et que l'on retrouve dans les aliments. Mais l'ingestion des éléments planctoniques est fonction de leur taille. En conséquence, certaines espèces de trop grande taille pour les sardines peuvent être abondantes dans le plancton et absentes dans les contenus stomacaux. C'est le cas des méduses, salpes et doliolles.

Il est des cas où des espèces, jusqu'alors rares, se présentent en grande quantité dans le plancton et, à la même époque, dans les contenus stomacaux. C'est ce qui se produit pour les Acanthaires et les Mysidacés. Les spicules d'Acanthaires sont observés en très grand nombre dans les estomacs de sardines pêchées dans la région de Sète en mai 1959 alors que ces organismes ne figurent pas dans les récoltes de plancton. Mais une pêche faite au mois d'avril près des côtes de Camargue en a rapporté une grande quantité. L'hypothèse de la migration des sardines de la côte de Provence vers Sète au cours du printemps peut être ainsi étayée, ce qui offre un intérêt tout particulier pour l'application de ces recherches à la pêche.

Les *mysis* de *Gastrosaccus normani*, *Leptomysis gracilis*, *L. mediterranea* et surtout *L. linguura*, toujours rares dans le plancton, sont extrêmement nombreuses en juin dans les estomacs de sardines. Ceci peut être expliqué par la migration verticale du plancton au cours de la nuit. Ces larves de crustacés se tenant de jour en profondeur sont absentes du plancton récolté, puisqu'il l'est pendant la journée. Les sardines se nourrissent de nuit lorsque les *mysis* s'approchent de la surface. La présence de ces dernières dans les contenus stomacaux est donc normale.

Ainsi, la relation tant quantitative que qualitative entre le plancton libre et celui des contenus stomacaux de sardines est évidente. Sauf dans certains cas particuliers, il ne semble guère que ce poisson fasse un choix parmi les éléments que lui fournit le milieu. Son régime varie avec les saisons, en fonction de la plus ou moins grande densité du plancton et notamment du zooplancton mais il se nourrit abondamment et régulièrement, même en période de ponte. Cette opinion rejoint celles exprimées par FURNESTIN (1945) pour les sardines du golfe de Gascogne et par OLIVER MASSUTI (1955).

Autres espèces. Les observations de K. WIKTOR (1964) sur différents poissons d'eau douce ou saumâtre fréquentant le golfe de Stettin montrent également que les variations saisonnières ou annuelles qualitatives et quantitatives du zooplancton entraînent des fluctuations parallèles dans l'alimentation des poissons planctonophages.

Mais, contrairement à ce que l'on a vu pour les sardines, certaines espèces cessent de s'alimenter au moment de la ponte même si celle-ci se produit pendant une période d'intense production planctonique. A cet égard un exemple tiré de l'étude de BAE (1960) est suggestif. Cet auteur montre, en effet, que le volume des contenus stomacaux de la « courbine » de la Mer Jaune (*Pseudosciaena manchurica*) diminue très rapidement en mai, époque de reproduction, pour devenir pratiquement nul à la fin de ce mois. Pourtant, dans le même temps, les quantités totales de plancton ne cessent d'augmenter.

Conclusion.

L'étude de leur nutrition basée sur l'examen des contenus stomacaux permet de constater la complexité et la variété de la nourriture des poissons planctonophages. Il est du reste difficile sinon impossible d'en tirer des règles générales. C'est ainsi que l'on trouve dans les estomacs de

poissons typiquement zooplanctonophages, surtout s'ils sont jeunes, des éléments de phytoplancton notamment Diatomées et Péridiniens.

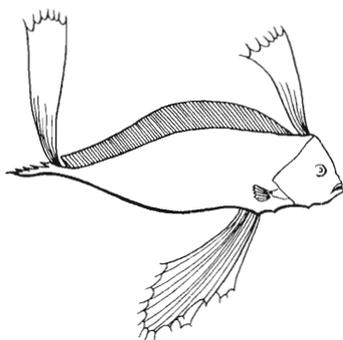
De plus, la nourriture d'une même espèce peut changer selon les régions. Par exemple, la proportion d'éléments phytoplanctoniques est beaucoup plus élevée chez la sardine atlantique que chez la sardine méditerranéenne. En outre, bien que certaines espèces paraissent choisir leurs proies, il semble que les variations qualitatives de celles-ci soient le plus souvent liées aux modifications de la composition de l'environnement planctonique.

Enfin l'importance et la nature des contenus stomacaux peuvent varier selon l'heure de capture des poissons. Si certains se nourrissent sans interruption, d'autres ne s'alimentent que le jour ou la nuit. Précisons que leur état physiologique peut avoir également de fortes incidences sur leur nutrition, certaines espèces cessant de s'alimenter à l'époque de la reproduction.

BIBLIOGRAPHIE

- AL HUSSAINI (A.H.), 1947 a. — The anatomy and histology of the alimentary tract of the plankton feeder, *Atherina forskali* (RÜPP.). — *J. Morphol. Philadelphia*, **80** : 251-286.
- 1947 b. — The feeding habits and the morphology of the alimentary tract of some teleosts. — *Publ. mar. Biol. Station Guardaaqa*, **5**, 61 p.
- BAE (T.H.), 1960. — The biological study on the Yellow sea Corvenia in the adjacent sea of Korea. — *Rep. Res. Fish Resour.*, **4** : 1-89, 4 tabl., 3 fig.
- BAINBRIDGE (V.), 1963. — The Food, Feeding Habits and Distribution on the Bonga (*Ethmalosa dorsalis* C.V.). — *Cons. int. Explor Mer.*, **28** (2) : 270-284.
- BARRINGTON (E. J. W.), 1957. — The alimentary canal and digestion. The physiology of fishes (BROWN), **1** Metabolism, chap. 3 : 109-161. — New York, Academic Press inc.
- BERTIN (L.), 1958. — Appareil digestif. In *Traité de Zoologie de P. P. GRASSÉ*, **12** (2). Agnathes et poissons, anatomie, étiologie, systématique. — Paris, Masson et Cie : 1248-1302.
- CADENAT (J.), 1960. — Les Mobulidae de la côte occidentale d'Afrique. Notes d'ichthyologie ouest-africaine, 29. — *Bull. Inst. franç. Afr. Noire*, **22** A (3) : 1053-1084.
- CHESLEY (L. C.), 1934. — The concentration of proteases, amylase and lipase in certain marine fishes. — *Biol. Bull.*, **66** : 133-144.
- FURNESTIN (J.), 1939-1943 (1945). — Contribution à l'étude biologique de la sardine atlantique (*Sardina pilchardus* WALB.). — *Rev. Trav. Off. sci. techn. Pêches marit.*, **13** (1-4) : 221-363, 15 tabl., bibliogr.
- FURNESTIN (J.), COUPÉ (R.), GAIL (R.), MAURIN (Cl.) et ROSSIGNOL (M.), 1953. — Ultra-sons et pêche à la sardine au Maroc. Les essais du bateau-pilote de pêche « Jean-François ». — *Bull. Inst. Pêches marit. Maroc*, **1** : 1-63.
- GREENWOOD (P. H.), 1953. — Feeding mechanisms of a cichlid fish, *Tilapia esculenta* GRAHAM. — *Nature*. Londres, **172** : 207-208.
- HEIM (W.), 1935. — Über die Rachensäcke der Characiniden und über verwandte akzessorische organe bei andern Teleostern. — *Zool. Jahrb. (Anat.) Jena*, **60** : 61-106.
- HYRTL (C. J.), 1855. — Über die accessorischen Kiemenorgane der Clupeaccen. — *Denkschr. Kön. Akad. Wissen. Wien (Math. Naturw.)*, **10** : 45-57.
- LAGLER (K.F.) et KRAATZ (W.C.), 1945. — Pharyngeal pockets in the gizzard shad *Dorosoma cepedianum*. — *Papers Michigan Acad. Scien. Arts a. Lett.*, **30** : 311-320.
- LEBOUR (M. V.), 1918. — The food of post-larval fish. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **11** (4) : 433-469.
- 1919. — Feeding habits of some young fish. — *Ibid.*, **12** (1) : 9-21.
- 1920. — The food of young fish n° 3. — *Ibid.*, **12** (2) : 261-324.
- LEE (J. Y.), 1961. — La sardine du golfe du Lion (*Sardina pilchardus sardina* REGAN). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **25** (4) : 417-498, 16 tabl.
- MAURIN (Cl.), 1963. — Rapport sur l'utilisation des sondes à ultra-sons pour la pêche en Méditerranée. — *FAO, Doc. Trav. Cons. gén. Pêches Médit.*, B8/63, 8 p.
- MONOD (T.), 1949. — Sur l'appareil branchiospinal de quelques Téléostéens tropicaux. — *Bull. Inst. franç. Afr. Noire*, **11** : 36-76.

- NALBANDOGLU (U.), 1957. — Contents of the stomachs of mackerel (*Scomber scomber* L.) caught in the Marmara, the Bosphorus and in the areas of the Black sea bordering the Bosphorus. — *FAO Cons. gén. Pêches Médit.*, n° 4, *Docum. techn.* n° 25 : 181-192.
- NIKOLSKY (G. V.), 1963. — The Ecology of Fishes. — Londres et New York, Academic Press, 352 p.
- OLIVER-MASSUTI (M.), 1955. — Nutrition de la sardine : Résumé des études effectuées jusqu'à présent. — *FAO Cons. gén. Pêches Médit.*, n° 3, *Docum. techn.* n° 8 : 131-132.
- PARKER (H.W.) et BOESEMAN (M.), 1954. — The basking shark, *Cetorhinus maximus*, in winter. — *Proc. zool. Soc. London*, **124** : 185-194.
- RADAKOV (D. V.), 1958. — Sur la signification adaptative du comportement en banc du jeune lieu noir (*Pollachius virens* L.). — *Voprossei ikhtiologii*, **11** (en russe).
- RICE (A. L.), 1963. — The Food of Irish Sea Herring in 1961 and 1962. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **28** (2) : 188-210.
- RYLAND (J.S.), 1964. — The feeding of plaice and sand eel larvae in the southern North sea. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **44** (2) : 343-364.
- STEUER (A.), 1905. — Über das Kiemenfilter und die Nahrung adriatischer Fische. — *Verh. K.K. Zool. Bot. Ges. Wien*, **55** : 275-299.
- SVETOVIDOV (A. N.), 1953. — Corrélations entre le nombre de cæcums pyloriques et le comportement alimentaire des poissons. In *Essais sur les grands problèmes d'ichthyologie (Ocherki po obchem voprosam ikhtiologii)*. — *Acad. Sienc. U.R.S.S.* (en russe).
- VONK (H.J.), 1941. — Advances in Enzymology. — New York, Interscience, Nord a. Werkman édit., **1** : 371.
- VOROBIEF (V. P.), 1937. — L'alimentation de la brème de la Mer d'Azov. — *Zool. Jour. (U.R.S.S.)*, **16** (1) (en russe).
- WIKTOR (K.), 1964. — Die Ausnützung des Zooplanktons durch planktonfressende Fische in Abhängigkeit von abiotischen Faktoren im Oderhaff. — *Helgol. Wiss. Meer.*, **10** (1-4) : 448-455.



TROISIEME PARTIE

PLANCTON ET COQUILLAGES

I. L'alimentation des mollusques planctonophages	224
par René RAIMBAULT.	
II. Reproduction et stades planctoniques des lamellibranches	251
par René RAIMBAULT.	
III. Effets nocifs du plancton sur les mollusques et par les mollusques ..	266
par Marie-Louise FURNESTIN et René RAIMBAULT.	

I

L'ALIMENTATION DES MOLLUSQUES PLANCTONOPHAGES

par René RAIMBAULT

A - Le problème des échanges entre les Mollusques et leur milieu. 1 - *Les Mollusques. Leurs besoins alimentaires.* 2 - *Le milieu. Ses ressources trophiques.* a - Production du milieu. Particules en suspension dans les milieux lagunaires ou côtiers. 1) Le phytoplancton. 2) Le seston. b - Principaux facteurs de productivité. — B - Modalités de l'alimentation et nature des aliments chez les Mollusques. 1 - *Diversité dans le mode de vie et d'alimentation.* 2 - *La collecte des aliments chez les Lamellibranches.* a - Aspect anatomique : les branchies, les palpes labiaux. b - Aspects physiologique et biologique : 1° La circulation de l'eau, son importance et les facteurs qui la conditionnent, a) Durée journalière du pompage, b) Taux de pompage, c) Facteurs influençant la circulation d'eau : facteurs internes, facteurs externes. 2° Sélection des particules. L'efficacité du tamisage. Les pseudofèces. Conclusion. 3 - *Nature des aliments utilisés.* Abondance et composition des matières fécales. Modes de digestion et diastases. Utilisation comparée du plancton et du tripton. Les matières organiques dissoutes. Nourriture des larves. Conclusion. - Bibliographie.

A. - Le problème des échanges entre les mollusques et leur milieu.

Vouloir connaître avec précision le rôle joué par le plancton dans l'alimentation des Mollusques pour en dégager l'importance dans le développement des espèces cultivées, c'est aborder, sur un thème particulier, un champ d'investigations extrêmement vaste dont on ne peut dire que l'exploration soit complètement terminée.

Avant d'entrer dans le détail, il paraît utile de rappeler un certain nombre de généralités ; elles ont pour but de faire mieux comprendre la portée et le sens des points qui seront plus particulièrement traités, et, en même temps, de situer le sujet dans l'ensemble des recherches que comporterait l'étude complète d'un milieu de dimensions restreintes, du genre de nos lagunes méditerranéennes.

Pour fixer les idées, dans les considérations générales qui suivront, nous appliquerons notre propos, chaque fois qu'il sera possible, au milieu bien défini qu'est l'étang de Thau et aux mollusques comestibles qui y sont, ou élevés (huîtres et moules), ou pêchés (huîtres et moules et, surtout, palourdes et clovisses).

S'interroger sur le rôle du plancton en tant que nourriture des mollusques c'est fatalement s'interroger sur l'ensemble des phénomènes de leur nutrition et c'est soulever le problème général des échanges entre leur organisme et le milieu. C'est dire que notre savoir sur l'alimentation de ces animaux est directement tributaire des connaissances acquises sur les deux entités en présence : le mollusque et le milieu ; connaissance du mollusque dans toutes les modalités qui lui permettent d'assurer ses fonctions de nutrition ; connaissance du milieu dans toutes les particularités physiques, chimiques et biologiques qui le rendent plus ou moins apte à contenir ou à élaborer la nourriture des mollusques.

1. - Les mollusques. Leurs besoins alimentaires.

En premier lieu donc, des recherches sur les mollusques eux-mêmes sont nécessaires pour connaître la quantité et la qualité des aliments qu'ils utilisent. Certes, pour ce qui est des populations existant dans un milieu donné, on pourrait penser qu'il s'agit là de problèmes purement spéculatifs, sortant du cadre de la recherche appliquée. Le pêcheur ou le conchyliculteur aura tendance à faire la remarque que, puisque ces mollusques s'y développent, c'est qu'ils trouvent dans le milieu tout ce qui leur est nécessaire et qu'il importe peu d'en savoir plus. En réalité il n'existe pas de précédent, dans des domaines analogues, où une connaissance approfondie des phénomènes ne permette d'intervenir judicieusement sur tel ou tel facteur pour améliorer les rendements. Que l'on songe, par exemple, aux recherches agronomiques et aux progrès qui ont résulté d'une meilleure connaissance des besoins alimentaires des plantes...

Pour ce qui est des mollusques, les caractéristiques fondamentales de leur nutrition, concernant tout particulièrement la nature de leurs aliments, se trouveront éclairées à la fois par l'étude de l'anatomie et de la physiologie des organes impliqués dans la collecte et l'ingestion de la nourriture, par l'étude des phénomènes digestifs et des agents de la digestion (diastases), par des expériences d'alimentation contrôlée.

Nous verrons que malgré l'abondance des travaux de cet ordre, la lumière n'a pu être faite de façon définitive sur tous les points ; des inconnues subsistent quant à l'utilisation ou à l'importance de certaines substances dans la nutrition (matières organiques dissoutes, détritiques organiques, bactéries, etc.). Faute de pouvoir encore pratiquer l'élevage des mollusques marins dans des milieux complètement artificiels, comme cela s'est fait pour les végétaux et les animaux terrestres, on peut espérer que le développement des techniques de marquage par les isotopes radioactifs fera disparaître beaucoup de ces inconnues.

Toutefois dans le domaine des recherches relatives aux mollusques eux-mêmes, on peut se demander si l'étude du devenir des aliments digérés peut éclairer les problèmes de l'alimentation. La réponse est naturellement affirmative. Mais alors que les observations sur la collecte, l'ingestion et la digestion des aliments sont, non exclusivement mais avant tout, aptes à renseigner sur les caractères qualitatifs de la nourriture, les travaux qui ont pour objet le sort des aliments digérés fourniront essentiellement des renseignements d'ordre quantitatif.

On sait en effet que sur le total des aliments digérés, quand ce total est suffisamment abondant, une fraction sera la base de synthèses aboutissant, pour une part, à l'élaboration du tissu structural du mollusque et, pour une autre part, à la fabrication de substances fonctionnelles plus ou moins transitoires (mucus, diastases, gamètes) ; l'autre fraction servira seulement de « combustible » pour les oxydations respiratoires et se trouvera rapidement rejetée dans le milieu sous forme de gaz carbonique, d'eau et de déchets azotés. Notons en passant que le degré de rentabilité d'une exploitation conchylicole repose tout entier dans la façon dont les apports alimentaires équilibrent ces deux

aspects du métabolisme : si l'alimentation est tout juste suffisante pour satisfaire aux dépenses énergétiques, la croissance du mollusque sera nulle ; au contraire, celle-ci sera d'autant plus rapide et importante que la fourniture alimentaire dépassera la consommation respiratoire.

Ainsi, pour faire l'évaluation complète des besoins alimentaires des mollusques, il faudrait pouvoir établir avec précision le bilan complet de leur métabolisme sous son double aspect anabolique et catabolique. Mais quand il s'agit d'organismes vivant dans un milieu aussi complexe et variable que le milieu marin, dans lequel on retrouve aussi bien les substances alimentaires que les déchets évacués, les méthodes éprouvées qui permettent de mesurer exactement les dépenses énergétiques des êtres terrestres sont très difficiles ou même impossibles à appliquer. Une étude comme celle de COLLIER (1959) visant à établir les modalités de la consommation individuelle d'oxygène par les huîtres, base d'une véritable thermochimie respiratoire, représente cependant un essai très intéressant dans ce sens. Nous y reviendrons.

Si, dans le bilan nutritif, la part des aliments qui revient à l'activité catabolique est difficile à évaluer, il n'en est pas de même de celle qui est utilisée par les processus de synthèse, et somme toute, c'est la fraction qu'il est le plus important de connaître. En effet, puisque les aliments digérés, qui servent aux oxydations respiratoires, sont remis en circulation dans le milieu après dégradation, les produits qui en sont issus peuvent être repris dans le cycle des synthèses chlorophylliennes et bactériennes ; on peut donc considérer que cette fraction n'a pratiquement pas été soustraite au milieu. Au contraire, la partie qui a été transformée en chair de mollusque (et en coquille) représente à elle seule la quantité de substances qui a été fixée de façon stable ; et, quand il s'agit de mollusques comestibles récoltés et livrés à la consommation humaine, il s'agit même d'une masse de substances qui échappe définitivement au cycle biologique du milieu.

Espèces	Poids total	Valves	Chair		Eau int. valv.
			(Pds hum.)	(Pds sec)	
Huîtres	100	58	14	3	28
Moules	100	28,5	27	5,5	44,5
Palourdes	100	46	29	5,7	25

TABL. 1. — Pourcentages moyens des différentes fractions formant le poids total commercial pour trois mollusques de l'étang de Thau. Données dues à R. RAIMBAULT (huîtres et palourdes) et P. ARNAUD (moules).

Il résulte de ces considérations que les travaux qui permettent de connaître la croissance pondérale, s'ils ne mesurent pas toute la nourriture qui a été nécessaire pour faire vivre et pour édifier le mollusque, peuvent servir à évaluer la fraction fixée et enlevée au milieu. Dans ce but cependant, pour les mollusques bivalves, les données ne doivent pas comporter seulement des mesures du poids total. Ce dernier, en effet, est la somme du poids des valves, de la chair et aussi de l'eau intervalvaire. Pour représenter réellement les quantités de substances solides enlevées au milieu, les données pondérales doivent concerner séparément les valves et la chair (poids humide et poids sec).

Les chiffres du tableau 1 apportent une illustration concrète de telles données. Elles se rapportent à trois espèces de coquillages comestibles de l'étang de Thau (huîtres portugaises = *Crassostrea angulata*, *Mytilus galloprovincialis* et *Tapes decussatus*) et les valeurs correspondent à des moyennes établies uniquement sur des lots de tailles marchandes. En conséquence, si l'on connaît le tonnage moyen de ces espèces mis chaque année sur le marché, on pourra facilement calculer la quantité de substances nutritives soustraite de ce fait à l'étang. On estime par exemple que la quantité d'huîtres d'élevage écoulée est de l'ordre de 2 000 tonnes lesquelles comprennent globalement : 1 160 000 kg de coquilles ; 280 000 kg de chair (poids humide) ; 560 000 kg d'eau d'intervalvaire et seulement 60 000 kg de matières organiques sèches (pour ces dernières, il n'est pas tenu compte de la faible proportion de sels minéraux contenus dans la chair ; elle est approximativement compensée par la faible teneur des coquilles en matière organique). Le même type de calcul donnerait, pour 5 000 tonnes brutes de moules : 275 000 kg de matières organiques sèches et 1 400 000 kg de coquilles, et pour 1 000 tonnes de palourdes et de clovisses : 57 000 kg de matières organiques sèches et 460 000 kg de coquilles.

Si l'on fait la somme totale des matières retirées de l'étang sous forme de mollusques, on arrive finalement aux résultats suivants :

392 000 kg en poids sec de chair, 3 020 000 kg en poids de coquilles.

En outre, en faisant appel aux données des biochimistes sur la composition moyenne de la chair des différentes espèces de mollusques, il serait possible d'aller un peu plus loin dans la précision et d'évaluer par exemple la quantité de carbone, d'azote et de phosphore que renferment les 392 000 kg de matières sèches retirées de l'étang. Pour ce qui est des moules par exemple, les données d'ESCOT-MOLINIÉ (1955), permettent de calculer que les 275 000 kg de matières sèches contiennent 25 000 kg d'azote et 3 650 kg de phosphore.

De même, on peut évaluer le poids de calcium que contiennent les quelque 3 000 000 de kg de coquilles ; sachant que le carbonate de calcium forme environ 95 % du poids, un simple calcul montre que la quantité de calcium fixée par nos mollusques s'élève à un peu plus de 1 100 000 kg.

Pour terminer, notons que des études qui ont pour objet direct l'évaluation purement quantitative des matières utilisées par les mollusques, après confrontation avec les données sur la composition du milieu, peuvent également fournir dans certains cas des renseignements sur la nature des aliments retenus (nous en reparlerons dans la seconde partie de ce chapitre).

Cette vue d'ensemble suffit à montrer la nature et la variété des travaux qui, appliqués aux mollusques eux-mêmes, sont indispensables pour éclairer les problèmes de leur alimentation.

En outre, l'exemple chiffré concernant les mollusques de l'étang permet de voir concrètement comment il est possible de parvenir à une évaluation relativement précise d'une part importante de la consommation des substances fournies par un milieu. L'évaluation n'est que partielle, certes, même pour ce qui est des matières soustraites à l'étang dans un but économique : au tonnage des mollusques comestibles, il faudrait ajouter celui des poissons pêchés chaque année et même - bien qu'ils ne soient pas du tout du même ordre de grandeur - ceux que représentent les crabes et les vers de pêche (ces derniers font l'objet d'une exploitation systématique).

Une étude complète de la consommation annuelle de nourriture dans l'étang demanderait que l'on tienne compte également des organismes sans intérêt commercial ; la faune benthique proprement dite, composée surtout de mollusques (KURC, 1961) mais aussi de vers et de coelentérés, est extrêmement riche ; celle des épibiontes vivant accrochés sur les mollusques en élevage ou sur leurs supports ne l'est pas moins : polychètes sédentaires, balanes et autres crustacés, spongiaires et surtout ascidies (KORRINGA, 1951 ; RAIMBAULT, 1964 ; HEBANT-JODER, 1965...). Il faudrait aussi tenir compte des organismes pélagiques, composant le zooplancton et le necton.

A propos de tous ces consommateurs non exploités par l'homme, il convient de remarquer qu'une partie importante d'entre eux n'échappe pas au patrimoine propre de l'étang (la majorité des formes sessiles) ; quand leur cycle vital est terminé, les substances organiques qu'ils ont fixées plus ou moins longtemps, demeurent sur les fonds et quand les bactéries hétérotrophes ont transformé ces substances en composés minéraux, ceux-ci peuvent à nouveau participer à l'élaboration de la vie dans le même milieu. En revanche, il est tout aussi certain qu'en plus des prélèvements faits par l'homme, il existe d'autres fuites de la matière organique produite dans l'étang ; la plupart des espèces de poissons qui y vivent sont des migrateurs saisonniers ; ils entrent dans la lagune au printemps, s'y nourrissent pendant la belle saison et repartent en mer à l'automne (GOURRET, 1897 ; AUDOUIN, 1962) ; certains d'entre eux (de grandes quantités de sardines par exemple) n'y passent que leurs stades juvéniles (LEE, 1961).

Ces quelques considérations permettent de voir que les mollusques, dont nous nous occupons plus spécialement ici, ne sont responsables que d'une fraction de la consommation annuelle de nourriture par les animaux ; elles sont suffisantes en outre pour évoquer la variété et l'ampleur des recherches qu'il faudrait entreprendre, même pour une unité aussi bien délimitée qu'un étang méditerranéen, si l'on voulait faire un bilan précis et complet de cette consommation.

2. - Le milieu. Ses ressources trophiques.

Nous avons donné précédemment une évaluation de la biomasse représentée par les mollusques comestibles de l'étang de Thau, en soulignant qu'ils ne forment qu'une partie de la biomasse totale des consommateurs.

L'existence de ces derniers pose immédiatement le problème des ressources qui la rendent possible. De même que dans tout bilan monétaire la colonne des dépenses doit être équilibrée par celle des recettes, ici, à une consommation donnée, doit nécessairement correspondre une production d'aliments au moins équivalente. Pour savoir comment ces deux postes du bilan s'équilibrent, on est donc conduit à faire des recherches sur les ressources trophiques du milieu, et plus particulièrement sur ce que l'on a appelé sa « productivité primaire ».

En effet, les lamellibranches, nous le verrons, sont essentiellement des animaux microphages ; étant donné l'ensemble de leurs caractères anatomiques, *a priori* ils ne peuvent tirer leur nourriture que des particules en suspension dans l'eau (ou éventuellement à partir de substances organiques qui y sont dissoutes). On peut admettre également, que, parmi les microorganismes du plancton, l'essentiel de ce qu'ils ingèrent est constitué d'êtres autotrophes. Autrement dit, les lamellibranches comme tous les herbivores, sont sur le circuit le plus court qui conduit des sels nutritifs minéraux à la matière organique animale ; on ne trouve entre eux que le premier maillon végétal, et essentiellement sous sa forme phytoplanctonique. Comme par ailleurs la productivité primaire d'un milieu peut se ramener à sa capacité de production végétale, le problème de l'élaboration de la masse des consommateurs lamellibranches est directement lié à celui de la productivité primaire du milieu.

Remarquons que les locutions de « productivité primaire » et de « production primaire » sont généralement employées comme équivalentes ; pourtant, dans les termes mêmes, la première exprime une potentialité et, la seconde, ce qui a été effectivement réalisé ; nous évoquerons ces deux aspects du problème qui correspondent à deux niveaux du cycle de la matière vivante. Dans un premier point il sera question des particules nutritives produites ou contenues dans le milieu, c'est-à-dire de la « production » ; en second lieu, des sels minéraux nutritifs et des conditions physico-chimiques dont dépend la production, c'est-à-dire des facteurs de la « productivité ».

Ici encore, pour limiter le sujet, il ne sera donné que quelques aperçus pouvant éclairer la question pour des milieux lagunaires comme l'étang de Thau.

a) Production du milieu. Particules en suspension dans les milieux lagunaires ou côtiers.

Les particules en suspension susceptibles d'être captées par les mollusques filtreurs peuvent être classées en trois fractions : les organismes vivants, les matières organiques détritiques, les particules inorganiques.

Il existe actuellement une tendance à désigner l'ensemble sous le nom de seston ; ici, ce terme sera appliqué aux deux fractions de particules non vivantes, le terme de tripton étant réservé aux détritiques organiques ; quant aux organismes vivants, ils forment le plancton proprement dit et nous parlerons surtout de sa partie végétale, le phytoplancton.

1) Le phytoplancton.

En ce qui concerne les catégories de tailles, les termes les plus usuels seront utilisés : méso-plancton, pour les organismes de 1 à 5 mm ; microplancton, de 50 μ à 1 mm et nanoplancton, pour les tailles inférieures à 50 μ ; l'ultrananoplancton se rapportera plus spécialement aux éléments ne dépassant pas 10 μ (TRÉGOUBOFF et ROSE, 1957 ; TRÉGOUBOFF, 1961 ; PÉRES et DEVÈZE, 1963).

Nous ne ferons que quelques remarques à propos des techniques de ramassage en vue de l'identification des espèces du phytoplancton ; celles qui utilisent les filets, mêmes fins, risquent de laisser passer beaucoup d'éléments de nanoplancton ; celles qui consistent à prélever directement l'eau, risquent d'une part de ne pas recueillir certaines espèces très dispersées, d'autre part d'entraîner la destruction de nombreux organismes très fragiles de l'ultrananoplancton (TRÉGOUBOFF, 1961 ; A. TRAVERS, 1962) ; quant aux bactéries en suspension, dont on ne peut faire complètement abstraction, leur identification relève de techniques tout à fait particulières et elles échappent encore davantage aux analyses ordinaires des planctonologistes.

Ces remarques sont simplement destinées à rappeler que la plupart des études qualitatives du phytoplancton ne prétendent pas faire une énumération exhaustive des espèces vivant dans un milieu et, qu'en particulier, celles qui sont fondées sur l'emploi du filet sont très incomplètes.

Le phytoplancton de l'étang de Thau et des secteurs voisins. a) *Composition.* Peu de travaux

ont eu pour but principal l'étude de la flore planctonique de l'étang. Le plus approfondi a été effectué en 1903 et 1904 par PAVILLARD (1905). Depuis, deux autres études intéressantes ont eu pour objet le plancton en général, et seulement pour la zone la plus proche de l'entrée de l'étang, dite « étang des Eaux Blanches » (FATEMI, 1938 ; MATHIAS et EUZET, 1962).

Les différences qu'on observe, quant à la nature et au nombre d'espèces recueillies par ces trois auteurs, justifieraient à elles seules les remarques faites ci-dessus sur les techniques employées.

