

Découvrez les publications récentes de l'Ifremer dans le [catalogue en ligne](#) du service des éditions.  
Découvrez également un ensemble de documents accessibles gratuitement dans [Archimer](#)

# La conchyliculture française

2° Partie

Biologie de l'huître et de la moule

Louis Marteil

Juin 1976



## SOMMAIRE

### L'HUITRE

INTRODUCTION . . . . .	159
CHAPITRE I. — <b>TAXONOMIE ET ANATOMIE DES HUITRES</b> . . . . .	161
<b>1. Taxonomie des huîtres vivant dans le monde</b> . . . . .	161
<i>Introduction et rappel historique</i> . . . . .	161
<i>Les genres (Pycnodonta, Crassostrea, Ostrea)</i> . . . . .	162
<i>Les principales espèces et leur répartition dans le monde</i> . . . . .	163
<b>2. Anatomie de l'huître</b> . . . . .	169
<i>La coquille</i> . . . . .	169
<i>Le corps</i> . . . . .	174
BIBLIOGRAPHIE . . . . .	177
CHAPITRE II. — <b>LE TRANSPORT DE L'EAU ET LA RESPIRATION</b> . . . . .	179
<b>1. Le transport de l'eau</b> . . . . .	179
<i>Mécanisme</i> . . . . .	179
<i>Méthodes de mesure du courant de transport</i> . . . . .	180
<i>Quantités d'eau transportées</i> . . . . .	183
<b>2. La respiration</b> . . . . .	186
<b>3. L'anaérobiose</b> . . . . .	187
BIBLIOGRAPHIE . . . . .	187
CHAPITRE III. — <b>ALIMENTATION ET VERDISSEMENT DES COQUILLAGES</b> . . . . .	190
<b>1. Alimentation des coquillages</b> . . . . .	190
<i>Anatomie des « coquillages » et leur alimentation</i> . . . . .	190
1. La collecte des particules alimentaires . . . . .	191
2. L'appareil digestif et la digestion . . . . .	193
<i>Besoins alimentaires</i> . . . . .	194
1. Besoins quantitatifs . . . . .	196
2. Nature des aliments. Besoins qualitatifs . . . . .	207
<i>Conclusion générale</i> . . . . .	217
<b>2. Le verdissement</b> . . . . .	218
<i>Le verdissement. Biologie de Navicula ostrearia</i> . . . . .	218

La navicule des huîtres, agent du verdissement .....	219
Le verdissement dans les claires .....	220
L'écologie des claires en rapport avec la définition du verdissement .....	223
<i>Données récentes sur la genèse du verdissement</i> .....	224
La navicule bleue de l'huître : ultrastructure du frustule, cytologie, développement ..	224
Derniers résultats sur les conditions d'apparition et de maintien du verdissement en cultures <i>in vitro</i> et en claires .....	226
<i>Conclusion</i> .....	228
BIBLIOGRAPHIE .....	229
CHAPITRE IV. — <b>LA REPRODUCTION</b> .....	233
<b>Généralités</b> .....	233
<b>Anatomie des organes de reproduction</b> .....	233
<b>La sexualité des huîtres</b> .....	234
<b>La ponte</b> .....	240
<b>Incubation et émission des larves</b> .....	241
<b>Fécondité</b> .....	242
<b>Rythmes sexuels, influence du milieu</b> .....	242
<i>Les rythmes</i> .....	242
<i>Périodicité et durée des émissions de gamètes</i> .....	242
<i>Influence du milieu</i> .....	243
<b>Œufs et larves</b> .....	247
<i>Influence de l'environnement sur la vie larvaire</i> .....	250
<i>Métamorphose et fixation</i> .....	254
BIBLIOGRAPHIE .....	254
CHAPITRE V. — <b>LES ENNEMIS DE L'HUITRE ET DE L'OSTREICULTURE</b> .....	257
<b>Les prédateurs</b> .....	257
<i>Le ver plat, Stylochus sp</i> .....	258
<i>Les bigorneaux perceurs</i> .....	259
<i>Autres gastéropodes prédateurs</i> .....	261
<i>Les pieuvres</i> .....	262
<i>Les crustacés</i> .....	262
<i>Les échinodermes</i> .....	264
<i>Les poissons</i> .....	266
<i>Les oiseaux</i> .....	270
<b>Les compétiteurs</b> .....	270
<i>Animaux</i> .....	270
<i>Végétaux</i> .....	280
<b>Le chambrage</b> .....	281
BIBLIOGRAPHIE .....	283

CHAPITRE VI. — MALADIES ET MORTALITES .....	285
<b>1. Maladies parasitaires</b> .....	285
<i>Parasites divers</i> .....	285
Grégarines .....	285
Trématodes .....	287
Cestodes .....	289
Copépodes .....	290
<i>Maladies à caractère endémique ou épidémique</i> .....	292
Les viroses .....	292
Les champignons .....	294
La maladie des branchies .....	297
Les flagellés ; <i>Hexamita sp</i> .....	299
Les haplosporidies .....	300
La maladie de la glande digestive de l'huître plate et son agent, <i>Marteilia refringens</i> .....	303
La maladie de Malpègue .....	306
<b>2. Mortalités d'origines diverses</b> .....	306
<i>Variations excessives de la température</i> .....	307
<i>Variations excessives de la salinité</i> .....	307
<i>Eutrophisation</i> .....	307
<i>Mortalités du Belon</i> .....	308
<i>Mortalité massive de la baie de Matsushima</i> .....	309
BIBLIOGRAPHIE .....	309

## LA MOULE

<b>Taxonomie</b> .....	315
<b>La coquille</b> .....	316
<b>Le corps</b> .....	317
<b>Alimentation. Croissance. Engraissement</b> .....	324
<i>La filtration</i> .....	324
Mécanisme .....	324
Action de la température, de la salinité et de l'oxygène dissous .....	325
Durée journalière .....	327
Vitesse de filtration .....	327
<i>Les éléments nutritifs</i> .....	328
<i>La digestion</i> .....	329
<i>La croissance</i> .....	329
<i>L'engraissement</i> .....	329
<b>La reproduction</b> .....	330
<i>Glande génitale et sexe</i> .....	330
<i>Evolution de la gonade</i> .....	331

Description des phénomènes .....	331
Facteurs influençant l'évolution de la gonade .....	331
<i>Emission des produits génitaux</i> .....	333
Description du phénomène .....	333
Facteurs influençant l'émission des produits génitaux .....	333
<i>Vie larvaire</i> .....	334
Développement de la larve, sa métamorphose .....	335
Taille des larves .....	336
Comportement des larves .....	336
Action de différents facteurs sur la vie des larves .....	336
<i>Fixation</i> .....	337
<i>Résumé</i> .....	337
<b>Les ennemis</b> .....	338
<i>Prédateurs</i> .....	338
<i>Compétiteurs</i> .....	338
<i>Parasites</i> .....	338
<b>Causes diverses de mortalité</b> .....	342
BIBLIOGRAPHIE .....	343

## INTRODUCTION

Dans le cadre de l'étude consacrée à la Conchyliculture française, une première publication (1974) a traité de l'environnement et des altérations que le milieu naturel peut subir du fait des pollutions chimiques ou bactériennes.

Avant d'exposer les techniques utilisées dans les différents centres français, soit pour élever les coquillages, soit pour les préparer et les conditionner en vue de leur expédition à la consommation, il a paru opportun de rappeler ou de préciser un certain nombre de notions sur la biologie des huîtres et des moules qui, avec la palourde, sont pour le moment les seuls coquillages cultivés couramment.

Il ne s'agit nullement de remplacer des ouvrages spécialisés et très complets comme le sont le *Traité de Zoologie* de GRASSÉ en France ou l'étude sur l'huître américaine publiée aux U.S.A. par GALTSOFF, travaux auxquels on se référera souvent ici. On s'efforcera plutôt de faire la synthèse, sous une forme suffisamment simple pour être acceptée des lecteurs auxquels cet ouvrage s'adresse, des informations dont la connaissance paraît nécessaire à un bon exercice de la pratique culturale. Bien que la biologie des huîtres et celle des moules aient de nombreux points communs, il a paru souhaitable d'étudier séparément chacun de ces coquillages, en courant le risque de quelques répétitions, en raison de l'intérêt particulier que peuvent porter à l'un ou l'autre de ces mollusques les conchyliculteurs spécialisés dans leur élevage.

---

Les auteurs remercient tous ceux qui ont collaboré à l'illustration de cette publication, notamment MM. BARBAROUX, J. DARDIGNAC, DESPREZ, GRIZEL, PORCHÉ, VAYNE, de l'Institut des Pêches, ainsi que M. Guy REAL, de la Station biologique d'Arcachon, qui a préparé les photographies de prédateurs, à l'exception du turbellarié, dû à MM. J.-M. ROBERT et Y. GRUET du laboratoire de Biologie marine, U.E.R., Nantes.



# L'HUITRE

## CHAPITRE I

### TAXONOMIE ET ANATOMIE DES HUITRES

#### 1. Taxonomie des huîtres vivant dans le monde <sup>(1)</sup>

##### **Introduction et rappel historique.**

L'huître est un mollusque bivalve, lamellibranche, appartenant à l'ordre des *Filibranchia*, au sous-ordre des *Anisomyaria* et à la famille des *Ostreidae*. Adulte, elle ne possède qu'un muscle adducteur. Elle n'a pas de byssus mais elle adhère par la valve gauche (inférieure) au support qui assurera sa vie sédentaire. La charnière qui réunit ses valves, essentiellement constituée par un ligament élastique, ne porte pas de dents.

Cette famille des *Ostreidae* groupe un grand nombre d'huîtres dont certaines font l'objet d'une ostréiculture développée. D'une façon générale, leur distribution géographique occupe des franges d'eaux côtières comprises entre le 65° de latitude nord et le 44° de latitude sud. A l'exclusion de quelques espèces, elles vivent dans des eaux peu profondes et leur répartition verticale s'étage depuis le niveau moyen des marées jusqu'aux profondeurs voisines de 30 m. Les gisements huîtriers exploités sont rarement observés au-dessous de 12 m.

KORRINGA (1952) et GALTSOFF (1964) ont donné un aperçu des difficultés qui, depuis longtemps, ont présidé aux tentatives de classification des huîtres. Pour la première fois, LINNÉ (1758) employa le terme *Ostrea* pour désigner un ensemble de mollusques, où, à côté des huîtres, figurait un certain nombre de genres (*Pectinidae*, *Pinnidae*, *Limidae*) qui, incontestablement, n'étaient pas des huîtres.

Dans la dixième édition de "*Systema Naturae*", il reconnut son erreur et donna pour *Ostrea* la diagnose simple de l'huître plate européenne *Ostrea edulis*, qui fut reprise par GMELIN (1789) avec de légères variantes. LAMARCK (1801) réduisit d'abord la famille des *Ostreidae* aux espèces de l'unique genre *Ostrea*. Mais une grande confusion apparut dans l'usage des noms génériques des huîtres vivantes quand il définit le genre *Gryphaea* et qu'il y plaça des espèces fossiles et des espèces récentes comme *Gryphaea angulata*. Des études morphologiques, anatomiques et embryologiques montrèrent par la suite que *Gryphaea angulata* ne possédait pas les caractéristiques des *Gryphaeidae* fossiles et GUNTER (1950) affirma que le terme générique *Crassostrea* SACCO, 1897, était le premier nom valable pour les huîtres appartenant aux types voisins, *angulata*, *virginica*, *gigas*, etc. ; elles avaient été reconnues tellement différentes des huîtres plates qu'il n'était plus scientifiquement possible de les maintenir dans le genre *Ostrea*.

Ce problème de terminologie fut alors soumis à la Commission Internationale de la Nomenclature Zoologique. Cet organisme décida en 1955 de réserver le nom générique de *Crassostrea*

---

(1) Par P. TROCHON.

aux huîtres vivantes et celui de *Gryphaea* aux huîtres fossiles, en précisant que *Gryphaea angulata*, huître actuelle, serait désormais appelée *Crassostrea angulata*.

La confusion introduite dans les genres se retrouva dans la détermination des espèces. Par ailleurs, l'influence de l'environnement, modifiant parfois d'une façon intense la morphologie des mollusques, aggrava cette confusion et des noms différents furent donnés à des huîtres appartenant à la même espèce.

Pendant longtemps, un système uniforme de classification fut inexistant car, pour la détermination des genres et des espèces, les divers chercheurs utilisèrent des caractères de valeurs inégales et parfois peu sûres, appartenant aux trois groupes suivants, cités par THOMSON (1954) :

*les caractères conchyologiques* : forme et structure de la coquille, coloration et cavité des valves, impression du muscle adducteur ;

*les caractères malacologiques* : chambre promyaire, ouvertures dans les branchies, cœur, rectum et anus, muscle adducteur, manteau ;

*les caractères physiologiques* : reproduction, activité valvaire et vitesse de filtration, turbidité, salinité, profondeur de l'habitat.

Ce fut incontestablement RANSON qui apporta une très nette simplification dans ce puzzle taxonomique ; il introduisit des caractères génétiques et spécifiques appartenant à la coquille larvaire, associés à certains caractères des huîtres adultes comme la structure des dépôts calcaires, le mode de reproduction, la position du rectum par rapport au ventricule du cœur et la présence ou l'absence de la chambre promyaire à laquelle NELSON (1938) avait déjà reconnu une valeur taxonomique.

D'autres caractères spécifiques, liés aux constituants du noyau cellulaire, ont été mis en évidence au cours d'études génétiques récemment entreprises. On doit leur porter une particulière attention car ils pourront peut-être permettre une plus stricte classification des espèces quand les recherches auront été suffisamment développées.

### **Les genres.**

Etant donnée la variabilité du matériel étudié, les recherches effectuées sur les huîtres ne manquèrent pas de faire surgir une abondante synonymie de genres et d'espèces. STENZEL (1947), RANSON (1943, 1948) et GUNTER (1950) ont revu les classifications génériques antérieurement admises. RANSON n'a retenu que trois genres en se basant principalement sur les très nettes différences observées dans la morphologie de la charnière et dans la position du ligament chez la prodissoconque (coquille larvaire entièrement évoluée) qui ne peut être, en aucun cas, influencée par le substrat. D'autres études poursuivies sur certains caractères différentiels observés chez les huîtres adultes ont confirmé la justesse du groupement établi par RANSON. Il convient donc d'examiner en détail ces caractères particuliers à la larve et à l'adulte car ils permettent actuellement de définir les genres d'une façon relativement précise.

#### Genre *Pycnodonta* FISCHER DE WALDHEIM, 1835

La prodissoconque, équivalve, possède une courte charnière portant cinq crénelures régulièrement distribuées sur toute sa longueur ; le ligament interne, placé antérieurement et immédiatement après le plateau cardinal, est suivi de dix petites crénelures sculptées sur le bord interne de chacune des valves.

Chez l'huître adulte, les dépôts calcaires de la coquille ont une structure largement vacuolaire offrant l'aspect de la mie de pain. Le renforcement de la valve gauche (inférieure) sous la charnière est très peu marqué. On observe de chaque côté de cette charnière, sur le bord interne des valves, lisses ou plissées, des denticules en forme de rides. L'impression musculaire, sensiblement ovale, est portée sur la face valvaire interne par un exhaussement tabulaire dont la partie la plus élevée se trouve placée à l'opposé de la charnière. L'anatomie du corps mou présente les particularités suivantes : existence d'une chambre promyaire sur le côté droit ; le rectum traverse le ventricule du cœur dont les deux oreillettes sont largement unies ; les « fenêtres » situées entre les filaments branchiaux pour régulariser le passage de l'eau à travers les branchies ont une faible ouverture.

Cette huître possède une grande fécondité ; elle est ovipare : les ovules, de petite taille, et les spermatozoïdes sont expulsés dans la mer où la fertilisation a lieu au hasard des rencontres. Elle vit généralement en constante immersion dans des eaux de haute salinité et sa présence au niveau des plus basses mers n'est qu'exceptionnelle.

#### Genre *Crassostrea* SACCO, 1897

Les valves de la prodissoconque sont inégales. La charnière est courte, munie de deux crénelures à chacune de ses extrémités ; le ligament interne est situé antérieurement et en dehors du plateau cardinal.

Chez l'huître adulte, la coquille est généralement allongée et les dépôts crayeux ont une structure lamellaire. La valve gauche, lisse ou plissée, a la forme d'une coupe profonde, poussant un important renforcement sous la charnière. La valve droite (supérieure), plate, lisse ou rarement plissée, est operculaire, parfois relevée sur son pourtour ; chez certaines espèces, elle possède des denticules s'alignant sur son bord interne ; il existe alors des cavités correspondantes sur le bord interne de la valve gauche. L'impression du muscle adducteur, généralement pigmentée, est normalement implantée sur la face interne de la valve. Le corps présente une grande chambre promyaire sur le côté droit ; le rectum ne traverse pas le ventricule ; la liaison qui unit les oreillettes est restreinte ; les ouvertures situées entre les filaments branchiaux sont étroites. Cette huître, ovipare, est douée d'une grande fécondité ; comme chez *Pycnodonta*, la fertilisation se produit au sein de l'eau.

Son habitat peut être marin ou localisé dans les estuaires. Elle vit, en général, dans la zone intertidale. Certaines espèces, particulièrement adaptées au milieu saumâtre et turbide, peuvent survivre dans des eaux de très basses salinités ; c'est le cas de *Crassostrea guyanensis* qui, dans la rivière de Montsinéry (Guyane française), peut être soumise pendant six mois consécutifs à des salinités comprises entre 1 et 8 ‰.

Les espèces, autrefois connues sous les noms de *Gryphaea angulata*, *Ostrea virginica* et *Ostrea gigas*, sont actuellement classées dans le genre *Crassostrea*.

#### Genre *Ostrea* LINNÉ, 1758

Chez la larve, les valves sont inégales ; la charnière est relativement longue et présente deux crénelures à chaque extrémité ; les deux crénelures antérieures sont souvent réduites ; le ligament interne est situé au niveau du plateau cardinal, soit au centre, soit entre le centre et l'extrémité antérieure.

Chez l'huître adulte, la forme générale de la coquille est plus ou moins circulaire, les amas crayeux ont, comme chez *Crassostrea*, une structure feuilletée ; la valve droite, lisse ou plissée, plate ou bombée, peut avoir ou ne pas avoir des denticules sur le bord interne, de chaque côté de la charnière ; l'impression musculaire, non pigmentée, se trouve approximativement placée au centre de la valve. Le corps du mollusque n'a pas de chambre promyaire ; le ventricule n'est pas traversé par le rectum ; les oreillettes sont très intimement soudées ; les ouvertures branchiales sont relativement larges. Cette huître n'a qu'une fécondité restreinte ; elle est larvipare ; la fertilisation a lieu au sein de l'huître mère qui retient pendant quelques jours ses larves dans la chambre inhalante avant de les rejeter dans la mer où elles poursuivront leur évolution jusqu'au stade de la fixation.

Les eaux marines de salinité assez élevée, limpides ou très peu turbides, sont l'habitat normal des huîtres appartenant à ce genre. Elles vivent toujours immergées ou dans des zones ne découvrant qu'aux marées de vives eaux.

#### *Les principales espèces et leur répartition dans le monde.*

Si la distinction des genres chez les huîtres paraît établie d'une façon satisfaisante, la détermination des espèces a toujours été beaucoup plus difficile en raison du polymorphisme des coquilles adultes et des faibles variations des caractères biologiques retenus comme critères.

La classification des principales espèces qui est ici donnée, accompagnée d'un inventaire des aires de distribution, est fondamentalement basée sur les caractéristiques morphologiques de la prodissoconque qui a été particulièrement étudiée par RANSON (1967). Cet auteur a montré que chacune des espèces pouvait être bien définie par sa coquille larvaire qui offre des caractères suffisamment constants et, par conséquent, de grande valeur. Ceci apparaît nettement chez deux espèces, *Ostrea edulis* et *Ostrea chilensis* qui, adultes, ont des coquilles très voisines, mais qui, par contre, présentent des prodissoconques très différentes.

#### Espèces appartenant au genre *Pycnodonta* FISCHER DE WALDHEIM

*Pycnodonta cochlear* POLI. Cette huître vit dans l'océan Atlantique, depuis les côtes de Guinée et du Sénégal jusqu'en Irlande, sur des fonds de 40 à 100 m et plus, ainsi que sur les côtes de la Floride et de la Caroline du nord. On la pêche également en Méditerranée (fonds de 100 à 2 000 m), dans l'Adriatique sur les rivages de Grèce et de Syrie, au Japon, dans la mer de Chine (Hong-Kong), à Bornéo, aux Philippines, aux îles Hawaiï.

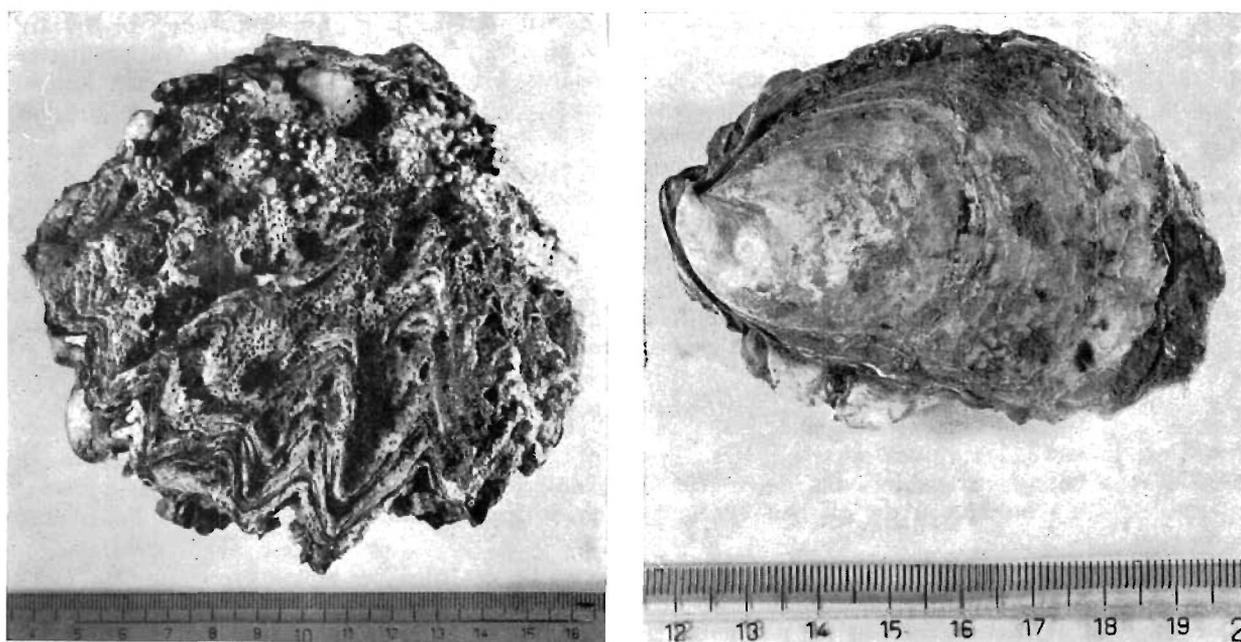


FIG. 1 et 2. — *Pycnodonta hyotis* (à gauche) et *Crassostrea virginica* ou huître américaine (îles de la Madeleine, Canada) (à droite). Photos I.S.T.P.M.

Deux autres espèces, *P. numisma* LAMARCK et *P. hyotis* LINNÉ (fig. 1) vivent généralement fixées sur les récifs coralliens, dans les eaux chaudes de salinité élevée. La première habite la zone indo-pacifique, de la mer Rouge à la Nouvelle-Calédonie, l'Australie et Tahiti; la seconde a une répartition encore plus vaste. On la trouve en plus sur les côtes de Chine, dans l'ouest et le sud-ouest africain, des îles du Cap Vert à l'Afrique du sud, et jusque dans les eaux tropicales baignant le continent américain (golfe de Californie, golfe du Mexique, mer des Caraïbes et du Panama au Vénézuéla).

#### Espèces appartenant au genre *Crassostrea* SACCO

*Crassostrea virginica* GMELIN (fig. 2). C'est l'huître américaine qui fait l'objet d'élevages importants dans les provinces maritimes du Canada et sur la côte orientale des États-Unis. Sa distribution s'étend du golfe du Saint-Laurent à la mer des Caraïbes, des îles de la Madeleine (Québec) jusqu'au Panama. Elle est aussi cultivée, concurremment avec d'autres espèces, sur la

côte pacifique. Elle vit dans la zone intertidale mais on la trouve jusqu'aux profondeurs de 6 à 20 m ; elle supporte des variations assez grandes de température et de salinité.

*Crassostrea gigas* THUNBERG (fig. 3). Il s'agit de l'huître japonaise dite huître du Pacifique. Elle est présente dans la mer d'Okhotsk et dans l'île Sakaline (U.R.S.S.), au Japon, en Corée et sur la côte Pacifique d'Amérique du nord, de l'Alaska à la Californie, où son élevage a été introduit. Elle a formé des bancs naturels en Colombie britannique. Cette espèce a été importée en Australie ainsi que dans quelques pays occidentaux où elle a remplacé en France, ces dernières années, le stock de *Crassostrea angulata* qui venait d'être gravement affecté par l'épizootie de l'année 1970 : de jeunes huîtres importées du Japon permirent de poursuivre l'élevage et des huîtres « mères » en provenance de la Colombie britannique contribuèrent à la reconstitution des gisements de la côte atlantique.

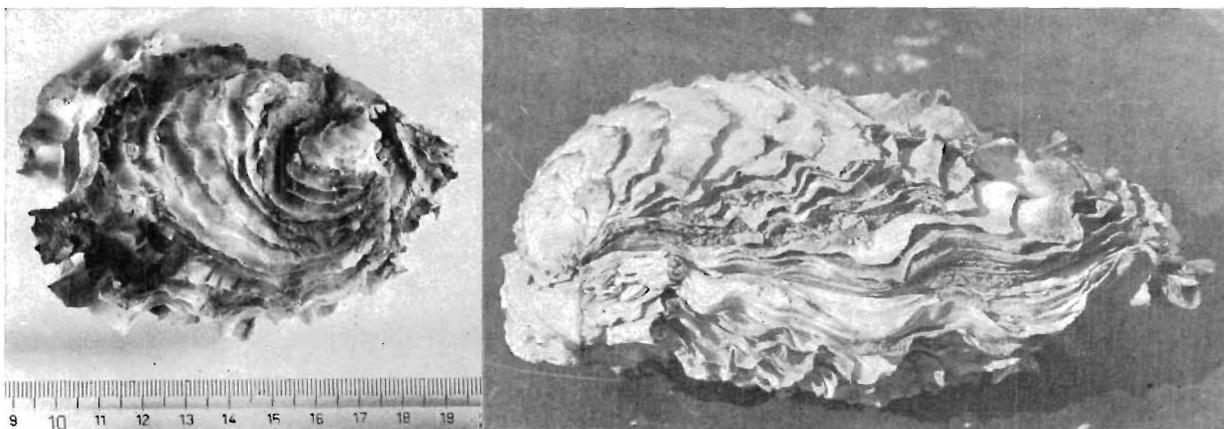


FIG. 3. — *Crassostrea gigas* ou huître du Pacifique (huître japonaise). A gauche : forme habituelle obtenue en France ; à droite : forme habituelle obtenue au Japon (photo I.S.T.P.M.).

*Crassostrea angulata* LAMARCK. C'est l'huître portugaise qui fut introduite en France en 1868 et qui, à partir de l'embouchure de la Gironde, colonisa les côtes atlantiques, de la Vilaine aux Pyrénées, avant d'être remplacée par *C. gigas* à la suite des épizooties récentes. *C. angulata* conserve toujours vers le sud son aire de distribution traditionnelle : Portugal (Sado et Tage), Espagne (golfe du Cadix), Maroc (Larache, Mogador). Bien qu'il soit possible d'élever cette huître au nord de la Vilaine et dans le bassin méditerranéen, il ne paraît pas que de véritables gisements se soient formés dans ces régions où les conditions hydrologiques ne sont généralement pas favorables à une bonne reproduction de l'espèce. Une exception mérite cependant d'être signalée sur le littoral italien de l'Adriatique (Venise, Chioggia, embouchure du Pô) ; là, un biotope particulier favorise une multiplication des huîtres qui conduit à la survie de bancs exploitables (fig. 4).

RANSON (1951, 1967), estimant que *C. gigas* et *C. angulata* présentaient les mêmes caractères et que les prodissoconques étaient semblables, a groupé ces deux huîtres en une seule et même espèce : *Crassostrea laperousi* SCHRENCK. Cette hypothèse se trouvait confirmée par MENZEL (1974) pour qui huître portugaise et huître japonaise sont une seule espèce ; l'auteur propose même qu'en vertu des règles de priorité existant en systématique, la portugaise soit considérée comme une sous-espèce de l'huître du Pacifique. MENZEL fondait son affirmation sur l'impossibilité de distinguer les prodissoconques, les facilités d'hybridation des deux mollusques et le fait que certaines phases de la reproduction, méiose et mitose, se déroulaient normalement chez les hybrides.

Cependant, P. MORE, M.-T. MORE, MONNET et POISBEAU (1971) en réalisant des électrophorogrammes en gel de polyacrylamide des protéines de la partie transparente du muscle adducteur chez *C. gigas* et *C. angulata*, montraient que les différences d'ordre qualitatif constatées étaient faibles ; par contre, les écarts quantitatifs « étaient plus sérieux ». HIS (1972) a souligné qu'il

existe entre ces deux espèces, par ailleurs très voisines, des différences marquées au plan physiologique : l'activité valvaire et le pouvoir de filtration sont plus importants chez *C. gigas*.

Récemment, enfin, M.-P. GRAS (1975) a commencé l'étude de l'acide désoxyribonucléique (A.D.N.) chez les huîtres du littoral atlantique français. Par électrophorèse, ce chercheur a mis en évidence une différence très sensible entre les vitesses de migration de l'A.D.N. de *C. gigas* et de *C. angulata*. Les premiers résultats, obtenus à partir de ces derniers travaux, ouvrent une discussion sur l'identité des deux espèces préconisée par RANSON. Aussi a-t-il paru nécessaire de les faire figurer à des places distinctes bien que la classification soit essentiellement basée sur les caractéristiques de la prodissoconque.

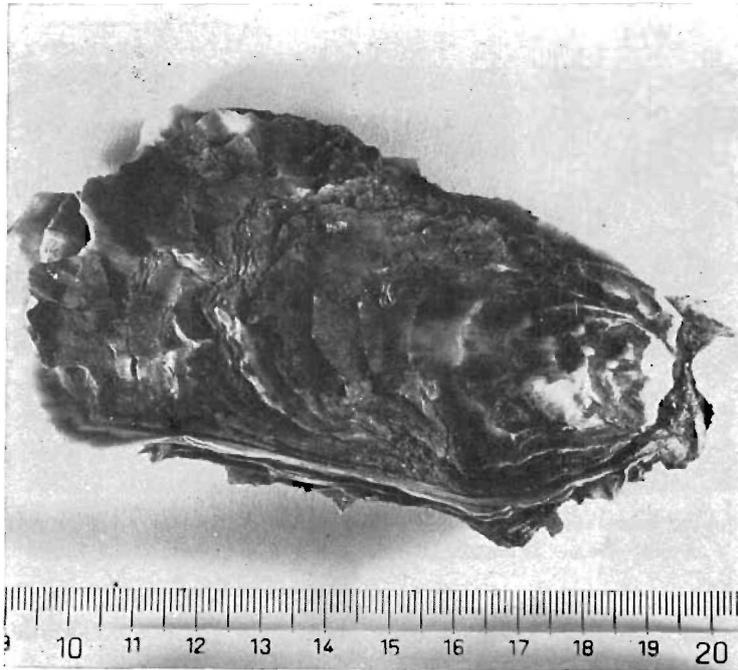


FIG. 4. — *Crassostrea angulata* ou huître portugaise (photo I.S.T.P.M.).

*C. margaritacea* LAMARCK ou « rock oyster ». C'est l'huître la plus commune de l'Afrique du sud ; on la retrouve à Tulear (Madagascar). Espèce typique d'eau chaude requérant une température minimale de 25° en été, elle vit au niveau des basses mers de vives eaux. Sa croissance et son engraissement sont satisfaisants, son goût et sa saveur rappellent ceux d'*O. edulis* selon KORRINCA (1956).

*C. glomerata* GOULD est appelée huître de rocher en Nouvelle-Zélande où elle vit et fait l'objet d'un élevage dans la zone intertidale.

Sous l'appellation d'huître de palétuvier, on rassemblera ici différentes espèces vivant habituellement dans la zone des mangroves :

*C. rhizophorae* GUILDING (fig. 5) vit fixée sur les racines de mangliers en mer des Caraïbes, des Antilles au Honduras et au Suriname. On en tente en Martinique et en Guadeloupe l'élevage déjà expérimenté au Vénézuéla.

*C. guyanensis* a été considérée par RANSON (1967) comme une espèce distincte de la précédente bien que leurs prodissoconques soient très voisines l'une de l'autre. Les études génétiques en cours permettront de confirmer éventuellement cette hypothèse. On trouve cette huître sur la côte atlantique de l'Amérique du sud fixée sur les rochers et les racines de palétuviers depuis Trinidad jusqu'au Brésil. En Guyane française, les essais de captage en rivière de Montsinery et d'élevage aux îles Remire se sont révélés très encourageants (BONNET, LEMOINE, ROSE et LAURE, 1975).

*C. gasar* ADANSON peuple les palétuviers des rivages de l'ouest africain du Sénégal à l'Angola. Elle a fait l'objet d'expériences d'élevage.

*C. commercialis* IREDALE et ROUGHLEY est une espèce d'Australie où elle est communément

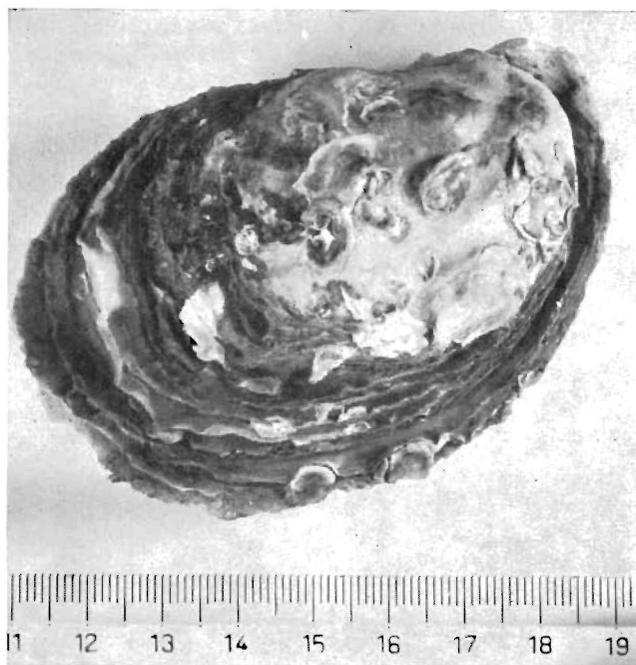


FIG. 5. — *Crassostrea rhizophorae* ou huître de palétuviers des côtes de Guyane (photo I.S.T.P.M.).



FIG. 6. — *Crassostrea cucullata* (île de La Réunion) (photo I.S.T.P.M.).

appelée huître de rocher ou huître de mangrove ; ORTON (1937) a estimé que *C. commercialis* et *C. cucullata* pouvaient être regroupées dans une seule espèce. Ce mollusque fait l'objet d'un élevage cohérent.

Il existe encore de nombreuses autres espèces du genre *Crassostrea*. Elles sont largement

répandues soit dans les zones équatoriales et tropicales, sur les côtes des continents américains et africains, soit en Asie. La plupart d'entre elles ne sont pas exploitées. Parmi les plus importantes, on peut citer : *C. nippona* SEKI et *C. rivularis* GOULD, au Japon et en Extrême-Orient, *C. lacerata* HANLEY, espèce cosmopolite, *C. cucullata* BORN, espèce de la région indo-pacifique par excellence que l'on trouve également sur les côtes américaines, de la Californie au Pérou ainsi qu'en Afrique, des îles du Cap-Vert au cap de Bonne-Espérance (fig. 6).

Espèces appartenant au genre *Ostrea* LINNÉ

*Ostrea edulis* LINNÉ (fig. 7). C'est l'huître plate européenne. Elle possède, en France, certaines appellations tirant leur origine des lieux de production ou d'élevage : Pied de cheval, Belon, Marennes, Gravette.

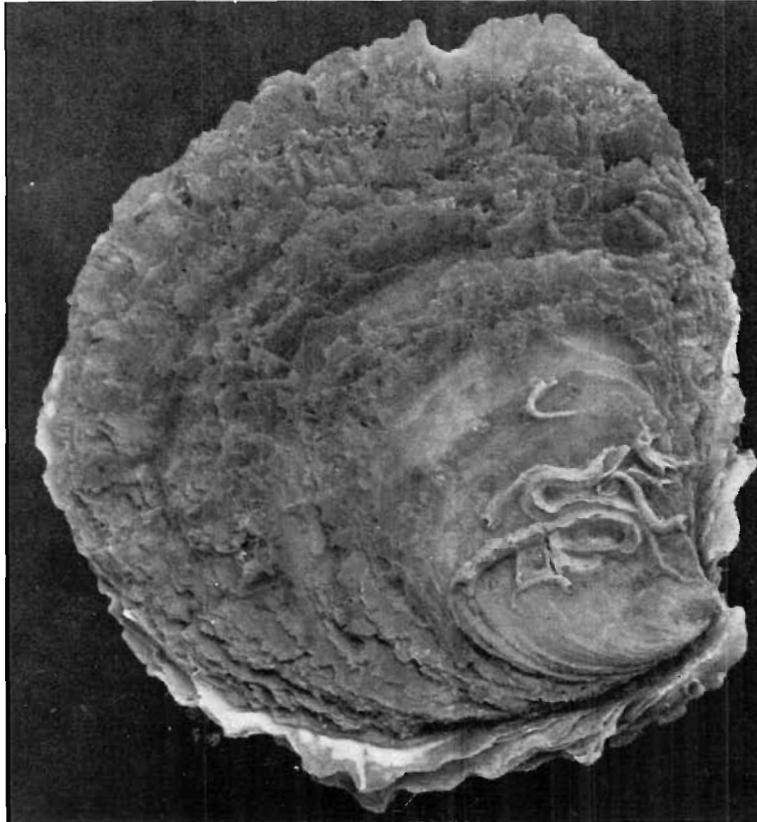


FIG. 7. — *Ostrea edulis* ou huître plate européenne (photo I.S.T.P.M.).

Au Quaternaire et à l'époque gallo-romaine, elle était très abondante sur les côtes d'Europe. D'après RANSON (1951), elle fit son apparition, partout en même temps, par mutation de l'espèce miocène-pliocène *Ostrea lamellosa* qui peuplait les mers à cette époque. Son habitat s'étend actuellement de la mer Noire jusqu'au 65° de latitude nord, en Norvège.

Signalée en Irlande, on la trouve dans le sud de la Norvège, au Danemark, en Allemagne (île d'Héligoland), aux Pays-Bas, en Belgique et en Grande-Bretagne. Sur le littoral atlantique français, une sévère épizootie qui sévit encore, menace de compromettre l'avenir du stock. On la retrouve sur les façades atlantiques de la Péninsule Ibérique et du Maroc où le Cap Ghir (Agadir) serait la limite méridionale de son aire d'extension. Des gisements naturels de l'espèce sont également observés sur les rives de la Méditerranée, de l'Adriatique et de la mer Noire : côtes françaises et de l'Afrique du nord, Italie, Sicile, Yougoslavie, Grèce, Egypte, Turquie, Crimée, Odessa. Elle a été introduite aux fins d'élevage en Amérique du nord, en Afrique du sud, etc...

*Ostrea sinuata* (= *lutaria*) peuple les côtes de la Nouvelle-Zélande où on la trouve jusqu'à la profondeur de 60 m. Ses bancs, notamment celui de Foveaux Strait, situé par 15 à 18 m, sont largement exploités. Elle vit à des températures comprises entre 7 et 16° environ, se reproduisant et pouvant se fixer entre 9 et 11° (CRANFIELD, 1968).

*Ostrea lurida* CARPENTER. Huître indigène de la côte pacifique d'Amérique du nord, de la basse Californie jusqu'à l'Alaska. Sa croissance, même en immersion constante, est très lente; l'espèce atteint 2,5 à 5 cm en trois à cinq ans de culture dans le Puget Sound (état de Washington). Son élevage a été supplanté par celui de *C. gigas*.

*Ostrea denselamellosa* LISCHKE. Huître plate des côtes de Chine, de Corée et du Japon, elle a fait l'objet d'une culture intensive dans ce dernier pays entre les deux dernières guerres. Elle vit normalement en eau profonde, jusqu'à 45 m. Bien que sa croissance ait été satisfaisante, son élevage a été abandonné au profit de *C. gigas* et il est actuellement difficile de s'en procurer.

*Ostrea chilensis* PHILIPPI. Espèce de la Nouvelle-Zélande. Grâce à l'aspect très particulier de sa prodissoconque, elle a pu être identifiée au Pérou et au Chili, dans les îles Chiloé où elle fait l'objet d'un élevage restreint. Cette distribution offre un exemple de la possibilité de dispersion d'une espèce par les courants; de jeunes huîtres, fixées sur des épaves flottantes, ont pu être entraînées par le courant antarctique sud qui vient baigner le sud du Chili et se prolonge vers le nord par le courant du Pérou. Dans la région des îles Chiloé, elle vit dans des eaux dont la température varie entre 8 et 15 à 17° et dont la salinité est largement influencée par le régime pluvial. Elle incube ses larves plus longtemps que ne le fait *O. edulis* (5 à 6 semaines); en revanche, la durée de vie pélagique est très courte.

*Ostrea puelchana* D'ORBIGNY existe depuis les rivages du Brésil jusqu'au golfe de San Matias, au sud de Mar del Plata, en Argentine. Elle vit entre 9 et 30 m de profondeur à des températures comprises entre 11 et 20°. Elle peut atteindre 12 cm. La face interne des valves est grise avec des taches de couleur verte ou encore orangée violacée. Elle est commercialisée en Argentine.

*Ostrea atherstonei* BULLEN NEWTON vit habituellement bien au-dessous de la laisse des basses mers. Sa forme est ronde et la couleur rouge vineux de la valve plate est caractéristique. On la trouve en petite quantité dans la province du Cap (Afrique du sud).

Parmi les nombreuses autres espèces du genre *Ostrea*, peu ou pas exploitées, il convient de citer :

*Ostrea stentina* PAYRAUDEAU largement distribuée sur les côtes atlantiques, sur les rivages de la Méditerranée et dans la région indo-pacifique;

*O. permollis* SOWERBY ou « sponge oyster » est constamment associée à l'éponge *Stellata grabi* (Antilles, Floride, Caroline du nord);

*O. folium* LINNÉ appelée « cox-comb » en Australie vit dans la région indo-pacifique comme *O. sandwichensis* SOWERBY et *O. crista-galli* LINNÉ; *O. frons* LINNÉ est cosmopolite; *O. lima* SOWERBY existe à l'île Maurice, aux Philippines et à Hawaï; *O. megodon* HANLEY survit dans le golfe de Californie, aux îles Galapagos, au Pérou et en Australie.

## 2. Anatomie de l'huître (1).

Comme tous les mollusques, l'huître comprend une coquille et un corps doté de divers organes qui seront décrits succinctement, leurs fonctions étant étudiées plus longuement dans les chapitres suivants.

### **La coquille.**

L'huître est un mollusque dont le corps est protégé par une coquille bivalve : l'une des valves est concave, l'autre plus ou moins plate. On les désigne respectivement comme valve inférieure et valve supérieure, ou encore valve gauche et valve droite orientation obtenue en faisant reposer

---

(1) Par L. MARTEIL.

l'huître sur le côté, la charnière ou sommet vers l'observateur. On distingue encore, dans cette position, une zone dorsale, en haut, une zone ventrale, en bas, une zone antérieure, près de la charnière, une zone postérieure à l'extrémité opposée.

Les dimensions des coquilles varient avec les espèces et leur habitat. Dans le genre *Crassostrea*, la plus grande dimension est perpendiculaire à la charnière ; dans le genre *Ostrea*, les dimensions qui lui sont perpendiculaires et parallèles sont très voisines l'une de l'autre. Toutefois, l'habitat et les techniques d'élevage influencent la morphologie.

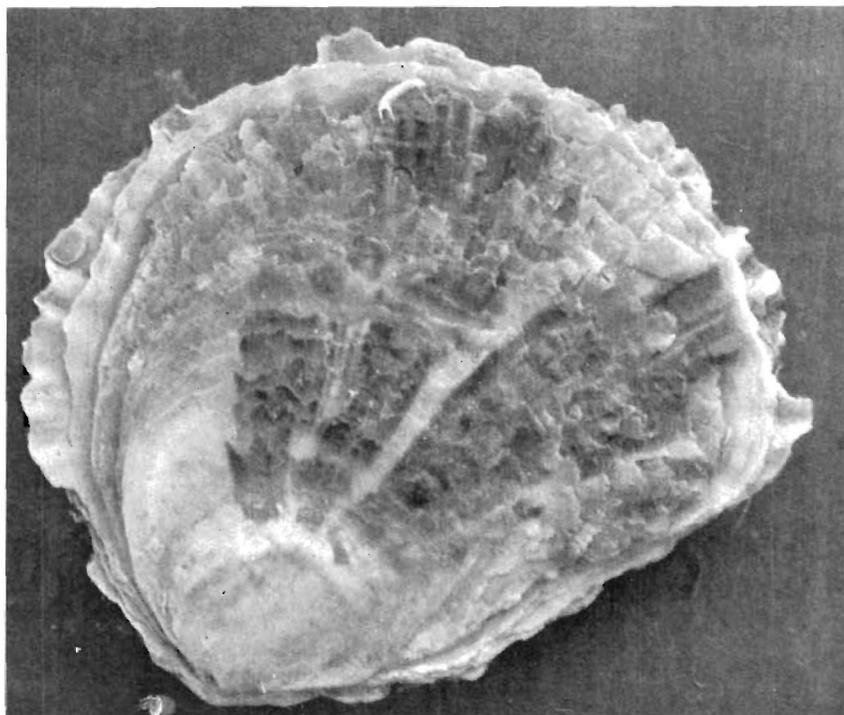


FIG. 8. — *O. edulis*, variété *bicolore* (baie de Quiberon, Morbihan).

La coloration externe des valves varie avec le substrat ou l'environnement. La pigmentation peut être homogène ou présenter des rayures ou des arborisations en forme de flamules violettes ou brunes comme on en trouve habituellement chez l'huître portugaise. Chez l'huître plate *O. edulis*, dont la coquille est habituellement uniment colorée en brun plus ou moins foncé, MARTEIL (1953) a confirmé l'existence d'une variété *bicolore*. On trouve en effet, fréquemment en Morbihan, du naissain d'huîtres plates dont la valve supérieure présente tantôt un ou deux rayons flexueux colorés en brun ou en violet, s'élargissant de la charnière jusqu'au bord opposé, tantôt de nombreuses veinules en forme d'arborisations, tantôt deux rayons blancs sur fond violet, etc. (fig. 8). Ces individus présentent, au stade du naissain, des ressemblances marquées avec les huîtres portugaises. A mesure que la coquille s'épaissit, les ornements tendent à s'estomper mais elles persistent de façon très nette chez de nombreux sujets pendant plusieurs années. Le phénomène, s'il est constant, est cependant plus fréquent au cours des étés lumineux et survient plus abondamment dans les zones océaniques que dans les parties supérieures des estuaires.

Un *ligament*, élastique, corné, réunit les deux valves et joue un rôle de charnière (fig. 9) ; c'est autour de cet axe que pivote l'écaille supérieure dans les mouvements d'ouverture et de fermeture de la coquille. L'élasticité du ligament tend à éloigner la valve plate de la valve creuse tandis que le muscle adducteur tend à les rapprocher.

Intérieurement, chez certaines espèces, on remarque sur la bordure des valves, la présence de *crénelures* ; bien visibles sur la valve plate d'*O. edulis* au voisinage de la charnière, elles

le sont encore plus chez *C. cucullata* (fig. 6) alors qu'elles font défaut chez *C. angulata* et *C. gigas*. L'emplacement où se trouve attaché le muscle adducteur est bien délimité et souvent coloré en violet dans le genre *Crassostrea*; il forme l'impression musculaire. D'un blanc nacré, la coquille intérieure de l'huître porte çà et là des taches vert-bouteille, notamment aux points d'attaque de l'annélide *Polydora*. Ce sont des membranes ténues de conchyoline recouvertes par la couche subnacré. On ne connaît pas toujours les raisons de leur formation.

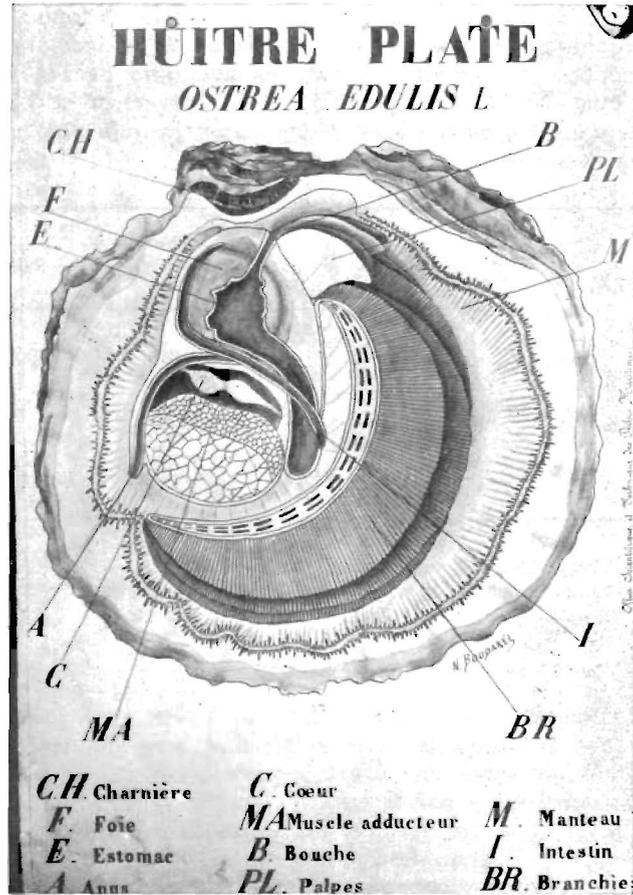


FIG. 9. — Planche anatomique d'*Ostrea edulis* (d'après BOUDAREL).

### Structure.

La coquille est constituée, de l'extérieur vers l'intérieur, de trois couches superposées :

a) le périostracum, film de nature organique très ténue ( $1 \mu$ ) ou *conchyoline* ; il disparaît rapidement, usé, chez les huîtres adultes ;

b) la couche prismatique faite de prismes constitués de cristaux de calcite enrobés dans une matrice de conchyoline ; elle est toujours présente sur la valve plate sous forme d'écaillés imbriquées ;

c) la couche lamelleuse subnacrée ou *calcite-ostracum* ; c'est la partie la plus importante. Elle est formée de feuillettes de lamelles de calcite entre de minces membranes de conchyoline. La partie où s'attache le muscle adducteur est appelée *hypostracum* ; c'est une couche plus dure, parfois pigmentée dans les espèces du genre *Crassostrea* et constituée par de l'aragonite. Aragonite et calcite sont des formes de cristallisation différentes de carbonate de calcium.

Il existe encore dans la coquille, mais de façon plus irrégulière, des *dépôts calcaires* localisés à la surface interne des valves sous forme d'amas crayeux, poreux et durs, tant chez les huîtres plates que chez les huîtres creuses. Le calcaire y est cristallisé au sein de lamelles disposées perpendiculairement aux lamelles subnacrées (RANSON, 1943). Ces dépôts ont été étudiés par KORRINGA (1951) qui a comparé leur composition chimique à celle des couches prismatiques et subnacrées (tabl. 1).

Ces dépôts calcaires sont considérés par KORRINGA comme un moyen pour le mollusque de diminuer le volume intérieur de l'espace intervalvaire à des fins d'économie, le dépôt ne requérant que 20 % du matériel organique ou inorganique nécessaire à la formation du même volume de coquille subnacrée. Ces dépôts sont souvent constitués au cours de l'été ; ils sont ultérieurement recouverts de calcite-ostracum. Sur le littoral français, la fréquence et l'importance de ces amas crayeux sont plus grandes dans les parties amont des estuaires qu'à proximité des embouchures ou que dans les baies largement ouvertes.

	Couche prismatique	Couche subnacrée	Dépôts calcaires
Ca CO <sub>3</sub>	94,7 %	98,5 %	90,9 %
Conchyoline	3,4	0,6	1,1
Sels	0,1	0,1	6,5
Divers (sable, vase)	1,8	0,8	1,5
	100,0 %	100,0 %	100,0 %

TABL. 1. — Composition comparée des couches prismatiques, subnacrées et des dépôts de calcaires chez *O. edulis* (d'après KORRINGA, 1951).

### Les chambres.

La chambre est une anomalie structurale. C'est une cavité peu profonde, plus fréquemment localisée dans la valve creuse que dans la valve supérieure, que l'on trouve vide ou remplie d'eau de mer, de matériel organique, de sable, etc. C'est le phénomène connu sous le nom de *chambrage*. Les parois des cavités sont constituées par la couche lamelleuse subnacrée sécrétée par la surface du manteau qui, lorsqu'elle vient d'être formée, est si fragile qu'elle peut être malencontreusement percée au cours de l'écaillage. L'épaississement progressif de la paroi masquera peu à peu l'existence des cavités que révélera cependant éventuellement une coupe transversale de la coquille.

Le chambrage peut être provoqué par différentes causes : variations de salinité, réduction du volume du corps après la ponte, pénétration de l'annélide *Polydora*, impossibilité d'expulser du matériel contenu en suspension dans l'eau (vase, sable, etc.) et rassemblé sous forme de pseudofèces.

### Formation de la coquille. Rôle du manteau.

Les huîtres trouvent dans l'eau de mer le calcium dont elles ont besoin ainsi que les éléments complémentaires qui entrent dans la composition de la coquille. On trouvera dans GALTSOFF (1964) et WILBUR et YONGE (1964) l'exposé des théories de la calcification dont les biochimistes poursuivent la mise au point.

Il paraît plus intéressant de rappeler le rôle essentiel que joue le manteau dans la formation de la coquille et donc de la croissance du mollusque. Les bords épaissis de cet organe sont parcourus par deux sillons déterminant trois bourrelets appelés externe, médian et interne (fig. 11).

Le bourrelet externe, en contact par une partie de sa surface avec le bord interne des valves dépose sous la fine pellicule de périostracum élaborée dans le sillon périostracal de la substance coquillière sous forme d'une couche de prismes (GRASSÉ, 1960). GALTSOFF précise que la glande périostracale sécrète de la conchyoline qui est étendue par des mouvements de va-et-vient avant de se calcifier (couche prismatique). En bref, le périostracum vient de la face interne du bourrelet externe, la couche prismatique de la surface externe du même bourrelet, la couche subnacrée étant sécrétée par toute la surface du manteau qui, restant en contact constant avec la coquille, permet à cette couche de s'accroître en épaisseur.

## HÛITRE PORTUGAÏSE

### *GRYPHAEA ANGULATA* Lk.

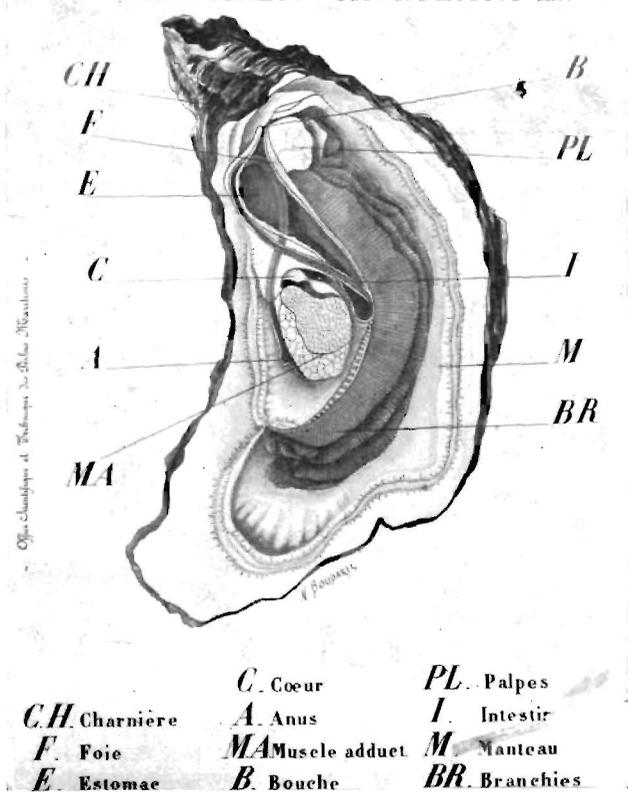


FIG. 10. — Planche anatomique de *C. angulata* (anciennement *Gryphaea*).

### Intérêt pratique de ces notions.

Le rappel des notions les plus importantes sur la structure et la formation de la coquille doit inciter les conchyliculteurs à réfléchir aux conséquences si désastreuses parfois de certaines pratiques. S'il est inévitable qu'au cours des manipulations effectuées sur parcs, à bord des embarcations ou à terre, surviennent des bris de coquille, il convient de tout faire pour en limiter l'importance à moins qu'on ne recherche délibérément ce résultat ; c'est le but de certains hersages ou déplacements à la fourche effectués pour réduire la croissance linéaire.

Dans tous les cas, cependant, on se rappellera que le bris du bord des valves occasionne généralement des blessures aux bourrelets du manteau dont on vient de souligner le rôle dans la

formation de la coquille. Ces blessures ne sont pas toujours apparentes mais leurs conséquences sont bien réelles. À cet égard, on doit signaler les effets particulièrement désastreux du triage mécanique en machines à tambour rotatif même si les parois sont en caoutchouc ; à la sortie de l'appareil, les bords des valves sont érodés comme s'ils avaient été limés et les examens en laboratoire ont confirmé les blessures provoquées au bord du manteau chargé de sécréter le périostracum et la couche prismatique.

### **Le corps.**

Le corps de l'huître est relié à la coquille par le manteau qui la sécrète et par le muscle adducteur qui l'attache aux deux valves. Il comprend différents organes correspondant aux fonctions physiologiques de la respiration, de la digestion, etc. dont on ne donnera ici qu'une très brève description nécessaire à la compréhension des termes utilisés dans les chapitres suivants.

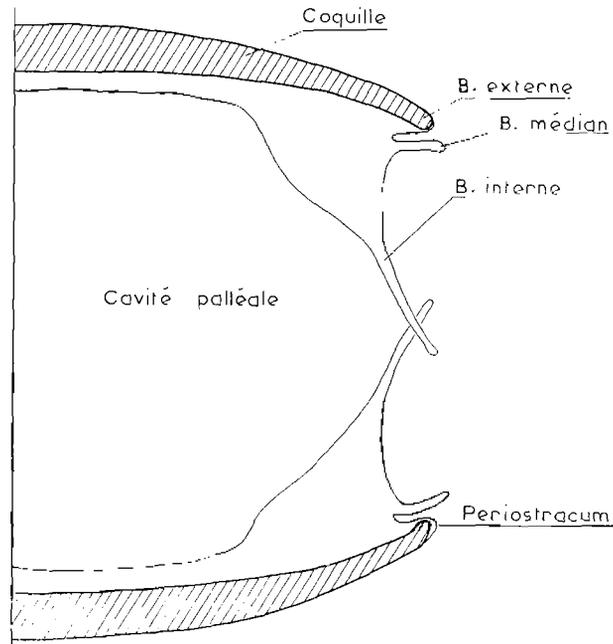


FIG. 11. — Schéma en section transversale des valves de l'huître entrouverte montrant la position des bourrelets du manteau pour empêcher l'entrée de l'eau dans la cavité palléale (d'après YONGE, 1960).

### **Le manteau.**

L'ensemble du corps mou de l'huître est revêtu d'un tégument appelé manteau. C'est une feuille de tissu conjonctif contenant des muscles, des vaisseaux sanguins, des nerfs et recouverte d'un épithélium unicellulaire. On y distingue deux lobes qui, soudés l'un à l'autre sur le bord antérodorsal, forment le capuchon céphalique recouvrant la bouche et les palpes labiaux (fig. 10). En revanche, les bords sont libres dans la région ventrale et suivent le contour de la coquille. L'espace libre compris entre les deux lobes du manteau est appelé cavité palléale (du latin *pallium* : manteau). Les branchies divisent cette cavité en deux, une partie ventrale ou chambre *inhalante*, une partie dorsale ou chambre *exhalante*.

Le bord épaissi du manteau est constitué, on l'a vu, de trois bourrelets ayant des fonctions bien distinctes (fig. 11). On a précisé le rôle du bourrelet externe dans la formation de la coquille. Le bourrelet médian porte de nombreux tentacules et joue un rôle sensoriel. Le bourrelet interne,

le plus développé, est lui aussi garni de tentacules et commande l'entrée de l'eau dans la cavité palléale en formant un voile qui en empêche ou en limite le passage. Ces bourrelets sont souvent pigmentés, la coloration paraissant être influencée par l'habitat et probablement aussi la qualité des substances ingérées. Cette pigmentation se transmet à la coquille.

En dehors du rôle capital que joue le manteau dans la formation de la coquille et la sécrétion du ligament, il contribue à abriter les œufs rejetés et les larves en cours d'incubation. Il stocke enfin les matériaux de réserve (glycogène et graisses) qui améliorent la condition de l'huître et donc sa valeur commerciale.

### **Le muscle adducteur.**

Les deux valves de l'huître sont reliées l'une à l'autre par un muscle dit adducteur dont les contractions tendent à les rapprocher l'une de l'autre, s'opposant ainsi à l'action du ligament de la charnière qui, lui, tend à les écarter. Il est composé de deux parties juxtaposées, l'une d'apparence translucide (partie vitreuse), l'autre plus opaque (partie nacrée). La première permet à l'animal de fermer rapidement ses valves pour une brève durée, la seconde assure une fermeture prolongée. Les mouvements saccadés et fréquents permettent notamment l'expulsion des pseudofèces, des œufs ou des larves. Les dimensions des deux parties du muscle varient selon les espèces et l'habitat (fig. 9). La partie vitreuse est plus développée chez *O. edulis* que chez *C. gigas* et autres espèces du même genre. La partie nacrée est plus grande chez les mollusques vivant dans les zones intertidales que chez ceux qui sont constamment immergés. Le *trompage* utilisé en ostréiculture tend à renforcer l'action de la partie nacrée afin d'obtenir que l'huître, exondée, demeure plus longtemps fermée, et vivante, pendant sa commercialisation.

### **Les branchies.**

La respiration des huîtres est assurée au moyen de branchies appelées encore *cténidies*. Il y en a deux, chacune d'entre elles étant composée de deux lames ou lamelles formées elles-mêmes de deux feuillettes, l'un direct ou descendant, l'autre réfléchi ou ascendant ayant la forme d'un « V ». Une section transversale d'une branchie représente ainsi un « W ». Les feuillettes sont reliés à leur partie distale (la plus proche du bord de la coquille) par une bande tissulaire en forme de sillon, la gouttière marginale, et par des jonctions interfoliaires qui les maintiennent écartés.

Chaque feuillette est constitué par une série de filaments accolés les uns aux autres, disposés en groupes ou plis qui donnent à la branchie son aspect plissé. Les plis comprennent un filament apical et des filaments latéraux ordinaires reliés à leur base par un filament principal différent. Le nombre de filaments par pli diffère légèrement suivant les espèces et les individus ; il oscille entre 9 et 12 chez *O. edulis* (YONGE, 1960), entre 12 et 19 chez *C. angulata* (COMPS, 1970), entre 11 et 17 chez *C. gigas* (QUAYLE, 1969), entre 10 et 16 chez *C. virginica* (GALTSOFF, 1964).

Chaque filament apparaît comme un tube d'épithélium cilié supporté par des baguettes chitineuses. Les cils, très nombreux, se divisent entre cils latéraux implantés sur les faces antérieures et postérieures des filaments et qui créent le courant inhalant, et cils frontaux et latéraux-frontaux convoyeurs de nourriture (GRASSÉ, 1960). On relève encore la présence de cellules à mucus qui rejettent leur contenu à la surface des branchies. A la base de chaque filament, il y a un vaisseau sanguin situé entre les baguettes chitineuses.

Entre deux tubes ou filaments contigus, existent de petites fenêtres ou *ostia* qui permettent le passage de l'eau de la chambre inhalante vers les chambres branchiales. La taille des ostia varie selon l'espèce ; elle est plus grande chez les *Ostrea* que chez les *Crassostrea*, car ainsi qu'on le verra dans le chapitre sur la reproduction, ces ostias doivent laisser passer les œufs émis par l'huître femelle. L'eau filtrée sort ensuite par la chambre exhalante.

Le rôle des branchies ne se limite pas à la satisfaction des besoins respiratoires, mais s'étend au domaine de la nutrition ; les particules en suspension dans l'eau filtrée sont retenues à la

surface des branchies, enrobées de mucus et conduites par les battements des nombreux groupes de cils vers la bouche. D'autres, les plus lourdes, tombent sur le manteau et sont rejetées sous forme de pseudofèces à partir de la chambre inhalante, les fèces véritables ou déchets issus de la digestion étant, elles, expulsées dans la chambre exhalante.

### Le système digestif.

L'appareil digestif de l'huître comprend une bouche s'ouvrant entre deux paires de palpes labiaux, un court œsophage conduisant les aliments jusqu'à l'estomac entouré d'une masse tissulaire généralement brunâtre à laquelle on donne communément le nom de foie (fig. 10). En fait, ce dernier organe n'exerçant aucune des fonctions du foie chez les vertébrés, il est préférable de l'appeler *masse digestive* ou *diverticules digestifs*. Ces diverticules sont composés de nombreux tubules (fig. 12) qui s'unissent pour communiquer par une série de conduits avec la cavité stomacale, simple dilatation entre les ouvertures de l'œsophage et de l'intestin. Celui-ci forme des boucles autour de l'estomac et se termine par un anus débouchant juste au-dessus du muscle adducteur, dans la chambre exhalante.

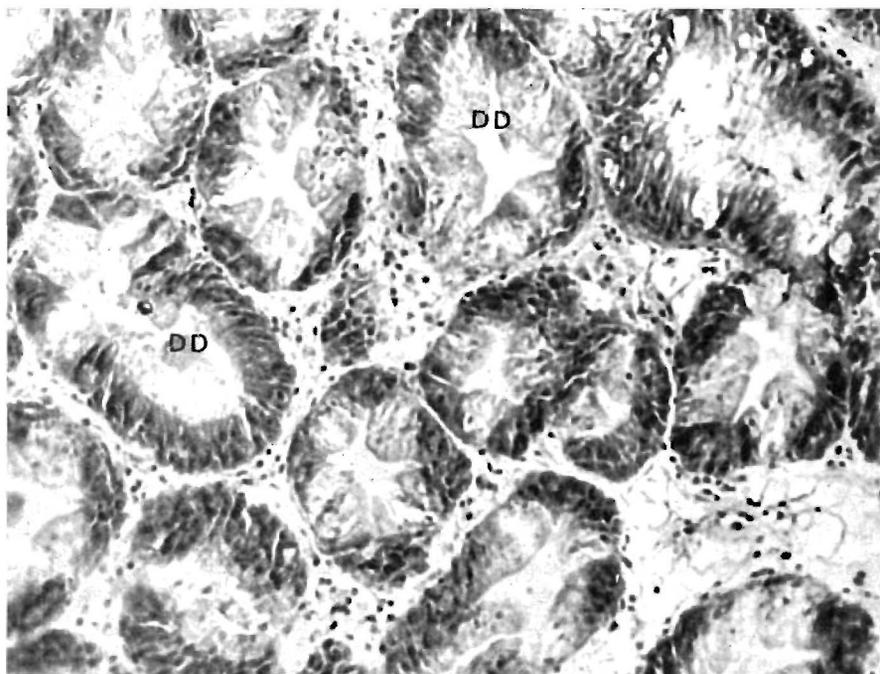


FIG. 12. — Coupe à travers la glande digestive d'*O. edulis* montrant les diverticules digestifs (DD). Gross.  $\times 400$  (photo I.S.T.P.M.).

Dans l'estomac se trouve le stylet cristallin dont l'une des extrémités butte contre une sorte de bouclier, la cuticule gastrique, précédemment connue sous le nom de flèche tricuspide. Long d'environ deux centimètres, le stylet se présente comme une sorte de bâtonnet fuselé, à tête arrondie, de consistance gélatineuse, de couleur brune ou jaunâtre. Il est composé de couches concentriques de muco-protéines. On lui reconnaît un double rôle dans la digestion ; tournant rapidement, il agirait comme organe de trituration des aliments ; en outre, se dissolvant dans le milieu moins acide de l'estomac, il libère des enzymes qui transformeraient l'amidon en sucres digestibles. Il abrite de nombreux spirochètes (*Cristispora sp.*) sans danger pour l'animal ou le consommateur.

Le stylet a la propriété remarquable de se dissoudre lorsque le mollusque jeune et de se reformer dès qu'il se nourrit. Il disparaît assez vite chez l'huître retirée de l'eau. On le découvre

aisément en coupant la masse digestive de l'huître fraîchement prélevée sur parc ; on ne doit évidemment pas le confondre avec quelque organisme parasite. Bien au contraire, son existence dans le mollusque comme celle des spirochètes qui lui sont associés témoignent, sur le plan pratique, de l'activité alimentaire de l'huître.

### **L'appareil reproducteur.**

Au plan anatomique, les organes reproducteurs de l'huître comprennent un double système de tubules ou acini très ramifiés de part et d'autre du corps dont les canaux se réunissent pour constituer des conduits plus importants qui s'unissent eux-mêmes en un seul conduit excréteur.

En hiver, pendant la phase de repos sexuel, les gonades ou glandes génitales sont à peine visibles ; elles se développent en revanche considérablement au printemps et en été dans le tissu conjonctif enveloppant la masse digestive. L'étude de la reproduction précisera les diverses étapes de ce développement.

### **L'appareil circulatoire.**

Comme les autres bivalves, l'huître possède un cœur, des artères, des veines et de larges sinus ou lacunes de dimensions variées qui remplacent les capillaires existant chez les vertébrés. Le cœur est situé au-dessus et à toucher le muscle adducteur (fig. 9). Il est enfermé dans la cavité péricardiale. On peut voir éventuellement battre le cœur lorsqu'en ouvrant l'huître on a déchiré le péricarde.

Le sang de l'huître est incolore et constitué de deux groupes de cellules, les cellules hyalines et les cellules granuleuses ou amibocytes. Selon GALTSOFF (1964), il ne contient pas d'hémocyanine, contrairement à ce qu'affirmaient certains auteurs. Arrivant des branchies où il s'est oxygéné, il est pulsé dans les artères et les artérioles qui le distribuent dans les différentes parties du corps. Il aboutit dans les grands espaces libres que sont les lacunes. Désoxygéné, il est alors renvoyé, partie jusqu'aux branchies, partie jusqu'aux reins (organes de Bojanus) débouchant dans la chambre exhalante où les déchets qu'il véhicule sont rejetés.

### **Le système nerveux.**

Du fait de son activité réduite, l'huître a un système nerveux peu développé comprenant une paire de cellules nerveuses agrégées près de la bouche (ganglion cérébro-pleural) et une autre plus grande sous le muscle adducteur (ganglion viscéral), les deux groupes reliés entre eux. Du premier ganglion partent des nerfs destinés au manteau, à la bouche et en général à la partie antérieure du corps ; du second, les nerfs allant au muscle adducteur et à la région postérieure.

## **BIBLIOGRAPHIE**

### **Taxonomie**

- BONNET (M.), LEMOINE (M.), ROSE (J.) et LAURE (A.), 1975. — Une ouverture nouvelle pour les cultures marines ; l'ostréiculture en Guyane. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 249.
- CAHN (A.-R.), 1950. — Oyster culture in Japan. — *Fish Wildl. Serv., Leaflet* 383, 80 p.
- CRANFIELD (H.-J.), 1968. — An unexploited population of oysters, *Ostrea lutaria* HUTTON, from Foveaux strait. — *N.Z.J. Mar. Freshw. Res.*, **2** (1), p. 3-22 et **2** (2), p. 183-203.
- DINAMANI (P.-I.), 1974. — Reproductive cycle and gonadial changes in the New Zealand Rock oyster, *Crassostrea glomerata*. — *N.Z. Mar. Freshw. Res.*, **8** (1), p. 39-65.

- GALTSOFF (P.-S.), 1964. — The american oyster *Crassostrea virginica* GMELIN. — *U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, **64**, 480 p.
- GMELIN (J.-F.), 1789. — *Caroli a LINNÉ Systema Naturae*, **1** (6), p. 3315-3334, 13 th. ed. (Lugduni, apud J.-B. Delamolliere, 1789).
- GRAS (M.-P.), 1975. — Etude préliminaire de l'acide désoxyribonucléique (A.D.N.) d'huîtres du littoral atlantique français. — *Cons. int. Explor. Mer*, C.M. 1975/K: 33.
- GUNTER (G.), 1950. — The generic status of living oysters and the scientific name of the Common american species. — *Amer. Midl. Nat.*, **43** (2), p. 438-449.
- HIS (E.), 1972. — Premiers éléments de comparaison entre l'huître portugaise et l'huître japonaise. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 219.
- KORRINGA (P.), 1952. — Recent advances in oyster biology. — *Quart. Rev. Biol.*, **27**, p. 266-308 and 339-365.  
— 1956. — Oyster culture in South Africa. — *Commerce and Industry*, **14** (7), p. 287.
- LAMARCK (J.-B.-P.), 1801. — Système des animaux sans vertèbres. — *Crapelet, Paris*, 432 p.
- LINNÉ (C.), 1758. — *Systema Naturae, Editio Decima, Reformato*: **1**, p. 696-700 *Holmiae*, Impensio direct, Laurentii Salvii.
- MENZEL (R.-W.), 1974. — Portuguese and Japanese oysters are the same species. — *J. Fish. Res. Bd Canada*, **31** (4), p. 453-456.
- MORE (P.), MORE (M.-T.), MONNET (R.) et POISBEAU (J.), 1971. — Electrophorèse en gel de polyacrylamide des protéines solubles de la partie transparente du muscle adducteur de cinq espèces d'*Ostreidae*. Intérêt taxonomique. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **273**, p. 222-225.
- NELSON (T.-C.), 1938. — The feeding mechanism of the oyster. On the pallium and the branchial chambers of *Ostrea virginica*, *O. edulis* and *O. angulata* with comparisons with other species of the genus. — *J. Morph.*, **63** (1), p. 1-61.
- ORTON (J.-H.), 1937. — Oyster biology and oyster culture being the Buckland lectures for 1935. — *Edward Arnold and Co., London*, 211 p.
- RANSON (G.), 1943. — Note sur la classification des ostréidés. — *Bull. Soc. Géol. Fr.*, **12**, p. 161-164.  
— 1948. — Prodissoconques et classification des ostréidés vivants. — *Bull. Mus. Hist. Nat. Belg.*, **24** (42), p. 1-12.  
— 1951. — Les huîtres, biologie, culture. — *LECHEVALIER, Paris: Savoir en Histoire Naturelle*, Vol. 23, 260 p.  
— 1967. — Les espèces d'huîtres vivant actuellement dans le monde, définies par leurs coquilles larvaires ou prodissoconques. Etude des collections des grands Musées d'Histoire Naturelle. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **31** (2) et (3), p. 128-199 et 205-274.
- SENO (H.), 1929. — A contribution to the knowledge of the development of *Ostrea denselamellosa*. — *J. imp. Fish ind.*, **24** (5), 161-169.
- STENZEL (H.-B.), 1947. — Nomenclatural Synopsis of supra specific groups of the family *Ostreidae* (Pelecypoda, Mollusca). — *Journal of Paleontology*, **21** (2), p. 165-185.
- THOMSON (J.-M.), 1954. — The genera of oysters and the australian species. — *Austr. J. mar. freshw. Res.*, **5** (1), p. 132-168.

## Anatomie

- COMPS (M.), 1970. — La maladie des branchies chez les huîtres du genre *Crassostrea*. Caractéristiques et évolution des altérations. Processus de cicatrisation. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **34** (1), p. 23-44.
- CREAC'H (P.-V.), 1957. — Variations physiologiques du phosphore total de la coquille de *Gryphaea angulata* LMK. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **21** (3), p. 415-430.
- GALTSOFF (P.-S.), 1964. — The American oyster, *Crassostrea virginica* GMELIN. — *Fish. Bull.*, **64**, 480 p.
- GRASSÉ (P.), 1960. — *Traité de Zoologie*. — V (2), Mollusques lamelibranches. — *MASSON et Cie, Paris*.
- KORRINGA (P.), 1951. — On the nature and function of « chalky » deposits in the shell of *Ostrea edulis* LINNÆUS. — *Proc. Calif. Acad. Sci.*, **27** (5), p. 133-158.
- LEENHARDT (H.), 1926. — Quelques études sur *Gryphaea angulata* (huître du Portugal). — *Ann. Inst. Ocean.*, N.S. **3** (1), p. 1-90.
- MARTEIL (L.), 1953. — Variété « BICOLOR » de l'huître plate *Ostrea edulis*. — *Sci. et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 7, p. 1-2.
- QUAYLE (D.-B.), 1969. — Pacific oyster culture in British Columbia. — *Fish. Res. Bd, Canada*, n° 169, 192 p.
- RANSON (G.), 1943. — La vie des huîtres. — *GALLIMARD, Paris*, 260 p.
- WILBUR (K.-M.) et YONGE (C.-M.), 1964. — Physiology of Mollusca. — *Acad. Press., Londres*, **1**, 473 p.
- YONGE (C.-M.), 1960. — Oysters. — *COLLINS, ed. Londres*, 260 p.