Nous retiendrons que, en cumulant les données, on arrive à 160-170 espèces phytoplanctoniques dont 5 ou 6 appartenant aux Cyanophycées, Chlorophycées et Silicoflagellés. Tout le reste est constitué à part égale de Dinoflagellés et de Diatomées (le genre *Chaetoceros* dans ces dernières renfermant à lui seul un peu plus de 20 espèces). Le phytoplancton recueilli est donc essentiellement constitué de Diatomées et de Dinoflagellés.

Notons enfin que parmi les microorganismes non phytoplanctoniques, mais appartenant pour une grande part au microplancton ou au petit mésoplancton, FATEMI ainsi que MATHIAS et EUZET signalent les embryons et larves de mollusques, de vers, d'ascidies et de toute la faune benthique indiquée précédemment ; ils ont relevé également une vingtaine d'espèces de Ciliés Tintinnoides (ce sont en effet les formes zoomicroplanctoniques que nous trouvons le plus fréquemment dans les pêches de phytoplancton).

Pour les secteurs proches, l'étude qualitative du phytoplancton la plus importante à notre connaissance est celle qui a été faite par A. TRAVERS (1962) dans le golfe de Marseille ; bien que largement ouverte sur la mer, on peut penser que cette anse, par sa position relativement abritée et par sa proximité d'une agglomération y déversant de grandes quantités d'eaux polluées, a une flore planctonique assez voisine de celle de l'étang de Thau. Une brève comparaison le confirme, bien que la fréquence et la multiplicité des prélèvements, l'utilisation simultanée du filet et de la bouteille à renversement, garantissent un inventaire beaucoup plus complet que celui dont nous avons fait état pour ce dernier. La composition globale du phytoplancton est la même : les Diatomées (200 espèces environ dont 30 de *Chaetoceros*, 18 de *Nitzschia*, et 16 de *Rhizosolenia*) et les Dinoflagellés (150 dont 63 *Ceratium*, 28 *Peridinium* et 12 *Gonyaulax*) forment en effet l'immense majorité du micro- et du nano-plancton, et les éléments microplanctoniques les plus abondants après eux sont certainement les Tintinnides et les Silicoflagellés. Une Xanthophycée (*Halosphaera viridis*) est fréquente l'hiver et il existe, en outre, de nombreux petits flagellés nus, mais ceux-ci se classant dans l'ultranano-plancton auraient demandé d'autres techniques pour être déterminés. Le tableau est donc analogue à ce que suggèrent les observations éparses faites dans l'étang de Thau.

Pratiquement toutes les données concernant le phytoplancton des zones côtières, et spécialement des baies ou des lagunes, en Méditerranée ou ailleurs, indiquent du reste que l'essentiel est constitué par des Diatomées et des Dinoflagellés (DE ANGELIS, 1956 : pour la baie de Naples ; MARCHESONI, 1954 : pour la lagune de Venise ; COE et FOX, 1944 : pour la baie de la Jolla en Californie ; BRUNEL, 1962 : pour la baie des Chaleurs au Canada, etc.).

b) *Evaluations quantitatives.* Sans préjuger de ce que les lamellibranches peuvent ou ne peuvent pas utiliser parmi les éléments du phytoplancton (nous étudierons ce point par la suite), il est logique de penser qu'il y a un lien étroit entre les quantités de phytoplancton produites, la richesse alimentaire du milieu et par conséquent les modalités de la croissance des mollusques. Il importe donc de connaître l'abondance et les variations quantitatives annuelles du phytoplancton. Les méthodes d'évaluation quantitative sont nombreuses : numération des cellules, pesée des éléments recueillis, estimation colorimétrique des pigments chlorophylliens, mesure de l'oxygène dégagé par la photosynthèse, ou du gaz carbonique absorbé dans un volume d'eau connu, etc. Chacune a ses avantages et est sujette à des réserves ; ce n'est pas ici le lieu d'en discuter. Nous verrons seulement les résultats obtenus plus particulièrement pour nos eaux lagunaires.

Pour l'étang de Thau, PAVILLARD a abordé cet aspect quantitatif en fonction des saisons, sans pour autant aller jusqu'à des évaluations chiffrées. Il souligne que les poussées massives sont le fait d'un petit nombre d'espèces et souvent d'une seule ; que les concentrations exceptionnelles sont dues à trois espèces de *Chaetoceros* (*C. curvisetus*, *C. schütti* et *C. wighamii*), à deux *Rhizosolenia* (*R. stouterfothei* et *R. imbricata*) et à *Hemiaulus chinensis*, toutes formes qui appartiennent aux Diatomées. Au point de vue répartition saisonnière, au cours des deux années 1903 et 1904, il remarque que deux périodes se distinguent par l'abondance de certaines Diatomées : l'une d'elles, au printemps,

est assez mal définie ; en 1903, elle va du 15 mai à la fin d'août ; en 1904, d'avril à la mi-juillet, avec des variations en dents de scie. La deuxième poussée, celle d'automne, a été observée à peu près au même moment et avec la même succession d'espèces au cours des deux années ; elle se situe en septembre-octobre ; la pauvreté hivernale coïncide avec la brusque disparition de *Chaetoceros curvisetus* vers le 15 octobre.

Nous retiendrons par ailleurs, de l'étude quantitative effectuée par M. TRAVERS (1962) dans le golfe de Marseille, parallèlement à l'étude qualitative de A. TRAVERS, quelques éléments qui semblent pouvoir s'appliquer à nos étangs. Les évaluations ont été faites par numération de cellules et par mesure des pigments chlorophylliens. Un premier fait domine : les Diatomées l'emportent toujours de beaucoup sur les Dinoflagellés, au point que la même échelle n'a pu être adoptée pour les deux groupes. Alors que les Diatomées dépassent pratiquement, tout au long de l'année, 10 000 cellules par litre avec de fréquentes poussées au-dessus de 100 000 et pouvant excéder 500 000 unités par litre, les Dinoflagellés n'ont dépassé la teneur de 1 000 cellules qu'au cours du mois de juin ; habituellement leur nombre se tient entre 100 et 1 000 cellules. (Il mérite d'être souligné que les données qui s'appuieraient uniquement sur les pêches au filet fin donneraient des valeurs absolues très inférieures.) Autre observation, la densité des Diatomées est toujours sensiblement plus élevée dans les couches superficielles et subsuperficielles, c'est-à-dire dans les 30 premiers mètres, que dans les couches plus profondes (notons en corrélation qu'à peu près 50 % de l'étang de Thau correspondent à des fonds de 4 à 10 m, d'après KURC, 1961).

En ce qui concerne les variations saisonnières, M. TRAVERS a observé une brève mais abondante poussée en octobre-novembre, suivie d'une grande pauvreté hivernale ; ensuite, une poussée printanière connaît son maximum de mars à mai ; la période estivale est marquée à nouveau par une pauvreté quasi générale.

Ce tableau des variations saisonnières avec poussées printanière et automnale, correspond, avec parfois quelque décalage, à ce qui a été relevé dans la plupart des secteurs côtiers méditerranéens (et aussi dans le bassin d'Arcachon, d'après LUBET, 1959). Cependant, dans la lagune de Venise, MARCHESONI (1954) a observé un maximum hivernal (janvier) et un second en mai. Ceci prouve que les milieux lagunaires peuvent avoir leur caractère propre dans ce domaine de la production et que chaque unité mériterait de faire l'objet d'une étude particulière.

Quant aux résultats tirés de l'évaluation des pigments chlorophylliens, que l'auteur livre sous réserves, ils se résument dans les chiffres suivants qui expriment le nombre de milligrammes de carbone fixé par mètre carré de surface marine et par jour : 10 mesures faites entre juin et octobre donnent des valeurs allant de 680 à 115, avec une moyenne de 303. Ceci permet de conclure que le phytoplancton du golfe de Marseille est relativement riche par rapport à l'ensemble de la Méditerranée.

Quoi qu'il en soit, si, par hypothèse, on considère que la production de 300 mg de carbone par m² et par jour, indiquée pour le littoral provençal, est valable pour l'étang de Thau, il est facile de calculer que cette quantité est très largement excédentaire par rapport à la masse du carbone fixé comme chair par les seuls mollusques comestibles, en admettant que tout le carbone du phytoplancton soit assimilé. Dans ces évaluations il faut se rappeler que le poids fixé comme chair n'est pas égal à 100 % ; selon les auteurs et selon la nature des planctontes, il varie de 6 à 30 % du poids des phytoplanctontes consommés (HARVEY, 1960 ; BOJE, 1965 ; LEIGHTON et BOOLOOTIAN, 1963, cités par WILBUR et OWEN, 1964).

Notons enfin que si la production de phytoplancton est soumise à des variations dans le temps, on a souvent relevé également de grandes inégalités selon les lieux pendant les mêmes périodes. Or il ne fait aucun doute que, dans certains cas, la pauvreté d'un secteur est due à une densité excessive de consommateurs. Ce fait a une grande importance pratique en ce qui concerne la répartition des installations d'élevage des mollusques. Un exemple concret illustrera ces considérations. En 1964, dans un secteur conchylicole de l'étang de Thau où les tables d'élevage sont très concentrées, des huitres provenant d'un même lot furent mises en élevage en trois points ; ceux-ci étaient peu éloignés les uns des autres, mais leur position était très différente par rapport à l'ensemble des installations : le premier lot se trouvait sur la ligne du large, le second sur la bordure d'un couloir libre d'une centaine de mètres de largeur et le troisième tout à fait à l'intérieur des installations. Les huitres, qui pesaient alors 10 g en moyenne, furent mises en élevage à la

fin de mars ; neuf mois plus tard, en décembre, les poids moyens étaient les suivants : 61 pour le lot du large, 40 pour le lot en bordure du couloir et 30 pour le lot situé à l'intérieur (LE DANTEC et RAIMBAULT, 1965). Il est bien évident que si les mollusques n'avaient à leur disposition que le phytoplancton produit dans leur voisinage immédiat, ils souffriraient continuellement de la disette ; ils doivent bénéficier de la production qui se fait dans les masses d'eaux relativement pauvres en consommateurs ; les mouvements de circulation en assurent jusqu'à un certain point la distribution ; mais il est bien naturel que les mollusques qui vivent au voisinage immédiat des masses d'eaux libres et riches soient les mieux ravitaillés, de là les différences de croissance observées ; pour remédier à cet état de choses, un plan de redistribution des installations, avec des surfaces de couloirs libres beaucoup plus importantes, est en projet.

Dans le même ordre de faits, FRAGA et VIVES (1960) ont constaté, en dosant les matières organiques particulières en amont et en aval d'une première ligne d'installations d'élevage, que les moules situées entre les deux points retenaient de 39 à 56 % du matériel organique.

2) *Le seston.*

Outre le plancton, les eaux contiennent toujours en plus ou moins grande quantité des particules inorganiques et des détritiques organiques, particulièrement dans les zones côtières ou les lagunes.

L'abondance des particules inorganiques (vase, sables fins, débris coquilliers) est sujette à de grandes variations, car elle dépend surtout des mouvements d'eau (dus aux vents, à la proximité de cours d'eau, etc.) ; cette fraction des matériaux en suspension peut avoir une incidence sur l'alimentation des mollusques et la survie de leurs larves, nous le verrons.

Quant aux matières organiques détritiques (plus précisément désignées sous le nom de tripton) leur rôle dans l'alimentation devra être envisagé aussi. Leur abondance est étroitement liée à la richesse du milieu en plancton et autres organismes vivants ; elles en sont pour ainsi dire les sous-produits, car elles sont en grande partie constituées par des éléments planctoniques morts et par les restes ou excréta des Métazoaires.

Nous n'avons pas de données pour l'étang de Thau, mais, à titre d'indication, voici quelques évaluations concernant ces matériaux en suspension pour d'autres régions. VERWEY (1952) estime que, dans les eaux de la Mer de Wadden, les particules inorganiques forment 10 à 30 %, contre 70 à 90 % pour les matières organiques (détritiques + plancton). BOJE (1965) a évalué le pourcentage en poids sec des trois fractions en suspension dans les eaux du fjord de Kiel et dans celles du canal de Kiel, et ce, au printemps d'une part et en été-automne d'autre part : la fraction inorganique demeure toujours la plus élevée (ce qui est normal en poids sec) ; elle constitue de 58 à 80 % du total. Pour ce qui est des substances organiques, le trait le plus frappant est qu'en été-automne le pourcentage de la fraction vivante est partout largement supérieur à celui de la fraction détritique ; la première, selon les points, fait de 16 à 38 % du total, alors que la seconde se maintient aux environs de 4 %. Au printemps, le tripton est toujours plus abondant qu'en été-automne ; en deux des points étudiés, son pourcentage dépasse même celui du plancton : 12 % contre 10, et 22 % contre 11. Au troisième point, les matières vivantes l'emportent, avec 30 % contre 12 % pour les substances mortes.

En conclusion, les Dinoflagellés et, surtout, les Diatomées constituent quantitativement l'essentiel des éléments de la production primaire de nos eaux marines et submarines. En ce qui touche l'alimentation des mollusques, si nous ne devons pas oublier l'existence de divers phyto- et zoo-flagellés, de bactéries et de particules organiques mortes (voire de substances organiques dissoutes), il n'en demeure pas moins évident que tout repose sur la production phytoplanctonique.

b) Principaux facteurs de productivité.

La production effective d'un milieu repose sur un ensemble de facteurs qui déterminent sa capacité à produire du phytoplancton. L'examen même succinct de ces facteurs, malgré leur importance évidente, se rattachant moins directement au thème exposé, nous ne ferons qu'une énumération des principaux d'entre eux, à simple titre de rappel.

L'énergie lumineuse solaire : elle est la base même des phénomènes de photosynthèse.

La présence dans le milieu des *éléments minéraux* essentiels dans l'élaboration de la matière vivante et, principalement, le carbone, l'azote, le phosphore et aussi la silice pour les Diatomées. De là l'importance de doser les sels nutritifs qui fournissent ces éléments, en particulier les nitrites, nitrates et sels ammoniacaux pour l'azote, ainsi que les phosphates et les silicates. A ce niveau, se retrouve le problème de l'équilibre entre apports et production.

La présence de *substances organiques* variées et mal connues qui différencient les milieux naturels des milieux purement synthétiques et qui, tous les autres facteurs contrôlables étant identiques, donnent des capacités de production différentes. Elles comprennent un certain nombre de vitamines et autres produits excrétés par divers microorganismes (algues, Péridiniens, Diatomées, etc.) et englobés sous le nom de métabolites externes ou substances ectocrines.

La *température* a évidemment son rôle à jouer, comme dans toute activité biochimique.

Pour un milieu donné, on devra tenir compte également des *mouvements d'eaux*, soit que des apports extérieurs au milieu l'enrichissent en sels nutritifs, soit que les turbulences dues au vent remettent en suspension de tels éléments demeurés sur les fonds. Les turbulences contribuent en effet à homogénéiser la distribution des substances minérales utiles issues du travail des bactéries hétérotrophes benthiques qui, en opérant de façon incessante la minéralisation des déchets organiques, jouent un rôle primordial dans le maintien de la richesse du milieu.

B. - Modalités de l'alimentation et nature des aliments chez les mollusques.

1. - Diversité dans le mode de vie et d'alimentation.

Les animaux qui forment l'embranchement des mollusques offrent une extraordinaire variété, tant par leurs caractères morphologiques dans les diverses classes que par les modes de vie auxquels ils se sont adaptés. Si la plupart d'entre eux sont aquatiques et surtout marins, les formes terrestres sont cependant extrêmement nombreuses aussi, et, dans chacun des milieux, la diversité des habitats qu'ils ont adoptés est étonnante. En ne retenant que les mollusques marins, si on examine les différents types de rapports qu'ils ont avec le substrat, on constate qu'ils ont su exploiter toutes les possibilités ; la plupart d'entre eux appartiennent à la faune du benthos et, parmi eux, les uns sont fixés de façon stable à la surface du support (formes sessiles : huîtres, anomies), d'autres, les fouisseurs, vivent enfoncés dans les sédiments (palourdes, coques); des espèces foreuses creusent leur habitat soit dans la roche (pholade), soit dans le bois (tarets); il existe même des formes semi-parasites comme les Leptonacés (*Montacuta* sur Echinodermes). Beaucoup d'autres espèces benthiques sans être liées à leur habitat aussi étroitement que les précédentes peuvent être considérées comme sédentaires ; elles n'effectuent que de faibles déplacements, soit par reptation (la plupart des Gastéropodes), soit par propulsion dans l'eau (*Pecten*). Mais il existe aussi quelques espèces qui peuvent opérer des déplacements importants (espèces vagiles, comme les Aplysies).

Notons enfin que si les formes benthiques sont les plus nombreuses, il en existe aussi un grand nombre qui mènent une vie pélagique et font partie, soit du necton (la plupart des Céphalopodes), soit du plancton (Hétéropodes et Ptéropodes).

Ces relations si variées entre les mollusques et le substrat, allant de la fixation totale à l'indépendance complète, entraînent nécessairement une diversité dans les mécanismes qui assurent la collecte de la nourriture. La relation est étroite et logique entre le degré de mobilité des mollusques, leur mode de collecte et leur régime alimentaire. Les Céphalopodes, qui sont les plus mobiles, sont pourvus de fortes mâchoires qui leur permettent de broyer les proies qu'ils ont pu poursuivre et capturer à l'aide de leurs tentacules. Les Gastéropodes, dont la majorité est composée de sédentaires rampants, ont aussi une bouche garnie de pièces dures (mâchoire et radula) qui les rendent particulièrement aptes, soit à brouter les végétaux, soit à dilacérer la chair des cadavres (Nasses) ou même la chair de Lamellibranches vivants, après en avoir percé la coquille (*Murex*). Enfin, et pour ne parler que des principales classes de mollusques, les Lamellibranches sont, en quasi-totalité, ou strictement sessiles ou fouisseurs. Prise dans son ensemble, c'est donc la classe la plus sédentaire de tout l'embranchement ; or, en corrélation avec cette immobilité, on ne trouve plus chez ces bivalves aucun organe buccal qui permettrait le broyage ou le broutage ; ils ne peuvent se nourrir qu'en captant les particules en suspension dans l'eau ; ce sont essentiellement des microphages ou des planctonophages, au sens large du terme.

Les mollusques comestibles, et surtout huîtres et moules dont nous nous occupons plus spécialement, appartenant à cette classe des Lamellibranches, l'étude de leur alimentation demande que soient examinés en premier lieu les mécanismes qui assurent la collecte des particules, à la fois sous leur aspect anatomique et physiologique, la nature même des aliments utilisés étant envisagée ensuite.

2. - La collecte des aliments chez les Lamellibranches.

a. - Aspect anatomique.

Il sortirait du cadre de cet exposé de décrire toutes les variations de détail observées dans l'ensemble de la classe des Lamellibranches en ce qui touche les mécanismes de la collecte ; un

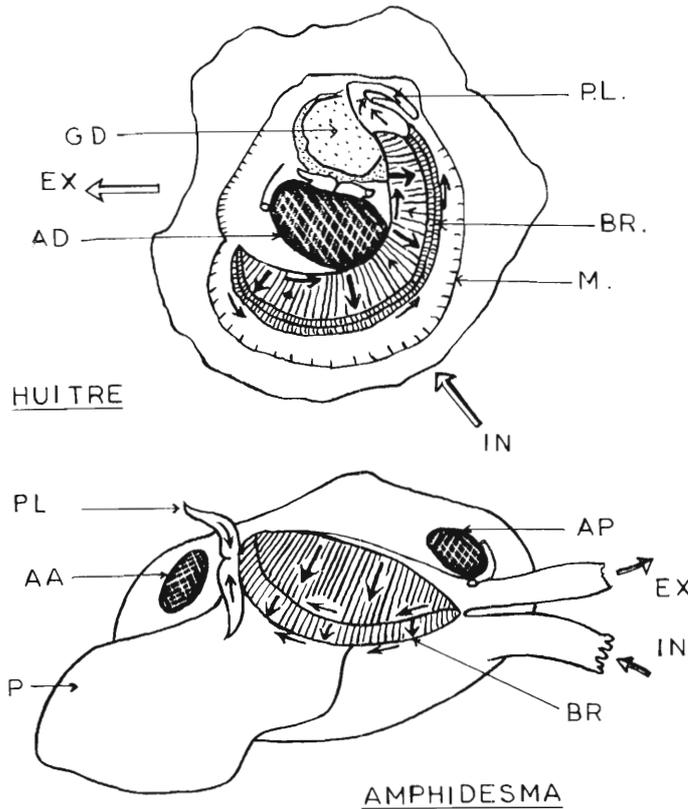


FIG. 1. — Anatomie schématisée de deux Lamellibranches (huître et Amphidesma). Les flèches indiquent les principaux courants nourriciers sur les branchies et les palpes labiaux. (Huître : d'après YONGE 1960 ; Amphidesma : d'après MORTON et YONGE 1964). IN = zone inhalante ; EX = zone exhalante ; GD = diverticules digestifs ; PL = palpes labiaux ; BR = branchies ; M = manteau ; AA = muscle adducteur antérieur ; AP = muscle adducteur postérieur ; AD = muscle adducteur ; P = pied.

examen précis de quelques cas suffira pour faire comprendre comment se déroule l'essentiel des opérations dans le groupe. Nos exemples seront pris de préférence parmi des espèces comestibles représentées dans l'étang de Thau (huîtres, moules et palourdes) ou ayant les mêmes caractéristiques que celles-ci.

De ces trois espèces, la première est rigoureusement fixée ; la seconde, reliée au support par son byssus, possède une attache moins étroite (VERWEY, 1952, l'appelle « semi-permanente »), mais, là encore, la collecte des aliments ne fait intervenir aucun déplacement ; quant à la palourde, elle vit enfouie dans le sédiment et n'est reliée à la masse liquide sus-jacente qu'en faisant saillir légèrement ses siphons ; elle se nourrit donc également sans changer de place.

Si ces organismes ne se déplacent pas pour rechercher leur nourriture, ils ne sont pas totalement passifs pour autant ; chez eux, la fourniture des aliments est entièrement soumise au fonctionnement d'un système de cils qui entretient une circulation d'eau à l'intérieur des valves ; les particules en suspension dans cette eau peuvent être éventuellement retenues et dirigées vers la bouche. Autrement dit, pour avoir des chances de rencontrer le maximum de nourriture, les Lamellibranches ne se dérobent pas à la nécessité de s'assurer le plus de contacts possibles avec leur milieu ; mais au lieu de résoudre le problème en s'y mouvant, ils prennent la solution inverse : ce sont eux qui mobilisent le milieu et le font se déplacer à travers leur organisme grâce au système ciliaire de leurs branchies.

Les branchies.

Chez les Lamellibranches, les branchies sont des appareils extraordinairement perfectionnés ; elles sont munies d'un ensemble de cils dont l'activité permet au mollusque immobile de satisfaire ses deux besoins fondamentaux : le ravitaillement en oxygène et en nourriture.

Comme on peut le voir par l'examen de la figure 1, les branchies ou cténidies se présentent le plus souvent comme de fines lames qui s'allongent dans le sens antéro-postérieur. Elles sont essentiellement constituées par une multitude de petits tubes fins et aplatis, appelés filaments ; ces tubes sont serrés les uns contre les autres par leurs faces aplaties (faces dites latérales) et donnent aux branchies un aspect finement strié perpendiculairement à la grande dimension. Les filaments sont reliés plus ou moins solidement entre eux, soit par de petits disques ciliés se faisant face deux à deux et dont les cils s'enchevêtrent entre eux (fig. 2 c et 2 d), soit par des brides, simplement conjonctives, ou vasculaires. Ainsi l'ensemble de l'organe forme une sorte de grille ou de tamis à mailles fines.

Dans la lumière des filaments se trouvent le plasma et les cellules sanguines (fig 2 d) qui jouent leur rôle habituel de transporteurs et de distributeurs des gaz échangés au niveau des branchies. Les faces latérales des filaments branchiaux sont garnies de bandes ciliaires (fig. 2 c et d) ; ce sont elles qui ont comme rôle propre d'entretenir la circulation de l'eau et qui permettent donc aux branchies de remplir leur fonction originelle, celle d'organe respiratoire.

Le courant créé par les cils latéraux suit un trajet bien défini pour chaque espèce. Ainsi, chez un mollusque déposé dans une eau trouble et calme, il est facile de distinguer une zone inhalante et une zone exhalante (fig. 1 a). A l'intérieur même du mollusque, le courant est évidemment dirigé de telle sorte que l'ensemble de l'eau traverse les branchies ; chez certaines espèces, comme les huîtres, les bords dorsaux libres des feuillets réfléchis externes (fig. 2 a et b) sont reliés au manteau, si bien que la cavité palléale est divisée en deux chambres bien définies, l'infrabrancheiale (avec eau riche en oxygène) et la suprabrancheiale (où l'eau s'est déchargée de l'oxygène et s'est enrichie en CO_2).

Rôle de collecteur des particules. Chez un certain nombre d'espèces de Lamellibranches primitifs, appartenant à l'ordre des Protobrancheles, les branchies n'assurent directement que la fonction respiratoire. Mais, même dans ces cas, elles peuvent déjà jouer un rôle indirect et passif dans la collecte alimentaire ; les particules entraînées par le courant respiratoire sont arrêtées par le treillis branchial sur lequel les palpes buccaux viennent les recueillir.

Mais, en dehors de quelques autres cas particuliers (Septibranches), on peut dire que chez presque tous les bivalves, si les branchies continuent à jouer, à l'égard des particules, ce rôle de tamis, elles possèdent en plus une ciliature spéciale qui leur permet de véhiculer ces particules en direction des palpes labiaux. Ces cils s'observent sur toutes les surfaces dites frontales, celles qui reçoivent l'eau inhalée (c'est-à-dire l'ensemble des surfaces visibles sans déchirures ou séparation des filaments).

Après leur dépôt sur les filaments branchiaux, les particules sont enrobées de mucus, puis elles sont véhiculées, soit vers le sillon marginal (jonction du feuillet direct et du feuillet réfléchi : fig. 2 c et 3), soit vers les sillons dorsaux (contigus aux vaisseaux afférent et efférent : fig. 1 a) ; de là, elles sont transportées en direction des palpes labiaux (fig. 3).

Chez les bivalves à branchies lisses (comme la moule) où tous les filaments sont semblables, la direction dorsale ou ventrale prise par les particules dépend de leur localisation sur les branchies ; si elles sont arrêtées dans la partie supérieure, elles gagnent les sillons dorsaux, sinon elles

sont conduites vers le sillon marginal ventral. Chez les bivalves à branchies plissées (comme l'huître et la palourde) la surface des feuillets peut être comparée à une tôle ondulée ; dans ce cas, la direction prise par les particules sera dorsale si elles se déposent dans le fond des concavités, occupé par les filaments dits principaux, sinon elles seront dirigées vers le sillon marginal par les filaments dits « ordinaires » (YONGE, 1960) (fig. 3).

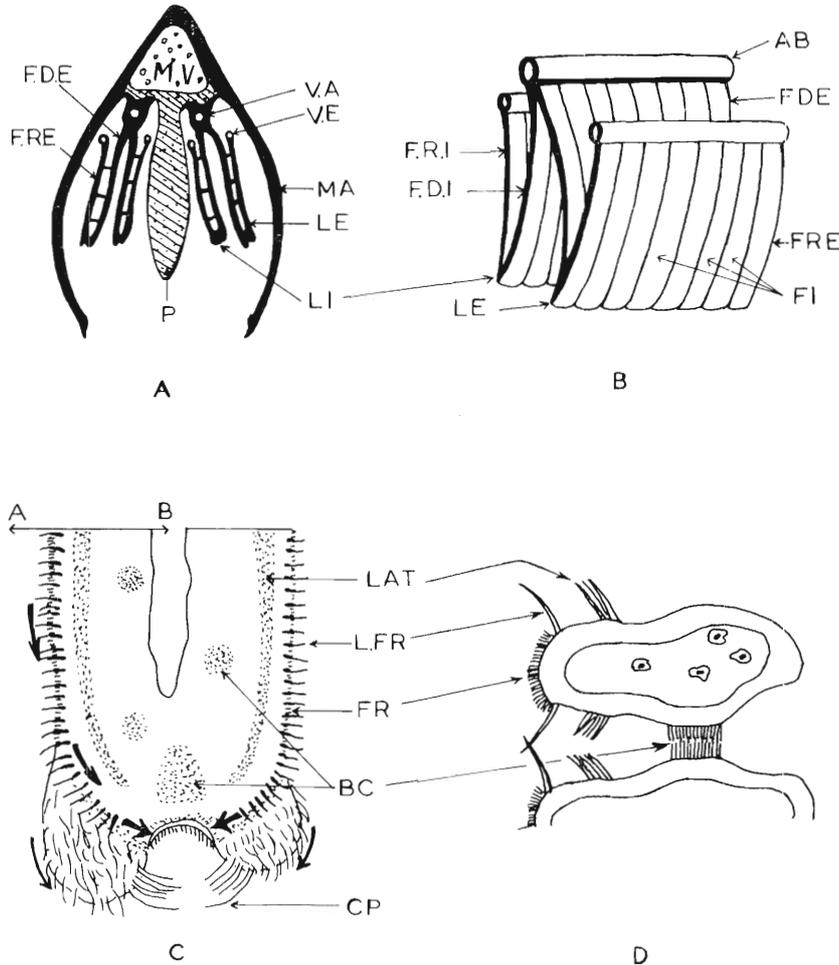


FIG. 2. — Les branchies chez les Mollusques. A : coupe transversale (dorso-ventrale) schématisée d'une moule. B : schéma d'une portion de branchie. C : extrémité ventrale d'un filament montrant le sillon marginal à la jonction de la partie directe et de la partie réfléchie. D : coupe transversale d'un filament branchial suivant A-B (cf. C). A et D : inspirés de GUEYSSE-PELISSIER, 1945; B : inspiré de RIDWOOD; C : d'après ATKINS, ces deux derniers in *Traité de Zoologie* P.P. GRASSÉ, t. 5, f. 2) En A : MA = manteau; LE = lame externe; LI = lame interne; MV = masse viscérale; FDE = feuillet direct externe; FRE = feuillet réfléchi externe; VA = vaisseau afférent; VE = vaisseau efférent. En B : AB = axe branchial; FI = filament (autres références comme A). En C et D : LAT = cils latéraux; LFR = cils latéraux frontaux; FR = cils frontaux; CP = cils protecteurs du sillon marginal; BC = brosse ciliaire (les grosses flèches indiquent les trajets des particules).

Les palpes labiaux.

Chez la plupart des Lamellibranches les palpes labiaux se présentent sous forme de quatre lames assez épaisses, réunies par paires. Pour chaque paire, les deux faces en regard (faces internes) portent des ondulations plus ou moins parallèles aux filaments branchiaux, tandis que les surfaces externes sont lisses.

Les palpes peuvent être considérés comme des expansions des lèvres buccales ; antérieurement, la commissure de chaque paire est directement reliée à la commissure des lèvres, tandis que, postérieurement, cette commissure des palpes est contiguë au point de convergence des sillons marginaux et dorsaux des branchies ; de plus, les bords postérieurs des palpes sont en contact avec les bords antérieurs des cténidies (fig. 3).

Ainsi, une continuité étroite existe entre palpes et branchies et les particules transportées par ces dernières peuvent être directement prises en charge par les premiers.

Les plis des faces internes des palpes sont garnis de champs ciliaires qui déterminent une diversité de parcours encore plus grande que sur les branchies. Essentiellement, les petites particules passent de crête en crête et sont conduites directement à la bouche, alors que les gros éléments descendent généralement au fond des sillons d'où ils sont véhiculés vers les bords libres des palpes, puis vers leur pointe postérieure et enfin rejetés sur les bords du manteau (fig. 3).

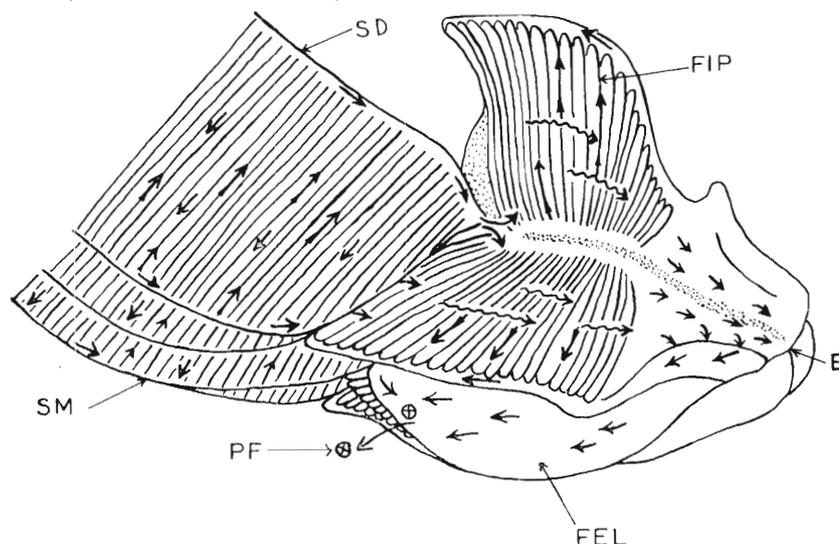


FIG. 3. — *Détail des palpes et de la partie antérieure des branchies de l'huître avec figuration des principaux trajets suivis par les particules* (d'après YONGE 1960). FIP = face interne plissée ; FEL = face externe lisse ; B = bouche ; SD = sillon dorsal ; SM = sillon marginal ; PF = pseudofèces (sur les branchies et les palpes les tracés sont censés représenter les sillons des plis).

Toutes les particules enrobées de mucus et éliminées sans être ingérées (une partie peut être aussi rejetée par les branchies) sont désignées sous le nom de pseudofèces pour les distinguer des véritables matières fécales sortant du tube digestif.

Cette description sommaire suffit à montrer à quel point les Lamellibranches sont spécialisés pour la collecte des particules en suspension dans les eaux.

b. - Aspects physiologique et biologique.

Une fois connaissance faite avec les appareils qui assurent la collecte des particules, ainsi qu'avec les trajets suivis par celles-ci en direction de la bouche, nous devons traiter de quelques aspects du fonctionnement de ces appareils collecteurs, non pas dans leur physiologie proprement dite, mais dans certains effets résultant de leur activité et qui peuvent avoir une incidence directe sur la quantité et la qualité de la nourriture ingérée : évaluation de la circulation d'eau créée par les branchies, évaluation de la proportion des particules tamisées et conservées jusqu'à l'ingestion.

Là encore, notre but n'est pas de passer en revue tous les travaux effectués dans ce sens, ni de faire état de toutes les opinions émises ; il suffira de donner une idée de ce que l'on sait, d'évoquer les problèmes qui se posent encore et quelques-unes des tentatives faites pour les résoudre. Sur ces questions, on fera largement appel à l'étude critique de VERWEY (1952).

Au préalable, il est nécessaire de donner quelques indications systématiques sur les espèces comestibles qui seront mises en cause.

HUITRES. Genre *Ostrea* LINNÉ 1758 : huîtres plates, arrondies.

O. edulis LINNÉ : la « plate » européenne (Atlantique, Méditerranée).

O. lurida CARPENTER : « huître Olympia » des Américains (côte du Pacifique, U.S.A.).

Genre *Crassostrea* SACCO 1897 : valve gauche creuse ; forme allongée.

C. angulata LAMARCK : « huître portugaise » européenne.

C. gigas THUNBERG : « huître japonaise » (Japon, Corée) cultivée aux U.S.A. ; en tous points semblable à *C. angulata*.

C. virginica GMELIN : « huître américaine » ; la plus cultivée aux U.S.A., sur les côtes atlantiques.

MOULES. Genre *Mytilus* LINNÉ.

M. edulis LINNÉ : la moule atlantique (large extension) ; une forme voisine est connue en Amérique sous le nom de « bay-mussel » (*M. edulis diegensis*).

M. galloprovincialis LAMARCK : la moule de Méditerranée (existe aussi sur les côtes atlantiques).

M. californianus CONRAD : la « sea-mussel » des Américains ; très grande espèce.

ESPÈCES FOUISSEUSES.

Tapes decussatus (LINNÉ) : « la palourde » de l'étang de Thau.

Tapes aureus (GMELIN) : la clovisse de l'étang de Thau.

Mercenaria mercenaria (LINNÉ) (*Venus mercenaria*) : le « hard clam » des Américains, que nous désignerons plus simplement « clam ».

1° La circulation de l'eau. Son importance et les facteurs qui la conditionnent.

A densité égale des éléments nutritifs dans le milieu, la quantité qui pourra être captée par un Lamellibranche est évidemment proportionnelle à la quantité d'eau pompée par le mollusque.

a) Durée journalière du pompage. La durée journalière de l'activité des cils latéraux, qui assurent le pompage de l'eau, n'a jamais été étudiée directement avec précision, mais seulement de façon indirecte, d'après le temps d'ouverture et de fermeture des valves. Cela peut se faire, avec des mollusques sessiles, en reliant une valve à un rouleau enregistreur par l'intermédiaire d'un kimomètre.

A strictement parler, les deux phénomènes, ouverture des valves et activité de pompage, peuvent être dissociés dans certains cas (en particulier l'ouverture est parfois imperceptible) ; cependant on peut admettre que la liaison est suffisante pour donner des indications intéressantes.

Quelques évaluations (pour des mollusques toujours immergés et à des températures normales) :

<i>C. virginica</i>	moyenne	22,5 h	(LOOSANOFF et NOMEJKO, 1946).
<i>C. virginica</i>	—	20,0 h	(NELSON, 1921 ; GALSTOFF, 1928).
<i>O. lurida</i>	plus de	20,0 h	(HOPKINS, 1931).
<i>M. mercenaria</i>		21,5 h	(LOOSANOFF, 1939).
<i>M. edulis</i>		18,5 à 24,0 h	(LOOSANOFF, 1942).

Les auteurs soulignent qu'il existe de grandes variations individuelles. On retiendra que les mollusques sont actifs en moyenne pendant 80 % du temps au moins ; ceci laisse supposer que beaucoup d'entre eux le sont 24 heures sur 24.

b) Taux de pompage. C'est la quantité d'eau pompée par heure. S'il est relativement facile, entre diverses espèces de mollusques, de comparer la capacité qu'ils ont de clarifier une eau trouble, il est beaucoup moins aisé d'établir avec précision la valeur absolue du débit horaire.

Deux méthodes sont utilisées. La première, qui a été employée pour les moules et les huîtres, est directe : l'eau exhalée est recueillie et mesurée ; COLLIER et RAY (1948) décrivent l'appareillage utilisé ; divers perfectionnements récents permettent même d'obtenir l'inscription continue des quantités d'eau pompées à chaque instant (DRINNAN, 1964 ; DAVIDS, 1964). L'autre méthode, indirecte, est fondée sur la capacité de clarifier une eau trouble ; la diminution des matériaux en suspension permet

de calculer le volume d'eau pompée ; pour être exacts les calculs doivent tenir compte de ce qui se dépose par décantation et de la variation même de la concentration au cours du temps (la même eau peut être pompée plus d'une fois par les mollusques) ; tout cela entraîne des calculs compliqués (FOX, SVERDRUP et CUNNINGHAM, 1937) ; une interprétation trop simple du phénomène de clarification a souvent été à l'origine de données inexactes et de toute façon, les résultats obtenus par cette méthode indirecte sont moins sûrs (WILLEMSEN, 1952).

Quelques évaluations (pour des mollusques de tailles commerciales au moins et à des températures favorables).

Huîtres :

<i>C. virginica</i>	en général	12,5 à 18	l/h (LOOSANOFF <i>et al.</i> , 1946) ;
—	—	5 — 16	— (GALSTOFF <i>et al.</i> , 1947) ;
—	—	10 — 22	— (COLLIER, 1959) ;
—	maximum	38 — 40	— (COLLIER, 1959 ; LOOSANOFF, 1965) ;
<i>O. lurida</i>	maximum	26	l/h (LOOSANOFF et ENGLE, 1947) ;
<i>O. edulis</i>	en général	11,5 (env.)	l/h (YONGE, 1960).

Moules et autres :

<i>M. californianus</i>		1,4 ; 2,6 ; 6,4	l/h (selon la taille) (FOX <i>et al.</i> , 1937) ;
<i>M. edulis</i>	} moyenne	1,8	l/h
		4,6	l/h
<i>Cardium edule</i>	moyenne	0,5	l/h (WILLEMSEN, 1952).

c) Factures influençant la circulation d'eau. L'importance du débit dépend de nombreux facteurs ; les uns relèvent directement de l'anatomie et de la physiologie et on peut les qualifier de facteurs internes ; ils tiennent à l'âge, à la taille ou à l'espèce considérée. Les autres sont constitués par des qualités physiques ou chimiques du milieu qui modifient l'intensité du pompage : ce sont donc des facteurs externes.

Facteurs internes. Surface de la ciliature latérale. Puisque ce sont les cils latéraux des filaments branchiaux qui créent et maintiennent la circulation de l'eau, à conditions égales par ailleurs, la surface de la ciliature pourra expliquer en partie les différences observées dans une même espèce entre jeunes et adultes et, à taille égale, entre les différentes espèces.

Chez les moules étudiées par WILLEMSEN (1952) si la moyenne est proche de 2 l/h pour les sujets mesurant 65 à 80 mm, elle n'est plus que de 1 l/h environ pour les moules de 48 mm. CHIPMAN et HOPKINS (1954) en suivant la méthode indirecte, mais avec du phytoplancton irradié, trouvent que des *Pecten* de 38 à 44 mm filtrent en moyenne 3,26 l/h, alors que les sujets mesurant 65 mm filtrent 14,72 l/h.

Facilité d'écoulement à travers le mollusque. D'autres caractères internes interviennent en rendant plus ou moins facile l'écoulement de l'eau à travers le mollusque ; tout ce qui contribue à freiner le passage entre chambre inhalante et chambre exhalante tend à diminuer le débit. Il est probable, par exemple, que le mollusque peut intervenir activement soit sur la sécrétion du mucus branchial soit, par contraction, sur l'ouverture des espaces interfilamentaires.

YONGE (1960) insiste beaucoup aussi sur l'importance qu'entraîne une différence anatomique entre les huîtres plates (*Ostrea*) et les huîtres creuses (*Crassostrea*) ; chez ces dernières, l'eau qui a traversé les branchies a deux issues pour s'écouler au dehors (de part et d'autre du muscle adducteur), tandis que chez *Ostrea* la chambre promyale n'existe pas ; c'est une des raisons qui explique que les taux de pompage sont plus élevés chez l'huître creuse que chez l'huître plate, et aussi que les premières peuvent plus facilement vivre dans des eaux à turbidité élevée.

Etat sexuel. L'activité des cils semble varier en fonction de l'état sexuel, facteur interne d'ordre physiologique, avec maximum pendant les phases de repos sexuel et diminution au fur et à mesure que la gamétogénèse progresse.

Facteurs externes. Quelles que soient les particularités anatomiques du mollusque ou son état physiologique, l'activité ciliaire et parfois l'ouverture des valves sont sous l'influence de nombreux facteurs externes dont les principaux, outre la durée d'émersion et certains agents mécaniques, sont la température, la salinité, le pH, la turbidité de l'eau, la concentration des matières en suspension et la présence de certaines substances dissoutes.

L'étude détaillée de chacun de ces facteurs montre que leur intervention est extrêmement complexe ; en simplifiant on peut la résumer comme suit.

Influence des émerSIONS dues aux marées. Des mollusques comme les moules, les huîtres, les palourdes peuvent vivre dans des zones qui, sur les rivages atlantiques, découvrent à chaque marée ; dans le bassin d'Arcachon et en Bretagne, la plupart des parcs d'élevage sont situés dans cette zone. Pour les mollusques qui restent à sec plusieurs heures par jour, les durées quotidiennes de pompage sont forcément plus faibles que pour ceux qui demeurent continuellement immergés, comme dans l'étang de Thau par exemple. Cette réduction du temps d'activité a des effets très sensibles sur les apports alimentaires et, par répercussion, sur la croissance des mollusques. Une étude de croissance

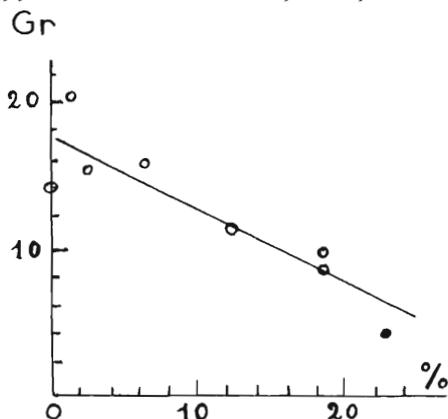


FIG. 4. — Accroissement du poids (en grammes) en fonction des pourcentages des durées d'émerSION dues aux marées (%) dans la rivière de Conway (P.R. WALNE, 1958).

comparée des mêmes huîtres placées, les unes dans le bassin d'Arcachon, et les autres dans l'étang de Thau, a donné les résultats suivants : de la fin mars à la fin décembre les moyennes de poids sont passées de 10 à 43 grammes dans l'étang de Thau et seulement de 10 à 18 grammes dans le bassin d'Arcachon (LE DANTEC et RAIMBAULT, 1965). Dans le même ordre d'idées, WALNE (1958) présente les résultats d'expériences très démonstratives montrant la répercussion des temps d'émerSION sur la croissance de l'huître plate (*O. edulis*). Des casiers d'huîtres sont déposés à différents niveaux découvrant plus ou moins longtemps à chaque marée. De la corrélation linéaire qui lie les deux valeurs, durée d'émerSION et croissance (fig. 4), il déduit que les huîtres qui resteraient à sec pendant 30 % du temps (soit à peu près plus de 7 heures par jour), auraient une croissance nulle. Il en tire aussi la suggestion intéressante que l'activité alimentaire déployée durant les 70 % du temps restant ne fait qu'entretenir le métabolisme basal et l'élaboration des gamètes.

Des facteurs mécaniques (comme le choc des vagues) peuvent provoquer la fermeture des valves.

La température. En général la température n'a une influence sensible sur la durée d'ouverture des valves que lorsqu'elle descend relativement bas (au-dessous de 10°). Chez *O. lurida*, selon HOPKINS (1931), on n'observe pas de différence marquée entre 7 et 17° ; le clam est presque toujours ouvert au-dessus de 8° (LOOSANOFF, 1939), et toujours fermé à partir de 3°. Selon DOGSON (1928), *O. edulis* demeure fermée à partir de 3° également. La moule, aussi bien l'europpéenne que sa variété américaine, est beaucoup moins sensible au froid ; selon DOGSON (1928) son activité reste normale de 0 à 26°, et au-dessous de 0° elle filtre encore, mais seulement la nuit. LOOSANOFF (1942) a indiqué une certaine analogie de comportement chez le clam : entre 5 et 15° les valves demeurent plus souvent fermées le jour que la nuit. En général cependant, cette différence diurne-nocturne ne s'observe que pour les températures anormalement basses.

C'est principalement la température qui explique les différences importantes de croissance entre les mollusques de même espèce élevés dans les mêmes conditions (toujours immergés, par exemple) mais à des latitudes très éloignées ; LOOSANOFF (1965) note que *C. virginica* dans le golfe du Mexique atteint la taille de 89 mm en deux ans, alors que plus au nord, à Long-Island, il lui faut 4 ou 5 ans pour arriver à cette taille et MEDCOF (1961) précise que la même espèce, au Canada, n'atteint la taille marchande de 76 mm qu'à l'âge de 4 à 7 ans. Sur nos huîtres de l'étang de Thau (*C. angulata*) cet effet de la température se marque par une diminution sensible dans le taux de croissance de décembre à mars (de 5 à 10° la croissance est nulle ou presque, de 10 à 15° elle est très lente, au-dessus de 15° elle est active) (RAIMBAULT, 1964 ; LE DANTEC et RAIMBAULT, 1965) ; pour les moules (*M. galloprovincialis*) qui vivent exactement dans le même milieu, leur caractère beaucoup plus eurytherme fait que le ralentissement de croissance est moins accentué (ARNAUD, 1965).

La salinité. L'optimum de salinité est très variable selon les espèces. Là encore la moule méditerranéenne se montre beaucoup plus tolérante que l'huître. RENZONI (1963) obtient expérimentalement des taux de pompage élevés pour des salinités allant de 22 à 42 ‰ (optimum : 32 à 37 ‰) avec *M. galloprovincialis*, alors que pour l'huître plate, si le rendement est excellent entre 32 et 37 ‰

et encore bon à 27 ‰, il devient médiocre pour 22 et 42 ‰. Dans nos étangs méditerranéens, nous avons constaté que la croissance de l'huître portugaise devenait infime pour des salinités de 15 à 20 ‰, alors que celle de la moule demeurait excellente (RAIMBAULT, 1964 ; LE DANTEC et RAIMBAULT, 1965 ; ARNAUD, 1965).

Le pH. Des changements de pH peuvent provoquer la fermeture des valves. Par ailleurs, un milieu acide ralentit l'activité ciliaire chez *Mytilus* ; tout battement cesserait à $\text{pH} = 5$; alors que chez *C. virginica*, à $\text{pH} = 4,25$ le pompage ne serait encore inférieur que de 10 % au pompage maximum.

La turbidité des eaux. Si une faible turbidité due à la vase peut stimuler le pompage des huîtres particulièrement des huîtres creuses (*Crassostrea*), des concentrations élevées le ralentissent. LOOSANOFF (1965) rapporte que chez les *Crassostrea virginica* vivant habituellement dans des eaux claires, l'addition d'environ 0,6 g de vase par litre abaissait le taux de pompage à 68 % du taux normal. Ce phénomène, plus ou moins sensible selon les espèces, semble général chez les Lamellibranches.

NELSON (1921) présente deux kimogrammes qui montrent l'influence de la turbidité sur les mouvements des valves de *C. virginica* : les mouvements de fermeture brusque sont beaucoup plus nombreux chez un sujet, si l'eau où il est placé contient 0,2 g/litre de matière en suspension, que si elle en renferme moitié moins.

Une concentration excessive de phytoplancton peut créer une turbidité particulière capable de provoquer aussi un ralentissement ou même un arrêt de l'activité ciliaire des mollusques (ce point sera examiné dans un autre chapitre).

Les substances dissoutes. Depuis quelques décennies, les recherches sur les milieux marins ont mis en évidence la présence de substances organiques particulières dans ces eaux ; généralement en petite quantité, elles sont issues du métabolisme des organismes ; ces « métabolites externes » (vitamines, hormones, toxines) peuvent avoir une influence importante, favorable ou défavorable, sur la physiologie des êtres aquatiques (PERÈS et DEVÈZE, 1963) et déclencher l'ouverture ou la fermeture des valves (GALSTOFF *et al.*, 1947).

COLLIER et ses collaborateurs (1953) ont plus spécialement attiré l'attention sur l'existence d'une substance organique (ayant les mêmes réactions que les glucides) dont la concentration a une influence très nette sur le taux de pompage de l'huître américaine. Des observations prolongées ont montré que l'activité de l'huître répondait directement et quantitativement à la présence de cette substance et qu'en particulier si sa concentration n'atteignait pas un certain seuil, les huîtres, après s'être entrouvertes comme pour « goûter » le milieu, se refermaient. Le même COLLIER (1959), à la suite d'une analyse minutieuse du taux de consommation de l'oxygène en fonction des différents taux de pompage de l'huître, y trouve la confirmation que la concentration des hydrates de carbone joue le rôle d'indicateur de la richesse du milieu en nourriture. Depuis les travaux de GUILLARD et WANGERSKY (1958), on sait que de nombreux microorganismes libèrent effectivement des hydrates de carbone dans le milieu et que, plus les organismes sont nombreux plus la concentration globale des glucides est élevée. Ainsi l'huître, selon COLLIER, après avoir « testé » le milieu, à un taux de pompage où elle dépense le minimum d'énergie (12,5 l/h), « sait » si l'abondance de nourriture justifie une dépense d'activité plus élevée. De plus, l'auteur n'exclut pas que l'huître utilise directement ces hydrates de carbone pour couvrir ses dépenses énergétiques de pompage.

2° Sélection des particules.

Soit une eau où se trouvent des Lamellibranches actifs et contenant en suspension les divers matériaux indiqués (particules inorganiques, tripton, plancton, bactéries, etc.). Tout ce qui est entraîné à l'intérieur du mollusque avec l'eau inhalée va-t-il être tamisé et, parmi ce qui est tamisé, tout est-il conduit jusqu'à la bouche et ingéré ? Autrement dit, quelle est l'efficacité du tamisage de l'appareil collecteur et quelles sont ses possibilités de triage parmi les matériaux arrêtés : telles sont les deux questions qui seront examinées dans ce paragraphe.

L'efficacité du tamisage. Avant d'aborder la question du tamisage branchial proprement dit, on peut se demander si toute l'eau pompée par le mollusque traverse nécessairement les branchies et donc si la totalité du matériel en suspension est soumise à ce tamisage. La réponse doit probable-

ment être différente pour les diverses espèces de Lamellibranches. KELLOG (1915) a attiré l'attention sur le rôle possible d'une membrane palléale que DODGSON (1928) a désignée sous le nom de « velum » et qu'il a observée particulièrement chez *Mytilus edulis* ; il pense que ce velum intervient quand la concentration des particules est très élevée et que, dans ce cas, il détourne une partie du courant inhalé vers la partie postérieure.

Sur l'efficacité du tamisage lui-même, les avis des chercheurs sont variés et contradictoires. Pour résumer disons que, d'un côté, la possibilité pour les branchies de retenir pratiquement tous les éléments est quasi-unanimement admise et que l'on constate par exemple que des particules aussi ténues que les bactéries (ZO BELL et FELTHAM, 1938) ou que les colloïdes non centrifugeables comme le rouge-Congo (FOX et COE, 1943) peuvent être arrêtées. D'un autre côté, cependant, divers auteurs (notamment LOOSANOFF et ENGLE, 1947 ; KORRINGA, 1949 ; JORGENSEN, 1943, etc.) observent qu'un fort pourcentage de petites particules traverse parfois les branchies sans être retenu. LOOSANOFF (1965) note ainsi que 10 à 50 % seulement des bactéries contenues dans l'eau de mer sont fixées par les branchies. On est conduit à admettre que le mollusque ne se nourrit pas forcément pendant tout le temps qu'il pompe. VERWEY (1952) pense qu'à cet effet, selon les circonstances, l'animal peut intervenir activement, soit sur la sécrétion du mucus branchial, soit, par contraction, sur l'ouverture des espaces interfilamentaires.

En définitive, il semble que les branchies peuvent tout arrêter mais qu'elles ne le font pas nécessairement toujours.

Les pseudofèces. Parmi les matériaux retenus par les branchies, enrobés de mucus et pris en charge par les cils nourriciers, une partie est rejetée dans la cavité palléale et évacuée sans être ingérée : ce sont les pseudofèces, tandis que le reste est conduit jusqu'à la bouche et introduit dans le tube digestif. Le problème est de savoir si, dans ce fractionnement en deux parts, intervient une sélection autre que celle qu'entraînent les dimensions de la bouche.

Il est nécessaire de préciser à ce propos que les plus grands objets signalés dans les contenus stomacaux mesurent environ 1 mm, quand il s'agit de particules fines et longues (comme les algues filamenteuses), et de 200 à 300 μ pour les autres. Ces dimensions maximales s'entendent pour les mollusques adultes, pour les larves les particules ne devant pas dépasser 10 μ . Autrement dit, au point de vue dimensionnel, les possibilités d'ingestion correspondent, au maximum, au domaine du microplancton (100 μ à 1 mm) et c'est pour les éléments appartenant à ce groupe ou aux catégories de tailles inférieures que se pose le problème d'une éventuelle sélection. Les données sur ce sujet reposent essentiellement sur l'examen comparé des contenus stomacaux et des pseudofèces.

Là encore, la consultation de nombreux auteurs est plutôt déroutante ; pour en dégager quelques conclusions solides il faut sérier la question en envisageant différentes circonstances : le cas où le matériel en suspension dans les eaux n'est pas très abondant et le cas inverse, d'une part, le comportement comparé de diverses espèces de mollusques, d'autre part.

Si les eaux sont relativement claires, la quantité des pseudofèces, sans être nulle, est peu élevée, et on peut admettre qu'il existe alors une certaine sélection entre les particules organiques et inorganiques ; sélection grossière, car elle ne paraît reposer que sur la taille, et peut-être le poids, des particules. Par exemple, YONGE (1923) note que des grains de sable de taille moindre que certaines Diatomées mais plus lourds sont rejetés. COE (1947) remarque que les phytoplanctontes, comme les *Ceratium*, ayant des cornes de 200-300 μ , ou des Diatomées « épineuses », sont refusés. Mais, ces réserves faites, on admet en général que la sélection ne va pas au-delà, et que, dans les contenus stomacaux, se retrouvent pratiquement tous les éléments en suspension dans l'eau : Dinoflagellés, Diatomées, Bactéries Zoospores, Flagellés, Ciliés (particulièrement les Tintinnides), gamètes, œufs et larves, détritiques organiques et particules inorganiques (sable fin et débris coquilliers). Autrement dit, la majorité des auteurs se rallie à l'avis de SAVAGE (1925), à savoir qu'il y a toujours une étroite ressemblance entre la composition des particules en suspension dans l'eau et celle des contenus stomacaux.

Quand la turbidité de l'eau est élevée, que ce soit le fait de suspensions vaseuses ou de hautes concentrations de microorganismes, le rejet des pseudofèces devient très abondant et on y rencontre toutes les catégories de particules, y compris de petits organismes agglomérés dans le mucus. LOOSANOFF et ENGLE (1947), qui ont étudié les effets de différentes concentrations de microorganismes sur *Crassostrea virginica*, précisent que, pour les fortes teneurs, l'émission des pseudofèces est importante et celle des crottes fécales faible. Il semble donc, dans ce cas, que le mollusque, dans son

activité de désencrassement des branchies, sécrète beaucoup de mucus et soit dominé par la réaction de rejet. Paradoxalement, il se nourrirait moins quand la nourriture surabonde. VERWEY (1952) fait remarquer cependant que si, dans ces circonstances, tout le monde a noté l'abondance des pseudofèces, on n'a pas souvent porté attention au rejet des boulettes fécales. DODGSON (1928) a tout de même rapporté que des moules vivant en eau vaseuse rejetaient davantage de fèces qu'en eau claire.

Si, d'une manière générale, un pouvoir de sélection qualitative paraît inexistant chez les Lamellibranches, on doit signaler quelques observations qui vont dans le sens opposé et que mentionne YONGE (1960) ; ces expériences indiquent chez *Crassostrea virginica* (la « portugaise » américaine) un pouvoir de sélection que n'a pas une huître plate également américaine. Dans une eau où se trouvaient les deux espèces, MENZEL (1951) mettait en suspension un mélange de carmin, de charbon, de plancton, de détritiques organiques et de vase ; alors que l'huître plate absorbait tout indistinctement, l'huître creuse ne retenait que les éléments organiques et rejetait le carmin et le charbon.

Autre observation, faite par LOOSANOFF, toujours sur *Crassostrea virginica* : fournissant aux huîtres des organismes d'une culture contenant des algues, des Flagellés, des Diatomées, il note que les pseudofèces et les excréta n'ont pas la même teinte. Un examen des pseudofèces montre qu'elles sont bourrées de bactéries de 2 à 3 μ , du genre *Chromatium*. Il les isole et en fait une culture ; puis il les ajoute à une culture d'organismes alimentaires pour les huîtres. Les bactéries sont à nouveau éliminées dans les pseudofèces. Dans ce cas, il y a bien une sélection non commandée par la taille des organismes. Ce pouvoir sélectif chez les huîtres creuses serait du reste un des caractères expliquant qu'elles vivent bien dans les eaux troubles.

Un autre cas de sélection a été signalé, mais moins affirmativement ; FOX (1936) rapporte, d'après BULEY, la manifestation d'un choix chez la moule de Californie entre les Dinoflagellés et les Diatomées ; les premiers formant 97,4 % des contenus stomacaux et les Diatomées 2,6 %, alors que les proportions dans les eaux étaient exactement inverses. Mais cette observation n'a pas été confirmée par la suite, même par FOX qui semblait y avoir attaché d'abord une grande importance.

Évaluation quantitative des pseudofèces. Si beaucoup d'observations concernent les crottes fécales, on ne trouve pas de données précises sur les pseudofèces. VERWEY (1952) estime, avec réserves, qu'un *Cardium*, qui aurait retenu 5 000 mg (en poids sec) de matière organique en un an sur les branchies, pourrait en avoir éliminé 1 200 (soit 24 %) sous forme de pseudofèces. L'auteur semble admettre la même proportion de rejet pour les moules.

Conclusion. Il ressort essentiellement de ces données sur les éléments rejetés et ingérés, que les contenus stomacaux reflètent toujours plus ou moins la composition du milieu en matières particulaires ; pour cette raison les Diatomées et les Dinoflagellés constituent certainement la masse la plus considérable des particules vivantes ingérées ; parmi les phytoplanctons, il est probable qu'une partie des *Ceratium* à grandes cornes soit exclue, de même que beaucoup de *Chaetoceros* à longues soies. Mais il convient aussi de rappeler que les particules détritiques organiques peuvent représenter une masse égale ou même supérieure (BOJE, 1965) et que les bactéries, les Flagellés et certains Ciliés, s'ils ne forment pas une masse considérable, peuvent être très nombreux ; et enfin, que les formes méroplanctoniques (œufs, larves, gamètes, spores) peuvent représenter aussi un matériel non négligeable.

3. - Nature des aliments utilisés.

Il résulte de ce qui précède que l'examen des contenus stomacaux ne suffit pas pour connaître ce qui est effectivement digéré et utilisé pour le métabolisme des Lamellibranches ; d'une façon générale, une part importante du contenu stomacal est faite de particules inorganiques, évidemment inutilisables ; mais la question se pose en outre de savoir ce qui, dans la fraction organique ingérée, est digéré. L'examen des matières fécales est un des moyens de se renseigner sur ce point.