## CHAPITRE II

### LE TRANSPORT DE L'EAU ET LA RESPIRATION (1)

Les huîtres assurent leurs échanges avec le milieu hydrique dans lequel elles vivent en maintenant une circulation permanente à travers leurs branchies (*cténidies*) ; l'eau qui traverse l'animal permet d'assurer la prise en charge de la nourriture, les échanges gazeux respiratoires et l'expulsion des déchets ou des éléments indésirables. De nombreux travaux ont été consacrés à ces problèmes, principalement par GALTSOFF (1964), JORGENSEN (1966) et WILBUR et YONGE (1966).

Dans ce chapitre sur la respiration, on ne traitera que du problème du transport de l'eau, appelé parfois pompage ou, par analogie avec les vertébrés, ventilation branchiale. La filtration proprement dite sera étudiée plus loin ; elle n'intervient en effet que dans la fonction de nutrition. En fait, l'eau de mer peut être pompée sans subir de filtration (RICE et SMITH, 1958). Le vocabulaire utilisé est parfois ambigu ; l'utilisation de méthodes différentes pour évaluer l'importance du débit palléal et le taux de filtration, notion indissociable de celle de tamis ou de filtre branchial, explique les confusions parfois commises.

#### 1. Le transport de l'eau.

##### *Mécanisme.*

Les huîtres sont des organismes benthiques dont le débit palléal est réglé par action combinée du muscle adducteur et du ligament, du manteau et des branchies, les palpes labiaux jouant plus particulièrement un rôle dans la sélection des particules alimentaires.

##### **Rôle du ligament et du muscle adducteur.**

Le ligament a un rôle passif, le muscle adducteur un rôle actif ; leur action permet l'adaptation de l'amplitude de l'entrebâillement des valves à l'importance du courant inhalé. COLLIER et ses collaborateurs (1953) ont montré qu'il existe une relation étroite entre les différents types d'activité valvaire des huîtres et l'importance du courant de transport.

##### **Rôle du manteau.**

Les bords du manteau délimitent la zone de pénétration de l'eau dans la cavité palléale. Le repli palléal médian joue un rôle sensitif et ses tentacules ont la possibilité de s'opposer au passage des particules en suspension. Le repli interne musculéux peut se déplacer et arrêter partiellement ou totalement le courant inhalé même lorsque les valves sont bâillantes (HOPKINS, 1933). Chez *C. angulata* plongée dans une suspension d'amidon, la cavité palléale se ferme par rapprochement des deux lobes opposés du manteau.

---

(1) Par E. Hts.

L'existence d'une chambre promyale chez les huîtres du genre *Crassostrea* offre un passage supplémentaire au courant exhalé et augmente la capacité de pompage des huîtres creuses ; le balayage de la cavité palléale devient plus efficace et permet une meilleure adaptation aux eaux d'estuaire généralement turbides. *O. edulis*, on le sait, n'a pas de chambre promyale.

### Rôle des branchies.

Le courant inhalé pénètre dans la cavité intervalvaire le long de la bordure ventrale de la coquille ; il passe sur la surface cténiidiale des lamelles branchiales à travers les ostias et les tubes aquifères et s'écoule dans la chambre exhalante après avoir été débarrassé des particules nutritives et d'une partie de son oxygène dissous. Le rôle des branchies est double.

a) Elles agissent comme une pompe grâce à leurs cils latéraux dont les battements synchrones maintiennent la pression hydrostatique de la cavité palléale. Une perturbation locale de ce synchronisme s'accompagne immédiatement d'une chute de pression et d'une diminution de la vitesse du courant transporté (GALTSOFF, 1964). Les cils latéro-frontaux et frontaux interviennent surtout dans les processus de rétention et de sélection des particules alimentaires.

b) Elles ont aussi une fonction régulatrice, grâce à leurs muscles dont la contraction produit une diminution du diamètre des ostias ou leur fermeture ; la porosité du filtre branchial est modifiée et le débit palléal diminue. Un relâchement musculaire a des effets inverses.

De plus, les changements de position des lamelles branchiales dans la cavité palléale et la contraction des ostias s'accompagnent généralement d'une augmentation d'activité du muscle adducteur et du manteau.

Tous ces mécanismes de régulation du débit palléal permettent à l'huître de s'adapter aux différentes conditions de milieu.

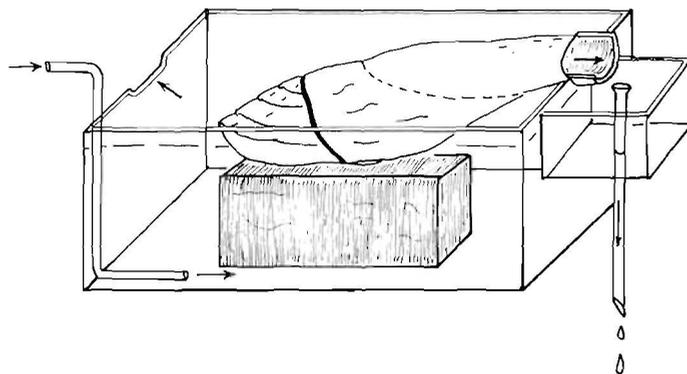


FIG. 13. — Schéma de la chambre à niveau constant pour mesure du volume d'eau transporté par les branchies (d'après GALTSOFF, 1964).

### Méthodes de mesure du courant de transport.

#### Les méthodes directes.

Elles permettent de connaître le *taux de pompage* ou débit palléal. Elles consistent à canaliser et à mesurer en valeur absolue les quantités d'eau de mer exhalées, rejetées par le mollusque. De nombreuses techniques ont été mises au point. Dans le montage utilisé par GALTSOFF, l'animal, après avoir été soigneusement lavé, brossé et débarrassé de tout épibionte, est fixé sur un support dans un premier réservoir alimenté en eau de mer courante communiquant avec un petit récipient muni d'un tube de trop-plein vertical qui permet d'ajuster très exactement les niveaux des deux compartiments en début d'expérience (fig. 13). La partie postéro-latérale exhalante de l'huître est

enrobée dans une gaine de caoutchouc souple qui canalise l'eau de mer rejetée vers le petit compartiment d'où elle s'écoule par un tube de trop-plein. La quantité écoulée pendant un temps donné permet de calculer le débit palléal ou taux de pompage ou de ventilation.

### Les méthodes indirectes.

Elles indiquent le *taux de filtration*. Elles ont été utilisées par de nombreux chercheurs qui abordaient le problème de la nutrition des lamellibranches et s'efforçaient de déterminer chez les différentes espèces la porosité du filtre branchial et de mettre en évidence la possibilité de sélection des particules alimentaires. Ces méthodes permettent d'évaluer, indirectement, les volumes d'eau ayant traversé le filtre branchial. En effet, un mollusque immergé dans une eau de mer contenant des éléments en suspension à une concentration donnée retient ces particules par filtration. La clarification du milieu est d'autant plus rapide que les quantités filtrées sont plus grandes. On trouvera dans les publications de WILLEMSSEN (1952), JORGENSEN (1955, 1960, 1966) ou GALTSOFF (1964) des études détaillées des différentes techniques basées sur ce principe et les résultats obtenus. La plupart des travaux récents intéressent d'ailleurs principalement la moule, les pectens, les coques ou les clams.

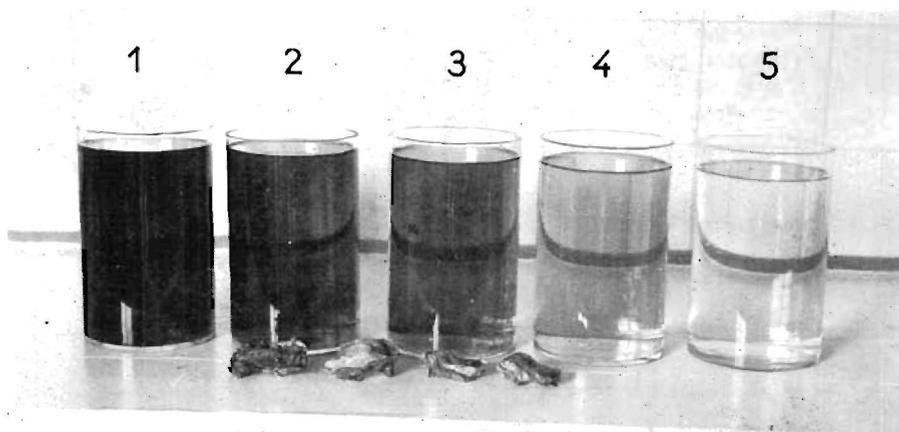


FIG. 14. — Stades de décoloration d'une solution de rouge neutre en eau de mer par *C. gigas*. 1: témoin; 2, 3, 4, 5: décoloration après 2, 3, 5 et 6 heures (d'après His, 1972) (photo I.S.T.P.M.).

Les substances utilisées en suspension ont été diverses : vase, graphite colloïdal, rouge neutre, hémocyanine de crustacés, hémoglobine de vertébrés, éléments du phytoplancton ont été employés. Les expériences de VIALLANES (1892) chez l'huître plate, l'huître portugaise et la moule sont restées célèbres ; il utilisait la vase comme l'a fait plus tard RANSON (1926), pesant les sédiments précipités pour en déduire le taux de filtration. LUND (1957) a fait appel au même produit chez *C. virginica*, l'huître américaine, mais effectuait ses mesures au néphélomètre.

La décoloration par les mollusques d'une solution de rouge neutre en eau de mer a été utilisée par COLE et HEPPER (1954), puis par LUBET et CHAPPUIS (1964) chez la moule, ces derniers confrontant les résultats obtenus par cette technique avec ceux de la méthode directe. HIS (1970, 1972) a testé ce colorant dans une comparaison entre *C. angulata* et *C. gigas* (fig. 14).

### Valeur respective des méthodes directes et indirectes.

Les estimations du taux de pompage obtenues par la méthode directe varient d'un auteur à l'autre pour une même espèce. Ceci tient au fait que les huîtres en observation ont pu être

perturbées par le manchon de caoutchouc. De plus, les mollusques sont très sensibles aux stimulations physiques ou chimiques qui peuvent entraîner l'occlusion partielle ou totale de la cavité palléale et, par suite, restreindre ou interrompre le courant transporté. Il sera donc nécessaire pour obtenir des données cohérentes, de permettre une acclimatation suffisante de l'huître aux conditions expérimentales. Un des avantages de la méthode directe est qu'elle permet des observations de longue durée.

Par contre, les méthodes indirectes ne sont utilisables que pendant un laps de temps assez court, les sujets étant placés dans un volume d'eau limité; les mesures ne sont valables, théoriquement, que si l'eau de mer est filtrée une seule fois; de plus, il se produit dans le milieu une accumulation des déchets du métabolisme des huîtres. Là encore, les données des différents auteurs sont très variables.

Espèce	Auteur	Caractéristiques de l'huître	Conditions expérimentales	Résultats
<b>Crassostrea</b>				
<i>C. angulata</i>	VIALLANES, 1892	18 mois	—	5 l/h
<i>C. virginica</i>	GALTSOFF, 1964	adultes	19°5	quelques litres à 13 l/h
id.	id.	id.	« steady state »	19 à 21 l/h
id.	LOOSANOFF et coll., 1946	long. = 10 cm Pds vif chair : 20 g	19° à 25°8	4 l à 20,65 l moyenne 13,21 l
id.	LOOSANOFF, 1958	—	28° à 34°	20,25 à 29 l/h max. 40 l/h
id.	COLLIER, 1959	—	—	10 à 22 l/h
<b>Ostrea</b>				
<i>O. edulis</i>	YONGE, 1960	long. = 10 cm	15°	11,35 l/h
id.	ALLEN, 1952	18 mois - 2 ans Long. = 1,9 à 3,9 cm — Pds sec de la chair : 80 mg	17° à 18°	1 l/h ou 6,6 ml/h/mg chair sèche
id.	DRINNAN, 1959	adultes	18°5	3,39 à 4 l/h
id.	VIALLANES, 1892	18 mois	—	1 l/h
<i>O. lurida</i>	LOOSANOFF et ENGLE, 1947	—	—	Max. de 26 l/h

TABLE 2. — Taux de pompage chez les huîtres, selon différents auteurs.

Des tentatives ont été faites pour calculer le taux de pompage d'après le taux de filtration obtenu par la méthode indirecte. Taux de pompage et taux de filtration ne sont égaux que lorsque l'organisme retient toutes les particules transportées par le courant qui les traverse, c'est-à-dire lorsque l'efficacité du filtre branchial égale 100 %. Or, les différentes particules admises dans la cavité palléale ne sont pas retenues de la même façon; on note des variations importantes selon la taille, la nature et la concentration du milieu par exemple.

Pour JORGENSEN (1943) le volume d'eau pompée peut être obtenu par la formule suivante :

$$V = \frac{\text{Log. conc. O} - \text{Log. conc. T}}{\text{Log } e} M$$

*M* étant le volume de la suspension, en litres

conc.  $O$  et conc.  $T$ , les concentrations de cette suspension au commencement de l'expérience et au temps  $T$  (exprimé en heures), e la base népérienne. L'équivalence des résultats obtenus par les deux méthodes a été contestée par WILLEMSEN, GALTSOFF et OWEN.

### Quantités d'eau transportées.

#### Valeurs absolues.

Les valeurs chiffrées du courant transporté, pour une espèce donnée, n'ont qu'une signification relative car elles dépendent de la taille, de l'état physiologique et surtout des conditions de milieu qui existaient lors de l'observation. On a réuni dans un tableau (tabl. 2) les résultats obtenus par divers auteurs, compte tenu de divers paramètres (âge, poids, taille, température...). On constate que pour une même espèce, les données sont très différentes. Pour les rendre comparables, on préfère généralement se référer à la taille des huîtres (fig. 15) plutôt qu'à la teneur en azote de la chair comme le préconisait JORGENSEN (1955).

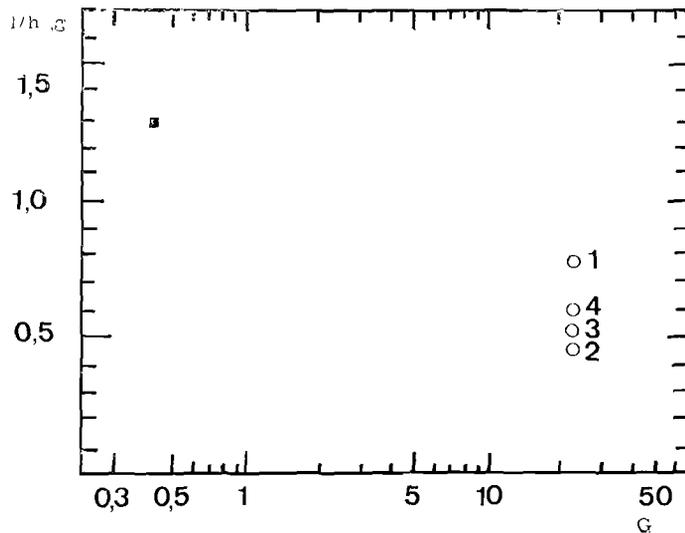


FIG. 15. — Relations entre taux de pompage et poids humide de chair chez *O. edulis* (carré noir) à 17-18° selon ALLEN, 1962; chez *C. virginica* (cercles blancs): à 19-26° selon LOOSANOFF et NOMEJKO, 1946 (1), à 16-28° selon LOOSANOFF, 1958 (2), à 10-28° selon GALTSOFF et all., 1947 (3), et à 21-22° selon JORGENSEN, 1952 (4).

#### Variations.

L'intensité du courant transporté varie en fonction de facteurs intrinsèques (ou internes) et de facteurs extrinsèques (ou externes).

##### a) Facteurs internes.

Les particularités anatomiques, l'âge, l'état physiologique modifient le taux de pompage. La surface des branchies, variable selon la taille des individus, est un élément primordial; l'existence d'une chambre promyale chez le genre *Crassostrea* augmente le taux de pompage (NELSON, 1938; YONGE, 1960). Bien qu'aucune donnée précise n'existe sur la relation entre l'âge et l'intensité du transport d'eau, il semble bien que des différences peuvent se manifester entre des sujets d'âges différents. Par ailleurs, le pompage ne s'effectue pas « comme par une machine » dont le fonctionnement dépendrait uniquement de facteurs externes; il est dirigé par les besoins de l'huître et par son état physiologique. Ainsi, après la ponte, on note chez l'huître américaine une diminution sensible de l'activité journalière.

En outre, chaque animal manifeste une sensibilité individuelle : chez deux huîtres, *C. virginica*, de même origine, de même taille et de même âge, placées dans des conditions de milieu identiques, pendant deux jours, les quantités totales d'eau pompées ont été respectivement de 77,5 litres et de 457 litres, avec des fluctuations fréquentes de 5 litres et 13 litres par heure (GALTSOFF, 1964). Ces variations individuelles pourraient être expliquées chez les mollusques par l'intervention de facteurs internes de contrôle, les ganglions viscéraux selon NAGABUSHANAM (1962) ou cérébroïdes selon LUBET et CHAPPUIS (1966) pouvant jouer un rôle dans ce processus.

b) *Facteurs externes.*

Ils sont nombreux et intéressent éventuellement la durée du temps d'émersion, le cycle de marée, l'éclairement, la turbidité, la température, le pH, la salinité, la présence de certaines substances dans l'eau (métabolites, hydrates de carbone, etc...). Divers auteurs ont tenté, expérimentalement, de préciser les limites d'action de ces paramètres.

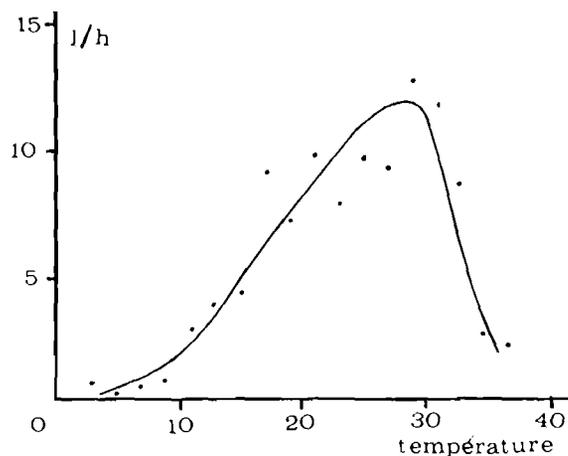
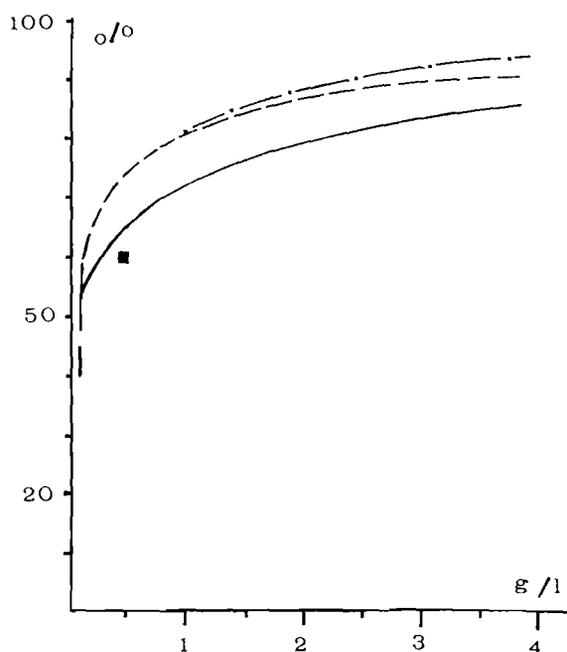


FIG. 16, à gauche. — Pourcentage de réduction du débit palléal chez *C. virginica* en fonction de la turbidité (en g/l) et de la nature de la matière utilisée : terre à foulon (carré plein), kaolin (trait plein), craie (tireté), vase (point et tiret) (selon FURFARI, 1966).

FIG. 17, à droite. — Taux de pompage en l/h en fonction de la température (selon FURFARI, 1966).

a) *L'émersion* influence la croissance, WALNE (1958) l'a montré chez l'huître plate. On en mesure les effets sur le taux de pompage en étudiant l'activité valvaire journalière. Chez des sujets de *C. virginica*, constamment immergés en milieu naturel, la durée moyenne quotidienne d'activité valvaire a varié entre 19 et 24 h.

b) Ni l'influence du cycle de marée, ni celle de l'éclairement n'ont pu être démontrées chez les huîtres.

c) *La turbidité* intervient sur l'activité valvaire. En eau de mer peu turbide, chez l'huître creuse américaine le courant de transport d'eau serait plus important (LUND, 1957). Lorsque la charge augmente, il y aurait réduction du volume transporté. Expérimentalement, LOOSANOFF et TOMMERS (1948), LOOSANOFF (1961) ont montré que l'addition à un litre d'eau de mer de 100 mg de vase, de carbonate de chaux, de kaolin, etc... diminue le débit palléal de 50 %, réduction qui atteint plus de 80 % si la charge atteint 1 000 mg par litre. Chez l'huître japonaise, *C. gigas*, le pouvoir de filtration n'est pas modifié si l'on augmente de 50 à 1 000 mg par litre la quantité de bentonite mise en suspension dans le milieu (CHIBA et OSHIMA, 1957) (fig. 16).

La présence de quantités importantes d'éléments planctoniques peut conduire à des résultats analogues à ceux d'une charge d'éléments minéraux. Dans des cultures d'algues unicellulaires à

concentrations très élevées, le pompage diminue ou s'arrête (LOOSANOFF, 1961) sans qu'on sache si l'action exercée est purement mécanique ou imputable aux produits sécrétés dans le milieu par ces algues.

d) *La température* agit sur la physiologie de l'animal. Chez *C. gigas*, le débit palléal serait maximum à 20° selon HOPKINS (1935) et le volume d'eau varierait entre 1,25 litre par heure à 1° et 6,24 litres par heure selon ELSEY (1936). HIS (1972) a enregistré chez *C. angulata* et *C. gigas* des durées d'ouverture quotidiennes de plus de 12 h et atteignant parfois 24 h pour des températures supérieures à 10° mais aussi à 5°. Chez l'huître américaine (fig. 17), la filtration serait faible au-dessous de 8° mais persisterait éventuellement chez quelques individus à 1°, le pompage augmenterait régulièrement entre 8 et 16°, le maximum serait atteint entre 30 et 32° avec un volume moyen horaire de 12,983 litres/heures. Au-delà de 34°, l'activité chute nettement. Exceptionnellement, chez un individu donné, et non plus sur un groupe comme précédemment, on a mesuré un débit de 37,446 l/h et même, pendant un temps très court, de 5 à 15 minutes, l'équivalent de 40 l/h. D'une manière générale, on admet, et l'on rejoint ici le concept de *racés physiologiques*, que les individus des populations septentrionales auraient un taux de pompage plus élevé que ceux des régions méridionales, à une température donnée.

e) *Le pH* n'interviendrait dans le débit palléal, pour le réduire, qu'au-dessous de 7 et plus particulièrement au-dessous de 4,5. Or, en milieu naturel, les huîtres sont immergées dans des eaux dont le pH est dans la majorité des cas supérieur à 7 et souvent compris entre 8 et 8,3.

f) *La salinité* ou plus exactement les variations auxquelles sont soumises les huîtres d'une population donnée, adaptée à des conditions de salure définies, influencent l'activité de pompage. Chez *C. gigas* adaptée à des eaux de salinité comprise entre 25 et 29‰, une chute de celle-ci à 20‰ modifie peu le débit palléal qui s'arrêtera entre 13,5 et 10‰ (HOPKINS, 1936). Chez les huîtres *C. virginica*, acclimatées à 27‰ et transférées directement à 20, 15, 10 et 5‰, il y a des réductions du taux de pompage qui seront respectivement de 24, 85, 90 et 99,6 % du taux mesuré à 27‰. De même, le transfert d'un milieu plus saumâtre dans des eaux de salinité de 20 à 25‰ s'accompagne d'une chute temporaire du débit palléal qui redeviendra normal au bout d'une heure ou deux (LOOSANOFF, 1952). On a déjà signalé dans la première partie de cet ouvrage les conséquences de ces variations sur le comportement et la croissance des jeunes huîtres et adultes.

Chez l'huître plate, *O. edulis*, le débit palléal important pour des salinités de 32 à 37‰ est encore élevé à 27‰ et devient médiocre à des valeurs plus basses (22‰) mais aussi très élevées (42‰) selon RENZONI (1963).

g) Certaines substances, enfin, peuvent modifier l'activité valvaire et par suite le taux de pompage, l'augmenter ou le réduire. C'est le cas de la diantline, de nature hormonale, émise avec les spermatozoïdes ; elle a la propriété de stimuler le pompage par action au niveau du muscle adducteur dont elle provoque le relâchement et sur les ostias qu'elle dilate. C'est encore le cas de substances carbohydratées en solution dans l'eau de mer trouvées dans le golfe du Mexique qui, selon COLLIER (1953), seraient indispensables au pompage de l'eau chez *C. virginica* dont elles augmenteraient le débit palléal. L'hypothèse est cependant controversée ; les teneurs en sucre signalées par COLLIER ne sont d'ailleurs pas généralement rencontrées dans les eaux des zones ostréicoles (JORGENSEN, 1966).

A l'inverse, d'autres substances auraient une action défavorable. Comme l'a montré GALTISOFF (1964) et plus récemment HIS (1970 b) chez *C. angulata*, l'accumulation de déchets du métabolisme de l'huître est accompagnée d'une très sensible perturbation de son activité valvaire, avec augmentation des battements et des périodes d'occlusion de la cavité palléale, réduisant l'importance du courant transporté. De même, les métabolites externes ou substances ectocrines peuvent exercer une influence défavorable. La diminution du taux de pompage des huîtres en présence d'une forte concentration d'algues, signalée plus haut, peut être provoquée par l'action des produits sécrétés des cellules libérées dans le milieu de culture aussi bien que par l'action mécanique de ces très nombreux éléments.

Les données qui viennent d'être rapportées ont été acquises pour la plupart expérimentalement. Pour intéressante que soit l'expérimentation, facteur par facteur, elle s'exerce dans des conditions souvent très différentes de celles qui existent dans le milieu naturel. On doit donc accueillir avec

réserve ces résultats, l'action combinée des divers facteurs, qui s'exerce en nature, pouvant avoir des conséquences différentes de celles de chacun des paramètres pris isolément.

## 2. La respiration.

Les échanges gazeux avec le milieu hydrique s'effectuent principalement au niveau des branchies et, pour une moindre part, au niveau du manteau assez fortement vascularisé. On en mesure l'intensité par le pourcentage d'oxygène consommé.

### Les quantités d'oxygène consommé, variations.

Les données sont assez fragmentaires ; la plupart ont été obtenues par des techniques consistant à placer les bivalves dans un volume d'eau déterminé à l'abri de l'air, en milieu confiné, et à suivre, dans le temps, la diminution des quantités d'oxygène dissous mesurées initialement. Ces quantités sont exprimées généralement en mg d'oxygène ; on obtient, si besoin est, le volume en ml correspondant en multipliant le poids par 0,7.

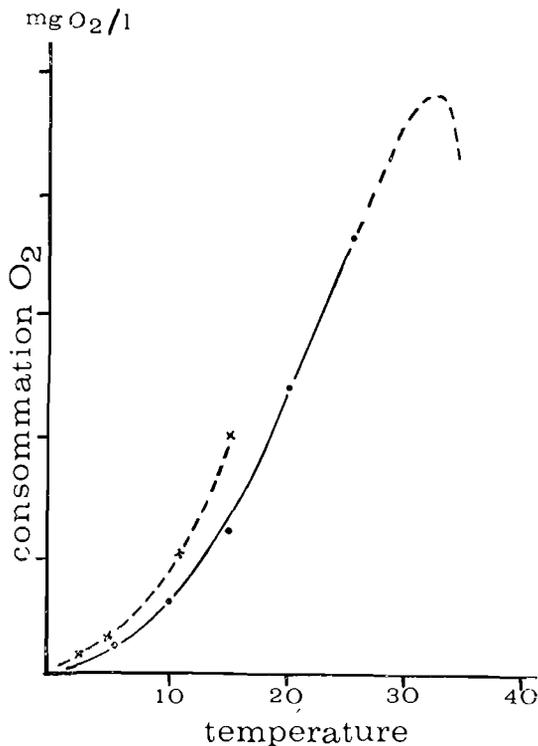


FIG. 18. — Consommation d'oxygène en mg/l en fonction de la température chez *O. edulis* (d'après FURFARI, 1966) : consommation pour 100 g d'huîtres vivantes d'après PEDERSEN, 1947, et extrapolation d'après les données de LOOSANOFF, 1958 (point et trait plein) ; consommation par huître selon WOOD, 1961 (croix et tirets).

PEDERSEN (1947) a évalué la consommation par rapport à 100 grammes de poids total de l'huître plate, *O. edulis* (coquille + chair + eau intervalvaire), à différentes températures :

Température	Consommation d'oxygène (en mg/h)
0°	négligeable
5	0,12
10	0,30
15	0,60
20	1,20
25	1,80

WOOD (1961), de son côté, mesurait une consommation horaire par huître de 0,06 mg à une température de 1° et atteignant 1 mg à 15°.

Chez les espèces du genre *Crassostrea*, VONKEN (1970) a estimé qu'une *C. angulata* de 54 g utilisait 1,026 mg d'oxygène par heure, à une température de 25° et une salinité de 28‰. Chez l'huître américaine, *C. virginica*, MITCHELL (1914) évaluait la quantité d'oxygène, pour 100 g, entre 0,7 et 3,4 mg pour des températures comprises entre 12 et 28°, et GALTISOFF (1964) rapportait des valeurs variant de 3 à 5,8 mg, de 2,99 à 4,24 mg par huître et par heure à des températures de 25°, les variations observées dépendant notamment du poids des animaux, de l'état sexuel, etc.

Pour illustrer l'influence de la température, FURFARI (1966) a comparé les données de LOOSANOFF sur le taux de pompage des huîtres et extrapolé celles de WOOD et PEDERSEN (fig. 18). La consommation d'oxygène présente un maximum vers 32° et diminuerait rapidement au-delà de cette température.

D'autres paramètres influencent le taux de consommation mais ne semblent pas avoir l'importance de la température. Le rôle de la salinité est contesté, certains considérant qu'un long séjour

en milieu hypotonique augmenterait les échanges gazeux. En revanche, des pH inférieurs aux valeurs habituellement mesurées en eau de mer diminuent la consommation d'oxygène, diminution qui atteindrait, selon GALTISOFF, 50 % à pH 6,5 et 90 % à pH 5,5.

### 3. L'anaérobiose.

Les bivalves peuvent survivre hors de l'eau pendant des durées variables en maintenant leurs valves étroitement fermées. LUND (1957) a montré que des huîtres américaines, *C. virginica*, restaient vivantes pendant 18 jours à des températures de 14 à 23° et au maximum pendant 7 jours entre 26 et 32°. Au Canada, sur la côte atlantique, où une couche de glace épaisse de 0,60 m recouvre les eaux dès la fin de l'automne, les huîtres de la même espèce, pêchées auparavant, sont conservées hors de l'eau vivantes plusieurs semaines à une température inférieure à + 5° et même 4 mois à + 1° si elles sont en bonne condition au moment de la mise en réserve (MEDCOF, 1961), sous réserve qu'un état hygrométrique élevé soit constamment maintenu. Bien que les huîtres plates soient moins résistantes que les creuses, *O. edulis* peut supporter une longue période d'exondation dans des conditions voisines de celles qui sont maintenues au Canada ; elles pourraient rester vivantes jusqu'à 24 jours (KORRINGA, 1952). L'expérience pratique montre que les huîtres plates et creuses cultivées en France, en bonne condition, correctement « trompées », c'est-à-dire habituées à rester fermées, et soigneusement emballées, peuvent, elles aussi, survivre à un long stockage à sec si l'on maintient des valeurs de température et d'hygrométrie appropriées.

La survie, en l'absence d'oxygène, s'accompagnerait d'une glycolyse anaérobie ; les acides non volatiles libérés seraient neutralisés par le carbonate de calcium de la coquille. Ce métabolisme anaérobie pourrait selon DUGAL (1939) se prolonger aussi longtemps que les réserves en glycogène du mollusque seraient utilisables, ce que contestent d'autres auteurs.

En conclusion, il apparaît que l'importance du débit palléal dépend davantage des exigences nutritionnelles que respiratoires. Le taux de pompage est lui-même fonction des besoins de l'organisme et de facteurs internes et externes.

### BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (J.-A.), 1962. — Preliminary experiments on the feeding and excretion of bivalves, using *Phaeodactylum* labelled with P<sup>32</sup>. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **42**, 609-623.
- CHIBA (K.) et OSHIMA (Y.), 1957. — Effects of suspension particles on the pumping of marine bivalves, specially of Japanese neckclam. — *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, **23**, 348-353.
- COLLIER (A.), 1959. — Some observations on the respiration of the American oyster *Crassostrea virginica* (GMELIN). — *Publ. Inst. mar. Sci.*, **6**, 92-108.
- COLLIER (A.), RAY (S.-M.), MAGNITZKY (A.-W.) et BELL (J.-O.), 1953. — Effect of dissolved organic substances on oysters. — *U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, **54** (n° 84), 167-185.
- COLE (H.-A.) et HEPPER (B.-T.), 1954. — The use of neutral red solution for the comparative study of filtration rates of Lamellibranchs. — *J. Cons.*, **20**, 197-204.
- DRINNAN (R.-E.), 1964. — An apparatus for recording the water pumping behaviour of Lamellibranchs. — *Neth. J. Sea Res.*, **2** (2), 223-232.

- DUGAL (P.-L.), 1939. — The use of calcareous shell to buffer the product of anaerobic glycolysis in *Venus mercenaria*. — *J. Cellul. Comp. Physiol.*, **13**, 235-251.  
 — 1940. — Le glucose comme agent de résistance à l'asphyxie chez *Ostrea virginica*. — *Ann. l'A.C.F.A.S.*, Montreal, **6**, 114.
- ELSEY (C.-R.), 1936. — The feeding rate of Pacific oyster. — *Prog. Rep. Pac. Fish. Exp. Stat.*, **27**, 6-7.
- FURFARI (S.-A.), 1966. — Depuration Plant Design. — *U.S. Dep. Health. Publ. Health Service*, 119 p.
- GALTSOFF (P.-S.), 1947. — The respiration in oysters. — *Nat. Shellfish Ass.*, Convent. papers, 35-39.  
 — 1964. — The American oyster, *Crassostrea virginica* (GMELIN). — *Fish. Bull.*, **64**, 480 p.
- GALTSOFF (P.-S.), CHIPMAN (W.-A.-Jr), ENGLE (J.-B.) et CALDERWOOD (H.-N.), 1947. — Ecological and physiological studies of the effect of sulfate pulp mill wastes on oysters in the York River, Virginia. — *Fish. Bull.*, **51**, 59-186.
- HAVEN (D.-S.) et MORALES-ALAMO (R.), 1970. — Filtration of particles from suspension by the American oyster, *Crassostrea virginica*. — *Biol. Bull.*, **139**, 248-264.
- HIS (E.), 1970 a. — Comportement de *Crassostrea angulata* LMK sous des conditions d'asphyxie. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **34** (2), 65-70.  
 — 1970 b. — Comparaison de la filtration entre une population de *Crassostrea angulata* LMK et une population de *Crassostrea gigas* THUNBERG élevées dans le bassin d'Arcachon. — *Cons. int. Explor. Mer, Com. Crustacés, Coquillages et Benthos*, C.M. 1970/K, 3, 6 p.  
 — 1972. — Premiers éléments de comparaison entre l'huître portugaise et l'huître japonaise. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, **219**, 1-9.
- HOPKINS (A.-E.), 1933. — Experiments on the feeding behaviour of the oyster, *Ostrea gigas*. — *J. exp. Zool.*, **64**, 469-494.  
 — 1935. — Temperature optima in the feeding mechanism of the oyster, *Ostrea gigas*. — *Ibid.*, **71**, 195-208.  
 — 1936. — Adaptation of the feeding mechanism of the oyster (*Ostrea gigas*) to changes in salinity. — *Bull. U.S. Bur. Fish.*, **48**, 345-363.
- ISHIDA (A.), 1935. — Oxygen consumption of the oyster, *Ostrea gigas* THUNBERG, under various conditions. — *Sci. Rep. Tôhoku Univ. 4 Ser. Biol.*, **10**, 619-638.
- JORGENSEN (C.-B.), 1943. — On the water transport through the gills of bivalves. — *Acta Physiol. Scand.*, **5**, 297-304.  
 — 1952. — On the relation between water transport and food requirements in some marine filter feeding invertebrates. — *Biol. Bull.*, **103**, 356-363.  
 — 1955. — Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates. — *Biol. Rev.*, **30**, 391-454.  
 — 1960. — Efficiency of particle retention and rate of water transport in undisturbed lamellibranchs. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **26**, 94-116.  
 — 1966. — Biology of suspension feeding. — *Pergamon Press, Oxford, Intern. Series of Monographs in Pure and Applied Biology Zool. Div.*, **27**, 357 p.
- KORRINGA (P.), 1952. — Recent advances in oyster biology. — *Quart. Rev. Biol.*, **27**, 266-308, 339-365.
- LOOSANOFF (V.), 1952. — Behaviour of oysters in water of low salinities. — *Nat. Shellfish Ass., Conv. Addr.*, 135-151.  
 — 1958. — Some aspects of behaviour of oysters at different temperatures. — *Biol. Bull.*, **114**, 57-70.  
 — 1961. — Effects of turbidity on some larval and adult bivalves. — *Proc. Gulf and Caribbean Fish. Inst.*, **14**, 80-95.
- LOOSANOFF (V.-L.) et ENGLE (J.-B.), 1942. — Effects of different concentrations of plankton forms upon shell movements, rate of water pumping, feeding and fattening of oysters. — *Anat. Rec.*, **84**, 536-537.  
 — 1947. — Effect of different concentrations of microorganisms on the feeding of oysters (*Ostrea virginica*). — *U.S. Fish. Wildl. Serv., Fish. Bull.*, **51**, 31-57.
- LOOSANOFF (V.-L.) et NOMEJKO (CH.-A.), 1946. — Feeding of oysters in relation to tidal stages and to periods of light and darkness. — *Biol. Bull.*, **90**, 244-264.  
 — 1951. — Existence of physiologically different races of oysters, *Crassostrea virginica*. — *Biol. Bull.*, **101**, 151-156.
- LOOSANOFF (V.-L.) et TOMMERS (F.-D.), 1947. — Effect of low pH upon rate of water pumping of oysters (*Ostrea virginica*). — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **60**, 269.  
 — 1948. — Effect of suspended silt and other substances on the rate of feeding of oysters. — *Science*, **107**, 69-70.
- LUBET (P.) et CHAPPUIS (G.), 1964. — Etude de la filtration de l'eau chez *Mytilus galloprovincialis* LMK (mollusque lamellibranche) : influence de la taille et de la salinité. — *C.R. Soc. Biol.*, **158** (11), 16 nov. 1964, p. 2125.  
 — 1966. — Etude du débit palléal et de la filtration de l'eau par une méthode directe chez *Mytilus edulis* L. et *M. galloprovincialis* LMK (mollusques lamellibranches). — *Bull. Soc. Linnéenne Normandie*, 10<sup>e</sup> sér., **7**, 210-216.
- LUND (E.-J.), 1957. — Self-silting by the oyster and its significance for sedimentation geology. — *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Texas*, **4** (2), 320-327.

- MEDCOF (J.-C.), 1961. — Oyster farming in the maritimes. — *Fish. Res. Bd, Canada*, n° 131, 158 p.
- MITCHELL (P.-H.), 1914. — The oxygen requirements of shellfish. — *Bull. U.S. Bur. Fish.*, **32**, 207-222.
- NAGABUSHANAM (R.), 1962. — Physiological experiments on neurosecretion in the oyster, *Crassostrea virginica*. — *Amer. Zool.*, **2**, 543-544.
- NELSON (T.-C.), 1938. — The feeding mechanism of the oyster. I. On the pallium and the branchial chambers of *Ostrea virginica*, *O. edulis* and *C. angulata*. — *J. morph. Philadelphia*, **63**, 1-61.
- 1960. — The feeding mechanism of the oyster. II. On the gills and palps of *Ostrea edulis*, *Crassostrea virginica* and *C. angulata*. — *J. morph. Philadelphia*, **107**, 163-191.
- NELSON (T.-C.) et ALLISSON (J.-B.), 1940. — On the nature and action of diantlin; a new hormone-like substance carried by the spermatozoa of the oyster. — *J. exp. Zool.*, **85**, 299-338.
- OWEN (G.), 1966. — Feeding-in *Physiology of Mollusca*, édité par WILBUR (K.-M.) et YONGE (C.-M.), 1966, vol. 2 : 1-43 (*Acad. Press, Londres*).
- PEDERSEN (E.), 1947. — Ostereans respiration. — *Fiskeridir. Skr. Havundersok.*, **8**, 1-51.
- RAIMBAULT (R.), 1966. — Plancton et coquillages dans *Eléments de Planctologie Appliquée*. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **30** (2 et 3), 224-250.
- RAO (K.-P.), 1953. — Rate of water propulsion in *Mytilus californicus* as a function of latitude. — *Biol. Bull.*, **104**, 171-181.
- 1954. — Tidal rhythmicity of rate of water propulsion in *Mytilus* and its modifiability by transplantation. — *Ibid.*, **106**, 353-359.
- RANSON (G.), 1926. — La filtration de l'eau par les Lamellibranches et ses conséquences. — *Bull. Inst. Océanogr.*, Monaco, **469**, 1-6.
- RENZONI (A.), 1963. — Comportamento di *Mytilus galloprovincialis* Lmk e *Ostrea edulis* L. (larve ed adulti) in differenti condizioni ambientale sperimentali. — *Boll. Pesca. Piscic. Idrobiol.*, n.s. **6** (1), 3-22.
- RICE (T.-R.) et SMITH (R.-J.), 1958. — Filtering rates of the hard clam (*Venus mercenaria*) determined with radioactive phytoplankton. — *Fish. Bull. U.S.*, **58**, 73-82.
- VIALLANES (H.), 1892. — Recherches sur la filtration de l'eau par les mollusques et applications à l'ostréiculture et à l'océanographie. — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **114**, 1386-1388.
- VONKEN (L.), 1970. — Le comportement des lamellibranches en relation avec la richesse du milieu en oxygène. — *D.E.A., Univ. Montpellier, Fac. Sci.*, 6 juil. 1970, 27 p.
- WALNE (P.-R.), 1958. — Growth of oysters (*Ostrea edulis* L.). — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **37**, 591-602.
- WILBUR (K.-M.) et YONGE (C.-M.), 1966. — *Physiology of Mollusca*. — *Acad. Press.*, Londres, vol. **2**, 645 p.
- WILLEMSEN (J.), 1952. — Quantities of water pumped by mussels (*Mytilus edulis*) and cockles (*Cardium edule*). — *Arch. neerland. Zool.*, **10**, 154-160.
- WOOD (P.-C.), 1961. — The principles of water sterilisation by ultra-violet light and their application in purification of oysters. — *Fish. Invest. sér. 2*, **23** (6), 48 p.
- YONGE (C.-M.), 1960. — Oysters. — COLLINS, ed. Londres, 260 p.

## CHAPITRE III

### ALIMENTATION ET VERDISSEMENT DES COQUILLAGES

#### I. Alimentation des coquillages <sup>(1)</sup>

Les mollusques qui font l'objet d'une conchyliculture (huîtres et moules) sont des êtres faits pour capter par filtration les petites particules en suspension dans l'eau, pour les véhiculer jusqu'à leur bouche et les ingérer. On dit que ce sont des *planctonophages*, c'est-à-dire des mangeurs de plancton (plancton étant ici pris au sens large de « particules en suspension dans l'eau »). Les huîtres et les moules sont donc des planctonophages, mais ceci ne signifie pas forcément qu'elles ne sont que planctonophages ; la question d'une absorption directe de substances dissoutes a été soulevée et doit être aussi examinée.

De toute façon, il est certain qu'une conchyliculture rentable ne peut se développer que dans un milieu nutritivement riche. Il ne suffit pas de disposer d'une eau de mer de composition chimique convenable pour pouvoir faire de la conchyliculture, encore faut-il que cette eau réunisse un ensemble de conditions qui lui permettent d'engendrer la nourriture nécessaire, tant sur le plan de la qualité que sur celui de la quantité. Par exemple, en Méditerranée, du point de vue possibilité de faire de la conchyliculture, un contraste très marqué existe sur ce plan entre les zones côtières du golfe du Lion et les autres secteurs côtiers (côte d'Azur et Corse), de même que des différences importantes apparaissent aussi entre les diverses lagunes côtières ; ici les coquillages vivent mais ne se développent pas, là ils se développent mais sont presque toujours trop maigres pour être commercialisés, ailleurs une croissance trop lente conduit à trop diminuer la densité des sujets pour que le rendement commercial soit intéressant.

L'origine principale de ces dissemblances quant à l'aptitude des divers milieux marins à assurer une conchyliculture prospère réside la plupart du temps dans leur capacité variable à fournir la quantité et la qualité des aliments nécessaires. De même, les différences de rendement très importantes selon les années tiennent principalement aux variations dans la production de la nourriture, variations dépendant elles-mêmes de divers facteurs météorologiques.

Les divers aspects concernant l'alimentation et les besoins alimentaires des moules et des huîtres vont être exposés dans ce chapitre. En premier lieu, seront rappelées quelques notions sommaires d'anatomie et de physiologie des mollusques permettant de comprendre comment se fait la collecte et la digestion des aliments, puis sera traitée la question des besoins alimentaires quantitatifs et qualitatifs.

#### ***Anatomie des « coquillages » et leur alimentation.***

D'un côté, l'eau marine constitue le milieu où vivent les coquillages qui intéressent la conchyliculture. Cette eau contient toujours en plus ou moins grande abondance des petites particules, vivantes ou non, qui forment le *seston*, particules dont beaucoup sont faites de substances organiques (protides, lipides, glucides) représentant un certain potentiel nutritif.

D'un autre côté, les huîtres et les moules font partie de ces animaux aquatiques qui vivent fixés à leur support ; ils sont purement sédentaires, n'ayant aucun moyen de déplacement dans le milieu pour aller capturer leurs aliments.

---

(1) Par R. RAIMBAULT.

Le premier point à examiner est de voir comment, dans de telles conditions, ils peuvent assurer leur ravitaillement.

### 1. La collecte des particules alimentaires.

Pour un animal fixé qui vit dans un milieu liquide contenant sa nourriture, la seule solution pour s'alimenter consiste à faire se déplacer le milieu à travers son propre organisme. L'animal sédentaire doit être pourvu d'un mécanisme de pompage.

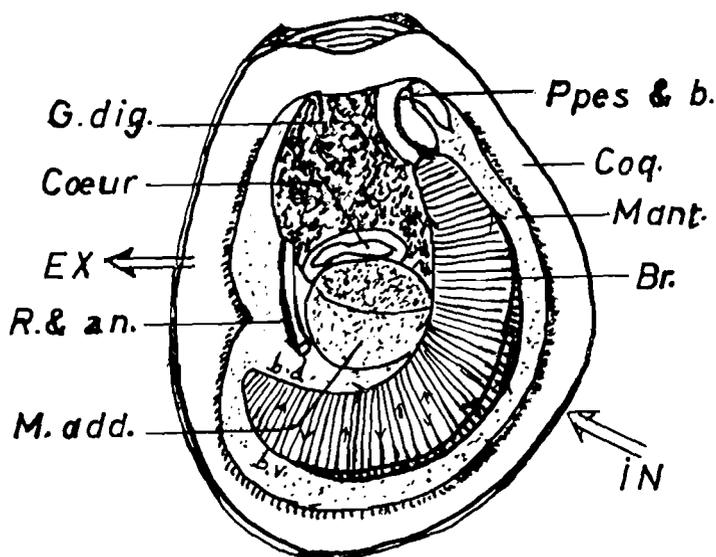


FIG. 19. — Anatomie générale schématisée d'une huître plate ouverte. Ppes et b. : palpes labiaux et bouche ; Coq. : valve creuse ; mant. : manteau ; Br. : branchie. IN : zone d'inhalation de l'eau (côté ventral). b.d. et b.v. : bord dorsal et bord ventral des branchies ; M. add. : muscle adducteur ; R. et an. : rectum et anus ; EX : zone de rejet de l'eau (côté dorsal) ; G. dig. : glande digestive (pseudo hépato-pancréas). Les flèches sur les branchies indiquent les directions suivies par les particules tamisées (schéma inspiré de WALNE, 1974).

Dans le chapitre précédent il a déjà été mentionné que les huîtres satisfaisaient leur besoin en oxygène en pompant l'eau grâce aux battements de certains cils portés par ce qu'on appelle les branchies. Ces branchies, qui provoquent donc déjà la circulation de l'eau à travers le mollusque, assurent également d'autres fonctions capitales dans l'alimentation de ces animaux : elles jouent un rôle de tamis à l'égard des particules entraînées avec l'eau et de plus elles se chargent d'acheminer ces particules jusqu'à l'entrée du tube digestif.

Une série de figures permettra mieux que toute explication de comprendre comment est fait cet appareil merveilleusement polyvalent qu'est une branchie de moule ou d'huître.

La figure 19 présente le schéma d'une huître plate, telle qu'elle se présente quand la valve plate (valve droite) a été enlevée ainsi que le manteau droit (cette sorte de peau qui adhère à la coquille). Les branchies se présentent comme de fines lames brunes arquées d'arrière en avant ; chaque lame (il y en a quatre en tout, deux de chaque côté du corps) apparaît comme rayée par de fines stries transversales. Cette apparence vient de ce que la branchie est schématiquement constituée d'une série de petits tubes (les filaments) rangés côte à côte et maintenus entre eux par des points de jonction. On peut imaginer grossièrement une branchie comme une sorte de palissade dont les éléments seraient les filaments branchiaux. En réalité, chez l'huître, à la différence de la moule, au lieu d'être alignés sur un seul plan, les filaments branchiaux forment une surface plissée, une surface en tôle ondulée (fig. 20 A). C'est ce qui, même à l'œil

nu, donne aux branchies un aspect plus épais et plus grossier chez les huîtres que chez les moules.

Les filaments branchiaux portent diverses sortes de cils microscopiques localisés sur des zones bien précises; c'est grâce aux mouvements de ces cils que les branchies assurent leurs fonctions variées: pompage de l'eau (cils latéraux); arrêt des particules en suspension (cils latéraux frontaux); acheminement des particules arrêtées vers les bords supérieur ou inférieur de la branchie (cils frontaux) et des bords vers les palpes labiaux et la bouche (cils marginaux).

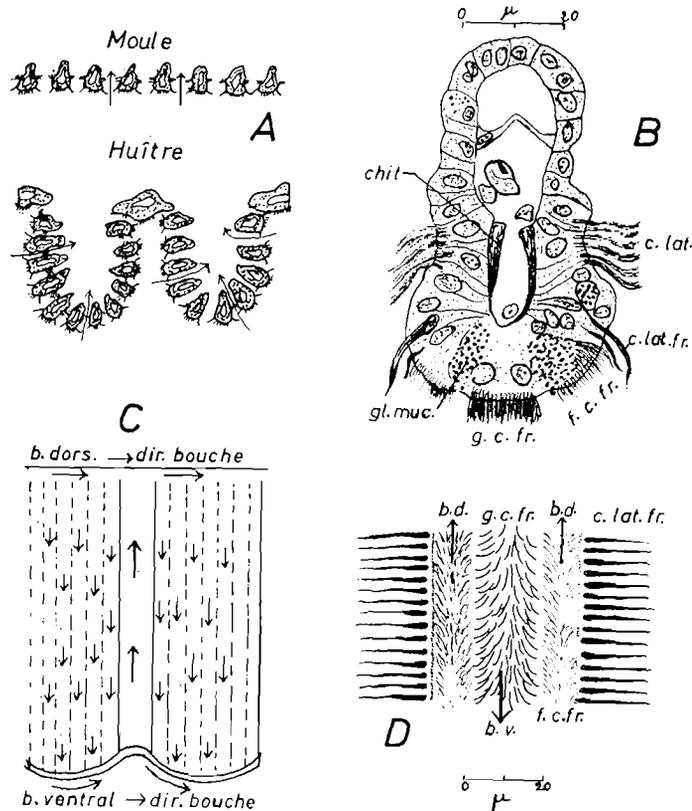


FIG. 20. — A: disposition des filaments branchiaux chez la moule et chez l'huître. Les flèches indiquent le sens de la pénétration de l'eau; B: coupe transversale d'un filament branchial très grossi: c. lat.: cils latéraux (pompage); c. lat. fr.: cils latéraux-frontaux (tamisage); f. c. fr.: fins cils frontaux et g. c. fr.: gros cils frontaux (transports des particules vers les bords des branchies; gl. muc.: glande à mucus; chit.: armature chitineuse; C: vue frontale plane schématisée de la coupe A, avec directions suivies par les particules: le centre correspond au creux du pli occupé par un filament principal; de part et d'autre, les filaments ordinaires (d'après GALTISOFF, 1964); D: vue frontale plane schématisée d'un fragment du filament représenté en B. Les flèches indiquent les directions suivies par les particules (b. d.: vers le bord dorsal; b. v.: vers le bord ventral) (d'après ATKINS, 1937 in GALTISOFF, 1964).

La figure 20 B présente un filament très grossi avec ses diverses ciliatures. Les figures 20 C et 20 D indiquent les directions suivies par les particules. Vu à la loupe binoculaire, le cheminement de celles-ci, entraînées comme par d'invisibles petites pattes, est tout à fait étonnant (des données plus détaillées sur ces divers points peuvent être trouvées dans de nombreux ouvrages; en français, voir RAIMBAULT, 1966).

Une étude récente (MOORE, 1971) a permis de connaître la structure fine et le fonctionnement des cils latéro-frontaux ; grâce à ce travail se trouve éclairé le problème que posait l'efficacité du tamis branchial ; il peut, en effet, arrêter des particules de tailles inférieures à trois millièmes de millimètre (3 microns ou  $\mu$ ) bien que les intervalles entre les filaments et entre les cils latéro-frontaux adjacents soient supérieurs (de l'ordre de 3  $\mu$ ). MOORE a pu mettre en évidence, au microscope électronique, que la structure de ces cils n'est pas aussi simple qu'on ne l'avait cru. De part et d'autre de l'axe principal, battent des cils secondaires ; leurs mouvements perpendiculaires à cet axe forment un tamis dont la maille est de l'ordre de  $2,7 \times 0,6$  microns.

En résumé, la branchie est un appareil parfaitement adapté à la vie des êtres qui demeurent immobiles dans les milieux aquatiques. Tous les problèmes d'approvisionnement, aussi bien en oxygène qu'en aliments solides, sont résolus par divers systèmes de zones ciliées, chacune spécialisée dans une fonction donnée.

*Les palpes labiaux.*

Avant de parvenir à la bouche, les particules, parvenues à l'extrémité antérieure des branchies, sont prises en charge par l'un ou l'autre des quatre palpes labiaux (fig. 19 et 21) ; ce sont de petits appendices charnus pourvus, eux aussi, de champs ciliaires complexes.

A leur niveau s'opère un certain tri des particules ; en cas d'apports très abondants surtout, beaucoup parmi les éléments les plus gros se trouvent dirigés vers les bords externes et inférieurs des palpes et tombent dans la cavité générale ventrale ; de là ils seront rejetés à l'extérieur par des mouvements secs de fermeture des valves. Ce sont ces particules, généralement agglutinées en boulettes par du mucus, qui forment les déchets pseudofécaux (ou pseudofèces).

En revanche, toutes les autres particules conduites jusqu'à l'orifice buccal par les zones ciliées des palpes sont ingérées et vont pouvoir être soumises aux processus de la digestion.

**2. L'appareil digestif (fig. 21) et la digestion.**

a) *L'appareil digestif* des huîtres et des moules, pour l'essentiel, est constitué comme tout appareil digestif classique par un tube continu allant de l'orifice buccal situé dans la région antérieure jusqu'à l'orifice anal qui débouche en arrière sur le bord dorsal du muscle adducteur. Comme chez la plupart des animaux, ce tube digestif présente près de l'entrée une région élargie en poche (l'estomac) ; le reste est formé par l'intestin qui part de la région inférieure de l'estomac, suit un parcours compliqué qui lui fait contourner toute la région stomacale (dans laquelle il est d'ailleurs plus ou moins inclus) avant de se terminer près du muscle adducteur. Le système digestif de nos coquillages présente cependant des particularités qui méritent d'être signalées.

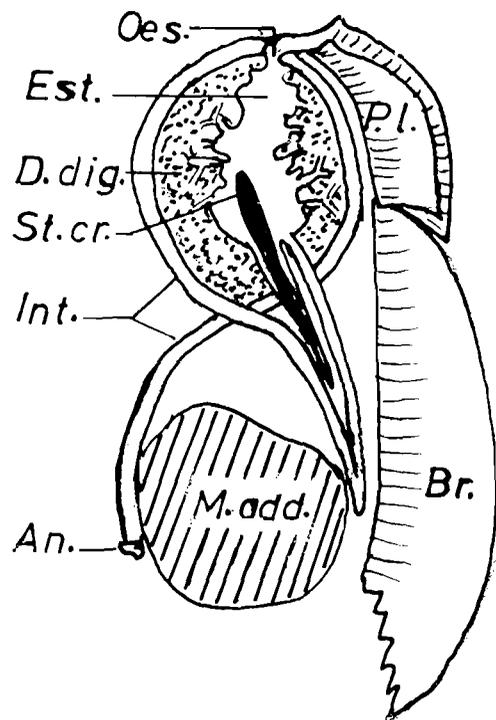


FIG. 21. — Schéma de l'appareil digestif d'une huître creuse. Br : branchie ; P. l. : palpes labiaux ; Oes. : œsophage ; Est. : estomac ; Div. dig. : diverticules digestifs ; St. cr. : stylet cristallin ; Int. : intestin ; M. ad. : muscle adducteur ; A. : anus (inspiré de GALTSOFF, 1964).

La première consiste en ce que la progression des matières ingérées tout au long du tube digestif est encore assurée par des mouvements ciliaires. De la bouche à l'estomac, en passant par le court œsophage, de l'estomac dans les diverticules digestifs et de ceux-ci dans l'intestin et ensuite tout au long de cet intestin, tous les cheminements sont assurés par des cils et non par des mouvements péristaltiques.

Une seconde particularité, caractéristique des mollusques lamellibranches, est constituée par la présence du stylet cristallin (fig. 21). On désigne ainsi une petite tige gélatineuse dont l'extrémité renflée émerge dans la région inférieure de l'estomac ; le reste plonge dans une longue et étroite poche accolée à l'intestin. La paroi de ce sac est ciliée et imprime un mouvement de rotation au stylet ; celui-ci doit ainsi jouer un certain rôle dans le brassage du contenu stomacal. De plus, le stylet, qui est surtout composé de protéines et de glucides, peut aussi libérer des enzymes digestives pouvant agir particulièrement sur l'amidon. Enfin le stylet peut disparaître assez rapidement par une sorte de dissolution (souvent les coquillages qui jeûnent longtemps en sont dépourvus), mais il se reconstitue après retour de l'animal dans de bonnes conditions. Des observations récentes ont montré que les matériaux qui le composent se renouvellent continuellement et rapidement (OWEN, 1974).

Pour en terminer avec l'appareil digestif, il faut enfin souligner la nature et le rôle des diverticules digestifs. Ces diverticules donnent à la masse digestive cette teinte brune qui la fait très improprement désigner parfois sous le nom de foie ou d'hépto-pancréas. En réalité, c'est un ensemble de conduits et de tubules qui forment une sorte d'extension ramifiée de la poche stomacale. De celle-ci, les éléments ingérés sont en grande partie introduits dans le réseau des tubules par l'action de bandes ciliées ; après avoir été soumis à l'activité digestive des tubules, les parties non digérables font retour dans l'estomac et de là se trouvent dirigées vers l'intestin.

b) *La digestion* des mollusques, comme toute digestion, consiste en une transformation chimique des aliments ; cette transformation est telle que les substances nutritives, généralement constituées de grosses molécules, sont dissociées en molécules petites, solubles, capables d'être absorbées dans l'intimité de l'organisme et d'être distribuées à l'ensemble des cellules du corps grâce au système circulatoire. Si l'on considère les trois grandes catégories de substances qui forment l'essentiel des êtres et de leur nourriture, par la digestion, les protéines sont dissociées en acides aminés, les lipides (ou corps gras), en acides gras et les glucides complexes (amidon, glyco-gènes, polysaccharides), en oses ou sucres simples.

Un problème particulier à la digestion chez les lamellibranches consiste à savoir si celle-ci se fait selon le mode le plus habituel, par sécrétion des liquides et des diastases digestives dans la poche stomacale ou dans les vides des tubules (digestion extracellulaire), ou bien si elle se fait après que les particules à digérer se soient trouvées incluses dans les cellules digestives, en particulier celle des tubules (digestion intracellulaire). Cette dernière hypothèse repose sur des observations précises et répétées et certains chercheurs, notamment YONGE (1923, 1960), soutiennent que la quasi totalité de la digestion des particules, chez les mollusques du type moules et huîtres, se fait après qu'elles aient été englobées à l'intérieur des cellules des conduits et des tubules digestifs. Le processus de l'inclusion (endocytose) se fait, soit directement, soit par l'intermédiaire de cellules amœboïdes (les phagocytes, assez semblables à nos globules blancs), lesquelles abondent un peu partout chez ces mollusques, y compris à la surface des branchies et du manteau.

Mais pour reprendre une conclusion récente de OWEN (1974) « s'il y a accord général pour admettre que la digestion est principalement intracellulaire chez les lamellibranches, il y a aussi un mouvement d'opinion croissant pour penser que la digestion extracellulaire joue un rôle plus important qu'on ne l'avait d'abord pensé ». L'auteur appuie cette conclusion sur une revue de travaux récents effectuée après 1970.

Quant à l'arsenal des diastases digestives, ces substances actives capables de provoquer les processus de transformation des aliments, il est de mieux en mieux connu. Il ne serait pas indiqué de les énumérer ici en détail ; il suffit de savoir qu'il en existe une grande variété et que la plupart des substances organiques ingérées peuvent être digérées, qu'elles appartiennent aux composés protéiniques, glucidiques ou lipidiques. Bien entendu, comme dans tous les processus digestifs, il existe toujours cependant un reliquat de matériaux inattaquables et donc inutilisables pour l'organisme. Avec tout ce qui n'a pas été digéré, ces restes sont rejetés par l'intestin ; ils forment les matières fécales ou fèces.

### **Besoins alimentaires.**

#### Généralités.

Comme pour tous les êtres vivants, végétaux ou animaux, la vie et la croissance des mollusques de nos élevages ne peuvent être assurées que s'ils trouvent dans le milieu où ils sont placés, non

seulement des conditions physico-chimiques qui soient compatibles avec leur survie, mais aussi, et en quantité suffisante, des éléments capables d'assurer leur alimentation.

Tout être vivant est une unité qui ne se construit et ne se maintient dans sa forme et son comportement spécifique que par l'activité chimique incessante de toutes les cellules qui composent son corps. L'ensemble de l'activité chimique d'un être est appelé son *métabolisme*. Ce métabolisme se manifeste sous deux formes étroitement liées entre elles, une élaboration de matière vivante d'une part (c'est l'assimilation au sens strict) et une production d'énergies diverses d'autre part.

Les substances élaborées peuvent être classées en deux catégories selon leur rôle et leur plus ou moins grande permanence : d'abord celles qui constituent les organes et le corps même de l'animal (ou encore ses réserves ou ses tissus de reproduction), ensuite celles qui ont un rôle fonctionnel transitoire et qui se renouvellent continuellement (mucus, diastases, hormones, etc.). La production des premières se manifeste par l'augmentation de taille et de poids ainsi que par l'état d' « engraissement » de l'être <sup>(1)</sup> tandis que la synthèse des secondes conditionne sa physiologie, donc son activité et sa santé.



FIG. 22. — Vue sur la partie est des installations conchylicoles de l'étang de Thau. Dans le nouveau plan de répartition en cours de réalisation, les « tables d'élevage », telles qu'on les voit ici de Sète, s'étalent sur environ 1 200 ha.

Quant à la production d'énergie, pour en comprendre l'origine et la nécessité, il faut d'abord rappeler quelques lois très générales de la chimie et comment elles interviennent dans les mécanismes qui caractérisent les êtres vivants.

Comme on le sait, toutes les transformations chimiques peuvent être classées en deux catégories ; d'une part, les réactions endothermiques, celles qui ont besoin d'un apport d'énergie pour se faire (opérations de synthèse qui utilisent des éléments plus simples pour aboutir à des substances plus complexes), d'autre part, les réactions exothermiques, celles qui libèrent de l'énergie (opérations de dégradation, allant du plus complexe au plus simple).

Chez des animaux tels que les coquillages, l'élaboration des substances qui assurent leur développement, leur fonctionnement, leur engraissement et la formation de leurs produits génitaux, résulte de réactions endothermiques. Ces élaborations ne pourraient se faire si de l'énergie n'était continuellement fournie et introduite dans les mécanismes que représentent les structures cellulaires ; de même les activités musculaires ou ciliaires des mollusques sont également consommatrices d'énergie.

(1) Dans ces pages, le terme d'engraissement est à prendre au sens courant des éleveurs ; il s'oppose à maigreur et n'implique aucune relation particulière avec la richesse en corps gras ou lipides.

Comme pour la généralité du monde animal, la source de toute cette énergie consiste en réactions chimiques de dégradation (réactions exothermiques), desquelles résultent des déchets, c'est-à-dire des substances relativement simples et non utilisables (eau, gaz carbonique, urée, etc.) qui doivent être éliminées du sujet (fonction d'excrétion). Il convient de noter en passant que, dans ces réactions de dégradation, l'oxygène intervient de façon capitale. C'est au niveau de cette activité chimique, dans l'intimité des cellules, que se trouve utilisé l'oxygène extrait de l'eau au niveau des branchies. Si l'oxygène fait défaut, les mécanismes chimiques sont stoppés ou dérégés et la mort intervient plus ou moins rapidement ; c'est pour cela qu'on parle souvent de « besoins du métabolisme respiratoire » au lieu de « besoins énergétiques ».

De ces considérations générales se dégage la véritable signification de ce que représentent l'alimentation et les besoins alimentaires. Les aliments représentent la matière première qui, introduite dans le système digestif de l'animal après avoir été digérée pour pouvoir pénétrer dans l'intimité de l'organisme, est susceptible de subir les transformations chimiques nécessaires ou utiles à sa vie.

En résumé, si l'on applique les considérations générales qui précèdent en se plaçant dans la perspective d'un centre de conchyliculture, on peut dire que les besoins alimentaires représentent l'ensemble des matières qui sont nécessaires pour couvrir à la fois les besoins énergétiques et l'élaboration et la croissance des coquillages en élevage. Comme pour les autres animaux, et en particulier pour ceux qui sont rassemblés et élevés par l'homme, la question des besoins alimentaires d'une population d'huîtres ou de moules revêt une importance capitale et se pose sous divers aspects. L'importance tient au fait que toute la prospérité de l'élevage repose sur l'équilibre entre les besoins des consommateurs et l'aptitude du milieu à satisfaire ces besoins. Quand on voit la densité et l'extension des installations des centres conchylocoles comme celles de l'étang de Thau (fig. 22), de la baie de l'Aiguillon ou d'ailleurs, une question se pose fatalement : de quoi ces milliers de tonnes de coquillages produits tirent-ils leur subsistance ?

La notion de richesse trophique (ou richesse nutritive) du milieu ne comporte pas seulement un aspect quantitatif mais aussi un aspect qualitatif. Ce sont ces deux aspects que nous allons envisager à présent.

### 1. Besoins quantitatifs.

Ainsi qu'il vient d'être précisé, la nécessité des aliments pour un animal répond à deux catégories d'impératifs : celui d'élaborer des substances (*anabolisme*) et celui de produire de l'énergie (*catabolisme*).

Selon les disponibilités du milieu en nourriture, l'être vivant peut se trouver dans trois sortes de situations. Il peut soit maigrir, soit maintenir son poids, soit croître.

Si les aliments sont insuffisants pour entretenir le minimum d'activité vitale (le métabolisme basal), alors l'animal doit utiliser sa propre substance ; il mobilise ses réserves pour leur faire subir les dégradations respiratoires indispensables. Du fait même il maigrit. Cette situation ne peut se prolonger trop longtemps sans conduire à la mort.

Quand un être se maintient au même poids, c'est que la plus grande partie des aliments qu'il utilise sert à couvrir ses besoins énergétiques, le reste étant utilisé pour renouveler la fraction des substances et éléments cellulaires transitoires qui s'éliminent et se reforment continuellement et de façon plus ou moins rapide (*mucus, hormones, etc.*). Mais cet état de simple maintien du poids est inacceptable quand il s'agit d'animaux en élevage, comme ceux d'un centre de conchyliculture.

La troisième situation, la seule qui soit compatible avec une conchyliculture rentable, est celle où les aliments sont suffisamment abondants non seulement pour éviter l'amaigrissement ou pour maintenir le poids initial, mais pour permettre un développement et un accroissement. On peut même dire que la seule utilisation des aliments que considère l'éleveur est celle qui se traduit par une croissance et une augmentation de poids. Toutefois, même dans ce cas, la fraction fixée par la croissance ne représente qu'une partie de la totalité des aliments consommés.

En résumé, le devenir du tonnage total de la nourriture ingérée ( $Q_i$ ) peut être classé en trois parts :

le tonnage fixé par la croissance ( $Q_{cr}$ ),

le tonnage ingéré, mais non utilisé et rejeté (matières fécales ou fèces) ( $Q_f$ ),

le tonnage dégradé pour les besoins énergétiques ( $Q_{en}$ ).

Le bilan alimentaire, pour l'essentiel, peut donc se condenser dans la formule suivante :  
 $Q_t = Q_{cr} + Q_{en} + Q_f$ .

Il s'agit en réalité d'une formule un peu simplifiée mais cependant amplement suffisante dans le cadre de cette étude. L'ensemble de ce qui vient d'être exposé se trouve résumé de façon heureuse sous forme de graphique (fig. 23).

L'évaluation des besoins nutritifs quantitatifs des coquillages d'élevage va être tentée en prenant comme base la formule du bilan alimentaire ci-dessus. Pour rendre plus concrète cette étude, il

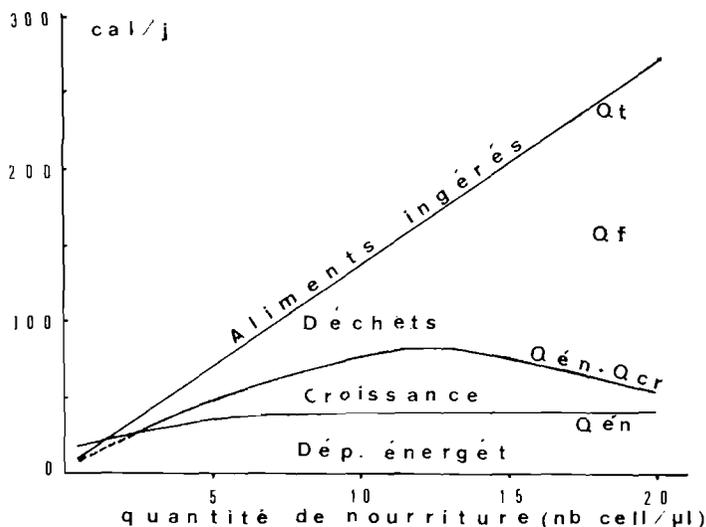


FIG. 23. Graphique qui exprime et résume comment se trouve utilisée la nourriture par un mollusque (d'après une figure de THOMPSON et BAYNE établie pour des moules de 45 mm, maintenues à 15° C, auxquelles on fournissait des quantités d'aliments de plus en plus grandes). On notera qu'au-dessous d'une certaine ration, la croissance est négative (en pointillé) ; il y a amaigrissement.

lui sera donnée la forme d'un essai d'évaluation des quantités d'aliments correspondant à la production annuelle d'un centre conchylicole réel, celui de l'étang de Thau et de sa production de 1974, soit 3 000 tonnes d'huîtres du Japon (*Crassostrea gigas*) et 10 000 tonnes de moules (*Mytilus galloprovincialis*).

Autrement dit, il va être tenté de répondre à la question suivante : quelle est la quantité totale ( $Q_t$ ) de nourriture qui a été soustraite au milieu pour permettre l'élaboration de ces 3 000 tonnes d'huîtres et de ces 10 000 tonnes de moules ? Pour cela, il faudra établir les tonnages qui ont été utilisés pour la croissance proprement dite ( $Q_{cr}$ ) et pour les dépenses énergétiques ( $Q_{en}$ ) ; il faudra aussi essayer d'évaluer ce qui a été pris au milieu et rejeté comme déchets sous les formes de matières fécales et pseudofécales ( $Q_f$ ).

En prenant comme cadre de cet exposé une telle application concrète, le but est moins de fournir un bilan alimentaire exact que de suivre un canevas qui oblige très concrètement à se poser les questions soulevées par l'établissement d'un tel bilan ; cela donnera l'occasion d'évoquer leur complexité, de montrer ce que l'on sait et tout ce qui est encore inconnu. Sur ce plan, cet essai peut n'être considéré que comme un exercice d'école ; il aura néanmoins aussi le mérite de fixer les idées sur les ordres de grandeur quant aux tonnages mis en jeu à l'échelle de telles exploitations.

Quelques conventions seront suivies pour l'établissement du bilan alimentaire. Le plus souvent les bilans de ce genre sont exprimés sous forme de bilans énergétiques ; c'est-à-dire que, sans

préjuger de la nature des aliments utilisés et de leur forme d'utilisation, on exprime leur potentiel énergétique, autrement dit leur équivalence en calories. Ce mode d'expression est sûrement le plus rigoureux et le plus scientifique, néanmoins il n'est pas très évocateur et dans le cadre de cette étude il sera admis que tous les aliments ingérés sont des particules de plancton végétal (phytoplancton). En conséquence, les divers termes du bilan alimentaire seront exprimés en tonnage de phytoplancton (il est d'ailleurs très facile de passer d'un mode d'expression à l'autre).

*Quantité d'aliments fixée par la croissance (Q<sub>c</sub>).*

Cette fraction des besoins alimentaires est de beaucoup la plus simple à chiffrer puisqu'elle se calcule en partant d'une différence entre deux tonnages, celui des animaux au moment de leur mise en élevage et celui qu'il représente en fin d'élevage. Toutefois, la différence de tonnage doit être comprise de diverses façons selon les points de vue quand il s'agit de coquillages.

Si, sur le plan commercial, la seule différence dont on tient compte est la différence brute totale entre le tonnage de départ et le tonnage à la vente, cette différence néanmoins ne peut être retenue purement et simplement comme représentant la quantité d'aliments fournie par le milieu et fixée au cours de la croissance. Il ne faut pas oublier que le poids total d'un mollusque est la somme de trois fractions bien distinctes : l'eau intervalvaire, la coquille et la chair.

L'eau intervalvaire ne relève pratiquement d'aucun processus alimentaire, bien qu'elle renferme beaucoup de matières organiques dissoutes secrétées ou excrétées par l'huître (BAYLAC, 1907) ; celles-ci toutefois faisant partie des substances transitoires sans cesse renouvelées n'ont pas à être comptabilisées.

Espèces	Poids total %	Poids coquilles %	Poids chair (humide)	Eau intervalvaire
Huitres	100	67	11	22
Moules	100	28.5	27	44,5

TABLE. 3. — Pourcentages des trois composantes du poids total d'huîtres et de moules de l'étang de Thau.

Quant à la coquille, on serait facilement tenté de ne pas la prendre non plus en considération dans le bilan quantitatif des aliments puisés dans le milieu, sous prétexte que les 98 % environ de son poids sont constitués de sels minéraux (dont 96 % pour le carbonate de calcium) et que, de ce fait, elle ne constitue finalement qu'un déchet pour le consommateur humain. En réalité, pour le mollusque, sa coquille est partie intégrante de son organisme autant que les os pour un vertébré ; une huître ou une moule ne pourrait se développer dans un milieu qui ne lui fournirait pas les matières premières nécessaires à l'élaboration de cette coquille. Même si l'on en fait une catégorie à part, il conviendra donc de chiffrer la quantité des matériaux fixés dans la coquille pour évaluer les besoins auxquels le milieu doit subvenir.

Bien entendu, l'augmentation de poids représenté par la chair du coquillage ne peut résulter que de l'ingestion et de l'assimilation de matériaux, ou vivants, ou issus de vivants non encore réduits à l'état minéral (matières organiques) ; ces matériaux forment les aliments proprement dits que l'animal doit trouver dans son milieu ou du moins la fraction qui, soustraite au milieu, s'est trouvée fixée par l'animal après transformation en sa propre chair.

De ce qui précède, il résulte donc que pour évaluer la part des besoins alimentaires quantitatifs représentés par l'accroissement de poids d'un coquillage, il est nécessaire de connaître ce qui, dans le poids total, revient à l'eau intervalvaire, à la coquille et à la chair. Bien entendu, les pourcentages que l'on peut établir pour chacune de ces parties donnent seulement un ordre de grandeur. Il est bien connu par exemple que, à taille égale, ils peuvent varier en fonction de nombreux facteurs. L'épaisseur de la coquille est ainsi plus forte là où le coquillage croît lentement ;

selon les zones, le poids de la coquille chez l'huître creuse peut représenter de 60 à 80 % du poids total. Quant aux pourcentages que représentent l'eau intervalvaire et la chair, ils sont inversement proportionnels : plus la chair remplit la cavité, moins il y a d'eau et vice versa. Autrement dit, quand le pourcentage de la coquille est connu, ceux de la chair et de l'eau donnent une bonne indication de l'état de maigreur ou d'engraissement du coquillage (rappelons cependant que la meilleure expression de l'état de remplissage d'un lamellibranche est ce qu'on appelle l'index de condition qui sera défini plus loin).

A titre d'exemple, le tableau 3 donne divers pourcentages des trois parties composantes de moules et d'huîtres de l'étang de Thau à une période donnée. Ces pourcentages seront retenus pour l'établissement du bilan. Sur la base de ces données, il faut évaluer la quantité d'aliments correspondant à la croissance des huîtres et des moules de la production de 1974.

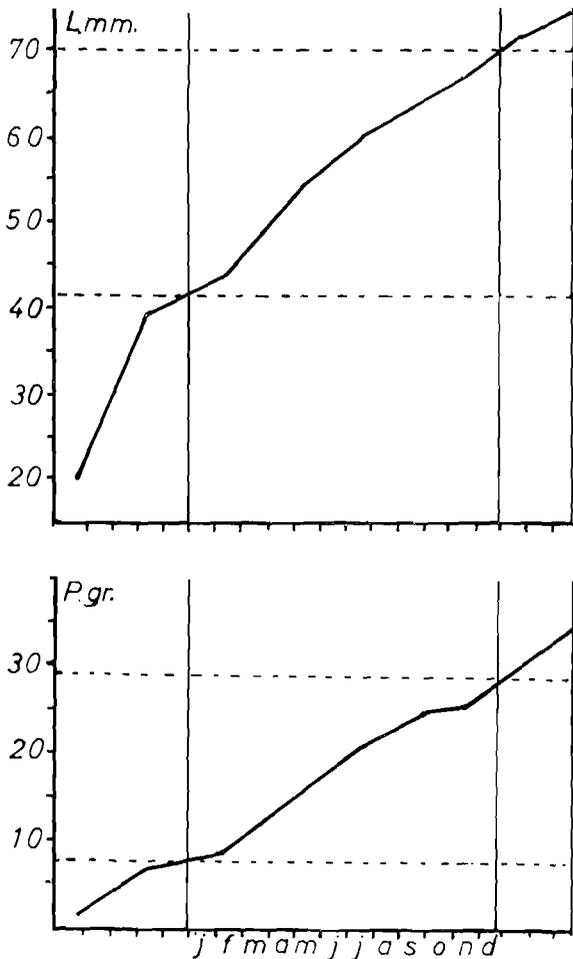


FIG. 24. — Croissance de la moule (*Mytilus galloprovincialis*) dans l'étang de Thau (en haut : croissance en longueur ; en bas : croissance en poids). L'accroissement au cours de la seconde année est représenté par la distance qui sépare les deux lignes en pointillés (d'après ARNAUD, 1966).

croissance des moules dans l'étang de Thau (ARNAUD, 1966), on admettra que l'accroissement de poids effectué au cours de l'année 1974 a été de 20 g par moule (fig. 24). Sur cette

a)  $Q_{cr}$  pour les huîtres.

Pour les huîtres, il sera admis pour simplifier, que la production a été obtenue à partir de naissains du Japon immergés au début de l'année (naissains dont le poids individuel est généralement inférieur à 1 g) ; le tonnage initial peut être considéré comme quasi nul. Les matériaux fournis par le milieu et fixés par les huîtres peuvent donc s'établir comme suit : coquilles : 67 % de 3 000 tonnes = 2 010 tonnes ; chair : 11 % de 3 000 tonnes = 330 tonnes.

Pour l'équivalence de la chair en phytoplancton, la valeur énergétique de 5,5 calories pour 1 mg de chair en poids sec (THOMPSON et BAYNE, 1974) sera adoptée. Pour passer ensuite à la correspondance en phytoplancton, diverses « correspondances et équivalences » données par BOUGIS (1974) seront utilisées (elles figurent à la fin de cet exposé).

Finalement sur ces bases, le tonnage de phytoplancton frais correspondant à 330 tonnes de chair est égal à 190 tonnes :  $Q_{cr} = 190$  tonnes (en phytoplancton frais).

b)  $Q_{cr}$  pour les moules.

Pour les 10 000 tonnes de moules récoltées, l'estimation des matériaux alimentaires pris dans l'étang et fixés par les mollusques au cours de l'année est moins aisée. En effet, le tonnage initial est difficile à préciser du fait que ces coquillages ne sont pas tous nés dans l'étang même et, de toute façon, pas dans l'année de la récolte. Compte tenu des caractéristiques de la croissance, on admettra que les 10 000 tonnes commercialisées en 1974 correspondent à des moules de poids individuel moyen de 28 g (moules de 70 mm de long.). Ceci permet d'évaluer à 357 millions le nombre de moules vendues.

Par ailleurs, en se basant sur une étude de

base, le tonnage réellement produit dans l'année devient 7 140 tonnes. Partant de là, une évaluation analogue à celle qui a été effectuée pour les huîtres donne les valeurs suivantes : coquilles, 28,5 % de 7 140 = 2 035 tonnes ; chair, 27 % de 7 140 = 1 928 tonnes.

En définitive, cette quantité de chair correspond au tonnage de phytoplancton suivant :  $Q_{cr} = 1 087$  tonnes (en phytoplancton frais).

Mais, comme nous l'avons vu, les quantités fixées par la croissance sont loin de représenter la quantité totale des aliments utilisés ; il reste à évaluer ce qui a été nécessaire pour les besoins énergétiques des mollusques ( $Q_{en}$ ) et ce qui a été ingéré mais non utilisé ( $Q_f$ ).

*Quantité d'aliments utilisée pour les besoins énergétiques ( $Q_{en}$ ).*

Parmi les aliments ingérés par les huîtres et les moules, seuls ceux qui subissent les transformations chimiques opérées par les diastases digestives sont absorbés dans l'intimité de l'organisme. Réduits à l'état de produits simples solubles, ils passent du tube digestif dans le système circulatoire, lequel assure la distribution à l'ensemble des cellules ; c'est là que, selon les besoins de l'organisme, ils vont, pour une part, subir des dégradations d'oxydation (métabolisme respiratoire) génératrices d'énergie et, pour l'autre part et dans la mesure de leur disponibilité, servir à faire la synthèse des substances qui assurent la croissance et la constitution de réserves.

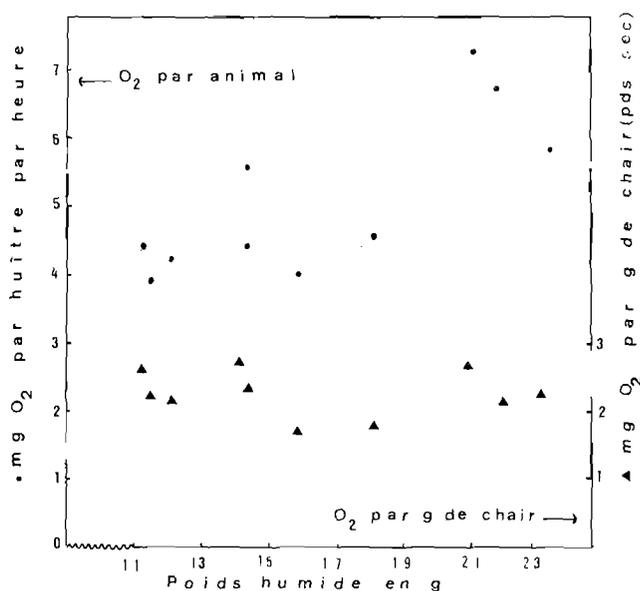


FIG. 25. — Moyenne de la consommation d'oxygène par huître (points ronds) et par gramme de chair en poids sec (triangles). Chaque point est la moyenne de 6 à 10 mesures pour chaque catégorie d'huîtres. Température : 24° 5 (d'après GALTSOFF, 1964).

Si l'évaluation de cette dernière part ( $Q_{cr}$ ), telle qu'elle vient d'être établie, est relativement facile, en revanche, celle des quantités qui ont servi aux dépenses énergétiques l'est beaucoup moins. Les principaux résidus des oxydations respiratoires sont du gaz carbonique et de l'eau qui se libèrent dans le milieu. En définitive, l'évaluation de  $Q_{en}$  ne peut reposer que sur des mesures de la quantité d'oxygène consommé et utilisé par chaque espèce animale. Ces mesures sont délicates ; elles ne peuvent être faites que sur quelques animaux, en laboratoire et dans des conditions bien définies.

Il faut ajouter que les données utilisables pour établir le bilan alimentaire complet des coquillages d'élevage sont encore assez rares ; toutefois, depuis quelques années (approximativement depuis 1970), des travaux remarquables ont été effectués qui apportent des éléments de réponse solides. Il n'en demeure pas moins que, même si les mesures faites en laboratoire sont

très précises, elles mettent en évidence que les facteurs de variation sont très nombreux ; du fait même, vouloir appliquer ces données à un centre conchylicole ne peut prétendre qu'à fournir un certain ordre de grandeur et à inciter à multiplier les travaux qui permettraient de serrer la réalité de plus près.

a)  $Q_{cn}$  pour les huîtres.

Pour la consommation d'oxygène d'huîtres creuses adultes, nous nous baserons sur les données de GALTSOFF (1964). Cet auteur donne le résultat de nombreuses mesures ; malheureusement ces mesures ont toutes été effectuées à des températures estivales (24-25°) et sur des exemplaires relativement grands et même très grands (poids allant de 80 à 203 g).

En réalité, si le facteur température influence de façon très importante le taux respiratoire des huîtres, comme il a été souligné dans le chapitre précédent, en revanche, le facteur taille joue moins si on ramène la consommation d'oxygène des sujets à la consommation par gramme de chair. C'est ce qui ressort de la figure 25 reprise sur GALTSOFF (1964).

Pour l'essai d'évaluation de la consommation des 3 000 tonnes de l'étang de Thau, la valeur moyenne de 2,3 mg d'oxygène par heure et par gramme de chair (poids sec) établie par GALTSOFF (1964) (tabl. 2) servira de base. Pour tenir compte de la température et des variations de poids, l'année sera divisée en trois parts, de la façon suivante :

janvier à mai (151 jours) : tonnage infime et températures inférieures à 20° ;

juin à septembre (122 jours) : forte croissance et températures supérieures à 20° ;

octobre à décembre (92 jours) : huîtres développées mais températures inférieures à 20°.

Pour les cinq premiers mois, avant le démarrage de la croissance, le calcul montre que, même avec des valeurs de tonnage de chair exagérées, la consommation d'oxygène est inférieure à une tonne et donc négligeable.

Pour les quatre mois les plus chauds, il sera admis un tonnage moyen de chair (p. humide) égal à la moitié du tonnage final ( $Q_{cr}/2$ ) soit 165 tonnes (23 t en poids sec) et une consommation d'oxygène égale aux 2,3 grammes de GALTSOFF.

Pour les trois derniers mois sera adopté un tonnage égal au  $Q_{cr}$  total de 330 tonnes (46 t en p. sec) et une consommation réduite de moitié par rapport aux mois chauds, soit 1,15 mg  $O_2$ .

Ces données, pour imprécises et partiellement arbitraires qu'elles soient, s'appuient néanmoins sur une réflexion et des bases qui les font tenir dans les limites du vraisemblable. Calculée ainsi, la quantité d'oxygène consommée par les huîtres s'élève à 270 tonnes.

En utilisant les divers facteurs de conversion reçus (BOUGIS, 1974), on obtient l'équivalence en nourriture suivante :  $Q_{cn}$  : 475 tonnes (de phytoplancton frais dégradé).

b)  $Q_{cn}$  pour les moules.

Les études précises sur les consommations d'oxygène par la moule sont plus abondantes depuis ces dernières années. Elles ont pour la plupart été effectuées avec la moule d'Atlantique (*M. edulis*) ; toutefois, celle-ci n'est pas si différente de *M. galloprovincialis* pour que, à taille égale et dans les mêmes conditions, les résultats obtenus avec l'une ne puissent être appliqués à l'autre.

Parmi ces études, il faut en particulier signaler celle de THOMPSON et BAYNE (1974). Elle établit un véritable bilan énergétique des moules en fonction de leur taille (d'environ 25 mm jusqu'à 75 mm) et, par catégorie de taille, en fonction de la ration alimentaire fournie : la figure 23 donnait les principaux caractères du bilan pour une catégorie de moules.

Pour la consommation d'oxygène des moules dont la taille varie approximativement de 40 à 70 mm (tailles retenues pour la part produite en 1974), les moyennes de THOMPSON et BAYNE, ramenées à la consommation par gramme de chair (en poids sec), sont les suivantes : moules de 40-45 mm, 12,8 ml  $O_2$ /jour (de 6,6 à 17) ; moules de env. 55 mm, 13,1 ml  $O_2$ /jour (de 6,9 à 17,1) ; moules de 70-75 mm, 9,25 ml  $O_2$ /jour (de 5,4 à 11,2).

Comme on le voit, là encore les valeurs demeurent du même ordre de grandeur quand elles sont rapportées à l'unité de poids de chair. C'est essentiellement ce qu'il faut retenir de cette étude pour l'application tentée ici, plutôt que les valeurs absolues de la consommation.

En effet, les valeurs relevées ci-dessus sont, pour chaque catégorie de moules, les moyennes des consommations d'oxygène correspondant à sept rations alimentaires différentes. De plus, il se trouve que pour ces catégories de taille (40 à 75 mm) la plupart de ces rations étaient au-dessous du seuil qui aurait permis d'assurer une croissance. Les conditions expérimentales sont donc sûrement moins bonnes que celles qui existent en général dans les centres conchylicoles. De la croissance quasi permanente que présente la figure 24, par exemple, on peut déduire que la consommation d'oxygène a été supérieure à celles qui figurent ci-dessus.

Par ailleurs, l'étude de THOMPSON et BAYNE, qui est un modèle du genre pour l'établissement des bilans alimentaires, ne renseigne cependant pas sur l'influence de la température, facteur dont il ne peut être fait totalement abstraction (les expériences étaient toutes effectuées à  $15^{\circ} \pm 1^{\circ}$ ). Cette lacune se trouve heureusement comblée par l'étude de VOOYS (1976), laquelle établit précisément la consommation d'oxygène, par des moules de 55 à 65 mm, en fonction de températures allant de 3 à 23° (températures du milieu naturel au moment des mesures). De plus, pendant la durée des contrôles, l'eau était celle du milieu avec la nourriture qu'elle entraînait. Le travail s'est donc effectué dans des conditions plus proches de celles qui règnent dans les conditions naturelles. La figure 26 présente les principaux résultats observés par VOOYS.

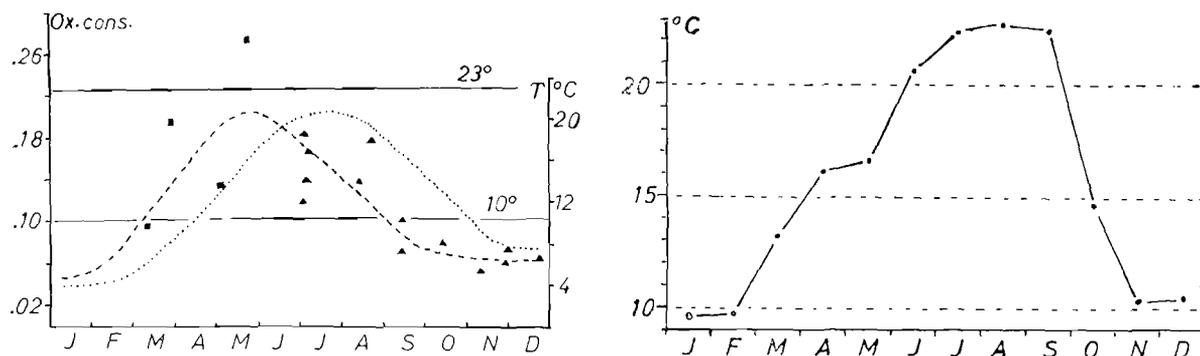


FIG. 26 et 27. — A gauche, relation entre l'oxygène consommé par la moule (en mg par g de chair humide et par heure) et les périodes de l'année. La courbe en pointillé représente les températures; la courbe en tirets représente la consommation moyenne d'oxygène. Le décalage de cette dernière courbe vers la gauche correspond à la période de la ponte et de la restauration des gonades (carrés: mesures faites de mars à avril) (d'après VOOYS, 1976). Les lignes 23° et 10° ont été ajoutées au graphique originel pour rappeler les moyennes mensuelles extrêmes de l'étang de Thau en 1974 (les valeurs d'oxygène consommé sont à lire 0,02; 0,10, etc.). A droite, les moyennes mensuelles des températures de l'étang de Thau en 1974. La moyenne annuelle 15,8° a dépassé de 1° la moyenne générale des six dernières années du fait des températures hivernales exceptionnellement élevées.

Incidentement, l'influence de l'état sexuel sur le taux respiratoire se trouve dégagée. En effet, on constate que la courbe des consommations d'oxygène n'est pas vraiment parallèle à celle des températures; elle est décalée vers le haut du côté gauche. Pour l'auteur, ces valeurs plus élevées, en dépit des températures relativement faibles, correspondent à la période de la gamétogénèse active, laquelle s'accompagne donc d'un métabolisme respiratoire accru.

Finalement, pour l'évaluation de  $Q_{cn}$  des moules de Thau, il sera admis comme convenu que, pour les tailles retenues (40 à 70 mm), les consommations d'oxygène par gramme de chair ont été les mêmes tout au long de l'année.

En revanche, le tonnage total de chair, lui, a augmenté constamment. Pour évaluer ce tonnage, mois après mois, on admettra que le poids individuel total en janvier était de 8 grammes et qu'il est passé à 28 grammes en décembre par une augmentation mensuelle de 2 g (exception: 1 g en octobre et en novembre). Si on reprend le nombre de 357 millions de moules établi précédemment et un pourcentage de 27 % de chair, on peut calculer le tonnage mensuel total de chair.

Pour l'évaluation de la consommation mensuelle d'oxygène, les valeurs présentées par VOOYS seront admises (fig. 26) en correspondance avec la température moyenne mensuelle de l'étang de Thau en 1974 (fig. 27). Le total des consommations mensuelles donne pour l'année un tonnage de 2 328 tonnes d'oxygène consommé.

Le jeu des conversions en calories et leur équivalences en carbone et en phytoplancton aboutit finalement à :  $Q_{en}$  : 4066 tonnes (de phytoplancton frais dégradé).

Quantité d'aliments rejetée comme déchets ( $Q_f$ ).

Ainsi qu'il a été exposé dans la partie sur la digestion, quand il s'agit des mollusques lamelli-branches, comme sont les huîtres et les moules, parmi les particules en suspension qui se trouvent soustraites du milieu par ces animaux et qui ne sont pas utilisées pour le métabolisme, il faut compter non seulement ce qui traverse le tube digestif et est rejeté sous forme de pelotes fécales ou fèces, mais aussi des boulettes de particules agglutinées par le mucus branchial et rejetées sans même être ingérées : les pseudofèces. L'ensemble forme les « *biodeposits* » des auteurs anglais.

Il y a eu de nombreux travaux sur les crottes fécales des lamellibranches (voir une bibliographie récente dans ARAKAWA, 1970). Non seulement la forme spécifique des pelotes pour de nombreuses espèces a été décrite, mais aussi des données sur les quantités de déchets ont été acquises ; les variations quantitatives en fonction des saisons et donc de la température, en fonction de l'abondance des particules en suspension et aussi en fonction d'autres facteurs, ont été précisées pour certaines espèces. Des précisions ont été fournies sur la composition de ces déchets (HAVEN et MORALES-ALAMO, 1966 ; ARAKAWA, 1970). Beaucoup d'auteurs ont également attiré l'attention sur l'importance des modifications apportées à la nature des fonds par la masse de cette biosédimentation (ITO et IMAI, 1955).

Pour ce qui est de l'évaluation des quantités de matériaux alimentaires soustraits au milieu de cette façon par les huîtres et les moules, il se trouve que ARAKAWA (1970) a précisément effectué des travaux détaillés sur les rejets fécaux et pseudofécaux de deux espèces qui sont élevées dans l'étang de Thau, l'huître du Japon (*C. gigas*) et la moule, *M. galloprovincialis*. Ses observations ont eu lieu aux diverses saisons de l'année, par des températures allant de 10 à 26° (donc dans la gamme des températures de l'étang de Thau en 1974).

Les évaluations de  $Q_f$  pour l'étang de Thau seront donc essentiellement basées sur les données de cet auteur ; elles sont d'ailleurs du même ordre de grandeur que celles de HAVEN et MORALES-ALAMO (1966) et sensiblement plus élevées que celles de ITO et IMAI (1955). Il est vrai que ces derniers ont appuyé tous leurs calculs sur les rejets d'huîtres vivant à 9° en bassins très pauvres en nourriture, toutes conditions très défavorables. Les résultats moyens observés par ARAKAWA sont résumés dans la figure 28.

a)  $Q_f$  des huîtres.

A partir de ces données, ARAKAWA a pu établir qu'un radeau d'élevage d'huîtres (200 m<sup>2</sup>) de la baie d'Hiroshima (portant environ 420 000 huîtres) produisait au moins 20 tonnes de déchets fécaux et pseudofécaux pendant les 9 mois de vie active (d'avril à décembre inclus, soit 275 jours). Ajoutons fécaux pendant les 9 mois de vie active (d'avril à décembre inclus, soit 275 jours). Ajoutons que ces tonnages sont exprimés en poids sec et que selon l'auteur il s'agit d'une évaluation plutôt sous-estimée.

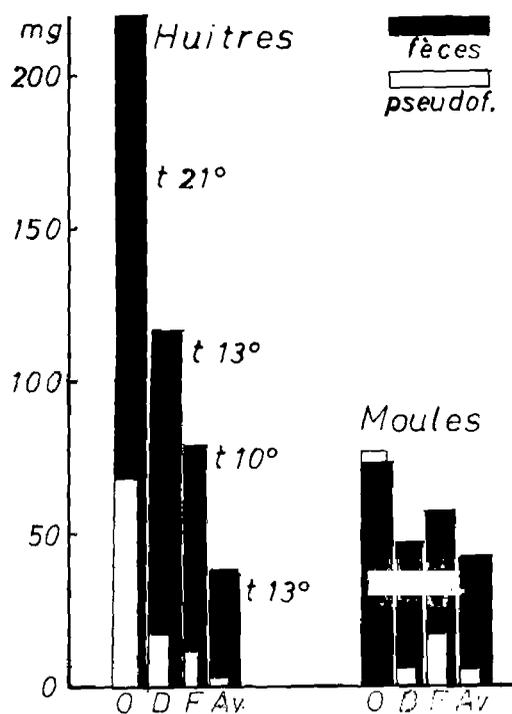


FIG. 28. -- Productions fécales et pseudofécales d'huîtres (*C. gigas*) et de moules (*M. galloprovincialis*) à diverses périodes de l'année (d'après ARAKAWA, 1970). (Les températures régnant au moment des observations ont été reportées par nous.) Les données, en poids sec, sont en mg par jour et par animal.

Pour faire une évaluation du rejet des huîtres de l'étang de Thau en s'appuyant sur ces valeurs, on calculera que le rejet moyen par huître à Hiroshima est de 48 g (en poids sec) pour les 9 mois, soit 0,17 g/j en moyenne.

Pour tenir compte de ce que les observations d'ARAKAWA ont porté sur des huîtres adultes de 7 à 9 cm (soit au moins 60 g/pièce) alors que les huîtres de Thau sont en grande partie mises en élevage au stade de naissain, aucun rejet ne sera comptabilisé pour les trois premiers mois de l'année ; pour les cinq mois suivants (153 jours), le tiers de la moyenne d'ARAKAWA sera retenu, soit 0,06 g/jour par huître ; enfin, pour les trois derniers mois de l'année, alors que les huîtres ont acquis une grande taille, on comptera des rejets valant les 2/3 de la moyenne d'ARAKAWA, soit 0,11 g/jour par sujet.

Par ailleurs, en prenant pour les 3 000 tonnes vendues en 1974 un poids individuel moyen de 70 g, pour les 43 millions d'huîtres on obtient un tonnage total de déchets (fèces plus pseudo-fèces) de 972 tonnes en poids sec.

RÉCAPITULATION DES DONNÉES (en tonnes)	Huîtres	Moules
<i>Croissance</i> ( $Q_{cr}$ ) :		
poids des coquilles	2 010	2 035
poids de chair	330	1 928
poids de phytoplancton utilisé	190	1 087
<i>Dépenses énergétiques</i> ( $Q_{en}$ ) :		
poids d'oxygène utilisé	270	2 328
poids de phytoplancton utilisé	475	4 066
<i>Déchets</i> : fèces + pseudofèces ( $Q_f$ ) :		
poids de déchets produits (poids sec)	972	8 925
poids de phytoplancton rejeté	463	4 250
<i>Poids total de phytoplancton</i> ( $Q_t$ ) :	1 128	9 403
<i>Poids de phytoplancton utilisé</i> ( $Q_{cr} + Q_{en}$ ) :	665	5 153
BILAN ALIMENTAIRE : $Q_t = Q_{cr} + Q_{en} + Q_f$		
huîtres :	1 128 = 190 + 475 + 463	
moules :	9 403 = 1 087 + 4 066 + 4 250	
Rendements bruts : $Q_{cr}/Q_t$ :		
huîtres :	0,168 soit 17 %	} de $Q_t$ utilisés pour $Q_{cr}$
moules :	0,115 soit 11,5 %	
Rendements nets : $Q_{cr}/Q_{cr} + Q_{en}$		
huîtres :	0,285 soit 28,5 %	} des aliments digérés utilisés pour $Q_{cr}$
moules :	0,21 soit 21 %	

TABLE 4. — Récapitulation des données et bilan alimentaire de la production de moules et d'huîtres en 1974 (étang de Thau). Toutes les valeurs sont données en poids humide, sauf mention.

En réalité, l'étude de la composition de ces déchets montre qu'en général la plus grosse part est constituée de matériaux inorganiques (77 à 91 % selon HAVEN et MORALES-ALAMO). Pour établir une équivalence de ces déchets en phytoplancton, on peut s'appuyer sur les teneurs en carbone ou en azote organique (4 à 12 % de C selon HAVEN et MORALES ; 1 % de N selon ARAKAWA). Les résultats, en suivant les deux voies, sont du même ordre de grandeur. Le fait qu'une fraction de la matière organique des fèces est faite des résidus non digérables d'aliments utilisés pour  $Q_{cr}$  ou  $Q_{en}$  et donc déjà comptabilisés, invite à prendre parmi les données des chercheurs des valeurs au-dessous des moyennes.

La valeur de 1 % d'azote d'ARAKAWA (correspondant à peu près à 6 % de carbone) a été retenue. Sur cette base, le jeu des conversions en phytoplancton donne :  $Q_f = 463$  tonnes (en poids frais de phytoplancton).

b)  $Q_f$  des moules.

Selon les données de l'auteur, les observations d'ARAKAWA sur les moules ont été faites sur notre espèce méditerranéenne *Mytilus galloprovincialis*, mais pour celles-ci il ne fournit pas de résultats globaux comme pour les huîtres. En s'appuyant sur ses données détaillées, on obtient une moyenne annuelle de déchets de près de 25 g par an et par moule exprimés en poids sec.

Par ailleurs, les observations d'ARAKAWA ont porté sur des moules dont la moyenne de taille (à peine 50 mm) est relativement faible pour l'espèce. Pour ce qui est des moules de Thau, on admettra à nouveau que les sujets commercialisés dans l'année passent de 40 à 70 mm et que, pendant 8 mois sur 12 au moins, elles dépassent la taille de 50 mm (ARNAUD, 1966). Etant donné que par ailleurs les températures de l'étang de Thau ont été du même ordre que celles du Japon, on peut donc admettre la production moyenne de déchets donnée par ARAKAWA : 25 grammes par moule et par an.

Selon ces conventions, les 357 millions de moules de l'étang de Thau ont produit dans l'année 8 925 tonnes de déchets (en poids sec, matières fécales et pseudofécales réunies).

Le même type de calcul que pour les huîtres, s'appuyant sur une teneur de 1 % en azote organique pour les déchets, permet d'établir que le tonnage ci-dessus équivaut à environ 4 250 tonnes de phytoplancton (en poids frais). Donc pour les moules on a :  $Q_f = 4 250$  tonnes (en équivalent phytoplancton).

*Le bilan alimentaire (récapitulation).*

Après avoir examiné, poste par poste, les tonnages d'aliments qui ont été soustraits au milieu pour fournir la production des 3 000 t d'huîtres et des 10 000 t de moules de l'étang de Thau en 1974, il est nécessaire de procéder à une récapitulation des données et de faire quelques commentaires sur certains aspects du bilan ainsi établi. La récapitulation des données et le bilan alimentaire sont présentés dans le tableau 4.

Rappelons que les rendements bruts représentent, sur le total des aliments pris dans le milieu par les animaux consommateurs, le pourcentage utilisé pour leur croissance. Ils sont ici de l'ordre de 14 %. Le reste (environ 86 %) est rejeté sous forme de déchets ( $Q_d$ ) et dégradé pour les besoins énergétiques. Les rendements nets mettent en relief, sur le total de ce qui est digéré et absorbé dans l'organisme, la part qui est utilisée pour la croissance (ici 21-28 %) et indirectement la part qui sert au métabolisme respiratoire (ici 72-79 %).

Ces notions de rendement, en particulier le rendement brut des aliments, prend surtout une importance considérable dans les élevages intensifs où la nourriture est fournie sous forme d'aliments composés industriels généralement d'un coût élevé. Dans ce cas, la rentabilité repose en grande partie sur le rendement ou taux de conversion en chair de l'aliment ainsi que sur le mode de distribution qui réduit les pertes au maximum.

Dans le cas des élevages conchylicoles, ce souci n'existe pas puisque la nourriture est produite et distribuée par la nature. Le rôle du conchyliculteur consiste seulement à disposer, dans les milieux qui produisent cette richesse, des animaux capables de la capter et de la transformer en alimentation humaine. Encore doit-il le faire à bon escient et dans les conditions qui assurent les meilleurs rendements possibles.

A propos des rendements bruts que présente le bilan des huîtres et des moules, il convient de remarquer qu'ils ne représentent que l'aspect scientifique de la conversion du phytoplancton en chair. En revanche, du point de vue professionnel et financier, les rendements doivent être considérés différemment. En effet, aux 330 tonnes de chair d'huîtres produites correspondent 3 000 tonnes de marchandise commercialisée, de même qu'aux 1 928 tonnes de chair de moules correspondent 7 140 tonnes vendues.

Sous cet aspect, on pourrait établir des rendements commerciaux en faisant le rapport du tonnage commercialisé sur le tonnage total du plancton capté. On obtient ainsi :

pour les huîtres,  $3 000/1 072 \times 100 = 266 \%$  ; pour les moules,  $7 140/9 403 \times 100 = 76 \%$ .

Ceci fait apparaître un rendement commercial presque 3,5 fois moindre pour les moules que pour les huîtres. Cette infériorité tient, pour la plus grande part, dans le fait qu'à 1 gramme de chair d'huître correspondent environ 9 grammes de coquille et d'eau intervalvaire, alors qu'à 1 gramme de chair de moule ne correspondent que 3,7 grammes d'eau et de coquilles (sur ce plan, l'infériorité du rendement commercial de la moule fait ressortir, à l'inverse, une sensible supériorité de celle-ci pour le consommateur).

Pour le conchyliculteur producteur, l'infériorité du rendement commercial de la moule n'a que peu d'importance puisque la nourriture utilisée est un don de la nature et, théoriquement, elle pourrait être compensée en produisant de plus forts tonnages de celle-ci. Mais c'est là précisément que peut se poser le problème de la richesse nutritive du milieu. Le meilleur rendement pondéral total de l'huître, joint à sa valeur commerciale plus élevée, explique que des eaux moins riches en plancton permettent un élevage rentable de celle-ci et non celui de la moule. Sur ce plan, l'établissement du bilan alimentaire, comme celui qui est exposé ici, si théorique soit-il, rejoint et confirme les observations empiriques des praticiens de la conchyliculture et permet de mieux les comprendre.

Avant de terminer cette partie sur les besoins quantitatifs en aliments, quelques observations se rattachant à ce sujet méritent encore d'être faites.

Les données qui précèdent donnent une idée de l'importance de la consommation par les coquillages d'un centre de conchyliculture. Les quelque 10 à 12 000 tonnes de plancton (ou équivalent) qui ont servi à élaborer la récolte de Thau en 1974 sont probablement sous-estimées ; de plus, les mollusques commercialisés dans l'année sont loin de représenter toute la consommation : en plus des coquillages d'élevage, il existe une masse considérable d'autres consommateurs de phytoplancton (zooplancton, ascidies, épibiontes lamelibranches benthiques, etc.).

Face à cette consommation de dizaines de milliers de tonnes, on peut s'interroger sur les quantités de nourriture produites. Cet aspect a été abordé dans le chapitre 2 de la première partie (1974).

Pour l'étang de Thau, qui a servi à illustrer cet exposé, une étude approfondie a pu être faite tout dernièrement sur la production primaire. Il en résulte que la production de phytoplancton, d'octobre 1975 à octobre 1976, a été de 100 000 tonnes pour l'ensemble de l'étang (HENARD et FRISONI, non encore publié). Cette étude confirme donc ce qu'on savait empiriquement et depuis longtemps sur la richesse de cette lagune. Toutefois, il ne faut pas oublier, d'un côté, que toutes les années sont loin d'être également productrices et aussi, d'un autre côté, que la production primaire ne constitue pas la totalité de l'alimentation des huîtres et des moules, comme on le verra plus loin. L'étude de HENARD et FRISONI confirme aussi une particularité du bassin de Thau, intéressante sur le plan conchylicole, et que l'I.S.T.P.M. avait observée et signalée depuis longtemps, à savoir que les mois d'été ne présentent pas, selon le schéma général, une récession dans la production de phytoplancton ; au contraire, les maximums s'observent généralement en juillet et en août.

Enfin un dernier point doit être souligné. Les données globales sur la production primaire d'une zone présentent certes un intérêt de première importance quant aux possibilités d'implantation et d'extension de la conchyliculture dans cette zone ; toutefois il faut insister sur le fait qu'une masse de nourriture surabondante peut exister sans que toutes les exploitations bénéficient d'une prospérité égale. C'est tout le problème de la distribution de la nourriture qui se pose et corrélativement celui de la répartition et de la densité des installations d'élevage.

Sur ce point encore, le cas de l'étang de Thau peut servir à illustrer ces considérations. Le fait que la masse d'eau de la lagune (environ trois millions de m<sup>3</sup>) peut produire beaucoup plus de nourriture qu'il n'est nécessaire pour couvrir les besoins des coquillages, peut s'accompagner de la constatation qu'une partie des exploitations donne des résultats médiocres. Ce phénomène avait été bien mis en relief en 1964 (LE DANTEC et RAIMBAULT, 1965). A cette époque, les installations d'élevage étaient regroupées sur environ 400 ha (sur les 7 500 ha de la lagune) ; de ce fait, les coquillages étaient surtout tributaires des mouvements d'eau pour leur ravitaillement. Dans cette distribution par les courants, les premiers rangs font un véritable filtre biologique et les coquillages situés en arrière ne reçoivent qu'une eau appauvrie. Pour atténuer les effets de cet excès de concentration, un nouveau plan de répartition plus aérée des installations a été conçu (surfaces conchylicoles

d'environ 1 200 ha) ; il est réalisé à presque 70 % en 1976 (fig. 22 et 29). Ce plan, s'il a contribué à une meilleure utilisation de la nourriture, ne suffit cependant pas encore à homogénéiser les productions conchylicoles.

Ces problèmes de l'adaptation entre d'une part l'importance du cheptel conchylicole et sa répartition la plus judicieuse dans la zone exploitée et d'autre part l'abondance des ressources alimentaires du milieu, se sont toujours résolus tant bien que mal d'une façon empirique. Il est difficile qu'il en soit autrement. En effet, la connaissance solide des ressources alimentaires d'un secteur demande des travaux longs et astreignants ; de plus, étant donné les fluctuations annuelles,



FIG. 29. — Vues sur des installations conchylicoles de l'étang de Thau. Au premier plan, on distingue un reste des anciennes installations très concentrées. Cette vue, à rapprocher de la figure 22, met en contraste l'ordonnance et l'aération qui caractérise le nouveau plan.

ils demandent à être poursuivis sur de nombreuses années. Il n'en demeure pas moins qu'en toute hypothèse et comme règle pratique, l'exploitant doit toujours être attentif à ne pas céder à la tentation des concentrations excessives.

#### Appendice.

Correspondances et équivalences utilisées pour l'établissement du bilan alimentaire, extraites de l'ouvrage de Bougis (1974, t. II).

Données concernant le phytoplancton :

poids sec 100, C organique 35, N organique 6 ;

poids sec =  $0,35 \times$  poids humide.

Données caloriques :

1 g de C du phytoplancton = 15,8 K cal., 1 mg  $O_2$  = 3,38 cal., 1 ml  $O_2$  = 4,83 cal.

## 2. Nature des aliments. Besoins qualitatifs.

Le bilan alimentaire qui définit les besoins purement quantitatifs aurait pu être exprimé en terme de bilan énergétique, c'est-à-dire en équivalents caloriques. Il apparaîtrait, pour ce qui a

été élaboré dans l'année, que la seule fraction « utilisée » par les moules et les huîtres ( $Q_{cr} + Q_{en}$ ) correspond à une consommation d'un peu plus de dix milliards de kilocalories (ce qu'il faut approximativement pour couvrir les besoins de 10 000 personnes adultes pendant un an). Ce mode d'expression eût sans doute été plus correct ; cependant la préférence a été donnée à une évaluation en équivalent de quantités de phytoplancton parce que c'est un langage plus concret et plus évocateur d'une part et aussi parce qu'il est certain que le phytoplancton constitue une part notable de la nourriture de ces mollusques d'autre part. Toutefois, il est non moins certain que les coquillages ingèrent, digèrent, et donc utilisent, d'autres éléments que le seul phytoplancton.

Par ailleurs, de même que pour l'homme ou pour tous les êtres du monde animal, s'il est indispensable que les mollusques bénéficient de rations alimentaires qui couvrent quantitativement leurs besoins, ce seul aspect quantitatif n'est sûrement pas suffisant. Le nombre de calories doit être fourni certes, mais l'équilibre physiologique demande que la couverture soit assurée par des apports alimentaires variés. On sait que toutes les substances indispensables au développement et au bon fonctionnement de l'organisme ne se trouvent généralement pas réunies dans une seule sorte d'aliments. La qualité doit aussi être envisagée.

Ainsi se trouvent définis les deux points qui restent à étudier : d'abord, l'examen des diverses sortes d'aliments que les coquillages utilisent en fait ; ensuite, l'exposé de ce que l'on sait sur les substances indispensables que doivent trouver les mollusques dans leur alimentation, c'est-à-dire leurs besoins qualitatifs.

a) *Nature des aliments utilisés.*

Il faut rappeler tout d'abord qu'un mollusque lamellibranche, tel que l'huître et la moule, se présente comme un petit appareil comprenant une pompe à eau, un filtre ou un tamis à travers lequel l'eau pompée est dirigée et enfin un système de transport qui véhicule les particules arrêtées vers l'entrée du tube digestif.

Toutes particules = SESTON	{	vivantes = PLANCTON	{	permanentes = HOLOPLANCTON œufs-larves = MÉROPLANCTON
		inertes = TRIPTON		organiques : cellules mortes, débris végétaux et animaux minérales : argiles, sables, etc.
Substances organiques dissoutes de diverses natures				

TABLEAU 5. — Les diverses fractions des substances présentes dans l'eau de mer, susceptibles de jouer un rôle nutritif pour les coquillages.

Précédemment il a été précisé aussi que les mailles du tamis branchial des huîtres et des moules sont telles qu'elles peuvent retenir les particules qui ne mesurent que quelques millièmes de millimètre ; on comprend donc que presque tous les éléments figurés qui se trouvent dans l'eau pompée sont susceptibles d'être arrêtées et ingérées.

Par ailleurs, il faut aussi rappeler qu'en plus du matériel particulaire, existent également dans l'eau des substances organiques dissoutes et que la question de leur absorption directe par les branchies et le manteau des mollusques doit être examinée.

Le tableau 5 donne la classification la plus reçue actuellement des diverses catégories de substances présentes dans l'eau pouvant éventuellement être ingérées ou absorbées par les coquillages.

Il faut apporter quelques précisions sur la distinction faite entre *particules* ou *éléments figurés* et *substances dissoutes*.

Théoriquement la différence paraît simple. On admet que la matière dissoute est dissociée jusqu'au niveau de ses molécules (par exemple le « sel » ou le sucre dans l'eau). En fait, on constate seulement que le milieu est homogène ; que ce soit à l'examen optique (même au microscope) ou que ce soit à l'épreuve des filtres les plus fins, il n'est pas possible de distinguer ou d'obtenir deux

fractions, l'une liquide et l'autre solide ; on dit alors que les substances contenues dans l'eau sont dissoutes. En pratique, les chercheurs considèrent comme telles ce qui par exemple aura traversé un filtre à pores de 0,45 microns, voire de 0,22 microns ou tel ou tel autre filtre, ou bien encore ce qui se trouve dans le surnatant à l'issue de tel type de centrifugation (WAGNER, 1969 ; KERR et QUINN, 1975 ; OGURA, 1975). WANGERSKY (1976) ne retient même comme matière particulaire que ce qui a été retenu sur un filtre de 0,8 microns. On voit donc que la distinction entre substances particulaires et substances dissoutes comporte une part de convention.

Les particules du seston comme aliment.

Le lecteur trouvera de nombreuses données sur les éléments particuliers en suspension dans la première partie de cet ouvrage au chapitre 2 (voir aussi RAIMBAULT, 1966 ; PAULMIER, 1972 ; BOUGIS, 1974, etc.).

### *Tailles ingérables.*

Comme il vient d'être dit, les huîtres et les moules sont susceptibles d'ingérer presque toutes les particules en suspension ; ceci est vrai dans la mesure bien entendu où la taille de ces particules n'est ni trop grande pour être ingérée, ni trop petite pour être bloquée par le tamis branchial.

Cette règle granulométrique exclut d'autant plus d'éléments que les consommateurs sont plus petits. On sait par exemple que les larves d'huîtres et de moules ne peuvent ingérer que des particules de taille inférieure au centième de millimètre (10  $\mu$  ou microns), alors que le contenu digestif des adultes peut renfermer des corps globuleux d'à peu près un demi millimètre (500  $\mu$ ) ou même des éléments fins d'une longueur d'au moins un millimètre. Ces limites font que la plus grande partie du zooplancton ne peut servir de nourriture pour les huîtres et les moules, même adultes.

En fait, dans les contenus stomacaux, prédominent les particules inférieures à 50  $\mu$  (dans leur dimension la plus faible) ; celles qui mesurent 50 à 100  $\mu$  sont encore fréquentes ; les particules qui vont de 100 à 500  $\mu$  sont plus rares. Les formes à appendices comme les *Biddulphia* ou les *Chaetoceros* ne sont pas forcément exclues comme on l'a dit parfois (PAULMIER, 1972).

Inversement, beaucoup de recherches ont été effectuées pour connaître quelles étaient les plus petites particules susceptibles d'être retenues par le tamis que forment les branchies. L'attention des chercheurs a particulièrement porté sur les éléments inférieurs à 10  $\mu$ .

Pour des particules de 3 à 10  $\mu$ , les conclusions font état d'efficacité allant de 0 à 100 %. Selon JORGENSEN (1960), les basses performances tiennent aux conditions techniques perturbantes de certaines expérimentations et il apparaît que la plupart des coquillages dans leur fonctionnement normal peuvent retenir 100 % des particules à partir de 3 à 4 microns. Il ressort même d'études récentes (HAVEN et MORALES-ALMO, 1970) que l'huître (*C. virginica*) retient 80 à 100 % des particules de 3 à 12 microns et un fort pourcentage des particules de 1 à 3 microns. Le test n'a pas porté sur des particules inférieures à 1  $\mu$ . Les auteurs font remarquer que si les pourcentages sont inférieurs pour les très petites particules, le volume total de ces très petites particules est cependant beaucoup plus important en valeur absolue que celui des plus grosses, étant donné la concentration beaucoup plus élevée des premières dans l'eau.

Précisons que cette gamme de 1 à 5  $\mu$  correspond à la taille de nombreuses bactéries (telles qu'*Escherichia coli* ou le bacille d'Eberth) ; on y trouve aussi les plus petites espèces parmi les êtres unicellulaires, animaux (Protozoaires) ou végétaux (Protophytes).

Rappelons que MOORE (1971) a pu montrer que les cils latérofrontaux de divers mollusques (dont la moule) formaient un treillis à mailles de  $2,7 \times 0,6$  microns dans les intervalles qui séparent les filaments branchiaux. Ainsi se trouve expliquée l'efficacité du tamisage sans même recourir à l'hypothèse de sécrétions de mucus plus ou moins visqueux (celles-ci n'en sont pas pour autant totalement exclues).

En définitive, les moules et les huîtres peuvent arrêter et ingérer les particules allant au moins de 1 à quelques centaines de microns, mais avec une ingestion prédominante des particules inférieures à 100 et même à 50  $\mu$ .

*Particules organiques du seston ingérables.*

Il existe une multitude de microorganismes pouvant jouer un rôle alimentaire entre les limites de tailles de 1 à quelques centaines de  $\mu$ . Une revue rapide peut en être faite en reprenant les grandes divisions du tableau 5.

Dans le *plancton*, parmi les espèces qui demeurent à l'état planctonique en permanence (holoplancton), la plus grande partie des éléments du phytoplancton appartiennent à cette catégorie et en particulier les centaines d'espèces de diatomées qui en forment la classe largement dominante. Les péridiniens ou dinoflagellés rentrent aussi, pour la plupart, dans cette catégorie de taille. Ces deux groupes forment généralement la plus grosse part de ce qui est recueilli avec les filets à phytoplancton classiques (mailles de l'ordre de 60 à 80  $\mu$ ), mais de nombreux diatomées et péridiniens se situent aussi dans la classe de taille de 5 à 50  $\mu$  (nanoplancton). De plus dans cette catégorie, bien qu'échappant généralement à l'étude du phytoplancton classique, de nombreux flagellés autres que les dinoflagellés peuvent parfois pulluler. Enfin, parmi les formes de 1 à 5  $\mu$  (ultrananoplancton), dominent les grosses bactéries avec encore de très petits flagellés (fig. 30).

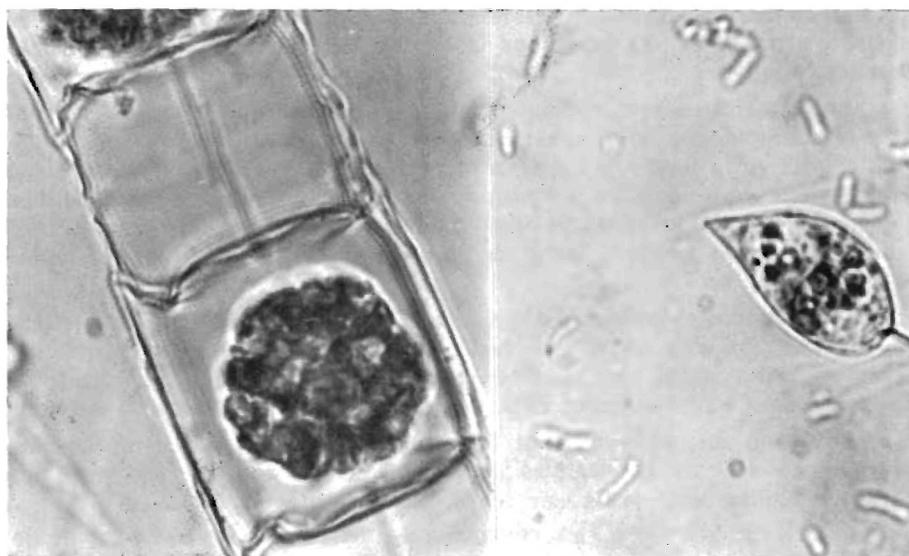


FIG. 30. — Cette vue donne une idée de la variété des tailles parmi les éléments du seston. Pris au même grossissement (environ  $\times 870$ ) une cellule de Diatomée en chaîne (*Lithodesmium*, 80  $\mu$ ), un Dinoflagellé courant (*Prorocentrum*, 50  $\mu$ ) et çà et là autour de ce dernier des bactéries (2-3  $\mu$  en largeur).

Dans le *méropiancton* (êtres qui n'appartiennent au plancton qu'à leurs stades d'œufs et de larves), la plus grande partie des œufs et larves d'invertébrés ont des tailles qui les rendent capables d'être ingérés par les huîtres et les moules. On peut retrouver des exemplaires de leurs propres larves dans le tube digestif des huîtres. Quand on pense à la richesse de la faune naturelle des eaux côtières ou lagunaires (avec ses mollusques, ses vers, ses ascidies, ses crustacés, ses échinodermes, ses méduses ou autres cœlentérés, etc.) et au potentiel de reproduction de ces êtres (gamètes, œufs, larves), on ne peut sous-estimer le rôle nutritif qu'ils peuvent jouer pour les coquillages en élevage. Les spores des végétaux aquatiques pullulent également à certaines époques.

Dans le *tripton*, à certaines périodes, dans les zones côtières et lagunaires, les eaux peuvent contenir davantage de particules organiques non vivantes que de plancton (BOJE, 1965 ; PAULMIER, 1972). Il s'agit de cellules planctoniques mortes, de débris de plantes ou d'animaux, d'excreta de la faune marine, etc. Dans tout cet ensemble dont la production est tributaire de la richesse floristique et faunistique du milieu, de nombreux éléments peuvent avoir des tailles qui les rendent susceptibles d'être ingérés ; ils peuvent, par ailleurs, représenter un certain potentiel nutritif.

Quant à la fraction formée par les *particules minérales*, elle peut être particulièrement abondante au débouché des cours d'eaux, après de forts ruissellements ou dans des zones à rivages argileux, comme la baie de l'Aiguillon. Bien entendu, le potentiel alimentaire de ces particules elles-mêmes est nul. Cependant, elles peuvent indirectement jouer un rôle nutritif, en ce sens qu'elles constituent un pôle d'attraction pour les bactéries et les substances organiques dissoutes (WAGNER, 1969 ; HAVEN et MORALES-ALAMO, 1970 ; PRAKASH, 1971). De ce fait, leur ingestion peut apporter des matières digestibles et utilisables.

#### *Sélection des particules.*

Si toutes les particules de taille adéquate ont la possibilité d'être ingérées, il faut néanmoins se demander si elles le sont en fait. On sait que, outre les matières fécales résultant de substances ingérées mais non digérées, les huîtres et les moules rejettent des boulettes de particules avant même l'ingestion ; ces rejets (les pseudofèces) sont-ils le résultat du tri de certaines particules ?

Le problème a été étudié en comparant la composition des pseudofèces et celle des contenus stomacaux.

En bref, l'opinion quasi unanime des chercheurs est qu'il n'y a pas de sélection de la part du coquillage et que l'élaboration et le rejet des pseudofèces répondent surtout à une réaction de nettoyage et de désencombrement en période d'alimentation surabondante. La figure 23 montre qu'au-delà d'une certaine ration, l'animal rejette de plus en plus de déchets ; elle montre même qu'au-delà d'un optimum de nourriture, l'excès s'accompagne d'une croissance moins bonne.

Donc l'opinion prévaut en faveur de l'absence de sélection. Néanmoins, quelques chercheurs (MENZEL, 1951 ; LOOSANOFF, 1949) rapportent de curieuses observations qui témoigneraient, dans certains cas, d'un pouvoir de choix chez l'huître américaine *C. virginica* (pour plus de détails, voir RAIMBAULT, 1966).

#### *Éléments du seston ingérés et utilisés.*

Le fait que des particules, même organiques soient ingérées ne prouve pas qu'elles soient digérables et donc utilisables pour l'organisme. Qu'en est-il ?

Il existe diverses méthodes plus ou moins précises pour éclaircir cette question. Toutes reviennent à comparer, soit les contenus stomacaux, soit la composition en seston du milieu, avec la composition des matières fécales.

Dans un premier stade, il s'agira seulement de vérifier si certains éléments ingérés se retrouvent systématiquement intacts dans les fèces et non altérés dans le tube digestif. Il a souvent été signalé la présence de particules intactes et même encore vivantes dans les excreta (des dinoflagellés ou des larves de lamelibranches entre autres, mais également n'importe quel élément du seston). Toutefois, à notre connaissance, il n'a jamais été démontré que telle ou telle espèce (de diatomées, de flagellés ou d'éléments du méroplancton ingérés) soit systématiquement retrouvée intacte dans les fèces, sauf le cas spécial où l'organisme est protégé par une enveloppe complète inattaquable aux sucs digestifs (telles les coquilles des larves de lamelibranches). Il semble que les éléments intacts sont nombreux et variables, surtout quand il y a surabondance d'aliments. Leur présence peut alors s'expliquer par l'insuffisance quantitative des agents de la digestion beaucoup mieux que par l'indigestibilité totale des particules.

Comme on l'a vu précédemment, l'inventaire des diverses diastases digestives vient confirmer que la plupart des substances qui composent les particules du seston sont susceptibles d'être réduites à l'état de métabolites simples et solubles (les protéines en acides aminés, les polysaccharides et féculents en monosaccharides et les lipides en acides gras), ce en quoi consiste la digestion (OWEN, 1974).

Dans quelques cas précis, il a pu être démontré de façon positive que telle ou telle espèce ou catégorie du seston était utilisée par les moules ou les huîtres : tripton organique sous forme d'algues et de crustacés broyés (GAVARD, 1927), bactéries (ZO BELL et FELTHAM, 1938) ; il en est de même pour un certain nombre d'espèces de petits flagellés divers ayant été exclusivement fournis comme nourriture, soit pour des expériences diverses comme celles de BAYNE et THOMPSON (1970, 1972), de WINTER (1970), de GABBOT et BAYNE (1974), etc., soit pour tester leur valeur

nutritive pour les larves d'huîtres, de moules et autres lamellibranches (DAVIS et GUILLARD, 1958 ; WALNE, 1974). A partir de ces travaux, on peut déduire que les organismes fournis sont utilisés au moins partiellement comme aliment ; souvent on peut même préciser le pourcentage global qui est digéré et absorbé et donc utilisé par le mollusque.

Pour aller plus loin, il faudrait que, parallèlement aux analyses quantitatives et qualitatives de la composition du plancton fourni, soient effectuées celles des composés organiques qui se retrouvent dans les matières fécales (10 à 30 % du poids sec total selon les auteurs) ; il pourrait apparaître que tel ou tel composé biochimique échappe systématiquement à la digestion. En général, on trouve des travaux qui précisent globalement les pourcentages d'aliments utilisés ou éliminés dans les fèces, ou encore leur teneur en carbone ou en azote, mais non la nature des substances qui s'y trouvent. Nous y reviendrons à propos des besoins qualitatifs.

En définitive, il est certain que les moules et les huîtres satisfont leurs besoins alimentaires à partir de presque tous les éléments du seston organique (vivants ou non) qu'ils ingèrent. Ils n'en utilisent pas la totalité, mais c'est indubitablement de ces particules qu'ils tirent l'essentiel de leur subsistance.

Un point mérite d'être souligné à propos des particules alimentaires. On a vu que généralement les particules les plus petites, inférieures à 10  $\mu$ , pullulaient dans le milieu et constituaient souvent la part la plus importante de la nourriture des coquillages. Ce sont là des éléments qui ne sont pas retenus par les filets à phytoplancton classiques ; ils peuvent également échapper aux évaluations de production primaire dans la mesure où ils sont sans pigments photosynthétiques. C'est peut-être ce qui explique l'absence de relation, souvent observée, entre la prospérité du coquillage et les données de la production de phytoplancton. Il arrive, par exemple, que le phytoplancton classique (diatomées, dinoflagellés) est pratiquement nul et que les mollusques sont visiblement en pleine croissance.

Il est probable qu'un inventaire beaucoup plus poussé de toutes les particules ferait disparaître ces apparentes anomalies.

Les matières organiques dissoutes (M.O.D.).

Ce qu'on entend pratiquement par M.O.D. a été précisé antérieurement. Au-delà d'un demi-millième de millimètre (0,5  $\mu$ ), « il est impossible de donner une réponse absolue à la question de la différence entre la matière en suspension et la matière organique dissoute autrement que par la définition opérationnelle des conditions expérimentales utilisées dans chaque cas particulier » (WAGNER, 1969).

Si les problèmes de séparation et d'isolation sont difficiles, ceux de l'identification ne le sont pas moins, quoique les méthodes modernes de chromatographie et de spectrométrie aient permis de grands progrès. Ces difficultés techniques tiennent au fait que les M.O.D. sont presque toujours en très petites quantités dans les eaux marines ; exprimées en teneur de carbone par litre, elles sont de l'ordre de 0,3 à 3 mg ; de plus, 80 à 90 % des substances qu'elles renferment demeurent non identifiées ; cette fraction inconnue forme ce qu'on appelle « l'humus aquatique » ou encore « la matière organique réfractaire » (KERR et QUINN, 1975) ; on parle aussi souvent de « substances jaunes » à leur propos (WAGNER, 1969 ; PRAKASH, 1971 ; KIRK, 1976). Ce sont ces substances dissoutes qui donnent leur coloration brun-jaune aux eaux côtières ou lagunaires, en particulier en période de fortes poussées planctoniques.

Dans une étude récente, le Japonais OGURA (1975) a montré que dans des baies, comme celle de Tokyo, la quantité de M.O.D. s'accroissait sensiblement pendant les mois les plus chauds ; alors qu'elles ne dépassent que rarement 2 mg C/l habituellement, elles peuvent atteindre 4,5 et même 7 mg entre juin et août. A ce propos, il est intéressant de noter que la méthode simple, de routine, utilisée dans nos laboratoires pour apprécier ces M.O.D. (la quantité d'oxygène pris au permanganate pour l'oxydation de ces M.O.D.) donne, dans les étangs méditerranéens, des résultats tout à fait du même type. En été, on observe régulièrement des valeurs doubles ou triples de celles du reste de l'année.

L'origine de ces M.O.D. est double : il y a d'abord celles qui sont libérées par le phytoplancton et tous autres végétaux marins (ce sont probablement celles qui provoquent l'accroissement général en été) (BERMAN et HOLM-HANSEN, 1974) et ensuite il y a celles qui résultent du lessivage des terres et du ruissellement ; elles sont particulièrement abondantes aux embouchures des rivières ou aux périodes de fortes précipitations (PRAKASH, 1971 ; OGURA, 1975).

Dans la fraction des M.O.D. qui a pu être analysée (10 à 20 %), on rencontre des composés variés appartenant aux trois catégories classiques des substances biochimiques, protides, glucides et lipides. On trouve également des vitamines, des substances de croissance (auxines) ; malheureusement, on trouve aussi des dérivés d'hydrocarbures et de matières plastiques industrielles (WAGNER, 1969).

Quant au rôle nutritif de ces M.O.D., c'est une question qui a fait couler beaucoup d'encre depuis que PUTTER (1907) a émis l'hypothèse que la plupart des invertébrés tiraient l'essentiel de leur subsistance de ces M.O.D. absorbées directement comme par une sorte d'osmose.

En fait, la question a beaucoup perdu de son acuité depuis qu'on connaît mieux la faiblesse des teneurs des eaux marines en M.O.D. Sur le plan théorique, cependant, les partisans de la possibilité d'une telle absorption directe semblent avoir gagné du terrain. La belle étude récente de PÉQUIGNAT (1973), entre autres, semble bien prouver qu'il y a pénétration directe d'acides aminés et de glucose, en particulier dans les branchies et le manteau. D'autres chercheurs signalent que, dans certaines conditions, les M.O.D. peuvent se condenser en particules organiques (WAGNER, 1969) et qu'elles peuvent avoir un rôle trophique non négligeable.

Il semble aussi que, dans certains milieux fermés, ces M.O.D. peuvent atteindre des concentrations beaucoup plus élevées que celles qui ont été généralement observées en mer. Selon SEKI et ses collaborateurs, dans le détroit de Géorgie, le matériel organique apporté chaque année par le lessivage des terres est comparable à la production primaire annuelle (*in* PRAKASH, 1971). Des investigations plus poussées sur ce point mériteraient peut-être d'être effectuées dans certains de nos milieux conchylicoles.

Espèces	Incubation (en heures)	Sans humus (c.p.m.)	Avec humus (c.p.m.)
<i>G. tamarensis</i>	3	3 850	5 260
<i>G. catenella</i>	3	4 350	5 600
<i>G. monilita</i>	2	1 250	1 710

TABL. 6. — Production comparée de trois espèces de *Gonyaulax* (dinoflagellés) dans deux milieux (l'un sans et l'autre avec adjonction de composés humiques). La production est mesurée par l'absorption plus ou moins élevée de C<sup>14</sup> radioactif (selon PRAKASH, 1971).

Quoiqu'il en soit, le rôle le plus important des M.O.D. sur le plan de l'alimentation des mollusques est surtout indirect, de l'avis de tous les chercheurs. L'influence de leur présence sur la production de phytoplancton des eaux est soulignée par tous, sans qu'on sache expliquer exactement le rôle qu'elles jouent dans ce phénomène (WAGNER, 1969 ; PRAKASH, 1971 ; ÔGURA, 1975). Le tableau 6 donne un exemple de cette influence.

Les données qui viennent d'être brièvement fournies sur les M.O.D., sur leur provenance et leur rôle appellent les deux commentaires suivants.

a) Les bienfaits souvent attribués aux eaux douces par les conchyliculteurs tiennent probablement plus à l'apport de M.O.D. (et aussi de sels nutritifs) qu'elles charrient qu'aux eaux dessalées elles-mêmes.

b) En second lieu, la libération des M.O.D. et de leurs « fertilisants » par les végétaux marins devrait orienter la réflexion sur les possibilités de revaloriser certaines zones marines par l'immersion de tous supports susceptibles de favoriser la fixation de la flore. Il se pourrait que les associations de flore et de faune favorisées par l'homme en certains points puissent avoir des effets en boule de neige sur les potentialités nutritives de certains milieux. Des secteurs actuellement très pauvres ne le sont pas toujours de façon irrémédiable et par nature. La notion de *climax* des agronomes doit avoir ses équivalents dans le milieu marin. Bien entendu, dans les centres conchylicoles existants, le problème en général se pose, de façon inverse ; il y a davantage à craindre l'excessive concentration de consommateurs par rapport aux possibilités nutritives du milieu.

b) *Besoins alimentaires qualitatifs.*

Le paragraphe précédent a permis d'apporter quelques lumières sur ce qui était utilisé par les mollusques comme aliment parmi les matériaux organiques bruts présents dans le milieu naturel (particules du seston et matières organiques dissoutes).

Est-il possible d'aller plus loin en précisant que pour l'équilibre et le bon développement des moules et des huîtres, celles-ci doivent disposer par exemple d'un minimum journalier de tel acide aminé, de tel acide gras ou encore de telle ou telle vitamine ou autres oligo-éléments, ainsi qu'on a pu l'établir pour l'homme ou pour de nombreux animaux d'élevage ?

La réponse à cette question est bien entendu négative. Dans le domaine des besoins qualitatifs des mollusques, on constate les résultats beaucoup plus qu'on ne les explique.

Toutefois, des observations extrêmement précises ont été faites qui prouvent clairement que tous les aliments ingérés sont loin d'avoir des résultats équivalents pour le développement des coquillages. La qualité de la nourriture joue donc un rôle très important sur le plan de la conchyliculture.

*Mise en évidence de l'aspect qualitatif.*

Les principales recherches précises qui ont été faites sur la valeur nutritive de divers micro-organismes des eaux, ont été entreprises au cours des deux dernières décennies, en vue surtout de résoudre les problèmes de l'élevage des larves et de la production de naissains. Un condensé de ces travaux a été présenté par RAIMBAULT (1966).

Seuls, ici, les points qui dégagent le plus clairement les aspects qualitatifs de la nourriture, vont être relevés et cela essentiellement à partir d'un ouvrage récent de WALNE (1974), ouvrage qui résume les observations de cinquante années de recherches sur l'élevage des coquillages et plus spécialement sur l'élevage des larves et du naissain.

Que ce soit pour le développement des larves d'huîtres jusqu'à leur stade de naissain fixé ou pour leur croissance ultérieure jusqu'au détroquage, il a été constaté que seules les algues unicellulaires vivantes ont donné des résultats satisfaisants. A peu près une vingtaine d'espèces, de taille inférieure à 10  $\mu$ , à flagelles ou non, ont pu être essayées, une à une, comme nourriture exclusive, dans des conditions expérimentales où le maximum de rigueur était observé pour permettre des comparaisons les plus valables possibles. Or, les résultats obtenus dans le développement des larves ou du naissain se révèlent comme extrêmement variables selon l'espèce fournie. Un classement conventionnel de la valeur alimentaire de 18 espèces donne une échelle chiffrée allant de 1,36 à 0,30 (WALNE, 1974). Des expériences plus anciennes ont même démontré que certains microorganismes sont toxiques pour les larves (DAVIS et GUILLARD, 1958).

D'un autre côté, des essais d'alimentation ont été effectués en servant aux larves, à l'état de conserves (séchées ou séchées et congelées), certaines algues qui, à l'état vivant, donnent de très bons résultats. Bien que représentant la même valeur nutritive, sur le plan quantitatif, aucune de ces algues en conserve n'a abouti à un développement significatif des larves d'huîtres. Des résultats aussi peu satisfaisants ont été également observés par LONGCAMP, LUBET et MASSON (1974) sur les larves de moules avec diverses algues séchées et broyées et d'autres aliments industriels.

Les données suivantes de WALNE (1974) montrent aussi que du naissain nourri avec deux algues très bonnes sur le plan alimentaire, présentait une croissance sensiblement accrue si, au lieu d'une eau de mer sévèrement filtrée comme milieu, on les plaçait dans une eau de mer simplement tamisée (même si elle est peu riche en particules alimentaires naturelles).

Aliment	Eau filtrée (croissance en mm)	Eau non filtrée (croissance en mm)
<i>Isochrysis</i>	4,48	8,17
<i>Tetraselmis</i>	5,50	9,82

Il semble que ces différences soient attribuables à la présence d'oligo-éléments fournis par le milieu naturel.

En définitive, toutes ces données montrent à l'évidence que la nature et la qualité de l'alimentation jouent un rôle considérable dans la croissance et le développement des mollusques. Ceci reste certain, même s'il n'est pas possible de déterminer les raisons exactes qui font que tel ou tel aliment se révèle nettement meilleur qu'un autre. WALNE souligne que souvent les différences quantitatives des principaux constituants chimiques (protides, lipides, glucides) de certaines algues ne permettent pas de comprendre la différence des résultats qu'elles donnent pour le développement des huîtres.

Au total donc, même s'ils sont inconnus, il faut admettre que les facteurs qualitatifs jouent un rôle considérable dans le développement des larves et du naissain.

Il ne fait pas de doute que ce qui est démontré rigoureusement pour les jeunes stades des coquillages continue à jouer pour leur développement ultérieur dans les centres de conchyliculture. Là également, si la quantité de nourriture est nécessaire, elle n'est pas tout.

Beaucoup d'observations empiriques doivent s'expliquer par cet aspect qualitatif de la nourriture ingérée. Par exemple, dans les centres où se pratique une conchyliculture mixte (huîtres et moules),

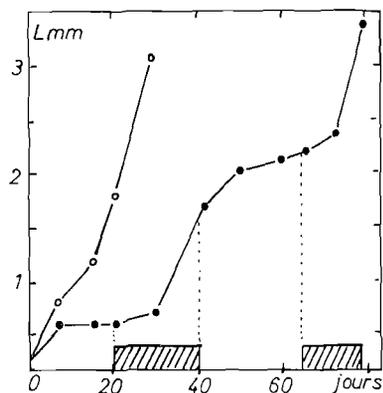


Fig. 31. — Graphique montrant la croissance de deux lots de naissain d'huître plate nourris de la façon suivante : le premier uniquement avec le flagellé *Isochrysis galbana* (points évidés, à gauche), le deuxième était nourri habituellement avec une autre espèce (*Dunaliella*) sauf pendant deux périodes (indiquées par les rectangles hachurés) où on le nourrissait également avec *Isochrysis galbana* (la reprise de croissance suit très rapidement chaque changement de régime). La différence de qualité nutritive des deux espèces est frappante (d'après WALNE, 1974).

comme en Méditerranée, il arrive qu'on observe un bon développement et un bon engraissement des huîtres, et non des moules, ou vice-versa. Ou encore, on a vu parfois qu'après une longue période où le coquillage végétait médiocrement, un changement brusque avait lieu, en quelques jours ; on assiste à une reprise de croissance et d'engraissement qui se manifestent visiblement de façon spectaculaire. Ceci rappelle l'observation de WALNE, illustrée dans la figure 31.

Les différences de résultats dans la production conchylicole d'un même centre, selon les années, peuvent tenir également autant à des différences qualitatives dans la nature du seston, qu'à des différences quantitatives dans la production primaire. Sur ce point, WALNE (1974) signale que dans un même secteur (à Tal-y-Foel dans le Pays de Galles) les croissances, suivies pendant onze années, montrent que les rendements peuvent aller du simple au triple entre la meilleure année et la plus mauvaise. Il conclut : « Les causes de ces variations sont actuellement inconnues ; mon opinion est que les différences dans la nourriture offerte, peut-être en qualité autant qu'en quantité, jouent probablement un rôle plus important que les facteurs climatiques, bien que ceux-ci agissent indirectement en conditionnant la production de cette nourriture ».

Allant dans ce sens, il a été parfois observé que la succession tout au long de l'année des espèces dominantes dans le plancton d'une zone donnée n'était pas du tout immuable. Il arrive, dans l'étang de Thau par exemple, que les espèces habituellement dominantes en été (les *Chaetoceros*) soient rares certaines années et qu'à leur place d'autres espèces inhabituelles soient observées.

Une dernière remarque au sujet de la qualité des aliments. Une différence existe entre les observations faites en milieu contrôlé (dans les écloséries) et les élevages dans les milieux naturels. Alors que, dans les premières, les essais d'alimentation avec des substances organiques mortes ont toujours échoué jusqu'à maintenant, en revanche tous les chercheurs admettent que les particules organiques du tripton sont ingérées et utilisées comme aliment dans les milieux naturels ; comme il a été dit antérieurement elles peuvent même jouer un rôle alimentaire très important à certaines périodes où elles sont en grande quantité. Néanmoins, on admet généralement que leur valeur nutritive est inférieure à celle du plancton vivant. Il en sera fait état plus loin.

#### *Relations entre quantité et qualité des aliments et l'état des mollusques.*

La croissance linéaire ou pondérale des coquillages ne donne qu'une information très

incomplète sur l'état de prospérité du coquillage et sur sa véritable qualité. Ce qui a été dit antérieurement sur les pourcentages très variables de la chair, de l'eau et de la coquille, entre lesquels se partage le poids total, suffit pour le faire comprendre. Il est d'observation courante qu'une huître ou une moule peuvent acquérir rapidement une belle taille sans pour autant devenir un produit de qualité, du fait de sa maigreur.

Un des meilleurs indices de la qualité réelle consiste à établir ce qu'on appelle *l'index de condition* ou mieux *l'index de qualité*. C'est une façon de chiffrer l'état de remplissage de la cavité intérieure du coquillage par la chair, quelle que soit la taille du coquillage. Sa formule s'écrit :

$$\text{Index de qualité} = \frac{\text{Poids de la chair (p. sec) en g}}{\text{Volume de la cavité en ml}} \times 1000$$

Le rapport lui-même donne donc le poids de chair par centimètre cube (donc son plus ou moins fort remplissage). Le facteur 1 000 est purement conventionnel ; il est là pour éviter des valeurs à décimales (ou, si l'on veut lui donner un sens, on peut dire que finalement l'index représente le poids sec de chair par litre de volume intervalvaire).

Pour établir l'index de qualité, il faut donc prendre le volume total du coquillage et, après enlèvement du corps de l'animal, le volume des valves (ceci se fait avec un vase à déversement ajusté préalablement à son niveau de trop plein). Par différence, on obtient le volume intérieur (volume intervalvaire). La chair, après broyage et étalement, est mise au dessiccateur à 60-80° jusqu'à donner un poids constant.

En vérifiant de temps à autre cet index, on peut suivre les variations de l'état « d'engraissement » des coquillages au long de l'année et éventuellement les différences entre les diverses années. Si les mesures sont faites dans les mêmes conditions, les valeurs obtenues permettent des comparaisons valables non seulement dans le temps, mais aussi entre les divers secteurs conchylicoles.

Précisons que, pour les huîtres, des valeurs de 100 et au-dessus témoignent d'une haute qualité. De 80 à 100, la qualité est encore satisfaisante. Au-dessous, elle doit être considérée comme médiocre. La figure 32 résume l'ensemble des variations que l'on peut observer sur une longue durée.

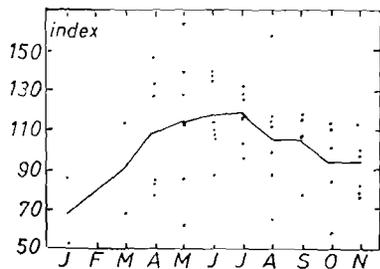


FIG. 32. — *Index de qualité contrôlés pendant cinq ans dans une zone ostréicole. Le tracé représente les valeurs moyennes ; les points expérimentaux montrent l'extrême variabilité de l'index pour les mêmes mois (d'après WALNE, 1974).*

Pour les moules, l'appréciation des indices de qualité est du même ordre ; pour celles-ci, on trouve moins de données, mais il semble que les variations annuelles soient à peu près parallèles à celles des huîtres avec les valeurs maximales en été et début automne et les moins élevées en hiver et au printemps (GABBOTT et BAYNE, 1973 ; ARNAUD et HAMON, 1975).

En général, les plus forts index (ceux supérieurs à 100) correspondent à la période qui précède la maturité sexuelle, c'est-à-dire dans les mois où les glandes de la reproduction (les gonades) évoluent et remplissent plus ou moins le manteau et la masse digestive.

Dans les périodes de repos sexuel, les coquillages peuvent conserver un bon engraissement par accumulation de réserves (réserves de glycogène notamment, mais aussi de substances protidiques et lipidiques). Du point de vue gastronomique, une huître présentant un bon indice du fait de ces réserves

est généralement plus appréciée que celle qui doit sa réplétion au développement de ses gonades. Chez la moule, la différence entre les deux origines de l'index est généralement moins sensible à la dégustation.

Ces notions étant rappelées, que sait-on des relations qui existent entre l'index de qualité et la quantité de nourriture ?

Selon la logique, on peut affirmer que l'index est étroitement sous la dépendance de la fourniture des aliments, mais il s'agit d'une relation qui présente quelques particularités.

Une série de travaux (BAYNE et THOMPSON, 1970; GABBOTT et BAYNE, 1973; THOMPSON, RATCLIFFE et BAYNE, 1974) a permis de voir avec précision comment se comportaient les substances de réserves de la moule quand celle-ci était soumise à une ration alimentaire de diète. Indirectement, ces travaux ont confirmé ce qui était évident, à savoir qu'avec de telles rations il ne pouvait y avoir de croissance du poids total de chair mais, au mieux, un maintien, avec des remaniements internes des matériaux existants (protéines et glucides), en particulier pour assurer la gamétogénèse au moment voulu.

A l'inverse du cas précédent, d'autres travaux de THOMPSON et BAYNE (1974), rejoignant en cela d'autres observations, ont montré que des mollusques auxquels on offrait des quantités de plus en plus abondantes de nourriture, passaient par un optimum dans l'utilisation de cette nourriture. Au-delà de cette ration idéale qui leur permet la plus forte croissance possible en chair ( $Q_{cr}$ ), on assiste au contraire à une augmentation des déchets ( $Q_f$ ) et à une croissance en chair moins forte. Ce phénomène qui semble assez général est illustré par la figure 23.

Au total, qu'il y ait une relation étroite entre la quantité de nourriture et l'index de qualité c'est évident, mais il serait faux de penser que plus il y a de nourriture, plus les index seront élevés.

Quant aux relations entre la qualité des aliments et l'index de qualité des coquillages, il ne fait pas de doute qu'elles existent mais, pour toutes les raisons qui ont déjà été exposées dans le paragraphe précédent, on ne peut presque rien préciser sur ce point. GALTISOFF (1964) rapporte que SAVAGE, en 1925, avait la conviction que les particules détritiques du seston assuraient surtout la croissance en taille et que l'« engraissement » (donc l'index de qualité) dépendait essentiellement de l'ingestion du seston vivant et plus spécialement des diatomées. C'était une hypothèse, non une démonstration. BOJE, en 1965, a publié une étude très approfondie sur les moules du fjord de Kiel. Par des examens périodiques, il vérifiait toutes sortes de caractères de moules vivant en trois points différents; parallèlement, il contrôlait l'abondance de la nourriture en suspension dans les eaux et ceci en s'efforçant d'évaluer la part du plancton et celle du tripton organique. Les principales conclusions de BOJE confirment l'hypothèse de SAVAGE. Il constate que les meilleurs rendements de l'assimilation en chair s'observent quand le plancton vivant abonde (le rapport  $Q_{cr}/Q_t$  peut atteindre alors 20 à 30 %); dans les zones et dans les périodes où les particules détritiques dominent, les rendements, et donc l'index de qualité, sont moins élevés.

En définitive, il est certain que les teneurs en matières organiques dissoutes et la productivité primaire d'un milieu sont les meilleurs indices de la richesse nutritive pour les moules et les huîtres. Néanmoins, ce qui vient d'être exposé montre qu'il existe des disparités considérables, sur le plan de la valeur qualitative, parmi les centaines d'espèces de microparticules qui composent le seston des milieux naturels (celle-ci peut aller de l'excellence à la toxicité pure et simple). Cette disparité, jointe à la méconnaissance de la valeur propre de chaque espèce et à l'absence de toute possibilité de contrôler leur production spécifique, fait que de tels indices ne donnent que des probabilités et non des certitudes quant aux possibilités du milieu en matière de conchyliculture.