Abondance et composition des matières fécales. Les matières fécales des Lamellibranches (et en général des mollusques végétariens) sont rejetées sous forme de crottes relativement fermes et ayant des tailles et des formes caractéristiques de l'espèce (MOORE, 1931).

L'évaluation de la quantité des matières fécales émises suppose qu'on connaisse le volume moyen des boulettes et la fréquence moyenne des émissions. DAMAS (1935) fait de telles évaluations pour *Cardium edule* ; VERWEY (1952), pour la même espèce et pour *Mytilus edulis*, tente une évaluation

tion globale pour les deux populations vivant en Mer de Wadden ; FOX et COE (1943) pour *Mytilus californianus*, etc. Les valeurs semblent être de l'ordre de 1 000 mg (en poids sec) par jour pour de grosses moules et d'environ 7 mg pour des coques adultes.

L'analyse des matières fécales montre qu'elles renferment toujours une certaine proportion de matières organiques : 30 % selon COE (1945), 20 % en moyenne selon VERWEY (1952).

En plus de ces estimations globales de la matière organique des fèces, reposant sur des analyses chimiques, on a souvent noté la présence de certains microorganismes intacts. Selon LOOSANOFF et ENGLE (1947), les grandes Diatomées (comme *Coscinodiscus*, *Pleurosigma*, etc.) s'observent dans les matières fécales ; YONGE (1960) y signale la présence de larves de Lamellibranches ; selon COE (1948), on y retrouve la plupart des Dinoflagellés.

De la présence de tel ou tel organisme intact dans les excréta on a parfois voulu déduire que le mollusque ne pouvait digérer ces organismes. C'était certainement aller trop loin. Divers auteurs ont en fait remarqué que les microorganismes intacts étaient surtout nombreux quand la nourriture était très abondante (LOOSANOFF et ENGLE, 1947 ; FOX et COE, 1943, etc.). Autrement dit, le rejet de particules organiques intactes peut avoir deux causes, soit l'absence de diastases pour les attaquer, soit une surabondance d'aliments ; il semble bien en effet que, dans certains cas, les enzymes soient insuffisantes pour digérer tout le contenu stomacal organique.

Quoi qu'il en soit, pour tirer tous les renseignements de l'examen des matières fécales il faudrait des travaux beaucoup plus systématiques et précis que ceux qui ont été effectués jusqu'à présent.

Modes de digestion et diastases. De nombreux chercheurs ont abordé le problème des possibilités digestives des Lamellibranches à l'égard des particules ingérées, à la fois pour l'étude des enzymes et des phénomènes digestifs.

Au point de vue anatomique, rappelons très brièvement que l'essentiel de l'appareil digestif comprend une poche (l'estomac) dans laquelle émerge le stylet cristallin ; la base de celui-ci est logée dans un cœcum à parois ciliées qui lui imprime un mouvement de rotation continu ; l'estomac est englobé dans une masse de couleur sombre (« l'hépatopancreas » des anciens auteurs) qui est en réalité un ensemble de tubules ramifiés débouchant dans la cavité stomacale ; les parois de ces diverticules digestifs et de l'estomac possèdent des replis et des zones ciliées ; l'action des cils et les mouvements de rotation du stylet assurent la circulation et le brassage des particules.

Quant aux phénomènes chimiques de la digestion, ils sont conçus de différentes façons selon les auteurs. Les controverses peuvent être schématisées ainsi : pour les uns, la plus grande partie de la digestion est intracellulaire ; pour les autres, elle se fait dans la lumière de l'estomac et des diverticules digestifs ; elle est donc extracellulaire.

Parmi les malacologistes contemporains, YONGE peut être considéré comme le chef de file des partisans de la digestion intracellulaire et il est suivi par de nombreux adeptes (entre autres COE, 1948 ; LOOSANOFF, 1965 ; BOJE, 1965). Selon ces auteurs, les seules diastases libérées dans les cavités digestives sont des amylases et des glyco-génases provenant de la dissolution de l'extrémité du stylet cristallin (lequel se renouvelle continuellement par la base) : ainsi, seuls l'amidon ou le glycogène libres peuvent être digérés dans l'estomac. COE (1948) ajoute que le suc gastrique contient en plus, un peu de cellulase, mais en quantité tout à fait insuffisante pour provoquer la lyse des parois des Dinoflagellés ou autres organismes à membranes cellulocisques. Tout le reste de la digestion serait intracellulaire et assuré surtout par les cellules des tubules digestifs, mais aussi par des cellules sanguines phagocytaires capables de traverser les parois de l'estomac dans les deux sens (voir YONGE, 1960, fig. 19 et 20).

En conséquence, ces auteurs (et notamment COE, 1948 et BOJE, 1965) admettent que, parmi les particules ingérées, seules celles qui sont de taille à être englobées par les cellules digestives seront digérées, c'est-à-dire celles qui appartiennent au domaine du nanoplancton (Flagellés, petits Dinoflagellés, petites Diatomées).

A l'opposé des partisans de la digestion presque exclusivement intracellulaire, MANSOUR (1946) et MANSOUR-BEK (1946), d'après des études sur *Tridacna* et *Pinctada*, pensent que la digestion extracellulaire est beaucoup plus importante et que les cellules des diverticules digestifs libèrent en abondance les lipases et protéases qu'elles contiennent et que ces enzymes sont capables d'assurer la digestion d'éléments relativement grands.

COE (1948) fait remarquer que tous les mollusques n'ont peut être pas le même mode de digestion, et malgré les observations précitées, conclut que, d'une façon générale, la digestion extracellulaire chez les Lamellibranches est peu développée. En revanche, l'existence d'une digestion intracellulaire et par phagocytose paraît bien établie chez beaucoup de Lamellibranches communs.

Utilisation comparée du plancton et du tripton. Personne ne conteste que les petits organismes du plancton, au moins, peuvent être ingérés, et donc servir à entretenir le métabolisme des Lamellibranches ; mais la petitesse des éléments, qu'exige la digestion intracellulaire, réduit beaucoup leur importance sur le plan quantitatif. COE (1948) n'hésite pas à dire que les Dinoflagellés ne sont pas utilisables à l'état vivant et que la plupart des Diatomées sont trop grandes pour être digérées. Par ailleurs, PETERSEN et JENSEN (1911) ont attiré l'attention sur le rôle possible des débris organiques, et, depuis, la question de l'utilisation et de la valeur alimentaire du tripton a fait l'objet de nombreuses controverses.

Nous avons vu que dans certaines eaux côtières ces débris pouvaient former plus de 50 % de la matière organique particulaire (BOJE, 1965 ; JORGENSEN, 1962). SAVAGE (1925), de son côté, estime que le tripton constitue plus de 90 % du contenu stomacal de l'huître et qu'il est sa principale source de nourriture. GAVARD (1927) s'est efforcé de trancher la question expérimentalement en nourrissant des huîtres pendant un an, exclusivement avec des broyats de crustacés, de poissons, ou d'algues, les sujets-témoins ne recevant aucune nourriture. Les différents lots d'huîtres nourries ont augmenté leur poids d'environ 25 %, alors que les huîtres témoins ont perdu 15 % du leur. Les précautions prises semblent exclure la possibilité de l'intervention d'une flore bactérienne ou planctonique dans les milieux enrichis.

VERWEY (1952) pense que les débris peuvent être digérés mais n'ont qu'une valeur alimentaire inférieure. PÉRES et DEVÈZE (1963) expriment la même opinion. Cette façon de voir est confirmée par les minutieuses analyses de BOJE (1965) : en confrontant les accroissements de poids de *Mytilus edulis* (poids de chair et poids des valves) avec les teneurs du milieu en petit plancton vivant et en tripton, il arrive à la conclusion qu'en moyenne 20 à 30 % du matériel organique est fixé en poids de chair, mais que le pourcentage est plus faible si les débris organiques sont abondants et d'autant plus qu'ils sont davantage décomposés.

Enfin, l'opinion de COE (1948) paraît juste : pour lui, tous les organismes des eaux marines peuvent être considérés comme une nourriture potentielle pour les Lamellibranches ; pour être utilisables il suffit qu'ils soient de taille suffisamment petite, soit à l'état vivant, soit sous un état finement divisé ; selon cet auteur, mais ceci est peut-être plus contestable, c'est cette fraction détritique qui fournit la plus grande part de l'alimentation. En tout cas, ceci n'est pas en contradiction avec le fait que les fortes croissances des mollusques coïncident avec les fortes teneurs en plancton ; car, plus le milieu est riche en organismes relativement fragiles et éphémères, plus il y aura de débris organiques.

Quant aux bactéries, les avis semblent unanimes pour reconnaître que certaines au moins peuvent être digérées. ZO BELL et FELTHAM (1938) ont pu faire vivre, et même gagner du poids, à des *Mytilus californianus* en les nourrissant exclusivement avec des bactéries de culture. De toute façon, même avec des nombres extrêmement forts de sujets (COE les évalue à 45 millions par litre), leur masse ne représente qu'un très faible apport alimentaire.

Les matières organiques dissoutes. Les Lamellibranches (et d'une façon générale les Invertébrés) peuvent-ils absorber directement les substances organiques dissoutes et les utiliser pour leur métabolisme ? C'est une question qui a été très discutée et n'est peut-être pas absolument close.

Le nom de PÜTTER (1907) reste attaché à ce problème des substances dissoutes ; il acquit la conviction que la plupart des Invertébrés marins pouvaient, et devaient, en grande partie, se nourrir à partir de la fraction organique soluble des eaux, appuyant cette thèse sur le fait que, selon lui, ce matériel dissous était beaucoup plus abondant que la fraction particulaire. En réalité, peu de données solides concernent la teneur des eaux en matière organique dissoute ; celles dont on dispose semblent montrer que, dans les zones côtières ou lagunaires, elle est en effet relativement forte, souvent plus élevée que celle des matières organiques particulières (voir par exemple : FRAGA, 1960 ; FRAGA et VIVES, 1960).

En fait les dosages relatifs à l'absorption de matière organique dissoute sont très délicats et, selon SVERDRUP *et al.* (1942), les recherches de KROGH (1931) et de BOND (1933), postérieures à

celles de PÜTTER, indiquent que cette matière ne peut être utilisée par les animaux. Aussi peut-on dire qu'actuellement la grande majorité des auteurs considère que les substances dissoutes n'ont aucun rôle alimentaire direct (citons : COE, 1948 ; FRAGA et VIVES, 1960 ; LOOSANOFF, 1965 ; BOJE, 1965, etc.). En revanche, divers travaux ont montré que les bactéries pouvaient les utiliser, si bien qu'il existe certainement un enchaînement entre les termes suivants : richesse en substances organiques dissoutes - abondance des bactéries - minéralisation intense - grosse production de phytoplancton (HARVEY, 1960).

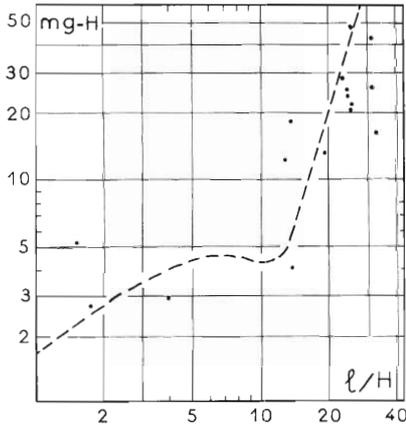


FIG. 5. — Consommation des hydrates de carbone à divers taux de pompage. En abscisses, les taux de pompage en litre par heure (l/H); en ordonnées, les consommations d'hydrates de carbone en mg par heure. Les points représentent les consommations réelles mesurées; la courbe en tirets a été établie en supposant que tout l'oxygène consommé sert à oxyder les hydrates de carbone. On remarquera le parallélisme étroit entre la courbe théorique et le nuage des points expérimentaux (Extrait de COLLIER, 1959.)

De plus, sans parler des substances minérales dont l'absorption directe par les branchies ou le manteau a été prouvée, notamment pour les ions PO_4 (RONKIN, 1950, et POMEROY et HASKIN, 1951-1954, cités par FRANC, 1960) et pour l'ion Ca^{++} (WILBUR, 1964), certaines observations concernant des substances organiques méritent d'être mentionnées. C'est ainsi que RANSON (1927 et 1951) a repris à son compte les thèses de PÜTTER et, en particulier, s'est efforcé de démontrer qu'en partie, au moins, les pigments assurant le verdissement des huîtres de Marennes pénétraient directement dans les branchies et s'y fixaient (voir sur ce même sujet : BACHRACH, 1935 ; BACHRACH et SIMONET, 1936). On doit citer enfin, et surtout, les travaux récents de COLLIER *et al.* (1953), de GUILLARD et WANGERSKY (1958) et de COLLIER (1959) qui soulignent, d'une part l'abondance des hydrates de carbone libérés par les végétaux, d'autre part leur influence sur le taux de filtration des huîtres et, semble-t-il, leur utilisation pour couvrir les dépenses énergétiques dues à l'activité de pompage. Dosant les hydrates de carbone dans l'eau inhalée et exhalée, COLLIER constate en effet que les taux de consommation mesurés suivent de très près la courbe théorique de consommation obtenue en supposant que tout l'oxygène absorbé sert à l'oxydation des glucides (fig. 5).

Si de telles observations se répétaient et que leur interprétation se confirme, la vieille théorie de PÜTTER connaîtrait un regain d'actualité, mais il demeurerait que la teneur des eaux en substances nutritives dissoutes serait liée à l'abondance du phytoplancton.

Nourriture des larves. L'élevage des larves en laboratoire est le domaine où les recherches sur les Lamellibranches ont enregistré les progrès les plus spectaculaires au cours des deux dernières décennies. Les travaux effectués dans cette voie à la station de Conway en Angleterre et au laboratoire de Milford aux Etats-Unis sont particulièrement bien connus (entre autres, pour les travaux de Conway : COLE, 1938 ; WALNE, 1956 et 1959 ; pour Milford : DAVIS, 1953 ; DAVIS et GUILLARD, 1958 ; LOOSANOFF, 1954-1965 ; LOOSANOFF et DAVIS, 1963). Des recherches ont également été poursuivies au Japon, à Onagawa (IMAI *et al.*, 1954), mais elles ont eu une moindre diffusion.

Les techniques sont suffisamment avancées pour que, en Angleterre par exemple, on envisage une production commerciale de naissains d'huître plate dans les années qui viennent (WALNE, 1965). En dehors de l'intérêt économique escompté, l'élevage en laboratoire a déjà contribué à enrichir nos connaissances sur de multiples aspects de la biologie des larves (et aussi parfois des adultes); des renseignements très précis sur leurs besoins alimentaires tant qualitatifs que quantitatifs ont notamment été acquis. Pour ces élevages, en effet, la nourriture fournie aux larves est contrôlée. Ainsi, à Milford, à l'origine on utilisait pour nourrir les larves des cultures mélangées où dominaient les Chlorelles (LOOSANOFF et DAVIS, 1960), et l'on obtenait déjà de bons résultats pour le développement complet de larves d'*Ostrea*, *Crassostrea*, *Venus*, *Mya*, *Mytilus*, etc.

Très vite, cependant, les avantages des cultures monospécifiques s'imposèrent; dès lors, des expériences très précises purent être effectuées sur la valeur alimentaire comparée de nombreux microorganismes et sur l'optimum de concentration des diverses cellules nourricières en fonction de la densité des larves. Il n'est pas possible ici de faire état de toutes les données obtenues; seules les plus caractéristiques seront exposées sommairement.

D'une manière générale, les aliments fournis sous forme de microorganismes vivants ont seuls donné de bons résultats. Ainsi, LOOSANOFF (1954) signale que les détritiques organiques ne sont utilisés, ni par les larves de clam, ni par celles des huîtres. Cependant le même auteur (1965) souligne les progrès des recherches actuelles pour nourrir les larves avec des produits desséchés. Avec certaines algues séchées on a déjà obtenu un bon développement des larves de certains Lamellibranches comme le clam, alors que celui des larves d'huîtres n'a pu l'être encore avec ce mode d'alimentation, même si les cellules desséchées sont celles qui, à l'état vivant, se révèlent les plus favorables.

La disparité marquante dans les besoins nutritifs des larves des différentes espèces est du reste un autre trait saillant. LOOSANOFF (1954) note par exemple que les larves du clam se nourrissent bien de Thiobactéries, tandis que les larves d'huîtres n'utilisent ni celles-ci ni aucune des treize autres espèces de bactéries essayées.

Il est prouvé en outre que les seuls éléments capables d'être ingérés appartiennent à l'ultranano-plancton. Les dimensions de la bouche des larves étant de l'ordre de 10 μ , les cellules dont elles se nourrissent sont de dimensions intermédiaires entre celles des bactéries et 10 μ .

L'étude à notre connaissance la plus importante qui ait été faite sur la valeur alimentaire de ces microorganismes de tailles intermédiaires est celle de DAVIS et GUILLARD (1958) : 12 espèces appartenant à 10 genres ont été expérimentées comme nourriture pour les larves de *Mercenaria mercenaria* et pour celles de *Crassostrea virginica*. Il s'agit de 4 espèces de Chrysomonadines (flagellés autotrophes) : en particulier *Isochrysis galbana* et *Monochrysis lutheri*; les autres espèces étaient des Chlorophycées, mobiles (comme *Dunaliella*, *Chlamydomonas*, *Platymonas*) ou sans flagelles (comme *Chlorella*, *Chlorococcum*). Parmi ces dernières, certaines sont à parois cellulosesques relativement épaisses, alors que les autres sont des formes nues.

Les résultats au point de vue qualitatif se résument ainsi :

Isochrysis galbana et *Monochrysis lutheri* (formes nues) se sont révélées les meilleurs aliments aussi bien pour les larves du clam que pour celles de l'huître ;

un mélange de plusieurs espèces donne des résultats supérieurs à la fourniture de la même quantité de chacune d'elles ;

d'une manière générale, et surtout pour les larves d'huîtres, les flagellés nus permettent un meilleur développement que les formes à parois plus ou moins épaisses, mises à part certaines espèces qui se sont montrées toxiques (comme *Prymnesium parvum*) ;

les larves d'huîtres, au moins dans les premiers stades, utilisent difficilement les formes à membrane cellulosesque, alors que les larves de clam le peuvent.

Au total, la présence, et sans doute l'épaisseur, des parois cellulaires, ainsi que le degré de toxicité des métabolites externes, paraissent être les facteurs dont dépend la valeur alimentaire des microorganismes.

Au point de vue quantitatif, même les plus fortes concentrations essayées d'*Isochrysis galbana* et de *Monochrysis lutheri* (4 à 500 000 cellules/ml) ont conduit à de bons résultats, alors que des concentrations moitié moindres de *Chlorella* se sont révélées toxiques.

L'optimum avec *Isochrysis galbana* était de 400 000 cellules/ml pour les larves d'huître et de 200 000 pour celles de clam ; pour l'un et l'autre l'optimum avec *Monochrysis lutheri* était de 250 000 cellules/ml.

WALNE (1959), en utilisant un isotope radioactif, a démontré que l'assimilation optimale d'*I. galbana* par la larve d'*Ostrea edulis* était obtenue pour une concentration constante de 100 000 cellules/ml ; d'après le même auteur (1964), l'observation de la diminution des cellules dans le milieu suggère que chaque larve d'*O. edulis* ingère de 20 000 à 40 000 cellules par jour.

Enfin, pour les essais de production commerciale de naissain, WALNE (1965) indique qu'*Isochrysis galbana* est utilisé seul. Si les tentatives d'alimentation à partir de cellules desséchées, signalées par LOOSANOFF (1965), réussissaient, comme l'auteur le laisse espérer, un énorme progrès pratique serait réalisé.

Conclusion. Mises à part les recherches relatives à la nourriture des larves, en pleine évolution, cette revue des problèmes concernant la nutrition des Lamellibranches filtreurs montre que des inconnues subsistent quant à la nature des aliments directement utilisés et surtout quant à l'impor-

tance relative du rôle des différentes fractions organiques contenues dans l'eau : plancton, tripton, et éventuellement, substances dissoutes.

On peut cependant considérer comme acquis que les éléments du nanoplancton constituent un aliment de choix ; que les petites particules détritiques sont également digérées, mais semblent avoir une valeur nutritive inférieure.

Enfin, quelle que soit la forme des substances organiques directement utilisées, il reste qu'en définitive l'abondance de la nourriture est étroitement liée à celle du phytoplancton, c'est-à-dire à la production primaire.

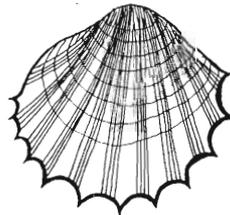
BIBLIOGRAPHIE

- ARNAUD (P.), 1965 (1966). — Croissance comparée de *Mytilus galloprovincialis* LAMARCK dans l'étang de Thau et dans l'étang de Salses-Leucate. — *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. et P.-V.*, **18** (3) : 723-724.
- AUDOUIN (J.), 1962. — Hydrologie de l'étang de Thau. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **26** (1) : 5-104.
- 1962. — La Daurade de l'étang de Thau [*Chrysophrys aurata* (LINNÉ)]. — *Ibid.*, **26** (1) : 105-126.
- BACHRACH (E.), 1935. — Le bleuissement des Diatomées et le verdissement des huîtres. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **8** (1) : 112-123.
- BACHRACH (E.) et SIMONET (M.), 1936. — Le phénomène du bleuissement chez les Diatomées. Etude expérimentale. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **9** (1) : 113-116.
- BOJE (Rolf.), 1965. — Die Bedeutung von Nahrungsfaktoren für das Wachstum von *Mytilus edulis* L. in der Kieler Förde und im Nord-Ostsee-Kanal. — *Kieler Meeresforsch.*, **21** : 81-100.
- BOND (R. M.), 1933. — A contribution to the study of the natural food-cycle in aquatic environments. — *Bull. Bingham oceanogr. Coll. Peabody Mus., Yale.*, **4**, art. 4. 89 p.
- BRUNEL (J.), 1962. — Le phytoplancton de la Baie des Chaleurs. — *Contrib. Minist. Chasse et Pêcheries Québec*, n° 91 : 1-365, 66 pl.
- CHIPMAN (W. A.) et HOPKINS (J. G.), 1954. — Water filtration by the bay scallop, *Pecten irradians*, as observed with the use of radioactive plankton. — *Biol. Bull. Woods Hole*, **107** : 80-91.
- COE (W. R.), 1945. — Nutrition and growth of the California bay-mussel (*Mytilus edulis diegensis*). — *J. exp. Zool.*, **99** : 1-24.
- 1947. — Nutrition, growth and sexuality of the pismo clam (*Tivela stultorum*). — *J. exp. Zool.*, **104** : 1-24.
- 1948. — Nutrition, environmental conditions, and growth of marine bivalve molluscs. — *J. marine Res.* (Sears Foundation), **7** : 586-601.
- COE (W. R.) et FOX (D. L.), 1944. — Biology of the California mussel (*Mytilus californianus*). III. Environmental conditions and rate of growth. — *Biol. Bull. Woods Hole*, **87** : 59-72.
- COLE (H. A.), 1936 (1937). — Experiments in the breeding of oysters (*Ostrea edulis*) in tanks with special reference to the food of the larva and spat. — *Fishe. Invest.*, Londres, sér. II, **15**, n° 4 : 1-25.
- 1938. — A system of oyster culture. — *J. Cons. internat. Explor. Mer.*, **13** : 221-235.
- 1939. — Further experiments in the breeding of oysters (*Ostrea edulis*) in tanks. — *Fishe. Invest.*, Londres, sér. II, **16**, n° 4 : 1-51.
- COLLIER (A.), 1959. — Some observations on the respiration of the American Oyster *Crassostrea virginica* (GMELIN). — *Instit. mar. Sci.*, **6** : 92-108.
- COLLIER (A.) et RAY (S. M.), 1948. — An automatic proportioning apparatus for experimental study of the effects of chemical solutions on aquatic animals. — *Science*, **107**, 2787 : 576-577.
- COLLIER (A.), RAY (S. M.), MAGNITSKY (A. W.) et BELL (J. O.), 1953. — Effects of dissolved organic substances on oysters. — *Fish. Bull. U.S.*, **54** : 167-185.
- DAMAS (D.), 1935. — Le rôle des organismes dans la formation des vases marines. — *Ann. Soc. géol. Belgique*, **58** : 143-151.
- DAVIDS (C.), 1964. — The influence of suspensions of microorganisms of different concentrations on the pumping and retention of food by the mussel (*Mytilus edulis* L.). — *Netherlands J. Sea Res.*, **2** (2) : 233-249.
- DAVIS (H. C.), 1953. — On food and feeding of larvae American oyster *C. virginica*. — *Biol. Bull. Woods Hole*, **104** : 334-350.
- DAVIS (H. C.) et CHANLEY (P. E.), 1956. — Effects of some dissolved substances on bivalve larvae. — *Proceed. nat. Shell fish. Assoc.*, **46** : 59-68 (processed).
- DAVIS (H. C.) et GUILLARD (R. R.), 1958. — Relative value of ten genera of microorganisms as foods for oyster and clam larvae. — *U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, **136** : 293-304.

- DE ANGELIS (C. M.), 1956. — Ciclo annuale del fitoplancton del golfo di Napoli. — *Boll. Pesca, Pisc. Idrob.*, **11** (1) : 37-55.
- DEVÈZE (L.), 1959. — Cycle biologique des eaux et écologie des populations planctoniques. — *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, **25** (15) : 220 p., 43 fig., 55 tabl., bibl. imp.
- DODGSON (R. W.), 1928. — Report on mussel purification. — *Fish. Invest.*, Londres, sér. II, **10**, n° 1 : 1-498.
- DRINNAN (R. E.), 1964. — An apparatus for recording the water-pumping behaviour of Lamellibranchs. — *Netherlands J. Sea Res.*, **2** (2) : 223-232.
- ESCOT-MOLINIÉ (J.), 1955. — Ecologie de la moule dans le bassin de Thau. — Montpellier, Thèse Fac. de pharmacie, Ed. AGEM, polycopie, 70 p., 13 pl., h.-t.
- FATEMI (Mostafa), 1938. — Les variations saisonnières du plancton de l'étang de Thau à l'embouchure du canal de Sète. — Montpellier, Thèse Univ., n° 139, Imp. Sottano (Sète).
- FOX (D. L.), 1936. — The habitat and food of the California sea-mussel. — *Bull. Scripps Inst. Ocean.*, **4** : 1-64.
- FOX (D. L.) et COE (W. R.), 1943. — Biology of the California sea-mussel (*Mytilus californianus*). II. Nutrition, metabolism, growth and calcium deposition. — *J. exp. Zool.*, **93** : 205-249.
- FOX (D. L.), SVERDRUP (H. U.) et CUNNINGHAM, 1937. — The rate of water propulsion by the California mussel. — *Biol. Bull. Woods Hole*, **72** : 417-438.
- FRAGA (F.), 1960. — La materia organica nitrogenada inerte disuelta en el agua de mar. — *Instit. Investig. Pesq. IV. Reunion s. Productividad y Pesq.* : 29-31 (polycopié).
- FRAGA (F.) et VIVES (F.), 1960. — Retencion de particulas organicas por el mejillon en los viveros flotantes. — *Instit. Invest. Pesq. IV. Reunion s. Productividad y Pesq.* : 71-73 (polycopié).
- FRANC (A.), 1960. — Classe des Bivalves. — *In Traité de Zoologie*, dir. par P.P. GRASSÉ, **5** (2) : 1846-2129. Paris, Masson édit.
- GALSTOFF (P. S.), 1928. — Experimental study of the function of the oyster gills and its bearings on the problems of oyster culture and sanitary control of the oyster industry. — *Bull. U.S. Bur. Fish.*, **44** : 1-39.
- GALSTOFF (P. S.), CHIPMAN Jr. (W. A.), ENGLE (J. B.) et CALDER-WOOD (H. N.), 1947. — Ecological and physiological studies of the effect of sulfate pulp mill wastes on oyster in the York River, Virginia. — *Fish. Bull. U.S. Fish Wildl. Serv.*, **51** : 59-186.
- GAVARD, 1927. — De quoi se nourrissent les huîtres? Leur nourriture envisagée au point de vue « Ostréiculture ». — *Bull. Stat. Aquic. Pêche Castiglione*, **1** : 237-254.
- GOURRET (P.), 1897. — Les étangs saumâtres du Midi de la France et leurs pêcheries. — *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **5** : 1-383.
- GUIEYSSE-PELISSIER (A.), 1945. — Les appareils respiratoires dans la série animale. — Paris, Payot Edit., 246 p.
- GUILLARD (R.R.), 1959. — Further evidence of the destruction of bilave larvae by bacteria. — *Biol. Bull., Wood Hole*, **117** : 258-266.
- GUILLARD (R.L.) et WANGERSKY (P.J.), 1958. — The production of extracellular carbohydrates by some marine flagellates. — *Limnol. Oceanogr.*, **3** : 449-454.
- HARVEY (H.W.), 1960. — The chemistry and fertility of sea waters. — Cambridge, University Press, 240 p.
- HEBANT-JODER (A.M.), 1965. — Etude sur les Ciones du bassin de Thau. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **29** (4) : 413-420.
- HOPKINS (A.E.), 1931. — Temperature and the shell movements of oysters. — *Bull. U.S. Bur. Fish.*, **47** : 1-14.
- IMAI (T.), HATANAKA (M.), SATO (R.), SAKAI (S.) et YUKI (R.), 1950. — Artificial breeding of oysters in tanks. — *Tohoku J. agr. Res.*, **1** : 69-86.
- IMAI (T.), SAKAI (S.), OKADA (H.) et YOSHIDA (T.), 1954. — Breeding of the Olympia oyster in tanks and culture experiments in Japanese waters. — *Tohoku J. agr. Res.*, **5** : 13-25.
- JORGENSEN (C.C.B.), 1943. — On the water transport through the gills of bivalves. — *Act. Physiol. Scandi.*, **5** : 297-304.
- 1955. — Quantitative aspects of filter feeding invertebrates. — *Biol. Rev.*, **30** : 391-454.
- 1962. — The food of filter feeding organisms. — *Cons. int. Explor., Mer, Rapp. et P.V.*, **153** : 99-107.
- KELLOG (J.L.), 1915. — Ciliary mechanisms of Lamellibranchs with description of anatomy. — *J. Morphol.*, **26** : 625-701.
- KORRINGA (P.), 1949. — More light upon the problem of the oyster's nutrition? — *Bijdr. Dierk.*, **28** : 237-248.
- 1952. — Recent advances in oyster biology. — *Quart. Rev. Biol.*, **27** : 266-308 et 339-365.
- 1951. — The shell of *Ostrea edulis* as a habitat. — *Arch. neerl. Zool.*, **10** (1^{re} livraison) : 32-136.
- KROGH (A.), 1931. — Dissolved substances as food of aquatic organisms. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, **75** : 7-36.
- KROGH (A.), LANGE (E.) et SMITH (W.), 1930. — On the organic matter given off by algae. — *Biochem. J.*, **24**, n° 6.
- KURC (G.), 1961. — Foraminifères et Ostracodes de l'étang de Thau. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **25** (2) : 133-247.
- LE DANTEC (J.) et RAIMBAULT (R.), 1965. — Croissances comparées des huîtres portugaises (bassin d'Arcachon-étangs méditerranéens). — *Science et Pêche. Bull. Inform. Inst. Pêches marit.*, n° 140 : 1-8.