### **Conclusion générale.**

A l'issue de cette revue des principales connaissances actuelles sur tous les problèmes qui touchent à la nutrition des moules et des huîtres, une réflexion du célèbre géologue P. TERMIER vient à l'esprit. Il considérait la Science comme « évocatrice de mystères » autant qu'« explicatrice ».

D'un côté, il est indéniable que le développement des sciences, dans le domaine qui a été abordé ici, a permis d'atteindre sur beaucoup de points un degré de savoir tout à fait remarquable; au cours de la dernière décennie, l'adoption des techniques les plus avancées dans des domaines comme ceux du comptage électronique des particules ou de l'utilisation des radioisotopes, comme dans celui des analyses fines en biochimie, a permis de répondre avec précision à de nombreuses questions extrêmement difficiles à résoudre.

D'un autre côté, on pourrait tout aussi légitimement mettre en relief les lacunes considérables qui règnent encore sur de nombreux points et en particulier quand il s'agit de répondre aux questions les plus concrètes que pose la conchyliculture dans les milieux naturels. Ceux-ci sont soumis à tant d'influences extérieures incontrôlables, ils sont le réceptacle largement ouvert à une telle multiplicité d'organismes et de substances que les interactions de tous ces facteurs donnent souvent des résultats totalement imprévisibles et inexplicables.

En ce qui touche les potentialités nutritives d'un milieu pour le développement d'une conchyliculture prospère, il est certain que les représentants de la Science ne peuvent se prononcer que très rarement en termes de certitude et ceci seulement dans le sens négatif (par exemple pour les milieux où ils observent des conditions physicochimiques létales de façon permanente ou périodique) ; dans le sens positif, leur appréciation ne peut s'énoncer qu'en termes de probabilité. Pour acquérir des certitudes - sur la possibilité même de faire de l'élevage et sur l'extension que cet élevage pourrait prendre - ils ne peuvent que s'en remettre très prosaïquement à la méthode empirique qui consiste à faire des essais dans le milieu même.

En définitive, il apparaît que dans ce domaine, comme en beaucoup d'autres de la biologie appliquée, une longue expérience sur des milieux de conchyliculture nombreux et variés est aussi indispensable, si elle ne l'est pas plus, qu'une solide connaissance des données scientifiques de base.

## 2. Le verdissement.

Il est peu de sujets de biologie ostréicole qui, en France, aient fait et font encore l'objet d'études aussi nombreuses, tant sur le plan fondamental que sur celui de la recherche appliquée, que le verdissement des huîtres. C'est dire que ce phénomène n'a pas encore reçu une explication emportant l'adhésion de tous les chercheurs. Si l'on connaît bien l'agent du verdissement, la diatomée *Navicula ostrearia* BORY, on discute encore des causes de sa pigmentation et de sa dépigmentation ainsi que des conditions écologiques qui les provoquent ou les favorisent.

Aussi, devant la difficulté d'établir une synthèse d'opinions très controversées, il a paru souhaitable de proposer les différentes thèses avancées dans ce domaine.

### **Le verdissement. Biologie de *Navicula ostrearia* (1).**

RANSON avait déjà établi la relation directe entre la diatomée *Navicula ostrearia* BORY et le verdissement des huîtres en claires. Quelques années plus tard, BACHRACH observa que la pigmentation de cette diatomée est un caractère acquis qui s'accroît à mesure que se réduisent les chloroplastes (amas pigmentaires chlorophylliens) de cette navicule.

Ces observations préliminaires servirent de cadre et de tremplin à des recherches plus poussées (MOREAU, 1970) (2) exécutées dans la région de Marennes-Oléron, lieu de prédilection des claires et du verdissement où il se déroule. C'est à partir de ces recherches que nous répondrons aux deux principales questions que l'on peut se poser : qu'est-ce que le verdissement ? quelle est la biologie de la diatomée qui le provoque ? Nous passerons successivement en revue la biologie de cette diatomée, le verdissement dans les claires, leur écologie sommaire, enfin les conditions générales de verdissement des huîtres dans ce milieu.

(1) Par J. MOREAU.

(2) MOREAU (J.), 1970. — Contribution aux recherches écologiques sur les claires à huîtres du bassin de Marennes-Oléron. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **34** (4), p. 381 à 462. (On trouvera dans cet ouvrage une importante liste de travaux sur le verdissement.)

### La navicule des huîtres, agent du verdissement.

*Navicula ostrearia* est très polymorphe (fig. 33). Cette navicule, productrice du pigment désigné sous le nom de *marennine*, fait partie de ces végétaux unicellulaires appelés diatomées et plus précisément du groupe des diatomées pennales disposées symétriquement par rapport à un plan. Elle mesure en moyenne un dixième de millimètre ; sa taille varie suivant son évolution biologique et elle est en rapport avec différents facteurs écologiques ou pédologiques. Elle est constituée sur le plan typique d'une cellule avec son noyau et son cytoplasme alentour contenant des formations pigmentaires et vacuolaires. L'ensemble est enfermé dans deux valves ou frustules, de nature siliceuse, comme une boîte et son couvercle.

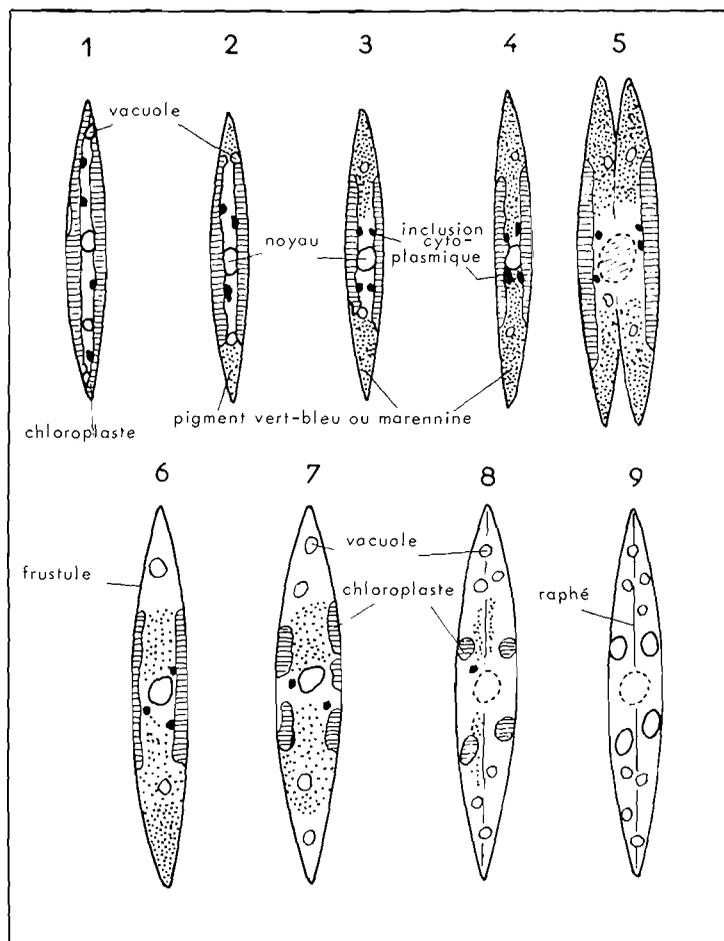


FIG. 33. — Croissance et division, évolution morphologique et pigmentaire de *N. ostrearia* dans la claire. En hachures horizontales, pigments chlorophylliens en chloroplastes, en pointillé, pigment vert-bleu de la marennine (d'après MOREAU, 1970).

L'évolution morphologique et biologique est très particulière chez cette diatomée ; à partir d'une forme chlorophyllienne planctonique (stade 1), la navicule pourvue de marennine devient benthique (stades 2 à 5), c'est-à-dire qu'elle vit sur le fond : le pigment apparaît d'abord aux extrémités puis se répand dans la totalité de la navicule à mesure que les chlorophylles se réduisent. C'est à ce stade que se produit un phénomène complexe de reproduction par bipartition (division cellulaire).

L'évolution de la navicule aboutit à une disparition de la marennine qui a diffusé à l'extérieur par une fente dans le frustule et à une perte des pigments chlorophylliens et des formations vacuolaires. Allégée par des productions de graisse, la navicule, presque réduite à son frustule, flotte en surface où elle dégénère.

La croissance et les modalités de reproduction de la navicule des huîtres s'insèrent dans un cycle écologique défini où la phase de pigmentation s'explique en rapport avec l'évolution et avec le comportement complexe de la claire.

Avant d'aller plus loin dans cet exposé, notons toutefois, en rapport avec la biologie de *Navicula ostrearia*, que le pigment produit passe dans l'eau, où il est soluble, à travers la membrane cellulaire au niveau d'une fente (raphé) dans le frustule. Ce pigment est absorbé électivement par les branchies de l'huître et non ingéré avec les aliments.

### Le verdissement dans les claires.

La biologie sommairement rappelée de *Navicula ostrearia* amène à l'étude de son comportement *in situ*, c'est-à-dire dans la claire inséparable du développement de sa flore. Celle-ci, et plus précisément les pigments constitutifs des végétaux de la claire, jouent un rôle important dans le

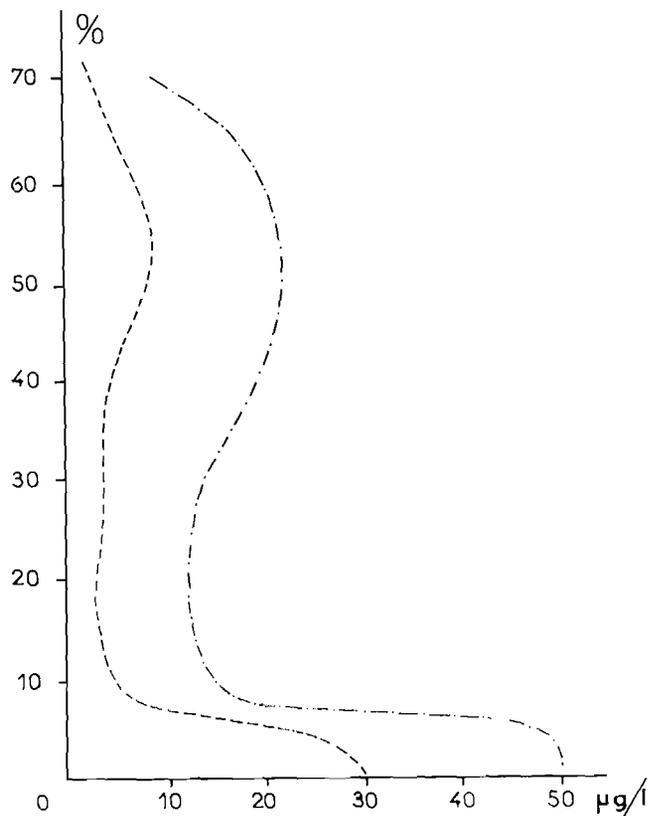


FIG. 34. — Schéma de la variation simultanée des teneurs en pigments dégradés (en µg/l) et en chlorophylles a + c (% de *N. ostrearia* pigmentée) en rapport avec le verdissement.

processus biologique du verdissement. En effet, le verdissement est avant tout un *phénomène chlorotique*, c'est-à-dire une dégénérescence pigmentaire ou plus précisément une biodégradation chlorophyllienne. La photosynthèse à la base de toute productivité biologique y est dirigée par une *alternance de nature écologique* correspondant aux phases de pigmentation particulière de la navicule qui alternent avec le développement des autres organismes chlorophylliens planctoniques et benthiques.

Les chlorophylles *a* et *c* qui caractérisent les diatomées aboutissent dans ce processus à des pigments dégradés. Les uns et les autres sont parfaitement dosables et leur évolution est attestée par la figure 34 qui montre la variation simultanée de la teneur en pigments dégradés et de celle en chlorophylles (*a* + *c*) en rapport avec le verdissement. Celui-ci y est exprimé en pourcentage d'individus de *Navicula ostrearia* pigmentés par la marennine.

Les pigments dégradés proviennent des pigments actifs et l'évolution des uns et des autres paraît concordante : en fait ce n'est pas le cas. Le meilleur témoignage est apporté par le rapport entre ces deux catégories pigmentaires qui donne un indice de biodégradation. Celui-ci, qui est seulement de 1,90 en l'absence de *Navicula ostrearia*, passe à 3,90 dès l'apparition du verdissement, puis il augmente, s'élevant à 4,35 pour 50 % et à 6,33 pour 70 % de *N. ostrearia*. Ces pourcentages correspondent à ce que les ostréiculteurs appellent communément des claires « vertes » ou « très vertes », c'est-à-dire en fait fortement pigmentées par la marennine.

Le verdissement de la claire, phénomène saisonnier par excellence, est surtout intense à l'automne. Il se trouve qu'à ce moment les claires possèdent leur maximum d'huîtres ; nous verrons que celles-ci sont d'ailleurs sans effet sur le verdissement. Mais revenons à ce phénomène précisément dans les trois mois d'automne. Des résultats significatifs ont été portés sur le graphique de la figure 35. Nous pouvons constater dans le temps une variation inverse entre le verdissement et la teneur en chlorophylles (*a* + *c*). Ainsi à chaque phase de production de marennine correspond une diminution de l'élaboration des pigments chlorophylliens.

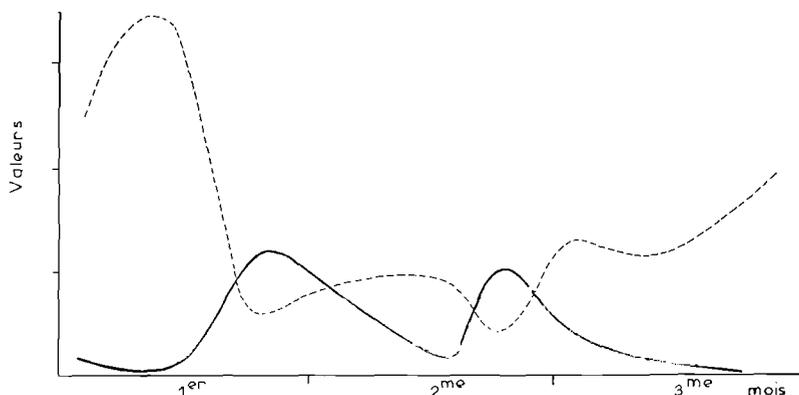


FIG. 35. — Schéma de l'évolution du verdissement dans une claire de la basse Seudre pendant les trois mois d'automne en rapport avec la teneur en pigments chlorophylliens actifs. Trait plein, % de *N. ostrearia* pigmentée ; tireté, chlorophylles (*a* + *c*).

La figure 36 représente de la même manière l'évolution à la même période d'une claire à fort verdissement, dans sa phase d'intensité maximale. Nous avons porté en pointillés un indice exprimant l'évolution de la teneur en pigments dégradés. L'explication de cet indice complexe serait superflue et trop longue ici. Retenons seulement qu'il exprime dans des conditions expérimentales rigoureuses le rapport entre deux densités optiques mesurées au spectrophotomètre et que ce rapport est reconnu comme particulièrement significatif de l'état des populations phytoplanctoniques dont il exprime l'état de biodégradation. La figure 36 en est un témoignage remarquable puisqu'il montre à quel point le verdissement est concomitant d'une dégradation des chlorophylles.

Quand on sait l'importance de ces derniers pigments dans la productivité générale du milieu marin, on se rend compte déjà de l'incompatibilité apparente entre le verdissement et l'engraissement des huîtres, et c'est bien en effet ce qui a été constaté scientifiquement, ce qui a été reconnu empiriquement par les ostréiculteurs et ce qui mérite des recherches ultérieures de nature à aider directement la profession. Il est important sans nul doute de le noter au passage.

Avec ces résultats essentiels dans l'étude du verdissement, il est apparu nécessaire, pour la compréhension du phénomène et pour son exploitation technologique ultérieure, de préciser certains aspects jusqu'ici supposés ou peu connus. Il fallait en effet savoir dans quelle mesure les substances

caroténoïdes ou les hydrates de carbone pouvaient ou non interférer dans le phénomène du verdissement.

En effet, pour RANSON, la marennine serait une substance pigmentée « ayant les caractéristiques des caroténoïdes », mais cette conception n'étant pas prouvée, il nous a fallu, par de nombreuses analyses, faire le point sur cette question.

Or, les caroténoïdes qu'ils soient d'origine animale (astaciens) ou d'origine végétale (non astaciens) ne paraissent avoir aucune relation avec le verdissement. De fait, les caroténoïdes non astaciens sont une production répandue de la flore planctonique au même titre que les autres pigments. Les caroténoïdes diminuent avec le verdissement corrélativement aux autres pigments chlorophylliens puisque nous l'avons vu la flore active se dégrade et disparaît en grande partie au cours de ce phénomène.

La présence ou l'absence des huîtres dans la claire avait par ailleurs de quoi intriguer quand on pense au processus de verdissement et à son déterminisme. Pour RANSON, en effet, la pigmentation de *Navicula ostrearia* est intimement liée à la présence des huîtres lesquelles, à partir de leur mucus, produiraient des hydrates de carbone à l'origine, selon lui, du verdissement. Cette conception fut fort discutée par d'autres auteurs et a entraîné là aussi des recherches serrées.

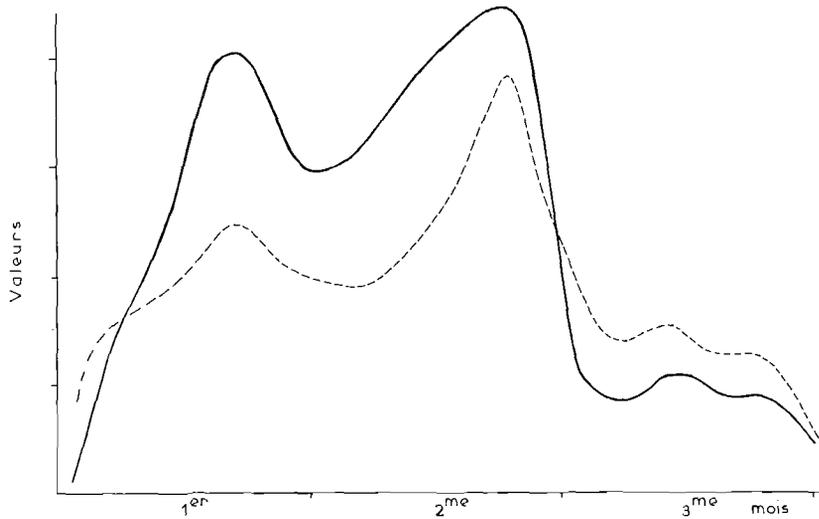


FIG. 36. — Schéma du verdissement dans une claire de la basse Seudre en période automnale en rapport avec un indice des densités optiques exprimant l'évolution de la teneur en pigments dégradés. Trait plein, % de *N. ostrearia* pigmentée ; tireté, indice D 4 300/D 6 6630.

Diverses claires déjà suffisamment testées et connues au point de vue physico-chimique, hydrologique et pigmentaire furent étudiées quant aux variations des teneurs en hydrates de carbone dissous et surtout particulaires. Plus encore que les pigments caroténoïdes, mais à l'égal des substances lipidiques, les sucres ou hydrates de carbone sont une production naturelle des organismes chlorophylliens.

Les claires « blanches » contenant davantage de ces derniers ont une teneur beaucoup plus forte en hydrates de carbone. A l'inverse, ceux-ci sont faiblement représentés dans les claires bien pigmentées, donc riches en *Navicula ostrearia*. Ces substances (et leurs dérivés) ne peuvent donc avoir d'intérêt dans le déclenchement du phénomène ; elles sont plutôt le témoignage d'un métabolisme perturbé consécutif à la biodégradation pigmentaire qui caractérise le verdissement.

L'intérêt de cette recherche fut évident : ce n'est pas en ajoutant des substances hydrocarbonées, comme cela fut essayé jadis, que nous favoriserons le verdissement dans les claires. La connaissance plus précise des claires au point de vue écologique doit donc être exposée pour mieux comprendre ce qu'est le verdissement et l'intérêt pratique de son étude et de son exploitation.

### L'écologie des claires en rapport avec la définition du verdissement.

L'étude écologique des claires s'étend sur un champ de recherches très vaste qui n'a été étudié que dans l'optique du verdissement des huîtres.

Dans le domaine physico-chimique, les phosphates sous diverses formes jouent un rôle prédominant et l'apport océanique est important. Leur surconsommation a été mise en évidence ; leur teneur paraît résulter de divers équilibres complexes en rapport avec le verdissement et avec la productivité primaire primordiale. De même, le magnésium, partie importante des chlorophylles, et le calcium, lié à la croissance des coquilles d'huîtres, sont en rapport respectivement avec les phénomènes de biodégradation chlorophyllienne et avec la population malacologique de l'ensemble du bassin qui alimente les claires.

La flore benthique et planctonique des claires est particulière à ce milieu : les espèces qu'on y rencontre ne sont pas celles que l'on trouve dans le bassin proprement dit et a fortiori au large. Dans une claire, où par définition la profondeur est faible, l'homogénéité de la flore est régulière dans le sens vertical mais ne l'est pas forcément de la dérase (point d'alimentation) à l'opposé et le verdissement varie dans le même sens.

La faune d'une claire n'est pas non plus négligeable tout en restant caractéristique. Les organismes qu'on y trouve ont une importance généralement faible sur le phénomène du verdissement, sauf naturellement lorsqu'une espèce prolifère anormalement (certains flagellés ou des larves d'annélides par exemple) ou lorsque de gros prédateurs (poissons) s'introduisent dans la claire à la faveur des marées : le verdissement peut alors être notablement perturbé.

Dans une claire, la productivité est liée au verdissement. L'importance des phosphates prend, comme on l'a dit, une place prépondérante dans le cycle de la productivité. La disparition des pigments chlorophylliens au cours du verdissement diminue les facultés de photo-synthèse de la navicule et celle-ci doit faire appel davantage aux éléments biogènes du milieu, tel le phosphore. Le métabolisme qui en résulte pour la navicule est très variable d'une claire à l'autre et d'une région à l'autre. La productivité primaire définie par la production et par la consommation d'oxygène est en rapport causal avec le verdissement, c'est-à-dire avec l'activité photo-synthétique de la flore ou avec sa dégradation consécutive au développement de la navicule des huîtres.

Les ostréiculteurs accordent parfois une très grande importance à la pluviosité. Pourtant les recherches faites ont prouvé qu'il n'y a aucun rapport de cause à effet entre les précipitations atmosphériques et le verdissement.

La salinité en rapport avec l'alimentation par les eaux extérieures est parfois liée à la pluviosité. Cependant, un fort verdissement a été observé dans les claires à très faible salinité (18,8 ‰) tandis qu'il n'a pas subi de modifications dans les eaux de salinité proche de celle de l'océan.

La température, enfin, n'est pas un facteur qui détermine la pigmentation de la navicule, mais elle peut être liée à la teneur en phosphates où, dans une claire, les facultés d'adsorption sont importantes en rapport avec le verdissement dans certaines limites de pH. La productivité et l'insolation sont reliées par la photo-synthèse des organismes végétaux. Leur état chlorotique ou leur développement sont alors, de toute évidence, proportionnels au verdissement et l'action de l'insolation doit alors être vue en rapport avec la saison. Ainsi, le processus chlorotique du verdissement doit être considéré avant tout comme un phénomène saisonnier et l'automne est la période la plus favorable à son développement.

En rapport avec celui-ci, l'écologie d'une claire mériterait certes bien des recherches. Nous nous sommes tenus ici à rapporter quelques résultats essentiels de nature à rendre compte des aspects généraux du phénomène de verdissement.

Ce dernier, très complexe, peut donc en résumé être défini brièvement : il est produit exclusivement par *Navicula ostrearia* qui a une vie benthique et produit un pigment, lequel se fixe sur les branchies des huîtres.

Ce phénomène est un processus chlorotique à métabolisme perturbé et correspond à une perte progressive mais jamais totale de la fonction autotrophe de la navicule des huîtres.

Sur le plan écologique, le verdissement prend l'allure de séquences alternantes bien définies qui sont :

a) favorables à la prolifération et à la pigmentation de *Navicula ostrearia* mais inhibent le développement de la flore (claires pigmentées d'affinage) ;

b) défavorables à *Navicula ostrearia*, mais amènent les meilleures conditions pour le développement du plancton et des organismes phyto-benthiques (claires blanches d'engraissement).

On voit, dès lors, combien la productivité d'une claire, c'est-à-dire en fin de compte ses possibilités d'engraissement pour les huîtres, sont liées aux facteurs de verdissement. L'intérêt majeur des connaissances acquises et des recherches effectuées tient dans cette conclusion prospective : on peut maintenant établir *in situ*, selon les propriétés sélectives des eaux et même des sols (apports ou carences), les meilleures conditions d'exploitation et donc d'affinage qui favoriseront et concilieront la double nécessité économique d'engraissement et de verdissement.

### **Données récentes sur la genèse du verdissement** <sup>(1)</sup>.

Le verdissement fait partie des techniques d'affinage de l'huître en claires et complète la phase d'engraissement du mollusque. De caractère encore aléatoire, ce phénomène purement biologique intéresse aussi bien l'ostréiculteur que le chercheur. De nombreuses études effectuées par RANSON (1927), BACHRACH (1935), MOREAU (1970), DASTE et NEUVILLE (1970) relatent la découverte du *Vibrio ostrearia* par GAILLON en 1820, rattaché en 1822 au genre *Navicula* par BORY de ST-VINCENT. Depuis les travaux de RANSON, on sait que le *Navicula ostrearia* BORY, Diatomée Pennée, est l'agent du verdissement des claires, puis des huîtres. Ces études ont été effectuées, pour la plupart d'entre elles, dans le bassin de Marennes-Oléron ; nous les avons reprises et poursuivies dans la baie de Bourgneuf (ROBERT, 1973) où les surfaces de claires sont en cours d'extension, sans toutefois atteindre l'ampleur des zones consacrées à cette pratique dans la région de Marennes.

Dans ce bref exposé, nous nous bornerons à donner un aperçu de quelques résultats acquis depuis 1970. Ces résultats, en contribuant à une meilleure connaissance de la biologie de l'agent du verdissement d'une part et à une meilleure définition du processus d'autre part, devraient permettre, espérons-nous, des applications utiles pour l'ostréiculture.

### **La navicule bleue de l'huître : ultrastructure du frustule, cytologie, développement.**

Les individus vivant dans le plancton des claires ou des canaux qui les alimentent sont prélevés à l'aide d'un petit filet dont la maille ne dépasse pas 75  $\mu$  (0,075 mm) ; ceux qui tapissent le fond des claires vertes sont aspirés à l'aide d'un dispositif mis au point par MOREAU (1967).

Les navicules ainsi prélevées, aussi bien dans le bassin de Marennes-Oléron que dans la baie de Bourgneuf, présentent les mêmes caractéristiques morphologiques et cytologiques : dans la cellule vue de face en microscopie optique, deux chloroplastes chargés principalement de chlorophylle bordent le noyau central et deux vacuoles situées de part et d'autre de celui-ci ; aux deux extrémités, une zone plus ou moins chargée de marennine peut apparaître chez certains organismes (fig. 37). Le frustule qui constitue l'enveloppe de la cellule présente une forme et un raphé caractéristiques des Diatomées de la sous-classe des Pennées à laquelle on rattache la navicule bleue.

#### a) *Ultrastructure du frustule.*

La connaissance de la structure de cette « boîte » constituée en partie de silice étant insuffisante, des investigations ont été menées en microscopie électronique à transmission et à balayage. Selon NEUVILLE et coll. (1971, 1974), le frustule « est constitué par la superposition d'une mince feuille finement structurée et de multiples lames longitudinales » la recouvrant. Par des traitements chimiques et mécaniques, nous avons pu préciser que chaque valve est constituée par la superposition de trois couches : un feuillet interne finement quadrillé, recouvert par deux couches superposées de lames longitudinales disposées en alternance les unes par rapport aux autres

(1) Par J.-M. ROBERT, U.E.R. Sciences de la Nature, Laboratoire de Biologie marine et d'Ecologie animale, B.P. 1044, 44037 Nantes Cedex.

(ROBERT et PRAT, 1973). Ce type de « charpente » membranaire représente une résistance mécanique certaine.

b) *Stades pigmentaires de la navicule.*

En 1935, BACHRACH confirmait l'hypothèse de RANSON (1927) qui établissait une relation entre l'évolution de la pigmentation bleue du *Navicula ostrearia* et les dimensions de ses chloroplastes. La grande variété des caractères cytologiques des individus observés, correspondant à une production plus ou moins abondante du pigment bleu, a permis de confirmer ces observations et de définir quatre stades principaux de l'évolution pigmentaire de cette diatomée (ROBERT et coll., 1975).

*Navicula ostrearia* non « pigmenté » correspond à « la forme chlorophyllienne et planctonique » de MOREAU (1970) : l'individu est dépourvu de pigmentation bleue, les chloroplastes développés et aux contours lisses s'étendent pratiquement sur toute la longueur de la cellule.

*Navicula ostrearia* « pigmenté » (stades 2 à 4 de MOREAU) colonise peu à peu le sol de la claire au cours de son verdissement : la cellule se caractérise par la présence de marennine à ses deux pôles et par des chloroplastes se raccourcissant au fur et à mesure que s'étend la marennine vers le centre de la diatomée.

Chez *Navicula ostrearia* « dépigmenté » (stades 6 et 7 de MOREAU), la marennine disparaît peu à peu en diffusant dans l'eau de la claire.

*Navicula ostrearia* au stade létal correspond à des individus inertes qui constituent le « bavis » dans la claire : ils ne possèdent plus d'organisation propre et sont chargés de gouttelettes lipidiques (stades 7 à 9 de MOREAU) d'où le nom de « crème » donné souvent par les ostréiculteurs aux amas de ces individus concentrés à la surface des claires vertes.

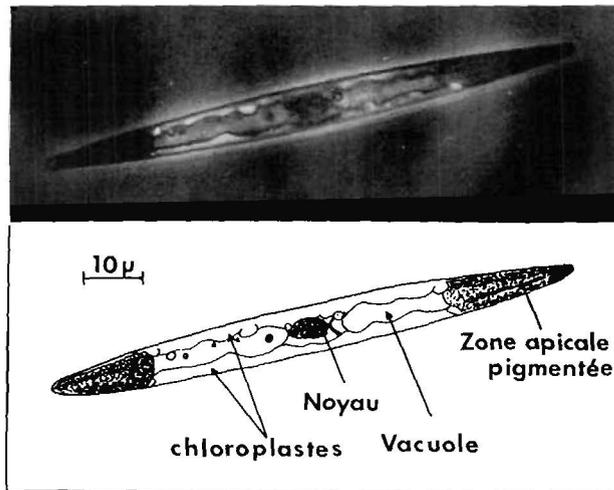


FIG. 37. — *Navicula ostrearia* B. vu de face en microscopie à contraste de phase (photo J.-M. ROBERT).

Dans les claires vertes, la marennine libérée par les navicules en cours de dépigmentation est filtrée et concentrée au niveau des branchies des huîtres qui y sont immergées. En outre, la production intense de phytoplancton et de phytobenthos pratiquement monospécifiques conduit à une surcharge du bassin en matière organique qui sera décomposée au niveau du sol par les bactéries. Les éléments nutritifs issus de cette décomposition ne peuvent qu'être bénéfiques pour les huîtres qui constituent le dernier maillon de la chaîne alimentaire. On peut envisager que les lipides libérés par la navicule au stade létal jouent un rôle déterminant bien qu'indirect dans le phénomène dit de « l'engraissement de l'huître ».

c) *Division linéaire de la navicule.*

Les stades de la division binaire ont été précisés par NEUVILLE et DASTE (1972) chez des navicules non « pigmentées » cultivées *in vitro*. Nous avons observé ces mêmes stades chez des

individus pigmentés se divisant activement (taux de croissance moyen : 0,60) dans des cultures uni-algales entretenues pendant plus de 18 mois (1). Le maintien du pouvoir de multiplication chez la cellule pigmentée nous a permis de parler du développement de la navicule au cours de ses modifications structurales liées à la production de marennine (ROBERT, 1974).

En microscopie optique, lors de la division des navicules pigmentées ou non pigmentées, nous n'avons jamais observé les figures typiques de déboîtement des valves avec reconstitution des deux hypovalves. La microscopie électronique à balayage nous a permis d'observer cette étape de la division (PRAT et ROBERT, 1975) : la ceinture masque les deux nouvelles valves dont le quadrillage interne apparaît plus frêle que celui des valves initiales (fig. 38).

Ces mises au point récentes sur des aspects cytologiques et biologiques de la navicule ont appelé d'autres questions qui concernent le déterminisme d'apparition de la marennine chez cette diatomée et l'installation comme le maintien du verdissement dans certaines claires.

### **Derniers résultats sur les conditions d'apparition et de maintien du verdissement en cultures *in vitro* et en claires.**

Divers auteurs ont tenté de déterminer les causes de ce phénomène tant au niveau cellulaire qu'au niveau de la claire. Selon BACHRACH (1935), l'adjonction de différents sels jusqu'à des doses toxiques pour la diatomée détermine l'apparition de la pigmentation bleue ; selon RANSON (1927) c'est l'apport des sucres résultant de l'hydrolyse bactérienne du mucus sécrété par les huitres.

MOREAU (1970) estime que le verdissement se trouve sous la dépendance de « substances biogènes apportées de l'extérieur ou transformées sur place » ; il se produit alors une perte des chlorophylles par « dégénérescence chlorotique » conduisant à la mort de la cellule. Sa conception du caractère irréversible du processus s'oppose à celle de RANSON (1951) selon laquelle la navicule peut reprendre ses caractères primitifs tout en retournant à l'état planctonique.

Devant les contradictions de ces quelques études, liées au fait que la navicule est exposée elle-même à une interaction de plusieurs facteurs dans son milieu naturel, nous classerons les recherches actuelles selon deux grandes rubriques avec : les résultats acquis à partir de « cultures pures » dans des conditions peu naturelles et ceux provenant d'études écologiques effectuées dans l'écosystème constitué par la claire.

#### a) *La production du Navicula ostrearia en cultures : résultats.*

NEUVILLE et DASTE (1970) tentent d'aborder le problème du « bleuissement » de la navicule par l'application des méthodes de la microbiologie à l'élaboration de cultures pures : elles consistent à isoler un ou plusieurs organismes d'une même espèce à partir d'un échantillon naturel, à les cultiver sur un milieu de composition plus ou moins définie (eau de mer enrichie en éléments nutritifs ou eau de mer artificielle) en les faisant proliférer petit à petit en absence de bactéries. La souche ainsi obtenue est alors entretenue par repiquages successifs sur le milieu de culture utilisé.

Ces auteurs affirment, par cette méthode, que la synthèse de la marennine apparaît comme « une réaction pathologique de la cellule à des conditions défavorables ». Ainsi, un milieu carencé en azote nitrique ou en fer (NEUVILLE et coll., 1972 et 1974) entraîne la même production du pigment bleu, la désorganisation du contenu cellulaire conduisant rapidement au stade léthal déjà

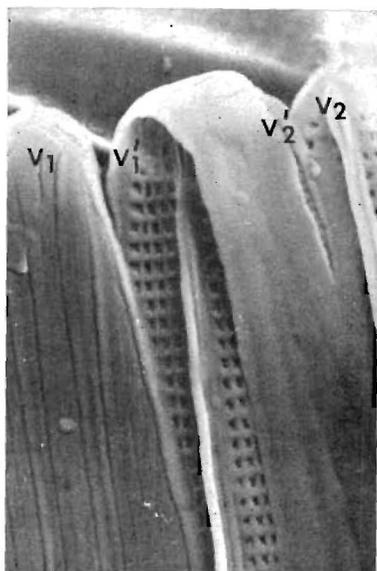


FIG. 38. — Division binaire de la navicule observée en microscopie électronique à balayage : déboîtement des deux valves initiales  $V_1$  et  $V_2$  et reconstitution des deux autres valves respectives  $V_1'$  et  $V_2'$  (G x 9 600) (photo J.-M. ROBERT).

(1) A paraître.

décrit. Donc, tout milieu d'entretien soumis à diverses carences engagerait le processus avec la présence indispensable de lumière (NEUVILLE et DASTE, 1971).

D'après nos propres cultures, nous confirmons ces données. Nous ajouterons toutefois qu'une souche obtenue depuis 1974 a été entretenue à l'état non « pigmenté » par des repiquages successifs et appropriés (fig. 39). Le fait de laisser la croissance se poursuivre jusqu'à l'obtention d'un plateau sur nos courbes de croissance conduit inéluctablement à la production de la marennine car le milieu d'entretien s'épuise de lui-même par déficit progressif des éléments nutritifs par rapport à la concentration cellulaire obtenue (fig. 40). Ces dernières affirmations peuvent s'étayer sur une expérience simple : l'ensemencement d'un baril contenant 25 l d'un milieu eau de mer enrichie par un inoculum de concentration en navicules déterminée a été effectué dans une salle isotherme de l'I.S.T.P.M. Quoique réalisée dans des conditions différentes de celles utilisées pour nos propres investigations, l'expérience a montré que la croissance s'est opérée ; au bout d'une quinzaine de jours, les navicules avaient libéré la marennine dans le milieu de culture, lui donnant une coloration bleu intense. Il nous semble donc que la carence du milieu n'est pas obligatoire pour produire de la marennine à partir des cultures.

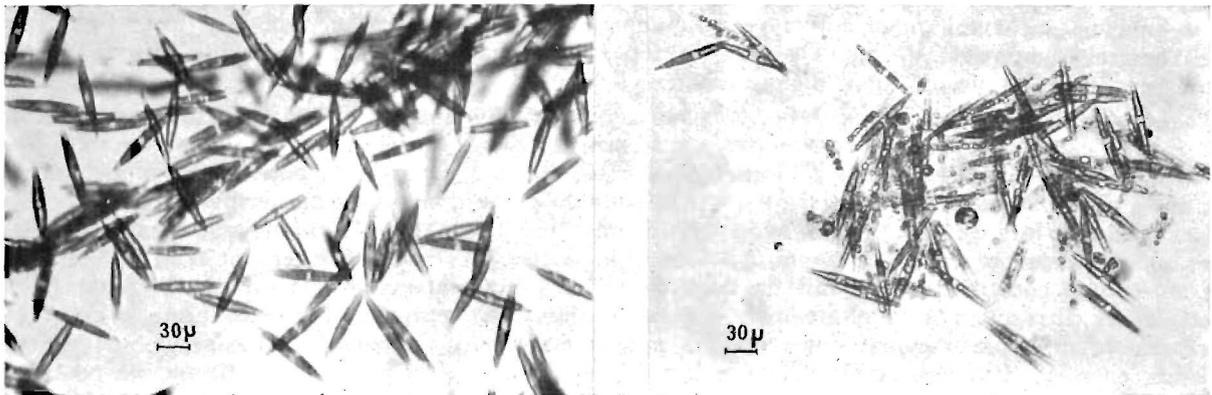


FIG. 39 et 40. — A gauche, navicules non « pigmentées » prélevées dans une culture âgée de 5 jours et observées en microscopie photonique (photo J.-M. ROBERT). A droite, prélèvement effectué dans une culture âgée de 15 jours, observé en microscopie photonique : beaucoup de cellules n'ont plus d'organisation propre, il y a eu libération de la marennine dans le milieu de culture (photo J.-M. ROBERT).

Ces expériences effectuées *in vitro* (dans des conditions artificielles) ont le mérite d'avoir isolé des facteurs pouvant entrer dans le déterminisme de synthèse de la marennine ; elles ont aussi permis de mieux connaître la biologie et la physiologie de cet organisme qui est le seul à posséder cette originalité à notre connaissance. Ainsi, la reproduction sexuée de la navicule, caractérisée par le phénomène d'auxosporulation, a été déclenchée, observée et décrite (NEUVILLE et DASTE, 1975).

Elles ne permettent cependant pas de se placer dans les conditions que connaît l'ostréiculteur ; il faut donc les compléter par des études sur le terrain.

#### b) Le verdissement en claires.

Rappelons d'abord qu'il s'agit de la prolifération et du « bleuissement » conjugués de navicules d'abord planctoniques et qui colonisent, tout en se multipliant, le sol du bassin au point de former une pellicule de couleur vert foncé. Le processus peut être progressif ; mais il apparaît souvent très rapidement (48 heures). Sa durée est variable, elle se situe entre une quinzaine de jours et trois mois. A l'échelle d'une année, le verdissement est périodique : il apparaît depuis la fin février jusqu'à la fin juin et entre les mois d'août et novembre avec plus d'intensité. Dans la baie de Bourgneuf comme dans le bassin de Marennes-Oléron, il n'est ni constant ni contrôlable (ROBERT, 1975). L'étude de ce phénomène biologique peut être abordée par des méthodes d'écologie comme celles déjà envisagées par MOREAU (1970).

### *Conditions écologiques dans les claires.*

Les facteurs écologiques et leurs variations dans le temps ne seront pas détaillés dans cet article puisqu'ils feront l'objet d'un travail ultérieur. Toutefois, nous précisons qu'une même amplitude thermique journalière de 5 à 6° C se prolongeant plusieurs jours précède l'apparition du verdissement dans une claire, qu'un pH moyen de 8,2 correspond alors à un développement optimal de la navicule (ROBERT, 1976).

### *Incidences de l'évolution pigmentaire de la navicule sur le verdissement des claires.*

L'analyse biométrique de l'algue a été effectuée à partir de populations naturelles prélevées dans les claires à huitres de la baie de Bourgneuf. Elle consiste à mesurer des grandeurs caractéristiques des individus observés telles que la longueur du grand axe ou la taille des organites cellulaires. Tenant compte des variations cytologiques décrites ci-dessus, nous avons mesuré la longueur de la diatomée ( $D$ ), de ses chloroplastes ( $C$ ) et de ses zones apicales pigmentées en bleu ( $P$ ) quand elles existent. Le traitement statistique des résultats acquis ne représentant qu'un intérêt limité pour le lecteur, nous nous bornerons ici à exposer succinctement les conclusions et interprétations des analyses et synthèses mathématiques utilisées (ROBERT et coll., 1974 et 1975).

La biométrie cytologique appliquée à l'étude de cette diatomée s'accorde bien avec l'existence des quatre stades déjà définis. De plus, la répartition des fréquences des tailles des diatomées confirme le mode de division binaire décrit ci-dessus.

Lors de la phase de pigmentation des navicules planctoniques, il existe une relation entre  $D/C$  et  $P$  qui caractérise la progression du verdissement d'une même claire. La confrontation des diagrammes de dispersion de  $P$  en fonction de  $D/C$  obtenus à partir de populations planctoniques et benthiques permet de nous renseigner sur la stabilité ou la diminution du verdissement du bassin. Parallèlement, lors de la « pigmentation » d'un individu, il y a corrélation négative entre la taille des chloroplastes et celle des zones apicales pigmentées : il serait alors tentant d'en déduire que la marennine constitue un produit de dégradation des pigments chloroplastiques ; la perte de la corrélation correspond à la phase de « dépigmentation ». En outre, l'analyse confirme le caractère irréversible du « bleuissement » des cellules par la marennine. Néanmoins, il subsiste une contradiction entre la dégénérescence cellulaire liée à l'apparition de la marennine telle qu'elle peut être avancée par certains auteurs et le fait qu'à l'état « pigmenté » en bleu les cellules se divisent intensément engendrant deux cellules-filles pigmentées elles aussi.

L'analyse révèle également l'importance de l'alimentation en eau de la claire dans son ensemencement en navicules et dans l'entretien du verdissement pendant plusieurs semaines : ainsi, lorsque les individus de surface ou de fond se caractérisent par des stades de fin de « pigmentation », un apport en surface de populations d'organismes moins « pigmentés » se traduit parallèlement par l'apparition de populations benthiques dont les individus présentent des stades de développement moins avancés que ceux qui caractérisent les navicules qui les précédaient. *Averti de ce phénomène, l'ostréiculteur ayant à sa disposition un microscope, pourrait être en mesure de tirer parti de ces informations en suivant l'évolution d'échantillons prélevés sur la vase ou dans l'eau de la claire.*

### **Conclusion.**

Les nombreux travaux réalisés depuis 1970 montrent combien le phénomène du verdissement est original dans sa complexité malgré l'emploi de techniques de plus en plus « sophistiquées ». La biologie et la physiologie de la navicule peuvent être précisées à partir de cultures pures d'intérêt scientifique certain, mais sans toutefois donner une explication de la genèse du phénomène dans l'écosystème naturel.

Le caractère séduisant du verdissement par son aspect appliqué à l'économie de toute une profession maritime a incité certains biologistes à trouver un débouché pratique à leurs études. Les uns ont informé tout en essayant d'apporter des arguments utiles à cette pratique ostréicole particulière. D'autres envisagent par ailleurs la production industrielle de marennine, permettant

uniquement le verdissement d'importants stocks d'huîtres (DASTE et NEUVILLE, 1976). Les deux voix sont intéressantes et utiles pour le développement rationnel de l'ostréiculture. Il est probable qu'en définitive elles sont complémentaires. On peut donc souhaiter qu'une collaboration puisse s'établir au niveau de ces deux types de recherche, en accord et avec l'aide de la profession ostréicole qui devrait en tirer bénéfice.

## BIBLIOGRAPHIE (1)

### Alimentation

- ARAKAWA (K.Y.), 1970. — Scatological studies of the bivalvia (Mollusca). — *Adv. mar. Biol.*, Londres, Academic Press, **8**: 307-436.
- ARNAUD (P.), 1966. — Croissance comparée de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) des étangs de Thau et de Salses-Leucate. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **30** (4) : 357-364.
- ARNAUD (P.) et HAMON (P.Y.), 1975. — Premières observations sur la croissance des moules (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) dans l'étang du Prévost. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **23** (3) : 55-56.
- BAYNE (B.L.) et THOMPSON (R.J.), 1970. — Some physiological consequences of keeping *Mytilus edulis* in the laboratory. — *Helgol. wiss. Meeresunters.*, **20** : 526-552.
- BERMAN (T.) et HOLM-HANSEN (O.), 1974. — Release of photoassimilated carbon as dissolved organic matter by marine phytoplankton. — *Mar. Biol.*, **28** (4) : 305-310.
- BOUGIS (P.), 1974. — Ecologie du plancton marin. I. Le phytoplankton. II. Le zooplancton. — Paris, MASSON et Cie : 1-196 et 1-200.
- GABBOTT (P.A.) et BAYNE (B.L.), 1973. — Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L. — *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **53** : 269-286.
- GALTSOFF (P.S.), 1964. — The american oyster *Crassostrea virginica* GMELIN. — *Fish. Bull. Fish. Wild. Serv.*, **64** : 1-480.
- HAUG (A.) et MYKLESTAD (S.), 1976. — Polysaccharides of marine diatoms with special reference to *Chaetoceros* species. — *Mar. Biol.*, **34** : 217-222.
- HAVEN (D.S.) et MORALES-ALAMO (R.), 1966. — Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. — *Limnol. Oceanogr.*, **11** : 487-498.
- 1970. — Filtration of particles from suspension by the american oyster *Crassostrea virginica*. *Biol. Bull.*, **139** : 248-264.
- ITO (S.) et IMAI (T.), 1955. — Ecology of oyster bed. 1. — On the decline of productivity due to repeated cultures. — *Tohoku J. Agric. Res.*, **5** (4) : 251-268.
- KERR (R.A.) et QUINN (J.G.), 1975. — Chemical studies on the dissolved organic matter in seawater. Isolation and fractionation. — *Deep-sea Res.*, **22**, n° 2 : 107-116.
- KIRK (J.T.O.), 1976. — Yellow substance (Galbstoff) and its contribution to an attenuation of photosynthetically active radiation in some inland and coastal south-eastern Australian waters. — *Austr. J. Mar. Freshwater Res.*, (27) : 61-71.
- LONGCAMP (D. de), LUBET (P.) et MASSON (M.), 1974. — Nutrition artificielle des larves de Bivalves. Intérêt et problèmes. — *Coll. Aquaculture*, 22-24 oct. 73 Brest, Public. CNEXO : 41-46.
- MOORE (H.J.), 1971. — The structure of the latero-frontal cirri on the gills of certain lamellibranch molluscs and their role in suspension feeding. — *Mar. Biol.*, **11** (1) : 23-27.

---

(1) Seuls sont cités dans cette bibliographie les ouvrages consultés qui ne figurent pas déjà dans la bibliographie de RAIMBAULT (R.), 1966. — L'alimentation des mollusques planctonophages. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **30** (2) 112-138.

- OGURA (N.), 1974. — Molecular weight fractionation of dissolved organic matter in coastal seawater by ultra filtration. — *Mar. Biol.*, **24** (4) : 305-312.
- 1975. — Further studies on decomposition of dissolved organic matter in coastal seawater. — *Ibid.*, **31** (2) : 101-111.
- ORR (A.P.) et MARSHALL (S.M.), 1969. — The fertile sea. — A Buckland Found. book, 131 p.
- OWEN (G.), 1974. — Feeding and digestion in the Bivalvia. — *Advances in comparative physiology and Biochemistry*, LOWENSTEIN Edit., **5** : 1-35.
- PAULMIER (G.), 1972. — Seston, phytoplankton et microphytobenthos en rivière d'Auray. Leur rôle dans le cycle biologique des huîtres (*Ostrea edulis* L.). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **36** (4) : 368-506.
- PEQUIGNAT (E.), 1973. — A Kinetic and Autoradiographic Study of the direct assimilation of Amino acids and glucose by organs of the mussels *Mytilus edulis*. — *Mar. Biol.*, **19** : 227-244.
- PRAKASH (A.), 1971. — Terrigenous organic matter and coastal phytoplankton fertility. — *Fertility of the sea*, **2** : 351-368.
- QUAYLE (D.B.), 1969. — Pacific oyster culture in British Columbia. — *Bull. Fish. Res. Bd Canada*, **169**, 192 p.
- THOMPSON (R.J.) et BAYNE (B.L.), 1974. — Some relationships between Growth, Metabolism and Food in the mussel *Mytilus edulis*. — *Mar. Biol.*, **27** : 317-326.
- THOMPSON (R.J.), RATCLIFFE (N.A.) et BAYNE (B.L.), 1974. — Effects of starvation on structure and function in the digestive gland of the mussel (*Mytilus edulis* L.). — *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **54** : 699-712.
- VOOYS (C.G.N.), 1976. — The influence of temperature and time on the oxygen uptake of the sea-mussel *Mytilus edulis*. — *Mar. Biol.*, **33** : 25-30.
- WAGNER (F.S.), 1969. — Composition of the dissolved organic compounds in sea water: a review. — *Contrib. in Mar. Sci.*, **14** : 115-153.
- WALNE (P.R.), 1974. — Culture of Bivalve Molluscs. 50 years experience at Conwy. — A Buckland Found. book : 1-173.
- WANGERSKY (P.J.), 1976. — Particulate organic carbone in the Atlantic and Pacific oceans. — *Deep. sea res.*, **23** : 457-465.
- WINTER (J.E.), 1973. — The filtration rate of *Mytilus edulis* and its dependence on algal concentration measured by a continuous automatic recording apparatus. — *Mar. Biol.*, **22** : 317-328.

### Verdissement (1)

- BACHRACH (E.), 1935. — Le bleuissement des diatomées et le verdissement des huîtres. — *Rev. Trav. Off. Pêch. marit.*, **8** (1) : 112-123.
- DASTE (Ph.) et NEUVILLE (D.), 1970. — Recherches sur le verdissement des huîtres en claires. 1. Rappel technologique et revue critique des travaux antérieurs. — *Pêche marit.*, n° 1112 : 799-804.
- 1976. — Recherches sur le verdissement des huîtres en claires. Fondements d'une technologie nouvelle. — *Ibid.*, n° 1175 : 93-98.
- MOREAU (J.), 1967. — Recherches préliminaires sur le verdissement en claires: l'évolution de leurs divers pigments liée au complexe pigmentaire de *Navicula ostrearia* BORY. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **31** (4) : 373-382.
- 1970. — Contribution aux recherches écologiques sur les claires à huîtres du bassin de Marennes-Oléron. — *Ibid.*, **34** (1) : 381-466.
- NEUVILLE (D.) et DASTE (Ph.), 1970. — Premières observations concernant la culture uni-algale de souches de diatomées provenant de claires ostréicoles de l'île d'Oléron. — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **270** : 2 486-2 488.
- 1971. — Variations structurales présentées par la diatomée *Navicula ostrearia* (GAILLON) BORY soumise à diverses conditions de culture. — *C.R. Soc. Biol.*, **165** : 1 723-1 726.
- 1972 a. — Premières observations sur la reproduction par division binaire de la diatomée *Navicula ostrearia* (GAILLON) BORY cultivée *in vitro*. — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **274** : 1 083-1 085.
- 1972 b. — Production de pigment bleu par la diatomée *Navicula ostrearia* (GAILLON) BORY maintenue en culture uni-algale sur un milieu synthétique carencé en azote nitrique. — *Ibid.*, **274** : 2 030-2 033.
- 1974. — Effets provoqués par la carence en fer sur la diatomée *Navicula ostrearia* (GAILLON) BORY en culture *in vitro*. — *Ibid.*, **278** : 1 525-1 528.
- 1975. — Observations préliminaires concernant l'auxosporulation chez la diatomée *Navicula ostrearia* (GAILLON) BORY en culture *in vitro*. — *Ibid.*, **283** : 1 753-1 756.
- NEUVILLE (D.), DASTE (Ph.) et GENEVES (L.), 1971. — Premières données sur l'ultrastructure du frustule de la diatomée *Navicula ostrearia* (GAILLON) BORY. — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **273** : 2 331-2 334.

---

(1) J.-M. ROBERT.

- NEUVILLE (D.), DASTE (Ph.), GENEVES (L.) et GASSE (F.), 1974. — Données complémentaires sur l'organisation ultra-structurale du frustule de la diatomée *Navicula ostrearia* (GAILLON) BORY. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **278**: 2983-2986.
- PRAT (D.) et ROBERT (J.-M.), 1975. — The peculiarity of blue-green pigment production by a marine unicellular alga, *Navicula ostrearia* BORY, gives it different stages in its development. — XII<sup>e</sup> Congrès int. Botanique, Leningrad.
- RANSON (G.), 1927. — L'absorption de matières organiques dissoutes par la surface extérieure du corps chez les animaux aquatiques. — *Ann. Inst. océanogr., Paris*, n. sér., **4**: 49-174.
- 1951. — Les huîtres, biologie, culture. — Paris, LECHEVALIER: 125-146.
- ROBERT (J.-M.), 1973. — La diatomée *Navicula ostrearia* BORY en baie de Bourgneuf. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **37** (3): 363-368.
- 1974. — Étude préliminaire des relations entre l'état de verdissement d'une claire ostréicole et l'examen biométrique de populations planctoniques et benthiques du *Navicula ostrearia* BORY, pigmenté; applications. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **278**: 1405-1408.
- 1975. — Le verdissement des huîtres dans les claires de la baie de Bourgneuf. — *Bull. Soc. sci. nat. Ouest France*, **73**: 123-129.
- 1976. — Premières données écologiques sur les claires à huîtres de la baie de Bourgneuf. — *Bull. Ecol.* (sous presse).
- ROBERT (J.-M.), PAGES (J.) et PRAT (D.), 1975. — Applications de la biométrie cytologique à la définition des stades de développement du *Navicula ostrearia* BORY: incidences de l'évolution pigmentaire sur le verdissement des claires à huîtres. — *Physiol. vég.*, **13** (2): 225-241.
- ROBERT (J.-M.) et PRAT (D.), 1973. — Ultrastructure du frustule de la diatomée *Navicula ostrearia* BORY révélée par le microscope électronique à balayage. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **277**: 1981-1983.



## CHAPITRE IV

### LA REPRODUCTION (1)

De nombreux travaux ont été publiés depuis le début du xx<sup>e</sup> siècle sur les divers aspects de la reproduction des huîtres en raison même de l'intérêt pratique qui s'attache aux recherches sur le sujet. En effet, l'ostréiculture étant née le jour où l'on a cherché à capter les larves, il est devenu rapidement indispensable de la connaître de mieux en mieux. GALTSOFF (1964) a exposé de façon très détaillée sur le plan de la recherche fondamentale, les résultats des diverses études ; on pourra s'y reporter éventuellement. De nombreuses autres publications ont traité des aspects particuliers de la reproduction de telle ou telle espèce dans des sites variés ; la somme des observations recueillies a permis notamment de mieux connaître les exigences des animaux à l'égard de certains paramètres. En ce qui concerne les huîtres cultivées en France, les travaux de MARTEIL (1960) et de LE DANTEC (1968) ont fait le point des rapports existant entre certaines phases de la reproduction et l'environnement local ; on s'y référera souvent dans ce chapitre où l'on s'efforcera de compléter, même de façon simple, l'information des exploitants sur des aspects de la reproduction souvent mal connus, qu'il s'agisse de la sexualité, des cycles sexuels, des rythmes de ponte comme des conditions qui les régissent.

#### **Généralités.**

Schématiquement, dans la reproduction sexuée, ce qui est le cas chez les huîtres, les individus produisent des cellules spéciales, cellules sexuelles, appelées *gamètes*, mâles ou femelles. Les gamètes mâles ou *spermatozoïdes* sont de petite taille et se meuvent à l'aide d'un flagelle ; les gamètes femelles, ou *ovocytes* ou encore *oocytes*, sont de grosses cellules surchargées de substances de réserve et immobiles. Les uns et les autres sont issus d'un petit nombre de cellules germinales appelées *gonies* (fig. 41) contenant un nombre pair de *chromosomes*, soit  $2n$  ; le nombre  $n$  est caractéristique de l'espèce considérée. Ces gonies se divisent à plusieurs reprises avec réduction du nombre de chromosomes ; les cellules sexuelles deviennent alors *haploïdes*, c'est-à-dire ne contiennent plus que  $n$  chromosomes. La fécondation va provoquer l'activation de l'ovule et par la fusion des gamètes mâles et femelles rétablira la formule chromosomique normale de l'espèce dite *diploïde* ( $2n$ ). On trouvera dans LUCAS (1971) une mise au point très utile sur les gamètes des mollusques où sont définis, de façon précise, des phénomènes biologiques très complexes que la terminologie confuse employée par certains auteurs rend encore plus difficiles à comprendre.

#### **Anatomie des organes de reproduction.**

Les gamètes se forment dans des organes spéciaux appelés indifféremment glandes sexuelles ou génitales, gonades, testicules, ovaires, ovotestis. Ils se développent dans des *acini* ou culs-de-sac groupés comme des grappes de raisin autour d'un canal ou tubule, termes que LUCAS souhaite voir substituer aux mots très variés utilisés parfois, comme digitations, follicules, etc. « L'acinus ou tubule est constitué d'un épithélium germinatif soutenu par un tissu conjonctif à rôle d'emballage. Dans l'épithélium germinatif, se différencieront selon les cas des cellules germinales mâles ( $\delta$ ) ou femelles ( $\varphi$ ). En général, on ne peut reconnaître ces différentes cellules que lorsque la différenciation est suffisamment avancée » (LUCAS, 1971).

---

(1) Par J. LE DANTEC et L. MARTEIL.

Contre la paroi des acini ou tubules se trouvent des cellules nourricières, rares chez les bivalves mâles, plus nombreuses chez les individus femelles, l'ensemble de ces cellules nourricières entourant l'ovocyte constituant alors le follicule.

Au terme du développement sexuel, la gonade adulte apparaît chez l'huître comme une masse blanchâtre aux contours indéfinis, épaisse de plusieurs millimètres, comprise entre les diverticules digestifs sur le côté intérieur et la surface de l'épithélium de l'autre. Cette dernière est si mince

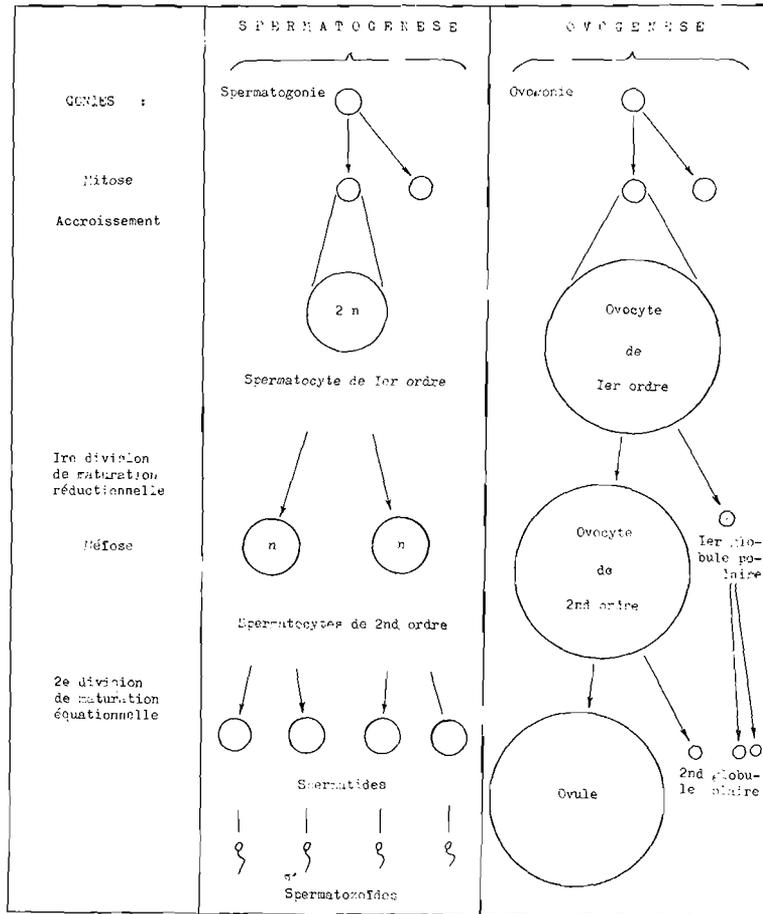


FIG. 41. — Schéma général de la gamétogénèse (d'après ABELOOS).

qu'elle permet d'apercevoir un réseau de fins canaux convergeant dans un conduit cilié. Les produits génitaux à maturité sont drainés par un canal principal de chaque côté du corps et aboutissent dans un cloaque commun avec les organes de Bojanus ou rein qui, lui-même, débouche à l'extérieur par un orifice génito-urinaire unique dans la chambre exhalante au-dessus des branchies, près du point où l'extrémité de l'estomac tubulaire s'accole au muscle adducteur (fig. 42).

### La sexualité des huîtres.

#### Généralités.

Bien que tous les types de sexualité puissent être rencontrés dans l'embranchement des mollusques, la séparation des sexes (*gonochorisme* ou encore *dioécie*) est la règle chez la plupart d'entre eux ; les céphalopodes sont tous unisexués ainsi que, selon COE, la moitié des quelque 20 000 espèces de gastéropodes et presque tous les bivalves. Toutefois, dans les deux dernières classes, des lignées mâles et femelles existent dans la gonade de certaines espèces (*hermaphrodisme*

fonctionnel) ou s'y succèdent (*hermaphrodisme successif*). On notera enfin avec CHOQUET (1971) que « deux espèces appartenant au même genre peuvent avoir un comportement sexuel différent et que chez des espèces considérées comme gonochoriques, certains individus sont susceptibles de présenter une monoécie accidentelle ». C'est ce qui a été observé, par exemple, chez la moule, *M. edulis* et *M. galloprovincialis*, par LUBET (1959) et chez la modiole (*M. barbatus*) par CAHOURS et LUCAS (1968). Ces déviations peuvent être dues à l'action de parasites, trématodes ou cestodes par exemple, mais ont aussi des causes jusqu'ici inexplicables.

L'hermaphrodisme peut être fonctionnel ou successif. Fonctionnel, c'est un hermaphrodisme de fait ou simultané rencontré notamment chez des gastéropodes et chez quelques bivalves ; on le connaît chez les tarets, *Teredo sp.* où les produits génitaux, mâles et femelles, peuvent mûrir dans la même glande et chez de nombreux pectinidés tels que la coquille St-Jacques (*P. maximus*) où existent deux glandes distinctes avec une partie femelle (zone distale) et une partie mâle (zone proximale).

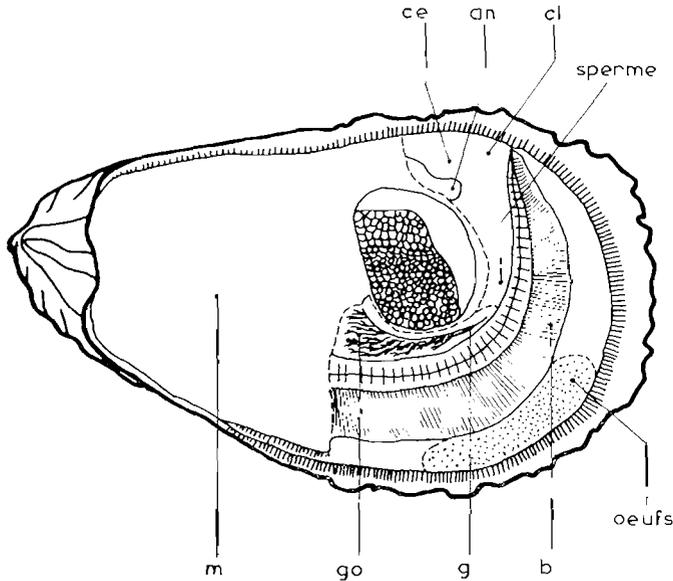


FIG. 42. — Schéma de l'expulsion du sperme et des œufs chez *Crassostrea sp.* (d'après LE DANTEC, 1968). *m* : manteau ; *go* : gonades ; *g* : gonoducte ; *b* : branchies ; *ce* : courant exhalant ; *cl* : cloaque génito-urinaire.

Dans l'hermaphrodisme successif, les gamètes des deux sexes peuvent coexister dans la gonade, mais ne mûrissent pas en même temps. Souvent le cycle sexuel juvénile est mâle, on dit alors que l'hermaphrodisme est protandique ou proterandique. Le changement de sexe qui survient après une ou plusieurs périodes de repos peut être irréversible car il s'accompagne de transformations de la gonade et du tractus génital. C'est ce que l'on observe par exemple chez les crépidules. Chez les bivalves, les séquences et les modalités de l'hermaphrodisme successif sont très variables. On y décèle fréquemment un certain rythme : au cours de la vie et parfois au cours du même cycle annuel, on voit se succéder plusieurs phases mâles et femelles.

L'huître plate européenne *O. edulis*, comme l'huître plate du Pacifique *O. lurida*, sont des espèces hermaphrodites successifs à « sexualité consécutive rythmique » (COE, 1943). La proterandrie est la règle. À l'automne qui suit sa naissance, l'huître plate européenne est généralement mâle et peut fonctionner comme telle ; il est rare cependant que les spermatozoïdes soient expulsés ; ils sont le plus souvent autolysés. Dès lors, les ovogonies se développent et l'huître entre dans la phase femelle, phase dans laquelle elle fonctionnera au début de la saison de reproduction suivante. L'inversion sexuelle se poursuivra selon un rythme qu'influenceront divers facteurs. Ainsi, le passage de la phase mâle à la phase femelle s'effectue-t-il plus lentement que le contraire, la formation des œufs exigeant plus de l'animal que la production de sperme. L'abondance de la

nourriture disponible, la température, la latitude déterminent également le rythme de l'inversion sexuelle. YONGE (1960) a rappelé qu'en Scandinavie les huîtres plates ne changent de sexe qu'une fois par an tandis qu'en Grande-Bretagne elles fonctionnent généralement comme mâle puis femelle, ou inversement, la même année, parfois même deux fois comme femelles et une fois comme mâles au cours du même été. Sur les côtes françaises, les huîtres peuvent, selon les conditions climatiques, fonctionner comme mâle et femelle plusieurs fois au cours de la même saison.

La chute de la température au cours de l'automne ralentit ou arrête le processus précédent ; les huîtres passent ainsi l'hiver dans une phase de repos sexuée, le réchauffement printanier réactivant l'élaboration des produits génitaux.

Chez les huîtres creuses du genre *Crassostrea* la sexualité est dite alternative. Le stade juvénile est généralement ambisexué mais il peut être parfois unisexué. Ultérieurement, la gonade prend une apparence gonochorique ; l'huître peut ainsi fonctionner comme mâle ou comme femelle au cours d'une saison donnée avant de changer de sexe l'année suivante. De vrais hermaphrodites subsistent après le stade juvénile mais ils sont rares. LE DANTEC (1968) a mis en évidence cet aspect de la sexualité alternative chez *C. angulata* déjà connu chez *C. virginica* en Amérique du Nord et chez *C. gigas*. Chez l'huître portugaise du bassin d'Arcachon, le virage sexuel se produit à la fin de l'été ou au début de l'automne chez les individus qui se sont complètement vidés pendant l'été après avoir été le siège d'une ou plusieurs reconstitutions dans le même sexe. L'inversion a lieu, comme chez *C. virginica* de Long Island (U.S.A.), au cours de l'« indifférent stage » décrit par LOOSANOFF (1942) ; après cette courte période commence une nouvelle activité gamétogénétique interrompue par l'hiver.

Le déterminisme des changements de sexe semble dû non seulement à des facteurs externes, comme la température et l'alimentation, mais encore à des facteurs internes. On a déjà signalé l'influence de la température dont, selon SPARCK (1924), l'importance était déterminante dans le phénomène d'inversion sexuelle chez *O. edulis*. L'intensité du métabolisme, lui-même dépendant de facteurs externes comme la nutrition, paraît aussi jouer un rôle. ORTON (1927) l'avait suggéré pour l'huître plate : EGAMI, cité par GALTSOFF (1964), souligne la tendance à fonctionner comme femelles des huîtres *C. gigas* ayant eu l'automne précédent une rapide croissance ; LE DANTEC (1968) confirme cette relation chez *C. angulata*. L'action du milieu lui semble particulièrement importante au moment de l'« indifférent stage » dans l'année qui suit la fixation ; elle est déterminante au double titre du potentiel de croissance et du pourcentage plus ou moins grand de femelles dans la population composant cette génération d'huîtres. Enfin, l'action des ganglions nerveux sur la sexualité est actuellement l'objet de recherches.

#### *Sex-ratio.*

La répartition des sexes, soit dans une population d'huîtres d'âges variés, soit dans les différentes classes d'âge de populations entières, subit des variations dans le temps.

Chez *O. edulis*, MILLAR (1964) a confirmé que le nombre d'huîtres mâles dépassait, au cours d'une saison de reproduction, celui des huîtres femelles. DANTAN avait signalé, dès 1912, ce phénomène chez les huîtres plates du Morbihan. La proportion d'une phase à l'autre pourrait atteindre 3 pour 1. En Écosse, MILLAR constatait un changement rythmique du rapport des sexes, les phases atteignant leurs maxima en se succédant. Ainsi, les huîtres femelles prédominaient pendant la première partie de l'été, les mâles ensuite, la prépondérance revenant à la fin de l'été mais pour une durée réduite à la phase femelle. Aucune explication satisfaisante n'a été donnée jusqu'ici à ce phénomène.

Chez *C. angulata*, LE DANTEC a constaté les mêmes particularités. Dans une population représentée théoriquement par un stock équivalent d'huîtres des différentes classes d'âge, le nombre des mâles a toujours été supérieur à celui des femelles. Le rapport a varié de 120 à 199 mâles pour 100 femelles au cours de dix années successives d'observation. C'est dans la classe 2, correspondant aux huîtres dites de « 18 mois » que l'on note, en général, le pourcentage maximum de femelles, la phase protandre dominant dans la première année.

De ces observations on peut tirer, semble-t-il, la conclusion qu'il est souhaitable de conserver, dans une région déterminée, un stock d'huîtres d'âges différents afin d'assurer un certain équilibre entre les sexes et par là de meilleures chances de fécondation.

*Le cycle sexuel, méthodes d'évaluation.*

Un intérêt pratique évident s'attache à l'étude statistique de l'évolution de l'état sexuel de nombreux individus sur une longue période et ce n'est pas un hasard si les documents les plus nombreux sur la séquence des cycles sexuels au cours de l'année et du rythme des pontes concernent des espèces susceptibles d'être exploitées ou cultivées. C'est chez les mêmes espèces, huîtres et moules notamment, que l'incidence des facteurs du milieu sur la durée de la gamétogénèse et le rythme des pontes a le mieux été étudiée. L'ostréiculture et la mytiliculture, aujourd'hui, et bientôt les élevages d'autres bivalves, resteront longtemps tributaires des récoltes de naissain sur collecteurs immergés en milieu naturel qu'il importe de disposer au moment le plus opportun pour bénéficier d'aussi fortes fixations de larves que possible. La détermination de ces périodes optimales dépend en bonne part de la connaissance du cycle sexuel annuel de l'espèce considérée.

Stade	<i>O. edulis</i>	Stade	<i>C. angulata</i> et <i>C. gigas</i>
0-5	Gonade vide ; correspond au repos sexuel ou à la fin de l'expulsion des gamètes.	0-5	ibid.
1	Début de la gamétogénèse ; multiplication des gonies.	1	ibid.
2	Gonade bien développée mais la dissociation des gamètes reste difficile.	2	ibid.
3	Stade dit de réplétion maximale ; gonade hypertrophiée ; une épaisse couche blanc-crème enveloppe la masse viscérale ; les gamètes sont très abondants et obtenus par pression très légère.	3	Ce stade se divise en deux :
		3 P	état moyen de réplétion de la gonade ; gamètes abondants et facilement dissociables ;
		3 H	état maximum de réplétion ; gonade hypertrophiée ; couche blanc-crème épaisse entourant la masse viscérale ; gamètes très abondants et obtenus par très légère pression.
4	Stade de ponte et chez la femelle d'incubation. On peut le diviser en deux :	4	Stade d'émission des gamètes ; il y a régression du volume de la gonade dont la coloration devient jaunâtre, la partie antérieure de la glande digestive est visible ; les gamètes sont moins abondants.
4 a	les œufs viennent d'être émis, ils forment dans la cavité palléale une masse blanche « laiteuse » ;		
4 b	l'incubation est terminée ; les coquilles larvaires donnent à la masse des embryons une coloration gris-ardoise.		
5	Gonade entièrement vide ; masse digestive bien visible ; coloration grisâtre de la chair. Stade se confondant avec le stade 0.	5	Déplétion presque complète ; animal maigre ; stade se confondant avec le stade 0.

TABL. 7. — *Echelle pratique d'évaluation des stades du cycle sexuel chez O. edulis, C. angulata et C. gigas (d'après MARTEIL, 1957, 1960, et LE DANTEC, 1957, 1968).*

L'étude du cycle sexuel peut faire appel à des méthodes diverses portant soit sur les stades de maturité de la glande génitale, soit sur la présence et la fréquence des larves, soit encore sur l'apparition des jeunes classes dans les populations, c'est-à-dire, en conchyliculture, sur les fixations larvaires sur les collecteurs immergés. Ces méthodes peuvent être simultanément employées. C'est ce qui est fait couramment dans les laboratoires de biologie appliquée à l'ostréiculture pour obtenir une information aussi complète que possible.

Les stades de maturité de la glande génitale peuvent être évalués (fig. 43) selon divers critères macroscopiques (état de maigreur ou de réplétion, épaisseur du tissu, évolution des poids de la

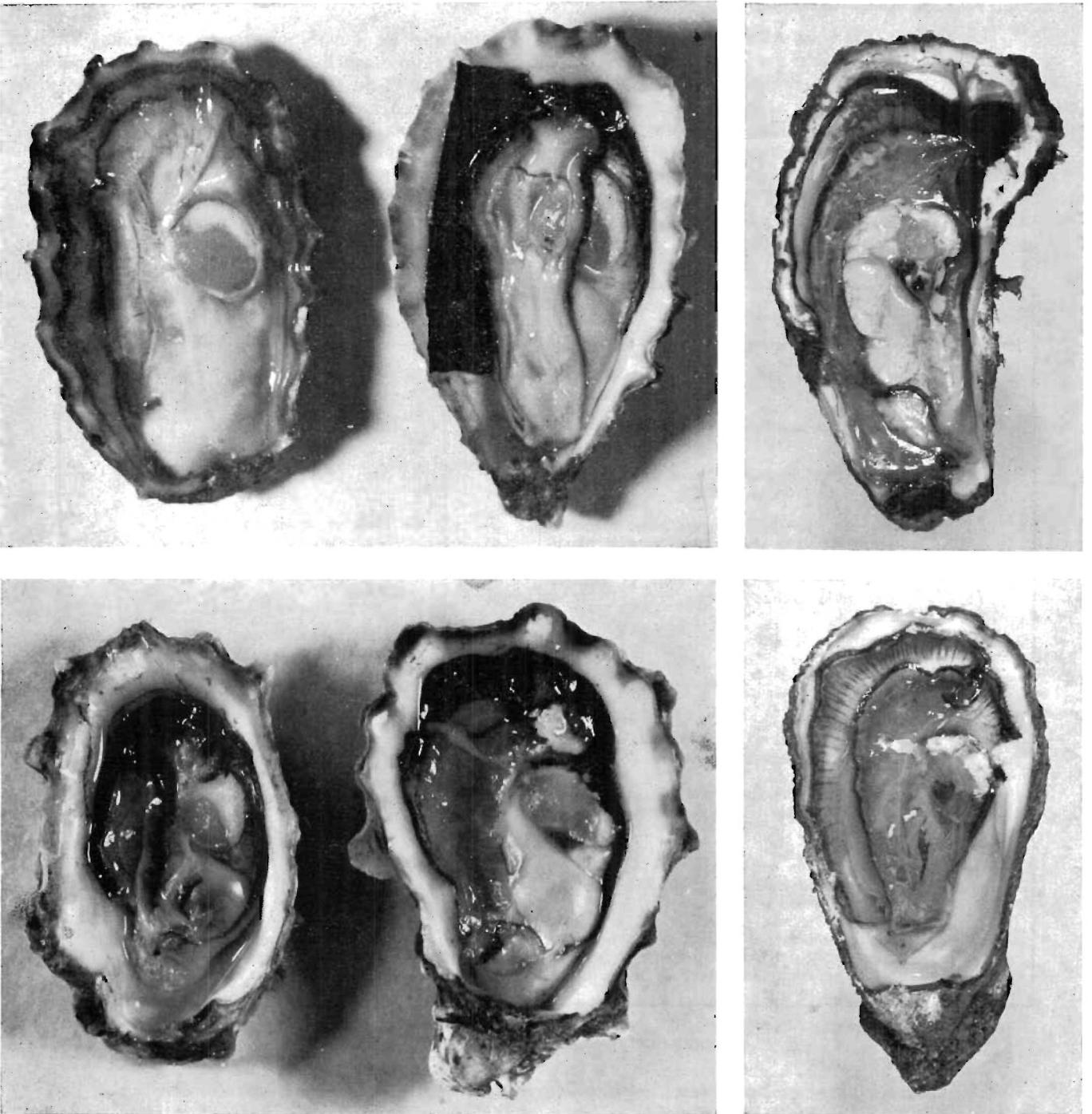


FIG. 43. — Stades macroscopiques de la gamétogénèse chez *C. angulata* du bassin d'Arcachon. En haut, à gauche : 0, repos sexuel; en bas, à gauche : 2 et 3 P, stades de développement (mai); en haut, à droite : 3 H, stade de maturité (juillet); en bas, à droite : 5, gonade vide après ponte (fin juillet). Photos G. RÉAL.

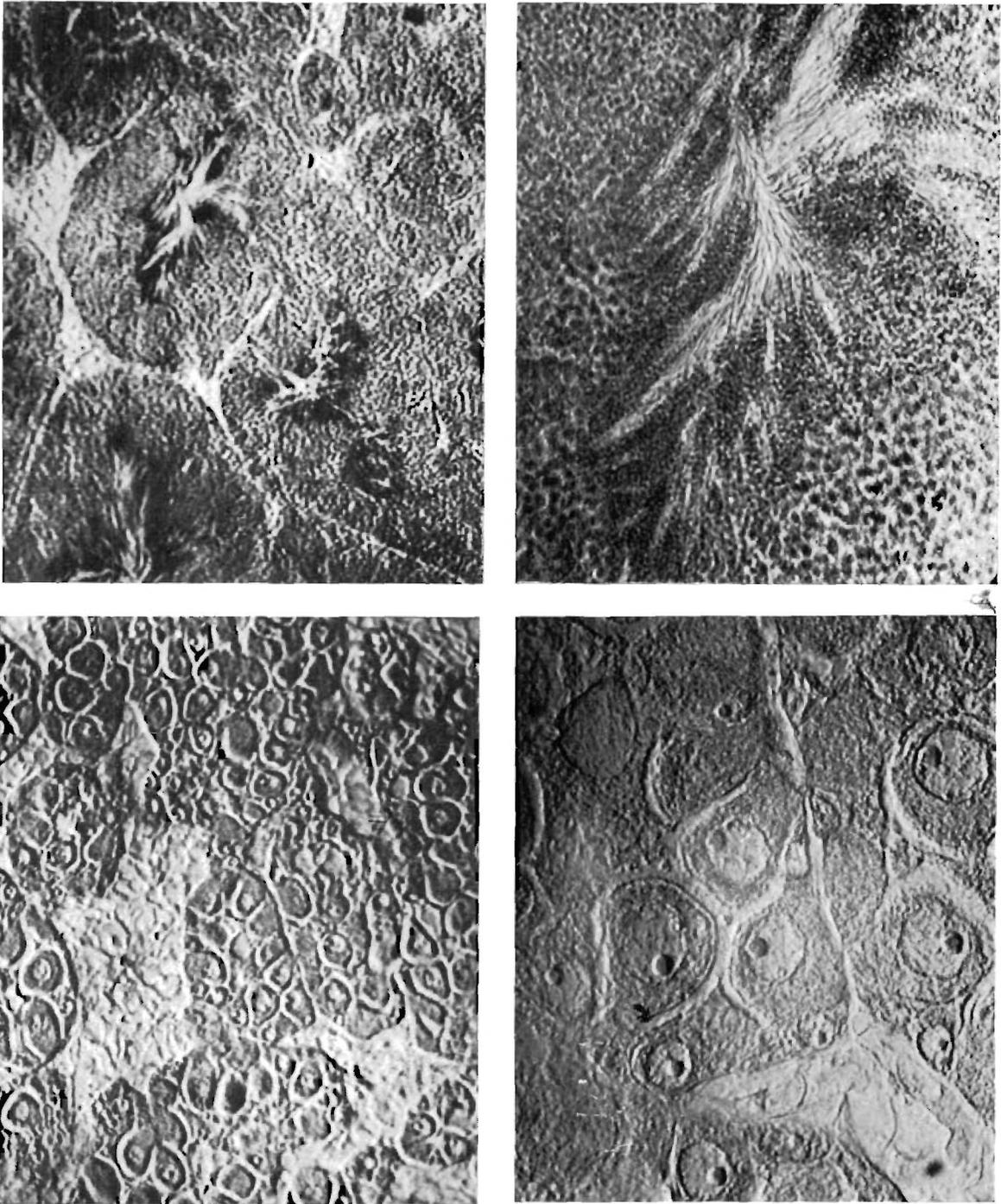


FIG. 44. — Coupes des gonades mâles et femelles de *C. angulata* du bassin d'Arcachon (d'après LE DANTEC, 1968). En haut, à gauche : gonade mâle  $\times 80$  ; en haut, à droite : partie agrandie  $\times 480$  ; en bas, à gauche : gonade femelle  $\times 80$  ; en bas, à droite : partie agrandie  $\times 480$  (photos G. RÉAL).

gonade et du corps ou rapport gonado-somatique, coloration, etc.) ou microscopiques (présence de gamètes mâles et femelles, dimensions, mobilité, etc.) sur frottis ou sur coupes histologique (fig. 44). Si l'étude histologique est la seule qui soit précise, elle est difficilement applicable, en pratique, à l'examen répété d'un grand nombre d'individus à intervalles fréquents. L'étude macroscopique a l'avantage de la rapidité, mais elle est moins précise et n'exclut pas certaines interprétations subjectives. La solution la plus satisfaisante consiste à coupler les observations macroscopiques et microscopiques, ces dernières venant confirmer et préciser des données pouvant parfois prêter à confusion.

Toutes les méthodes montrent que l'évolution de la gonade passe par différents stades que de nombreux auteurs se sont efforcés de définir en établissant une classification que l'on appelle communément une échelle. On connaît ainsi des échelles pour la moule (CHIPPERFIELD, 1953 ; LUBET, 1959), le pétoncle (LUBET, 1959 ; LUCAS, 1965), les huîtres (VILELA, 1954 ; LE DANTEC, 1957, 1968 ; MARTEIL, 1957, 1960, etc.).

Huître plate		Huître creuse	
Appellation	Stade	Appellation	Stade
Très maigres ou maigres	0-5	Maigres ou vides	0-5
Peu grasses	1	Gonades en formation	1 et 2
Grasses	2		
Très grasses	3	Très grasses ou à maturité	3
		Très grasses ou gonades hypertrophiées	3 H
Laitieuses	4 a	Partiellement vides	4
Ardoisées	4 b		

TABLE 8. — Correspondance entre les appellations communément utilisées et les stades du tableau 7.

On donnera ici les échelles couramment utilisées dans les laboratoires de l'Institut scientifique et technique des Pêches maritimes pour les huîtres plates et creuses qui permettent d'établir le moment où le plus grand nombre d'individus d'une population donnée parvient au stade dit de maturité sexuelle précédant de peu l'émission des gamètes, ainsi que pour l'huître plate, l'apparition des pontes et la période d'incubation des larves (tabl. 7).

C'est à ces différents stades que correspondent les appellations communément utilisées pour faire connaître aux ostréiculteurs l'état sexuel des huîtres, au cours de la saison de reproduction, dans le langage qui leur est familier (tabl. 8).

Dans les deux genres d'huîtres, *Ostrea* et *Crassostrea*, la maturité sexuelle est atteinte au stade 3. L'émission des gamètes a lieu entre les stades 3 et 4, soit massivement en une seule fois chez *O. edulis*, soit de façon fractionnée chez *C. angulata*, *C. gigas* et *C. virginica* ; toutefois, chez l'huître japonaise, l'expulsion des gamètes peut éventuellement être faite en une seule fois, comme on l'a constaté à diverses reprises depuis son introduction en France.

### La ponte.

Les ostréiculteurs utilisent indifféremment le mot « ponte » pour désigner toute opération de rejet de gamètes mâles et femelles ou même de larves incubées, alors qu'il devrait être réservé

à l'expulsion des œufs. Il conviendrait, si l'on veut être précis, de parler d'éjaculation ou de rejet des spermatozoïdes, de ponte des oocytes, d'émission ou de libération des larves incubées.

Le mécanisme d'expulsion des gamètes parvenus à maturité présente de grandes analogies, mais aussi quelques différences essentielles, chez les huîtres des deux genres *Ostrea* et *Crassostrea*. Chez les huîtres plates et les huîtres creuses, spermatozoïdes et œufs sont tous déchargés dans la chambre épibranchiale (fig. 42). S'il s'agit de sperme, celui-ci est d'abord rejeté des canaux génitaux dans la chambre exhalante, puis expulsé aussitôt hors de l'huître par le courant cloacal. Chez l'huître creuse, comme l'ont montré les enregistrements effectués par GALTISOFF (1964) sur *C. virginica* ou par HIS (1970) sur *C. angulata*, l'écoulement se produit en accès de brève durée (fig. 45), pouvant se répéter à de fréquents intervalles. Ni les branchies, ni le muscle adducteur n'interviennent au cours de l'opération, alors qu'ils jouent un rôle important dans le rejet des œufs.

Chez la femelle, en effet, le manteau, les branchies et le muscle adducteur assurent temporairement, par la coordination et l'addition de leurs activités, un rôle spécifique dans le processus de ponte, bien distinct de leurs fonctions premières. Au début de l'opération, les feuillets internes du bord du manteau se rejoignent fermant ainsi la chambre exhalante. Les œufs forcent alors le passage à travers les *ostias* des filaments branchiaux et s'accumulent peu à peu dans la chambre inhalante. Chez les huîtres creuses, le muscle adducteur présente alors une grande activité provoquant des mouvements alternatifs de fermeture et d'ouverture des valves. Chaque abaissement brutal de la valve droite expulse un nuage d'œufs qui sont projetés à plusieurs centimètres de l'huître ; la valve se soulève à nouveau, lentement, et après un léger palier s'abaisse encore.

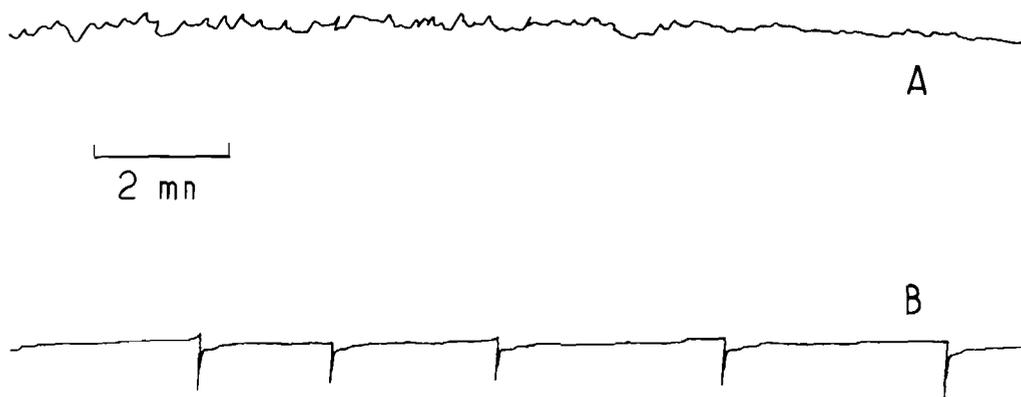


FIG. 45. — Aspects divers de l'activité valvaire chez deux individus A et B de *C. angulata* pendant l'émission de sperme (d'après HIS, 1970).

La ponte peut ainsi durer de quelques minutes à plus d'une heure chez *Crassostrea*. A l'époque du frai, on a souvent l'occasion de voir l'eau recouvrant les parcs des régions productrices d'huîtres creuses prendre brusquement un aspect laiteux du fait d'un rejet concomitant des produits sexuels par les huîtres qui y séjournent. Avant de tomber sur le fond, oocytes et spermatozoïdes sont transportés en traînées blanches par les courants de flot ou de jusant, parfois sur d'assez grandes distances en mer où la fécondation a lieu. Il n'y a pas d'incubation chez les espèces du genre *Crassostrea*. Chez les huîtres plates *Ostrea*, si les œufs sont comme chez les huîtres creuses, rejetés dans la chambre inhalante, ils ne sont pas expulsés aussitôt. Ils y demeurent et seront fécondés dans la cavité palléale par les spermatozoïdes émis par les mâles du voisinage amenés par le courant d'eau pompé pour les besoins respiratoires et alimentaires ; les larves y seront incubées.

#### Incubation et émission des larves.

Seules les huîtres plates incubent leurs larves pendant une durée variable selon l'espèce. Chez *O. edulis*, l'incubation dure en moyenne de 8 à 10 jours selon KORRINGA (1947), de 8 à 9 jours selon MARTEIL (1960). Elle est d'une dizaine de jours dans l'espèce américaine *O. lurida*, de

8 à 10 jours chez *O. densalamellosa* du Japon, mais de 5 à 6 semaines et même plus chez *O. chilensis* des côtes du Pérou.

Au cours de l'incubation, la coloration de la masse des embryons accumulée dans la cavité palléale se modifie à mesure que se développent les coquilles des larves : de blanc laiteux au moment de la ponte, elle devient progressivement plus grise jusqu'à la teinte gris ardoise qui précède de peu la libération dans le milieu extérieur.

### Fécondité des huîtres.

La fécondité des huîtres, que certains appellent leur fertilité, peut être exprimée en nombre de gamètes émis à chaque rejet. C'est le plus souvent en nombre d'œufs qu'on la traduit. Elle varie selon les genres et les espèces.

Conformément à la loi générale, les chances de fécondation chez les huîtres creuses ovipares où les gamètes se rencontrent dans le milieu extérieur étant moindres que chez les huîtres plates incubatrices, le nombre de gamètes produits est beaucoup plus grand dans les premières que dans les secondes. Les dimensions des œufs sont également moindres. Les chiffres moyens rapportés ici et là oscillent entre 20 et 100 millions d'œufs libérés à chaque ponte pour *C. virginica* et *C. gigas*, mais seulement de 500 000 à 1 500 000 chez *O. edulis*, 250 000 à 300 000 chez *O. lurida*, 60 000 chez *O. chilensis* où les dimensions des œufs varient respectivement de 150 à 700  $\mu$ , alors qu'elles sont de 50 à 60  $\mu$  dans les huîtres creuses.

Les variations observées d'un individu à l'autre dépendent moins de l'âge que de la taille de l'huître, ou mieux du volume de chair et du taux d'engraissement, qui sont fonction des conditions locales de croissance. COLE (1941) l'avait déjà noté chez *O. edulis* en Grande-Bretagne. MARTEIL l'a mis en évidence chez des huîtres de même âge en comparant le volume de larves ardoisées recueillies au terme de l'incubation, le volume de chair de l'animal et la taille des individus récoltés sur des bancs naturels soumis à des conditions hydrologiques différentes.

### Rythmes sexuels, influence du milieu.

#### *Les rythmes.*

La séquence des différentes phases de la reproduction des huîtres présente un caractère rythmique, une périodicité que l'on retrouve chez les différentes espèces et qui ne sont pas exactement identiques d'un biotope à l'autre. On peut les mettre en évidence par l'examen des gonades, les émissions de gamètes ou l'apparition des larves au sein du plancton.

Chez l'huître plate comme chez les huîtres creuses du littoral français, le phénomène de la reproduction comprend une phase de repos sexuel hivernal, une phase de multiplication et de maturation des gamètes au printemps suivie de l'émission des produits sexuels à la fin de cette saison et au cours de l'été ; il existe aussi une possibilité de reconstitution des gonades après une première ponte, de nouvelles émissions, le tout s'achevant au milieu ou à la fin de l'automne.

Selon les différents biotopes, les différentes étapes du cycle annuel débutent plus ou moins tardivement. C'est ainsi qu'on observe un décalage à peu près constant du sud au nord, d'Arcachon à la Bretagne ou à la Normandie. Le cycle s'achève aussi plus ou moins précocement ; plus tôt en Bretagne sud qu'en Bretagne nord chez *O. edulis*, plus tard à Marennes et à Arcachon qu'en Bretagne chez *Crassostrea*. En d'autres termes, la durée du cycle sexuel est plus ou moins longue d'une région à l'autre, même si l'on fait abstraction des variations saisonnières.

Ce qui est vrai du littoral français l'est encore à l'échelle européenne. La ponte de l'huître plate arrive de mars-avril à octobre sur les côtes de l'Adriatique, mais seulement en juillet-août en Norvège. Celle de *C. angulata* débute en mars-avril au Portugal, mais à la fin du mois de juin et en juillet en France.

Les variations observées à l'échelon des pays et des régions s'étendent même à des secteurs géographiques plus restreints, tels que les zones océaniques et les parties hautes des estuaires, des baies ou des bassins.

#### *Périodicité et durée des émissions de gamètes.*

LE DANTEC a mis en évidence, dans l'ensemble d'une population de *C. angulata*, quatre périodes

d'émission et trois phases de restauration des gonades, au cours d'un même cycle annuel. Le rythme varie cependant selon les niveaux, les zones et les individus qui peuvent, dans une même station, ne pas réagir en même temps aux stimulations externes bien qu'ils aient atteint sensiblement à la même époque le stade de maturité. Sur les côtes du sud-ouest, l'émission la plus importante est généralement achevée aux environs du 20 juillet ; il en est de même, à quelques jours près, dans le secteur de Marennes. Chez cette espèce, le délai nécessaire à la réduction complète de la gonade fut, au cours de sept années d'observations, de 113 jours dans la zone océanique et de 98 dans la zone intérieure du bassin d'Arcachon (fig. 46).

Chez *C. gigas*, les constatations faites depuis son introduction en France par les laboratoires de l'Institut des Pêches montrent un rythme comparable à celui de *C. angulata*. Ainsi en 1973, His, enregistrant l'activité d'huîtres témoins grâce à l'ostréographe qu'il a mis au point, a relevé de deux à cinq périodes d'émissions au cours de la saison, la durée de chaque émission passant de vingt minutes pour la première à trois et dix minutes pour la dernière.

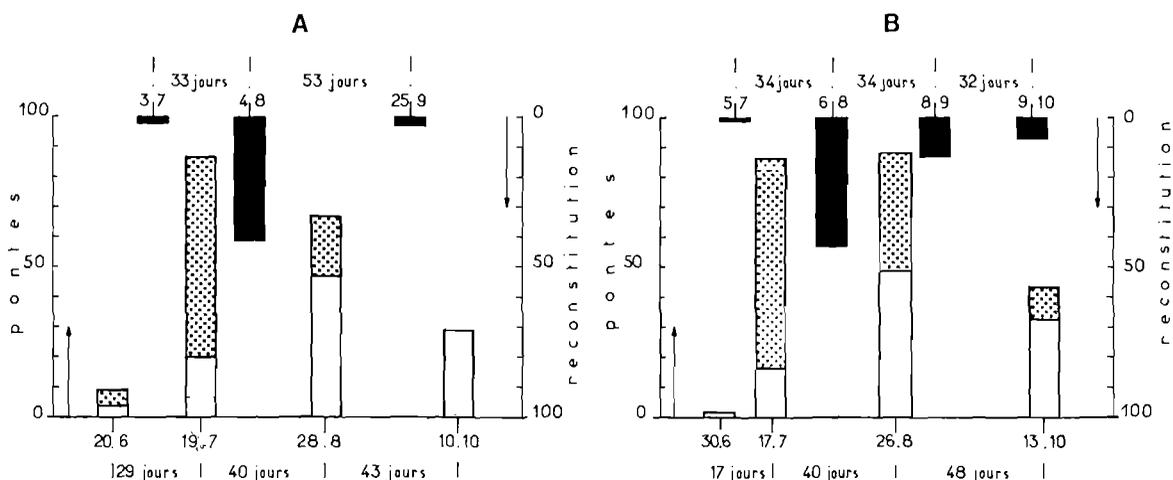


FIG. 46. — Périodicité et intensité des émissions et des phases de restauration chez *Crassostrea* sp. du bassin d'Arcachon dans les zones est (A) et ouest (B). Stades partiellement vides en pointillé, vides en blanc, de restauration en noir (d'après LE DANTEC, 1968).

Chez *O. edulis*, des pontes d'importance variable se succèdent au cours de l'année que l'on peut mesurer, comme l'a fait MARTEIL, soit par le nombre d'huîtres encore laiteuses, soit par le nombre de larves pélagiques. Dans des conditions normales, on relève en Morbihan au moins trois séries de pontes et de libération de larves culminant, la première vers le 15 juin, la seconde, qui est aussi la plus importante, entre le 25 juin et le 5 juillet, la troisième vers le 20-25 juillet. D'autres émissions suivent en août et même en septembre, qui n'ont pas toujours la même périodicité. Dans les meilleurs cas, on peut établir une étroite correspondance entre les séquences du cycle sexuel, les pontes, l'apparition et les fixations des larves (fig. 47).

#### Influence du milieu.

Comme l'ont souligné LUBET et coll. (1970), « de nombreuses incidences externes régissent les cycles sexuels ; elles sont d'ordre climatique, hydrologique, nutritionnel. Des facteurs internes génétiques, nerveux, endocriniens métaboliques commandent ces phénomènes ».

#### Facteurs externes.

Tour à tour, BOURY (1928), ORTON (1928), KORRINGA (1940), MARTEIL (1960) ont, parmi d'autres, souligné l'influence de l'environnement sur le cycle sexuel d'*O. edulis*. VILELA (1954), LE DANTEC (1968) l'ont également fait pour *C. angulata*. Des études similaires ont été entreprises pour les autres espèces d'intérêt commercial (*C. gigas*, *C. virginica*). Les principaux paramètres étudiés ont été la température, la salinité, la zonation, le rythme sélénien.

*Température.*

MARTEIL a montré qu'il existe chez *O. edulis*, comme chez *O. lurida*, des corrélations entre la rigueur des hivers, la température de l'air et de l'eau pendant les premiers mois de l'année et les dates auxquelles le plus grand nombre d'huîtres parvient au stade de maturité. Ces dates

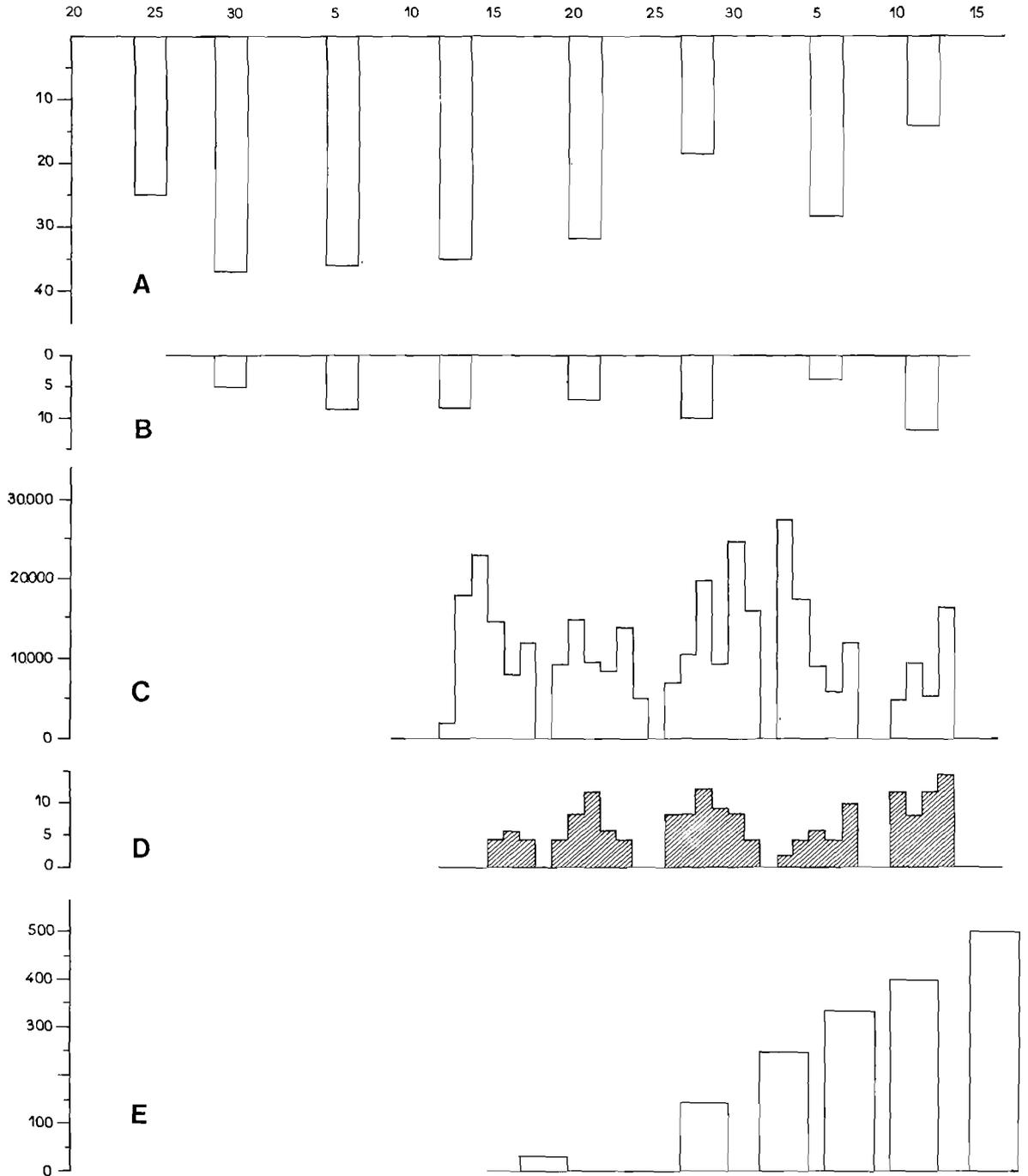


FIG. 47. — Correspondance chez *O. edulis* du Morbihan, en 1966, entre la maturité sexuelle (A), la ponte (B), l'apparition et le nombre de larves (C), le pourcentage de larves œillées (D), le nombre de naissains fixés sur collecteurs-tuiles (E).

sont d'autant précoces que le réchauffement printanier a débuté plus tôt et a été plus important. D'une année à l'autre, selon les conditions saisonnières, l'écart peut atteindre quinze jours. Les prévisions à long et moyen termes, que ces observations permettent d'établir dès le 1<sup>er</sup> avril, puis le 1<sup>er</sup> mai, facilitent l'organisation du travail des ostréiculteurs. LE DANTEC a confirmé chez *C. angulata* l'influence des conditions climatiques pendant la gamétogénèse, influence que les observations déjà faites sur *C. gigas* permettent d'étendre à cette espèce.

C'est à ces conditions climatiques et à leur incidence sur l'hydrologie que sont imputables les particularités signalées précédemment, tant en ce qui concerne la précocité que la durée de la reproduction. Il semble établi que la gamétogénèse débute aux environs de 10°, tant chez *O. edulis* que chez *C. angulata*, un peu avant, vers 7 à 8° chez *C. gigas* (AUGER, 1976), valeurs qui, on l'a vu dans la première partie de cette publication, sont atteintes à des dates différentes selon les secteurs. Pour des raisons similaires, la durée d'activité sexuelle est d'autant plus longue que la température reste favorable. *O. edulis* commence à entrer dans la phase de repos dès septembre-octobre en Bretagne sud, mais seulement en octobre-novembre en Bretagne nord où la chute des températures est plus lente ; on retrouve les mêmes phénomènes chez *C. gigas* et *C. angulata* où des *dérabages* peuvent être exceptionnellement constatés en hiver à la suite de restaurations tardives des gonades.

L'incidence de la température sur le déclenchement de la ponte est non moins évidente. ORTON (1920) avait affirmé que la ponte de chaque espèce est déterminée par une température critique et LEENHARDT (1924) fixait le début du phénomène à 15° chez l'huître plate européenne en Morbihan. KORRINGA (1947) et MARTEIL ont fait valoir qu'il ne pouvait s'agir là d'un seuil dont le franchissement déclenchait la ponte ; un délai plus ou moins long, allant de 9 à 30 jours en Morbihan, de 22 à 26 jours en Hollande, s'écoule, en effet, entre le moment où la température de 15° est relevée et celui où l'émission des gamètes commence. Si l'on ne peut donc parler de seuil, on peut cependant parler avec LUBET et coll. (1970) de *température minimale critique* au-dessous de laquelle l'émission des produits sexuels ne peut avoir lieu. Chez *O. edulis*, quelle que soit la latitude du site considéré, les pontes n'ont généralement pas lieu au-dessous de 14 à 16° sans qu'elles se prolongent pour autant pendant toute la période où ces valeurs sont enregistrées. Chez *C. angulata*, la température minimale critique paraît pouvoir être fixée entre 17 et 18°, selon LE DANTEC, mais là aussi l'émission des gamètes n'a pas immédiatement lieu dès que ces températures sont observées, ni aussi longtemps qu'elles sont enregistrées. Chez *C. gigas*, elle s'établit à des valeurs voisines (GRAS et coll., 1971) en France.

### Salinité.

L'action de la salinité sur la gamétogénèse et l'émission des gamètes a déjà été évoquée dans la première partie de cet ouvrage (1974) et l'on a souligné que les effets combinés des divers paramètres pouvaient être différents de ceux de chacun d'entre eux.

Chez *O. edulis* des rivières morbihannaises, une forte dessalure due aux crues hivernales, souvent associée à une turbidité élevée, retarde le développement sexuel tandis que des valeurs comprises entre 29 et 36‰ ne semblent avoir aucune influence sur le rythme des émissions de gamètes et leur importance.

Chez les espèces du genre *Crassostrea*, dont le cycle sexuel se déroule sur les côtes françaises pour des salinités comprises entre 20 et 35‰, une légère dessalure ramenant les salinités à 25-30‰ paraît favoriser l'évolution des gonades si les températures hivernales et printanières sont élevées. Le comportement des huîtres varie encore, au moment de la ponte, selon les conditions de température et de salinité qui ont prévalu au cours de la gamétogénèse. LE DANTEC a souligné que chez *C. angulata* les émissions de gamètes, observées lorsque les températures étaient inférieures à 22°, survenaient les années où la gamétogénèse s'était déroulée à des salinités inférieures à la normale ; inversement, plus les salinités étaient élevées pendant le cycle sexuel, plus les températures requises au moment de la ponte étaient fortes. Un processus semblable a été observé chez *C. gigas* et *C. virginica*.

En tout état de cause, l'affirmation de RANSON (1940), selon qui l'huître portugaise ne pouvait émettre de gamètes que si la salinité était inférieure à 18-23‰, était erronée.

*Action stimulante des variations de température, de salinité ; influence de la zonation et de la nutrition.*

Parvenues au stade de maturité sexuelle, les huîtres se trouvent dans une phase instable où l'action de diverses stimulations provoque l'émission des gamètes. Ces stimulations sont le plus souvent constituées par des variations brusques, positives ou négatives, des principaux paramètres de l'environnement. Une baisse ou une élévation rapide de la température de l'ordre de 2 à 4°, une chute de la salinité à la suite de grosses pluies estivales suffisent habituellement, dans le milieu naturel, à déclencher la ponte alors que le phénomène tarde à se produire lorsque les températures, mêmes élevées, restent constantes.

Ces stimulations sont plus nettes sur les animaux exposés à de longues et fréquentes émergences que sur les sujets constamment immergés ou vivant aux niveaux les plus bas de la zone intertidale. En été, les températures des eaux des zones océaniques sont plus basses que celles des eaux des parties supérieures des estuaires ou des baies ; d'autre part, les variations observées au cours de la marée sont plus fortes au fur et à mesure qu'on s'éloigne des embouchures. L'influence de cette *zonation* des biotopes se traduit par des variations dans le rythme et l'intensité relative des émissions de gamètes selon le site considéré. La zonation détermine aussi le temps de prise de la *nourriture* et indirectement la gamétogénèse et l'émission des produits sexuels. Le jeûne, d'ailleurs, en provoque l'arrêt (LUBET, 1959) alors que la quantité de gamètes élaborés est fonction du taux de glycogène existant au début de l'activité génitale. LE DANTEC a noté à ce propos les différences de volume des gonades des huîtres du bassin d'Arcachon, selon qu'elles étaient fixées sur des *pignots* ou cultivées dans la zone océanique, chez qui l'index de condition était très élevé, et celles de la zone intérieure. AUGER a, de son côté, signalé que chez *C. gigas* de la rivière d'Étel (Morbihan) l'accumulation des réserves alimentaires précède la gamétogénèse. LUBET et coll. ont expliqué comment « les températures optimales en permettant un niveau d'utilisation plus important des métabolites favoriseraient le développement d'enzymes assurant la mobilisation, le transfert des réserves et leur utilisation par les cellules sexuelles ».

*Périodicité lunaire ou rythme sélénien.*

PRYTERCH (1929) avait cru pouvoir établir une corrélation entre la ponte et les phases lunaires chez *C. virginica*, hypothèse qui n'a pas été retenue après les travaux de LOOSANOFF et NOJMEVO (1951). De son côté, KORRINGA (1947) constatant que les plus fortes concentrations de larves d'*O. edulis* sont observées dans l'Oosterschelde au moment des mortes-eaux, soit environ dix jours après la pleine ou la nouvelle lune, sachant par ailleurs que la durée de l'incubation est de huit jours environ, avançait que la ponte doit être maximale au moment des vives-eaux qui surviennent deux jours après les changements de lunaison.

Il est vrai que dans la plupart des pays européens au moins de telles concentrations de larves sont observées en mortes-eaux tant en ce qui concerne l'huître plate que les huîtres creuses. Toutefois, l'examen direct des géniteurs fait par MARTEIL chez *O. edulis* et LE DANTEC chez *C. angulata* n'a aucunement mis en évidence une corrélation entre la ponte et les phases du cycle lunaire. On constate généralement une forte irrégularité dans les dates de ponte entre populations voisines ou d'une année à l'autre. Selon LUBET et coll., les coïncidences constatées seraient imputables non à un rythme sélénien mais à « une action maximale des stimuli naturels pendant les périodes de vives-eaux ». On peut ajouter que les concentrations de larves survenant en mortes-eaux sont en grande partie la conséquence de la réduction de la vitesse des courants, ce qui limite considérablement la dispersion.

*Interréactions entre individus de la même espèce.*

On a signalé précédemment un phénomène bien connu des ostréiculteurs : la diffusion d'un nuage blanc laiteux au voisinage des parcs ou gisements de *C. angulata* et *C. gigas*, provoqué par le rejet massif et concomitant des gamètes d'un grand nombre d'individus d'une même population. Aux stimulations thermiques qui peuvent déclencher ces émissions chez des sujets sexuellement mûrs, s'ajoute l'effet de certaines substances sécrétées par les huîtres elles-mêmes. Selon GALTISOFF (1930), les œufs pourraient, sous l'action d'une hormone, stimuler l'éjaculation des

mâles chez des animaux réceptifs; c'est le phénomène de l'*egg-water*. Une autre substance baptisée diantline par NELSON et ALLISON (1940), extraite des spermatozoïdes, augmenterait le taux de filtration chez le mâle et permettrait chez la femelle une décontraction des muscles lisses favorisant l'évacuation des œufs.

On n'oubliera pas, enfin, que des facteurs *internes* génétiques, nerveux, endocriniens, métaboliques interviennent à côté des facteurs *externes* dans le processus sexuel. Leur action est pour l'instant moins connue que celle de l'environnement.

### Œufs et larves.

Les œufs des différentes espèces d'huîtres ont, à maturité, des formes très voisines; seules leurs dimensions diffèrent. Comprimés les uns contre les autres, ils sont le plus souvent pyriformes. Leur plus grande dimension varie de 50 à 75  $\mu$  chez *C. virginica* (GALTSOFF, 1964), de 60 à 170  $\mu$  chez *C. angulata*; selon LE DANTEC et leur diamètre de 45 à 58  $\mu$  chez *C. gigas* (AMEMIYA, 1928), contre 50 à 55  $\mu$  chez l'huître américaine (LOOSANOFF, 1965) et 50  $\mu$  chez l'huître portugaise (RANSON, 1943). Chez l'huître plate *O. edulis*, la plus grande dimension avoisine 150  $\mu$ .

La fécondation ou fertilisation a lieu dans l'eau ambiante pour les espèces du genre *Crassostrea*, mais à l'abri de la cavité palléale chez celles du genre *Ostrea*. Dans les deux cas, le développement suit un cours classique avec des segmentations successives aboutissant au stade *gastrula* 4 à 6 heures après la fécondation, chez *C. virginica* comme chez *C. gigas*. Aussitôt après, apparaissent à l'une des extrémités de l'embryon, une touffe de cils et une bande ciliée circulaire permettant déjà quelques mouvements non coordonnés. C'est la larve dite « *trochophore* » (étymologiquement porte-roue) qui, chez l'huître, se différencie de la trochophore classique par l'amorce d'une glande coquillière qui assurera vite la formation de deux valves enfermant peu à peu l'animal tout entier. A ce stade, les dimensions de la larve sont encore très voisines de celles de l'œuf. Dans les 24 à 48 h suivantes, on parvient au stade véligère (porte-voile) (fig. 48) possédant deux caractéristiques principales dans chacune des espèces considérées: d'abord, la présence de deux valves symétriques, sans ornementation ni crochets, avec une charnière rectiligne contrastant avec le reste du contour curviligne qui fait ressembler la larve à un D; ensuite, la possession d'un velum qui se présente de profil comme une sorte de petite houpe capable, lorsque les valves sont entrouvertes, d'imprimer une grande mobilité à la larve, alors que de face, il apparaît plutôt comme un petit plateau circulaire bordé de nombreux cils vibratiles.

Stade	<i>Ostrea</i>			<i>Crassostrea</i>		
	<i>edulis</i>	<i>lurida</i>	<i>chilensis</i>	<i>angulata</i>	<i>gigas</i>	<i>virginica</i>
Début	160-200 $\mu$	180-185 $\mu$	270-750 $\mu$	70 $\mu$	70 $\mu$	70-75 $\mu$
Fin	260-290 $\mu$	300-320 $\mu$	700-1 200 $\mu$	300 $\mu$	285-300 $\mu$	275-315 $\mu$

Tabl. 9. — Plus grande dimension dominante atteinte au début et à la fin de la vie pélagique des larves de différentes espèces.

L'identification des larves des diverses espèces reste, du moins au début de la vie pélagique, une opération souvent malaisée. Les dimensions de la coquille larvaire ou *prodissoconque*, sa forme générale, l'apparition de proéminences ou *umbos* au cours de la croissance, les rapports des différentes dimensions, la position du ligament, les détails de la structure de la charnière, particulièrement les dents, ont été utilisés tour à tour simultanément par différents auteurs; RANSON (1948) a même fondé sa détermination des espèces sur les caractères de leur prodissoconque. Il reste que, comme le souligne LOOSANOFF, la forme des larves et ses modifications au cours de la vie planctonique restent l'un des meilleurs critères d'identification, même si au stade D il reste difficile de les distinguer les unes des autres. De ce point de vue, les progrès réalisés dans le

domaine de la reproduction en milieu artificiel, où les espèces peuvent être cultivées séparément, ont permis d'obtenir pour chacune d'elles une représentation photographique des différents stades à laquelle on peut se référer (LOSANOFF, DAVIS, CHANLEY, 1966). En outre, les mesures des

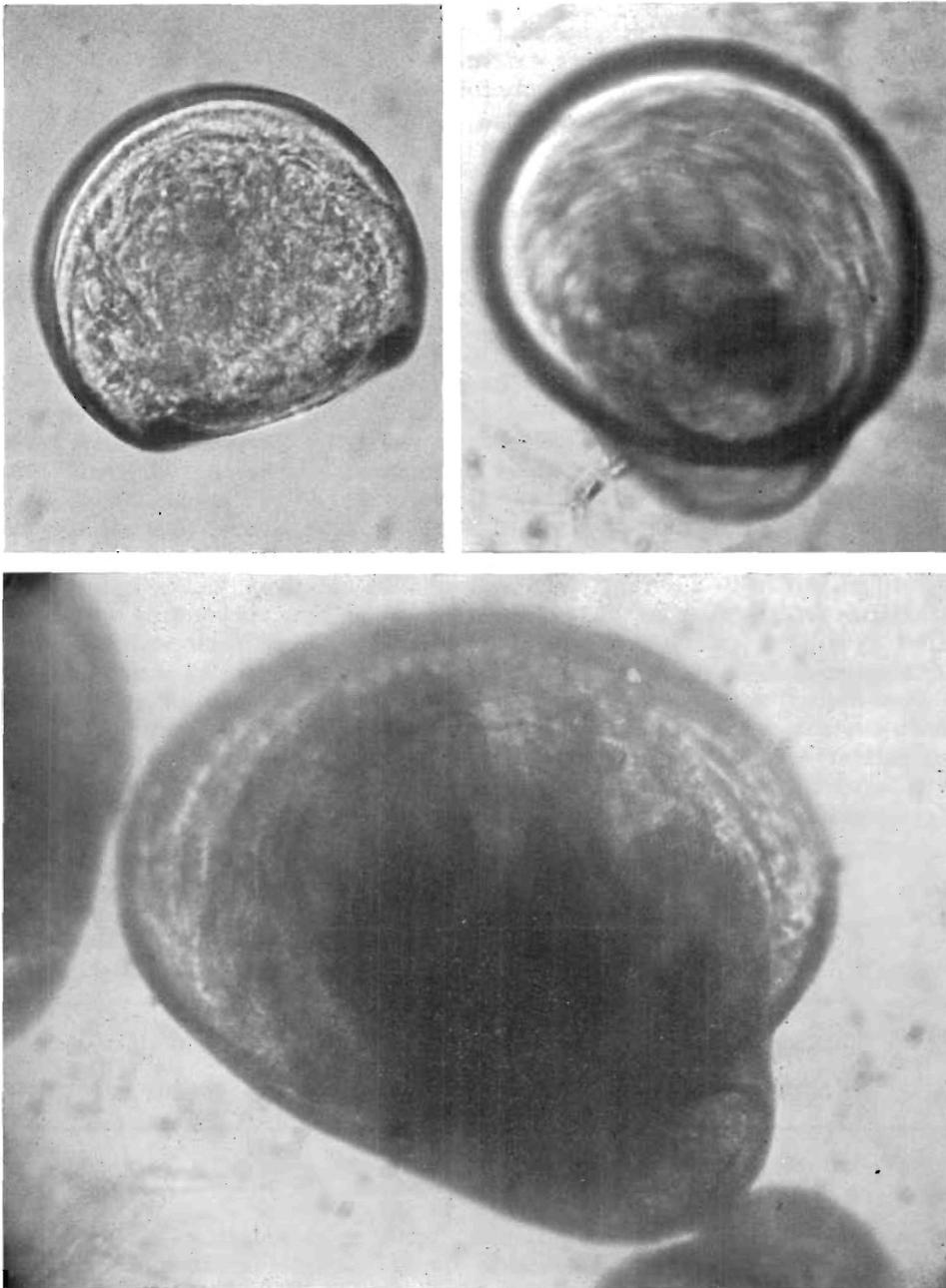


FIG. 48. — Larves véligères de *Crassostrea* : jeunes de 2 à 3 jours (80-90  $\mu$ ) (haut, gauche) ; larves de 8 jours environ (120 à 200  $\mu$ ) (haut, droit) ; larves de 12 jours environ (240 à 340  $\mu$ ) (en bas). x 500 (photo G. RÉAL).

principales dimensions apportent une précision complémentaire utile, en beaucoup d'occasions, même si elles varient légèrement dans une même espèce, d'un individu à l'autre, et ne sont pas exactement identiques chez l'ensemble des larves d'un même individu. On ne peut enfin négliger

l'expérience acquise par l'observateur qui lui permet de reconnaître rapidement dans un échantillon de diverses larves, celles qui l'intéressent, en l'occurrence les larves d'huîtres.

Ainsi que le montre le tableau 9, où sont reportées les tailles dominantes des larves aux deux phases extrêmes de leur vie pélagique, les dimensions des embryons des espèces du genre *Crassostrea* sont très voisines, 70-75  $\mu$  au début du stade véligère, 275-300  $\mu$  au moment de leur fixation. Dans le genre *Ostrea*, les tailles initiales et finales sont également proches pour les huîtres européennes, américaines ou japonaises, mais sont différentes chez *Ostrea chilensis* où la durée de l'incubation est beaucoup plus longue et la vie pélagique très brève.

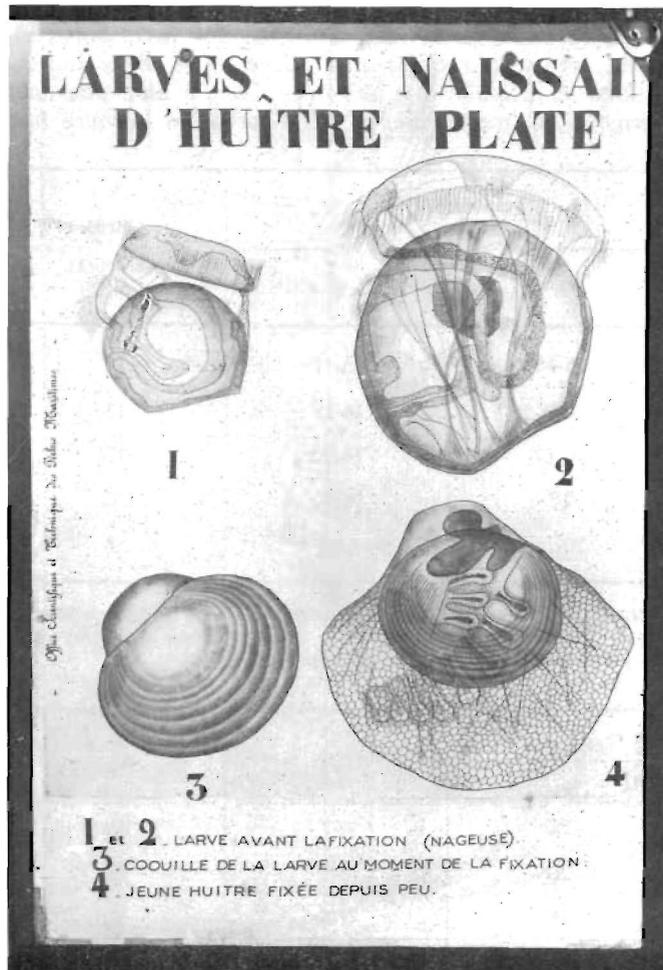


FIG. 49. — Stades larvaires pélagiques (1, 2, 3) chez *O. edulis* et jeune naissain récemment fixé (4).

Dans toutes les espèces, la morphologie se modifie au cours du stade natant. Lorsque la larve de *C. angulata* ou *C. gigas* atteint 95 à 100  $\mu$ , elle prend une forme ovoïde (fig. 48), où la plus grande dimension est perpendiculaire à la charnière. La valve inférieure se distingue par un renflement antérieur, l'*umbo*, et une convexité plus forte, qui iront en s'accroissant pendant la croissance. Chez *O. edulis*, l'*umbo* apparaît vers 200-220  $\mu$  (fig. 49), mais les valves restent symétriques. Chez les unes et les autres, des stries d'accroissement sont visibles sur la coquille. La coloration change, au terme de la vie planctonique, et la larve prend une teinte rouille. Vers 240-250  $\mu$ , apparaît une paire d'yeux situés au milieu des valves; ils sont aisément visibles au travers des coquilles transparentes (fig. 49). L'organisation interne s'est complétée par la formation

d'un pied très contractile et des rudiments des divers organes, branchies, cœur, reins. Le velum permet à la larve à la fois de se déplacer et de capter sa nourriture.

*Influence de l'environnement sur la vie larvaire.*

L'environnement agit à la fois sur la durée de la vie larvaire et le taux de survie. Les facteurs principaux en sont la température, la salinité et les courants, l'alimentation et les mortalités que provoquent maladies, prédateurs ou compétiteurs.

Action de la température et de la salinité.

L'action des températures insuffisantes se traduit par une prolongation du stade natant, ce qui augmente les risques de pertes chez les formes larvaires des invertébrés marins (THORSON, 1946). Les températures élevées, en revanche, réduisent la durée de la vie pélagique et augmentent par là même les taux de survie dans les populations larvaires. On l'a bien mis en évidence chez *O. edulis* où la salinité n'a pratiquement aucune incidence sur l'évolution larvaire (tabl. 10 et 11, fig. 50).

Température (°C)		Durée (en jours)
A	B	
15-14	15-16	14
15	16-17	13
16-17	18-20	10
20	16-21	10
20-18,5	18,5	8

TABL. 10. — *Durée de la vie pélagique chez O. edulis en fonction de la température pendant les cinq premiers jours (A) et les jours suivants (B) (d'après MARTEIL, 1960).*

Température (°C)	Nombre de jours	Taux de survie (%)
22	6-7	10
20	10	5
18	12	2,5

TABL. 11. — *Correspondance entre la température, la durée de la vie larvaire et le pourcentage de larves parvenant à la fin de leur métamorphose chez O. edulis (d'après KORRINGA, 1941).*

Les espèces du genre *Crassostrea*, en revanche, si l'influence de la température reste primordiale, sont, elles, beaucoup plus affectées par la salinité. Certes, l'évolution des larves peut avoir lieu pour des valeurs très diverses allant de 28 à 35 ‰ chez *C. angulata* et *C. gigas* sur les côtes françaises pour des températures comprises entre 20 et 26°, mais la durée de la vie pélagique et le taux de survie varient selon les valeurs atteintes. LE DANTEC a montré qu'aux températures les plus faibles, 20° environ, un plus grand nombre de larves de *C. angulata* parvenait au stade de fixation à des salinités de 28 ‰, qu'aux salinités de 32 ‰ et plus (fig. 51) ; MARTEIL l'avait aussi constaté en Vilaine (1957) où les salinités estivales restaient inférieures à celles des autres estuaires bretons.

Ces données se trouvent vérifiées chez *C. gigas* dont les exigences thermiques sont légèrement plus grandes que celles de l'huître portugaise : au-dessous de 20-21°, l'évolution des larves a été favorisée, en 1974 notamment, dans les secteurs français où la salinité était inférieure de 1 à 2 ‰ à celles des sites voisins (Gironde, Hauts de Seudre). WALNE (1974) a confirmé expérimentalement que les conditions optimales d'évolution larvaire chez l'huître japonaise se situaient à T : 28° C et S = 30 à 32 ‰, ce qui confirmait les données acquises dans les eaux de Sendai (Japon) par KOGANEZAWA et coll. (1973) où la vitesse de croissance des larves est plus rapide là où les températures oscillent entre 25 et 29° et les salinités restent comprises entre 30 et 34 ‰. Le diagramme des températures et salinités du site de Sendai rapporté par MARTEIL et BARRAU (1972) indique bien les limites dans lesquelles s'effectue, dans cette région, l'évolution des larves.

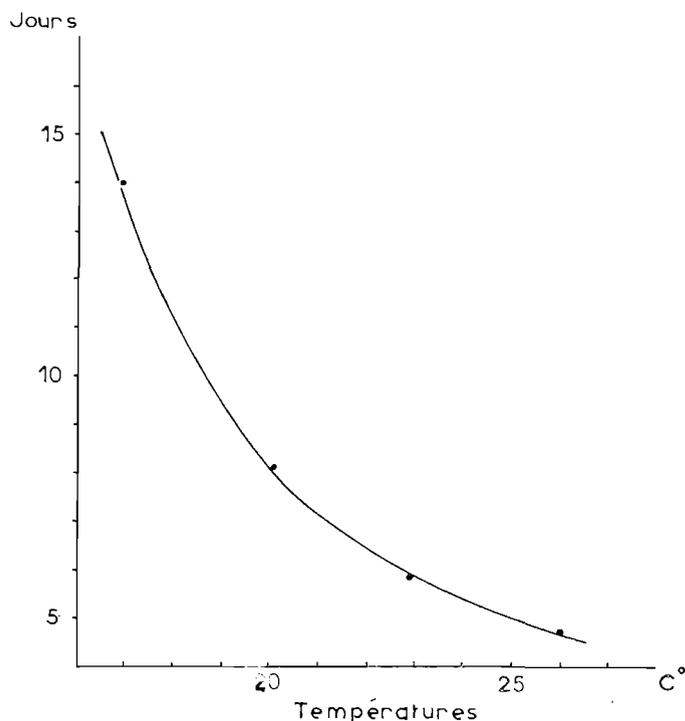


FIG. 50. — Relation entre la température et le temps nécessaire aux larves d'*O. edulis* pour croître de 175 à 250  $\mu$  (d'après WALNE, 1965).

Comme chez *O. edulis*, la durée de la vie larvaire de *C. angulata* et *C. gigas* est influencée par l'environnement. Elle est d'autant plus courte que la température est élevée. Selon QUAYLE (1969) elle serait chez l'huître japonaise de Colombie britannique de 18 jours pour une salinité de 20 ‰ si la température est de 22°, mais de 30 jours si elle n'est que de 18°. En France, à 21-26°, la durée d'évolution a été réduite à 7 jours dans les zones amont à plus faible salinité ; elle est en moyenne d'une dizaine de jours, voire d'une quinzaine dans les secteurs les plus directement soumis aux influences océaniques. En fonction de la durée de la vie pélagique et des conditions de milieu, le taux de survie peut aussi dépasser 30 % dans les cas les plus favorables et être nul ou presque dans les circonstances les plus défavorables.

En résumé, il semble établi que l'évolution des larves de *C. gigas* se trouve favorisée par une température égale ou supérieure à 22° même pour des salinités de 34 à 35 ‰ et l'est d'autant plus que la température est plus élevée ; pour des températures nettement inférieures à 20-21°, cette évolution sera possible et d'autant plus grande que les salinités seront inférieures à 34 ‰ alors qu'elle sera compromise pour des salinités plus fortes.

Action des courants.

Les larves, grâce à leur couronne ciliée ou velum, sont capables de mouvements de faible amplitude dans toutes les directions dans un milieu quasi-immobile; elles restent cependant le jouet des courants existant dans les estuaires, baies ou bassins, qui les répartissent en fonction des conditions locales.

MARTEIL (1960) a montré comment, en rivière d'Auray, la distribution des larves d'*O. edulis* coïncidait avec les données hydrographiques; leur nombre diminue régulièrement à mesure qu'on se rapproche de l'embouchure où des courants plus rapides les dispersent dans un plus grand volume d'eau. En un même lieu, on assiste à des modifications pendant le cycle de la marée, les plus fortes concentrations se produisant en période de mortes-eaux. Ce schéma se rapproche de celui qu'avait observé KORRINGA (1940) dans l'Escaut oriental et qui le conduisait, en 1952, à proposer l'étude des déplacements larvaires comme test indicateur de l'origine des eaux. On retrouve le même phénomène dans les estuaires des régions productrices d'huîtres creuses, la Seudre par exemple.

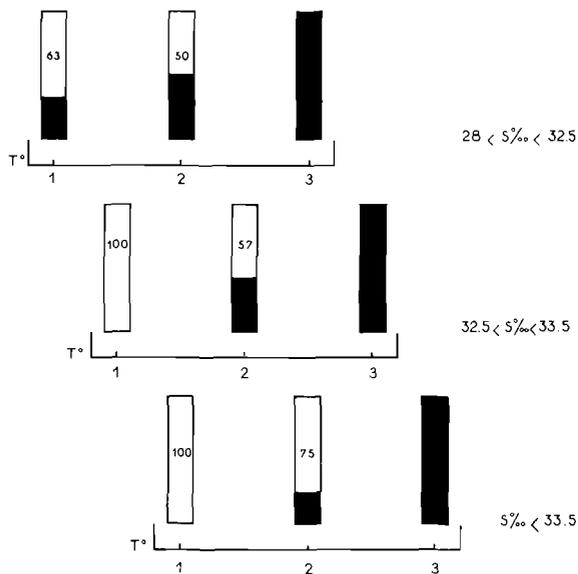


FIG. 51. — Effets combinés des températures et des salinités sur le taux de survie des larves de *C. angulata* (d'après LE DANTEC, 1968). En noir: taux égal ou supérieur à 5‰; en blanc: taux inférieur à 5‰. 1: température inférieure à 20,5°; 2: température comprise entre 20,5° et 21,5°; 3: température égale ou supérieure à 22,5°.

En revanche, les phénomènes sont plus complexes dans les bassins comme ceux d'Arcachon ou de Marennes-Oléron, parsemés de chenaux ennoyés circulant entre des bancs ou crassats, où les géniteurs sont diversement répartis. La distribution des larves ne coïncide pas alors aussi étroitement avec les données hydrographiques; elle en dépend, comme l'indique LE DANTEC (1968), mais elle est essentiellement fonction du secteur de production des larves. Ainsi, lorsque les pontes maximales ont lieu dans la région voisine des passes d'entrée, une grande partie des larves est emportée hors du bassin, mais si le centre d'émission se trouve dans la zone amont, les larves soumises à un mouvement de va-et-vient resteront concentrées dans les chenaux E en mortes-eaux et seront dispersées en vives-eaux. Dans la région de Marennes-Oléron, l'action combinée des courants de la Seudre, de la Charente et des chenaux du bassin rend encore plus complexe la distribution horizontale des larves émises.

On sait, par ailleurs, que la vitesse et éventuellement la direction et la force des courants ne sont pas identiques de la surface au fond, ni les mêmes selon les coefficients de marée ou les vents. On n'a pu mettre en évidence, ni en France, ni en Grande-Bretagne ou en Hollande, une influence certaine des courants sur la distribution verticale des larves d'*O. edulis*. Les varia-

tions observées d'une année à l'autre sur le niveau des fixations de naissains semblent résulter davantage du moment du cycle de marée auquel ces fixations ont eu lieu ou de conditions extérieures, que d'une tendance des larves à se grouper près de la surface ou près du fond.

TROCHON (1955), en revanche, a collecté de façon significative plus de larves de *C. angulata* à un mètre au-dessous de la surface qu'en surface même, les larves au cours de leur croissance tendant, selon lui, à gagner les couches plus profondes. Ces migrations lui semblaient déterminées par les conditions des eaux superficielles. Ce phénomène n'a été constaté ni pour *C. virginica* (LOOSANOFF, 1964) ni, on l'a vu plus haut, pour *O. edulis*. LE DANTEC (1968) l'a cependant confirmé dans le bassin d'Arcachon en constatant que les petites larves sont toujours en plus grand nombre en surface, que les larves en cours d'évolution sont pêchées en nombre sensiblement égal en surface et à un mètre et, qu'au cours de leur croissance, les larves tendent à gagner l'habitat

profond. Les migrations verticales pourraient être influencées par des conditions atmosphériques et hydrologiques, notamment par une forte pluviosité et une baisse des salinités. Le fait que les fixations des huîtres du genre *Crassostrea* peuvent avoir lieu à des niveaux variés témoigne cependant que la tendance observée ne se maintient pas jusqu'au terme de la vie pélagique.

La nourriture des larves.

La croissance des larves est conditionnée par leur alimentation. On a constaté assez rapidement que seuls les éléments unicellulaires nageant ou flottant librement dans la mer pouvaient constituer la nourriture appropriée, mais il a été plus difficile de déterminer parmi les très nombreuses espèces présentes celles qui convenaient le mieux. C'est à partir des cultures pratiquées en laboratoire en vue de l'alimentation des larves élevées en écloseries en Grande-Bretagne, en Amérique du Nord ou au Japon qu'ont été identifiés peu à peu les organismes les plus utiles ; tous n'ont pas, en effet, la même valeur alimentaire, certains sont même toxiques. On trouvera dans WALNE (1974) un exposé très complet de la nature des formes cultivées, de leurs qualités ou de leurs défauts.

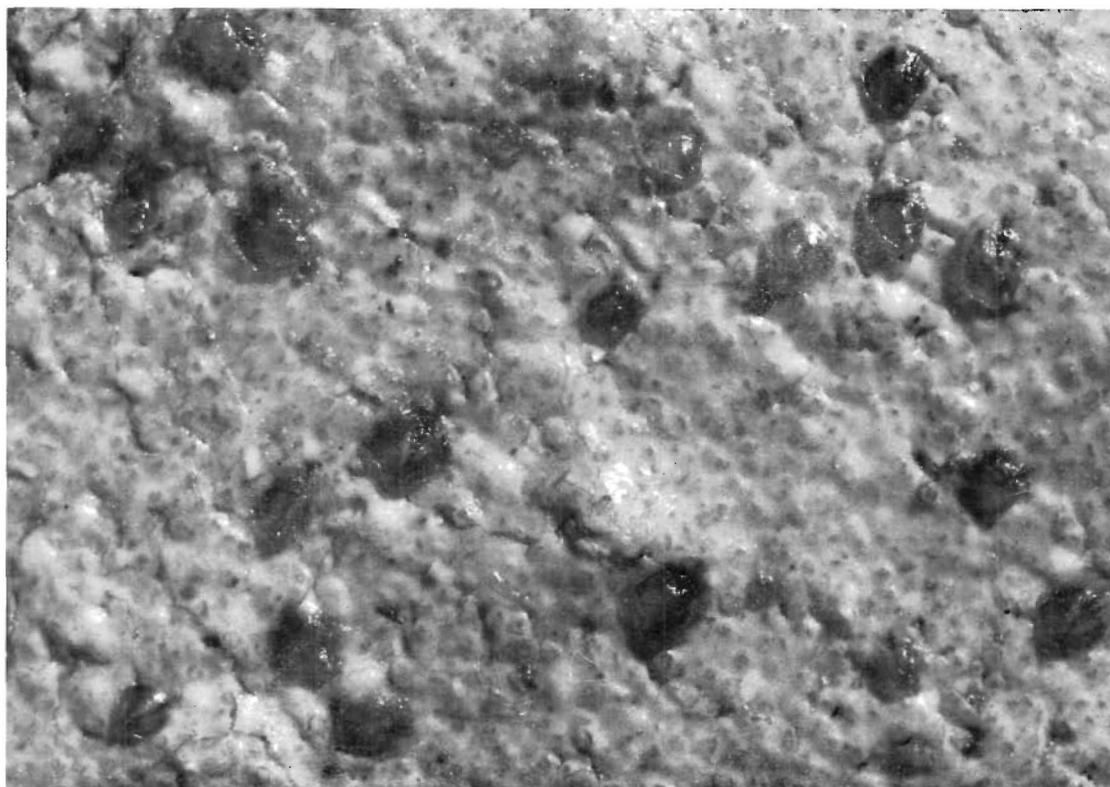


FIG. 52. — Jeunes naissains de *Crassostrea* fixés sur collecteur-tuile depuis une dizaine de jours (x6) (photo G. RÉAL).

On admet généralement à l'heure actuelle que le mélange de plusieurs espèces donne des résultats supérieurs à ceux qu'on peut attendre de l'emploi d'une seule d'entre elles. On utilise ainsi fréquemment des mélanges de deux phytoflagellés (*Isochrysis galbana*, *Tetraselmis suecica*) et d'une diatomée (*Chaetoceros calcitrans*) qui favorisent la croissance et augmentent le taux de survie.

En milieu naturel, où ces organismes existent également, il est évidemment impossible d'en favoriser la multiplication s'ils sont en nombre insuffisant du fait des conditions climatiques ou hydrologiques.

Mortalités.

A l'action des facteurs évoqués précédemment s'ajoute celle des nombreux compétiteurs et prédateurs, des affections bactériennes ou fongiques et la toxicité de certains organismes plan-

toniques, sans oublier celle des polluants déversés dans la mer. Huitres, moules, crépidulas, balanes, annélides, tuniciers (*Ciona*), petits poissons, ingèrent les larves pélagiques et contribuent à en diminuer le nombre.

On connaît mieux d'autre part, depuis les progrès réalisés en écloséries, les dangers des affections bactériennes qui, sans qu'on puisse les contrôler pleinement, même à l'aide d'antibiotiques, conduisent encore à des échecs. Ces bactéries pathogènes, non identifiées à l'heure actuelle, envahissent les tissus des embryons et en occasionnent la mort en 24 heures à peine (WALNE, 1974). On connaît aussi les conséquences du développement du champignon *Sirolopidium zoophotrum* (LOOSANOFF, 1956).

La toxicité des métabolites provenant de l'action de certaines plantes ou animaux marins a été vérifiée tant en laboratoire (*Prymnesium parvum* et autres) (DAVIS et GUILLARD, 1958) qu'en eaux libres. En France même, dans le bassin d'Arcachon, à Marennes et sur les côtes bretonnes, les mauvaises évolutions de larves ont parfois coïncidé avec l'apparition et la prolifération soit de pérédiniens, soit de *Gonyaulax polyedra*.

Il faut enfin rappeler l'effet nuisible des rejets en mer des divers produits résiduels des activités ménagères ou industrielles, des herbicides et pesticides, qu'ALZIEU et MAGGI ont rapporté précédemment (1974).

#### *Métamorphose et fixation.*

Bien qu'il ait été souvent décrit, il n'est pas inutile de rappeler le processus de fixation de la larve. Vers la fin de la vie pélagique, apparaît un pied très contractile qui lui permettra de ramper. À la base, existe une glande produisant un liquide visqueux qui, exposé à l'eau, formera un byssus corné résistant comme chez la moule et d'autres bivalves.

Quand arrive le moment de la fixation, la larve nage grâce à son velum, à la recherche d'un support solide, libre de vase ou de limon. Elle y fixe son pied et commence à ramper, le velum retracté, explorant ainsi la surface atteinte, se déplaçant valves en avant, allant et venant « comme un chien préparant sa niche » ainsi que l'ont décrit COLE et KNIGHT-JONES (1939) ; si l'emplacement ne convient pas, elle peut se remettre à nager et recommencer l'opération.

Lorsqu'elle est prête à se fixer, la charnière surélevée, se balançant d'arrière en avant et d'un côté à l'autre, elle expulse le contenu de la glande byssogène « comme d'un tube de seccotine » (YONGE, 1960), se tourne aussitôt sur la valve gauche qui s'applique à la goutte de ciment qui va durcir en quelques minutes et la maintiendra attachée. C'est donc par le bord antérieur de la valve gauche qu'elle se fixe et non par la charnière comme on le croit parfois. Une fois le ciment émis, la larve ne pourra plus se fixer s'il arrivait qu'elle soit détachée du support.

La fixation faite, la métamorphose s'achève : le pied et le velum, les yeux disparaissent, les branchies se développent. Le *naissain*, c'est le nom donné à la larve fixée, sécrète une coquille qui s'étale et s'attache au support (fig. 52).

#### BIBLIOGRAPHIE

- AMEMIYA (I.), 1928. — Ecological studies of Japanese oysters with special reference to the salinity of their habitat. — *J. Coll. Agr. imp. Univ.*, Tokyo, **9** (5) : 333-379.
- AUGER (C.), 1976. — Etude de deux variétés de *Crassostrea gigas* THUNBERG ; leur acclimatation en rivière d'Étel (Morbihan). — Thèse Doct. sp. Paris VI, ronéo, 80 p.

- BOURY (M.), 1928. — Etude sur la reproduction des huîtres. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **1** (2) : 83-86.  
— 1930. — Recherches sur la reproduction des huîtres indigènes dans le Morbihan. — *Ibid.*, **3** (1) : 105-112.
- CAHOURS (A.) et LUCAS (A.), 1968. — Sex-ratio et hermaphrodisme accidentel chez *Modiolus barbatus* (mollusque bivalve). — *C.R. Soc. Biol.*, **162** (1) : 221-223.
- CHIPPERFIED (P.N.J.), 1953. — Observations on the breeding and on settlement of *Mytilus edulis* L. in the British waters. — *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **32** (2) : 449-476.
- CHOQUET (M.), 1971. — Sexualité des mollusques. — *Coll. Caen*, 1970, ronéo, 24 p.
- COE (W.R.), 1943. — Sexual differentiation in mollusks. I Pelecypodes. — *Quart. Rev. Biol.*, **18** : 154-164.
- COLE (H.A.), 1941-1943. — The fecundity of *Ostrea edulis*. — *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **25** : 243-260.
- COLE (H.A.) et KNIGHT-JONES (E.W.), 1939. — Some observations and experiments on the setting behaviour of larvae of *Ostrea edulis*. — *J. Cons.* **14** (1) : 86-105.
- DAVIS (H.C.) et GUILLARD (R.R.), 1958. — Relative value of ten genera of microorganisms as foods for oyster and clam larvae. — *Fish. Bull.*, **136** (58) : 293-304.
- GALTSOFF (P.S.), 1930. — The role of chemical stimulation in the spawning reactions of *Ostrea virginica* and *Ostrea gigas*. — *Proc. Acad. nat. Sci. U.S.A.*, **16** (9) : 555-559.  
— 1964. — The American oyster, *Crassostrea virginica* GMELIN. — *Fish. Bull.*, **64**, 480 p.
- GRAS (P.), COMPS (M.), DAVID (A.) et BARON (G.), 1971. — Observations préliminaires sur la reproduction des huîtres dans le bassin de Marennes en 1971. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 207, 16 p.
- GRASSÉ (P.), 1960. — Traité de Zoologie. — V. (2) Mollusques lamellibranches.
- HIS (E.), 1970. — L'émission des gamètes chez l'huître portugaise (*Crassostrea angulata* LMK). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **34** (1) : 17-22.  
— 1973. — La reproduction de *Crassostrea gigas* THUNBERG dans le bassin d'Arcachon : bilan de deux années d'observation. — *Cons. int. Explor. Mer, Comm. K/17*, 6 p. ronéo.
- HOPKINS (A.E.), 1937. — Experimental observations on spawning, larval development and setting in the Olympia oyster, *Ostrea lurida*. — *Bull. Bur. Fish.*, **48**, n° 23.
- KOGANEZAWA (A.) et GOTO (K.), 1972. — Ecological studies at a seed oyster production area. — I. Characteristics of mother oyster populations in Sendai Bay. — *Bull. jap. Soc. Sci. Fish.*, **38** (1), 8 p.
- KOGANEZAWA (A.) et ISHIDA (N.), 1973. — Ecological studies at a seed oyster production area. III Distribution of oyster larvae in the northern area of Sendai Bay. — *Bull. jap. Soc. Sci. Fish.*, **39** (2) : 131-147.
- KORRINGA (P.), 1941. — Experiments and observations on swarming, pelagic life and setting in the European flat oyster, *Ostrea edulis* L. — *Arch. néerl. Zool.*, **5**, 249 p.  
— 1947. — Relations between the moon and periodicity in the breeding of marine animals. — *Ecological Monogr.*, **17** (3) : 347-381.  
— 1957. — Water temperature and breeding throughout the geographical range of *Ostrea edulis*. — *An. biol.*, **33** (1-2) : 1-17.
- LE DANTEC (J.), 1968. — Ecologie et reproduction de l'huître portugaise (*Crassostrea angulata* LAMARCK) dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **32** (3) : 237-362.
- LEENHARDT (H.), 1924. — Compte rendu d'expériences faites en Morbihan sur les huîtres et leur reproduction. — *Notes et Mém. Off. Pêches marit.*, **40**, 19 p.
- LOOSANOFF (V.L.), 1942. — Seasonal gonadal changes in the adult oysters, *Ostrea virginica*, of Long Island Sound. — *Biol. Bull.*, **82** (2) : 195-206.  
— 1956. — Two obscure enemies in New England waters. — *Science*, **123** : 119-120.  
— 1965. — The American or eastern oyster. — *Fish and Wildlife Serv., Circ.* 205, 36 p.
- LOOSANOFF (V.L.) et DAVIS (H.C.), 1963. — Rearing of bivalve mollusks. — *Adv. mar. Biol., Acad. Press*, 1 : 1-136.
- LOOSANOFF (V.L.), DAVIS (H.C.) et CHANLEY (P.E.), 1966. — Dimensions and shapes of larvae of some marine bivalve mollusks. — *Malacologia*, **4** (2) : 351-435.
- LOOSANOFF (V.L.) et NOJMEKO (C.A.), 1951. — Spawning and setting of the American oyster, *O. virginica*, in relation to lunar phases. — *Ecology*, **32** (1) : 113-134.
- LUBET (P.) et LE DANTEC (J.), 1957. — Recherches sur le cycle sexuel de *G. angulata* LMK dans le bassin d'Arcachon. — *Notes Cons. int. Explor. Mer*, 4 p. ronéo.
- LUBET (P.), 1959. — Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les mytilidés et les pectinidés (mollusques bivalves). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **23** : 387-548.
- LUBET (P.) et CHOQUET (C.), 1971. — Cycles et rythmes sexuels chez les mollusques. Influence du milieu et étude expérimentale. — *Haliotis*, **1** (2) : 129-149.
- LUCAS (A.), 1965. — Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves. — *Bull. biol. France Belgique*, **99** : 115-247.  
— 1971. — Les gamètes des mollusques. — *Haliotis*, **1** (2) : 185-214.
- MARTEIL (L.), 1957. — L'huître portugaise en Bretagne. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **21** (3) : 377-400.  
— 1960. — Ecologie des huîtres du Morbihan, *Ostrea edulis* LINNÉ et *Gryphaea angulata* LAMARCK. — *Ibid.*, **29** (2) : 327-446.

- MARTEIL (L.) et BARRAU (W.), 1972. — L'ostréiculture japonaise. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 215, 20 p.
- MILLAR (R.H.), 1964. — Breeding and gonadal cycle of oysters in Loch Ryan, Scotland. — *J. Cons.*, **28** (3) : 432-439.
- NELSON (T.C.) et ALLISON (J.B.), 1940. — On the nature and action of diantlin: a new-hormone-like substance carried by the spermatozoa of the oyster. — *J. Expl. Zool.*, **85** (2) : 299-338.
- ORTON (J.H.), 1927. — Observations and experiments on sexe-change in the european oyster (*Ostrea edulis*). I. The change from female to male. — *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **14** : 967-1 045.
- PRYTERCH (H.F.), 1929. — Investigation of the physical conditions controlling spawning of oysters and the occurrence, distribution and setting of oyster larvae in Milford Harbor, Connecticut. — *Bull. U.S. Bur. Fish.*, **44** : 429-503.
- QUAYLE (D.B.), 1969. — Pacific oyster culture in British Columbia. — *Fish Res. Bd Canada, Bull.*, **169**, 192 p.
- RANSON (G.), 1940. — Sur les conditions de la reproduction de *Gryphaea angulata* LMK dans la région de Marennes. — *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, **13** : 179-186.
- 1943. — La vie des huîtres. — Paris, GALLIMARD Edit., 260 p.
- 1948. — Prodissoconques et classification des ostréidés vivants. — *Bull. Mus. Hist. Nat. Belgique*, **24** (42) : 1-12.
- SPARCK (R.), 1924. — Studies on the biology of the oyster *Ostrea edulis* L. in the Limfjord with special reference to the influence of the temperature on the sex-change. — *Rep. Dan. Biol. St.*, **30** : 1-84.
- THORSON (G.), 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund). Plankton IV. — *Medd. Komm. Danmarks Fisk.*, 523 p.
- TROCHON (P.), 1955. — Observations sur la répartition en profondeur des larves de *Gryphaea angulata* LMK dans les eaux de la région de Marennes. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **19** (3) : 363-378.
- VILELA (H.), 1954. — Contribution pour la connaissance de la reproduction des huîtres portugaises *Gryphaea angulata* LMK. — *Sep. Rev. Fac. Ciências, Lisboa*, **4** (1) : 187-211.
- 1975. — A respeito de ostras. Biologia. Exploração. Salubridade. — *Notas e Estudos, SEP, Lisboa*, 220 p.
- WALNE (P.R.), 1974. — Culture of bivalve molluscs. — West Byfleet : Fishing News (Books) Ltd, 173 p.
- YONGE (C.M.), 1960. — Oysters. — Londres : COLLINS Edit., 209 p.

## CHAPITRE V

### LES ENNEMIS DE L'HUITRE ET DE L'OSTREICULTURE<sup>(1)</sup>

Sous ce titre, DOLLFUS (1922) avait regroupé diverses catégories d'animaux ou de végétaux qui, à un titre quelconque, affectaient le comportement des huîtres et la pratique de leur élevage, à l'exception des maladies et des parasites. Il paraît opportun de conserver ce schéma auquel sont habitués les ostréiculteurs, en distinguant toutefois plus nettement les *prédateurs* des *compétiteurs* : les premiers provoquent directement la mort de leurs proies qu'ils dévorent, les seconds occasionnent des inconvénients souvent légers, mais graves parfois jusqu'à entraîner la disparition de nombreux sujets. On notera enfin les causes et les effets du « chambrage ».

#### *Les prédateurs.*

Chez les espèces sédentaires ou fixées qui intéressent la conchyliculture, en particulier chez les lamellibranches, l'existence d'une coquille dure et résistante à l'intérieur de laquelle l'animal peut se retirer et s'enfermer hermétiquement constitue un moyen de défense a priori efficace. Par ailleurs, le système musculaire qui relie l'animal à sa coquille est parfaitement organisé. Chez les monomyaires, tels que l'huître et la moule, le muscle adducteur qui commande le fonctionnement des valves comprend à la fois des fibres lisses dont la puissance de contraction est remarquable et s'oppose à l'écartement forcé des valves et des fibres à contraction rapide qui permettent à l'animal de réagir immédiatement à toute attaque extérieure.

Si les adultes sont relativement bien protégés, les jeunes, par contre, dont la coquille est peu résistante et la puissance musculaire faible, sont très vulnérables ; c'est souvent sur eux que se porte le choix des prédateurs. La coquille présente, par ailleurs, des points de moindre résistance. Chez le naissain d'huître récemment décollé de son collecteur, la valve inférieure est extrêmement fragile au point de fixation. Chez l'adulte même, les formations calcaires les plus récentes, au bord des valves, peuvent être facilement brisées ouvrant ainsi une brèche suffisante à certains prédateurs pour pouvoir atteindre les chairs du mollusque.