- LEE (J.Y.), 1961. — La sardine du golfe du Lion. *Sardina pilchardus sardina*, REGAN. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **25** (4) : 417-511.
- LEROUX (S.), 1956. — Phytoplancton et contenus stomacaux d'huîtres portugaises dans le bassin d'Arcachon. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **20** (2) : 163-169.
- LOOSANOFF (V.L.), 1939. — Effect of temperature on shell movement of clams, *Venus mercenaria* (L.). — *Biol. Bull. Woods Hole*, **76** : 171-182.
- 1942. — Shell movements of the edible mussel, *Mytilus edulis* (L.), in relation to temperature. — *Ecologie* **23** : 231-234.
- 1954. — New advances in the study of bivalve larvae. — *Am. Scientist.*, **42** : 607-624.
- 1965. — The American or Eastern Oyster. — (U.S.) *Fish and Wilddl. Serv., Comm. Fish. Rev., Circul. n° 205*: 1-36.
- LOOSANOFF (V.L.) et DAVIS (H.C.), 1950. — Conditioning *V. mercenaria* for spawning in winter and breeding its larvae in the laboratory. — *Biol. Bull. Woods Hole*, **98** : 60-65.
- 1963. — Rearing of bivalve mollusks. — *Advances mar. Biol.*, édit. par F.S. RUSSELL, Academic Press, **1** : 1-136.
- LOOSANOFF (V.L.) et ENGLE (J.B.), 1947. — Effect of different concentrations of microorganisms on the feeding of oysters (*O. virginica*). — *Fish. Bull. U.S.*, **42** : 31-57.
- LOOSANOFF (V.L.) et NOMEJKO (C.A.), 1946. — Feeding of oysters in relation to tidal stages and to periods of light and darkness. — *Biol. Bull., Woods Hole*, **90** : 244-264.
- LUBET (P.), 1959. — Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et Pectinidés (Mollusques bivalves). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **23** (4) : 389-548.
- MANSOUR (K.), 1946. — The digestive organs and process of digestion in some Lamellibranchs. — 13th *Cong. int. Zool.* Paris : 444-447, et *Nature*, Londres, **158** : 378.
- MANSOUR-BEK (J.J.), 1946. — Extracellular proteolytic and lipolytic enzymes of some Lamellibranchs. — *Nature*, Londres, **158** : 378-379.
- MARCHESONI (V.), 1954. — Il trofismo della laguna Veneta e la vivificazione marina. III. Ricerche sulle variazioni quantitative del fitoplancton. — *Arch. Oceanogr. Limnol.*, **9** (3) : 151-285.
- MATHIAS (P.) et EUZET (L.), 1962. — Le plancton du bassin de Thau (étang des Eaux-Blanches). — *Naturalia Mons-peliensia* (Zool.) (4) : 7-27.
- MEDCOF (J.C.), 1961. — Oyster farming in the Maritimes. — *Bull. Fish. Res. Bd Canada*, n° 131 : 1-158.
- MEDCOF (J.C.) et KERSWILL (C.J.), 1965. — Effects of light on growth of oysters, mussels and quahaugs. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, **22** (2) : 281-288.
- MENZEL (R.W.), 1951. — Some phases of the biology of *Ostrea equestris* SAY, and a comparison with *Crassostrea virginica* (GMELIN). — *Inst. mar. Sci.*, **4** : 1-153.
- MOORE (H.B.), 1931. — The specific identification of faecal pellets. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **17** : 359-365.
- 1931. — The systematic value of a study of molluscan faeces. — *Proc. Malac. Soc.*, **19** : 281.
- NELSON (T.C.), 1921. — Report of the department of biology. — *New-Jersey Agricult. College exper. Stat.*, 31st An. Rep. : 317-349.
- PAVILLARD (J.), 1905. — Recherches sur la flore pélagique (phytoplancton) de l'étang de Thau. — *Trav. Inst. Bot. Univ. Montpellier*, n° 2 : 1-113, 1 carte, 3 pl., h.t.
- PÉRÈS (J.M.) et DEVÈZE (L.), 1963. — Océanographie biologique et biologie marine. II. La vie pélagique. — Paris Presses Univ., 514 p.
- PETERSEN (C.G.J.) et JENSEN (P.B.), 1911. — Valuation of the sea. I. Animal life of the sea bottom, its food and quantity. — *Rep. dan. biol. Stat.*, **20** : 1-78, 3 cartes, 6 pl.
- POSTMA (H.), 1954. — Hydrography of the dutch Wadden Sea. A study of the relations between water movement, the transport of suspended materials and the production of organic matter. — *Arch. neerl. Zool.*, **10** (4^e livraison) : 403-511.
- PÜTTER (A.), 1907. — Der Stoffhaushalt des Meeres. — *Zeitschr. f. allg. Physiol.*, **7** : 321-368.
- RAIMBAULT (R.), 1964. — Croissance des huîtres atlantiques élevées dans les eaux méditerranéennes françaises. — *Science et Pêche, Bull. Inform. Inst. Pêches marit.*, n° 126 : 1-10.
- RANSON (G.), 1927. — L'absorption des matières organiques dissoutes par la surface extérieure du corps chez les animaux aquatiques. — *Ann. Inst. océanogr.*, Monaco, **4** : 49-175. Thèse.
- 1951. — Les huîtres : biologie, culture. — Paris, Ed. LECHEVALIER, 1 vol., 260 p.
- 1952. — Les huîtres. Biologie. Culture. Bibliographie. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 1001 : 1-134.
- RENZONI (A.), 1963. — Comportamento di *Mytilus galloprovincialis* LMK ed *Ostrea edulis* L. (Larve ed adulti) in differenti condizioni ambientali sperimentali. — *Boll. Pesca, Pisc. Idrob. n.s.*, **16** (1) : 3-22.
- SABATIER (A.), 1877. — Études sur la moule commune (*Mytilus edulis*). — Montpellier, Ed. COULET, 1 vol. : 1-130, 9 pl., h.t.
- SACCHI (C.F.) et RENZONI (A.), 1962. — L'écologie de *Mytilus galloprovincialis* LMK dans l'étang littoral du Fusaro et les rythmes annuels et nyctéméraux des facteurs environnants. — *Publ. Stat. zool. Napoli*, **32**, suppl. : 255-293.

- SAVAGE (R.E.), 1925. — The food of the oyster. — *Fish Invest.*, Londres sér. II, **8**, n° 1 : 1-50.
- SVERDRUP (H.U.), JOHNSON (M.W.) et FLEMING (R.H.), 1942. — The oceans. Their physics, chemistry and general biology. — New-York, Ed. PRENTICE-HALL, 1087 p.
- TRAVERS (A.), 1962. — Recherches sur le phytoplancton du golfe de Marseille. Etude qualitative des Diatomées et des Dinoflagellés du golfe de Marseille. — *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, (41) n° 26 : 3-69.
- TRAVERS (M.), 1962. — Recherches sur le phytoplancton du golfe de Marseille. II. Etude quantitative des populations phytoplanctoniques du golfe de Marseille. — *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, (41) n° 26 : 70-139.
- TREGOUBOFF (G.), 1961. — Techniques et méthodes des pêches quantitatives. — *Comm. int. Explor. Mer Médit., Rapp. et P.V.*, **16** (2) : 227-230.
- TREGOUBOFF (G.) et ROSE (M.), 1957. — Manuel de Planctologie méditerranéenne. — Paris, éd. par C.N.R.S., **1** (texte) 587 p., **2** (illustrations) 207 p.
- VERWEY (J.), 1952. — On the ecology of distribution of cockle and mussel in the dutch Wadden Sea. Their role in sedimentation and the source of their food supply. With a short review of feeding behaviour in bivalve molluscs. — *Arch. neerl. Zool.*, **10** (2^e livraison) : 171-239.
- WALNE (P.R.), 1956 a. — Observations on the oyster (*Ostrea edulis*) breeding experiments at Conway 1939-1953. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, **140** (3) : 10-13.
- 1956 b. — Experimental rearing of the larvae of *Ostrea edulis* (L.), in the laboratory. — *Fish. Invest.*, Londres, sér. II, **20** n° 9 : 1-23.
- 1958. — Growth of oysters (*Ostrea edulis* L.). — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **37** (3) : 591-602.
- 1959. — Some observations on the feeding, behaviour of oyster (*Ostrea edulis*) larvae and their relation to rearing problems. — *Proc. 15th int. Congr. Zool.*, Londres : 234-236.
- 1963. — Observations on the food value of seven species of algae to the larvae of *Ostrea edulis*. I. Feeding experiments. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **43** (3) : 767-784, fig., tabl., réf.
- 1964. — The culture of marine bivalve larvae. I. 6 in *Physiology of Mollusca*, édité par K.M. WILBUR et C.M. YONGE. — New York, London, *Acad. Press* : 197-210.
- 1965. — A review of recent work at the shellfish culture unit, Conway. — *Cons. int. Explor. Mer, Shellfish Com.*, n° 164, (ronéo).
- WILBUR (K.M.), 1964. — Shell formation and regeneration. I. 8 in *Physiology of Mollusca*, édité par K.M. WILBUR et C. YONGE. — New-York, London, *Acad. Press* : 243-282.
- WILBUR (K.M.) et OWEN (G.), 1964. — Growth. I. 7 in *Physiology of Mollusca*, édité par K.M. WILBUR et C.M. YONGE. — New York, London, *Acad. Press* : 211-242.
- WILLEMSEN (J.), 1952. — Quantities of water pumped by mussels (*Mytilus edulis*) and cockles (*Cardium edule*). — *Arch. neerl. Zool.*, **10** (2^e livraison) : 153-60.
- YONGE (C.M.), 1923. — Studies on the comparative physiology. I. The mechanism of feeding, digestion and assimilation in the Lamellibranch *Mya*. — *Brit. J. exp. Biol.*, **1** : 15-63.
- 1960. — Oysters. — Londres, édité COLLINS, 209 p.
- ZO BELL (C.E.) et FELTHAM (C.B.), 1938. — Bacteria as food for certain marine invertebrates. — *J. mar. Res.*, **1** : 312-327.



II

REPRODUCTION ET STADES PLANCTONIQUES DES MOLLUSQUES

par R. RAIMBAULT

A. La sexualité chez les Lamellibranches. — B. Le cycle sexuel. a) Méthodes d'étude. b) Cycles de Lamellibranches communs. c) Quelques facteurs influençant le cycle. — C. Stades planctoniques. a) Gamètes et embryons. b) Larves véligères. 1° Caractères externes. 2° Organisation interne. 3° Durée de la vie planctonique et facteurs qui la conditionnent : âge des géniteurs et viabilité des gamètes, variabilité individuelle, influence de la température, influence de la salinité, influence de la turbidité, intervention des substances chimiques, action des prédateurs, facteur alimentaire. — D. Fixation et métamorphose. a) Etude descriptive. b) La collecte du naissain. 1° Facteurs influençant les fixations. 2° Collecteurs utilisés. — Bibliographie.

Les travaux concernant la reproduction et la biologie des larves de mollusques sont encore plus nombreux que ceux qui touchent leur alimentation. De plus, dans ce domaine, tout est sous le signe d'une extrême variabilité et il est souvent difficile de définir de façon précise les caractères de la reproduction d'une espèce donnée. Non seulement, le schéma général subit des modifications particulières à chaque milieu, mais encore, dans un même milieu, il varie d'une année à l'autre. Les mollusques déjà très dépendants du milieu sur le plan nutritif, ne le sont pas moins dans les modalités de leur reproduction.

Pour rester dans les limites du thème proposé, nous nous en tiendrons aux Lamellibranches qu'intéresse la conchyliculture. En outre, notre étude ne sera pas poussée dans le détail mais présentée comme un schéma susceptible de servir de cadre à une information ultérieure plus complète.

Avant d'aborder l'examen des stades planctoniques (œufs et larves), nous rappellerons quelques données concernant la sexualité des Lamellibranches; des précisions sur le cycle sexuel permettront notamment de définir les périodes pendant lesquelles ces œufs et larves peuvent se rencontrer dans le plancton.

A. - La sexualité chez les Lamellibranches.

Ces mollusques sont en grande majorité gonochoriques : chaque individu est soit mâle, soit femelle. D'après COE (1945), 4 % seulement des espèces de cette classe seraient normalement hermaphrodites. Mais, parmi ces dernières, toutes sortes de modalités s'observent que l'on a tenté de classer de diverses manières (COE, 1943 et 1945 ; BACCI, 1951). Nous noterons simplement celles que l'on rencontre chez quelques espèces communes.

Les moules, *M. edulis* et *M. galloprovincialis*, sont unisexuées ; les hermaphrodites sont rares, de l'ordre de 1 sur 1 000, aussi bien chez les sujets des côtes atlantiques que chez ceux de Méditerranée (LUBET, 1959 ; RENZONI, 1961 b ; BOURCART, 1964).

La palourde, *Tapes decussatus* (L.), est aussi unisexuée (VILELA, 1950). Dans l'étang de Thau, l'examen d'un millier au moins d'exemplaires n'a pas permis de reconnaître simultanément les deux catégories de gamètes (ARNAUD et RAIMBAULT, 1963).

La sexualité du clam, *Mercenaria mercenaria* (L.), est un peu plus complexe ; en règle générale, pendant les deux premières années, ces mollusques sont histologiquement hermaphrodites, mais ils n'émettent que des spermatozoïdes ; ensuite, les uns continuent à fonctionner définitivement comme

mâles, avec ovogonies plus ou moins atrophiées, alors que les autres présentent le phénomène inverse; on peut dire que les adultes fonctionnent comme des unisexués mis à part un faible pourcentage d'hermaphrodites simultanés (LOOSANOFF, 1937).

Quant aux huîtres, elles sont hermaphrodites et fonctionnent comme telles, mais en règle générale les émissions des deux sortes de gamètes ne se font pas en même temps; la maturation est asynchrone. Les genres *Ostrea* et *Crassostrea* offrent par ailleurs quelque différence dans l'alternance des phases mâles et femelles. Chez l'huître plate (*O. edulis*, *O. lurida*), le décalage dans la maturation des spermatozoïdes et des ovules n'est pas très important, si bien qu'elles peuvent fonctionner alternativement comme mâle et comme femelle plusieurs fois par saison (de 2 à 6 environ); cette fréquence dépend beaucoup de la température ambiante et donc de la latitude (COLE, 1942; COE, 1945; YONGE, 1960, etc.). Quant aux huîtres creuses (genre *Crassostrea*) elles présentent une succession de phases beaucoup plus confuse; en règle générale, on admet qu'il y a encore alternance fonctionnelle, mais le décalage dans la maturation des gamètes est plus fort et irrégulier. Au cours d'une saison, beaucoup de sujets n'émettent de produits que de l'un ou de l'autre sexe. Chez *C. virginica*, cependant, existe une petite proportion d'hermaphrodites simultanés et de sujets unisexués (COE 1945; LOOSANOFF, 1965) et il est probable que ces modalités se retrouvent chez les autres *Crassostrea*.

Notons enfin que chez les huîtres comme chez le clam, la protandrie est générale, les jeunes, dans leur grande majorité, fonctionnant comme mâles.

B. - Le cycle sexuel.

Dans l'ensemble des pays tempérés, l'activité sexuelle des Lamellibranches n'est pas continue; elle se déroule suivant un cycle plus ou moins régulier qu'il importe de connaître.

a) Méthodes d'étude.

Les méthodes utilisées pour analyser le cycle sexuel d'une espèce sont de trois types qui se complètent mutuellement.

La première consiste à examiner l'état des gonades; dans de nombreux cas, le simple examen macroscopique d'un certain nombre de sujets suffit pour indiquer où en est l'activité sexuelle de la population. D'après CHIPPERFIELD (1953), mais en simplifiant, on peut distinguer trois grandes phases dans le cycle sexuel: phase de repos au stade 0 (gonades vides de gamètes et bourrées de réserves de glycogène); phase de gamétogénèse active aux stades 1 et 2 (les gamètes sont en cours d'élaboration); phase de maturité au stade 3 (les gamètes sont bien différenciés et les émissions peuvent avoir lieu); tous les états compris entre la première maturation annuelle et le retour au repos sexuel sont classés dans ce stade 3 (LUBET, 1959; MARTEIL, 1960).

La deuxième méthode, qui consiste à contrôler l'apparition, l'augmentation de nombre, puis la disparition des larves dans le plancton, n'est évidemment applicable que pour les larves identifiables sans erreur possible. Nous verrons que, dans les régions ostréicoles, où la collecte du naissain est d'un intérêt capital, il est très important de prévoir les divers moments où les larves seront émises et se fixeront. Chaque année, sur les rivages atlantiques, il revient aux diverses stations conchyliques de l'Institut des Pêches de tenir les ostréiculteurs au courant de ces prévisions. Pour ce faire, les deux premières méthodes qui viennent d'être succinctement décrites sont employées (BOURY, 1928; MARTEIL, 1960).

Une troisième méthode peut apporter des informations sur le cycle sexuel; elle consiste à surveiller d'une façon suivie l'apparition des plus petites formes fixées identifiables. Bien qu'elle ait toujours son intérêt propre (REYNOLDS, 1963, par exemple, l'a utilisée pour suivre les fixations des moules), elle est particulièrement requise dans les cas où les formes larvaires planctoniques d'une espèce ne sont pas connues ou ne peuvent être distinguées de celles d'autres espèces. C'est ainsi que VILELA (1950) a dû procéder pour ses recherches sur le cycle sexuel des palourdes du Portugal. Nous-même avons commencé une étude des palourdes de l'étang de Thau en surveillant à la fois l'état des gonades et l'apparition des petits sujets dans les sables (les individus de taille de l'ordre du millimètre peuvent être nettement distingués à la loupe des formes voisines, clovisses par exemple).

Un exemple concret illustrera ce qui vient d'être dit sur les trois méthodes qui permettent de suivre le déroulement du cycle sexuel: en 1965, dès la mi-janvier, les gonades des moules de l'étang

de Thau étaient au stade de maturité ; à la fin du mois et au début de février, les larves étaient très nombreuses dans le plancton et, le 18 février, nous remarquons la présence d'innombrables moules minuscules (0.5 mm environ) sur les cordes immergées.

b) Cycles de Lamellibranches communs.

Rien n'est plus difficile que de vouloir fixer avec précision, et même parfois avec une approximation d'un mois, les périodes actives de reproduction des Lamellibranches. Pour chaque espèce et chaque milieu il faudrait nuancer les données, faire état d'années exceptionnelles ou de pourcentages sortant des normes. C'est compte tenu de ces réserves que l'on consultera le tableau 1 où ces périodes ont été consignées pour diverses régions pour les espèces déjà considérées dans le premier chapitre. Ce tableau appelle quelques remarques.

Pour les huîtres, la reproduction est relativement bien délimitée ; globalement, on peut dire qu'elle se situe en été. Cependant, selon LOOSANOFF (1965), *C. virginica* se reproduit presque tout au long de l'année dans les eaux de la Floride. On notera aussi dans le genre *Crassostrea* une tendance à un étalement un peu plus grand de la période d'activité sexuelle que dans le genre *Ostrea*.

Pour les moules, les données offrent plus de complexité. Aux mêmes latitudes, leurs périodes d'activité sont nettement plus étalées que celles des huîtres, témoignant sans doute de la plus grande eurythermie du genre, déjà signalée sur le plan alimentaire. On notera en particulier que, dans les secteurs méditerranéens, on peut avoir des émissions pendant la plus grande partie de l'année, en automne, au printemps et même pendant les mois d'hiver (personnellement, nous avons remarqué dans l'étang de Thau en 1965 et 1966 des émissions suivies de fixations en janvier ou février, alors que la température des eaux était de l'ordre de 5 à 7°C). Seules les données de RENZONI pour le golfe de Naples font exception et se rapprochent de celles des régions septentrionales.

Pour la palourde de l'étang de Thau, dont le cycle n'a pas encore été complètement étudié, nos observations montrent qu'en 1962 des fixations ont eu lieu en septembre-octobre et que les gonades, vides pendant l'hiver, ont atteint leur maturité chez 100 % des sujets à la fin de mai et au début de juin 1963.

c) Quelques facteurs influençant le cycle.

Sans vouloir faire une étude d'ensemble des facteurs qui influencent l'activité sexuelle, on peut souligner que si certains tiennent à la constitution même des mollusques (plusieurs espèces vivant dans le même milieu n'ont pas toutes le même cycle), divers agents externes entrent également en jeu et, particulièrement, la température. La mise au point des techniques pour l'élevage des larves en laboratoire a apporté la démonstration de son rôle prépondérant : on peut avancer ou retarder les émissions normales à volonté ; il suffit pour cela, soit de transférer les mollusques dans des eaux convenablement réchauffées, soit au contraire de les déposer avant l'été dans des eaux suffisamment froides. De cette façon, les recherches sur la fécondation et les larves peuvent se faire tout au long de l'année (LOOSANOFF, 1954 et 1965). Selon le même auteur (1954), démonstration a été faite que les mêmes exemplaires de *C. virginica*, maintenus en bonnes conditions thermiques, pouvaient accomplir deux cycles sexuels complets dans l'année ; c'est un point intéressant qui permet sans doute d'interpréter en grande partie les variations de la reproduction constatées chez cette espèce en fonction de la latitude et des conditions météorologiques.

On s'est souvent demandé aussi s'il n'existait pas de lien entre le déclenchement des principales phases du cycle et l'apparition ou la disparition de certains éléments planctoniques (LUBET, 1959). Les expériences d'émissions provoquées en toutes saisons ont cependant démontré que le développement des gonades ne dépendait pas absolument de ce facteur nourriture, sans pour autant lui dénier tout rôle dans la nature.

C. - Stades planctoniques.

a) Gamètes et embryons.

La grande majorité des Lamellibranches émettent leurs gamètes dans le milieu ; la fécondation est donc externe et de ce fait, ovules, spermatozoïdes et embryons font déjà partie du plancton. Ce processus n'est cependant pas sans exception ; THORSON (1946) estime que 18 % des Lamel-

libranches des eaux danoises n'ont pas de larves planctoniques. De plus, il existe des cas intermédiaires; ainsi, parmi les espèces que nous avons plus particulièrement suivies, celles du genre *Ostrea* ne libèrent pas directement leurs ovules dans l'eau; ceux-ci sont retenus dans la cavité palléale; ils y

ESPÈCES	RÉGION	PÉRIODES DE REPRODUCTION	AUTEURS
Huitres			
<i>O. edulis</i>	Bretagne (France)	surtout juin et juillet	MARTEIL, 1960
»	golfe de Naples	avril à sept. (max. mai et juil.)	RENZONI, 1961 a
<i>O. lurida</i>	Atlantique (U.S.A.)	max. juin-juillet	COE, 1932 in RENZONI, 1961 a
<i>C. angulata</i>	Atlantique (France)	fin mai à début septembre	BARGETON, 1942 in RENZONI, 1961 a
»	Bretagne (France)	juillet à octobre inclus.	MARTEIL, 1960
<i>C. virginica</i>	Canada	juillet et août	MEDCOF, 1961
»	Long-Island (U.S.A.)	juillet à mi-septembre	LOOSANOFF, 1965
»	Floride	presque toute l'année	LOOSANOFF, 1965
Moules			
<i>M. edulis</i>	Canada	max. juin et début juillet	SULLIVAN, 1948
»	Grande-Bretagne	avril à août (max. avril et mai)	SAVAGE, 1956 in LUBET, 1959
»	Ecosse et Danemark	max. mai à juillet inclus	SAVAGE, 1956 in LUBET, 1959
»	Atlantique (France)	janvier à mai inclus (parfois novembre-décembre)	LUBET, 1959
<i>M. galloprovincialis</i>	rade de Toulon	mi-octobre à fin mai	BOURCART, 1964
»	Provence	sept. et oct. et à peu près toute l'année	BERNER, 1935
»	étang de Thau	mi-sept. à mai (max. oct. et fév.-mars)	RAIMBAULT (non publié)
»	Sicile	octobre-novembre et avril-mai	RENZONI, 1962 a
»	golfe de Naples	février à août (max. fév. à avril)	RENZONI, 1961 b
»	» »	max. mai-juin (larves planctoniques)	RENZONI, 1962 b
<i>M. californianus</i>	Pacifique (U.S.A.)	juin-juillet et nov.-déc.	STÖHLER, 1930 in RENZONI, 1961 b
Divers			
<i>Tapes decussatus</i>	Portugal	août à avril-mai de l'année suivante	VILELA, 1950
<i>M. mercenaria</i>	Canada	début juillet à mi-août	SULLIVAN, 1948
»	la Seudre (France)	mai à octobre (max. en été)	RUCKEBUSH, 1949

TABL. 1. — Périodes de reproduction de quelques Lamellibranches.

sont fécondés et s'y développent pendant une huitaine de jours; dans ce cas, les premiers éléments planctoniques sont des larves déjà bien développées. Au contraire, pour *Crassostrea*, *Mytilus*, *Tapes*, *Mercenaria*, la fécondation est externe et si BERNER (1935) a déduit de certaines observations que la moule comme l'huître plate, incubait ses larves, cette façon de voir n'a jamais été confirmée (LUBET, 1959; SALINES, 1960).

Chez *Crassostrea*, l'émission ne se fait pas de la même façon pour les spermatozoïdes et pour les ovules ; les premiers sont directement emportés par le flux exhalant du mollusque ; quant aux ovules, un jeu de contractions musculaires leur fait traverser les ostia des branchies et les fait parvenir dans la cavité palléale ; de là, par fermeture brusque des valves, ils sont expulsés dans l'eau, comme le sont les pseudofèces (YONGE, 1960).

Les Lamellibranches n'échappent pas à la loi générale qui veut que les espèces qui confient aux hasards du milieu le soin de leur perpétuation, produisent des gamètes plus petits et beaucoup plus nombreux que celles qui protègent plus ou moins longtemps leur progéniture. Ainsi, le nombre d'ovules libérés à chaque ponte par les *Crassostrea* (*C. virginica* et *C. gigas*) est de l'ordre de 20 à 100 millions et ils ne mesurent que 50 à 55 μ de diamètre (GALSTOFF, 1951 ; LOOSANOFF, 1965), alors que *O. edulis* n'en incube qu'un million environ, mesurant à la ponte 100 à 150 μ (YONGE, 1960). Chez les moules, le nombre d'ovules émis par ponte serait de l'ordre de 10 millions, leurs dimensions allant de 40 à 80 μ , avec grande prédominance des tailles de 60 à 70 μ (LUBET, 1959). La taille des ovules de *Tapes decussatus* se tient aussi le plus souvent entre 50 et 60 μ .

Ainsi, les œufs des Lamellibranches à fécondation externe appartiennent, d'une façon générale, au microplancton. Quant aux spermatozoïdes, ils font partie de l'ultranoplancton ; LUBET (1959) précise que, pour la moule, la tête mesure 4 à 5 μ de longueur et le flagelle 30 à 35 μ .

Aussitôt après la fécondation l'œuf se segmente (segmentation de type spiral) ; l'embryon passe par les stades morula et gastrula classiques et, au bout de quelques heures, forme une larve proche de la trochophore des annélides ; elle possède une touffe de cils apicaux et une bande ciliée circulaire qui lui permettent déjà quelques mouvements propres (fig. 3 a). Cette larve primitive diffère cependant de la trochophore typique en ce qu'elle possède une amorce de glande coquillière (RANSON, 1951) ; très vite cette glande commence à constituer deux valves symétriques qui grandissent peu à peu et finissent par englober l'animal entier ; pendant ce temps, les cils primitifs se sont développés et forment un couronne portée sur une sorte de disque très mobile, le velum. On est alors parvenu à la larve classique dite véligère (désignée par les anglo-saxons sous le nom de larve à charnière rectiligne, « straight hinge larva »).

Pour la plupart des Lamellibranches, la durée des transformations, depuis la fécondation jusqu'au stade véligère, est de 24 à 48 heures selon la température du milieu (LOOSANOFF, 1954). Cependant, le développement des embryons incubés des *Ostrea* est beaucoup plus lent ; ce n'est que vers le cinquième jour que les coquilles larvaires sont complètement développées (YONGE, 1960 ; RANSON, 1951 (1)). A partir du stade véligère, les larves ont des caractères assez bien définis pour être identifiées dans le plancton.

b) Larves véligères.

1° Caractères externes.

Les deux traits les plus apparents et caractéristiques de la jeune véligère des Lamellibranches, au début de sa vie planctonique, sont les suivants :

la présence de deux valves symétriques, sans ornementation ni crochets, avec une charnière droite, plus ou moins longue, contrastant avec le reste du contour curviligne ;

la possession du velum ; celui-ci se présente, de profil, comme une sorte de petite houppe capable, lorsqu'elle sort des valves entrouvertes, d'imprimer une grande mobilité à la larve ; de face, le velum apparaît plutôt comme un petit plateau circulaire bordé de nombreux cils vibratils.

A ce stade jeune, les larves des différentes espèces sont très semblables entre elles ; avant la métamorphose qui marque la fin de leur vie pélagique, leur développement se traduit, à l'examen microscopique, par une croissance des valves accompagnée de modifications morphologiques sur lesquelles nous allons donner quelques indications.

L'identification des jeunes larves à charnière rectiligne est très difficile là où de nombreux Lamellibranches se reproduisent aux mêmes périodes ; le plus souvent, les diagnoses reposent sur des mensurations de la longueur et de la hauteur des valves et sur des calculs de rapport ou de pourcentage

(1) RANSON semble avoir fait erreur en attribuant cette même durée de 5 jours au développement de l'œuf des huîtres portugaises.

entre ces deux dimensions ; parfois on utilise également la longueur de la charnière rectiligne. On entend par longueur, la plus grande dimension prise parallèlement à la charnière ; par hauteur, la dimension mesurée perpendiculairement à la première et allant de la charnière, ou du sommet des crochets, au bord opposé.

Dans le tableau 2, se trouvent consignés les résultats de mensurations chez les larves de plusieurs

Espèces	Jeunes larves			Larves âgées			Références
	L	H	100 H/L	L	H	100 H/L	
<i>Ostrea edulis</i>	165	152	92	275	260	94,5	BOURY, 1930
«	229	205	89,5				
«	166	152	91,5				
«	168	164	91	296	277	93,5	VOISIN, 1931
«	168	164	91	297	273	91	LOOSANOFF in YONGE, 1960
<i>Crassostrea virginica</i>	72	61	85	303	308	101,5	LOOSANOFF, 1965
	75	67	89				
	85	80	94				
«			87				STAFFORD in BOURY, 1930
<i>Crassostrea angulata</i>	70 à 110			env. 400			MARTEIL, 1960
«	env. 100			env. 300			RANSON, 1951
<i>Mytilus edulis</i>	88	70	79	330	302	91,5	TROCHON (communic. orale)
«	104	79	76				
«	155	120	77	320	280	87,5	SULLIVAN, 1948
<i>M. galloprovincialis</i>	90	70	77	300	290	96,5	RENZONI, 1962 b
<i>Mercenaria mercenaria</i>	120	105	87	320	310	97	SULLIVAN, 1948
«			87				STAFFORD in BOURY, 1930

TABLE. 2. — Mensurations de larves planctoniques de Lamellibranches (longueur L et hauteur H sont en μ).

espèces, au début et à la fin de leur vie planctonique ; de plus, à partir des données fournies par les auteurs mentionnés, le rapport 100 H/L a été calculé ; il souligne l'importance de l'allométrie de croissance des deux dimensions.

La figure 1 présente le schéma de divers stades de développement d'*Ostrea edulis* et de *Crassostrea virginica* ; elle permet de vérifier la grande différence de taille des jeunes et aussi la différence d'aspect des crochets chez les formes plus âgées ; ils sont larges, peu proéminents et presque droits chez *Ostrea* tandis que chez *Crassostrea* ils sont étroits, saillants et rejetés vers l'arrière (ces derniers caractères sont tout à fait les mêmes chez notre huître portugaise). RANSON (1948, 1960), a pu établir l'existence des trois genres d'Ostréidés actuels (*Pycnodonta*, *Crassostrea* et *Ostrea*) en s'appuyant sur des caractères de la coquilles larvaire complètement développée.

La figure 2 donne l'allure des larves de moules et de clams.

On remarquera que les jeunes stades de la moule sont très différents de ceux des huîtres par l'importance de la longueur relativement à la hauteur, caractère que souligne la comparaison des rapports 100 H/L du tableau 2. On notera aussi la position subcentrale des crochets au cours de la vie larvaire ; ils ne deviennent terminaux que quelques semaines après la fixation.

Soulignons que dans le domaine de l'identification des larves, les progrès enregistrés dans les élevages en laboratoire ont déjà permis de corriger certaines erreurs (LOOSANOFF, 1964).

2° Organisation interne.

La figure 3 b représentant une larve d'*Ostrea edulis* au début de sa vie pélagique donne une idée de l'anatomie des larves vèligères. On remarquera le velum qui, par sa couronne de flagelles, assure les déplacements de la larve, tandis qu'une bande de cils courts, située à sa base, fait

cheminer les particules alimentaires vers la bouche ; au-dessous de cette dernière une proéminence, ébauche de pied, porte également des cils dont le rôle est d'écarter les éléments trop gros. L'appareil digestif comprend l'estomac, déjà muni d'un stylet mobile, et un petit massif de diverticules digestifs. Enfin, à ce stade, la larve est monomyaire, avec le seul muscle adducteur antérieur (destiné à disparaître plus tard chez l'huître).

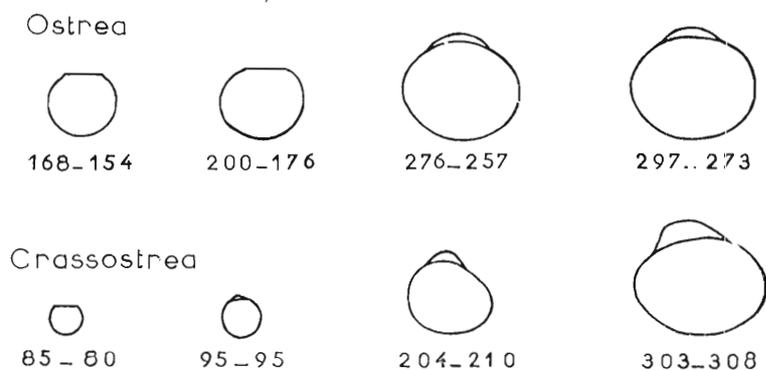


FIG. 1. — Silhouettes de larves d'huître plate (*Ostrea*) et d'huître creuse (*Crassostrea*) à divers stades de leur développement. (Les nombres indiquent la longueur et la hauteur en millièmes de mm.) (D'après des photographies de LOOSANOFF in YONGE, 1960.)

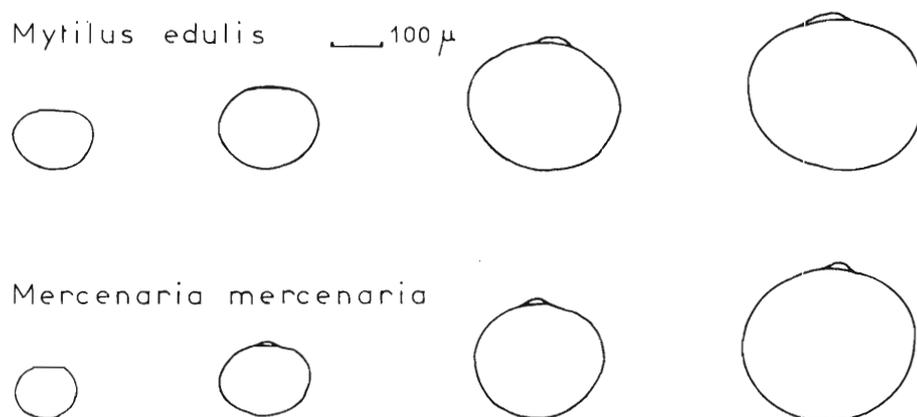


FIG. 2. — Silhouettes de larves de moule (*Mytilus edulis*) et de clam (*Mercenaria mercenaria*). (D'après les photographies de SULLIVAN, 1948.)

La figure 3 c représente la même larve peu avant sa métamorphose et sa fixation. Les modifications les plus frappantes concernent le développement du pied, la présence à sa base d'une glande à byssus et la possession de deux muscles adducteurs (stade dimyaire); de plus, une tache fortement pigmentée se remarque au centre de chaque valve ; on dit que la larve est «œillée» ; ces formations, en relation avec le système nerveux, existent également dans le genre *Crassostrea* ; leur apparition est l'annonce de la proximité du stade de fixation.

La figure 3 d, sur la même larve vue par la face dorsale, permet de voir une dissymétrie déjà bien accusée entre les deux valves (caractère propre aux huîtres).

3° Durée de la vie planctonique et facteurs qui la conditionnent.

Les valeurs qui suivent sont à considérer comme des ordres de grandeur et non comme des valeurs absolues et universelles ; sur ce point encore, la variabilité est très importante ; nous le verrons en examinant les facteurs qui affectent le développement.

Pour l'huître plate (*O. edulis*) vivant dans nos eaux européennes, on estime que la durée de la phase planctonique peut aller de 6 à 18 jours (MARTEIL, 1960; YONGE, 1960; KORRINGA, 1941, etc.); ces chiffres concernent la vie libre succédant à la période d'incubation de 5 à 8 jours.

Pour *Crassostrea virginica*, la vie pélagique, dans les eaux canadiennes, dure une vingtaine de jours, selon MEDCOF (1961). Pour notre huître portugaise, très voisine, RANSON (1951) parle de 15 à 20 jours. Enfin, en laboratoire, les larves de *C. virginica* peuvent vivre de 8 jours à plus d'un mois avant d'atteindre le stade de la métamorphose, et celles de *M. mercenaria* de 7 à 16 jours (LOOSANOFF, 1954 et 1965).

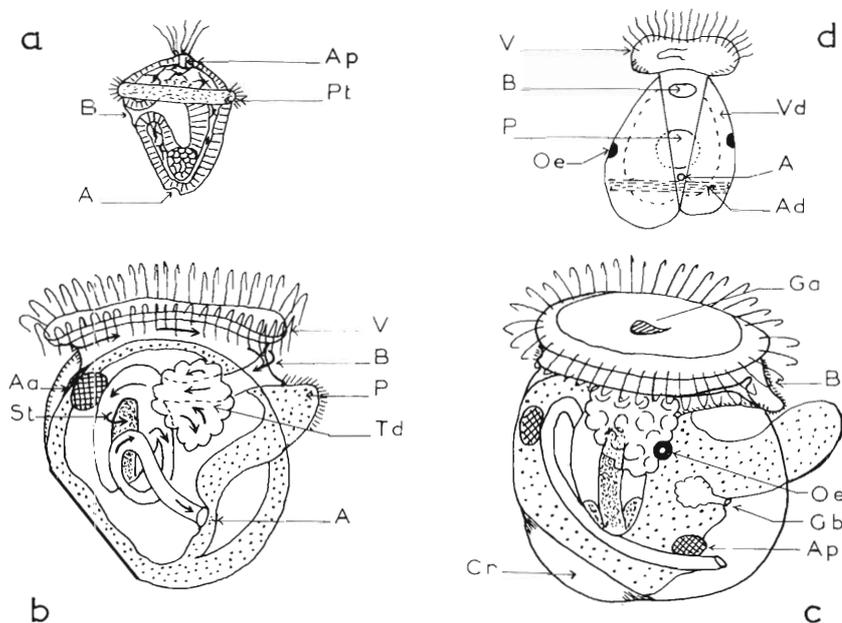


FIG. 3. — Organisation interne des larves. a) Trochophore typique d'un mollusque primitif (selon NAEF in P.P. GRASSÉ, 1960). Ap = plaque apicale; Pt = prototroque; B = bouche; A = anus. b) Jeune véligère d'*Ostrea edulis* (d'après YONGE, 1960, modifié et simplifié). V = velum; P = pied; Td = tubules digestifs; St = stylet cristallin; Aa = adducteur antérieur. c et d) La même véligère peu avant sa fixation (d'après YONGE, 1960, simplifié); c en vue latérale: Ap = adducteur postérieur; Ga = ganglion apical; Oe = œil; Gb = glande à byssus; Cr = crochet; d en vue dorsale: Vd = valve droite; Ad = adducteurs (les signes communs ne sont pas répétés).

Les expériences qui ont pu être faites sur les œufs et larves élevés artificiellement ont apporté une contribution capitale à notre connaissance des facteurs qui affectent la durée de vie pélagique et la survie des larves véligères, et de ceux qui concernent la viabilité et la survie des gamètes. Nous regroupons ici les données les plus intéressantes sur ces deux stades de la vie planctonique parce que leur exposé simultané permet de mieux comparer les effets des mêmes facteurs sur l'un et l'autre. La plupart des observations qui vont être mentionnées ont été faites au laboratoire de Milford (U.S.A.) et sont empruntées à LOOSANOFF (1954 et 1965); sauf mention contraire, elles se rapportent aux larves de *Crassostrea virginica*.

Age des géniteurs et viabilité des gamètes. Contrairement à ce qu'on a pensé parfois, il est démontré que les huîtres de tous âges (de 2 à 30 ou 40 ans) sont d'égale valeur comme reproducteurs, aucune différence n'a été enregistrée dans les pourcentages de larves obtenus.

Variabilité individuelle. Chez des larves issues des mêmes géniteurs et élevées dans les mêmes conditions, on peut observer des écarts très importants dans la durée de la vie larvaire. Dans un même lot de larves, par exemple, on a pu enregistrer les premières fixations au bout de 18 jours, la fixation du plus grand nombre pendant les 17 jours suivants, mais l'achèvement

des métamorphoses demanda 10 jours supplémentaires. Cette observation indique également, comme MARTEIL (1960) l'a souligné, que, pour le même âge, la taille des larves peut être très variable.

Influence de la température. Les œufs sont beaucoup plus sténothermes que les véligères. A 15°5, aucun œuf n'évolue ; de 18 à 30°, la presque totalité se développe ; à partir de 34°, les involutions s'élèvent à plus de 50 %.

Bien que les larves soient moins sensibles, la durée de leur vie pélagique est cependant étroitement liée au facteur température ; lorsqu'elles sont bien nourries, à 25°, l'ensemble des métamorphoses est terminé en 8 à 10 jours ; à 20°, il faut 20 jours pour arriver au même résultat. D'autre part, des larves au développement déjà avancé survivent très bien à 13° ; mieux encore, on a pu maintenir de telles larves dans un réfrigérateur pendant 6 heures et les remettre dans leur milieu, sans qu'elles paraissent affectées.

Ces expériences montrent que, dans la nature, les variations de température ne sont jamais directement létales ; il demeure vrai cependant que les eaux froides, en prolongeant la vie des larves, les exposent plus longtemps à tous les autres facteurs nocifs et il est bien prouvé que plus la vie pélagique est longue, plus les pertes sont fortes. KORRINGA (1941) a vérifié que le pourcentage des fixations d'*O. edulis* tombait de 10 à 2,5 quand la durée de vie planctonique passait de 6-7 jours à 12.

Influence de la salinité. L'optimum, pour les œufs issus des huîtres de Long-Island (U.S.A.), est de 22,5 ‰ et les valeurs extrêmes supportées sont de 12 et 35 ‰. Beaucoup de données se rapportant aux zones ostréicoles d'Europe occidentale concordent avec ces observations de LOOSANOFF ; elles indiquent, comme maximum de salinité, pour les zones de reproduction d'*Ostrea edulis*, 35 ‰ (KORRINGA, 1941), 34 ‰ (WALNE, 1956 a), 35,7 ‰ (MARTEIL, 1960). On doit remarquer, à ce propos, en ce qui concerne l'étang de Thau, qu'en été les salinités sont presque toujours supérieures à 37 ‰ ; il est probable que ces teneurs contribuent pour une bonne part à rendre le milieu peu favorable à la reproduction des huîtres.

Pour les larves, si la marge de tolérance est plus large, l'optimum de salinité est plus faible que pour les œufs ; il est de 17,5 ‰ ; pour des valeurs plus basses, le développement est ralenti ; à 10 ‰ il est nul, sauf pour des larves déjà évoluées. LOOSANOFF souligne que les données ci-dessus, valables pour les huîtres de Long-Island, ne le sont pas forcément ailleurs pour la même espèce ; ainsi, avec des huîtres vivant habituellement dans des eaux très dessalées, des pontes ont été obtenues à des salinités de 10 et même de 5 ‰ ; l'optimum, pour les œufs qui en étaient issus, était de 12 à 15 ‰ et la limite supérieure de viabilité était de 22 ‰.

Influence de la turbidité. L'addition d'une suspension de 0,5 g/l de vase naturelle au milieu où se trouvent les œufs fécondés, limite à 31 le pourcentage de ceux qui se développent ; avec 1 à 2 g/l tous dégènèrent. De même, les larves sont très affectées par la turbidité ; avec 1,5 g/l, le pourcentage des fixations devient négligeable, bien que certaines larves survivent sans se développer.

Ces expériences ont ainsi montré l'importance d'un facteur dont on ignorait presque tout.

Intervention des substances chimiques. Les œufs et les larves sont extrêmement sensibles à la présence de substances telles que les insecticides, les herbicides, les solvants et détergents, les hydrocarbures, etc. Le D.D.T. tue tous les œufs et larves à la faible concentration de 0,05 ‰ ; au contraire, un autre insecticide courant, le lindane, même à 10 ‰, a peu d'effet sur les larves du clam.

Ces observations précisent donc le caractère néfaste des pollutions de ce type ; en particulier dans nos régions languedociennes, l'attention doit être éveillée sur les méfaits qui pourraient résulter pour la conchyliculture d'un épandage inconsidéré des produits de démoustication.

En dehors des produits étrangers au milieu, nous avons déjà noté (chap. I) l'existence de substances non identifiées qui jouent un grand rôle dans la réussite des cultures et font que certaines eaux se révèlent meilleures que d'autres (métabolites externes). Il est démontré d'autre part que l'« environnement » planctonique a aussi une influence et, dans le chapitre suivant, il sera indiqué comment le phytoplancton lui-même peut se révéler nocif dans certains cas.

Action des prédateurs. Tous les animaux planctonophages se comportent comme des prédateurs pour les larves et les œufs de mollusques. Dans des zones de conchyliculture comme celle de

l'étang de Thau, la masse considérable de moules et d'huîtres adultes, ainsi que certains épibiontes (les Tuniciers entre autres), représentent certainement un agent de destruction important de ces éléments.

Facteur alimentaire. Nous ne mentionnons qu'à titre de rappel ce facteur essentiel dont le rôle a été exposé précédemment.

En définitive, en ce qui concerne les stades planctoniques des mollusques, trois traits plus saillants se dégagent de ce rapide examen :

1° l'extrême variabilité des réponses individuelles aux conditions de milieu, non seulement chez les sujets de la même espèce vivant dans des régions différentes, mais même pour ceux qui sont issus des mêmes parents ;

2° la vulnérabilité du stade qui va de l'œuf à la larve véligère et constitue la phase la plus critique de la vie planctonique ;

3° la tolérance relative des larves elles-mêmes, beaucoup plus élevée qu'on ne l'a souvent cru, à des facteurs comme la température et la salinité ; leur sensibilité au contraire à d'autres agents tels que la turbidité ou diverses substances chimiques.

D'une manière générale on estime que, dans les conditions naturelles, les larves véligères qui parviennent jusqu'à la fixation ne représentent que quelques unités pour cent, si ce n'est pour mille.

D. - Fixation et métamorphose.

Bien que la fixation des larves marque la fin de la vie planctonique, ce stade important de la vie du jeune lamellibranche doit être évoqué, au moins brièvement ; nous le ferons en décrivant le comportement d'un mollusque fouisseur et celui de l'huître pendant leur phase de fixation. Enfin seront exposés quelques points concernant les procédés utilisés pour favoriser les fixations, et donc la récolte du naissain.

a) Etude descriptive.

Fixation de la larve de *Mya arenaria*. Dans l'ouvrage de TRESSLER et LEMON (1951), la fixation de ce mollusque fouisseur est relatée comme suit. La fin de la vie planctonique se traduit par une réduction graduelle du velum ; les possibilités de natation de la larve s'en trouvent diminuées et bientôt elle est entraînée sur le fond. Si elle rencontre alors un corps dur (coquille, caillou, etc.) sa glande byssogène émet une substance qui durcit très rapidement en un filament et constitue une attache pour le mollusque. Cependant cette fixation n'est que temporaire ; l'animal se libère à maintes reprises et explore le voisinage en rampant à l'aide de son pied ; quand la taille d'environ 300 μ est atteinte, la jeune mye commence à s'enfoncer légèrement dans le sédiment et s'amarre à nouveau en sécrétant un byssus. Occasionnellement, il lui arrive encore à ce stade de quitter son gîte et de ramper sur de courtes distances ; ce n'est qu'à la taille relativement grande de 25 mm qu'elle s'enfonce profondément et devient définitivement sédentaire.

Fixation de la larve d'*Ostrea edulis*. La description minutieuse qu'en ont faite COLE et KNIGHT-JONES (1939) est devenue classique. La larve nageuse ayant atteint la taille d'environ 300 μ , a tendance à entrer en contact avec des substrats ; ayant rétracté son velum et s'étant posée, elle explore le terrain en rampant comme si elle cherchait un point qui lui convienne ; très souvent elle ne le trouve pas du premier coup ; elle déploie alors à nouveau son velum et se remet à nager ; si elle se pose sur un corps dur et non vaseux, elle vide sa glande byssogène et applique sa valve gauche sur la gouttelette émise ; elle fait de légers mouvements comme pour bien adhérer ; la prise se fait en une ou deux minutes et met fin à sa vie libre.

La fixation est suivie très rapidement par de profondes métamorphoses dans l'organisation interne ; celles-ci sont analysées en détail par YONGE (1960). Les principales transformations sont les suivantes : dès le deuxième jour, on assiste à une rapide extension du manteau, lequel se met à sécréter la coquille définitive ; les branchies se développent rapidement. Pendant ce temps de nombreux organes larvaires se résorbent ; au bout de 48 heures il n'y a plus trace du velum ; il en est de même pour le pied et le muscle antérieur après trois jours. Au cours de ce développement

de la nouvelle coquille et du remaniement des tissus, la position de la bouche par rapport à celle de l'anus se trouve décalée de 90° et, désormais, les deux extrémités du tube digestif sont presque alignées sur une même droite ; d'autre part, le muscle postérieur occupe sa position sub-centrale définitive.

Ainsi dès la première semaine la jeune huître a perdu ses caractères larvaires : elle est fixée, elle a acquis sa structure définitive.

L'ensemble de ces mollusques très petits et encore trop fragiles, soit pour être détachés s'il s'agit d'huîtres, soit pour être manipulés s'il s'agit de moules, forme ce que l'on appelle le « naissain » ou la « graine » (c'est le « spat » des auteurs de langue anglaise).

b) La collecte du naissain.

Pour qu'un élevage de mollusques puisse se maintenir il est évidemment capital de pouvoir recueillir chaque année un nombre de jeunes sujets capable de compenser la quantité d'adultes mise sur le marché. En général, les centres importants d'ostréiculture se sont établis dans les régions où l'observation montrait que tous les supports naturels donnaient habituellement lieu à de nombreuses fixations de naissain. Pour passer au stade de la culture, il suffisait de détacher (de « détroquer ») les jeunes huîtres de leurs supports naturels, quand elles avaient acquis assez de solidité pour ne pas se briser, puis de les isoler les unes des autres et de les disposer dans des endroits où elles pouvaient se développer dans les meilleures conditions.

Très vite on se soucia des moyens de s'assurer une récolte suffisante de naissain pour alimenter les parcs d'élevage ; l'idée naquit spontanément qu'il fallait pour cela offrir le plus grand nombre possible de supports convenant à la fixation des larves ; très tôt donc, dans les zones où s'observait une reproduction naturelle, on prit l'habitude de disposer des « collecteurs » avant la période de reproduction. On peut dire que, dans n'importe quelle région ostréicole du monde, l'activité des conchyliculteurs se partage entre les soins à donner aux huîtres en élevage et les travaux nécessités par la préparation, la pose et le retrait des collecteurs. Ce sont, par exemple, plus de 20 millions de tuiles collectrices qui ont été déposées en 1964 sur l'ensemble des quatre principaux secteurs ostréicoles des côtes du Morbihan (MARTEIL, 1966). Il existe cependant des régions qui se révèlent excellentes pour les fixations tout en se prêtant mal à l'élevage, et inversement ; certaines zones de l'estuaire de la Gironde, par exemple, font partie de la première catégorie, tandis que l'étang de Thau appartient à la seconde ; c'est ainsi que ce dernier, dans son activité ostréicole, est tributaire des régions où la production de naissain est excédentaire (Portugal, Gironde, bassin d'Arcachon, etc.).

Quoi qu'il en soit, en dernier ressort, toute la conchyliculture repose sur l'abondance des collectes de naissain ; de là, l'importance attachée à l'étude des facteurs et des techniques susceptibles de favoriser les fixations.

1° Facteurs influençant les fixations.

Étant donnée sa valeur marchande, c'est pour l'huître que ces problèmes de la collecte ont été le plus étudiés. Les points principaux qui se dégagent des travaux faits dans ce domaine sont les suivants.

Propreté des collecteurs. Les supports offerts aux larves doivent être exempts de dépôts vaseux ; c'est cette condition qui entraîne la nécessité de vérifier dans le plancton l'abondance et la taille des larves ; en effet, les ostréiculteurs étant prévenus du moment où les fixations auront lieu, leurs collecteurs, déposés en temps opportun, ne risqueront pas de s'envaser.

Néanmoins, il convient de signaler que COLE et KNIGHT-JONES (1939) ont vérifié dans des bassins que les fixations étaient plus abondantes sur des collecteurs où s'étaient établies des associations de diatomées, de petites algues, de bactéries et d'hydroïdes arborescents que sur des collecteurs parfaitement propres. Ceci semble être confirmé par des expériences faites à grande échelle dans la nature par WAUGH (1963). Également en relation avec ces observations nous avons relevé, à diverses reprises, dans l'étang de Thau, des faits analogues en ce qui touche la fixation des petites moules, lesquelles s'attachent de façon beaucoup plus dense sur les supports (cordages, barres de bois, etc.) ayant séjourné dans l'eau pendant plusieurs mois que sur ceux qui ont été déposés peu avant la période de fixation.

En résumé, les collecteurs ne captent pas le naissain s'ils sont recouverts de vase, mais la présence d'un ensemble d'organismes benthiques à leur surface est un atout supplémentaire pour une fixation optimale.

Nature et position des collecteurs. Les collecteurs étant suffisamment propres, les larves marquent-elles une préférence pour certains d'entre eux ?

D'après les observations de LOOSANOFF (1965), en laboratoire, si l'on offre aux larves, comme collecteurs, d'une part de vieilles coquilles propres et, d'autre part des supports en plastique, en ciment, en verre, on obtient considérablement plus de fixations par unité de surface sur les coquilles que sur les autres supports. Les données de MARTEIL (1960) vont dans le même sens ; il note, de plus, que les années où la reproduction n'est pas très intense, on observe davantage de naissain sur les coquilles vivantes que sur les coquilles mortes. WAUGH (1963) a de même constaté que les coquilles d'*Ostrea edulis* et de *Chlamys varia* vivantes captaient beaucoup plus que les coquilles mortes des mêmes espèces ; au contraire, les coquilles des moules vivantes ne présentent aucune fixation alors que les mortes ont un pouvoir de captation convenable ; ceci tiendrait à ce que la cuticule des moules vivantes ne donne pas prise au ciment des larves. Dans les autres cas, la différence entre les organismes morts et vivants a été interprétée de plusieurs façons ; selon les uns, il y a émanation à partir des mollusques vivants de substances chimiques attractives pour les larves (KNIGHT-JONES, 1951 ; YONGE, 1960) ; selon les autres, les conditions de milieu qui ont été favorables à l'établissement des adultes le sont tout simplement aussi pour les larves (MARTEIL, 1960) ; WAUGH (1963), de son côté, émet l'idée que les mouvements des sujets vivants conservent à leurs valves un meilleur état de propreté.

Quant à la position des supports, en plaçant des collecteurs de la verticale à l'horizontale, on a démontré que plus ils se rapprochaient de l'horizontalité, plus ils portaient de naissain ; on sait en outre depuis longtemps que les larves sont plus nombreuses sur les faces inférieures des supports que sur le dessus.

Influence des courants. C'est le dernier facteur important à envisager en ce qui touche les fixations. MARTEIL (1960) a beaucoup insisté sur le fait que les zones privilégiées étaient celles où règnent habituellement des courants suffisants pour empêcher les dépôts de vase mais sans être assez forts pour balayer les larves qui veulent se fixer ; les zones où se sont établis, ou rétablis, des bancs naturels répondent à ces conditions. Cette manière de voir rejoint absolument les observations de VERWEY (1952) sur les fixations des moules dans la Mer de Wadden et sur les conditions qui expliquent la présence de moulières en certains points et leur absence en d'autres.

Finalement, les données concernant la fixation peuvent se résumer ainsi : les corps solides de toute nature peuvent servir de collecteurs pour le naissain d'huitre, à condition qu'ils ne soient pas recouverts de vase et qu'ils soient déposés dans des zones où les courants n'empêchent pas les larves de s'y poser.

2° Collecteurs utilisés.

On peut dire que tous les matériaux imaginables ont été, et sont encore, utilisés. LE DANTEC (1965) présente un échantillonnage varié, et cependant non exhaustif, de collecteurs en usage actuellement en Gironde et dans le bassin d'Arcachon : branches de châtaignier étalées sur des supports et formant des sortes de claies ; tuiles rondes groupées et placées dans des bâtis de bois ; coquilles d'huitres mortes réunies dans des poches de grillage ; tiges de fer fichées dans le sol ; tubes de plastique, etc. Au Japon on confectionne de véritables guirlandes de coquilles enfilées sur des fils métalliques que l'on tend ensuite de diverses façons (MEDCOF, 1962). Les emballages à alvéoles servant au transport des œufs peuvent aussi être utilisés après un chaulage (TROCHON et BARON, 1956 en France ; MEDCOF, 1961, au Canada). En Yougoslavie, dans le Limski Kanal (Istrie), on employait encore récemment des rameaux de chêne ou de hêtre réunis en fascines qu'on suspendait au bout d'un cordage ; depuis peu on leur préfère de grosses branches de deux mètres de long que l'on attache de 10 en 10 cm sur une tige métallique horizontale ; ces branches, isolées les unes des autres et en position verticale, se salissent beaucoup moins vite et la collecte est plus abondante (NIKOLIC et STOJNIC, 1962). Ailleurs, et spécialement là où les fonds ne découvrent pas à marée basse, on déverse tout simplement des tonnes de coquilles vides dans les zones favorables (WAUGH, 1963 ; MARTEIL, 1965).

Les qualités recherchées pour les collecteurs sont d'offrir une surface qui permette à la fois une bonne adhérence aux larves et de détacher ensuite facilement les petites huîtres sans les léser. L'emploi en grand (Bretagne, Arcachon) de tuiles rondes préalablement recouvertes d'une couche assez épaisse de mortier répond à ces conditions. Actuellement, cependant, les recherches portent avant tout sur les possibilités de la matière plastique sous forme de tuiles, de tubes ou de plaques ;

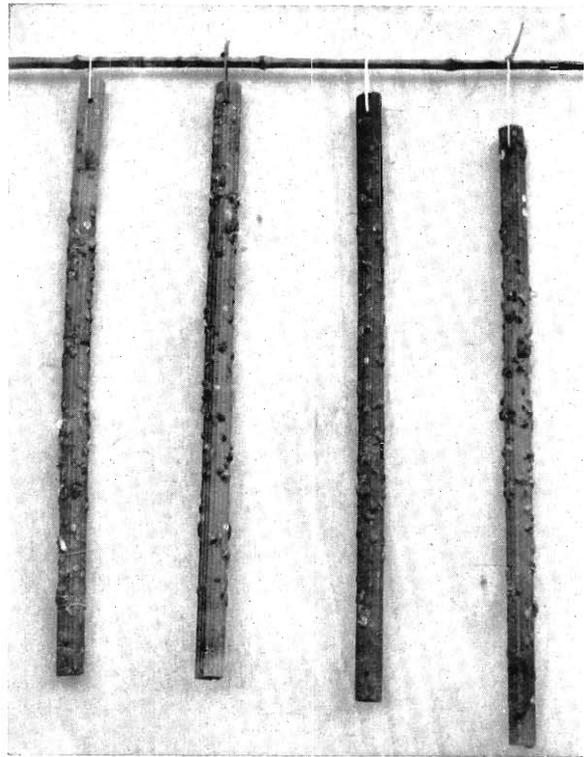


FIG. 4. — Quelques collecteurs observés à Arcachon en 1964. A gauche, en haut : collecteurs-tuiles traditionnels réunis dans leur caisse à claire-voie; en bas : plaque en matière synthétique avec naissain; à droite : tubes de plastique avec naissain.

ce matériau a l'avantage d'être léger et de posséder une rigidité suffisante tout en conservant une certaine élasticité, ce qui permet de provoquer, par simple torsion, le détachement des petites huîtres.

La figure 4 présente quelques collecteurs, traditionnels ou mis à l'essai récemment, utilisés dans le bassin d'Arcachon.

*
**

Une somme considérable de travaux a ainsi conduit à connaître relativement bien, à la fois les phénomènes biologiques de la reproduction des Lamellibranches, comestibles notamment, et les facteurs qui entrent en jeu pour favoriser ou entraver leur déroulement, depuis les émissions des gamètes jusqu'à la fixation du naissain. Les conchyliculteurs disposent donc de toutes les données susceptibles de leur procurer de bonnes collectes. Malgré cela, il arrive trop fréquemment

que la production de naissain s'avère médiocre ou du moins insuffisante pour les besoins de l'élevage. Il en est, en effet, dans ce domaine comme dans celui de l'agriculture : l'homme peut avoir, pour sa part, rempli toutes les conditions nécessaires, encore faut-il que l'ensemble des facteurs extérieurs favorables se trouve réuni pour que le succès de l'entreprise soit assuré...