En revanche, les prédateurs disposent de moyens d'action variés qui leur permettent de venir à bout de proies parfois plus volumineuses qu'eux. Les poissons utilisent la puissance de leur armature buccale pour broyer les coquilles, tandis que les gastéropodes perceurs les taraudent lentement et que les étoiles de mer les ouvrent de force. Certains organes tels que l'estomac dévaginable des astéries ou la trompe protractile des gastéropodes ont atteint un haut degré de différenciation et sont des outils remarquablement bien adaptés à la prédation. Enfin, ainsi que l'a noté FISCHER (1950), la ruse, l'ingéniosité et l'initiative dont font preuve certains prédateurs témoignent d'un psychisme plus développé que celui de leurs victimes, en particulier des lamellibranches, qui, peu ou pas mobiles et mal pourvus d'organes sensoriels, restent relativement vulnérables en dépit de la protection offerte par la coquille.

---

(1) Par J.-P. DELTREIL et L. MARTEIL.

**Le « ver plat », *Stylochus* sp.**

Dans l'embranchement des plathelminthes, les turbellariés polyclades sont tous marins. On en trouve communément dans la zone des marées et au-dessous, vivant sur les pierres, parmi les algues ou sur les bancs de moules ; ils appartiennent aux genres *Leptoplana* et *Notoplana*. Longs de un à deux centimètres, ils ressemblent à une feuille très aplatie, fragile, et rampent sur le substrat. Les œufs pondus par la femelle sont déposés par rubans collés en plaques et recouverts d'une gelée. Les individus appartenant à ce genre sont des commensaux.

Toutefois, parmi les turbellariés polyclades, certains sont prédateurs des huîtres, particulièrement du naissain et des jeunes. On les connaît sous le nom de « vers plats » (*flat worms*) ou de « planaires ». Ils font partie des genres *Stylochus* et *Pseudo-stylochus*. On les trouve fixés sur les coquilles-collectrices de naissains, les collecteurs-bois ou les huîtres elles-mêmes, abrités souvent dans les anfractuosités des coquilles ou sous les lattes de bois déroulé. Ils sont sensibles à la dessalure et à l'émersion.



FIG. 53. — Turbellariés Stylochidae (photo J.-M. ROBERT).



FIG. 54. — *Ocenebra* (= *Murex*) *erinacea* ou *Cormailot* (photo G. RÉAL).

Parmi les espèces prédatrices inventoriées, on peut citer les suivantes :

*Stylochus ellipticus*, espèce littorale vivant parmi les balanes, les huîtres, les coquilles, sur les piles des ponts et sous les roches. Il se nourrit des mollusques divers et pénètre entre les valves du naissain entrouvertes. On l'a identifié sur la côte atlantique d'Amérique du Nord, du Texas au Canada. LOOSANOFF (1956) le considère comme responsable de la disparition d'un grand nombre de naissains de *C. virginica*.

*Stylochus frontalis* (= *inimicus*), appelé parfois la « sangsue verte ». Lui aussi se nourrit d'huîtres et vit aux U.S.A., du Texas à la Floride.

*Stylochus pilidium*, espèce trouvée par NIKOLIC (1962) en Yougoslavie dans les élevages d'huîtres plates en suspension.

*Stylochus Ijimai* sévit au Japon notamment en baie d'Hiroshima où, en 1968, une véritable invasion de ce prédateur a causé de 40 à 85 % de mortalité chez *C. gigas* (ARAKAWA, 1970) ; ce turbellarié s'attaque aux huîtres de tout âge et pénètre dans le mollusque pour le dévorer.

*Pseudostylochus ostreophagus* (fig. 53) ; ce ver plat, découvert en 1953 dans les élevages d'huîtres de l'Etat de Washington, sur la côte pacifique des Etats-Unis, s'est attaqué au naissain de l'huître plate *O. lurida*. WOELKE (1957) estime à 70 % la mortalité provoquée par ce prédateur

qui a été introduit involontairement du Japon avec les huîtres *C. gigas*, qui étaient achetées dans la préfecture de Miyagi, où il occasionne aussi des pertes. Ce « ver plat » perfore les coquilles fragiles du naissain et par le trou ainsi percé séparerait le muscle adducteur de la valve droite et ingérerait le mollusque. La durée de sa vie n'excéderait pas un an.

Sa découverte dans les lots de naissains *C. gigas*, importés en France depuis quelques années, a conduit l'Institut des Pêches à exiger un traitement avant immersion sur les parcs ou les gisements. Ce traitement consiste en un séjour dans l'eau douce, ce turbellarié ne supportant pas une forte dessalure. En outre, l'introduction de naissains fixés sur collecteurs-bois où le « ver plat » trouvait un abri aux points de recouvrement des lattes a été interdit. Enfin, le traitement étant sans effet sur les pontes elles-mêmes, l'importation n'a été autorisée qu'en dehors des périodes de reproduction de ce prédateur au Japon et en Colombie britannique (Canada), pays exportateurs. Jusqu'à ce jour, *P. ostreophagus* ne s'est pas propagé sur les côtes françaises.

### Les bigorneaux perceurs.

On réunit sous le nom de perceurs, en Europe, ou de « drills » en Amérique du Nord, plusieurs genres de gastéropodes prosobranches, qui perforent la coquille des mollusques pour sucer, par le trou ainsi foré, la chair de l'animal. Ils appartiennent aux familles des *Muricidae*, des *Thaididae* et des *Naticidae*.

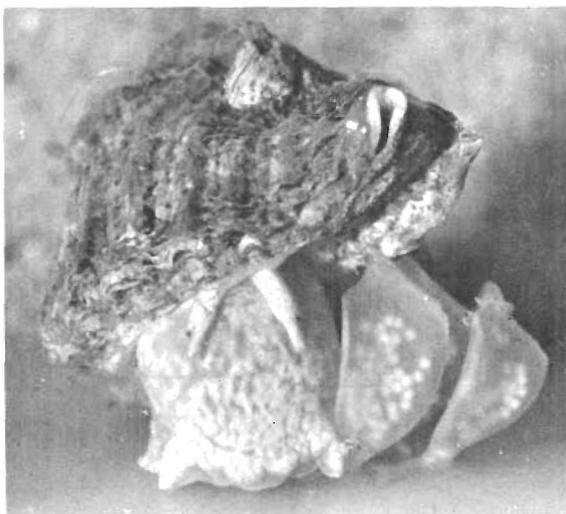


FIG. 55 et 56. — A gauche, *O. erinacea*, ponte en cours. Les œufs fécondés sont visibles par transparence à l'intérieur des capsules. A droite, capsules d'*O. erinacea* après l'éclosion et la sortie des juvéniles par l'orifice situé à la partie supérieure (photos G. RÉAL).

Seuls les membres de la famille des *Muricidae* sont des prédateurs certains de l'huître. On en trouve dans le monde entier. Le genre *Ocenebra* est représenté en Europe par *O. erinacea*, au Japon et en Amérique par *Ocenebra (Tritonalia) japonica* ; le genre *Murex* par *M. trunculus* et *M. brandaris* en Méditerranée. *Urosalpinx cinerea* et *Euplora caudata* sont des espèces indigènes aux U.S.A., *Rapana thomasi* est implanté au Japon, etc.

Le rôle prédateur des *Thaididae*, s'il est bien établi chez la moule, est plus discuté chez l'huître, bien que *T. haemostoma*, *T. lamellosa* et *T. bronni* soient considérés aux U.S.A. et en Australie comme des ennemis des jeunes huîtres. L'espèce française *Thais (Purpura) lapillus* s'attaque surtout aux moules ; on la connaît vulgairement sous le nom de « bigorneau de chien ».

### Biologie de quelques perceurs.

*Ocenebra erinacea*, connu en France sous le nom de « bigorneau perceur » ou encore de « cormaillet », est de couleur grise ; sa coquille est épaisse, rugueuse, à fortes côtes et veines

foliacées ; elle mesure de 3 à 4 cm, 5 cm parfois (fig. 54). Le canal siphonal est court et fermé, le labre épais et ornémenté comme le reste de la coquille. En position rétractée, un opercule vient clore hermétiquement l'ouverture de la coquille. L'animal peut se déplacer lentement en rampant sur une partie aplatie du pied, la sole pédieuse. On le trouve fréquemment dissimulé dans les débris de bois, les collecteurs abandonnés, les pierres, « barrages » ou « blindages » entourant les parcs. Vivant habituellement à la limite des laisses de basse-mer, il résiste bien à des émergences prolongées.

Inactif ou presque en hiver, il recommence à se nourrir à une température de 10-11° (HANCOCK, 1960) atteinte sur nos côtes en mars-avril. C'est aux mêmes températures que débute son activité reproductrice ; les sexes sont séparés et il y a accouplement. Les femelles, fécondées, tendent à se hisser au-dessus du sol, sur les piquets, les murs, les morceaux de tuiles ou les amas de coquilles garnissant les parcs pour y déposer leur ponte. Les œufs émis sont enfermés dans des capsules membraneuses qui sont collées les unes à la suite des autres sur le support choisi. La ponte peut durer plusieurs jours. Chaque capsule, ou oothèque, contient de 10 à 160 œufs fécondés agglomérés par du mucus ; de couleur jaune et se tachant de violet avec le temps, elle mesure environ 10 mm et présente une allure foliacée, caractéristique de l'espèce (fig. 55-56). Chaque

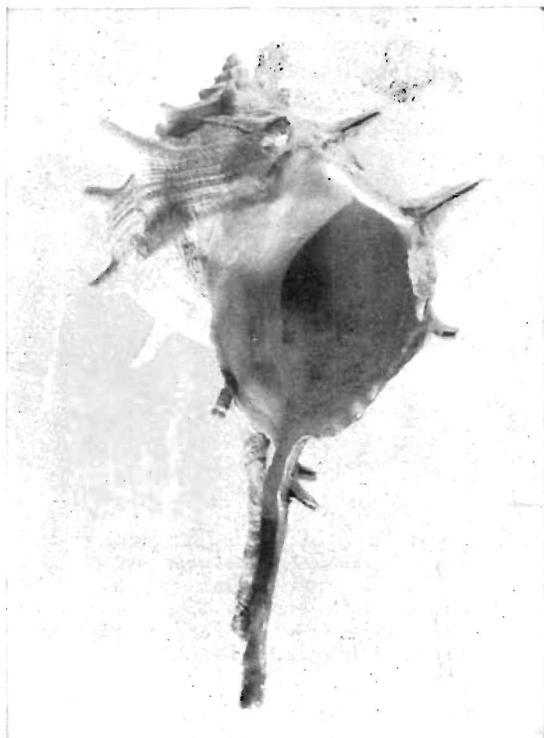


FIG. 57. — *Murex brandaris* (photo G. RÉAL).

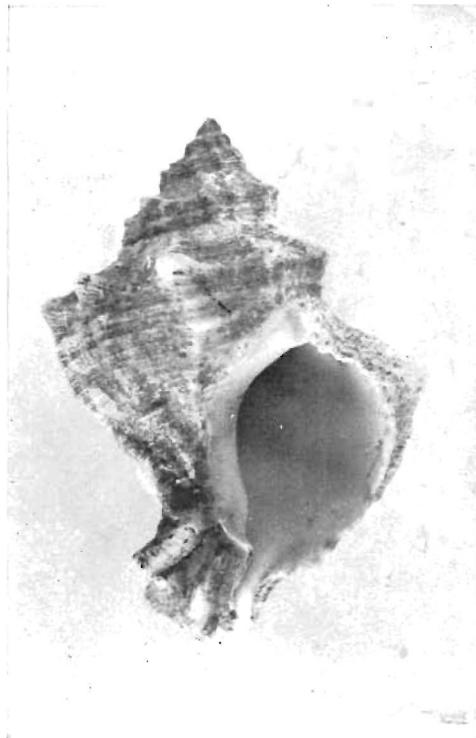


FIG. 58. — *Murex trunculus* (photo G. RÉAL).

femelle peut déposer 30 à 40 capsules. L'incubation terminée, les jeunes quittent l'oothèque sous la forme adulte ; il n'y a donc pas de vie pélagique des larves, ce qui limite heureusement les possibilités d'extension géographique.

*Murex brandaris* et *M. trunculus*, communs en Méditerranée, y sont connus sous le nom de « bious » ou de « poivre » ; ils y font l'objet d'une pêche suivie en vue de leur consommation. *M. brandaris* a une coquille de couleur jaunâtre, garnie de longues épines sur ses deux plus grands tours ; l'ouverture est large et se prolonge par un long canal siphonal ouvert (fig. 57). Il peut atteindre 5 à 8 cm. *M. trunculus* a une coquille ornée de tubercules et de crêtes saillantes et atteint 5 à 6 cm ; le canal est court et ouvert ; la coloration varie, tantôt grise, tantôt à bandes claires et foncées alternées (fig. 58).

*Urosalpinx cinerea*, originaire d'Amérique du Nord, a été introduit accidentellement sur les côtes anglaises à la fin du siècle dernier à l'occasion d'une importation de *C. virginica* immergées au voisinage de la Tamise. Il s'y est implanté lentement et occupe maintenant une partie des côtes de l'Essex et du Kent (fig. 59) où il semble toujours être cantonné (FRANKLIN et PICKETT, 1974). Il existe aussi en France, dans le bassin d'Arcachon (AMANIEU et CAZAUX, 1964), et a été plus récemment découvert en rade de Brest sur des bancs huîtres. Bien que ressemblant à *Ocenebra erinacea*, il s'en différencie par l'existence d'un canal siphonal ouvert et plus long, un labre moins épais et moins ornémenté. Sa taille est aussi plus réduite et dépasse rarement 3 cm.

Les dimensions et la forme des oothèques sont différentes de celles d'*Ocenebra*, la période d'incubation plus courte (8 à 9 semaines contre 12 à 13), le nombre de capsules et d'embryons moins élevé.

#### Modalités d'attaque.

Pour forer le trou qui, à travers la coquille, lui permettra d'introduire sa trompe protractile adaptée à la succion et ingérer ainsi les chairs du mollusque, le perceur utilise la *radula*, sorte de lame dentée agissant comme un taraud et contenue dans sa trompe. Par un mouvement alternatif de rotation du bigorneau fixé sur la coquille par son pied, les dents de la radula entament la coquille dont les débris sont ingérés. Cette action mécanique se doublerait, selon CARRIKER (1961), d'une action chimique sous forme d'une attaque enzymatique de la conchyoline. Pendant cette opération, les périodes de perforation active et de repos alternent. Le trou foré est parfaitement circulaire, mesurant de 1,5 à 2,5 mm à l'extérieur. Le temps nécessaire à la perforation de la coquille et à l'ingestion de l'animal varie selon l'épaisseur de la coquille, la température, etc., d'une demi-heure pour une jeune huître, à trois ou quatre heures pour un sujet plus âgé, selon FISCHER (1950), de 2 à 9 jours selon HANCOCK (1960).

#### Domages provoqués.

Quelle que soit l'espèce considérée, le bigorneau perceur occasionne des pertes importantes dans les peuplements d'huîtres vivant dans les mêmes biotopes. Que ce soit en Morbihan, dans les étangs corses, en Angleterre, ou aux U.S.A., des mortalités de 50 à 80 % ont été rapportées, directement imputables à ces prédateurs. Dans certaines rivières du Morbihan, les ravages sont particulièrement lourds en septembre-octobre sur le naissain fixé en juin-juillet et dus aux jeunes perceurs nés au printemps précédent. En Corse, enfouis pendant l'hiver dans le sol, d'où la drague peut difficilement les extraire, les *Murex* s'activent dès le réchauffement des eaux et s'attaquent aux huîtres vivant sur le sol, y provoquant des ravages tels qu'il a été jugé préférable d'abandonner le mode d'exploitation sur sol.

Le ramassage des perceurs, surtout des femelles au moment de la ponte, la destruction des capsules embryophores avant la fin de l'incubation, sont des moyens simples mais efficaces de destruction de ces prédateurs.

#### Autres gastéropodes prédateurs.

Divers auteurs ont souligné le rôle prédateur de gastéropodes qu'on ne peut classer parmi les perceurs car ils ne provoquent pas la mort du mollusque en y forant un trou. Ainsi, HANCOCK (1960) considère le buccin ou bulot, *Buccinum undatum*, comme un ennemi susceptible de nuire à l'huître et à d'autres coquillages. Le buccin, animal comestible, objet d'une pêche florissante sur les côtes anglaises et à un moindre degré en Bretagne, réussirait à introduire sa trompe entre les valves baillantes de l'huître, y provoquant des lésions.

De la même façon, de très petits gastéropodes de la famille des *Pyramellidae*, comprenant diverses espèces du genre *Odostomia*, sont considérés comme prédateurs de l'huître américaine

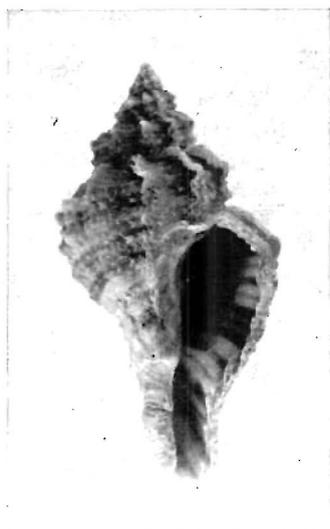


FIG. 59. — *Urosalpinx cinerea*, perceur des côtes américaines et anglaises (photo G. RÉAL).

*C. virginica* tant par LOOSANOFF (1956) que par HOPKINS (1956). Ils agiraient comme le buccin par introduction de leur trompe entre les valves de l'huître entrouverte. Une autre espèce *O. eulimoides* n'est pas un prédateur vrai, mais envahissant les bords des valves et y formant des poches plus ou moins nombreuses et plus ou moins étendues pourraient nuire à la survie de l'huître (COLE, 1951). Aucun de ces gastéropodes ne semble avoir été signalé en France comme provoquant des dommages notables en ostréiculture.

### Les pieuvres.

La pieuvre ou poulpe, *Octopus vulgaris*, est un mollusque céphalopode doté de huit longs bras. C'est un animal carnassier se nourrissant surtout de poissons, de coquillages et de crustacés, qu'il désarticule ou qu'il broie avec son puissant bec corné. Il vit enfoui dans le sable, caché sous des blocs de pierres, dans des retraites où s'accumulent les reliefs de ses repas.

Sur les parcs à huîtres, la présence des poulpes à basse mer se manifeste par les amas de coquilles brisées et même de mollusques vivants entourant le gîte de la pieuvre enfouie. Les dommages provoqués ne sont heureusement que très occasionnels, à l'occasion de véritables invasions dans les zones littorales ostréicoles déterminées, semble-t-il, par une succession d'étés chauds. C'est ce qui s'est produit sur les côtes de la Manche et de l'Atlantique dans les années 1900 et 1950 ; en cette dernière année, seul le secteur de Paimpol eut véritablement à souffrir des pieuvres.



FIG. 60. — *Carcinus maenas*, crabe vert ou engragé (photo G. RÉAL).

### Les crustacés.

#### Les crabes.

Le plus commun des prédateurs, l'un des plus redoutables aussi, est le crabe vert ou « crabe engragé », *Carcinus maenas*. D'autres crustacés, décapodes, occasionnent çà et là quelques dommages aux huîtres, aux moules ou aux coquillages enfouis, palourdes, clams, etc. C'est le cas des étrilles (*Portunus sp.*), des tourteaux ou dormeurs (*Cancer pagurus*) ou de l'araignée (*Maia squinado*) en France, du crabe bleu (*Callinectes sapidus*) dont un exemplaire fut trouvé en Gironde en 1960 (AMANIEU et LE DANTEC, 1961), de *Cancer irrotarus* ou de *Menippe mercenaria* en Amérique du Nord.

*Carcinus maenas* est rencontré en grand nombre sur toutes les plages abritées de nos côtes, dans les estuaires et jusque dans l'eau polluée des ports. Vorace, batailleur, féroce, il ne dépasse pas 7 à 8 cm. La carapace est plus large que longue et comporte à son bord antérieur cinq dents situées de part et d'autre de deux échancrures correspondant à l'emplacement des yeux (fig. 60). Sa coloration est verte, plus ou moins marbrée de noir ; comme chez tous les crabes, la partie abdominale est réduite et rabattue vers l'avant dans un sillon ventral du céphalothorax.

Les sexes sont séparés ; l'accouplement a lieu au moment de la mue, en été. Les œufs sont fécondés à l'intérieur du corps maternel et, jusqu'à l'éclosion, la femelle les transporte sous ses pattes abdominales. Les larves sont planctoniques et subissent plusieurs métamorphoses avant de s'adapter à la vie sur le fond.

Tapis, immobiles, dans les goëmons, les rochers, des trous quelconques, entre les pierres, ou simplement enfouis dans le sol vaseux, à marée basse, ils retrouvent leur activité au moment du flot. Carnivore, le carcine se nourrit de proies vivantes. C'est aussi un nécrophage qui se repaît de la chair de toutes sortes d'animaux morts qui peuvent ainsi servir d'appâts dans la lutte qui leur est faite. C'est aux jeunes huîtres, dont la coquille est plus friable, qu'il s'attaque préférentiellement. On le trouve dans les « bouquets » ou « ruches » de tuiles collectrices, concurremment avec *Portunus sp.* (fig. 61), où il occasionne quelques pertes. Mais c'est sur le naissain récemment semé que les pertes enregistrées sont toujours les plus importantes. Ces

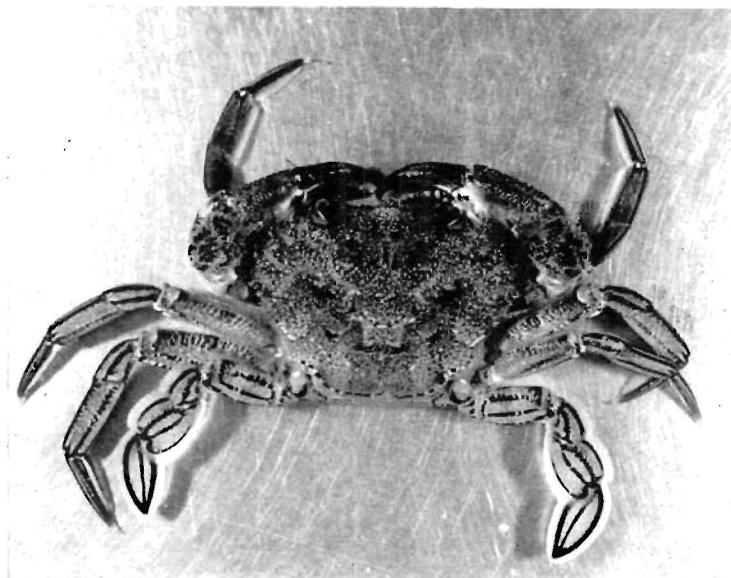


FIG. 61. — *Portunus puber*, étrille ou chèvre (photo G. RÉAL).

jeunes huîtres à coquille fragile, parfois blessées au moment du détachement, sont des proies faciles dont l'odeur attire les crabes. Les huîtres de plus grande taille ne sont habituellement attaquées que lorsqu'elles sont affaiblies ou si les coquilles sont endommagées. C'est ce qu'a confirmé l'étude expérimentale de MARIN, BELLAIL et LATROUITE (1973) sur le taux de prédation d'*O. edulis* en fonction de la taille de la proie. Ce travail a, de plus, souligné la relation existant entre la taille des carcines et le taux de prédation des naissains d'huîtres plates ; les crabes verts deviennent des ennemis redoutables lorsqu'ils ont une largeur supérieure à 4 cm environ (fig. 62). A partir de cette taille, ils peuvent consommer 30 à 50 naissains le premier jour, la moyenne s'établissant entre 12 et 16 par 24 h sur une période de cinq jours. L'attaque par le crabe du naissain capté sur tuile chaulée et détachée se manifeste spectaculairement par le trou percé au « talon », moins résistant que le reste de la coquille.

*Les crevettes.*

Le rôle prédateur des crevettes est controversé. Pour certains, c'est un ennemi du naissain encore fixé sur son collecteur, dont il percerait la coquille de son rostre en s'y reprenant à plusieurs fois. La preuve n'en a jamais été apportée et cette conclusion semble tirée d'une interprétation erronée de certaines observations. RAGIOT (1886) signalait déjà que la crevette n'attaque guère que le naissain affaibli, aux coquilles entrouvertes : « Son mouvement de va-et-vient, d'élançements et de reculs lui étant nécessaire pour déchiquter, avec son éperon denté, aussi bien les proies mortes que les proies vivantes en parcelles assez minuscules pour qu'elle puisse s'en repaître ».

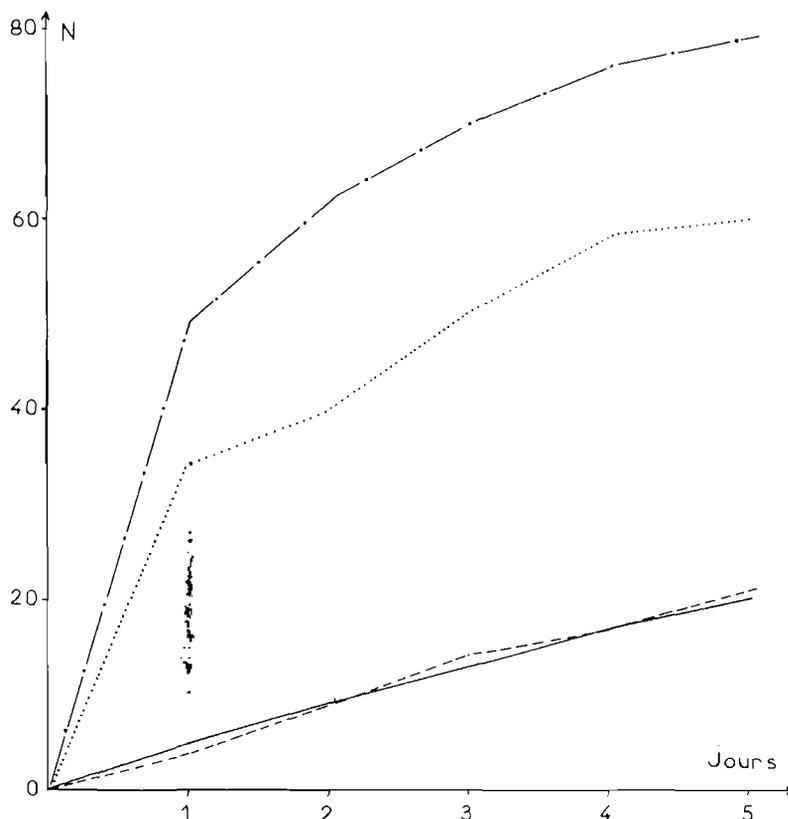


FIG. 62. — Nombre de naissains d'*O. edulis* détruits par jour par *C. maenas* en fonction de la taille des crabes (d'après MARIN et al., 1973) ; points et tirets : crabes de 6,5 cm ; pointillés : crabes de 4,5 cm ; trait plein : crabes de 3,5 cm ; tiretés : crabes de 2,6 cm.

**Les échinodermes.**

Formant l'un des groupes les mieux caractérisés du règne animal, les échinodermes présentent trois caractères principaux. Ils ont une symétrie pentaradiée, un squelette externe constitué de nombreuses plaques calcaires, articulées comme chez l'astérie ou soudées comme chez l'oursin, un appareil aquifère très développé. On trouvera dans les ouvrages spécialisés, particulièrement dans l'opuscule consacré à cet embranchement par CHERBONNIER (1954), les informations détaillées relatives aux diverses classes de cet embranchement.

*Les astéries.*

Les étoiles de mer comprennent plusieurs espèces habitant aussi bien les côtes que les grandes profondeurs. Parmi celles que l'on peut considérer comme les plus dangereux prédateurs

des coquillages, *Asterias rubens* en Europe et *Asterias forbesi* en Amérique du Nord sont classées parmi les plus nuisibles.

La première (fig. 63) est très répandue en Manche et sur le littoral Atlantique. Les cinq branches du corps se terminent en pointe et portent une rangée médiane d'épines ; sa taille n'excède pas 20 cm. La face dorsale est uniformément pigmentée en rouge violacé, la face ventrale est blanche ou jaunâtre. On trouve en outre, dans nos régions ostréicoles, particulièrement dans les baies ouvertes et profondes, une espèce moins abondante qu'*A. rubens* et dont le rôle prédateur est moins bien établi, *Marthasterias glacialis*, possédant cinq grands bras armés de forts piquants coniques entourés d'une très grande quantité de pédicellaires. Sa taille peut atteindre soixante centimètres et parfois plus. La pigmentation du derme est variable, du brun au vert olivâtre, du rose au jaune rougeâtre.

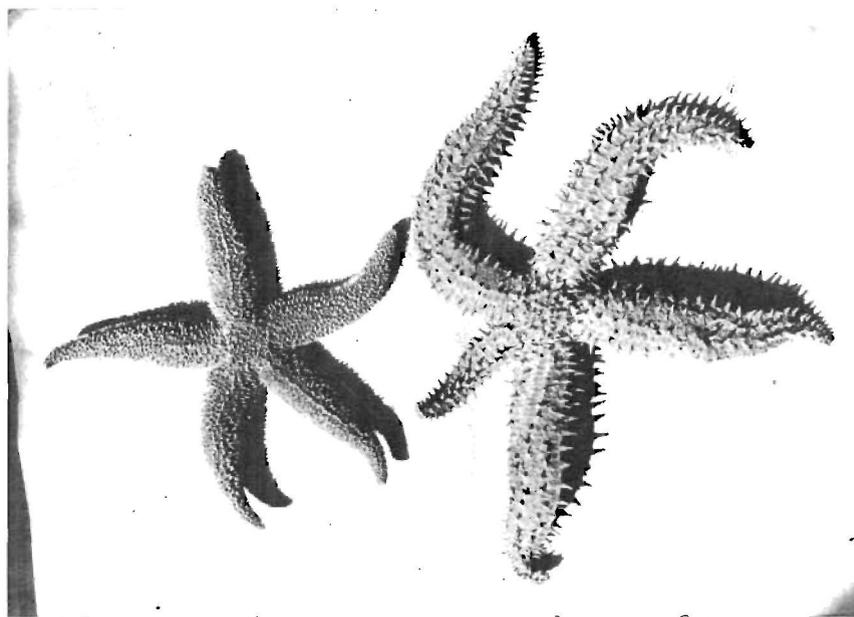


FIG. 63. — *Asterias rubens* (à gauche) et *Marthasterias glacialis* (à droite)  
(photo G. RÉAL).

Température et salinité influent sur l'activité, la reproduction et la distribution d'*A. rubens* sur nos côtes. Peu active en hiver, l'étoile gagne la zone littorale dès le printemps. Ses migrations sont guidées par la recherche de nourriture et précisées ou favorisées par la salinité. Dans les estuaires et sur le littoral atlantique, sa répartition suit approximativement la distribution des eaux de salinité de 15 à 20 ‰ ; pénétrant donc plus ou moins profondément dans les rivières ostréicoles lorsque la salinité augmente et refluant vers l'aval ou le large lorsqu'elle diminue. La température détermine aussi le phénomène de reproduction qui débute vers 15°. c'est-à-dire sur le littoral atlantique en avril-mai ou juin, selon les années.

Chez l'étoile de mer les sexes sont séparés. Les gonades, en forme de grappes, sont au nombre de cinq, chacune logée entre deux bras. La fécondation est externe et l'œuf donne naissance à une larve ciliée qui passe par plusieurs stades avant de se fixer sur un support et de se métamorphoser graduellement en une astérie adulte. L'existence d'une phase pélagique favorise la dissémination de l'espèce. A côté de ce mode de reproduction, existe une possibilité de multiplication asexuée ; l'étoile possède en effet la faculté de régénérer les parties manquantes de son corps et un bras sectionné, mais comportant encore une portion de la partie centrale, est capable de redonner un individu entier. Séparer les bras de l'étoile, comme on le fait communément dans l'espoir de la détruire, se révèle ainsi une opération tout à fait inutile.

*A. rubens* est un être vorace ; toutes sortes d'animaux morts ou vivants lui servent de proie.

mais les mollusques, et aussi les oursins, en constituent la nourriture habituelle. Dépourvue d'appareil masticateur, elle parvient à ouvrir les coquillages en exerçant des tractions continues après avoir appliqué une partie de ses pieds sur la valve droite, les autres sur la valve gauche. Le mollusque entrouvert, elle y dévagine son estomac, qu'elle introduit entre les écailles, paralysant l'animal avec son suc stomacal et le digère *in situ*. Selon CHERBONNIER, une moule est ouverte en moins d'un quart d'heure, la digestion est faite en cinq heures et MACKENZIE estime qu'une seule étoile peut manger jusqu'à cinq huîtres de 2 ans (*C. virginica*) en 28 jours. La coquille est ensuite abandonnée, parfaitement nettoyée, généralement intacte chez la moule, mais portant des marques caractéristiques sur le bord de la valve supérieure chez l'huître.

L'étoile de mer de nos rivages marque une préférence pour les moules qu'elle attaquera avant les huîtres, les palourdes et autres coquillages vivant dans le même secteur. Son abondance peut être considérable; sur des moulières littorales du Morbihan, il en a été dénombré au printemps jusqu'à 140 par mètre carré sur des kilomètres de longueur, gagnant progressivement des parties basses du gisement vers les parties hautes et ne laissant après leur passage que des coquilles entrouvertes. De même, leur intense reproduction dans les années 1963-1964, après le déséquilibre créé par le rude hiver 1962-1963, a provoqué une véritable invasion du littoral atlantique, qui fut particulièrement préjudiciable aux huîtres plates, mais aussi aux coquilles Saint-Jacques de la région de Belle-Ile. Aux U.S.A., la prolifération d'*A. forbesi* a accéléré le déclin de l'ostréiculture entre 1957 et 1966, 60 à 70 % des jeunes huîtres *C. virginica* récemment fixées étant détruites (MACKENZIE, 1970). En fait, les ravages de l'astérie s'exercent dans la plupart des zones ostréicoles où les conditions écologiques n'en limitent pas le nombre.

#### *Les oursins.*

Bien qu'ils soient loin d'avoir le même rôle prédateur que les astéries, les oursins exercent de légers dommages dans les peuplements d'huîtres. Se nourrissant de petits mollusques comme de minuscules crustacés ou de débris organiques, grâce à l'appareil masticateur dont ils sont dotés (lanterne d'Aristote), ils sont accusés çà et là de provoquer quelques pertes sur les jeunes huîtres. En outre, ils peuvent diminuer la résistance de la coquille en creusant des logettes dans les tests épais de certaines huîtres plates, *O. edulis*, de Bretagne nord et parvenir à les perforer pour atteindre les parties comestibles (HANCOCK, 1969).

#### **Les poissons.**

Au même titre que les autres organismes planctonophages, de nombreuses espèces de poissons sont destructrices des larves de coquillages, mais il est difficile d'en évaluer l'importance réelle. Comme il est également difficile d'apprécier la gravité des dommages provoqués par des poissons fréquentant occasionnellement les zones ostréicoles et se nourrissant éventuellement d'huîtres. C'est le cas des squales *Mustellus vulgaris* ou chien gris, touille, moutelle, du « peau bleu » *Odontaspis* (*Carcharias* sp.), des blennies, des vieilles (*Labrus* sp., *Crenilabrus* sp., etc.).

Il existe, en revanche, de véritables carnassiers, fréquentant périodiquement les secteurs ostréicoles et se nourrissant d'huîtres dont ils broient les coquilles grâce à une armature buccale puissante, formée de plaques dentaires et de molaires; on les dénomme habituellement « gueules pavées ». Ils comprennent la raie aigle ou « tère », certains sparidés, daurade et pagre.

#### *Les tères.*

On réunit sous cette appellation deux espèces de sélaciens trygoniformes, *Myliobatis* (*Leiobatis*) *aquila* et *Dasyatis* (*Trygon*) *pastinaca* dont seule la première est véritablement un prédateur. Alors que chez les raies, le corps aplati, que prolongent latéralement des nageoires pectorales très développées, laisse la tête indépendante, chez les trygons le disque arrive au milieu de la tête. Le losange que forme le corps permet en outre de distinguer myliobates et pastenagues: s'il a des angles latéraux aigus, il s'agit d'un myliobate; s'il a des angles latéraux obtus et même arrondis, on se trouve en présence d'un trygon proprement dit ou pastenague.

*Myliobatis aquila* (fig. 64), appelée communément raie aigle, aigle de mer ou mourine ou simplement « tère », « gueule pavée », possède en outre une queue effilée armée de deux dards,

organe de défense redoutable. La tête ressemble à celle d'un crapaud, bombée et élevée au-dessus du corps ; le museau est large et tronqué, la bouche horizontale. Poisson vivipare, l'aigle de mer atteint fréquemment une envergure de 0,50 à 1,50 m et plus. Il apparaît sur les côtes atlantiques en mai-juin et fréquente les zones littorales pendant l'été ; il s'en éloigne en septembre.

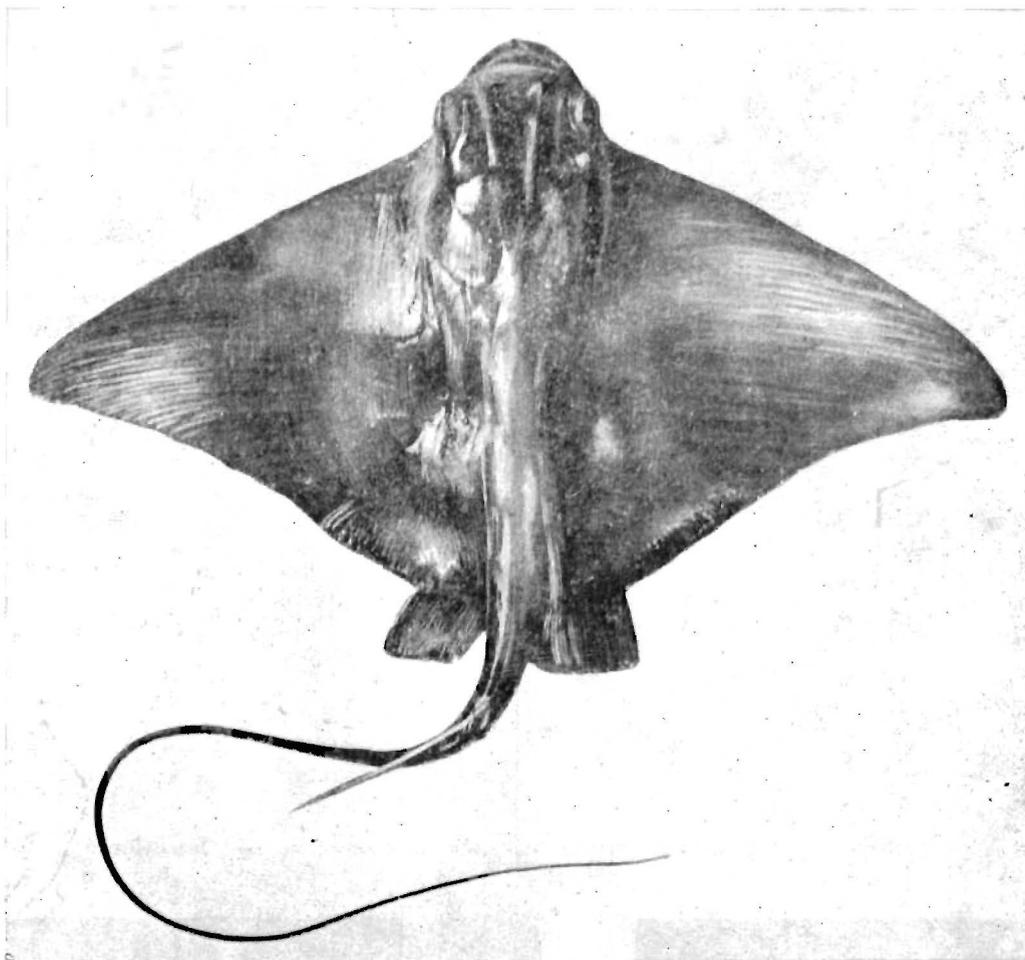


FIG. 64. — *Myliobatis aquila*, raie aigle, aigle de mer, tête ou « gueule pavée » (photo G. RÉAL).

L'armature buccale est celle du broyeur typique (fig. 65). Les dents garnissent la plus grande partie de la face interne des mâchoires et sont implantées sur sept rangées ; celles de la série médiane sont en forme d'hexagones comprimés, celles des séries latérales ressemblent à des pavés. Elles permettent de briser les coquilles dont les amas forment des traînées ou des plaques blanches qui marquent le passage des myliobates sur les parcs.

La pastenague, *Dasyatis pastinaca* (fig. 66), également appelée « tère » est aussi nommée parfois « fousseuse » ou « trembleuse » en raison de son comportement. Se posant sur le sol des parcs et battant des ailes, elle y creuse des trous où les huîtres risquent de tomber et d'être enterrées. Sa bouche n'est pas armée de plaques comme celle de l'aigle de mer et ses dents cartilagineuses ne lui permettent aucunement de broyer les coquilles. Ce n'est donc pas un véritable prédateur et les pertes qu'elle occasionne sont dues à son comportement fousseur.

#### Les sparidés.

Dans la famille des sparidés, la daurade royale *Sparus aurata* et le pagre commun *Sparus pagrus*

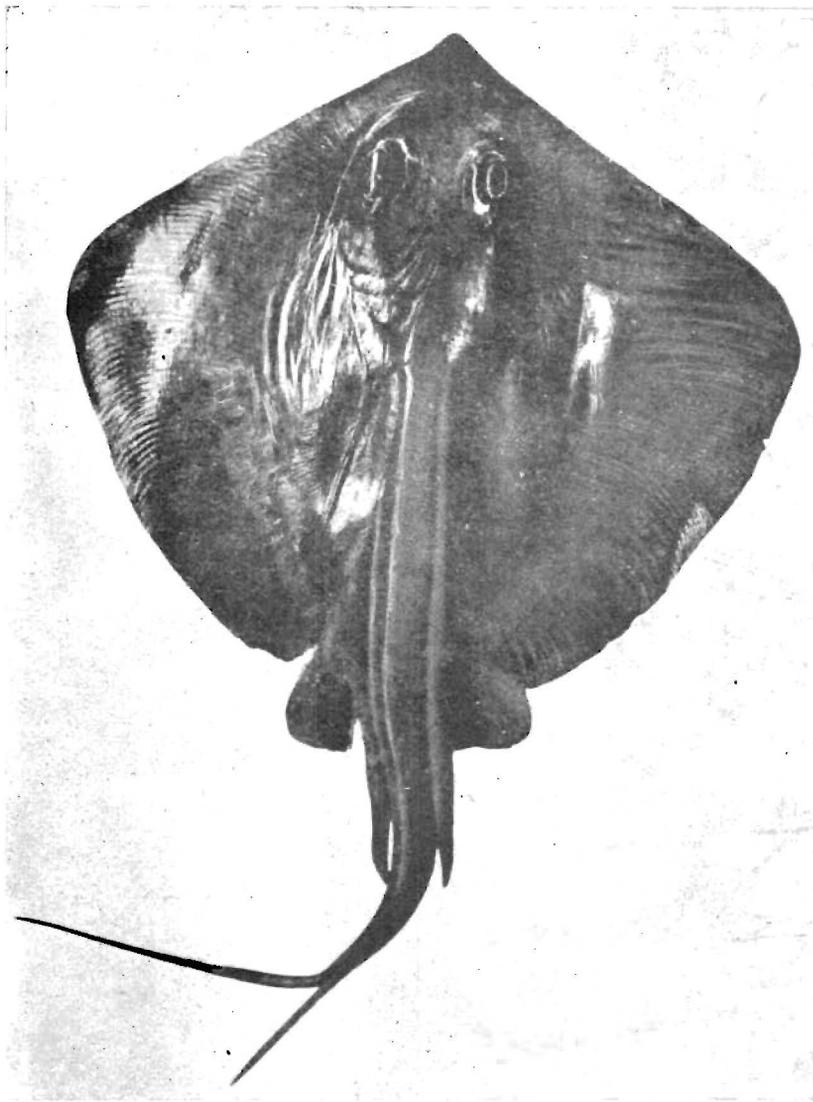


FIG. 66. — *Dasyatis* (= *Trygon*) *pastinaca*, *pastenague* ou *tère fouisseuse* (photo G. RÉAL).

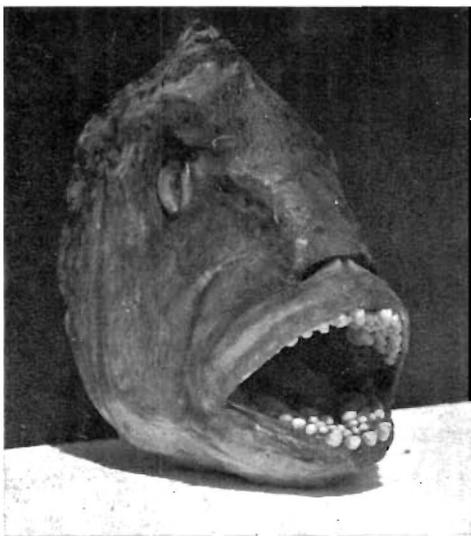


FIG. 67. — *Sparus* (= *Chrysophris*) *aurata*, *daurade royale* ou « *gueule pavée* » (photo I.S.T.P.M.).

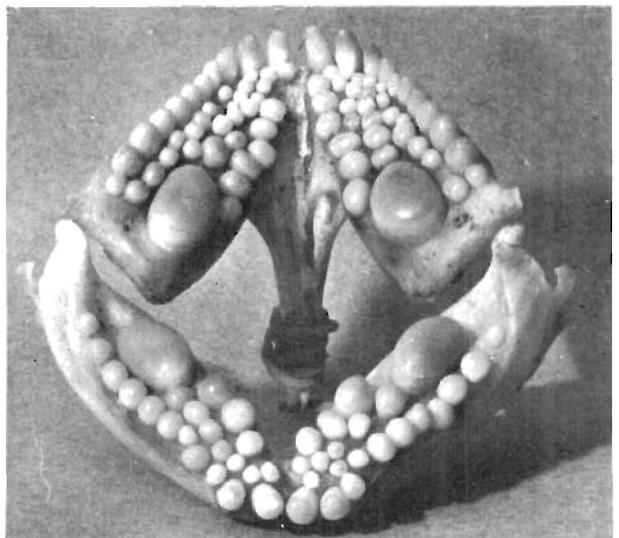


FIG. 68. — *Denture de la daurade royale* (photo NEVEU, Arcachon).

ont des bouches armées de dents les rendant capables de broyer les coquilles des huîtres et autres bivalves. Si le second, considéré au début de ce siècle comme un prédateur en Bretagne méridionale ne semble plus y exercer de ravages notables, la première est toujours présente, tant en Méditerranée qu'en Atlantique.

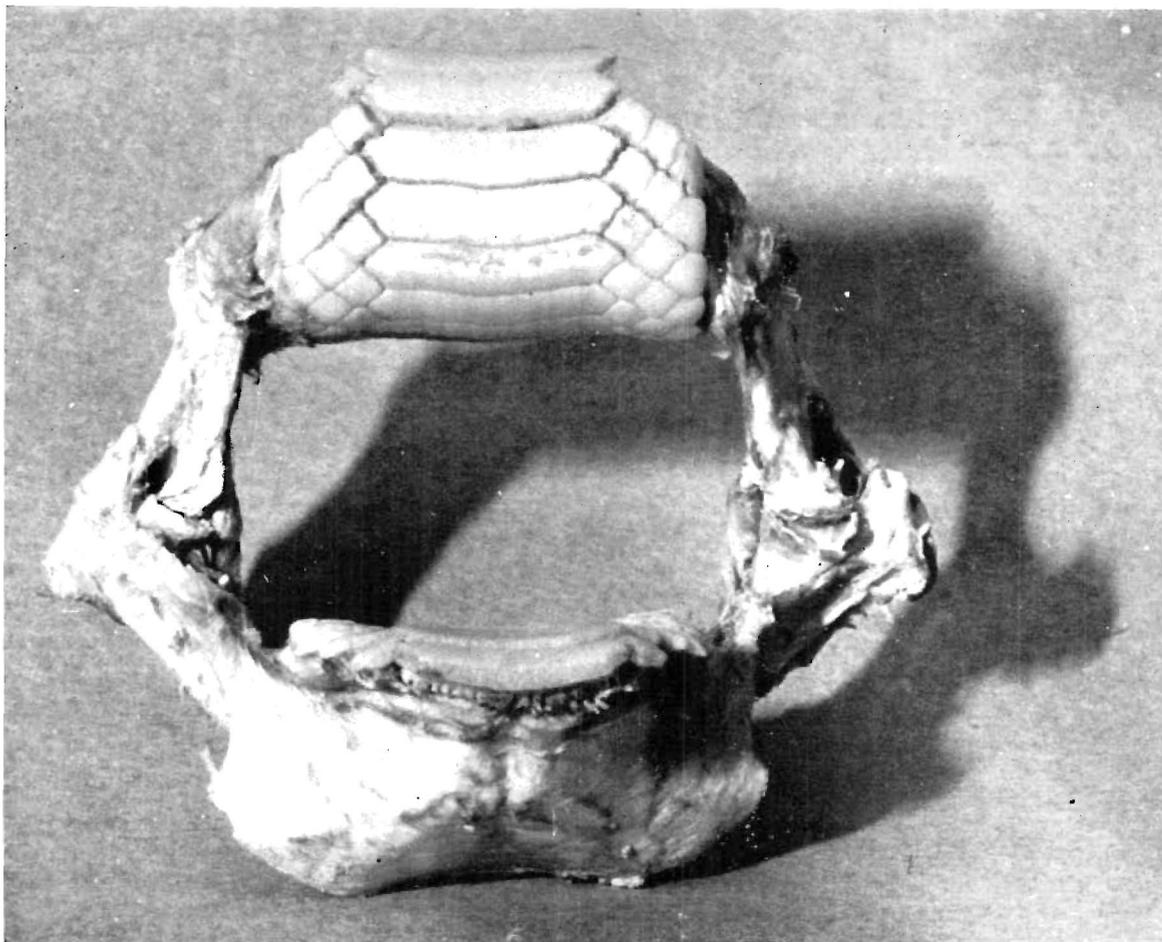


FIG. 65. — Mâchoires de la raie aigle (photo G. RÉAL).

*Sphyrna tiburo* (*Chrysoprion tiburo*, *Aurata tiburo*) (fig. 67) a un corps ovale couvert d'écailles minces et petites, une forte tête. Sur fonds de galets ou de rochers, l'animal a le dos bleu foncé, les flancs jaune argenté, mais sur fond de sable, il perd beaucoup de son éclat. Le sommet des opercules est orné de deux taches contiguës noir-rouge ; un croissant doré existe entre les deux yeux. La daurade peut atteindre une taille de 0,30 à 0,50 m et un poids de plusieurs kilogrammes.

La mâchoire est armée de six incisives coniques et de molaires disposées sur quatre ou cinq rangs à la partie supérieure (100 environ), sur trois ou quatre rangs à la mandibule (50 environ) (fig. 68). Tout au fond de la gueule existent quatre fortes molaires broyeuses à surface ovale plane, deux en haut, deux en bas.

Les daurades existent tout au long du littoral mais on observe des concentrations où les rivages bas, sablonneux, sont en communication directe avec des étangs, des lagunes, des estuaires, etc. Les conditions hydrologiques et le régime alimentaire déterminent leurs migrations. Se rassemblant dès l'automne et pendant l'hiver en mer, elles regagnent étangs, bassins ou estuaires à la fin de l'hiver ou au début du printemps, lorsque la température de l'eau avoisine 13°, aussi bien à Thau

(AUDOUIN, 1962) qu'en rivièrè d'Étel en Morbihan (MARTEIL, comm. pers.). Par ailleurs, les parcs à huîtres et à moules, comme les moulières naturelles, sont leurs terrains d'élection, du bassin de Thau à celui d'Arcachon, du sud de la Bretagne à la rade de Brest. Elles attaquent les huîtres creuses aussi bien que les plates, sur sol ou en caisses surélevées non munies de couvercles.

### **Les oiseaux.**

Le seul oiseau accusé de s'attaquer aux huîtres est l'huître-pie ou pie de mer, *Haematopus ostragalus* qui, cependant, semble leur préférer coques et moules (HANCOCK, 1969). Son rôle de prédateur est controversé ; il apparaît toutefois qu'il déchiète la bordure extrême des valves fragiles qui portent alors la marque triangulaire de son coup de bec.

### **Les compétiteurs.**

#### **Animaux.**

##### *Les éponges perforantes.*

On trouve çà et là des huîtres dont les coquilles présentent parfois un aspect si curieux que les ostréiculteurs les disent atteintes de la « maladie du pain d'épice ». En réalité, il s'agit d'huîtres où vit une éponge perforante appartenant au genre *Cliona*. A l'état vivant, ce spongiaire manifeste sa présence par une multitude de petites protubérances qui se prolongent à l'intérieur du test par un réseau plus ou moins dense de filaments, qui apparaissent, intérieurement, sous forme de canaux ramifiés à travers la couche nacrée. L'éponge morte, ne subsistent que les trous et les canaux, dont la coloration précédemment jaune ou brun clair devient brun très foncé. Ces multiples attaques et la destruction de la partie calcaire des coquilles les rendent très fragiles, à l'exemple des valves chez qui se sont multipliés les annélides *Polydora*.

Diverses espèces ont été identifiées dans les centres ostréicoles, en Europe comme en Amérique du Nord (KORRINGA, 1951 ; GALTSOFF, 1964). En France, c'est à *Cliona celata* GRANT que sont attribués les dommages constatés plus souvent chez l'huître plate que chez l'huître creuse, plus fréquemment sur les gisements que sur les parcs, et très rarement chez les mollusques élevés dans la zone intertidale. Des constatations faites notamment en Bretagne, il ressort que l'éponge se développe davantage chez les huîtres à forte teneur en calcaire, comme il en existe à des profondeurs excédant 3 m, dans les parties médianes des rivières dont le régime hydrologique diffère à la fois de celui des zones à prédominance océanique et de celui des zones exposées à de fortes dessalures.

##### *Les annélides.*

On trouve dans les mêmes biotopes que les huîtres et les moules de nombreuses annélides polychètes, errantes ou sédentaires. Les premières comprennent plusieurs espèces vivant librement sur le sol ou parmi les coquilles garnissant gisements et parcs d'élevage ; quelques-unes font de la coquille des huîtres ou de l'eau intervalvaire, leur habitat permanent ou occasionnel comme *Eunice harassi*, *Phyllodoce rubiginosa* ou *Platynereis dumerili*. Il ne s'agit pas, toutefois, de compétiteurs comme le sont en revanche de nombreuses annélides sédentaires, qui peuvent perturber la vie de l'huître ou en affecter la qualité. Parmi ces polychètes, les *Polydoras*, les arénicoles, les hermelles et sabelles, les divers serpulidés retiendront particulièrement l'attention.

##### *Polydora sp.*

Les polydoras sont des annélides de la famille des Spionidés dont on a pu dire qu'on les trouvait partout où vivent des huîtres sans que l'inverse soit vrai. Il en existe plusieurs espèces : *P. hoplura* CLAPARÈDE et *P. ciliata* JOHNSTON en Europe, *P. websteri*, *P. ligni* et d'autres en Amérique du Nord, en Australie ou au Japon sont les plus communes dans les zones ostréicoles.

Ces annélides déposent leurs œufs dans des sacs attachés aux parois des galeries qu'ils creusent, à raison de 15 à 20 en général par sac, soit 300 à 400 œufs par galerie. Les larves sont expulsées dans l'eau ; la durée de leur vie planctonique varie selon l'espèce, de quelques heures à deux semaines chez *P. hoplura*, plus de six semaines chez *P. ciliata* (WILSON, 1928). La période de reproduction, très étalée dans le temps, connaît cependant une ou plusieurs phases maximales au printemps et en été avec un arrêt hivernal. Leur métamorphose achevée, les larves se fixent selon des modalités différentes selon les espèces. Chez *P. hoplura*, la larve s'établit à l'intérieur de l'huître, près du bord, entre le manteau et la coquille dans une bulle de vase mélangée de mucus. Pour isoler ce corps indésirable, l'huître sécrète d'abord une fine membrane de conchyoline, recouverte bientôt d'une couche de pseudo-nacre ; on peut facilement observer ce phénomène chez les huîtres des côtes françaises. L'annélide creusera ensuite une galerie en forme de U qui se remplira de vase dans les eaux turbides ou en milieu abrité comme dans les claires, avec éventuellement formation de chambres ou de varices (fig. 69).



FIG. 69. — Galeries de *Polydora hoplura* sur valve d'huître  
(photo G. RÉAL).

Chez *P. ciliata*, la larve s'établit sur tout substrat approprié, roche calcaire, coquille ou exceptionnellement bois pourri (DORSETT, 1961). Chez l'huître, *Polydora* creuse ses galeries de l'extérieur vers l'intérieur ; il est rare qu'il parvienne à perforer entièrement la coquille au point d'entraîner la formation de chambre mais ses galeries peuvent être si nombreuses que le test peut être facilement brisé au moment de l'ouverture de l'huître.

Les techniques d'élevage sont sans incidence sur le taux ou la gravité des attaques de *Polydora* qui peuvent se produire aussi bien en culture sur sol qu'en élevage en surélévation. Les conditions écologiques du biotope favorisent ou non la reproduction des annélides et la concentration des larves, ainsi que la présence ou l'absence de vase dans les galeries. L'observation montre que les attaques de *P. hoplura* sont plus graves dans les zones abritées et les parties amont des rivières que dans les baies ouvertes et sur les parcs établis en aval des estuaires où les courants sont plus vifs, la turbidité moins grande. En période de forte croissance de l'huître, les nouvelles couches de coquille recouvrent les galeries préexistantes et masquent ainsi les défauts ; cependant, les fixations de nouvelles générations d'annélides à la fin de l'été alors que la croissance de l'huître se ralentit provoquent des dommages dont l'étendue apparaît alors en automne et en hiver au point de rendre les produits difficilement commercialisables.

*Les arénicoles.*

Polychètes sédentaires vivant dans des terriers creusés dans le sable, les arénicoles (*Arenicola marina* L.) appelées aussi « vers de vase » ou « vers des pêcheurs », sont des vers cylindriques mesurant jusqu'à 15 à 20 cm de long sur 1 cm de large (fig. 70). Jeunes, leur coloration est rosée ; elle varie du jaune verdâtre au noir foncé chez les adultes (BRIENNE et MARTEIL, 1968). Le corps est divisé en trois régions composées de segments nombreux et courts subdivisés en anneaux superficiels, le plus souvent au nombre de cinq. Les deux premières portent des soies ; la seconde et la troisième sont pourvues de branchies. La bouche est située à la partie antéro-ventrale du segment buccal ou péristome.

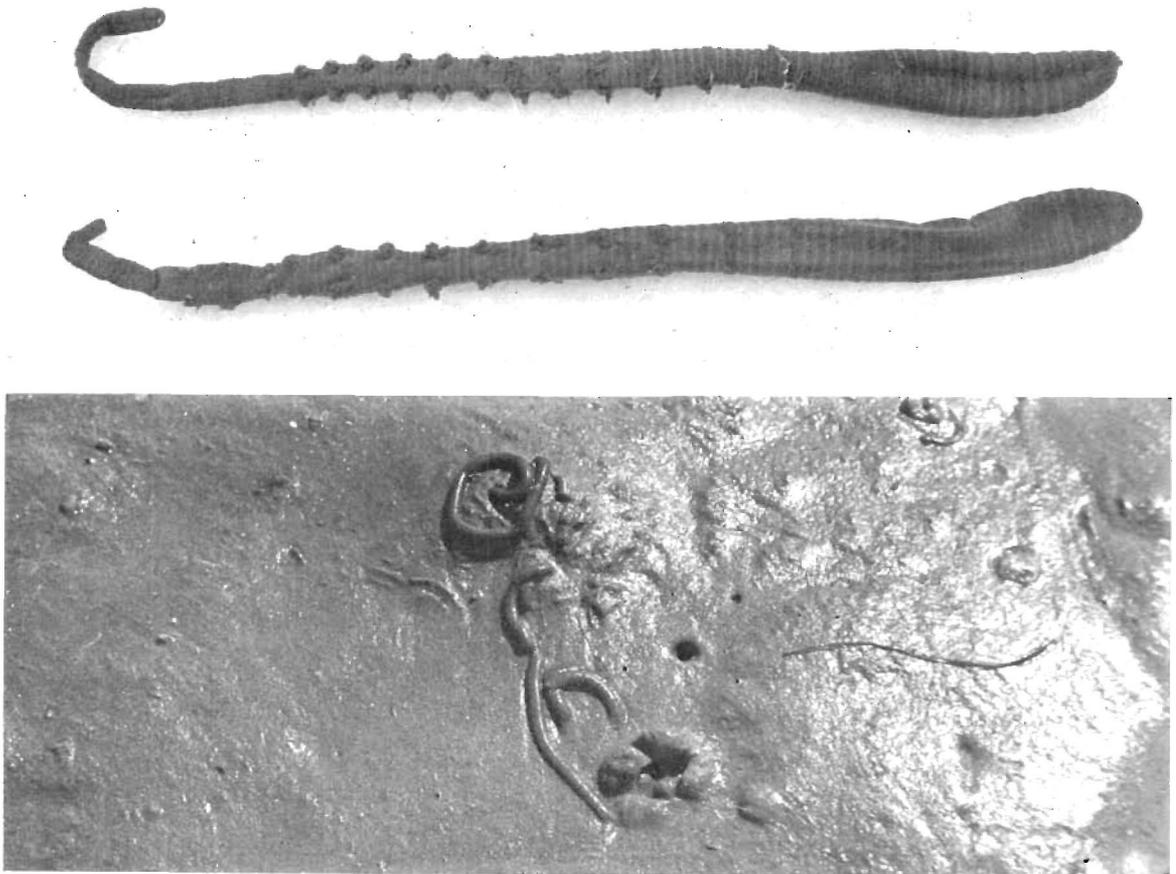


FIG. 70. — *L'arénicole ; l'animal et son trou* (photos I.S.T.P.M.).

Les arénicoles sont largement distribuées sur la plupart des grèves sablonneuses, dans la zone intertidale où leur présence se manifeste par de petits tortillons de sable qui forment l'une des extrémités d'un tube en U, l'autre étant un orifice en forme d'entonnoir (fig. 70). On les rencontre dans les sables recouvrant un fond de vase ou dans la vase renfermant une grande proportion de matières organiques en décomposition. Procédant à la manière des vers de vase, le ver absorbe le sable, en retient les particules nutritives qu'il renferme et rejette le reste. La granulométrie joue un rôle prépondérant dans l'habitat des arénicoles. AMOUREUX (1966) a constaté que les fortes populations se situent habituellement autour de la mi-marée dans les sables fins et moyens de 80 à 1250  $\mu$  de diamètre dont la porosité varie de 34 à 56-57 % et même 60 %. RULLIER (1959)

étudiant l'Aber de Roscoff constatait qu'aux endroits de forte abondance, le maximum principal est toujours de 225 ou de 247  $\mu$ , le maximum pouvant être à 158  $\mu$  lorsqu'il s'agit de jeunes. Modifier la granulométrie du sédiment afin que les maxima s'étalent en dehors des valeurs précédentes peut donc constituer l'un des moyens les plus efficaces de lutter contre cet annélide.

Il y a eu entre 1963 et 1966 sur les côtes atlantiques, notamment en Bretagne méridionale, une prolifération extraordinaire d'arénicoles qui provoqua de sérieux désagréments dans les élevages d'huîtres au sol, les mollusques s'ensasant dans les dépressions du terrain bouleversé par les vers marins. C'était une conséquence du déséquilibre provoqué par les froids intenses des premiers mois de 1963 et de la disparition des organismes prédateurs des jeunes arénicoles que sont les Corophies.

#### *Les annélides tubicoles.*

Il existe une grande variété d'annélides vivant dans un tube qui en protège le corps, tubes calcaires comme ceux des serpulidés, tubes muqueux ou membraneux ou cornés, plus ou moins incrustés de débris divers comme ceux des sabellidés ou des sabellariidés (hermelles).

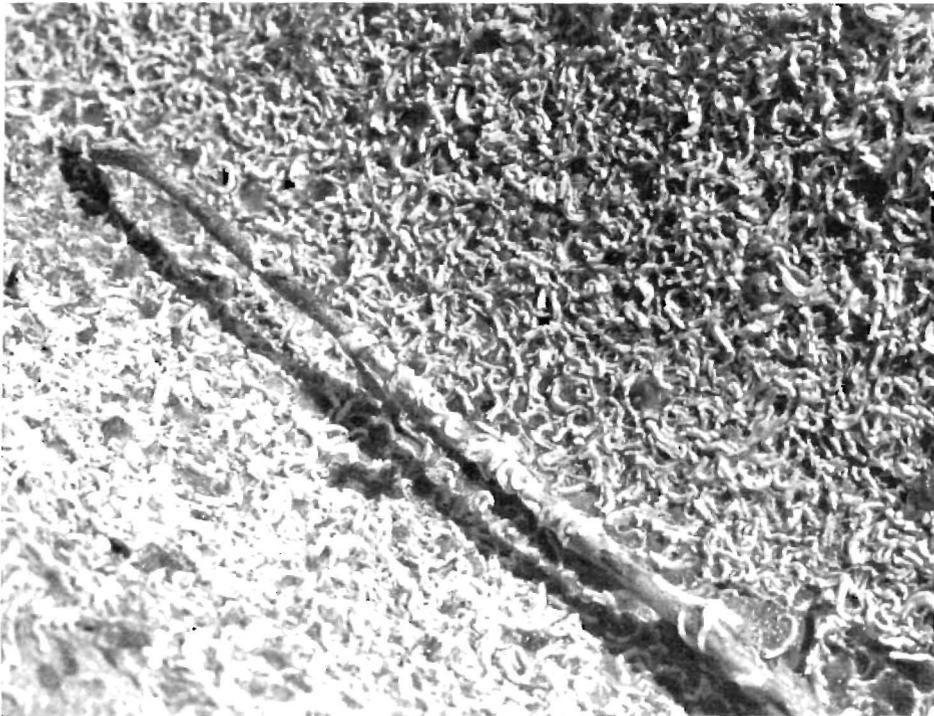


FIG. 71. — *Serpulidés recouvrant la surface d'un collecteur-tuile* (photo I.S.T.P.M.).

a) Les hermelles vivent en colonies et leurs tubes enchevêtrés forment des récifs comme on en voit en baie du Mont-Saint-Michel ou en baie de Bourgneuf (La Bernerie). Elles servent parfois de support à des moulières dont l'exploitation conduit à la démolition des amas ainsi que de collecteur naturel pour les larves d'huîtres. Leurs bancs limitent ou empêchent l'implantation de parcs d'élevage ; abritant une faune abondante d'animaux divers, les récifs d'hermelles contribuent à maintenir un équilibre biologique dans de vastes secteurs.

b) Les sabelles dont le long corps cylindrique est protégé par un tube muqueux, membraneux ou corné, où sont incrustés des graviers ou des coquilles sont communément appelées « tuyaux de pipe ». On les reconnaît aisément au panache branchial multicolore s'étalant comme une corolle de fleur (FAUVEL, 1927) à la surface du sol. Les spirographes constituent un genre différent ; ils atteignent une plus grande taille que les individus du genre *Sabella* (20 à 30 cm et davantage) et

leur tube peut avoir un diamètre de 8 à 10 mm. Les sabelles vivent au niveau des basses-mers et leurs colonies gênent l'exploitation des parcs où elles s'installent.

c) Les serpules s'entourent, eux, d'un tube calcaire le plus souvent opaque, parfois transparent, fixé généralement à un substrat et qui est plus ou moins contourné et éventuellement enroulé en spirale. Ils comprennent de nombreux genres et espèces ; les plus fréquemment trouvés dans les zones conchylicoles sont les genres *Spirorbis*, *Serpula*, *Hydroides*, *Mercierella*, *Pomatoceros*. Les ostréiculteurs les désignent sous l'appellation de « vermicelle » ou même de « gravants », nom donné aussi aux balanes. La longueur du tube des serpulidés varie avec le genre et l'espèce ; si elle ne dépasse habituellement pas 2 à 3 cm chez *H. norvegica*, *Mercierella enigmatica* et *P. triquetus*, elle peut atteindre 5 à 7 cm chez *S. vermicularis* (FAUVEL, 1927) (fig. 71).

Les serpules sont des compétiteurs des mollusques comestibles, huîtres, moules ou coquilles Saint-Jacques. On les trouve fixés sur les valves des coquillages, le naissain, les tuiles collectrices et les divers substrats, pierres, bois, coquilles. En cas de prolifération massive, ils deviennent plus qu'une gêne pour l'exploitant ; enrobant de leurs multiples tubes les coquillages, qu'ils empêchent ainsi d'entrouvrir leurs valves, ils peuvent en provoquer la mort. ARAKAWA (1971) a signalé les conséquences désastreuses d'une telle prolifération de *H. norvegica* dans les cultures d'huîtres de la baie d'Hiroshima où la mortalité atteignit de ce fait, en 1969, 30 % des huîtres élevées en suspension. Sur le littoral français, c'est aux niveaux les plus bas et dans les eaux profondes que les serpulidés sont les plus nombreux et peuvent littéralement enrober huîtres et collecteurs (baie de Quiberon, par exemple).

#### *Les bryozoaires.*

Mieux connus des ostréiculteurs sous le nom imagé de « crêpes » en raison de leur étalement à la surface des collecteurs, les bryozoaires encroûtants constituent des compétiteurs sérieux du naissain d'huîtres plates en Morbihan. Parmi les diverses espèces identifiées sur les collecteurs, *Conopeum seurati* est le plus abondant. LATROUITE (1973) en a étudié la répartition, l'écologie, la reproduction et la croissance en Bretagne sud ; on résumera ici les très intéressantes observations qu'il a faites sur cet organisme.

*Conopeum* appartient à la famille des membraniporidés (sous-classe des gymmolèmes) ; on le trouve dans la zone littorale des côtes de la Manche, de l'Atlantique et de la Méditerranée dans la zone des fucus et des laminaires. Il vit normalement en rivièrè de La Trinité (Morbihan) dans des eaux de salinité comprises entre 15 et 30 ‰, mais il peut se développer même par des salinités de 35 ‰. La colonie, la crêpe, est formée d'un ensemble d'individus (zoécies) issus par bourgeonnement de l'individu qui le précède. La première zoécie fixée provient d'une larve ciliée caractéristique (*cyphonaute*) née de l'un des 6 à 8 œufs pondus par chaque zoécie des colonies précédentes ; cette larve a une vie pélagique de 6 à 7 jours à 18°. En Morbihan, les fixations sont maximales en été et forment alors des colonies qui peuvent atteindre 70 cm<sup>2</sup> à la fin de cette saison. Elles connaissent une régression en automne et en hiver, la population se trouvant réduite à quelques individus. La multiplication végétative par bourgeonnement reprend lentement en mars à partir des éléments survivants ; quelques pontes prennent place et les colonies qui en sont issues parviendront au stade de maturité sexuelle permettant la reprise du cycle en juin.

La vitesse de croissance des colonies est, toujours selon LATROUITE, d'une zoécie fonctionnelle par jour en été, sur tout le pourtour de la colonie ce qui, compte tenu de la dimension moyenne de chaque individu (0,500 mm), en augmente le diamètre de un millimètre par jour. La surface de captage d'une tuile égale à 500 cm (face inférieure seulement) est ainsi réduite de 5 % en dix jours, de 20 % en vingt jours et de près de 50 % en un mois, avec un développement de trente colonies. En s'accroissant, les bryozoaires recouvrent, en outre, les naissains déjà fixés et peuvent en provoquer la mort en les empêchant d'entrouvrir leurs valves. Ce sont donc des compétiteurs très sérieux dans certaines zones de captage de la Bretagne méridionale (fig. 72).

#### *Les mollusques.*

a) Les *anomyes* appartiennent à la famille des ostréidés. *Anomia epphipium*, appelée aussi « nacrée », « luisette », « rose », est très commune sur le littoral. En se fixant sur les tuiles collectrices en même temps que le naissain, elle peut en gêner la croissance lorsqu'elle est en grande

quantité ; elle se fixe aussi sur les huîtres par groupe de plusieurs individus dont il faut ensuite débarrasser les coquilles. Elle formait en baie de Quiberon, dans les années 1950, de véritables gisements, chaque galet portant huit à dix anomyes.

b) Les moules, *Mytilus edulis*, provoquent dans les régions où huîtres et moules cohabitent un phénomène connu sous le nom d'*emmoulement* : à l'époque de la reproduction, les naissains de moules envahissent les installations ostréicoles (collecteurs, tables, casiers, etc.) et recouvrent les huîtres elles-mêmes dont elles mettent en péril la croissance voire la survie. La région ostréicole de Marennes-Oléron, mais aussi les secteurs de Pénérf ou d'Étel (Morbihan) subissent périodiquement cette invasion, qui prend un caractère alarmant lorsque les émissions de larves de moules ont lieu après la mise en place des installations d'élevage ou de captage, obligeant alors l'ostréiculteur à des travaux onéreux de destruction.

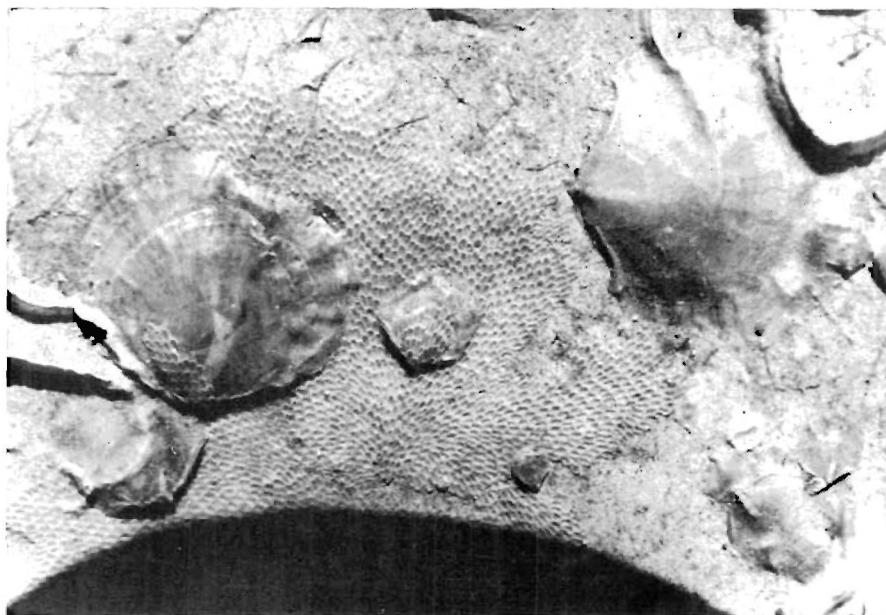


FIG. 72. — Le bryozoaire *Conopeum seurati* ou « crêpe » ; la colonie commence à recouvrir le naissain d'*O. edulis* (photo I.S.T.P.M.).

c) *Crepidula fornicata*, ou crépidule, est un mollusque gastéropode qui, comme les patelles, s'attache par un pied à tout objet solide. Sa coquille, plus ou moins bombée, est ovale, de couleur jaune-brun extérieurement, lisse et brillante intérieurement ; l'ouverture est à demi fermée par une mince lame calcaire que la sole pédieuse recouvre normalement lorsque l'animal habite la coquille. Ce gastéropode vit en colonies. Les jeunes se trouvent au sommet des chaînes ainsi formées (fig. 73) ; certaines sont composées de vingt individus ou plus superposés.

La crépidule est hermaphrodite à sexualité alternante ; les jeunes sont mâles, les plus âgées, à la base de la chaîne, sont femelles. La fertilisation a lieu par copulation dans la même chaîne. La femelle pond un grand nombre d'œufs à la fois (10 000 à 25 000), groupés dans 60 à 80 capsules sphériques déposées en masse jaune sur le support, mais qui restent abritées par la coquille de la mère pendant les deux à quatre semaines d'incubation. En Bretagne (MARTEIL, 1963), la ponte commence en février-mars et se prolonge jusqu'en septembre-octobre. L'incubation terminée, les larves s'échappent des capsules, vivent dix à quatorze jours au sein du plancton et se fixent sur un objet solide : coquilles de mollusque, galets, pierres, bois. Pendant les premiers mois de sa vie, la jeune crépidule peut effectuer quelques déplacements mais deviendra bientôt un animal sédentaire. Comme les huîtres, *Crepidula* utilise les matières en suspension dans l'eau amenées au contact de la branchie. Dans le bol alimentaire, on trouve la plupart des éléments présents dans le tube digestif des huîtres vivant dans le même biotope.

Puisqu'il est indispensable que *Crepidula* s'attache à un objet solide, son habitat est limité aux fonds coquilliers et aux sols garnis de pierrailles ou de matériel adéquat (collecteurs, par exemple). Elle est généralement absente des sols vaseux, sablonneux ou meubles. Elle vit, en outre, normalement au-dessous des niveaux des plus basses mers, mais s'étend jusqu'aux laisses des basses mers si le terrain s'y prête.

L'espèce est originaire de l'Amérique du Nord et c'est à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle que *Crepidula* a été introduite accidentellement en Angleterre à l'occasion d'une immersion d'huîtres *C. virginica*. On la trouve maintenant sur la côte sud et sud-est et jusqu'à l'Irlande. Passée en Hollande en 1926, elle colonisa très vite le centre conchylicole de Zélande. Par le jeu des immersions d'huîtres hollandaises, elle atteignit l'Allemagne, le Danemark et la côte belge. En France (MARTEIL, 1963),



FIG. 73. — Chaîne de *Crepidula fornicata* (photo I.S.T.P.M.).

c'est à l'occasion des échouages des navires du débarquement allié de 1944 que, fixée sur les coques, elle a pu s'établir sur les côtes de Basse Normandie, puis en rade de Brest et gagner progressivement les divers centres français, soit par la dissémination des larves par les courants, soit plus vraisemblablement, dans la plupart des cas, par le jeu des transferts des huîtres ou moules d'un secteur d'élevage à un autre. Ne dépassant pas la Vilaine en 1963, la limite méridionale de son aire de distribution est située maintenant au-delà du bassin d'Arcachon.