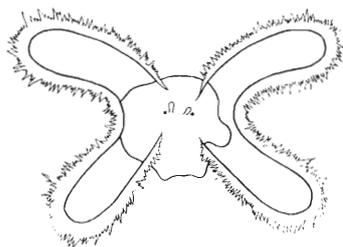
Cependant, comme nous l'avons signalé, il est permis d'espérer que, dans un avenir relativement proche, ces aléas disparaîtront et qu'on arrivera à produire des quantités appréciables de naissain dans des centres spécialement aménagés pour créer artificiellement les conditions optimales et les contrôler.

BIBLIOGRAPHIE

(Les références déjà citées au chapitre I ne figurent pas ici.)

- ARNAUD (P.) et RAIMBAULT (R.), 1963. — Note préliminaire sur la palourde (*Tapes decussatus* L.) de l'étang de Thau. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **27** (2) : 195-202.
- BACCI (G.), 1951. — L'ermafroditismo di *Calyptrea chinensis* L. e di altri *Calyptreaeidae*. — *Pubb. Staz. zool. Napoli*, **23** : 66-90.
- BERNER (L.), 1935. — La reproduction des moules comestibles (*Mytilus edulis* L. et *Mytilus galloprovincialis* LMK) et leur répartition géographique. — *Bull. Inst. océanogr.* Monaco, n° 680 : 1-8.
- BLOK (J.W. DE), GEELEN (H.J.F.M.), 1958. — The substratum required for the settling of Mussels (*Mytilus edulis* L.). — *Arch. néerl. Zool.*, **13** : 446-460.
- BOURCART (C.), 1964. — Recherches préliminaires sur le cycle annuel du glycogène chez *Mytilus galloprovincialis* LAMARCK. — Lyon, ronéotypé : 1-73, Dipl. Etud. sup.
- BOURY (M.), 1928. — Biologie ostréicole. Etude sur la reproduction des huîtres (*O. edulis*). — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **1** (2) : 87-98.
- 1930. — Recherches sur la reproduction des huîtres indigènes dans le Morbihan (*O. edulis*). — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **3** (1) : 105-112.
- CHIPPERFIELD (P.N.J.), 1953. — Observations on the breeding and on the settlement of *Mytilus edulis* in the British waters. — *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **32** (2) : 449-476.
- COE (W.R.), 1943. — Sexual differentiation in mollusks. I. Pelecypods. — *Quart. Rev. Biol.*, **18** : 154-164.
- 1945. — Development of the reproductive system and variations in sexuality in *Pecten* and other Pelecypod Mollusks. — *Trans. Connect. Ac. Arts Sci.*, **36** : 673-700.
- COLE (H.A.), 1942. — Primary sex phases in *Ostrea edulis*. — *Quart. J. microscop. Sci.*, Londres, **83** (3-4) : 317-356.
- COLE (H.A.) et KNIGHT-JONES (E.W.), 1939. — Some observations and experiments on the setting behaviour of larvae of *Ostrea edulis*. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **14** : 86-105.
- 1948. — The setting behaviour of larvae of the European flat oyster, *Ostrea edulis* L., and its influence on methods of cultivation and spat collection. — *Fish. Invest.*, Londres, sér. II, **17**, n° 3 : 1-39.
- COSTANZO (G.), 1964. — Ciclo biologico riproduttivo di *Mytilus galloprovincialis* LAMARCK del lago di Ganzirri (Messina). — *Atti Soc. Peloritana Sc. fis. mat. nat.*, **10** : 537-543.
- GALSTOFF (P. S.), 1951. — The oyster industry of the world. In *Marine Products of Commerce*. — New York, Reinhold Edit., chap. 26 : 550-575, 12 fig., tabl., ref.
- KNIGHT-JONES (E. W.), 1951. — Aspects of the setting behaviour of larvae of *Ostrea edulis* on Essex oyster beds. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, **128** (2) : 30-34.
- KORRINGA (P.), 1941. — Experiments and observations on swarming, pelagic life and setting in the European flat-oyster, *Ostrea edulis* L. — *Arch. néerl. Zool.*, **5** : 1-249.
- LE DANTEC (J.), 1965. — Expériences sur l'élevage dans le bassin d'Arcachon de naissain d'huître portugaise capté en Gironde. — *Science et Pêche, Bull. Inform. Inst. Pêches marit.*, n° 141 : 1-10.
- LOOSANOFF (V. L.), 1937. — Primary gonad and sexual phases in *Venus mercenaria* L. — *Biol. Bull. Woods Hole*, **72** (3) : 387-415.
- 1954. — New advances in the study of bivalve larvae. — *Amer. Scientist*, **42** : 606-624.
- MARTEIL (L.), 1960. — Ecologie des huîtres du Morbihan *Ostrea edulis* LINNÉ et *Gryphaea angulata* LAMARCK. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **24** (3) : 329-446.
- 1965. — Création d'un banc d'*Ostrea edulis*. — *Cons. int. Explor. Mer, Shellfish Com.*, n° 50.
- 1966. — Les problèmes de la production d'huîtres plates en Bretagne. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 147 : 1-10.

- MEDCOF (J. C.), 1962. — Cueillette du naissain et production d'huîtres pour les parcs d'élevage au moyen de guirlandes d'écailles. — *Fish. Res. Bd Canada, biol. Stat. St Andrews*, gen. ser. Circular n° 36.
- NIKOLIC (M.) et STOJNIC (I.), 1962. — L'élevage des huîtres en parcs flottants. — *Etud. Rev. Cons. gén. Pêches Médit.* (F.A.O.), **18**, 8 p., 6 fig.
- RANSON (G.), 1948. — Prodissoconques et classification des Ostréidés vivants. — *Bull. Mus. roy. Belgique*, **24** 1-12.
- 1960. — Les prodissoconques (coquilles larvaires) des Ostréidés vivants. — *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, **57**, n° 1183 : 1-42, 136 fig.
- RENZONI (A.), 1961 a. — Il periodo di gametogenesi e deposizione in *Ostrea edulis* L. — *Boll. di Zool.*, **28** (2) : 545-552.
- 1961 b. — Variazioni istologiche stazionali delle gonadi *Mytilus galloprovincialis* LAMARCK in rapporto al ciclo riproduttivo. — *Riv. Biol. Univ. Perugia*, **54** (1) : 45-59.
- 1962 a. — Ulteriori dati sul ciclo biologico riproduttivo di *Mytilus galloprovincialis* LMK. — *Ibid.* **55** (1-2) : 37-47.
- 1962 b. — Osservazioni sulla concentrazione e sulla distribuzione delle larve di *Mytilus galloprovincialis* LMK nel golfo Partenopeo. — *Pubb. Staz. zool. Napoli*, **32** (suppl.) : 58-69.
- REYNOLDS (N.), 1963. — Some observations on mussel settlement at Conway. — *Cons. int. Explor. Mer, Shellfish Com.*, n° 21 (ronéo).
- RUCKEBUSH (H.), 1949. — Le Clam. Note sur *Venus mercenaria* L. Son introduction et son élevage dans le bassin de la Seudre. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **15** (1-4) : 99-117.
- SALINES (S.), 1960. — Etude des phénomènes de sexualité chez la moule du bassin de Thau (*Mytilus galloprovincialis* LMK). — *Naturalia Monspeliensia* (Zool.) (3) : 265-274.
- SAVAGE (R.E.), 1956. — The great spatfall of mussel (*Mytilus edulis* L.) in the river Conway estuary in spring 1940. — *Fish. Invest.*, Londres, sér. II, **20** n° 7.
- SULLIVAN (C.M.), 1948. — Bivalve larvae of Malpeque Bay, P.E.I. — *Bull. Fish. Res. Bd Canada*, n° 77 : 1-36, 22 pl. h. t.
- THORSON (G.), 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). — *Medd. Komm. Havundersog, Copenhagen, Plankton* : **4** : 1-523.
- TRESSLER (D.K.) et LEMON (J.M.), 1951. — Marine products of commerce. Their acquisition, handling, biological aspects and the Science and Technology of their preparation and preservation. — New York, Reinhold publishing corporation, 2° edit., 1 vol. : 1-782.
- TROCHON (P.) et BARON (G.), 1956. — Un nouveau type de collecteur à huîtres. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **20** (3) : 283-292.
- VILELA (H.), 1950. — Vida bentonica de *Tapes decussatus* (L.). — *Trav. Stat. Biol. marit.*, Lisbonne, **53** : 1-120, 18 pl. h. t.
- VOISIN (P.), 1931. — Recherches sur la reproduction des huitres indigènes dans le Morbihan. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **4** (4) : 369-378.
- WAUGH (G.D.), 1963. — Observations on the localised settlement of *Ostrea edulis* on differently prepared grounds. — *Cons. int. Explor. Mer, Shellfish Com.*, n° 19 (ronéo).



III

EFFETS NOCIFS DU PLANCTON SUR LES MOLLUSQUES ET PAR LES MOLLUSQUES

par M.-L. FURNESTIN et R. RAIMBAULT

1. Mortalité du naissain. - 2. Effets nocifs sur les adultes. a) Paralysie ciliaire. b) Infestation et production de mytilotoxine. c) Affections diverses. — Bibliographie.

Les mollusques sont souvent affectés, et parfois dangereusement, par la présence dans le milieu de divers planctontes et de nombreux microorganismes qui, à certains stades au moins et notamment sous leur forme de dissémination, vivent en suspension dans les eaux et appartiennent donc au plancton : bactéries, virus, champignons, vers parasites.

Ne désirant pas entrer dans les domaines très particuliers de la microbiologie et de la parasitologie marines, nous ne ferons pas le recensement complet des espèces nuisibles ni la revue détaillée des méfaits qui leur sont attribuables, malgré l'intérêt d'une telle étude pour la conchyliculture. Nous n'évoquerons qu'un certain nombre de cas, parmi les mieux connus ou les plus directement en rapport avec le sujet, pour nous intéresser surtout aux effets des organismes planctoniques proprement dits. Nous en verrons les manifestations variées, soit sur les mollusques adultes, soit sur leurs larves pélagiques, soit aussi sur la faune environnante et sur l'homme, indirectement contaminés par l'intermédiaire de mollusques infestés. Mais là encore, pour éviter de traiter des questions d'ordre essentiellement médical, nous n'étudierons pas la transmission à l'homme, par les mollusques comestibles, de germes pathogènes comme celui de la thyphoïde.

I. Mortalité du naissain.

Les expériences de DAVIS et GUILLARD (1958) sur la valeur nutritive de divers microorganismes pour les larves de *Crassostrea virginica* et *Mercenaria mercenaria* ont montré qu'à côté de certaines espèces favorables ou indifférentes, d'autres se révélaient nocives. C'est ainsi que, parmi les Flagellés nus du même groupe que deux formes très favorables (*Isochrysis galbana* et *Monochrysis lutheri*), *Prymnesium parvum* s'avéra toxique. Les larves nourries avec ce flagellé présentaient un développement moindre que les larves-témoins laissées sans nourriture ; dans quelques cas, même, elles mouraient au bout d'une dizaine de jours.

Une nocivité du même type était constatée pour les larves d'huîtres alimentées avec les Chlorophycées des genres *Stichococcus* et *Chlamydomonas* et, à un degré moindre, avec une Chlorelle (souche Guillard).

Pour les larves de clam, *Stichococcus* se montrait également très toxique, même à concentration moyenne, et *Chlorella* (souche Lewin), favorable au développement pour des concentrations de 50 000 cellules au ml, devenait mortelle pour des teneurs de 200 000 cellules au ml.

Il est ainsi prouvé que certaines espèces sont nocives, même à des taux relativement faibles, et que d'autres sont susceptibles de le devenir si ces derniers prennent des valeurs importantes. Ces expériences suggèrent par ailleurs que les fluctuations affectant la production naturelle de naissain peuvent être dues à de tels phénomènes de surabondance de phytoplancton ou d'apparition d'espèces toxiques.

Une démonstration en est du reste faite par les observations récentes de MARTEIL en Bretagne, corroborées par celles de TROCHON et LE DANTEC en Charente et dans le bassin d'Arcachon. Les faits se résument ainsi : en 1964, sur le littoral breton, une première émission de gamètes par les huîtres, au début de juin, donna de bons résultats et les fixations de naissain furent satisfaisantes ; une deuxième émission, en juillet, ne connut pas le même succès et une troisième, postérieure, réussit. Des conditions particulières à la période du 28 juin au 5 juillet furent associées à l'échec de la deuxième émission : un vent de nord à nord-est et, simultanément, une très forte poussée phytoplanctonique où dominait *Gonyaulax polyedra*. Il est vraisemblable en effet que la mortalité des larves a été provoquée par la surabondance du plancton et plus particulièrement par la présence d'espèces toxiques. La poussée de phytoplancton elle-même pouvait résulter de l'enrichissement en sels nutritifs de la zone côtière, les eaux superficielles chassées par le vent étant remplacées par les eaux de fond qui en renferment davantage (J. FURNESTIN, 1964).

Signalons enfin, dans le même ordre d'idées, la nocivité des bactéries à forte concentration pour les larves de mollusques (WALNE, 1958 ; GUILLARD, 1959). D'après LOOSANOFF (1965), les genres *Vibrio* et *Pseudomonas*, notamment, provoqueraient la mortalité des larves élevées au laboratoire.

Le même auteur avait antérieurement indiqué (1954) que de lourdes pertes dans les élevages de clams et d'huîtres pouvaient être dues à un champignon, qu'il identifia plus tard (1965) comme *Sirolopidium zoophthorum*.

On limite actuellement l'action de ces divers agents par adjonction d'antibiotiques et de fongicides aux cultures mais, dans la nature, la pullulation de ces bactéries et des spores de tels champignons sont couramment à l'origine de mortalité massive du naissain.

2. Effets nocifs sur les adultes.

a) Paralyse ciliaire.

La filtration de l'eau par les mécanismes ciliaires, qui assure la collecte des aliments chez les Lamellibranches, peut être ralentie ou inhibée par certaines concentrations de l'eau en divers organismes planctoniques, tels les Euglènes, Chlorelles, *Nitzschia*. Ainsi, LOOSANOFF et ENGLE (1947), dans leur étude sur l'effet de différentes concentrations de microorganismes sur l'activité de *Crasostrea virginica*, ont noté que la filtration diminuait pour des concentrations d'environ 3 000 cellules d'Euglènes par cm³, 75 000 cellules de *N. closterium* et 2.10⁶ cellules de Chlorelles. Des teneurs plus élevées peuvent provoquer un arrêt complet de l'activité de pompage.

On a démontré que cette paralysie ciliaire ne résultait pas d'une obstruction mécanique ou de la seule présence de ces organismes ; en effet, elle persiste après filtration de l'eau, ce qui conduit à penser à l'action de substances toxiques pour les mollusques, émises par ces éléments phytoplanctoniques et représentant vraisemblablement des produits de leur métabolisme.

b) Infestation et production de mytilotoxine.

On sait que l'accumulation de certains Dinoflagellés, notamment dans les régions chaudes ou en saison chaude, est capable de déterminer des phénomènes d'eaux rouges. Ceux-ci se signalent non seulement par la couleur de l'eau mais aussi, dans les cas les plus accentués, par une intoxication de la faune environnante due aux toxines émises par ces Dinoflagellés (*Gonyaulax*, *Gymnodinium*, etc.). Les poissons, les crustacés, les mollusques sont atteints et meurent, souvent en nombre considérable.

Il n'est pas dans notre propos d'étudier les phénomènes d'eaux rouges, même en les limitant à ceux que provoquent les Dinoflagellés du phytoplancton ⁽¹⁾. Mais nous considérerons plus particulièrement le cas des mollusques infestés dans ces conditions et qui, s'ils ne meurent pas, sont à leur tour toxiques pour l'homme qui les ingère.

Il est intéressant de faire l'historique de la question ⁽²⁾.

(1) Il existe en effet des phénomènes d'eaux rouges d'origine bactérienne. Et, comme l'un de nous a pu l'observer dans région de Sète, à la fin du mois de juin 1965, une prolifération intense de thiobactéries fut suivie d'une hécatombe parmi les organismes benthiques et pélagiques environnants (DEVÈZE et FAUVEL, à paraître).

(2) Une bonne mise au point en a été faite par M. DE CLERCQ (1964) à laquelle nous empruntons une partie des éléments ci-après.

Les intoxications par les coquillages sont connues de longue date. Ce sont essentiellement les Lamellibranches et notamment les moules (*Mytilus edulis*, *M. californianus*), modioles (*Modiola modiolus*), coques (*Cardium edule*), palourdes (*Tapes*), donax (*Donax serra*), myes (*Mya arenaria*), mactres (*Macra solidissima*), *Chlamys* et secondairement les huîtres qui en sont responsables.

Entre 1793 et 1958, on a relevé des centaines de cas graves, certains mortels, sur les côtes américaines, canadiennes, anglaises, écossaises, irlandaises, norvégiennes, belges, françaises, sud-africaines et néozélandaises (MAC FARREN *et al.*, 1960). Si bien que, sur la côte américaine du Pacifique, le gouvernement en est venu à interdire la récolte des coquillages à certaines époques.

Or si la toxicité des mollusques a été depuis longtemps constatée, elle n'était pas pour autant expliquée.

En 1778, DA COSTA suggérait que leur pouvoir neurotoxique provenait ou d'un parasite ou d'une accumulation de sels de cuivre. En 1845, CHRISTENSEN déclarait cependant que le poison devait être un composé organique. Il fut localisé en 1886 dans les glandes digestives des moules (WOLFF) où on l'isola sous le nom de mytilotoxine avec la formule $C_6H_{15}NO_2$ (BRIEGER, 1888). Et c'est en 1907 que RICHER put extraire de *Mytilus edulis* la mytilo-congestine qu'il jugea analogue à la congestine déjà connue des Actinies. La mytilo-congestine provoque expérimentalement chez le chien la congestion hémorragique des muqueuses de l'ensemble des voies digestives.

En cas d'intoxication humaine, les symptômes sont généralement les suivants : manque de coordination dans les mouvements, paralysies périphériques (par exemple des lèvres, de la langue, des doigts et des orteils), perte de la force musculaire du cou et des extrémités, ralentissement du cœur, diminution de pression sanguine, dyspnée, mort par arrêt respiratoire ou cardiaque (MEYER *et al.*, 1928).

L'action du poison, lentement absorbé par le tractus gastro-intestinal, a en effet pour conséquence principale la dépression des centres respiratoires, cardiaques, vasomoteurs et du système de conduction du myocarde (PRINZMETAL, 1932). Le poison est puissamment neurotoxique (MURTHA, 1960) et ses effets rappellent dans une certaine mesure ceux du curare, poison paralysant. Cependant, si la dose est faible, le poison est peu à peu éliminé par le rein et le malade guérit. Les mammifères y sont diversement sensibles : le lapin et la souris plus que le chien, par exemple.

Les poisons des divers mollusques incriminés sont très similaires, sinon identiques, dans leur structure, leurs propriétés chimiques, physiques et biologiques (MOLD *et al.*, 1927). Les recherches récentes tendent à les isoler et à les purifier par chromatographie sur papier et électrophorèse (CASSELMAN *et al.*, 1960 ; BANNARD *et al.*, 1961, 1962). Celui que l'on a extrait de *Mytilus californianus*, purifié et expérimenté sur la souris provoque la mort de cette dernière en 5 à 7 minutes (SCHANTZ *et al.*, 1957).

Dans les moules, le poison est localisé surtout dans le tube digestif (SOMMER *et al.*, 1937) ; il est d'origine exogène, provenant du phytoplancton ingéré par les mollusques et notamment des Dinoflagellés : *Gonyaulax catenella*, *Pyrodinium phoneus*, parmi les premiers reconnus et sur lesquels on a pu expérimenter (KOCH, 1939 ; BURKE *et al.*, 1960). Ainsi, des moules indemnes étant plongées pendant quelques heures dans une eau contenant *P. phoneus* deviennent toxiques et l'on démontre par action sur la souris et sur le cœur de grenouille que les extraits obtenus à partir de ces mollusques intoxiqués et du Dinoflagellé lui-même sont indentiques.

La pullulation des Dinoflagellés sur certaines aires marines à certains moments dépendant des conditions météorologiques et de la circulation marine locales, on comprend que la toxicité de *Mytilus edulis* puisse être liée à ces mêmes facteurs, comme les auteurs l'ont noté (PRAKASH et MEDCOF, 1962).

La plupart des empoisonnements de l'homme par les mollusques contaminés ont lieu précisément au moment de fortes poussées de Dinoflagellés (résultant souvent elles-mêmes d'importants rejets d'eaux d'égout riches en sels nutritifs) et se situent, dans les régions européennes au moins, entre mai et novembre, donc aux mois chauds. On voit par là que l'on revient aux phénomènes d'eaux rouges précédemment évoqués.

Parmi les cas récents de toxicité des mollusques, dépendant elle-même du plancton environnant, on citera de nombreuses observations faites, d'une part en baie de Fundy (MEDCOF *et al.*, 1947 ; NEEDLER, 1949) concomitantes de l'existence de fortes populations de *Gonyaulax tamarensis*, d'autre part en Hollande et en Belgique durant l'été 1961 (KORRINGA et LELOUP cités par MARTEIL,

1962) et relatives à de très graves intoxications dues à l'ingestion de moules vraisemblablement contaminées par *Prorocentrum micans*, Dinoflagellé des milieux pollués identifié dans des circonstances analogues dans les eaux portugaises (VILELA); également plusieurs cas d'intoxications humaines par absorption de palourdes, en été 1964 en divers secteurs des côtes de Bretagne, alors que *Gonyaulax polyedra* pullulait sur les lieux de récolte, passant en quelques jours de 8 000 à 400 000 cellules pour un même volume d'eau (MARTEIL, 1964).

On mentionnera enfin un travail particulièrement démonstratif de E. SILVA (1963) qui concerne aussi la toxicité des bivalves en liaison avec les populations planctoniques. De fréquents accidents par ingestion de coques (*Cardium edule* L.) en provenance de la lagune d'Obidos située au nord de Lisbonne sur la côte occidentale portugaise, ont en effet suggéré l'étude de son plancton car la symptomatologie constatée (paralysies et parestésies) orientait vers le poison des Dinoflagellés comme base étiologique de ces accidents.

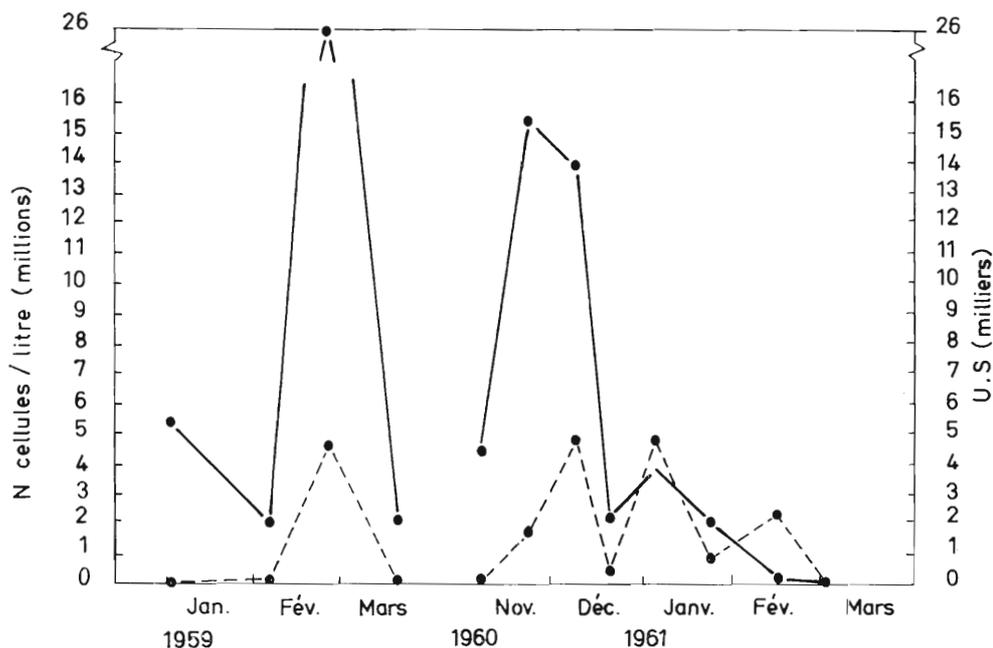


FIG. 1. — Toxicité de *Cardium edule*, en « unités-souris » (trait plein) en fonction de la densité des Dinoflagellés (tirets). Adaptation d'après E. DE SOUSA E. SILVA (1963).

En 1955-1956, de nettes corrélations apparurent entre ces planctontes (*Prorocentrum micans* plus spécialement) et la toxicité des mollusques (PINTO et E. SILVA, 1956).

En 1958, les analyses du plancton, successives à un nouveau cas d'intoxication, furent accompagnées de mesures de température et de salinité de l'eau, ainsi que d'une évaluation de la toxicité des *Cardium* par injections intrapéritonéales d'extraits de ces mollusques à des souris (SOMMER et MEYER, 1937).

L'ensemble des résultats montra les relations entre les floraisons importantes de Dinoflagellés et l'établissement de la toxicité des bivalves (fig. 1). Par ailleurs, d'autres formes que *P. micans* furent impliquées : *Exuviella baltica*, *Gonyaulax tamarensis*, *Glenodinium foliaceum*, *Peridinium steinii*.

La pullulation de ces organismes correspondait du reste à des phénomènes d'eaux rouges caractérisés avec luminosité nocturne accentuée. Les numérations indiquaient 80 000 000 de cellules au litre pour *E. baltica*, 3 000 000 de *G. tamarensis* et 1 000 000 de *P. steinii*. Durant toute cette période, la toxicité des coques était de 7 680 « unités souris » (1). On a pu suivre ensuite la dimi-

(1) L'« unité souris » correspond à la quantité de poison qui, par injection intrapéritonéale, provoque en un temps moyen de 15 à 20 minutes la mort de souris dont le poids varie entre 18 et 22 grammes.

nution de la toxicité des mollusques parallèlement à celle du nombre de cellules des Dinoflagellés par litre : toxicité de 5 840 u.s. pour 722 000 *G. tamarensis* et 2 000 *E. baltica*.

En 1959, une augmentation considérable de toxicité des mollusques (26 560 u.s.) se produisit au moment d'un développement d'eau rouge à *G. tamarensis* (4 700 000 cellules au litre). Le phénomène dura peu et la toxicité elle-même disparut le mois suivant (fig. 1).

En 1960, enfin, des manifestations semblables de toxicité (14 000 unités) ont été enregistrées pour des concentrations de 4 800 000 cellules au litre de *Glenodinium foliaceum* (fig. 1).

Tous ces faits, déjà très précisément connus, ont reçu une pleine confirmation au cours d'observations effectuées en Norvège en 1963 et 1964 par BRAARUD et OFTEBRO (BRAARUD et OFTEBRO, 1964 ; OFTEBRO, 1965). Une étude comparée des teneurs des moules en toxine et du plancton sur les plans qualitatif et quantitatif dans le fjord d'Oslo montra la simultanéité du maximum des teneurs en toxines et de la prédominance des Dinoflagellés dans le phytoplancton et notamment de l'espèce *Gonyaulax tamarensis*, réputée pour ses effets nocifs. Pendant ces mêmes périodes, *Peridinium triquetrum* et *P. trochoideum* abondaient également mais ne jouaient vraisemblablement qu'un rôle secondaire dans les phénomènes toxiques. Les auteurs ajoutent que, dans le même temps, les moules situées hors du fjord, dans la zone côtière où les populations de Dinoflagellés se révélaient beaucoup moins denses, n'étaient pas toxiques.

Il n'est pas inutile d'indiquer que d'autres éléments du phytoplancton que les Dinoflagellés peuvent être à l'origine de la contamination des mollusques, comme du reste, des poissons et crustacés, et d'accidents graves, voire mortels, chez les hommes. Il s'agit des Chattonelles, Chloromonadines dont le pouvoir toxique est bien connu, puisque sur les côtes de Malabar et de l'Inde on leur attribue indirectement la mort d'une cinquantaine de personnes par an, à la suite de l'ingestion de mollusques et autres organismes contaminés (SUBRAHMANYAN, 1954), et dont l'espèce *Chattonella subsalsa*, décrite en 1936 de Méditerranée (BIECHELER), est susceptible de se livrer à des invasions massives, comme on a pu en observer à Alger (HOLLANDE et ENJUMET, 1957) et à Villefranche-sur-Mer (TRÉGOUBOFF, 1962) ; d'où la mise en garde des consommateurs de mollusques et autres animaux marins récoltés au moment des grosses chaleurs estivales qui peuvent correspondre à une pullulation en masse des Chattonelles dans nos régions.

c) Affections diverses.

Les mollusques sont également sujets à de multiples affections dues à un grand nombre de formes d'appartenance très variée que nous séparerons en deux catégories pour la commodité de l'exposé.

I. - Parasites.

a) **Bactéries et virus.** De nombreuses épidémies parmi les mollusques d'élevage leur sont attribuées, en particulier la « maladie du pied », qui atteint assez fréquemment les huîtres, chez lesquelles elle provoque la calcification du muscle adducteur et des troubles importants, pouvant entraîner la mort des sujets atteints.

GIARD (1894) en a rendu responsable des colonies de bactéries (*Myotomus ostrearum*) envahissant les muscles, mais RANSON (1951) estime que ces dernières ne sont que des hôtes secondaires et YONGE (1960), s'inspirant des travaux de KORRINGA (1952), voit dans un champignon la cause première du mal.

b) **Champignons.** Plusieurs mycoses ont en effet été signalées chez les Mollusques.

La maladie perforante de la coquille (DOLLFUS, 1921 ; PENSO, 1953) cause de véritables hécatombes dans les bancs d'huîtres hollandaises et allemandes dont les coquilles sont minées par des canalicules envahis par le mycélium de champignons inférieurs tels que *Ostracoblabe implexa*. Le champignon se nourrit de la conchyoline des valves (KORRINGA, 1952) et sa dissémination est assurée par des spores libérées dans l'eau au cours de l'été.

Une mycose analogue affecte les huîtres des côtes américaines, du Delaware au golfe du Mexique; l'agent est *Dermocystidium marinum* et la diffusion s'effectue aussi par spores planctoniques en été (LOOSANOFF, 1965).

c) **Protozoaires, Flagellés.** Au cours des dernières décennies l'attention a été attirée sur un flagellé Diplozoaire du genre *Hexamita*, dont plusieurs espèces sont bien connues comme pathogènes

pour divers Invertébrés ou Vertébrés. Sa pullulation a été maintes fois associée à de fortes mortalités d'huîtres sur les côtes européennes et américaines. En France, MARTEIL, TROCHON et LE DANTEC, l'on signalé comme abondant, particulièrement après les périodes de grands froids ou chez les huîtres stockées trop longtemps dans des bassins dont l'eau n'est pas suffisamment renouvelée. Selon LOOSANOFF (1965), les avis sont partagés quant à la nocivité d'*Hexamita*. Certains, comme MACKIN *et al.* (1952), en font l'agent direct de la mortalité ; d'autres, comme MARTEIL (1962) et TROCHON (communication orale), pensent que le protozoaire ne prolifère que chez les huîtres déjà affaiblies par d'autres causes.

Sporozoaires. De nombreux sporozoaires ont été signalés comme plus ou moins nocifs pour les mollusques. VILELA (1950) en a observé deux espèces dans les tissus de *Tapes decussatus* (gonades, branchies, manteau, etc) ; l'un pourrait être une espèce nouvelle du genre *Haplosporidium*, *H. tapetis*, l'autre étant une microsporidie non identifiée.

PENSO (1953) cite *Chytridiopsis ovicola* qui vit dans les gonades des huîtres et affecte les œufs ; *Nematopsis schneideri* infeste la plupart des tissus des moules, huîtres, palourdes et autres mollusques. *Nematopsis legeri* a été décelé, parfois en grande quantité, dans des moules de l'étang de Thau (ORMIÈRES, communication orale).

LOOSANOFF (1965) signale *Nematopsis ostrearum*, qui se trouve dans tous les tissus de l'huître américaine, et *N. prytherchi*, qui se loge exclusivement dans les branchies. Il mentionne aussi deux autres sporozoaires, appartenant probablement au genre *Haplosporidium*, qui ont fait des ravages chez les huîtres, l'un, désigné par le sigle MSX, en baies de Delaware (1957) et Chesapeake (1958), l'autre (SSO), responsable de mortalités sur les côtes de Virginie et du Maryland.

DE VINCENTIIS et RENZONI (1962) ont noté, dans les ovocytes de *Mytilus galloprovincialis* du golfe de Naples, *Haplosporidium mytilovum* déjà indiqué chez *M. edulis* par FIELD (1922). Mais SPRAGUE (1965) a établi que *H. mytilovum* FIELD est en réalité un *Chytridiopsis* et doit être désigné sous le nom de *Chytridiopsis mytilovum* (FIELD).

d) Plathelminthes. Trématodes. Des cercaires libres existent dans le plancton (REBECQ, 1965) ; dans l'étang de Thau, par exemple, elles ont été étudiées par MATHIAS et EUZET (1962). Or les stades parasitaires des Trématodes sont très fréquents chez les mollusques. PENSO (1953) cite *Gasterostomum gracilescens* chez *Cardium*, *Ostrea*, *Tapes*, etc., le parasite pouvant provoquer la castration des hôtes et détruire le foie, entraînant la mort. La larve libre a été identifiée comme *Bucephalopsis haimeana*.

VILELA (1950), qui a trouvé des larves de Trématodes chez *Tapes decussatus* au Portugal, rappelle d'après PALOMBI (1934), la présence dans les tissus de *T. decussatus* du golfe de Naples de huit espèces, dont *B. haimeana* (= *Bucephalus haimeanus*) et *Cercaria ophicerca*, et d'après ANDREU (1949), celle de ces deux cercaires chez *T. aureus* de Santander. Tout récemment, PENEDA (1965) en a signalé trois espèces chez *Cardium edule* et *Mytilus edulis* des côtes portugaises : *Cercaria tenuans*, *Bucephalus mytili*, la troisième forme non identifiée. Le même *B. mytili* a été observé comme très abondant dans les eaux de Banyuls (ORMIÈRES, communication orale). Enfin, LOOSANOFF (1965) mentionne que *Bucephalus cuculus* peut provoquer la castration de *C. virginica* et la mort par envahissement de l'hôte.

e) Crustacés. Copépodes. Selon PENSO (1953), un Copépode de la famille des Corycédés, *Lichomolgus spinosus*, peut se fixer sur les branchies des moules et apporter ainsi quelque trouble dans la circulation de l'eau et le cheminement des particules alimentaires. Mais le Copépode le plus connu en conchyliculture est incontestablement *Mytilicola intestinalis*, qui vit surtout dans l'intestin des moules, aussi bien *M. edulis* que *M. galloprovincialis*, mais peut aussi s'observer chez l'huître. Les publications le concernant sont innombrables. Nous renverrons simplement à l'enquête ouverte il y a une quinzaine d'années par l'Office scientifique et technique des Pêches maritimes (« Colloque du Cop rouge », Revue des Travaux I.S.T.P.M., t. 17 (2), 1951), ajoutant que les divers laboratoires de l'Institut des Pêches en France vérifient chaque année l'abondance et la fréquence de ce Copépode. Dans l'étang de Thau, par exemple, en septembre 1964, plus de 80 % des moules étaient faiblement infestées ; à la même époque en 1965, 50 % environ l'étaient aussi.

Actuellement, la nocivité de ce crustacé est discutée. Il semble n'affecter les moules que lors d'infestations massives, comme ce fut le cas en Hollande en 1949. En revanche, d'après YONGE (1960), l'espèce voisine *Mytilicola orientalis* serait un parasite « sérieux » pour *Ostrea lurida*.

2. - Epibiontes.

La quasi-totalité des organismes que nous avons passés en revue jusque là vivent en véritables parasites chez les mollusques (dans leurs tissus ou dans la matière organique des valves). Ceux qui vont être mentionnés maintenant ne peuvent être considérés comme tels ; ils utilisent les valves des mollusques, celles des huîtres particulièrement, comme habitat ou comme simple support ; c'est pourquoi nous les réunissons sous le vocable d'épibiontes. Ces organismes sont extrêmement nombreux. On pourra s'en faire une idée en consultant le travail de SCHODDUYN (1931) et, surtout, l'étude très minutieuse de KORRINGA (1951). En particulier, ce dernier a vérifié expérimentalement que la majorité des espèces qui vivent ainsi sur les huîtres y parviennent sous forme d'éléments planctoniques ; leurs larves font partie du méroplancton et, pour beaucoup d'entre elles, l'auteur a pu préciser les périodes de fixation.

Ne serons citées ici que les espèces qui peuvent être tenues pour réellement nuisibles aux mollusques. Sous cet aspect, les différents rapports de LELOUP *et al.* (1960 à 1963) concernant l'ostréiculture dans le bassin de chasse d'Ostende, contiennent de nombreuses et très intéressantes observations. Les larves planctoniques des principaux ennemis de l'huître (épibiontes ou concurrents) ont été systématiquement recherchées, dénombrées, et leur fixation suivie ; grâce à ces données, dans certains cas, des moyens de lutte ont pu être appliqués efficacement dans ce bassin.

a) Spongiaires. L'éponge la plus connue pour les dommages qu'elle cause aux huîtres est *Clione celata* qui recouvre les valves et émet une multitude de prolongements perforant la coquille et la rendant très fragile (maladie « du pain d'épice »). Ce travail de minage peut être tel, chez les huîtres âgées, qu'il compromet gravement leur qualité. Cette clionase se rencontre partout où se pratique l'ostréiculture. Nous-mêmes, dans l'étang de Thau, l'avons souvent observée. Selon PENSO (1953) cette attaque des coquilles serait aussi le fait de deux autres cliones (*C. vastifica* et *C. lovata*).

Une autre éponge, *Halichondria panicea*, est souvent indiquée comme pouvant nuire et même provoquer la mort de l'huître par étouffement (KORRINGA, 1951 ; POLK, 1960).

b) Annelides. Deux polychètes sont réputés pour leur activité néfaste partout où l'ostréiculture est pratiquée. Il s'agit de *Polydora ciliata* et de *P. hoplura*. Ce sont des vers perforants qui s'établissent généralement dans l'épaisseur même de la coquille, mais *P. hoplura* (comme son homologue américain, *P. websteri*) est spécialement nuisible parce qu'il se loge électivement entre le manteau et la coquille ; le mollusque sécrète alors une membrane de conchyoline pour s'isoler du ver et, de ce fait, le polychète est une des causes fréquentes du « chambrage » des huîtres. Cette anomalie, qui se manifeste par la formation d'une sorte de cloque interne de la coquille, nuit beaucoup à la présentation du mollusque quand elle se multiplie. SOULIER (1903) a signalé la présence en abondance de ces deux polydores (et de deux autres) dans la région de Thau. En 1964, les cas de chambrage ont été particulièrement répandus chez les huîtres de l'étang. Dans le bassin d'Ostende, les larves planctoniques de ces annelides sont abondantes en été, mais les maximums s'observent généralement en mai-juin et en septembre (POLK, 1962).

c) Tuniciers. Ces organismes sont négligeables dans les régions ostréicoles soumises aux marées, mais ce n'est pas toujours le cas. Dans l'étang de Thau, ce sont les épibiontes dominants : espèces des genres *Ciona*, *Ascidella* et *Botryllus* déjà mentionnées par MATHIAS et TCHERNIAKOVSKY (1932), du genre *Phallusia* également observé chaque année sur les huîtres, notamment en automne. En fait, leur nocivité n'est pas directe (RAIMBAULT, 1964) mais, puissants filtreurs, ils correspondent à une énorme consommation de nourriture. Les œufs de *Ciona intestinalis* sont surtout abondants en avril-mai et en septembre-octobre (MATHIAS et EUZET, 1962) ; les larves apparaissent une quinzaine de jours plus tard. Quant aux stades planctoniques des autres espèces, ils présentent aussi deux maximums, l'un printanier et l'autre automnal.

d) Mollusques. Dans la même catégorie des compétiteurs qui, après fixation, disputent aux mollusques en élevage, et notamment au naissain, à la fois la place et la nourriture fournie par le milieu, on citera enfin des mollusques comme *Crepidula fornicata* et *Mytilus edulis* dont la multiplication est redoutée dans tous les secteurs où se reproduisent les huîtres. Dans le plancton du bassin d'Ostende, par exemple, les larves de *C. fornicata* sont nombreuses surtout en mai et juin (POLK, 1962 et 1963).

Pour conclure ce dernier chapitre des relations entre Plancton et Coquillages, et en nous en tenant aux organismes planctoniques *sensu stricto* et aux seuls mollusques, on admettra qu'une surabondance de phytoplancton, et plus particulièrement de Dinoflagellés, peut être nuisible aux mollusques, soit à l'état adulte, soit à l'état de larves pélagiques. Et nous soulignerons plus spécialement ce dernier point car, parmi les nombreuses causes susceptibles d'expliquer la médiocrité de la reproduction des huîtres dans l'étang de Thau, cette surabondance de phytoplancton, à la fin du printemps et au début de l'été, trouve sans doute place.

BIBLIOGRAPHIE

(Les références déjà citées aux chapitres I et II ne figurent pas ici.)

- ANDREU (B.), 1949. — Sobre la presencia de dos cercarias en el ovario de almeja (*Tapes aurcus* GMELIN) en la bahia de Santander. — *Bol. Inst. esp. Oceanogr.*, n° 22, 7p., 8 fig.
- AUBERT (M.) et LEBOUT (H.), 1963. — Recherches bactériologiques des pollutions de planctontes. — *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V.*, 17 (3) : 719-722.
- BANNARD (R.A.B.) et CASSELMANN (A.A.), 1961. — Clam poison. II. Purification of Clam poison residues of low toxicity by a heavy-paper technique. — *Canad. J. Chem.*, 39, 1879-1887.
- 1962. — Id. III. Paper electrophoresis of Clam poison. — *Ibid.*, 40 : 1649-1655.
- BIECHELER (B.), 1936. — Sur une Chloromonadine nouvelle d'eau saumâtre, *Chattonella subsalsa*, n. gen. n. sp. — *Arch. Zool. exper. gen., Notes et Rev.*, 78, n° 1 : 79.
- BRAARUD (T.) et OFTEBRO (T.), 1964. — Preliminary report on a study of toxicity in Mussels as related to Dinoflagellate populations in Norwegian coastal waters. — *Cons int. Explor. Mer, Shellfish Com.* n° 153 (ronéo).
- BRIEGER (L.), 1888. — Zur Kenntniss des Tetanin und des Mytilotoxin. — *Arch. f. pathol. Anat. Physiol.*, 112 : 549-551.
- 1889. — Beitrag zur Kenntniss der Zusammensetzung des Mytilotoxins nebst einer Uebersicht der bisher in ihren Haupteigenschaften bekannten Ptomaine und Toxine. — *Ibid.*, 115 : 483-492.
- BURKE (J.M.), MARCHISOTTO (J.), MC LAUGHLIN (J.J.A.) et PROVASOLI (L.), 1960. — Analysis of the toxin produced by *Gonyaulax catenella* in axenic culture. — *Ann. New-York Acad. Sci.*, 90 : 837-842.
- CASSELMAN (A.A.), GREENHALGH (R.), BROWNE (H.L.) et BANNARD (R.A.B.), 1960. — Clam poison. I. The paper chromatographic purification of Clam poison dihydrochloride. — *Canad. J. Chem.*, 38 : 1277-1290.
- CLERCQ (M. DE), 1964. — Aperçu sur les recherches scientifiques effectuées dans le domaine de la toxicologie marine. Les animaux marins toxicophores. — *Année biol.*, 3 (9-10) : 429-479.
- DAVIS (H.C.) et GUILLARD (R.R.), 1958. — Relative value of ten genera of microorganisms as foods for oyster and clam larvae. — *U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, 58 n° 136 : 293-304.
- DOLLFUS (R.Ph.), 1921. — Résumé de nos principales connaissances pratiques sur les maladies et les ennemis de l'huître. — *Notes et Mém., Off. sci. techn. Pêches marit.*, n° 7, 58 p.
- DEVÈZE (L.) et FAUVEL (Y.) (à paraître). — Un phénomène bactérien d'eaux rouges dans l'étang d'Ingril (Hérault). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*
- FIELD (G.A.), 1922 (1923). — Biology and economic value of the sea-mussel, *Mytilus edulis*. — *Bull. U.S. Bur. Fish.*, 38 : 127-259, 130 fig., bibl.
- FURNESTIN (J.), MARTEIL (L.), TROCHON (P.), LE DANTEC (J.), 1964. — Reproduction des huîtres. — *Cultures mar.*, n.s. n° 81 : 6-8.
- GIARD (A.), 1894. — Sur une affection parasitaire de l'huître (*Ostrea edulis* LINNE) connue sous le nom de maladie du pied. — *C.R. Soc. Biol.* : 401-403.
- GUILLARD (R.R.), 1959. — Further evidence of the destruction of bivalve larvae by bacteria. — *Biol. Bull. Woods Hole*, 117 : 258-266.
- HOLLANDE (A.) et ENJUMET (M.), 1957. — Sur une invasion d'eau du port d'Alger par *Chattonella subsalsa* BIECHELER. Remarques sur la toxicité de cette Chloromonadine. — *Bull. Trav. Stat. Aquic. Castiglione*, n.s. n° 8.
- KOCH (H.J.), 1939. — La cause des empoisonnements paralytiques provoqués par les moules. — *Assoc. franç. Avanc. Sci.* : 654-657.
- KORRINGA (P.), 1952. — Recent advances in oyster biology. — *Quart. Rev. Biol.*, 27 : 266-308 et 339-365.

- LELOUP (E.), VAN MEEL (L.), POLK (P.), HALEWYCK (R.) et GRYSON (A.), 1960, 1961, 1962, 1963. — Recherches sur l'ostréiculture dans le bassin de chasse d'Ostende en 1960, 1961, 1962, 1963. — *Rapp. Min. Agric., Comm. T.W.O.Z., Gr. Trav. Ostréicult.*, 89 p., 57 p., 58 p., 48 p.
- LOOSANOFF (V.L.) et ENGLE (J.B.), 1947. — Effect of different concentrations of microorganisms on the feeding of oysters (*O. virginica*). — *Fish Bull. U.S.*, **42** : 31-57.
- MAC FARREN (E.F.), SCHAFER (M.L.), CAMPBELL (J.E.), LEWIS (K.H.), JENSEN (E.T.) et SCHANTZ (E.J.), 1960. — Public Health significance of paralytic shellfish poison. — *Advances in Food Research*, **10** : 135-179.
- MACKIN (J.G.), KORRINGA (P.) et HOPKINS (S.H.), 1952. — Hexamitiasis of *Ostrea edulis* L. and *Crassostrea virginica* (GMELIN). — *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.*, **1** : 266-277.
- MARTEIL (L.), 1962. — La mortalité des huîtres : ses causes. — *Cultures mar.*, n. s. n° 57 : 6-9.
— 1964. — Reproduction des huîtres. — *Cult. mar.*, n. s. n° 81 : 6-8.
- MATHIAS (P.) et TCHERNIAKOVSKY (P.), 1932. — Etude sur l'étang de Thau. — *Bull. Soc. Aquic. Pêches*, **10-12** : 3-20.
- MEDCOF (J.C.), LEIM (A.H.), NEEDLER (A.B. et A.W.H.), GIBBARD (J.) et NAUBERT (J.), 1947. — Paralytic shellfish poisoning on the Canadian Atlantic coast. — *Bull. Fish. Res. Bd Canada*, n° 75 : 1-32.
- MEYER (K.F.), SOMMER (H.) et SCHENHOLZ (P.), 1928. — Mussel poisoning. — *J. Prev. med.*, **2** : 365-394.
- MOLD (J.D.), BOWDEN (J.P.), STANGER (D.W.), MAURER (J.E.), LYNCH (J.M.), WYLER (R.S.), SCHANTZ (E.J.) et RIEGEL (B.), 1957. — Evidence for purity of the poison isolated from toxic Clams and Mussels. — *J. amer. Chem. Soc.*, **79** : 5235-5238.
- MURTHA (E.F.), 1960. — Pharmacological study of poisons from Shellfish and Pufferfish. — *Ann. New-York Acad. Sci.*, **90**, p. 820-836.
- NEEDLER (A.B.), 1949. — Paralytic shellfish poisoning and *Goniaulax tamarensis*. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, **7** (8) : 490-504.
- OFTEBRO (T.), 1965. — Occurrence of paralytic shellfish poison in mussels (*Mytilus edulis* L.) from Norwegian waters 1964. — *Nord Vet.-Med.*, **17** : 467-477, 3 fig.
- PALOMBI (A.), 1934. — Gli stadi larvali dei Trematodi del Golfo di Napoli. 1° Contributo allo studio della morfologia, biologia e sistematica delle cercarie marine. — *Pubb. Staz. zool. Napoli*, **14** (1) : 51-94, 34 fig.
- PENEDA (M.C.), 1965. — Nouvelles observations sur l'infestation de *Mytilus edulis* et *Cardium edule* par des Trématodes, à la Ria de Aveiro. — *Cons. int. Explor. Mer. Shellfish Com.*, n° 76 (ronéo).
- PENSO (G.), 1953. — Les produits de la Pêche. Valeur alimentaire, inspection sanitaire, réfrigération et congélation, conserves et sous-produits, outillage industriel. — Paris, VIGOR Frères Edit., 1^{re} édit. franç. 1 vol., 418 p.
- PINTO (J.S.), 1953. — Intoxicações alimentares e outros acidentes causados por flagelados marinhos. — *A Medicina contemporanea*, an. 70, 2.
- PINTO (J.S.) et SILVA (E. DE SOUSA E), 1956. — The toxicity of *Cardium edule* L. and its possible relation to the dinoflagellate *Prorocentrum micans* EHR. — *Notas Estud. Inst. Biol. marit.*, Lisbonne, n° 12, 20 p., 3 fig., 1 pl. h. t.
- POLK (P.), 1960, 1961, 1962, 1963. — Recherches sur l'ostréiculture dans le bassin de chasse d'Ostende en 1960. Zooplancton et Invertébrés. *Idem* en 1961, 1962, 1963. — *Rapp., Min. Agric., Comm. T.W.O.Z., Gr. Trav. Ostréicult.* 62-81, 24-46, 29-47, 25-36.
- PRAKASH (A.) et MEDCOF (J.C.), 1962. — Hydrographic and meteorological factors affecting Shellfish toxicity at Head Harbour, New-Brunswick. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, **19** : 101-112.
- PRINZMETAL (M.), SOMMER (M.) et LEAKE (C.D.), 1932. — The pharmacologica action of « Mussel poison ». — *J. Pharmacol. exp. Therap.*, **76** : 63-73.
- REBECQ (J.), 1965. — Considérations sur la place des Trématodes dans le zooplancton marin. — *Ann. Fac. Sci. Marseille*, **38** : 61-84.
- RICHEL (C.), 1907. — Anaphylaxie par la mytilocongestine. — *C.R. Soc. Biol.*, **62** : 358-360.
- SCHANTZ (E.J.), 1960. — Biochemical studies on paralytic Shellfish poisons. — *Ann. New-York Acad. Sci.*, **90**, p. 843-855.
- SCHANTZ (E.J.), MAC FARREN (E.F.), SCHAFER (M.L.) et LEWIS (K.H.), 1958. — Purified shellfish poison for bioassay standardization. — *J. Assoc. agric. Chemists*.
- SCHANTZ (E.J.), MOLD (J.D.), STANGER (D.W.), SHAVEL (J.), RIEL (F.J.), BOWDEN (J.P.), LYNCH (J.M.), WYLER (R.S.), RIEGEL (B.) et SOMMER (H.), 1957. — A procedure for the isolation and purification of the poison from toxic Clam and Mussels tissues. — *J. amer. Chem. Soc.*, **79** : 5230-5235.
- SCHODDUYN (R.), 1931. — Observations sur la flore et la faune des coquilles d'huîtres. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, n° 568 : 1-20.
- SILVA (E. DE SOUSA E), 1963. — Les « red-waters » à la lagune d'Obidos. Ses causes probables et ses rapports avec la toxicité des bivalves. — *Not. Estud. Inst. Biol. marit.*, Lisbonne, n° 27, 11 p., 2 fig. (et Proceed. 4th int. Seaweed Symp : 265-275).
- SOMMER (H.) et MEYER (K.F.), 1937. — Paralytic shellfish poisoning. — *Arch. Pathol.*, **24** (5) : 560.
- SOMMER (H.), WHEDON (W.F.), KOFOID (C.A.) et STOHLER (R.), 1937. — Relation of paralytic shellfish poison to certain plankton organisms of the genus *Gonyaulax*. — *Arch. Pathol.*, **24** : 537-559.
- SOUPLIER (A.), 1903. — Révision des Annélides de la région de Cette. (2). — *Trav. Inst. Zool. Univ. Montpellier*, 2^e série, **13** : 1-86.

- SPRAGUE (V.), 1965. — Observations on *Chytridiopsis mytilovum* (FIELD), formerly *Haplosporidium mytilovum* FIELD (*Microsporida?*). — *J. Protozool.*, **12** (3) : 385-389.
- SUBRAHMANYAN (R.), 1954. — On the life and ecology of *Horniella marina*, *gen. et sp. nov.* (Chloromonadine) causing green coloration of the sea and mortality among marine organisms off the Malabar Coast. — *Ind. J. Fish.*, **1** : 193-206.
- TREGOUBOFF (G.), 1962. — Sur l'invasion de la baie de Villefranche-sur-Mer en juin 1961 par *Chattonella subsalsa* BIECHELER. — *Centre Et. Rech. Biol. Océanogr. médic.*, Nice, (1) : 9-13.
- VILELA (H.), 1950. — Vida bentonica de *Tapes decussatus* (L.). — *Trav. Stat. Biol. marit., Lisbonne*, **53** : 1-120. 18 pl. h. t.
- VICENTIS (M. DE) et RENZONI (A.), 1962. — Sulla presenza di uno sporozoo in oviciti di *Mytilus galloprovincialis* LAM. — *Arch. Zool. ital.*, **47** : 21-27.
- WALNE (P.R.), 1958. — The importance of bacteria in laboratory experiments on rearing the larvae of *Ostrea edulis* (L.). — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **37** : 415-425.
- WOLFF (M.), 1886. — Die Localisation des Giftes in dem Miesmuscheln. — *Arch. f. pathol. Anat. Physiol.*, **103** : 187-203.



TABLE DES FIGURES

PLANCTON et HYDROLOGIE

Le plancton indicateur hydrologique

FIGURES	PAGES
1. — Relations entre les masses d'eaux et les Chaetognathes dans l'Atlantique nord-est	121
2. — Stations à l'est de Terre-Neuve où ont été observées en hiver 1960 des formes chaudes marquant les incursions périodiques des eaux du Gulf-Stream sur le Grand-Banc	122
3. — Distribution de <i>Calanoïdes carinatus</i> en fonction de la température dans le golfe de Guinée	123
4. — Répartition de <i>Sagitta setosa</i> en fonction des salinités : golfe du Lion et côte orientale de Corse ..	124
5. — Répartition de <i>Pterosagitta draco</i> en Méditerranée selon le trajet du courant atlantique	125
6. — Répartition de <i>Sagitta tasmanica</i> en Méditerranée selon le trajet du courant atlantique	126
7. — Répartition de <i>Sagitta planctonis</i> en Méditerranée selon le trajet du courant atlantique	126
8. — Ptéropodes à « répartition atlantique » en Méditerranée	128
9. — Répartition de <i>Thysanoessa gregaria</i> en Méditerranée selon le trajet du courant atlantique	129
10. — Ecoulement des eaux du Nil le long des côtes d'Israël en période de crue	131
11. — Répartition schématisée des principales formations hydrologiques dans la baie ibéro-marocaine, avec leurs températures et leurs salinités moyennes	133
12. — Répartition saisonnière de <i>Chelophyes appendiculata</i> en baie ibéro-marocaine	135
13. — Schéma expliquant la présence de <i>Sagitta serratodentata</i> en surface et son absence en profondeur dans la zone côtière marocaine	136

PLANCTON et POISSONS

Relations quantitatives entre plancton et poissons

1. — Schéma du cycle des matières nutritives dans la mer	144
2. — Relations quantitatives entre le plancton (animal et végétal) et les poissons pélagiques	146
3. — Comparaison des valeurs moyennes du zooplancton (poids secs) et des prises de sardines dans la partie centrale de l'Adriatique orientale, de 1951 à 1959	147
4. — Répartitions comparées du plancton et des phosphates au large des côtes occidentales d'Afrique	148
5. — Schéma des courants généraux dans l'Atlantique tropical et équatorial	148
6. — Cartes schématiques de la répartition comparée des captures de <i>Neothunnus albacora</i> en fonction du contre-courant de Guinée, en hiver et en été	149
7. — Les migrations de sardines adultes sur la côte marocaine; relations avec les températures	150

FIGURES	PAGES
8. — Coupe entre le Banquereau et le Banc de l'Île de Sable (Nouvelle-Ecosse) montrant la distribution verticale des températures (1961)	151
9. — Coupe entre le Banc Saint-Pierre et le Banquereau, à travers le chenal laurentien, montrant la distribution verticale des températures (1962)	152
10. — Migrations dans l'Atlantique nord des harengs adultes, nés au large des côtes nord-ouest de Norvège..	156
11. — Echogramme enregistré à bord du « Jean-François » au large des côtes du Maroc en 1951	158
12. — Echogramme enregistré dans le golfe du Lion en 1964	159

Le plancton indicateur halieutique

1. — Correspondance entre les concentrations de hareng détectées au sondeur et les essaims de <i>Calanus</i> dans la partie occidentale de la Mer du Nord	165
2. — Les différents maillons de la chaîne alimentaire reliant le microplancton au hareng larvaire et adulte..	166
3. — Limites, mois par mois, de la progression vers le sud dans la Mer du Nord des eaux atlantiques de mélange arrivées par le nord et position corrélatrice des principales aires de ponte du hareng	167

Œufs et larves planctoniques de poissons

1. — Schéma indiquant les principales observations biométriques à faire sur les larves de poissons	182
2. — Deux stades du développement de <i>Microchirus variegatus</i> (DONOVAN) au cours de 21 heures d'observation	188
3. — Deux stades du développement de <i>Pegusa lascaris</i> (RISSO) au cours de 19 heures d'observation	189
4. — Quelques stades du développement de <i>Buglossidium luteum</i> (RISSO) au cours de 33 heures d'observation.	190
5. — Quelques stades du développement de <i>Clupea sprattus</i> LINNÉ et <i>Sardina pilchardus sardina</i> REGAN	191
6. — Quelques stades du développement d' <i>Engraulis encrasicolus</i> LINNÉ au cours de 19 heures d'observation.	192
7. — Quelques stades du développement de <i>Diplodus sp.</i> au cours de 65 heures d'observation	193 et 194
8. — Quelques stades du développement de <i>Trachinus vipera</i> C.V. au cours de 148 heures d'observation ..	195 et 196
9. — Graphique montrant la correspondance entre le nombre d'œufs de poissons récoltés au filet à plancton en Mer du Nord et les captures des chalutiers opérant dans la même région. D'après HENDERSON (1954)	197
10. — Répartition géographique et saisonnière des œufs de sardines dans la zone côtière marocaine, année 1949 (J. et M.-L. FURNESTIN, 1959)	200
11. — Répartition géographique et saisonnière des œufs d'anchois dans la zone côtière marocaine, année 1947 (J. et M.-L. FURNESTIN, 1959)	200
12. — Déplacement des concentrations de ponte de l'anchois par rapport à la côte (J. et M.-L. FURNESTIN, 1959)	201
13. — Déplacement des concentrations de ponte de la sardine par rapport à la côte (J. et M.-L. FURNESTIN, 1959)	201
14. — Dérive des œufs et larves de morue et de lieu noir autour de l'Islande, à partir des frayères, sous l'influence du courant anticyclonique entourant l'île	202
15. — Systèmes de courants intervenant dans la dérive des stades planctoniques de poissons en Atlantique nord-est (d'après FRASER, 1958)	204

Les poissons planctonophages

FIGURES	PAGES
1. — Premier arc branchial droit de quelques espèces de poissons du golfe du Lion	212
2. — Tubes digestifs de trois poissons méditerranéens à régime alimentaire différent	213

PLANCTON et COQUILLAGES

L'alimentation des mollusques planctonophages

1. — Anatomie schématisée de deux Lamellibranches (huîtres et <i>Amphidesma</i>)	233
2. — Les branchies chez les Mollusques	235
3. — Détail des palpes et de la partie antérieure des branchies de l'huître avec figuration des principaux trajets suivis par les particules	236
4. — Accroissement du poids en fonction des pourcentages des durées d'émersion dues aux marées dans la rivière de Conway	239
5. — Consommation des hydrates de carbone à divers taux de pompage	245

Reproduction et stades planctoniques des mollusques

1. — Silhouettes de larves d'huître plate (<i>Ostrea</i>) et d'huître creuse (<i>Crassostrea</i>) à divers stades de leur développement	257
2. — Silhouettes de larves de moule (<i>Mytilus edulis</i>) et de clam (<i>Mercenaria mercenaria</i>)	257
3. — Organisation interne des larves : trocophore typique d'un Mollusque primitif; jeune véligère d' <i>Ostrea edulis</i> ; véligère peu avant sa fixation	258
4. — Quelques collecteurs observés à Arcachon en 1944	263

Effets nocifs du plancton sur les mollusques et par les mollusques

1. Toxicité de <i>Cardium edule</i> , en « unités souris » en fonction de la densité des Dinoflagellés	269
--	-----

IMPRIMERIE DE FRANCE
4 ter, rue Rollin-Régnier
94 - CHOISY-LE-ROI
Dépôt légal n° 3684
du 3^e trimestre 1966