*Crepidula* n'est pas un prédateur, mais peut, de diverses façons, rompre l'équilibre biologique d'une zone conchylicole et affecter la productivité d'une zone ostréicole en raison de la compétition qu'elle exerce tant sur le plan spatial que sur celui de la nourriture disponible; les travaux de nettoyage qu'elle exige de faire peuvent enfin accroître les charges des entreprises.

#### *Les tarets et autres xylophages.*

Les bois immergés sont attaqués par des mollusques téréridés, les tarets, et par de petits crustacés amphipodes ou isopodes (*Cheluras* et *Limnorias*). Le genre *Teredo* comprend deux espèces principales représentées sur les côtes françaises par *T. navalis*, prédominant en baie de l'Aiguillon et dans la région de La Rochelle, et *T. norvegica* qui peuple plus abondamment que l'autre la Gironde et le bassin d'Arcachon (DESCHAMPS, 1956) (fig. 74).

LETACONNOUX (1956) a parfaitement résumé la biologie et le comportement des tarets. On

lui empruntera donc ici la description qu'il en a donnée. « Le taret présente la structure classique d'un mollusque bivalve. La larve est typiquement véligère et mène une vie pélagique qui ne dépasse guère deux à trois semaines. Elle se fixe ensuite sur le bois en sécrétant un byssus et développant son pied et sa coquille. Celle-ci est formée de deux valves armées de rangées de très fines dents pointues qui, comme une râpe, servent à creuser le bois de plus en plus profondément à mesure que l'animal s'allonge en tapissant la paroi de sa galerie d'une enveloppe calcaire. Le creusement se fait par un mouvement de rotation de la coquille, l'animal prenant appui sur son pied. Quelle que soit la longueur de la galerie, qui peut dépasser facilement 15 à 20 cm, le taret reste toujours en communication avec le milieu marin par l'intermédiaire de deux siphons qui passent par le petit trou d'entrée de la larve à la surface du bois. L'ouverture de ces siphons peut être obturée par deux palettes calcaires qui se rabattent à la façon d'un opercule, en isolant ainsi le taret dans sa galerie.

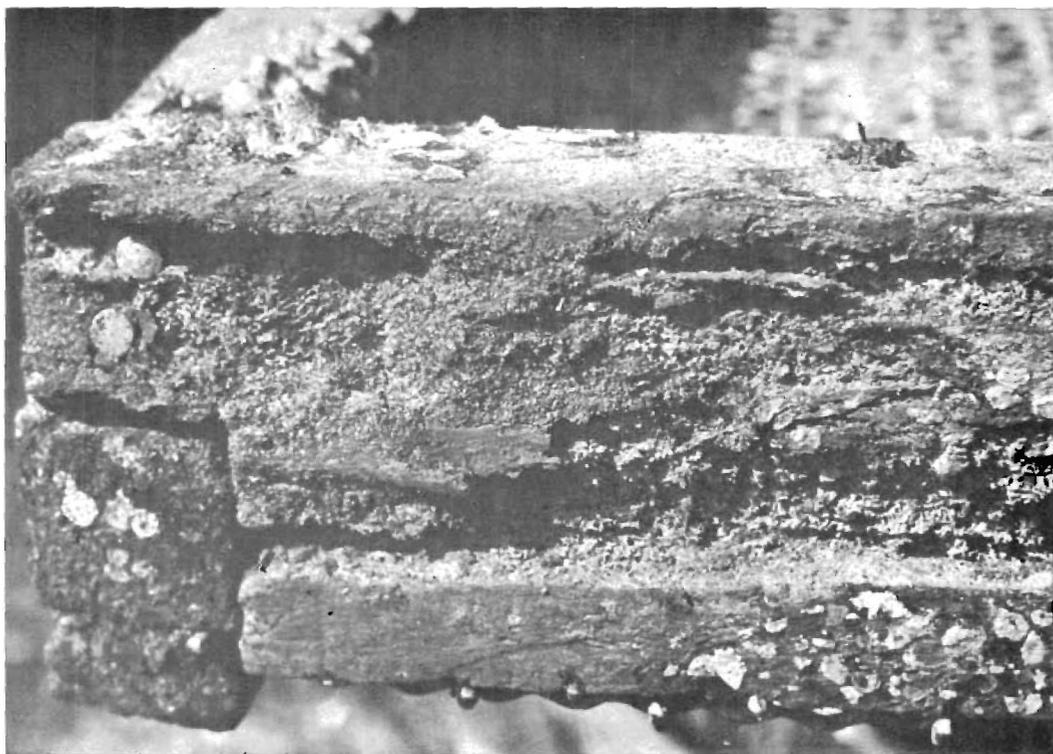


FIG. 74. — Bois attaqué par des xylophages.

« C'est par les siphons que se fait la circulation de l'eau nécessaire à la respiration et à l'alimentation de l'animal. Cette dernière n'est d'ailleurs pas uniquement planctonique, car l'on admet que le taret peut assimiler la cellulose du bois. La fine sciure produite par les valves de la coquille pendant le creusement de la galerie est absorbée par un diverticule allongé de la partie postérieure de l'estomac et transformée en glucose par digestion intra-cellulaire sous l'action d'une enzyme spéciale (cellulase). Pour certains auteurs, la cellulase serait produite par des bactéries du tube digestif des tarets ; l'attaque initiale du bois serait également facilitée par l'action de champignons microscopiques qui en ramolliraient la surface.

« En général, les galeries sont creusées dans le sens des vaisseaux du bois et elles atteignent facilement 15 cm de long et 5 à 6 mm de diamètre. Bien souvent, cependant, le sens des fibres du bois n'est pas respecté, mais le cœur est moins attaqué que l'aubier et les nœuds sont généralement contournés. Si une galerie arrive près de la surface, elle fait demi-tour et repart dans

une autre direction. Quand un bois est très fortement attaqué, les galeries ont un diamètre moindre, s'allongent plus ou moins parallèlement les unes aux autres ou sinuent les unes entre les autres, mais ne se traversent jamais. »

L'immersion constante favorise la vie et l'action des tarets ; l'émersion et l'insolation les défavorisent. Toutes les essences forestières européennes sont attaquées et parmi les exotiques, l'azobé, s'il est perpétuellement immergé, peut également être atteint ; sur les terrains émergents, il résiste généralement mieux que les autres, ce qui explique la préférence qui lui est donnée sur le châtaignier dans les exploitations de captage du Morbihan. La protection des bois contre les xylophages est une nécessité évidente. On aura l'occasion d'en signaler les modalités dans le prochain fascicule.

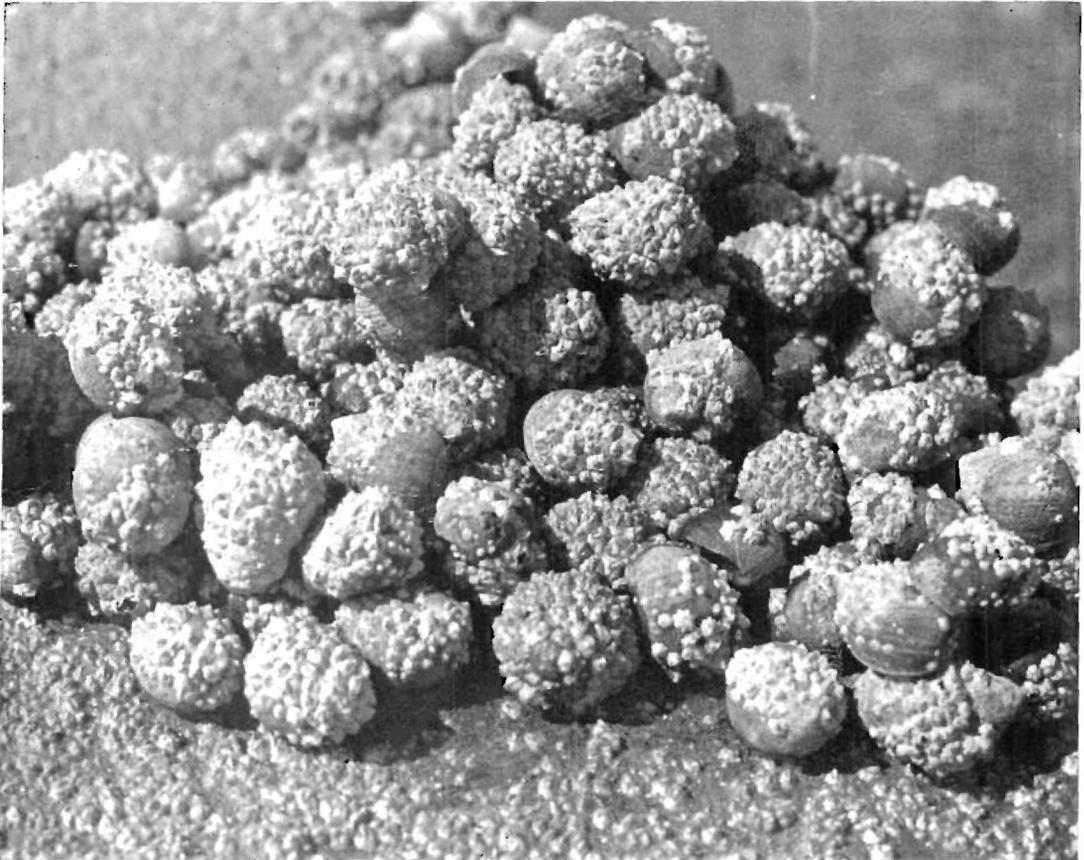


FIG. 75. — *Balanes* (photo I.S.T.P.M.).

*Les balanes.*

Les balanes (cravants ou gravants, barnacles) sont des crustacés cirripèdes comme le sont, entre autres, les anatifes ou pouce-pieds. Les œufs donnent naissance à une larve pélagique (*Nauplius*) qui, par métamorphose, s'entoure d'une carapace bivalve (*Cypris*) avant de se fixer sur un support quelconque, rocher, pierre, mur de bassin, entourage de parcs, bouchots, collecteurs et valves des huîtres et des moules (fig.75). Les pièces calcaires du manteau, dont le nombre varie selon les espèces, forment une muraille presque circulaire dressée sur une sole calcaire ou membraneuse. L'ouverture est obturée par un opercule mobile qui s'entrouve pour laisser battre les *cirres*, longs filaments grêles, couverts de soies, dont les mouvements créent un courant d'eau amenant l'oxygène et les particules alimentaires.

Différents genres et espèces vivent sur notre littoral soit dans la zone émergente, soit dans l'étage sublittoral, et sont par suite trouvés dans les régions ostréicoles. On peut citer notamment (BISHOP et coll., 1957) : *Chtamalus stellatus*, *Balanus balanoides*, *B. improvisus*, *B. crenatus*, *B. perforatus*, tous fixés au support par une plaque calcaire qui en rend difficile l'enlèvement. Une autre espèce a colonisé les côtes européennes depuis la dernière guerre. Introduit vraisemblablement sur la coque d'un navire, *Elminius modestus* DARWIN, originaire d'Australasie, s'est répandu sur les côtes britanniques entre 1940 et 1944 et sur les rivages continentaux à partir de 1945. BISHOP et CRISP en signalaient la présence jusqu'à Lorient en 1957. En 1959, il apparaissait en baie de Quiberon (MARTEIL, 1960) et gagnait progressivement vers le sud. Se fixant à un niveau plus élevé que les balanes autochtones, cette nouvelle espèce constitue, localement, un compétiteur sérieux mais facile à séparer de son support car fixée sur une sole membraneuse.



FIG. 76. — *Ascidies* fixées sur des valves d'huîtres (photo I.S.T.P.M.).

#### *Les pinnothères.*

Plus communément trouvé dans certains lots de moules que chez les huîtres du littoral français, ce petit crustacé s'introduit dans le mollusque où il grandit ; représenté chez la moule par *Pinnotheres pisum*, il l'est chez l'huître par une autre espèce, *P. ostreum*, dont la vie et la biologie ont été bien étudiées chez *C. virginica* aux U.S.A. par STAUBER (1945), MOLLER CHRISTENSEN et MEDERMOTT (1958).

C'est tout au début de sa vie, alors qu'il mesure de 0,6 à 0,7 mm, que le pinnothère s'introduit chez l'huître, à la fin de l'été et au début de l'automne, même chez le naissain récemment fixé. La vie du mâle est plus courte que celle de la femelle qui peut se prolonger sur 2 à 3 ans.

Comme chez la moule, le pinnothère peut endommager les branchies de l'huître, ce qui pourrait affecter la condition du mollusque et, selon les auteurs précités, perturber le cycle sexuel en augmentant la proportion des mâles.

#### *Les ascidies.*

Les ascidies sont des *tuniciers*, animaux dont le corps est enfermé dans une tunique cellulosique percée de deux orifices rapprochés ou plus rarement opposés. Elles sont hermaphrodites ; certaines ne se reproduisent que par voie sexuée et vivent isolées ; d'autres se multiplient aussi

par bourgeonnement et forment des colonies encroûtantes. L'œuf fécondé donne naissance à une larve en forme de têtard à vie planctonique très courte qui, après fixation et métamorphose, devient une sorte de petite outre. Les ascidies comprennent de nombreuses espèces dont la coloration varie considérablement. L'une d'entre elles au moins, *Microcosmus salcatus*, mieux connue sous le nom de « violet » ou de « bijus », est comestible et commercialisée sur le littoral méditerranéen.

Parmi les nombreuses espèces vivant fixées sur les coquillages, les tuiles-collectrices (fig. 76), les installations d'élevage, etc., les plus importantes sont des ascidies simples telles que *Molgula sp.*, *Phallusia sp.* ou *Ciona sp.*, ou composées (synascidies) telles que *Botryllus sp.* Les premières sont communément appelées par les conchyliculteurs « pissous » en raison du jet d'eau qui sort de l'outre lorsqu'elle est pressée, les secondes « crêpes molles » en raison de l'aspect des colonies et de leur consistance par opposition aux colonies de bryozoaires (crêpes dures).

Les ascidies sont des compétiteurs sérieux dès lors qu'elles sont fixées en abondance ; elles obligent notamment les conchyliculteurs à des opérations onéreuses de nettoyage des collecteurs ou des mollusques et réduisent éventuellement la croissance des coquillages qu'elles recouvrent.

### Végétaux.

Parmi les végétaux cryptogames, les algues se caractérisent par la présence d'un pigment vert, la chlorophylle, associée à d'autres colorants. Si la chlorophylle prédomine, on se trouve en présence de Chlorophycées ou algues vertes et selon l'abondance des autres pigments, soit d'algues brunes ou Phéophycées, soit d'algues rouges ou Rhodophycées, soit encore d'algues bleues ou Cyanophycées.

#### *Chlorophycées.*

Plusieurs espèces se développent couramment dans l'espace intertidal où sont établis la plupart des parcs à huîtres et plus encore dans les claires, les réservoirs ou même les bassins.

a) *Ulva lactuca*, connue vulgairement sous le nom de « choux-verts » est formée de plusieurs feuilles aux bords irréguliers rassemblées en bouquet et ressemblant de ce fait à un chou ou encore à une salade, d'où l'autre nom de « laitue » qui lui est parfois donné. Elle se fixe sur les pierres ou les valves des huîtres qu'elle peut éventuellement emporter hors des concessions sous l'action du flot. Après maturité, les feuilles blanchissent et l'algue pourrit, entraînant éventuellement une modification du milieu, néfaste à la survie des mollusques.

b) *Enteromorpha sp.* et *Cladophora sp.* constituent ce que les conchyliculteurs appellent « limon » ou « limou ». Ces algues vertes se présentent sous la forme de longs filaments ou de lobes étroits. Elles se fixent sur les pierres, les galets, les valves d'huîtres vivantes ou mortes, les murs des bassins, etc., et leur fin duvet initial se transforme vite en touffes et matelas de filasse verte. Elles apparaissent à la fin du printemps et au début de l'été, la température, l'insolexion, l'éclairement déterminant leur naissance et leur croissance. Parvenues à maturité, elles se détachent de leur support et forment des amas denses à la surface des claires ou des fragments roulés sur eux-mêmes qui viennent s'accumuler dans des angles du parc où ils sont arrêtés par les « barrages ». La coloration verte disparaît et la dégradation de ces algues entraîne des phénomènes de fermentation et de réduction qui peuvent affecter la survie des huîtres. Si ces végétaux jouent un rôle utile au début de leur croissance en formant un écran protecteur des rayonnements solaires et favorisent la « pousse » des huîtres, ils deviennent nocifs à la fin de leur vie en s'accumulant et en pourrissant sur place. Ils permettent éventuellement au flot d'emporter les jeunes huîtres emprisonnées dans leur feuillage au moment de leur débacle.

#### *Phéophycées.*

Fucus et laminaires, le « goémon », sont habituellement présents sur les parcs et sont répartis aux différents niveaux. Ils n'occasionnent généralement pas de grands dommages, à moins que, fixés sur les valves d'huîtres, ils ne favorisent l'entraînement des mollusques par la mer comme le font aussi les « lacets » (*Chorda filum*) que l'on trouve dans certains secteurs du nord de la

Bretagne. L'accumulation des laminaires ou des lacets entrave en outre l'action de la drague sur les gisements ou les parcs en eau profonde.

*Rhodophycées.*

Parmi les algues rouges, *Ceramium* sp. et *Lithothamnium solutum* occasionnent des désagréments parfois notables. Connus sous le nom de « queue de cheval » ou « d'herbe à perruque », *Ceranium* forme des touffes qui permettent elles aussi au flot d'emporter les huîtres sur lesquelles il est fixé. *Lithothamnium*, c'est le maërl qui, lorsqu'il est vivant et en période de croissance, gêne considérablement la récolte des huîtres vivant sur les bancs où il est établi, en rade de Brest par exemple, alors qu'une fois mort, son squelette calcaire constitue un support adéquat et parfois un collecteur apprécié.

*Les herbiers (Zostera sp.).*

Connus sous le nom d'« herbiers » ou de « moussillons », les zostères sont des végétaux représentés en France par trois espèces que l'on différencie notamment par la largeur de leurs feuilles : *Zostera marina* à feuilles de 4 à 10 mm, *Z. hornemannia* à feuilles de 1 à 2 mm, *Z. nana* dont la largeur des feuilles est inférieure à 1 mm et sont moins longues que celles de *Z. marina* qui peuvent atteindre plusieurs mètres. Elles se développent à partir de rhizomes formant un lacs de racines dont chaque morceau peut ensuite, comme sur terre le liseron, donner naissance à une nouvelle plante. Les herbiers s'installent dans des zones sédimentaires très diverses, à dominance sableuse, sablo-vaseuse ou vaso-sableuse, dans des sites peu battus ou abrités. *Z. nana* s'établit plus facilement sur des terrains vaseux et à des niveaux plus élevés que *Z. marina* (BLOIS et coll., 1961). En Méditerranée, les herbiers sont constitués par des posidonies.

Les « prairies » de zostères constituent un milieu biologique très favorable à de nombreux animaux qui y trouvent un abri contre la lumière et les herbivores y découvrent une source de nourriture. Du fait de l'assimilation chlorophyllienne, on y relève d'importantes variations du pH et du taux d'oxygène pouvant entraîner une sursaturation de l'eau de mer.

Sur le plan ostréicole, l'herbier ne devient gênant que s'il est bien développé. Lorsque les feuilles sont peu nombreuses et espacées, les huîtres semblent en tirer bénéfice pour leur croissance. En revanche, une prolifération des feuilles serrées, outre qu'elle provoque un exhaussement du terrain en retenant les sédiments fins, provoque aussi, par le frottement contre le bord des valves, une érosion qui limite la pousse. En outre, le ramassage des huîtres est rendu difficile, particulièrement à l'aide de la drague qui s'emplit du varech ou dont la lame glisse sur les feuilles. Enfin, lorsqu'elles se détachent, les feuilles vont s'accumuler ici et là, pourrissent éventuellement ou déchiquetées et réduites en menus morceaux par les mouvements de l'eau accroissent localement les teneurs en matières organiques.

La retenue des sédiments fins par les feuilles, comme le développement des rhizomes, entraînent progressivement un exhaussement des terrains, modifiant ainsi l'assiette des concessions. Au contraire, la disparition des herbiers provoque un abaissement du niveau qui peut avoir des conséquences favorables sur le plan ostréicole : la disparition quasi-totale des herbiers constatée en 1930 et 1933 sur l'ensemble des côtes européennes et américaines de l'Atlantique a favorisé l'implantation des parcs d'élevage en rivière de Morlaix et la formation de vastes bancs d'huîtres plates dans la partie E du golfe du Morbihan qui ont été intensément exploités dans les trente dernières années. On assiste depuis quelques années à une reconstitution des herbiers de zostères qui entraîne pour l'ostréiculture des désagréments parfois sévères.

**Le chambrage.**

« Une huître est dite chambrée lorsque l'intérieur de sa coquille présente une ou plusieurs poches ou chambres isolées chacune par une cloison de la cavité de la coquille où se tient l'animal ». C'est ainsi que DOLLFUS (1922) définissait un phénomène assez fréquemment observé chez les ostréidés qui influe sur la qualité du mollusque.

On a précisé précédemment (chap. 1) le mode de formation de la coquille et des chambres. Ces cavités sont parfois vides, parfois emplies d'eau, de vase ou d'une sorte de gelée transparente. Le contenu est tantôt inodore, tantôt nauséabond et vient souiller la chair lorsque la cloison est malencontreusement percée ou brisée au moment de l'ouverture de l'huître. Le chambrage peut être limité à une tache de faible dimension, mais aussi affecter la quasi-totalité des deux valves enlevant ainsi au coquillage tout ou partie de sa valeur commerciale.

DOLLFUS a distingué cinq formes de chambrage ; on en trouvera la description dans son travail de 1922. On se limitera ici à présenter les principales causes du phénomène. La formation des chambres paraît être toujours une réaction de l'animal à une perturbation ou à une agression quelconque. Ce peut être une adaptation du volume intérieur de la coquille au volume du corps après diminution de celui-ci ; on le constate notamment après la ponte chez l'huître plate s'il n'y a pas reconstitution rapide des réserves alimentaires. Ce peut être la conséquence d'une variation brutale de la salinité, notamment en cas de transfert de l'huître dans des eaux de salinité plus élevée que celle du milieu d'origine et aussi d'une dessalure prolongée. C'est

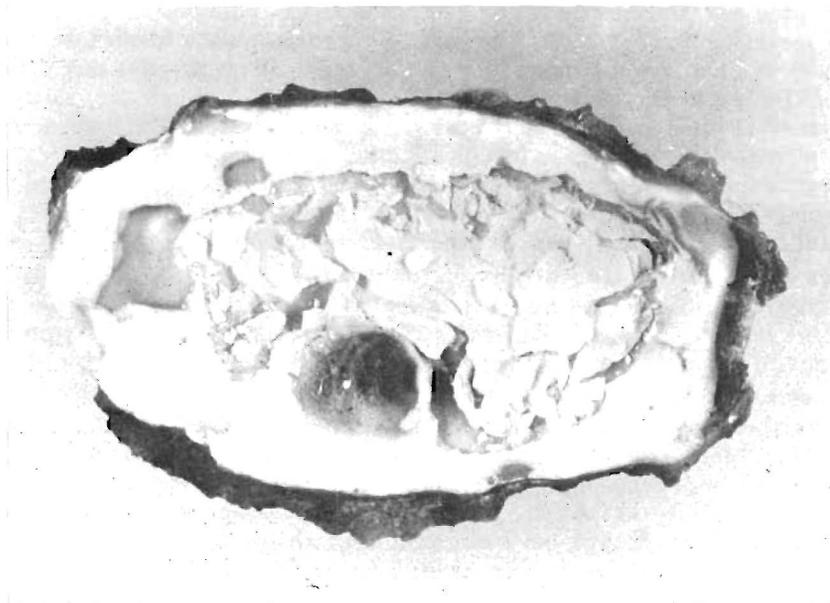


FIG. 77. — Chambre emplie d'un gel colloïdal sur une valve de *C. gigas* ; les parois de la chambre ont été brisées pour mieux en montrer l'étendue (photo G. RÉAL).

encore la réaction du mollusque à l'introduction ou à l'accumulation dans la cavité palléale de corps étrangers, sable, vase, etc., que l'huître n'a pu expulser et qu'elle isole en sécrétant une nouvelle couche de coquille ; on l'observe fréquemment dans les milieux turbides chaque fois que le coquillage se trouve dans un état physiologique déficient. Le chambrage est encore le résultat des attaques de la coquille par une annélide, le *Polydora*, dont les galeries peuvent se charger de vase et aboutir, si elles sont nombreuses, à la formation de chambres également emplies de vase.

Une forme de chambrage, déjà connue au Japon et sur la côte pacifique d'Amérique du Nord, notamment en Colombie britannique (QUAYLE, 1969), est apparue fréquemment en France chez *C. gigas* alors qu'elle était rare chez *C. angulata* et absente chez *O. edulis*. Elle se présente sous l'aspect d'une ou plusieurs cavités parfois superposées, de grande dimension, parfaitement isolées par de fines cloisons d'un blanc opaque où se trouve généralement une substance semblable à un gel incolore, le plus souvent inodore (fig. 77), parfois d'une odeur nauséabonde. La formation de ces chambres paraît bien résulter d'un processus identique à celui des dépôts crayeux dont le rôle est d'harmoniser le modèle et le volume de la cavité intervalvaire avec le corps du mollusque au cours de la croissance (KORRINGA, 1951) et notamment de combler des dépressions naturelles de

la coquille au-dessus du manteau. Au cours d'une phase de croissance très active, comme on en constate chez *C. gigas*, le contact entre le manteau et la coquille peut cesser, ce qui stimule la sécrétion de carbonate de calcium sous la forme d'un gel colloïdal; celui-ci cristallise alors à proximité immédiate du manteau au lieu de le faire au contact des couches préexistantes trop éloignées; l'huître rétablit ainsi un équilibre momentanément rompu. Du fait de cette cristallisation anormale, une partie du gel colloïdal sécrété se trouve enfermée dans la chambre et peut constituer un terrain favorable à l'activité bactérienne.

## BIBLIOGRAPHIE

### Prédateurs

- AMANIEU (M.) et LE DANTEC (J.). 1961. — Sur la présence accidentelle de *Callinectes sapidus* M. RATHBURN à l'embouchure de la Gironde. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **25** (3) : 339.
- ARAKAWA (K.Y.), 1970. — Notes on damage to cultured oysters in Hiroshima caused by predation of a species of Turbellarian *Stylochus ijimai* (YERI and KABURAKI). — *Venus, Jap. J. Malacology*, **29** (2) : 65-71.
- AUDOUIN (J.), 1962. — La daurade de l'étang de Thau (*Chrysophris aurata* LINNÉ). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **26** (1) : 105-126.
- CARRIKER (M.R.), 1961. — Comparative functional morphology of boring in gastropods. — *American zoologist*, **1** (2) : 262-266.
- CHERBONNIER (G.), 1954. — Les échinodermes. — Paris, Ed. SAM, 128 p.
- COLE (H.A.), 1951. — An *Odostomia* attacking oysters. — *Nature*, Londres, **168** : 953-954.
- DOLLFUS (R. Ph.), 1922. — Résumé de nos principales connaissances pratiques sur les maladies et les ennemis de l'huître. — *Notes et Mém., Off. Pêches marit.*, n° 7, 58 p.
- FISCHER (P.H.), 1950. — Vie et mœurs des mollusques. — Paris, PAYOT Edit., 312 p.
- FRANKLIN (A.) et PICKETT (G.D.), 1974. — Recent research on introduced oyster pests in England and Wales. — C.I.E.M., doc. K/15, ronéo, 6 p.
- HANCOCK (D.A.), 1958. — Notes on starfish on an Essex oyster bed. — *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **37** : 565-589.
- 1960. — The ecology of the molluscan enemies of the edible molluscs. — *Proc. Malac. Soc.*, Londres, **34** (3) : 123-143.
- 1969. — Oyster pests and their control. — *Lab. Leaflet* n° 19, Fish. lab. Burnham-on-Crouch, 30 p.
- GRUET (Y.), HERAL (M.) et ROBERT (J.-M.), 1976. — Premières observations sur l'introduction de la faune associée au naissain d'huîtres japonaises *Crassostrea gigas* (THUNBERG) importé sur la côte atlantique française. — *Cah. Biol. mar.*, **17** : 173-184.
- HOPKINS (S.H.), 1956. — *Odostomia impressa*, parasitising southern oysters. — *Science*, **124** : 628-629.
- KORRINGA (P.), 1952. — Recent advances in oyster biology. — *Quart. Rev. Biol.*, **27** : 266-308, 339-365.
- LANDERS (W.S.) et RHODES (E.W.), 1970. — Some factors influencing predation by the flatworm *Stylochus ellipticus* (GIRARD) on oysters. — *Chesapeake Sc.*, **11** (1) : 55-60.
- LOOSANOFF (V.L.), 1956. — Two obscure oyster enemies in New England. — *Science*, **123**, p. 1119.
- 1961. — Biology and methods of controlling the starfish, *Asterias forbesi* (DESOR). — *Fish Leaflet*, n° 520, 12 p.
- 1965. — The American or Eastern oyster. — *Bur. of comm. Fish.*, Circular 205, 36 p.
- MACKENZIE (C.L. Jr), 1970. — Oyster culture in Long Island Sound 1966-1969. — *Comm. Fish. Rev.*, n° 859 : 27-40.
- MARIN (J.), BELLAIL (R.) et LATROUITE (D.), 1973. — Prédation de l'huître plate *O. edulis* par le crabe enragé, *Carcinus maenas*. — CIEM, doc. K/11, ronéo, 6 p.
- MEDCOF (J.C.), 1961. — Oyster farming in the Maritimes. — *Fish. Res. Bd Canada, Bull.*, n° 131.
- NIKOLIC (M.) et STOJNIC (I.), 1962. — L'élevage des huîtres en parcs flottants. — *Et. et Rev. Cons. Pêches Médit.*, n° 18, 8 p.
- QUAYLE (D.B.), 1969. — Pacific oyster culture in British Columbia. — *Fish. Res. Bd Canada, Bull.*, 169.
- RAGIOT (D.), 1886. — Ennemis des huîtres : les moules, les crabes, les crevettes, les poissons broyeurs. — *Bull. Soc. Ostréic. Bassin d'Auray*, n° 19 : 19-31.
- WOELKE (C.E.), 1957. — The flat worm *Pseudostylochus ostreophagus* HUMAN. A predator of oysters. — *Proc. Nat. Shelf. Ass.*, **47** : 62-66.

## Compétiteurs

- ARAKAWA (K.Y.), 1971. — Notes on a serious damage to cultured oyster crops in Hiroshima caused by a unique and unprecedented outbreak of a Serpulid worm, *Hydroïdes norvegica* (GUNNERIUS) in 1969. — *Venus, Jap. J. Malac.*, **30** (2) : 75-83; en Japonais, résumé anglais.
- BISHOP (M.W.H.) et CRISP (D.J.), 1957. — The Australasian Barnacle *Elminius modestus* in France. — *Nature*, Londres, **179** : 482-483.
- BISHOP (M.W.H.), CRISP (D.J.), FISHER-PIETTE (E.) et PRENANT (M.), 1957. — Sur l'écologie des cirripèdes de la côte atlantique française. — *Bull. Inst. océanog.*, Monaco, **54**, n° 1 099.
- BLOIS (J.C.), FRANCAZ (J.M.), GAUDICHON (M. et S.) et LEBRIS (L.), 1961. — Observations sur les herbiers de zostères de la région de Roscoff. — *Cah. Biol. mar.*, **2** (3) : 223-262.
- BRIENNE (H.) et MARTEIL (L.), 1968. — L'arénicole (*Arenicola marina* L.). — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 173 : 1-7.
- CAZAUX (C.), 1967. — Evolution d'une population d'*Arenicola marina* L. à Arcachon. Cycle annuel. Période de reproduction. — *Bull. Stat. biol. Arcachon*, n.s., n° 19.
- DESCHAMPS (P.), 1956. — Contribution à l'étude des xylophages marins. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **20** (2) : 185-201.
- DOLLFUS (R. Ph.), 1922. — Résumé de nos principales connaissances pratiques sur les maladies et les ennemis des huîtres. — *Notes et Mém., Off. Pêches marit.*, n° 7, 58 p.
- DORSETT (D.A.), 1961. — The reproduction and maintenance of *Polydora ciliata* JOHNSTON at Whitstable. — *J. mar. Biol. Assoc. U.K.*, **41** (2) : 383-396.
- FAUVEL (P.), 1927. — Polychètes sédentaires (in Faune de France). — *Libr. Fac. Sci. Paris*, n° 16, 494 p.
- GALTSOFF (P.S.), 1964. — The American oyster, *Crassostrea virginica* GMELIN. — *Fish. Bull.*, **64**, 480 p.
- GRUET (Y.), 1972. — Aspects morphologiques et dynamiques des constructions de l'annélide polychète *Sabellaria alveolata* (LINNÉ). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **36** (2) : 131-161.
- HARANT (H.) et VERNIÈRES (P.), 1933. — Tuniciers (in Faune de France). — *Libr. Fac. Sci. Paris*, n° **27** (1), 99 p.
- KORRINGA (P.), 1951. — The shell of *O. edulis* as a habitat. — *Arch. néerl. Zool.*, **10** : 32-136.
- LATROUITE (D.), 1973. — Le bryozoaire encroûtant *Conopeum seurati* (CANU), compétiteur du naissain d'huîtres plates. — *Cons. int. Expl. Mer*, comm. K/12, 4 p.
- LETACONNOUX (R.), 1956. — Compte rendu d'essais pour la protection des bois contre les tarets. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **20** (2) : 203-214.
- LUCAS (G.) et LEPÈVRE (P.), 1956. — Contribution à l'étude de quelques sédiments marins et de récifs d'hermelles de la baie du Mont-Saint-Michel. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **20** (1) : 85-113.
- MARTEIL (L.), 1960. — *Elminius modestus* DARWIN, nouveau compétiteur des huîtres et moules du Morbihan (France). — *Cons. int. Expl. Mer, Shelf. Com.* n° 31, 2 p. ronéo.
- 1963. — La crépidule (*Crepidula fornicata* L.) en France. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 121, 6 p.
- MOLLER CHRISTENSEN (A.) et MC DERMOTT (J.J.), 1958. — Life history and biology of the oyster crab, *Pinnothectes ostreum* SAY. — *Biol. Bull.*, **114** (2) : 146-179.
- QUAYLE (D.B.), 1969. — Pacific oyster culture in British Columbia. — *Fish. Res. Bd Canada, Bull.* **169**.
- RULLIER (F.), 1959. — Etude bionomique de l'Aber de Roscoff. — *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, n.s., **10** : 1-350.
- STAUBER (L.A.), 1945. — *Pinnotheres ostreum*, parasitic on the American oyster, *Ostrea (Gryphala) virginica*. — *Biol. Bull.*, **88** : 269-291.

## CHAPITRE VI

### MALADIES ET MORTALITES <sup>(1)</sup>

La maladie est une altération de l'état de santé d'un *individu* alors que la mortalité s'apprécie par référence à l'état d'une *population* et s'exprime en nombre ou en pourcentage d'individus disparus. La mortalité peut être évidemment la conséquence d'une maladie, mais elle peut avoir d'autres causes. On s'efforcera donc de distinguer les maladies imputables à un agent pathogène identifié dont les symptômes et les effets sont généralement connus des mortalités d'origines diverses provoquées par des phénomènes physico-chimiques, la prédation ou éventuellement la compétition.

#### 1. Les maladies parasitaires.

Parmi les parasites dont la présence dans le corps de l'huître modifie l'état de santé, les uns ont une action maligne parfois réduite qui n'affecte que la condition ou la croissance du mollusque ; c'est le cas de certaines grégarines, de quelques trématodes, cestodes ou copépodes. D'autres, en revanche, sont fréquemment responsables de maladies graves, à caractère endémique ou épidémique, entraînant ici ou là, chez telle ou telle espèce, à une période donnée, des mortalités massives.

##### *Parasites divers.*

#### 1. Grégarines.

Les grégarines sont des protozoaires parasites appartenant au sous-embranchement des sporozoaires dont le cycle de vie hétéroxène se passe, partie chez un crustacé décapode, partie chez un mollusque. Le genre *Nematopsis* comprend actuellement trois espèces parasitant les huîtres : *N. ostrearum* PRYTERCH 1938 et *N. pryterchi* SPRAGUE 1949 isolées chez l'huître américaine, *C. virginica* ; *Nematopsis* sp. découverte en 1972 par COMPS, GRIZEL et TIGÉ dans les huîtres de palétuviers, *C. rhizophorae*, de la Guyane française.

Le crustacé est représenté par des crabes fréquentant habituellement les zones ostréicoles américaines et guyanaises, notamment des xanthidés des genres *Panopeus*, *Neopane*, etc. A cet égard, les essais répétés, tentés pour infester le crabe commun des régions ostréicoles françaises, *C. maenas*, par *Nematopsis* parasitant les huîtres de palétuviers guyanaises, se sont révélés vains (GRIZEL et TIGÉ, 1975) alors que ce crustacé est parasité par une autre grégarine, *N. martaisi*, qui n'a pas été retrouvée chez les huîtres indigènes (fig. 78).

Le développement de *N. ostrearum* jusqu'au stade trophozoïte, ainsi que la phase reproductive s'effectuent dans l'intestin du crabe (fig. 79) où, après rupture du gamétocyste, de nombreuses gymnospires seront rejetées dans le milieu environnant. L'huître en filtrant l'eau de mer captera ces gymnospires qui, dans le mollusque, laissent s'individualiser les sporozoïtes. Ceux-ci s'entourent d'une membrane résistante et donnent des spores que les crabes ingèrent en se nourrissant d'huîtres

---

(1) Par M. COMPS, P. GRAS, H. GRIZEL et G. TIGÉ.

infectées. Les spores se développent dans le tube digestif du crustacé jusqu'au stade trophozoïte et le cycle se poursuit. Dans l'huître, on décele les gymnospires, de 3 à 4  $\mu$  de diamètre et les

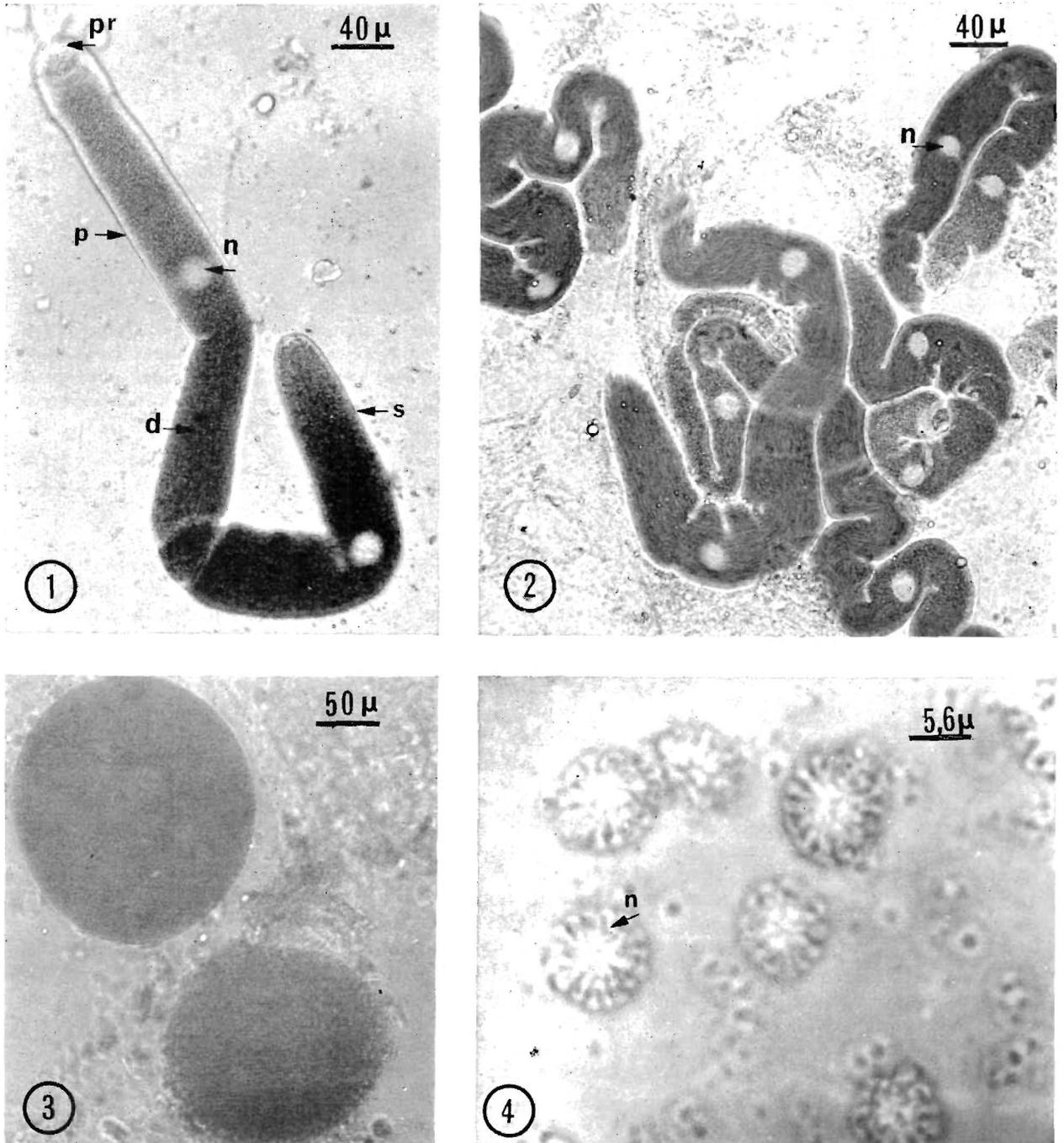


FIG. 78. — Cycle de *Nematopsis martaisi* chez *Carcinus maenas* (photo I.S.T.P.M.).

spores de 10 à 16  $\mu$   $\times$  11 à 12 qui, délimitées par une paroi résistante, renferment, chacune, un seul sporozoïte.

Le cycle de vie et les particularités de *N. ostrearum* se retrouvent, à quelques détails près, chez *N. pryterchi*. Seule la répartition des spores dans l'huître diffère. La première est localisée au niveau de la masse digestive, des palpes labiaux, des branchies, du cœur, du manteau et du muscle adducteur ; la seconde est trouvée plutôt au niveau des branchies. Chez *C. rhizophorae*, *Nematopsis* a été découverte au niveau de la glande digestive, du manteau et des branchies mais était absente dans le muscle adducteur (fig. 80).

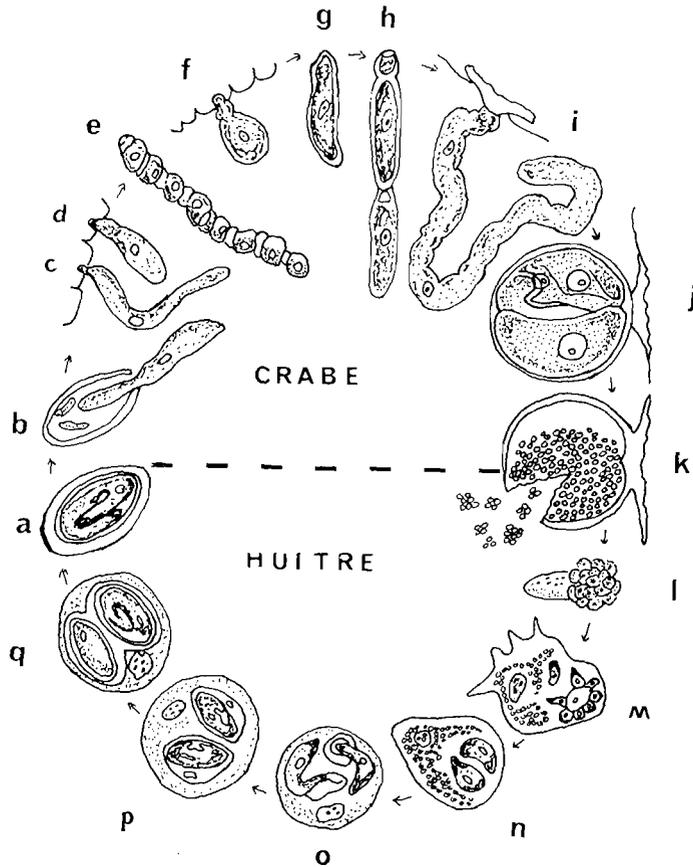


FIG. 79. — Cycle de *N. ostrearum* (d'après PRYTERCH, 1940).  
 Chez le crabe : b) libération du sporozoïte dans l'intestin ; c et d) fixation du sporozoïte à la paroi intestinale et évolution du trophozoïte en sporidie ; e) couple de sporidins ; f) nouvelle fixation à la paroi intestinale ; g) sporocyste mature ; h, i, j) stade syzygie ; k) libération des sporocystes. Chez l'huître : l) gymnosporidies ; m) capture des gymnosporidies par les phagocytes de l'huître ; n à q) formation et croissance des sporozoïtes ; a) spore mûre contenant un sporozoïte.

La pathogénécité des grégariens est l'objet de controverse. Si PRYTERCH les rend responsables de mortalités importantes en Virginie et en Louisiane (U.S.A.), d'autres auteurs en minimisent les dangers. En ce qui concerne *C. rhizophorae*, aucun effet nocif n'a pu être jusqu'ici mis en évidence.

## 2. Trématodes.

De nombreux trématodes parasitent des mollusques marins. Ils ont un cycle hétéroxène. L'huître, comme la moule et d'autres coquillages, peut être l'un des hôtes intermédiaires ; les stades d'infestation qu'on y rencontre sont des formes larvaires.

Les trématodes les plus fréquemment trouvés chez l'huître appartiennent au genre *Bucephalus*, représenté notamment par *B. haimeanus* chez *Ostrea edulis* de Méditerranée où LACAZE-DUTHIERS le découvrit en 1854 et par *B. cucullus* chez l'huître américaine *C. virginica*; MILLAR (1963) en a décelé une autre espèce non identifiée chez l'huître plate de Nouvelle-Zélande, *O. lutaria*.

*B. haimeanus* infeste l'huître lors de la pénétration du miracidium qui s'y transforme et donne naissance au sporocyste (fig. 81 A), long tube bifurqué blanchâtre où se développent les cercaires. On y trouve, à maturité, des cercaires d'âges différents; les adultes sont caractéristiques du type furcocerque (fig. 81 A). Le corps, allongé, est recouvert par une cuticule épineuse; à la base, se trouve une pièce triangulaire d'où partent deux longues expansions musculuses contractiles, les fourchons.

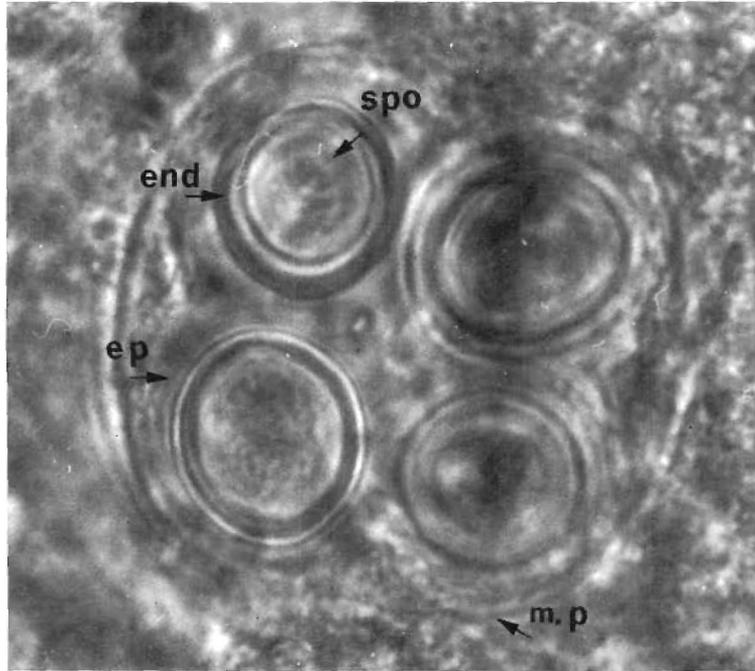


FIG. 80. — Spores de *Nematopsis* sp. chez l'huître de Guyane (*C. rhizophorae*) (photo I.S.T.P.M.).

Des générations successives de cercaires sont émises dans l'eau. Elles rampent sur le sol et, par leurs fourchons, s'accrochent aux animaux benthiques en passant à leur portée. Le cycle se poursuit dans des poissons, *Gadus callanus* et *G. merlangus* où la cercaire s'enkyste près des nerfs spinaux et donne la métacercaire. Celle-ci devient adulte dans un autre poisson, *Lophius piscatorius*, qui a dévoré les poissons parasités et pond dans le tube digestif de la baudroie. Les œufs, rejetés dans le milieu ambiant, donneront naissance aux miracidiums qui pénétreront eux-mêmes chez l'huître ou chez d'autres coquillages.

L'action du trématode sur *Ostrea edulis* est assez mal connue. On sait que le sporocyste pénètre dans la plupart des organes de l'huître et qu'il peut entraîner des castrations parasites partielles. MILLAR (1963) a constaté des mortalités chez *O. lutaria*. Les sporocystes de *B. cucullus* (fig. 81 B) se développent préférentiellement dans les gonades de *C. virginica* et peuvent provoquer des castrations totales. Enfin, CHENG (1965) a montré une déperdition très nette des produits de réserve chez les huîtres atteintes qui, cependant, peuvent réagir et former une capsule fibreuse et leucocytaire autour du parasite.

Dans son étude sur les trématodes de la côte nord de la Bretagne, SELLIN (1970) a inventorié des sujets appartenant à plusieurs familles; l'huître ne figurait pas parmi les hôtes intermédiaires (moules, coques, littorines, troques, crabe enragé).

### 3. Cestodes.

Jusqu'ici, un seul genre de cestodes, *Tylocephalum* LINTON (1890), a été trouvé comme parasitant des huîtres. Encore s'agit-il dans la plupart des cas d'une huître perlière, *Margaritifera*

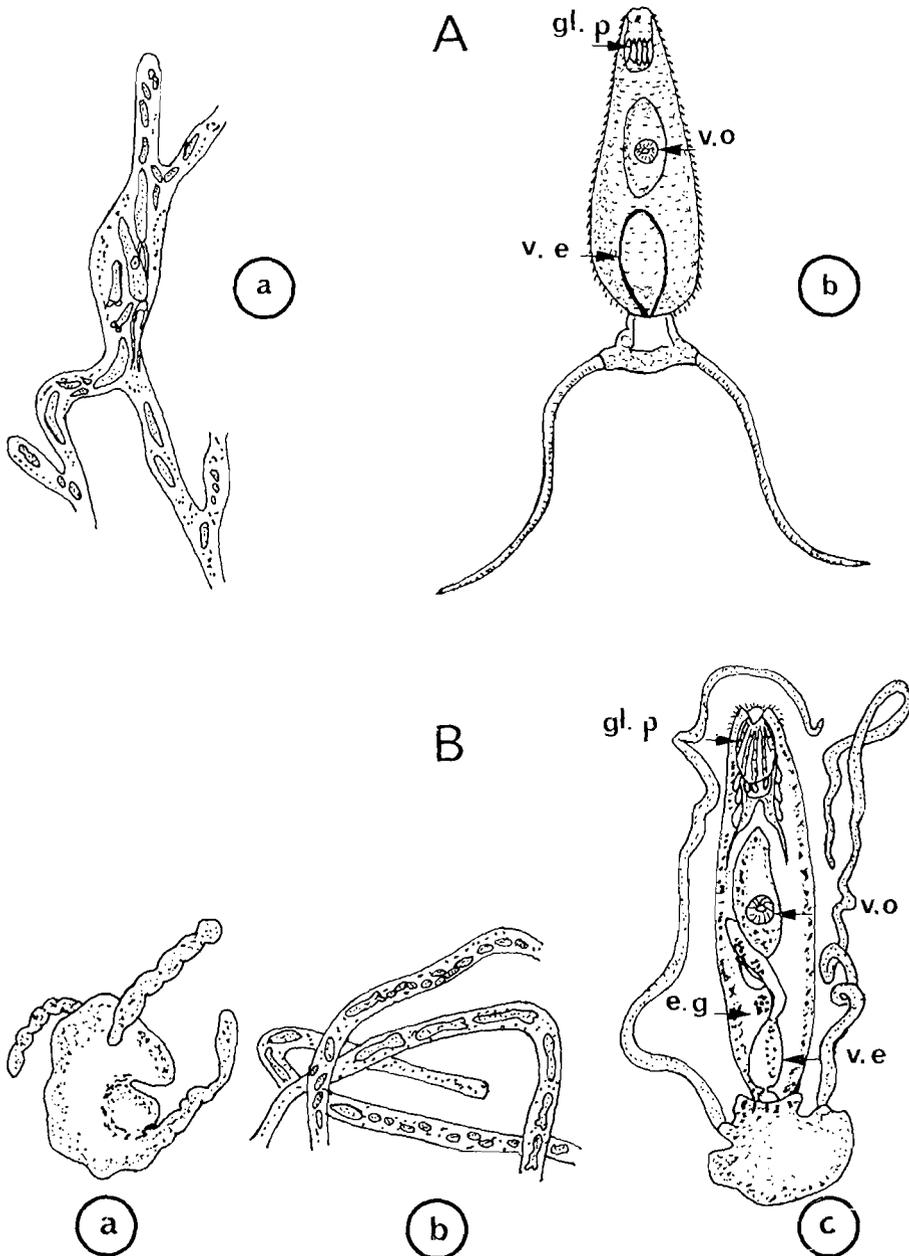


FIG. 81. — A: *Bucephalus haimeanus*: a) portion de sporocyste contenant plusieurs générations de cercaires, b) cercaire adulte (d'après LEBOUR, 1911). B: *Bucephalus cuculus*: a) jeune sporocyste (d'après TENNENT, 1906), b) sporocyste contenant des cercaires en formation, c) cercaire adulte (d'après HOPKINS, 1954).

*vulgaris* à Ceylan, *M. margaritifera* aux îles Gambier. Le cestode a été cependant identifié chez quelques huîtres *C. virginica* à Hawaï (SPARKS, 1963; CHENG, 1966).

Les huîtres s'infestent en ingérant avec leur nourriture des larves ciliées du parasite ou *Coracidium*, présentes au sein du plancton (fig. 82 A). Le cycle complet du cestode est mal connu mais on pense généralement que l'huître n'est ici qu'un hôte intermédiaire. La présence de ce ver se traduit chez *C. virginica* par la formation d'une capsule qui entoure le métacestode (fig. 82 B) et, selon SPARKS (1963), par une diminution de l'index de condition, c'est-à-dire de la qualité du mollusque.

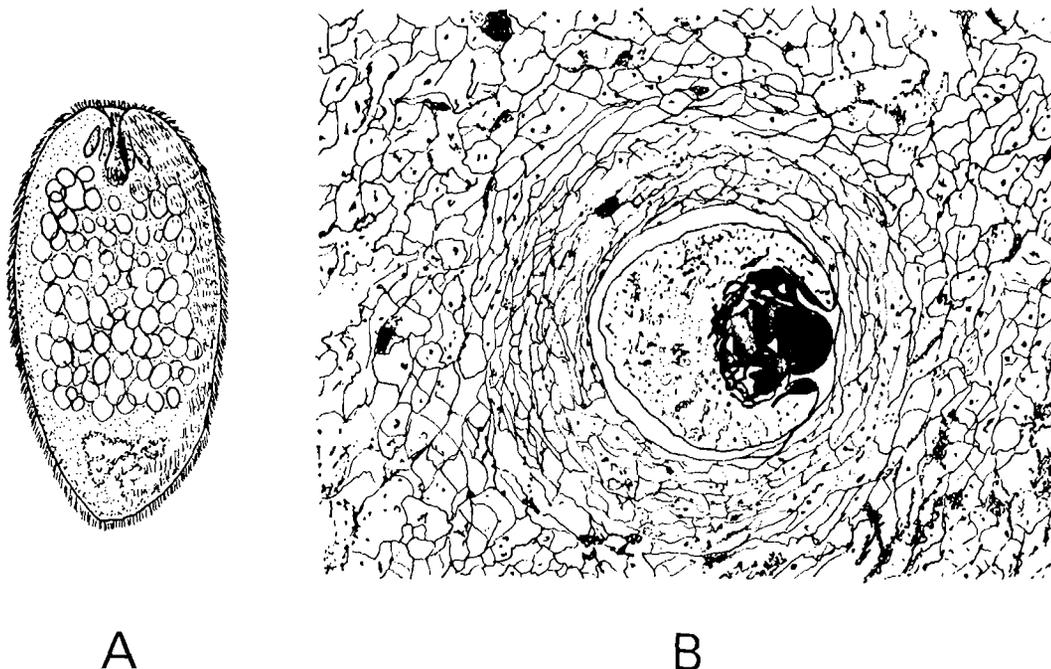


FIG. 82. — *Tylocephalum* sp. A : coracidium, B : métacestode encapsulé dans les cellules de Leydig chez *C. virginica* (d'après CHENG, 1967).

#### 4. Copépodes.

Parmi les crustacés, la sous-classe des copépodes comporte quelques espèces parasites des huîtres. Leur action est généralement peu préjudiciable à l'égard des mollusques qui les hébergent.

a) *Mytilicola intestinalis* Steuer (fig. 83 A).

En 1902, STEUER a décrit ce crustacé parasite de l'intestin de *Mytilus galloprovincialis* ; par la suite, il a fait l'objet de très nombreuses études (CHENG, 1967). Il a été reconnu chez *Ostrea edulis* L., espèce sur laquelle HEPPER (1953) a également réussi une infestation expérimentale. MARTEIL (1960) l'a décelé en 1955 dans 3 % des huîtres plates du Blavet (Morbihan).

Le mâle mesure 3 mm et la femelle 8 mm ; la forme est celle d'un ver, la segmentation abdominale étant incomplète. La première antenne possède cinq segments et la deuxième trois segments. De nombreux travaux traitent de son cycle (PESTA, 1907 ; CASPER, 1939 ; GRAINGER, 1951), de sa physiologie et de son écologie (GRAINGER, 1951, et HEPPER, 1953).

Les effets de ce copépode ont été étudiés par COLE et SAVAGE (1951) et par KORRINGA (1951, 1954) : chez *Mytilus edulis*, il peut, selon ces auteurs, être à l'origine de mortalités massives ; par contre, il n'affecterait que faiblement l'huître plate *Ostrea edulis* (CHENG, 1967).

b) *Mytilicola orientalis* Mori (fig. 83 B).

MORI (1935) a signalé cette espèce chez l'huître du Pacifique *Crassostrea gigas* THUNBERG et ODLAUG (1946) l'a reconnue chez *Ostrea lurida* CARPENTER. La femelle atteint une taille de 10 à 12 mm alors que le mâle ne dépasse pas 4 mm. La présence de ce parasite chez *Ostrea lurida*

serait un obstacle à l'engraissement des mollusques. Son effet serait comparable chez *Crassostrea gigas* (CHEW, SPARKS et KATKANSKY, 1964).

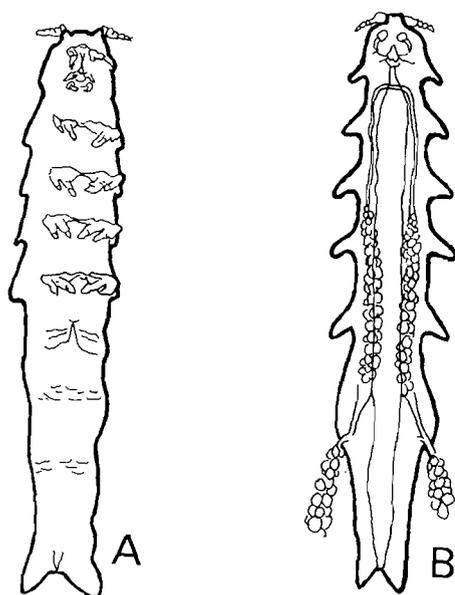


FIG. 83. — A : *Mytilicola intestinalis* mâle (vue ventrale) ; B : *Mytilicola orientalis* femelle (vue ventrale).

c) *Ostrincola gracilis* Wilson (fig. 84 A).

Ce copépode a été trouvé dans la cavité palléale de *Crassostrea virginica* GMELIN en 1944. La taille de la femelle est de 1 mm et celle du mâle de 0,75 mm, selon HUMES (1953). Il ne paraît pas causer de dégâts aux huîtres.

d) *Ostrincola clavator* Humes (fig. 84 B).

Cette espèce a été décrite par HUMES (1958) dans la cavité palléale d'huîtres du genre *Ostrea* des côtes de Madagascar. La longueur moyenne de la femelle est de l'ordre de 1,1 mm et celle du mâle de l'ordre de 0,65 mm. Il n'aurait pas d'effet sur les huîtres.

e) *Lichomolgus arcanus*.

Ce copépode de la famille des *Lichomolgidae* a été signalé par HUMES et CRESSEY (1958) dans la cavité palléale d'*Ostrea tulipa* dans la région de Joal au Sénégal.

f) *Pseudomyicola glabra* Pearse.

PEARSE (1947) a observé cette espèce sur les branchies et dans la cavité palléale de plusieurs bivalves dont *Crassostrea virginica*. La femelle mesure 2,2 mm et le mâle 1,75 mm. Il n'est pas signalé comme pouvant nuire aux huîtres qui l'hébergent.

g) *Pseudomyicola mirabilis*.

Cette espèce a été notée chez *Ostrea tulipa* au Sénégal (HUMES et CRESSEY, 1958).

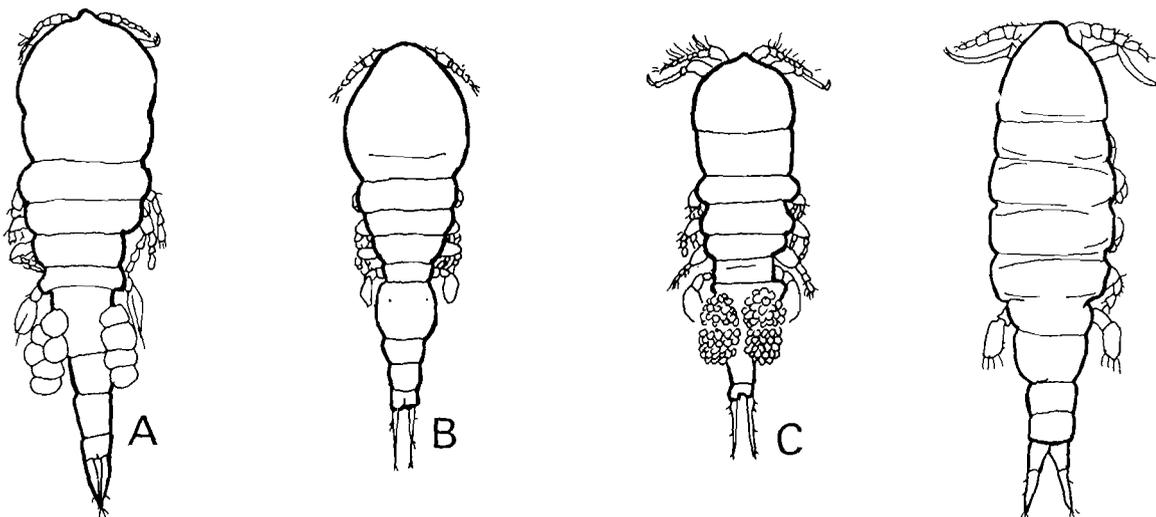


FIG. 84 et 85. — A gauche, A : *Ostrincola gracilis*, B : *O. clavator*, C : *O. simplex* femelles (vues dorsales). A droite, *Pseudomyicola ostreae* femelle (vue dorsale).

h) *Pseudomyicola ostreae* Yamaguti (fig. 85).

Première espèce de la famille des *Pseudomyicolidae* décrite chez une huître, ce copépode a été

observé initialement par YAMAGUTI (1936) chez *Ostrea denselamellosa* LISCHKE au Japon. La femelle peut atteindre une taille de 2,5 mm, le mâle est inconnu.

Au genre *Pseudomyicola*, on peut joindre *P. spinosus* copépode parasite de l'huître plate *Ostrea edulis* du bassin d'Arcachon, découvert dans la glande digestive de ce mollusque par LE DANTEC et BOREL en 1970.

Enfin, une dernière espèce provisoirement décrite sous le patronyme *Pseudomyicola* sp. a été observée en 1970 sur les branchies de *Crassostrea angulata* LMK provenant de claires à huîtres du bassin de Marennes-Oléron (COMPS, 1972). Fixé sur les branchies, ce crustacé provoque des perforations au niveau de son point de fixation qui, par ailleurs, est le siège d'une intense infiltration leucocytaire. Les huîtres sont souvent affaiblies et maigres quand ces parasites sont nombreux.

### **Maladies à caractère endémique ou épidémique.**

#### **1. Les viroses.**

*Mortalité massive de l'huître portugaise, 1970-1973.*

C'est au mois d'août 1970 que se déclara dans le bassin de Marennes-Oléron l'épizootie qui devait rapidement décimer les élevages d'huîtres portugaises sur toute la côte atlantique française.

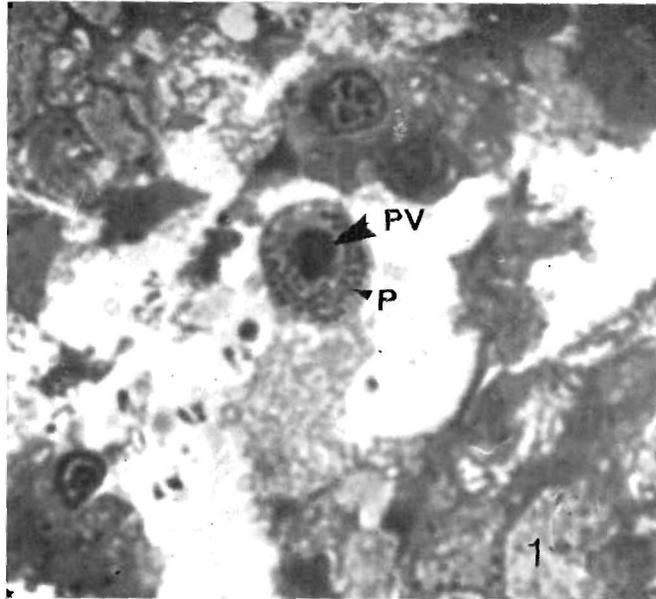


FIG. 86. — Mortalité de l'huître portugaise : coupe histologique au niveau de la glande digestive montrant une cellule avec plage virogène (PV) et particules virales (P). Bleu de Sahl. Gr x 1 500.

Pendant les premiers mois, jusqu'en juin 1971, on observa des mortalités massives et par la suite les pertes se présentèrent de façon épisodique et moins intense.

Cette situation persista jusqu'en 1973. L'huître portugaise ne subsistait plus alors qu'en de rares points comme au Verdon, sur la rive gauche de la Gironde.

A l'origine, l'épizootie frappa les huîtres adultes (2 à 5 ans) et, à partir du mois de novembre 1970, les huîtres d'un an (captées en 1969) furent touchées; ce n'est qu'au début de 1971 que furent constatées les premières pertes sur le naissain capté au cours de l'été 1970.

Par la suite, les mortalités s'échelonnèrent irrégulièrement, affectant toutes les catégories d'huîtres portugaises.

Dans leur ensemble, les pertes ont été considérables puisqu'elles ont conduit à la disparition

de l'espèce en tant qu'huître d'élevage. Afin de situer l'importance des dégâts, on peut signaler qu'en novembre 1970 des sondages révélaient que dans certains parcs le taux de mortalité atteignait

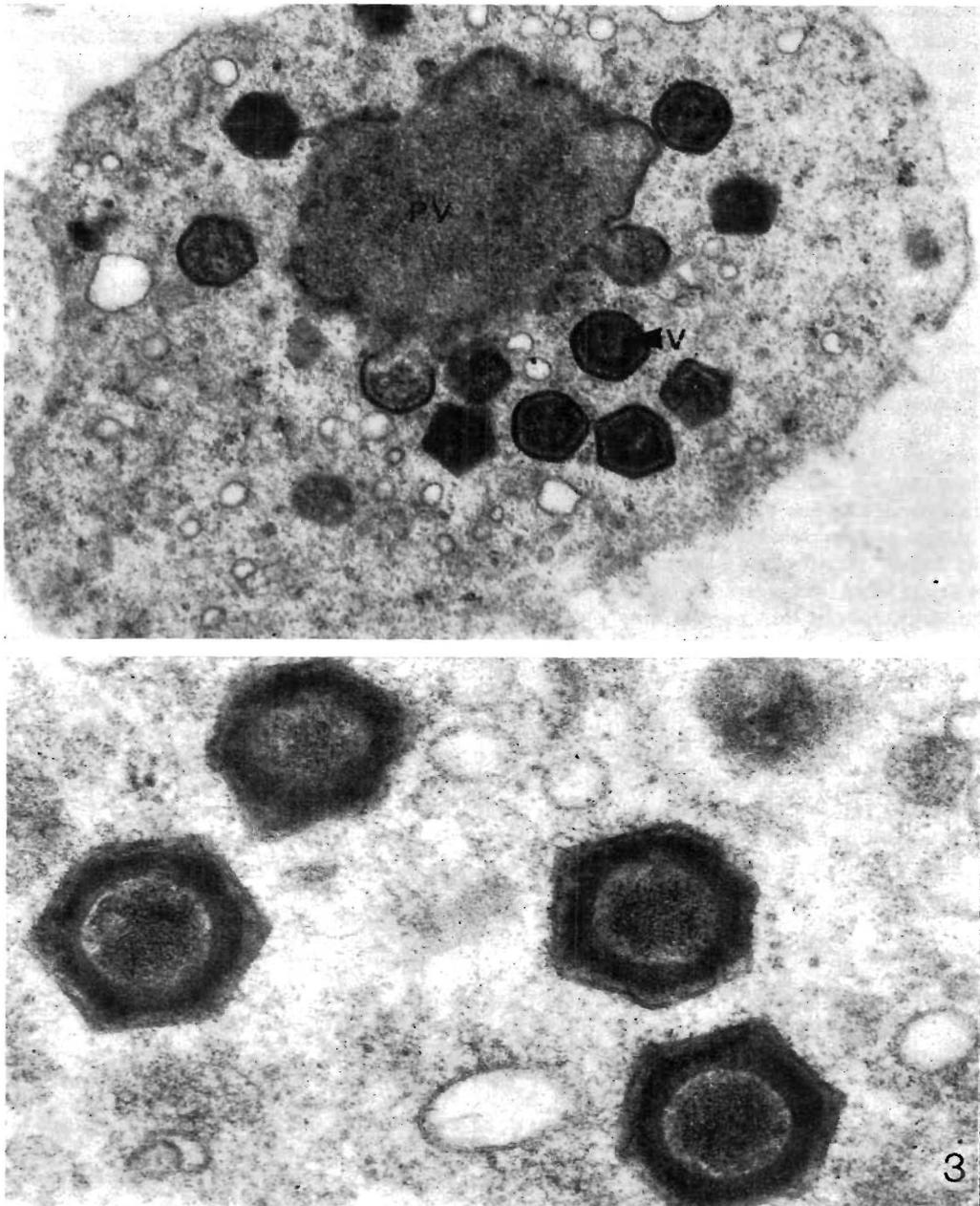


FIG. 86 (suite). — Mortalité de l'huître portugaise. En haut, coupe montrant la formation des particules virales. Plage virogène (PV), virions en voie de formation (V). Microscopie électronique Gr x 28 500. En bas, virions après maturation. Microscopie électronique Gr x 75 000.

90 %. Par contre, les élevages d'huîtres du Pacifique, *Crassostrea gigas*, espèce introduite depuis 1966 en France, ne subissaient aucune mortalité (COMPS, 1972).

En raison de sa résistance à la maladie, cette espèce allait rapidement remplacer l'huître portugaise.

On doit souligner enfin que cette maladie se répandit plus ou moins activement suivant les régions. Ainsi, l'embouchure de la Charente, la Gironde, certaines zones de claires d'affinage ne furent atteintes que plus d'un an après le début de l'épizootie.

Les recherches sur cette maladie furent entreprises dès l'observation des premières mortalités. La détermination des causes se montra d'autant plus difficile qu'aucun symptôme ne caractérisait les huîtres avant la mort et que des manifestations secondaires telle la prolifération de bactéries, de ciliés et de flagellés se produisait fréquemment chez les sujets affaiblis ou mourants.

L'étude histologique de nombreux cas a permis néanmoins de faire certaines observations en relation avec l'état pathologique des mollusques (fig. 86).

Au niveau des différents tissus, on pouvait noter souvent une infiltration leucocytaire plus ou moins intense, accompagnée généralement d'une augmentation du nombre de « cellules brunes ».

Plus caractéristique était sans doute la présence au sein du conjonctif de cellules atypiques, comparables aux leucocytes et présentant une plage cytoplasmique fuchsinophile (3 microns de diamètre) et de fines granulations d'un diamètre apparent voisin de 0,3 microns.

L'étude en microscopie électronique a montré que ces cellules étaient le siège d'une virose. Les plages fuchsinophiles correspondant à des viroplasmes et les granulations à des particules virales (COMPS et coll., 1976).

Dans les cellules infectées, les virions se forment à la périphérie du viroplasma où des membranes se différencient, entourant une portion du matériel de la plage virogène. Les membranes enveloppant les particules se referment et l'on peut voir différents stades d'évolution de ces dernières. Les particules détachées de la plage virogène sont entièrement enveloppées et présentent une section plus ou moins polygonale ; leur contenu montre différents degrés de densité. Libérées, les particules paraissent subir un processus de maturation au cours duquel elles acquièrent une forme polygonale caractéristique d'un diamètre voisin de 350 nm. Elles possèdent alors une zone centrale dense aux électrons, séparée des membranes externes par une couche intermédiaire.

Nouveau sur le plan de la virologie générale, ce virus n'a encore pu être classé et son rôle comme agent de mortalité chez l'huître portugaise n'a pas été établi.

Dans le cadre des mortalités massives de 1970-1973, on ne peut enfin omettre de signaler l'incidence qu'auraient pu avoir certaines conditions de milieu sur le comportement des huîtres. On notera, qu'au moins dans le bassin de Marennes-Oléron, les pertes étaient sensiblement moins importantes dans les zones bénéficiant d'importants apports d'eau douce ; toutefois, la relation directe entre la salinité de l'eau et le taux de mortalité n'a pas été démontrée.

Il semble donc qu'il faille admettre sur le plan étiologique une conjonction de différents facteurs dont l'étude effectuée jusqu'à présent n'a pas permis encore de préciser les mécanismes et les enchaînements.

## 2. Les champignons.

Plusieurs champignons marins parasitent les huîtres, deux d'entre eux causent avec certitude des dommages importants dans les populations de ces mollusques, soit qu'ils en provoquent la mort, soit qu'ils en altèrent gravement la qualité.

### *Labyrinthomyxa marina*.

Isolé et décrit initialement sous le nom de *Dermocystidium marinum* par MACKIN, OWEN et COLLIER en 1950 chez l'huître américaine, *C. virginica*, ce champignon inférieur a été rattaché en 1966 par MACKIN et RAY au groupe des labyrinthulales constitué essentiellement de parasites d'algues qui le dénommaient *Labyrinthomyxa marina*. Il sévit sur la majeure partie des côtes américaines de l'Atlantique et parasite plusieurs espèces de lamellibranches. En raison des dommages provoqués chez *C. virginica*, de nombreux travaux lui ont été consacrés, dont JOYCE (1972) a établi la liste.

Dans l'huître, le thalle mature sphérique mesure 2 à 30  $\mu$  de diamètre. Il se divise pour donner 3 à 30 cellules-filles uninucléées ou binucléées, les *hypncospores*. En culture, le thalle peut atteindre 300  $\mu$  et forme alors un kyste à paroi épaisse. On sait actuellement que le développement du parasite chez l'huître est cyclique. Le rythme d'apparition de l'organisme est lié à des facteurs physiques, température et salinité notamment (ANDREWS et HEWATT, 1957 ; RAY et CHANDLER, 1955).

Malgré tous les travaux accomplis, le cycle de vie de *L. marina* et le mode d'infestation des huîtres ne sont que partiellement connus. Deux hypothèses ont été émises par MACKIN et BOSWELL (1956) sur la phase libre du parasite. Il faut retenir aussi les observations de HOESE (1964) qui a décrit des stades de *L. marina* chez des animaux nécrophages.

D'après MACKIN (1951), la première réaction à l'infestation est une mobilisation leucocytaire et phagocytaire près du site inflammatoire. Des figures parasitaires sont présentes dans le tissu conjonctif sous-jacent des palpes labiaux, du manteau et dans le tissu conjonctif sus-jacent de l'épithélium digestif. La bordure ciliaire des cellules intestinales parasitées est lysée. Les noyaux de ces cellules deviennent pycnotiques. Les cellules se distendent, puis éclatent et meurent. Les parasites emmagasinés dans ces cavités sont finalement éliminés dans la lumière du tube digestif. Dans les cas avancés de la maladie, les sinus sanguins peuvent être littéralement obstrués par des masses parasitaires et leucocytaires. Les cellules de Leydig sont détruites. Les cellules pigmentaires normalement rares deviennent plus nombreuses et sont fréquentes dans le tissu conjonctif (STEIN et MACKIN, 1955).

L'infestation peut se généraliser au muscle adducteur, au tissu cardiaque, et finalement l'huître très amaigrie, glaireuse, meurt.

Récemment, COUSSERANS et coll. (1974) ont mis en évidence, à partir de cultures d'explants de *C. gigas* provenant des eaux méditerranéennes, un organisme parasite présentant de nombreuses similitudes avec les labyrinthales. Les formes libres constituées de plusieurs cellules cultivées ont une structure très voisine de celles des sporanges de *L. marina* sans qu'on puisse affirmer qu'il s'agit bien de ce champignon. Aucune action pathogène pour *C. gigas* de nos côtes n'a pu jusqu'ici être imputée à ce parasite.

#### *Ostracoblabe implexa* ou « maladie de la coquille ».

Cette maladie également connue sous le nom de « maladie du pied » et « maladie de la charnière » sévit à l'état endémique dans les populations d'huîtres européennes, qu'il s'agisse de l'huître plate *O. edulis* ou de l'huître creuse *C. angulata*. Elle existe aussi chez d'autres mollusques, les *Cardium* et les palourdes. Elle a été signalée du Portugal à la Norvège, mais c'est en Hollande et en France, principalement chez l'huître plate, qu'elle a présenté, à certaines époques, un caractère épizootique. Signalée dès 1878 à Arcachon par DE MONTAUGE et en Hollande dès 1902 par HOEK, elle a connu une extension spectaculaire aux Pays-Bas peu après 1930 et en Bretagne (Morbihan notamment) entre 1947 et 1960. A l'heure actuelle, bien que toujours présente, la maladie de la coquille n'a pas de caractère alarmant.

Cette affection parasitaire présente deux stades d'évolution. Dans un premier temps, apparaissent sous la surface de la couche subnacrée des points blancs caractéristiques se regroupant en nuage; les deux valves peuvent être atteintes. Le second stade se révèle sous plusieurs aspects: ce peut être la formation d'aiguilles vert-bouteille constituées d'une nature analogue à celle du ligament de la charnière et qui, issues de la coquille, se développent dans le muscle adducteur ou « pied » d'où le nom parfois donné à la maladie (fig. 87). Dans d'autres cas, il s'agit d'excroissances formant bosses à divers endroits de la coquille, de même nature et de même couleur que précédemment. Ce sera encore un épaissement prononcé du bord des valves réduisant le volume intervalvaire ou une malformation des sommets — de la charnière — qui prend, extérieurement, l'aspect caractéristique du « bec de canard » (fig. 87).

Si les premiers stades de la maladie modifient peu la croissance et la condition du mollusque, il en est autrement plus tard. Il y a, simultanément ou non, réduction du volume de la cavité, amaigrissement et éventuellement mortalité dans les cas d'exceptionnelle gravité. En toutes circonstances, l'animal atteint est plus sensible aux variations des facteurs hydrologiques, résiste mal à l'émersion prolongée et sa qualité commerciale est fortement diminuée.

L'examen microscopique des excroissances avait révélé, dès 1894, l'existence d'un schizomycète que GIARD avait appelé *Myotomus osicarum* GD. Confirmé par KORRINGA (1951), le rôle de ce champignon a été précisé récemment par ALDERMAN et JONES (1971) pour qui il s'agit d'*Ostracoblabe implexa* BORNET et L'LAHAUT.

Sur le plan étiologique, les observations faites tant en Bretagne par MARTEIL, qu'en Hollande

par KORRINGA, mettent en évidence l'influence du site et de la température, ainsi que le rôle joué par l'accumulation des coquilles mortes de mollusques divers. En Morbihan, la maladie de la coquille peut être considérée comme une affection des gisements naturels d'huîtres implantées dans les zones les plus abritées, particulièrement en amont des rivières ou des golfes où la réduction de la vitesse des courants favorise la concentration des spores du champignon qu'abritent les tests des animaux vivants ou morts, huîtres, coques, palourdes. KORRINGA a souligné les exigences thermiques de ces organismes fongiques au moment de leur reproduction : une température d'au moins 19° se prolongeant pendant au moins dix jours favorisera les attaques du champignon, conditions plus souvent réunies en amont qu'en aval des rivières.

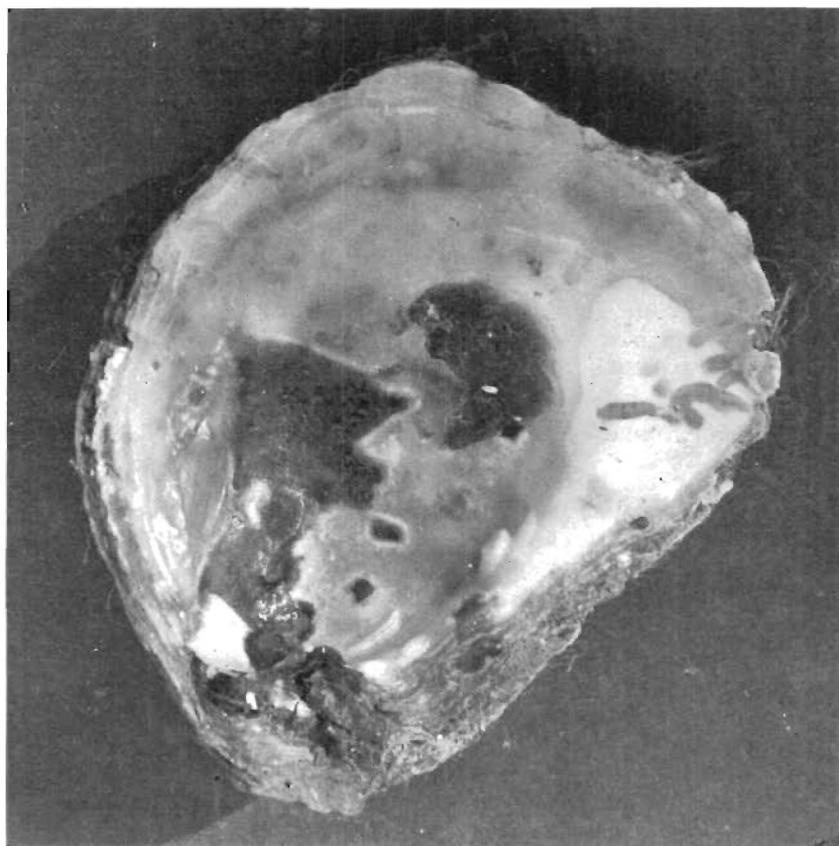


FIG. 87. — Valve d'*O. edulis* attequée par la maladie de la coquille (photo I.S.T.P.M.).

La maladie atteint également les huîtres élevées dans les zones exposées, qu'il s'agisse du naissain dans les jours qui suivent sa fixation ou de jeunes mollusques semés.

Le nettoyage des parcs et des gisements, l'enlèvement des vieilles coquilles improductives à test résistant et leur remplacement comme collecteurs par des valves de coquillages plus fragiles comme celles de la moule constituent les meilleurs moyens de prévenir la maladie ou d'en limiter les conséquences.

*Sirolopidium* sp.

Ce champignon, décelé par DAVIS et coll. (1954), a été jugé par eux comme étant responsable des mortalités survenues parmi les larves de l'huître *C. virginica* et du clam *Mercenaria mercenaria*, produites et élevées artificiellement en laboratoire. Il se développe à des températures comprises entre 19° et 27° et des salinités voisines de 27‰. On l'a soupçonné d'attaquer aussi les larves de lamellibranches émises en nature, mais cette hypothèse ne semble pas avoir été jusqu'ici confirmée.

### 3. La maladie des branchies.

De 1966 à 1969, dans les différents bassins ostréicoles français, les huîtres portugaises (*C. angulata*) ont été sujettes à une affection désignée sous le nom de *maladie des branchies* qui se manifesta par une mortalité anormalement élevée apparemment consécutive à l'évolution de lésions des branchies et des palpes labiaux.

Plusieurs auteurs, dont BESSE (1968), ARVY et FRANC (1968), GROSSIN et DASTE (1969), MARTEIL (1968) et COMPS (1969), ont donné une description détaillée des symptômes de la maladie. Les lésions consistaient en perforations des feuilletts branchiaux et le plus souvent en indentations plus ou moins profondes de la bordure de l'organe lui conférant un aspect crénelé (fig. 88). Une classification basée sur l'importance et le nombre de ces indentations fut établie; elle permettait d'évaluer le degré d'évolution de la maladie. Les examens microscopiques mettaient en évidence les lésions occasionnées aux filaments branchiaux (fig. 89).

Décélée en novembre 1966 par TROCHON sur des huîtres du bassin de Marennes, la maladie affecta les mois suivants les élevages d'Arcachon, puis s'établit en Vendée et en Bretagne au cours de l'automne 1967. Dans les zones les plus frappées, 70 à 80 % des huîtres portaient les symptômes de la maladie qui fut aussi observée en Grande-Bretagne, au Portugal et en Espagne.

Si, de toute évidence, l'espèce *C. angulata* a été la plus touchée, des lésions branchiales ont été aussi relevées chez l'huître du Pacifique, *C. gigas*, après un séjour de plusieurs mois dans le bassin de Marennes (COMPS, 1970). Selon MARTEIL (1968), *Ostrea edulis* et *Mytilus edulis* présentaient aussi des indentations branchiales, de même que le naissain de *C. gigas* lors de son importation du Japon. Toutefois, pour ces derniers produits, bien qu'apparemment identiques à celles de l'huître portugaise, les indentations profondes observées n'ont pas pu être considérées comme signes de la maladie des branchies (GROSSIN et DASTE, 1969; COMPS, 1969).

L'incidence de la maladie sur le comportement des huîtres prit des aspects assez divers. Ainsi, selon HIS (1969), une réduction sensible de la vitesse et de l'intensité des phénomènes respiratoires était en relation directe avec l'évolution de la maladie chez les sujets atteints. Parallèlement, la gamétogénèse se trouvait perturbée (MARTEIL, 1969). Enfin, au stade le plus aigu de la maladie, on constatait une mortalité importante dans les populations d'huîtres affectées. Ainsi, globalement, en 1967, le taux de mortalité associé à la maladie des branchies était estimé à près de 40 % dans les bassins de Marennes et d'Arcachon.

Dès le début de la maladie, des recherches furent entreprises pour tenter d'en déterminer les causes. Il fut néanmoins difficile de les préciser. A l'origine, BESSE (1968) attribua un rôle à des ciliés du genre *Trichodina*. Dans le même esprit, GRAS (1969) a vu une action possible de *Dermocystidium marinum* sans pouvoir affirmer l'effective responsabilité de cet organisme. L'étude histologique des lésions effectuée par ARVY et FRANC (1968) a permis à ces auteurs de mettre en évidence la présence, au niveau des tissus en voie de nécrose, d'un protiste nouveau, *Thanatostrea polymorpha* FRANC et ARVY qui serait responsable des destructions tissulaires. Selon ces auteurs (1970), ce parasite aurait des affinités fongiques et pourrait, en raison de certaines analogies avec *Labyrinthomyxa sauvageaui*, trouver sa place dans un groupe proche des labyrinthulales. *Th. polymorpha* présenterait dans les branchies de l'huître des « formations filamenteuses » au niveau des lésions auxquelles seraient associées des cellules globuleuses qui, en s'hypertrophiant, entraîneraient la rupture des épithéliums. Des cellules fusiformes, certaines étant contenues dans des tubules, et des cellules comparables aux leucocytes, éléments possibles de dissémination du parasite, représenteraient d'autres formes de l'organisme incriminé. Enfin, des amas syncytiaux reconnus à proximité des perforations du manteau contiendraient des hystes et de grosses cellules à granulations métachromiques appartenant aussi au parasite (1).

---

(1) COMPS et DUTHOIT ont récemment fait état dans une note à l'Académie des Sciences (29 nov. 1976) d'observations nouvelles obtenues sur le matériel fixé de 1966 à 1973. L'indication d'étiologie parasitaire retenue jusqu'ici pourrait être remise en cause. En effet, l'étude des lésions en microscopie électronique a permis de déceler la présence de plages virogènes et de virions dans les tissus en voie de nécrose. Les figures obtenues et celles des lésions virales observées lors de la mortalité de 1970-1973 de *C. angulata* présentent des analogies. Les deux virus associés aux deux récentes maladies de l'huître portugaise appartiendraient au groupe des *Iridovirus*.

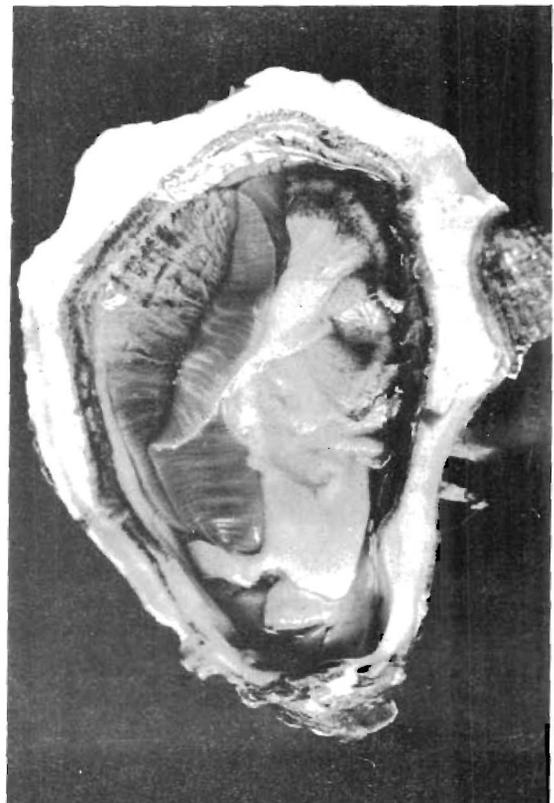
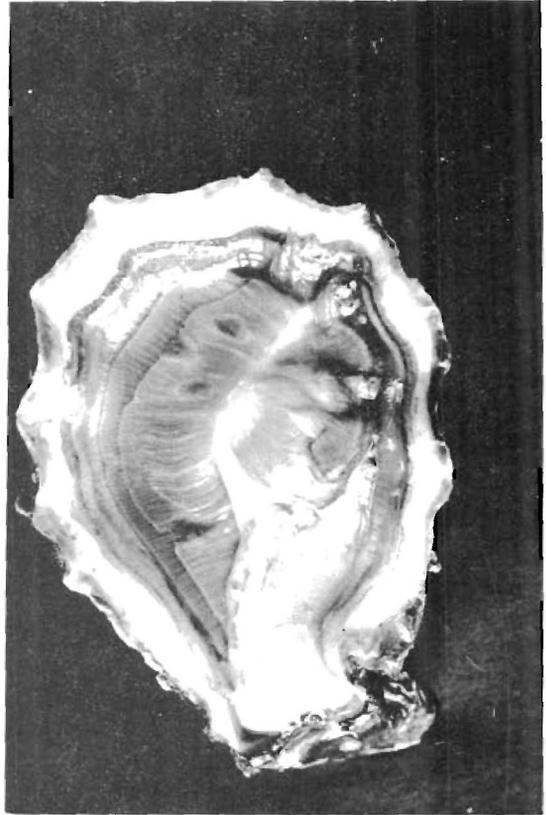
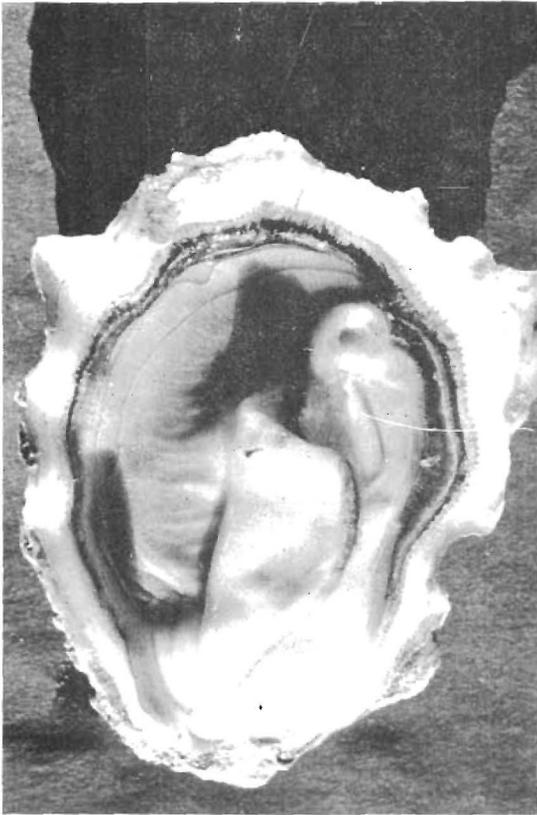


FIG. 88. — *Maladie des branchies à divers stades*: légère indentation (en haut, à gauche), perforations (en haut, à droite), indentations nombreuses et profondes (en bas, à gauche), délabrement des feuillets (en bas, à droite) (photos I.S.T.P.M.).

FRANC et ARVY (1970), aussi bien que COMPS (1970), ont signalé la possibilité qu'ont les huîtres de cicatriser leurs lésions. Diverses expériences ont montré que les claires constituaient un milieu très favorable à la guérison des huîtres malades.



FIG. 89. — Maladie des branchies. Coupe perpendiculaire aux filaments branchiaux et plis de filaments gravement altérés (photo I.S.T.P.M.).

#### 4. Les flagellés ; *Hexamita* sp.

Sous le nom d'hexamitiase, on désigne une affection parasitaire provoquée par un zooflagellé du genre *Hexamita* DUJARDIN (1841). Ce flagellé diplozoïque a une forme légèrement ovale, un peu tronquée à sa partie postérieure (fig. 90). Sa taille varie, au stade trophozoïte, de 13 à 25  $\mu$  de long sur 9 à 15  $\mu$  de large. Il porte six flagelles à sa partie antérieure, deux à l'arrière qui se prolongent dans le corps de l'animal par deux axostyles.

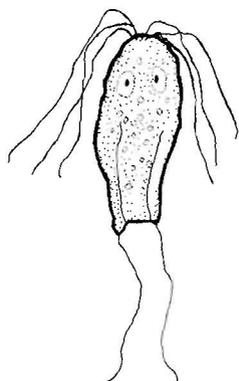


FIG. 90. — *Hexamita inflata* (d'après CHENG, 1967).

L'espèce *Hexamita inflata* a été découverte dès 1882 par CERTES dans la glande digestive d'huîtres plates. On en connaît actuellement la présence en France chez *O. edulis*, *C. angulata*, *C. gigas*, de même que chez les coques *C. edule* de toutes les régions de production. Ce flagellé a été signalé en Hollande et aux U.S.A. chez *C. virginica* (KORRINGA et MACKIN, 1952) et ailleurs. Des espèces voisines existent chez les poissons d'eaux douces, notamment chez la truite, où il provoque l'octomytase (BELLET, 1959). Chez les huîtres, l'infection toucherait d'abord les vaisseaux sanguins et les flagellés pénétreraient dans les tissus conjonctifs entourant les tubules de la glande digestive. Les amas de trophozoïtes pourraient provoquer l'occlusion des vaisseaux sanguins et de grands abcès viscéraux.

Sur le plan étiologique, l'apparition et la prolifération d'*Hexamita* chez l'huître semble consécutive à un affaiblissement physiologique du mollusque provoqué notamment par des conditions écologiques défavorables : émergence prolongée, ensablement ou entassement sur parc, longue durée de stockage en bassin avec surpeuplement,

gel, dessalure, etc. (MARTEIL et coll. 1962). C'est ainsi qu'au cours du rude hiver 1962-1963, le flagellé se multiplia rapidement et abondamment dans la plupart des mollusques, tant en Bretagne chez l'huître plate, qu'à Marennes-Oléron ou à Arcachon. En Morbihan, 70 à 80 % des huîtres de 18 mois, aussi bien sur parcs qu'en bassins, en étaient atteintes en février, fréquence et intensité diminuant en mars, alors que le taux de mortalité augmentait (MARTEIL, 1963). De même, sa présence est habituelle chez les coquillages, naissains ou adultes, qu'on laisse trop longtemps séjourner en bassins, sans un renouvellement suffisant de l'eau, au point qu'on peut la considérer comme un test.

Par ailleurs, *Hexamita* apparaît chez les huîtres atteintes d'autres affections parasitaires ou frappées par des mortalités aux causes diverses (épizooties de l'huître creuse, *C. angulata*, d'*O. edulis*, mortalités du Belon, etc.).

De ce fait, on a pu s'interroger sur le rôle exact d'*Hexamita*. A un faible taux d'infestation, il peut être considéré comme un commensal ou un « parasite facultatif » qui se nourrit aux dépens des particules alimentaires ingérées par son hôte sans lui causer de dégâts. La glande digestive reste souvent pigmentée et les coupes histologiques du tractus digestif ne montrent aucune nécrose. Lorsque le taux d'infestation devient élevé, *Hexamita* peut être considéré comme un parasite vrai. L'huître maigrit et sa glande digestive, où pullule le flagellé, devient pâle. Il y a nécrose du tissu épithélial et du tissu conjonctif. Des « abcès » sont souvent visibles où il ne reste que des débris de tissus errant au milieu d'innombrables flagellés. L'huître amaigrie devient glaireuse ; il s'en dégage parfois une odeur nauséabonde qui annonce un début de putréfaction et la mort. Fréquemment, les valves restent closes, ce qui, lorsque l'huître est expédiée, provoque à l'ouverture l'écoulement d'un liquide noirâtre et particulièrement malodorant.

## 5. Les haplosporidies.

### *Minchinia* sp.

Appartenant au sous-embranchement des sporozoaires, deux haplosporodies, *Minchinia nelsoni* et *M. costalis* (fig. 91) ont été jugées responsables de mortalités importantes chez l'huître américaine, *C. virginica*.

Avant d'être identifiée en 1966 comme telle par HASKIN, STAUBER et MACKIN, *M. nelsoni* (fig. 91 A) fut appelée provisoirement M.S.X. (Multinucleate Sphere X) au début des mortalités observées dans les baies de Dalaware et de Chesapeake sur la côte atlantique des U.S.A.

Le premier stade d'infestation décelé est le stade plasmodial. Il se trouve dans les branchies, les palpes et le tissu de Leydig. Il mesure de 4 à 30  $\mu$  de diamètre et contient de 1 à 60 noyaux. Les plasmodies évoluent et donnent les sporocystes mesurant de 28 à 54  $\mu$ . Ils renferment les spores qui, à maturité, sont fermées par un opercule de 1  $\mu$  de hauteur et sont entourées d'une capsule réfringente.

La phase initiale du cycle n'est pas connue. D'après FARLEY (1965 b), les phénomènes pathologiques peuvent être classés en quatre stades :

a) infection initiale : elle se ferait du mois de juillet au mois de septembre ; les plasmodies sont localisés dans les branchies ; par la suite, ils migrent dans le tissu conjonctif et dans les sinus sanguins ; l'hôte réagit par des mobilisations lymphocytaires ;

b) infection intermédiaire : ce stade est caractérisé par des lésions des branchies, des gonades et du tissu conjonctif ; la coquille ne pousse plus et elle forme des pustules ;

c) infection avancée : cette phase se déroule de septembre à décembre ; elle est caractérisée par une infestation massive, une résorption des gamètes et une contraction des gonades ;

d) infection terminale : elle se situe pendant l'hiver ; le parasite envahit tous les tissus de l'hôte qui ne réagit plus ; la phase finale est la mort de l'huître.

*Minchinia costalis* (WOOD et ANDREWS, 1962), SPRAGUE, 1963 (fig. 91 B). Elle a été décrite sous le nom de S.S.O. (Seaside organism) par WOOD et ANDREWS (1962) lors d'une étude de mortalité de *Crassostrea virginica* de la côte de Virginie. La même année, ils la nomment

*Haplosporidium costale*. En 1963, SPRAGUE la place dans le genre *Minchinia* et l'appelle *Minchinia costalis*.

Le cycle d'infestation est le même que celui de *Minchinia nelsoni*. Les plasmodes mesurent de 6 à 8  $\mu$  de diamètre. Dans les sporocystes se forment de 20 à 50 spores. Elles sont ovales, uninuclées et fermées par un opercule. La forme de la spore diffère de celle de *M. nelsoni*.

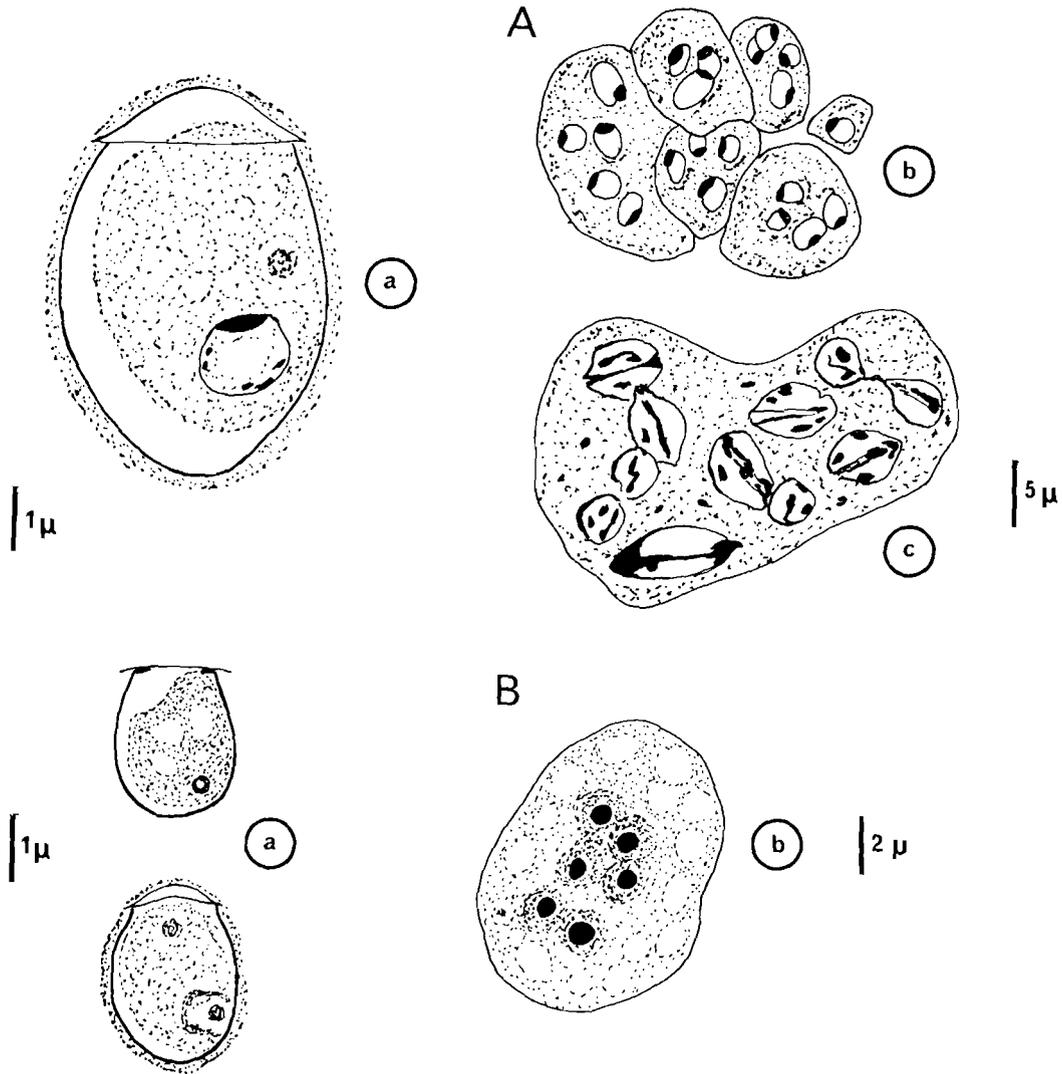


FIG. 91. — A: *Minchinia nelsoni*. a) spore mature (d'après COUCH, 1967), b) plasmodium typique avec noyaux en interphase, c) plasmodium en mitose (d'après COUCH, FARLEY et ROSENFELD, 1966). B: *Minchinia costalis*. a) spores matures, b) jeune plasmodium (d'après WOOD et ANDREWS, 1962).

Les premières formes s'observent en février, puis leur nombre va croissant jusqu'à la mi-mai. Les mortalités surviennent brutalement durant le mois de juin et peuvent atteindre plus de 40 % de la population d'huîtres. MIX et SPRAGUE (1974) ont signalé enfin, chez *O. lurida* de l'Orégon (U.S.A.), des formes appartenant à une haplosporidie. Très récemment (1976), COMPS a découvert dans une branchie nécrosée d'*O. edulis* du littoral français, des formations plasmodiales dont les caractéristiques lui ont paru suffisamment typiques pour classer le parasite parmi les haplosporidies.

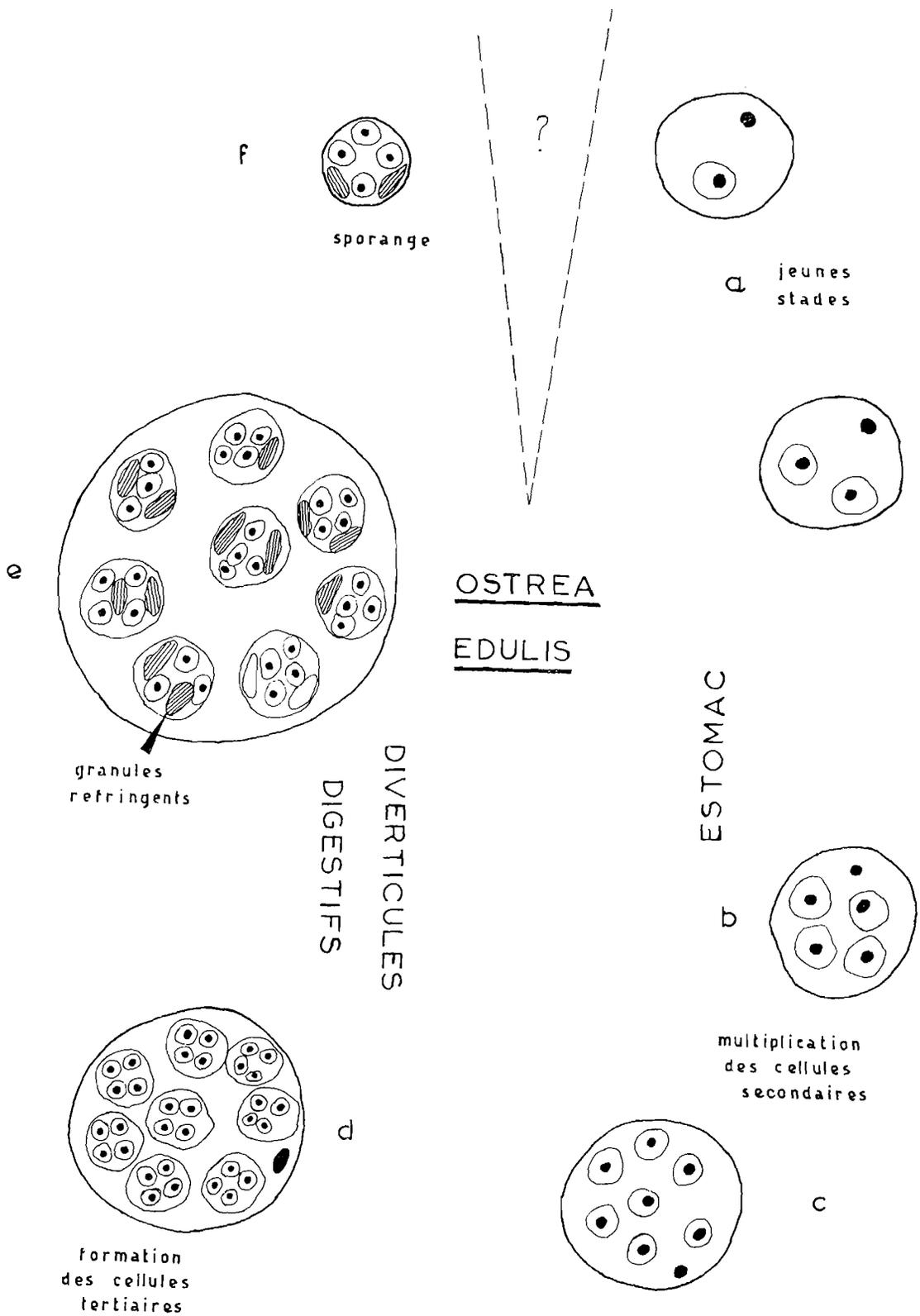


FIG. 92. — Schéma du cycle de *Marteilia refringens* chez *O. edulis*.

## 6. La maladie de la glande digestive de l'huître plate et son agent, *Marteilia refringens*.

En 1968, des cas de mortalités furent constatés dans les élevages d'*Ostrea edulis*, de l'aber Wrach (Finistère). Les études entreprises devaient mettre rapidement en évidence la présence d'un parasite original (HERRBACH, 1971). Dans le même temps, COMPS (1970) l'observait chez des huîtres natives de Bretagne et élevées dans le bassin de Marennes.

La parasitose ne se limita pas malheureusement à ces régions, mais s'étendit, peu à peu, à la majorité des centres de culture d'*Ostrea edulis*. En effet, HERRBACH devait le retrouver dans des huîtres de l'aber Benoît et du bassin d'Arcachon. En 1972, GRIZEL et TIGE (1973) notaient une extension à la Penzé et TIGE et MOREL (1974) signalaient sa présence en 1973 dans la rivière de Morlaix et en rade de Brest. En 1974, la maladie faisait son apparition en Bretagne-sud, touchant d'abord la rivière d'Auray puis le golfe du Morbihan, atteignant enfin, en 1975, la rivière de Saint-Philibert et celle de Crach.

### Description du parasite.

#### a) Microscopie photonique.

Les différents stades d'évolution sont localisés au niveau du tractus digestif et plus rarement de l'épithélium branchial (COMPS, 1970) (fig. 92).

Dès le premier stade (fig. 92 a), on observe une cellule de 10 à 30  $\mu$  de diamètre, appelée cellule primaire. Elle contient une petite cellule de 4 à 5  $\mu$  de diamètre, nommée cellule secondaire. Cet ensemble, qui serait la phase infestante, va évoluer au niveau de l'épithélium stomacal et de celui des canaux des diverticules digestifs en multipliant les cellules secondaires (fig. 92 b). A maturité, la cellule primaire en contient généralement huit (fig. 92 c). Les derniers stades se rencontrent dans les diverticules digestifs. L'évolution ultérieure est marquée d'abord par la formation rapide de quatre cellules tertiaires (fig. 92 d) incluses dans la membrane de la cellule secondaire puis par l'accroissement de taille de la cellule primaire et par l'apparition de grosses inclusions basophiles dans le cytoplasme résiduel des cellules secondaires (fig. 92 e). Ces inclusions sont très réfringentes et permettent une reconnaissance aisée du parasite sur frottis frais.

La fin du cycle chez l'huître se fait par la libération des cellules secondaires dans la lumière des diverticules digestifs; elles sont retrouvées en quantité très importante au niveau de l'intestin et du rectum. Elles renferment quatre cellules tertiaires et des inclusions protéiniques (fig. 92 f). Elles sont soit émises dans le milieu avec les fèces, soit ingérées par des prédateurs de l'huître. Leur évolution ultérieure reste inconnue et l'on ignore si la suite du développement a lieu dans le milieu ou chez un hôte secondaire.

#### b) Microscopie électronique.

La microscopie photonique ne permettant pas de préciser la morphologie et la structure du parasite, les différents stades de son évolution ont été étudiés en microscopie électronique. Ces travaux (BONAMI et coll., 1971; GRIZEL et coll., 1974) devaient confirmer l'originalité structurale du parasite. GRIZEL et coll. (1974) le nommaient *Marteilia refringens*. PERKINS (1976) le rattachait aux haplosporidies, mais cette opinion reste discutée.

La cellule primaire (fig. 93) a un cytoplasme dense, riche en ribosomes et en réticulum endoplasmique. Il renferme aussi des inclusions de structure paracrystalline caractéristique. Près d'elles se trouvent des ensembles vacuolaires contenant différentes formations membraneuses. En outre, des particules denses aux électrons de 100 à 230 nm sont disséminées dans le cytoplasme. Le noyau de cette cellule présente une chromatine lâche et reste apparent tout au long de l'évolution du parasite.

Les cellules secondaires (fig. 93), limitées par deux unités de membrane, ont un cytoplasme caractérisé par sa richesse en ribosome.

Les cellules tertiaires (fig. 94) ne présentent de particularités qu'après les modifications cellulaires qui interviennent avec l'apparition des particules d'allure virale dans le cytoplasme des cellules tertiaires. Ces particules ovoïdes mesurent 230 nm de long sur 140 nm de large. Elles



FIG. 94. — *M. refringens*: cellule tertiaire (CT), inclusions réfringentes (IR), parois (P).

sont formées d'une zone corticale composée de quatre feuillets denses aux électrons séparés par deux espaces clairs. Parallèlement, une paroi vient doubler la membrane des cellules secondaires et des cellules tertiaires. L'appareil nucléaire de ces dernières se dégrade, donnant naissance à des fibrilles, des ribosomes et des éléments lamellaires. Les corps amorphes sont totalement opaques aux électrons.

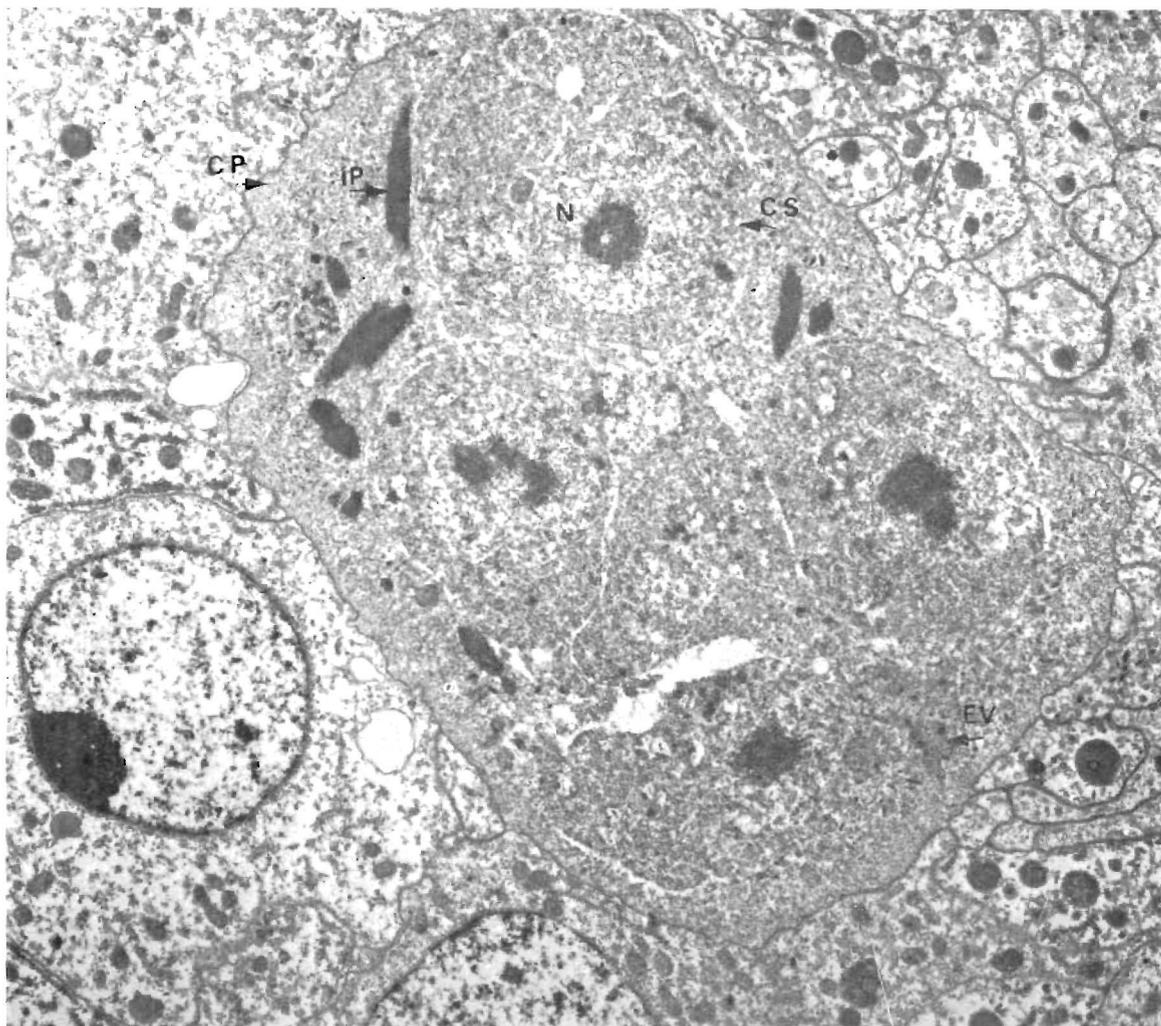


FIG. 93. — *M. refringens*. Cellule primaire (CP) renfermant cinq cellules secondaires (CS). N : noyau. IP : inclusions paracristallines, EV : ensembles vacuolaires.

#### *Signes cliniques.*

Au cours de la maladie, différents symptômes sont apparents : arrêt de la croissance, dépigmentation de la masse digestive, amaigrissement considérable de l'huître, aspect glaireux. Toutefois, ces symptômes ne peuvent être retenus car ils ne sont pas spécifiques. En effet, ils peuvent apparaître chez des huîtres non atteintes par la maladie alors que des huîtres d'apparence saine peuvent déjà être infestées.

La meilleure technique de diagnostic reste l'observation du parasite sur coupes histologiques, un échantillonnage prélevé régulièrement dans les différents centres ostréicoles permettant de déceler la parasitose et de suivre son évolution.

*Spécificité parasitaire.*

Depuis le début de l'épizootie, la culture de *Crassostrea angulata*, puis de *C. gigas*, a été pratiquée dans des centres atteints par la maladie. Alors que l'huître plate y subissait de graves dommages, les huîtres du genre *Crassostrea* ne présentaient aucun signe de maladie, ni aucune trace du parasite.

Par ailleurs, au cours d'investigations, COMPS et coll. (1975) ont mis en évidence *Marteilia* sp. chez *Cardium edule* et *M. refringens* chez *Mytilus edulis*. Le cycle d'évolution de *Marteilia* sp. semble identique à *M. refringens*, mais des différences structurales portant notamment sur le nombre et la forme des granules réfringents les différencient. Le travail de TIGÉ et RABOUIN (1976) tend à démontrer que *M. edulis* ne serait qu'un hôte accidentel pour *M. refringens*.

*Cycle d'évolution du parasite.*

D'une façon générale, le pourcentage d'huîtres infestées diminue à la fin de l'hiver, époque à laquelle on observe surtout des jeunes stades. Dès le printemps, l'infestation paraît se généraliser et, dès lors, tous les stades d'évolution du parasite décrits précédemment sont trouvés chez les huîtres malades.

Ce cycle d'évolution paraît être en rapport avec les variations de différents facteurs physiques (ex. : température). Toutefois, l'immersion simultanée d'huîtres plates non parasitées dans plusieurs rivières atteintes par la maladie montre que la vitesse d'infestation pour des températures très proches les unes des autres est plus ou moins rapide ; le pourcentage d'huîtres infestées variant de 5 % à 40 %.

Il semblerait donc que d'autres facteurs non encore définis interviennent dans le cycle d'évolution.

## 7. Maladie de Malpègue.

Sous le nom de « maladie de Malpègue », on désigne l'affection qui, associée à des mortalités, commença dès 1915 à décimer l'huître américaine (*C. virginica*) sur les côtes de l'île du Prince-Edouard au Canada.

La maladie se manifesta par un affaiblissement des mollusques, par un manque de croissance ainsi que par des perturbations de la reproduction. Dans certains cas, l'apparition de pustules jaunâtres sur le corps aurait constitué un symptôme secondaire. Les huîtres mourantes pouvaient être aussi bien très maigres que grasses. D'après QUAYLE (1969), les mortalités auraient été constatées à la fin de l'hiver et au début du printemps ou encore à la fin de l'été.

De 1915 à 1933, la mortalité se répandit tout autour de l'île et il fallut attendre vingt années pour voir les stocks d'huîtres se reconstituer et atteindre leur niveau antérieur (LOGIE, 1956). Au cours de cette période, se développa une certaine résistance de l'espèce aux causes de la mortalité, celles-ci n'ayant pourtant pas été déterminées (NEEDLER et LOGIE, 1947).

Plus tard, en 1955 et 1956, la mortalité reprit et, semble-t-il, pour les mêmes raisons qu'antérieurement ; elle s'étendit dans les zones ostréicoles qui jusqu'alors n'avaient pas été touchées, sur les côtes du Nouveau-Brunswick et ensuite sur les côtes de l'île Cap-Breton.

Bien que l'étiologie de la maladie n'ait pas été précisée, une solution aux problèmes posés a néanmoins été envisagée avec quelque succès. Dans les régions où la mortalité avait sévi le plus récemment, au Nouveau-Brunswick et en Nouvelle-Ecosse, on a procédé, à partir de 1957, à des transferts d'huîtres originaires de l'île du Prince-Edouard (LOGIE, DRINNAN et HENDERSON, 1960). Il a été établi que les apports d'huîtres résistantes avaient permis une reprise économique de l'ostréiculture dans les régions touchées (DRINNAN et ENGLAND, 1965).

## 2. Mortalités d'origines diverses.

En dehors des mortalités imputables à l'action pathogène d'un organisme parasite qui présentent généralement un caractère épidémique, il en est d'autres, plus localisées dans le temps ou l'espace, que provoque une altération grave de l'environnement. Telles sont les mortalités

occasionnées par des variations excessives des facteurs physico-chimiques, température ou salinité par exemple, les pollutions, les phénomènes d'eutrophisation, etc. On en a déjà rapporté les effets défavorables dans la première partie de cet ouvrage (1974) ; on se contentera de les rappeler brièvement ou de les compléter.

### ***Variations excessives de la température.***

#### **Le gel.**

Ce sont les mollusques élevés dans la zone de balancement des marées qui subissent principalement les effets du gel. Il existe un gradient de mortalité des zones découvrant en mortes-eaux aux zones les plus basses qui sont les moins exposées. Les effets peuvent être mécaniques et physiques ou biologiques. Des premiers, relèvent la désagrégation du mortier qui recouvre les tuiles et la perte du naissain, l'écrasement des collecteurs ou l'entoussissement des huîtres sous le poids de la glace qui peut aussi, au moment du flot, emporter les huîtres qui y sont emprisonnées hors des concessions. Sur le plan biologique, on constate un relâchement du muscle adducteur qui favorise l'introduction du sable ou de la vase et le colmatage des branchies, un ralentissement de l'activité physiologique, la formation de cristaux de glace à l'intérieur des cellules qui détériorent les tissus au moment des chocs ou des manipulations, par exemple dans le muscle adducteur (ABOUL-ELA, 1958) ; on observe aussi la destruction des amas des calcaires tendres et poreux (TROCHON, 1963). Enfin, l'affaiblissement général du mollusque entraîne une prolifération du flagellé *Hexamita* et peut provoquer, comme on l'a vu précédemment, une hexamitiase.

#### **Les fortes chaleurs.**

Naissains ou huîtres exposés sur les parcs à basse mer ou immergés sous une faible couche d'eau en claires ou en bassins souffrent au moment des très fortes chaleurs. On constate un relâchement du muscle adducteur et parfois une rétraction du manteau. Dans les cas extrêmes, la mort survient. Il est d'ailleurs difficile, là encore, de distinguer ce qui doit être imputé à l'action de la seule température et ce qui est la conséquence du déséquilibre général du milieu, notamment du déficit en oxygène dissous, qui est la suite logique de cette élévation anormale de la température.

### ***Variations excessives de la salinité.***

C'est dans les périodes de forte dessalure se prolongeant longtemps que prend naissance ce qu'en ostréiculture on appelle le « douçain ». Il est difficile de déterminer les valeurs au-dessous desquelles l'huître souffre tant, que la mort peut arriver. Il y a, en effet, adaptation de certaines populations soumises à des variations de salinités. Si, dans la généralité des cas, il y a perturbation de l'activité physiologique de l'animal, il semble établi que le naissain de *C. angulata* meurt au bout de 10 à 15 jours si la salinité est inférieure à 5 ‰ (LE DANTEC, 1968) et l'huître plate se trouve en très grand danger lorsque la salinité descend à 15 ‰ et au-dessous.

### ***Eutrophisation.***

On a défini l'eutrophisation comme « un enrichissement des eaux en substances nutritives, qui aboutit généralement à des modifications symptomatiques telles que production accrue d'algues et autres plantes aquatiques, dégradation de la pêche, détérioration de la qualité de l'eau ainsi que de tous les usages qui en sont faits en général ». Il s'agit d'un phénomène extrêmement complexe, dont les conséquences et les effets sont nombreux et souvent encore mal compris. On préfère parfois parler de « dystrophisation ».

Bien que les conditions topographiques, hydrologiques et climatologiques puissent intervenir dans l'intensité du phénomène, c'est une augmentation de la teneur des eaux en substances nutritives (composés azotés et phosphorés essentiellement) qui en est la cause. PÉRÈS et

DEVÈZE (1963) rapportent qu'une addition de 36 mg de phosphore sous forme de phosphate par tonne d'eau consécutive à un essai de fertilisation artificielle d'une région voisine du Veliko Jezero en Yougoslavie aboutit à une eutrophisation de l'étang. Ces substances nutritives peuvent avoir des origines variées, mais elles proviennent essentiellement des déchets du métabolisme humain et de nombreuses activités artisanales et industrielles.

On distingue trois phases essentielles qui, généralement se succèdent, mais peuvent également être simultanées :

un développement abondant des végétaux (algues, plantes supérieures aquatiques...) consécutif à l'apport de substances nutritives ;

une décomposition et sédimentation du matériel organique ;

une forte consommation de l'oxygène dissous pouvant conduire à une anaérobiose totale du milieu.

### Conséquences sur la vie des mollusques.

Les conditions anaérobies résultant de la décomposition des organismes sont encore aggravées par la production d'« hydrogène sulfuré toxique ». En effet, l'activité bactérienne s'accroît considérablement lorsque le milieu fournit à l'action des microorganismes un matériel organique important. Les associations bactériennes qui se développent alors conduisent à la formation d'hydrogène sulfuré par minéralisation anaérobie du soufre organique ou par sulfato-réduction.

VATOVA (1963), qui étudia les conditions hydrographiques de la Mar Grande et de la Mar Piccolo de Tarente, signale que les importantes mortalités constatées en 1962 dans les élevages de moules de la Mar Piccolo ont été provoquées par des « déficits effrayants d'oxygène » pouvant atteindre 100 %, encore aggravés par la production d'hydrogène sulfuré. De même, pour SÉNEZ, les mortalités saisonnières observées dans l'étang du Canet sont liées à la libération d'hydrogène sulfuré.

### Les mortalités du Belon.

Les huîtres plates *Ostrea edulis*, des parcs situés en bordure du chenal de la rivière Belon en Bretagne, ont subi au cours des étés des années 1961 à 1974 de sévères mortalités atteignant fréquemment 40 à 70 % du stock selon les secteurs. Des pertes semblables furent simultanément enregistrées à diverses reprises parmi les huîtres plates parquées dans l'estuaire de la rivière de Merrien, dont l'embouchure est voisine de celle du Belon.

Ces mortalités estivales répétées présentèrent des caractères communs : elles furent massives, limitées dans le temps et survenaient brutalement chez des sujets jusqu'alors dans une condition satisfaisante, les huîtres les plus touchées étant apparemment celles qui avaient présenté les mois précédents la croissance la plus grande. Le comportement des huîtres survivantes était par ailleurs excellent.

Une étude approfondie fut entreprise en 1968 et 1969 par MARTEIL, HERRBACH, GRAS, MARIN et PAULMIER (1971) pour déterminer les causes de ces mortalités. Les examens microscopiques pratiqués *in vivo* ne montrèrent pas la présence de parasite, ce que confirmait ultérieurement une étude histopathologique. En 1969, les facteurs dont les variations contribuèrent à causer cette mortalité eurent pour origine la pénétration dans le Belon, au début du mois de juillet, d'une masse d'eau anormalement froide, à salinité élevée, sous-saturée en oxygène dissous et riche en sels minéraux. Ces eaux avaient emprunté les vallées sous-marines des rivières Belon et Merrien.

L'apport de sels nutritifs par des eaux froides sous-saturées en oxygène dissous et l'augmentation de matières organiques d'origines diverses pendant la période estivale a provoqué dans ce milieu semi-fermé, semblable aux milieux lagunaires, un état de dystrophie favorisant une explosion bactérienne. Cette extraordinaire prolifération d'organismes provoqua la mort des huîtres, en contribuant à créer un milieu anaérobie à la fois par consommation accrue d'oxygène et par dégagement d'hydrogène sulfuré. Un phénomène hydrologique semblable précéda les mortalités dans ces rivières en 1970 (MARTEIL, 1971).

### *La mortalité massive de la baie de Matsushima.*

A partir de 1961, l'huître du Pacifique *Crassostrea gigas* a subi des mortalités massives estivales dans les élevages de la baie de Matsushima au Japon. Les pertes furent très importantes et principalement au cours de la période chaude de l'été, puisque le taux de mortalité s'élevait à 62,5 % en 1961, à 41,6 % en 1962, à 42,3 % en 1963 et à 51,9 % en 1964.

D'après KAN-NO et coll. (1965), qui ont étudié les conditions de milieu pendant les différentes périodes de mortalité, il a été observé que les huîtres mouraient en plus grand nombre dans les zones où la température de l'eau était plus élevée, la salinité plus basse, le taux d'hydrogène sulfuré dans les vases plus élevé. Ces auteurs ne considèrent pas toutefois que ces facteurs aient pu provoquer directement la mort des huîtres.

Une étude histologique effectuée par NUMACHI et coll. (1965) a permis de mettre en évidence, chez un nombre peu important de sujets, une bactérie Gram positif. Formant parfois des nodules dans le conjonctif entourant l'intestin, cette bactérie a été aussi observée dans les vaisseaux sanguins et dans les canaux de la glande génitale. Il a été noté parallèlement une infiltration abondante d'amoebocytes dans les tissus infestés. Néanmoins, il n'a pas été établi de relation entre l'infestation bactérienne et la mortalité.

Par ailleurs, un organisme amoéboïde a été détecté dans les ovules de certaines huîtres. D'un diamètre de 5 à 8 microns et possédant un très petit noyau, ces cellules étaient peu fréquentes dans les ovules des huîtres de Matsushima. IMAI et coll. (1968) considèrent qu'elles ne pouvaient être l'agent causal de la mortalité.

Différentes études histochimiques ont été réalisées par TAMATE et coll. (1965), parallèlement à des observations sur le développement excessif des gonades et la sur-maturation des oocytes. Selon ces chercheurs, il se produirait une consommation accrue pendant l'été des réserves de glycogène et de lipides des tissus de l'huître entraînant certaines perturbations au moment du frai ; dans certains cas, ces troubles s'accompagnaient d'affections diverses telles que « entérites » et abcès multiples.

Dans la baie de Matsushima, le niveau élevé de la température de l'eau et des conditions de sur-nutrition seraient à l'origine d'un développement et d'une maturation trop poussés des gonades et des perturbations physiologiques qui s'ensuivent. Enfin, la mortalité pourrait dépendre de la race d'huître cultivée, puisque des huîtres originaires d'Hiroshima mises en élevage à Matsushima subissaient des pertes beaucoup plus faibles que celles originaires de Matsushima, pourtant placées dans les mêmes conditions, comme ont pu l'observer IMAI, NUMACHI, OIZUMI et SATO (1965).

## BIBLIOGRAPHIE

### Parasites divers

- CHEW (K.K.), SPARKS (A.K.) et KATANSKY (S.C.), 1964. — Preliminary results on the seasonal size distribution of *Mytilicola orientalis* and the effects of this parasite on the condition of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. — *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **22**: 1099-1101.
- CHENG (T.C.), 1965 b. — Histochemical observations on changes in lipid composition of the American oyster *Crassostrea virginica* (GMELIN) parasitized by the Trematode *Bucephalus* sp. — *J. Invert. Path.*, **7**: 398-407.
- 1966. — The coracidium of the cestode *Tylocephalum* and the migration and fate of this parasite in the American oyster, *Crassostrea virginica*. — *Trans. Am. microsc. Soc.*, **85**: 246-255.
- 1967. — Marine molluscs as host for symbiogenesis. — *Adv. in mar. Biol.*, **5**.
- COLE (H.A.) et SAVAGE (R.E.), 1951. — The effect of the parasitic copepod, *Mytilicola intestinalis* (STUEBER) upon the condition of mussels. — *Parasitology*, **41**: 156-161.

- COMPS (M.), 1972. — Sur un copépode parasite de l'huître portugaise (*Crassostrea angulata* LMK) dans le bassin de Marennes-Oléron. — *Cons. int. Explor. Mer*, comm. n° K/35.
- COMPS (M.), GRIZEL (H.) et TIGÉ (G.), 1972. — Pathologie des invertébrés. Sur un sporozoaire parasite de *Crassostrea rhizophorae* (GUILDING). — *C.R. Acad. Sci. Paris*, **275**, série D : 1693-1695.
- GRAINGER (J.N.R.), 1951. — Note on the biology of the copepod *Mytilicola intestinalis* STEUER. — *Parasitology*, **41** : 135-142.
- GRIZEL (H.) et TIGÉ (G.), 1975. — Essais d'infestations expérimentales entre *Crassostrea rhizophorae* et *Carcinus maenas*. — *Cons. int. Explor. Mer*, K/21, ronéo, 4 p.
- HEPPER (B.T.), 1953. — Artificial infection of various molluscs with *Mytilicola intestinalis* STEUER. — *Nature*, Londres, **172** : 250.
- HUMES (A.G.), 1953. — *Ostrincola gracilis* C.B. WILSON, a parasite of marine pelecypods in Louisiana (Copepoda, Cyclopoida). — *Tulane Stud. Zool.*, **1** : 99-107.
- 1958. — Copepod parasites of mollusks. — *Am. malac. Un. Bull.*, **24** : 13-14.
- 1958. — Copépodes parasites de mollusques à Madagascar. — *Mém. Inst. Madagascar*, s. F, **2** : 285-342.
- HUMES (A.G.) et CRESSEY (R.F.), 1958. — Copepod parasites of mollusks in West Africa. — *Bull. Inst. fr. Afr. Noire*, **20** : 921-960.
- KORRINGA (P.), 1951. — Le *Mytilicola intestinalis* STEUER (Copepoda parasitica) menace l'industrie moulière en Zélande. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **17** : 9-13.
- 1954. — Mussels. — *Rapp. Cons. Explor. Mer*, **135** : 50-54.
- LACAZE-DUTHIERS (F.J.H.), 1854. — Mémoire sur le bucéphale haime (*Bucephalus haimeanus*) helminthe parasite des huîtres et des bucardes. — *Ann. Sci. nat. (Zool.)*, **4** (1) : 249-302.
- MARTEIL (L.), 1960. — La moule et la mytiliculture. — *Mém. Univ. Rennes*, ronéo, 44 p.
- MILLAR (R.H.), 1963. — Oysters killed by trematode parasites. — *Scott. mar. biol. Ass., coll. reprints*, 432.
- MORI (T.), 1935. — *Mytilicola orientalis*, a new species of parasitic copepoda. — *Zool. Mag.*, Tokyo, **47** : 687-693.
- ODLAUG (T.O.), 1946. — The effect of the copepod, *Mytilicola orientalis*, upon the Olympia oyster, *Ostrea lurida*. — *Trans. Am. microsc. Soc.*, **65** : 311-317.
- PEARSE (A.S.), 1947. — Parasitic copepods from Beaufort, North Carolina. — *J. Elisha Mitchell scient. soc.*, **63** : 1-16.
- PESTA (O.), 1907. — Die Metamorphose von *Mytilicola intestinalis* STEUER. — *Z. wiss. Zool.*, **88** : 78-98.
- PRYTERCH (H.F.), 1940. — The life cycle and morphology of *Nematopsis ostrearum* sp. nov., a gregarine parasite of the mud crab and oyster. — *J. morph.*, **56** : 39-45.
- SPARKS (A.K.), 1963. — Infection of *Crassostrea virginica* (GMELIN) from Hawaii with a larval tapeworm, *Tylocephalum*. — *J. insect. Pathol.*, **5** : 284-288.
- SELLIN (B.), 1970. — Contribution à l'étude de quelques trématodes de la côte nord de la Bretagne. — *Thèse de 3<sup>e</sup> cycle*, Rennes, 85 p.
- SPRAGUE (V.), 1949. — Species of *Nematopsis* in *Ostrea virginica*. — *J. Parasit.*, **35**, 42 p.
- STEUER (A.), 1902. — *Mytilicola intestinalis*, n. gen. n. sp. aus dem Darne von *Mytilus galloprovincialis* LAM. — *Zool. Anz.*, **25** : 635-637.
- TENNENT (D.H.), 1906. — A study of the life history of *Bucephalus haimeanus*, a parasite of the oyster. — *Q. Jl. Microsc. Sci.*, **49** : 635-690.
- YAMAGUTI (S.), 1936. — Parasitic copepods from mollusks of Japan. — *I. Jap. J. Zool.*, **7** : 113-127.

## Maladies à caractère endémique ou épidémique

### Mortalité de l'huître portugaise.

- COMPS (M.), 1972. — Observations sur la résistance d'huîtres du genre *Crassostrea* au cours de la mortalité massive de 1970-1971 dans le bassin de Marennes-Oléron. — *Cons. int. Explor. Mer*, CM. 1972 : K/22.
- COMPS (M.), BONAMI (J.-R.), VAGO (C.) et CAMPILLO (A.), 1976. — Une virose de l'huître portugaise *Crassostrea angulata* LMK. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **282**, sér. D : 1991-1993.

### Champignons.

- ALDERMANN (D.J.) et JONES (E.), 1971. — Shell disease of oysters. — *Fish. Invest.*, ser. II, **26**, n° 8, 19 p.
- ANDREWS (J.D.) et HEWATT (W.G.), 1957. — Oyster mortality studies in Virginia II. The fungus disease caused by *Dermocystidium marinum* in oysters of Chesapeake bay. — *Repr. Ph. Ecological monographs, Durham*, **27**, (1), p. 25.
- COUSSERANS (F.), BONAMI (J.-R.), COMPS (M.) et GRIZEL (H.), 1974. — Développement de protistes parasites en culture cellulaire de l'huître japonaise *Crassostrea gigas* TH. — *C.R. Acad. Sci., Paris*, **279**, sér. D : 2119-2121.

- DE MONTAUGE (Frères), 1878. — Etudes pratiques sur les ennemis et les maladies de l'huître dans le bassin d'Arcachon. — *Actes Soc. linn.*, Bordeaux, **32**, 4<sup>e</sup> ser. II, 217-245.
- GIARD (A.), 1894. — Sur une affection parasitaire de l'huître (*Ostrea edulis* L.) connue sous le nom de « maladie du pied ». — *Bull. Pêches marit.*, **11**: 456-462.
- HOESE (H.D.), 1964. — Studies on oyster scavengers and their relation to the fungus *Dermocystidium marinum*. — *Proc. Nat. shellfish. Ass.*, **53**: 161-174.
- JOYCE (E.A.), 1972. — A partial bibliography of oysters, with annotations. — *Spec. Sci. Rep. Florida Dept. nat. Res.*, St-Petersburg, 846 p.
- KORRINGA (P.), 1951. — Investigations on shell-disease in the oyster *Ostrea edulis* L. — *Rapp. Cons. int. Explor. Mer*, **128**: 50-54.
- MACKIN (J.G.), 1951. — Histo pathology of infection of *Crassostrea virginica* (GMELIN) by *Dermocystidium marinum* MACKIN, OWEN and COLLIER. — *Bull. Mar. Sci. Gulf. Carib.*, **1**: 72-87.
- MACKIN (J.G.) et BOSWELL (J.L.), 1956. — The life cycle and relationships of *Dermocystidium marinum*. — *Proc Nat. Shellfish. Ass.*, **46**: 112-115.
- MACKIN (J.G.), OWEN (M.) et COLLIER (A.), 1950. — Preliminary note on the occurrence of a new protistan parasite, *Dermocystidium marinum* n. sp. in *Crassostrea virginica* (GMELIN). — *Science*, **111**: 328-329.
- MACKIN (J.G.) et RAY (S.M.), 1966. — The taxonomic relationships of *Dermocystidium marinum*, MACKIN, OWEN and COLLIER. — *J. invert. Pathol.*, **8**: 544-545.
- RAY (S.M.) et CHANDLER (A.C.), 1955. — *Dermocystidium marinum*, a parasite of oysters. — *Exp. Parasitol.*, **4**: 172-200.
- STEIN (J.E.), DENISON (J.G.) et MACKIN (J.G.), 1955. — A study of the nature of pigment cells of oysters and the relation of their numbers to the fungus disease caused by *Dermocystidium marinum*. — *Tex. J. Sci.*, **7**: 422-429.

### Maladie des branchies.

- ARVY (L.) et FRANC (A.), 1968. — Sur un protiste nouveau, agent de destruction des branchies et des palpes de l'huître portugaise. — *C.R. Acad. Sci.*, **267**, sér. D: 103-105.
- BESSE (P.), — 1968. — Résultats de quelques observations sur une affection branchiale des huîtres (*Crassostrea angulata* LMK). — *Bull. Acad. vet.*, **41**: 87-91.
- CATY (X.), 1969. — Note préliminaire sur la présence de proliférations observées sur les huîtres atteintes de la maladie des branchies. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2): 167-170.
- COMPS (M.), 1969. — Observations relatives à l'affection branchiale des huîtres portugaises (*Crassostrea angulata* LMK). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2): 151-160.
- 1969. — Anomalies branchiales chez *Crassostrea gigas* (THUNBERG). — *Cons. int. Explor. Mer*, n° K/12.
- 1970. — La maladie des branchies chez les huîtres du genre *Crassostrea*. — Caractéristiques et évolution des altérations. Processus de cicatrisation. — *Rev. Trav. Inst. Pêches maritimes*, **34** (1): 23-44.
- GRAS (P.), 1969. — Recherches sur l'organisme responsable de la maladie des branchies. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2): 161-164.
- GROSSIN (F.) et DASTE (P.), 1969. — Sur une malformation des branchies de l'huître portugaise *Crassostrea angulata* (LAMARCK). — *C.R. Acad. Sci.*, **268**, sér. D: 1102-1104.
- 1969. — Observations comparées sur les anomalies branchiales des huîtres portugaises *Crassostrea angulata* (LAMARCK) et des huîtres japonaises *Crassostrea gigas* (THUNBERG). — *C.R. Acad. Sci.*, **268**, sér. D: 1962-1964.
- HIS (E.), 1969. — Recherches d'un test permettant de comparer l'activité respiratoire des huîtres au cours de l'évolution de la maladie des branchies. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **33** (2): 171-175.
- FRANC (A.) et ARVY (L.), 1970. — Données sur l'évolution de la « maladie des branchies » chez les huîtres et sur son agent causal: *Thanatostrea polymorpha* FRANC et ARVY, 1969. — *Bull. Biol.*, **104** (1).
- MARTEIL (L.), 1969. — Données générales sur la maladie des branchies. — *Rev. Trav. Inst. Pêches maritimes*, **33** (2): 145-150.

### Hexamitiase.

- MACKIN (J.G.), KORRINGA (P.) et HOPKINS (S.A.), 1952. — Hexamitiasis of *Ostrea edulis* L. and *Crassostrea virginica* GMELIN. — *Bull. mar. Sci., Gulf and Carib.*, **1** (4): 266-277.
- MARTEIL (L.), TROCHON (P.), LE DANTEC (J.) et MOREAU (J.), 1962. — Sur la présence d'*Hexamita* chez *O. edulis* et *Crassostrea angulata* des côtes françaises. — *Cons. int. Explor. Mer*. Côté des coquillages et crustacés, n° 21, ronéo, 3 p.
- MARTEIL (L.), 1963. — L'hiver 1962-1963 et ses conséquences pour les huîtres du Morbihan. — *Science et Pêche*, *Bull. inf. Inst. Pêches marit.*, n° 115, 4 p.

### *Haplosporidies.*

- COMPS (M.), 1976. — Haplosporidie parasite des branchies de l'huître plate, *O. edulis* L. — *Cons. int. Explor. Mer*, K/22, 3 p.
- COUCH (J.A.), 1967. — Concurrent Haplosporidian infections of the oyster, *Crassostrea virginica* (GMELIN). — *J. Parasitol.*, **53** (2) : 248-253.
- COUCH (J.A.), FARLEY (A.C.) et ROSENFELD (A.), 1966. — Sporulation of *Minchinia nelsoni* (Haplosporida, Haplosporidiidae) in *Crassostrea virginica* (GMELIN). — *Science*, **153** : 1529-1531.
- FARLEY (C.A.), 1965 b. — Pathologic responses of the oyster, *Crassostrea virginica* (GMELIN), to infection by the protistan parasite, MSX. — *Bull. Am. Malac. Un.*, **32** : 23-24.
- HASKIN (H.H.), STAUBER (L.A.) et MACKIN (J.G.), 1966. — *Minchinia nelsoni* n. sp. (Haplosporida, Haplosporidiidae) : causative agent of the Delaware Bay oyster epizootic. — *Science*, **153** : 1414-1416.
- MIX (M.C.) et SPRAGUE (V.), 1974. — Occurrence of a Haplosporidian in native oysters (*Ostrea lurida*) from Yaquina Bay and Alsea Bay, Oregon. — *J. Invert. Path.*, **23** : 252-254.
- SPRAGUE (V.), 1963. — Revision of genus *Haplosporidium* and restoration of genus *Minchinia* (Haplosporida, Haplosporidiidae). — *J. Protozool.*, **10** : 253-266.
- WOOD (J.L.) et ANDREWS (J.D.), 1962. — *Haplosporidium costale* (Sporozoa) associated with a disease of Virginia oysters. — *Science*, **136** : 710-711.

### *Maladie de l'huître plate.*

- BONAMI (J.-R.), GRIZEL (H.), VAGO (C.) et DUTHOIT (J.-L.), 1971. — Recherche sur une maladie épizootique de l'huître plate *Ostrea edulis* LINNÉ. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **35** (4) : 415-418.
- COMPS (M.), 1970 b. — Observations sur les causes d'une mortalité anormale des huîtres plates dans le bassin de Marennes. — *Cons. int. Explor. Mer*, K/4, ronéo, 7 p.
- COMPS (M.), TIGÉ (G.), GRIZEL (H.) et DUTHOIT (J.-L.) 1975. — Parasites nouveaux de la glande digestive des mollusques marins *Mytilus edulis* L. et *Cardium edule* L. — *C.R. Acad. Sci., Paris, sér. D*, **281** : 179-181.
- GRIZEL (H.) et TIGÉ (G.), 1973. — La maladie de la glande digestive d'*Ostrea edulis* LINNÉ. — *Cons. int. Explor. Mer*, K/13, ronéo, 7 p.
- GRIZEL (H.), COMPS (M.), BONAMI (R.), COUSSERANS (F.) et VAGO (C.), 1974. — Etude d'un parasite de la glande digestive observé au cours de l'épizootie actuelle de l'huître plate. — *C.R. Acad. Sci., Paris, sér. D*, **279**, p. 783.
- GRIZEL (H.), COMPS (M.), BONAMI (R.), COUSSERANS (F.), DUTHOIT (J.-L.) et LE PENNEC (M.-A.), 1974. — Recherche sur l'agent de la maladie de la glande digestive d'*Ostrea edulis* LINNÉ. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 240 : 7-30.
- HERRBACH (B.), 1971. — Sur une affection parasitaire de la glande digestive de l'huître plate, *Ostrea edulis* LINNÉ. — *Rev. Trav. Inst. Pêche marit.*, **35** (1) : 79-87.
- PERKINS (F.), 1976. — Ultrastructure of sporulation in the European flat oyster pathogen *Marteilia refringens*. Taxonomic implication. — *J. Protozool.*, **23** (1) : 64-74.
- TIGÉ (G.) et MOREL (M.), 1974. — Extension de la maladie de la glande digestive de l'huître plate en Bretagne. — *Cons. int. Explor. Mer*, K/37, 3 p. ronéo.
- TIGÉ (G.) et RABOUIN (M.A.), 1976. — Etude d'un lot de moules transférées dans un cente touché par l'épizootie affectant l'huître plate. — *Cons. int. Explor. Mer*, K/21.

### *Baie de Malpèque.*

- DRINNAN (R.E.) et ENGLAND (L.A.), 1965. — Further progress in rehabilitating oyster stocks. — *Fish. Res. Bd. Canada, Gen. Ser. Circ. Biol. Sta. St. Andrews, N.B.*, **48**, 4 p.
- LOGIE (R.R.), 1956. — Oyster mortalities, old and New, in the Maritime. — *Fish. Res. Bd. Canada, Prog. Rep. Atl. coast. Sta.*, **65** : 3-11.
- LOGIE (R.R.), DRINNAN (R.E.) et HENDERSON (E.B.), 1960. — Rehabilitation of disease-depleted oyster populations in eastern Canada. — *Proc. Gulf Carib. Fish. Inst. 13 ann. Sess.* : 109-113.
- NEEDLER (A.W.H.) et LOGIE (R.R.), 1947. — Serious mortalities in Prince Edouard Island oyster caused by a contagious disease. — *Trans. Roy. Soc. Canada, ser. 3, sec. 5*, **41** : 73-89.
- QUAYLE (D.B.), 1969. — Pacific oyster culture in British Columbia. — *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, n° **169**, 192 p.

### **Mortalités diverses**

- ABOUL-ELA (I.A.), 1958. — L'action des grands froids sur les huîtres. — *J. Cons.* **23** (3) : 443-452.
- CVIIC (V.), 1955. — Red water in the lake « Malo Jezero » (Island of Mljet). — *Act. Adriatica*, **6** : 1-15.

- DEVÈZE (L.) et FAUVEL (Y.), 1966. — Un phénomène d'eaux rouges dans l'étang d'Ingril (Hérault). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **30** (4) : 365-374.
- DOLLFUS (R. Ph.), 1922. — Résumé de nos principales connaissances pratiques sur les maladies et les ennemis de l'huître. — *Notes et Mém., Off. Pêches marit.*, **7** : 1-46.
- GÉNOVÈSE (S.), 1963. — The distribution of the H<sub>2</sub>S in the lake of Faro (Messina) with particular regard to the presence « red water ». — *Symp. mar. microbiol.*, Charles Thomas Publ. : 194-204.
- 1974. — Pollution organique du milieu marin et eutrophisation. — *Rev. int. Océanogr. méd.*, **34** : 5-21.
- IMAI (T.), NUMACHI (K.), OIZUMI (J.) et SATO (S.), 1965. — Studies on the mass mortality of the oyster in Matsushima bay. II. Search for the cause of mass mortality and the possibility to prevent it by transplantation experiment. — *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Labo.*, n° 25.
- IMAI (T.), MORI (K.), SUGAWARA (Y.), TAMATE (H.), OIZUMI (J.) et ITIKAWA (O.), 1968. — Studies on the mass mortality of oysters in Matsushima bay. VII. Pathogenetic investigation. — *Tohoku J. agri. resear.*, **19** (4) : 250-265.
- KAN-NO (H.), SASAKI (M.), SAKURAI (Y.), WATANABE (T.) et SUZUKI (K.), 1965. — Studies on the mass mortality of oyster in Matsushima bay. I. General aspects of the mass mortality of the oyster in Matsushima bay and its environmental conditions. — *Bull. Tohoku Reg. Res. Lab.*, n° 25 : 1-26.
- LE DANTEC (J.), 1968. — Ecologie et reproduction de l'huître portugaise (*Crassostrea angulata* LAMARCK) dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **32** (3) : 237-362.
- MARTEIL (L.), MARIN (J.), PAULMIER (G.), HERRBACH (B.) et GRAS (P.), 1971. — Environnement et mortalité d'huîtres plates de la rivière de Belon (1961-1970). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **35** (2) : 103-225.
- MARTEIL (L.), 1963. — L'hiver 1962-1963 et ses conséquences pour les huîtres du Morbihan. — *Science et Pêche, Bull. inf. Inst. Pêches marit.*, n° 115.
- MAZIÈRES (J.), 1962. — Mortalité des huîtres en bassin. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 108.
- NUMACHI (K.), OIZUMI (J.), SATO (S.) et IMAI (T.), 1965. — Studies on the mass mortality of the oyster in Matsushima bay. III. The pathological changes of the oyster caused by Gram-positive bacteria and the frequency of their infection. — *Bull. Tohoku Reg. Res. Labo.*, n° 25 : 39-47.
- PÈRES (J.M.) et DEVÈZE (L.), 1963. — Océanographie biologique et biologie marine : la vie pélagique. — Paris, Presses Univ. France, **2**, 511 p.
- SÉNEZ (J.), 1968. — Microbiologie générale. — Doin, Edit., 952 p.
- STIRN (J.), 1968. — The pollution of the Tunis Lake. — *Rev. int. Océanog. méd.*, **9** : 99-106.
- TAMATE (H.), NUMACHI (K.), MORI (K.), ITIKAWA (O.) et IMAI (T.), 1965. — Studies on the mass mortality of oyster in Matsushima bay. VI. Pathological studies. — *Bull. Tohoku Reg. Res. Labo.*, n° 25 : 89-104.
- TROCHON (P.), 1963. — Influence des grands froids de l'hiver 1962-1963 sur le comportement des huîtres dans la région de Marennes-Oléron. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 115.
- VATOVA (A.), 1963. — Conditions hydrographiques de la Mar Grande et de la Mar Piccolo de Tarente. — *Comm. int. Explor. Sci. Mer. Médit.*, **17** (3) : 749-751.



## LA MOULE (1)

### Taxonomie.

Les moules sont des mollusques appartenant à la classe des bivalves ou lamellibranches. Il existe plusieurs classifications des lamellibranches selon que les auteurs tiennent compte de la forme de la coquille, de celle de la charnière ou de la structure des branchies. Les caractères fournis par ces dernières permettent de distinguer quatre ordres. Celui des filibranches, auquel appartiennent les moules, comprend les animaux dont les branchies sont constituées de filaments réfléchis et unis simplement par des touffes de cils.

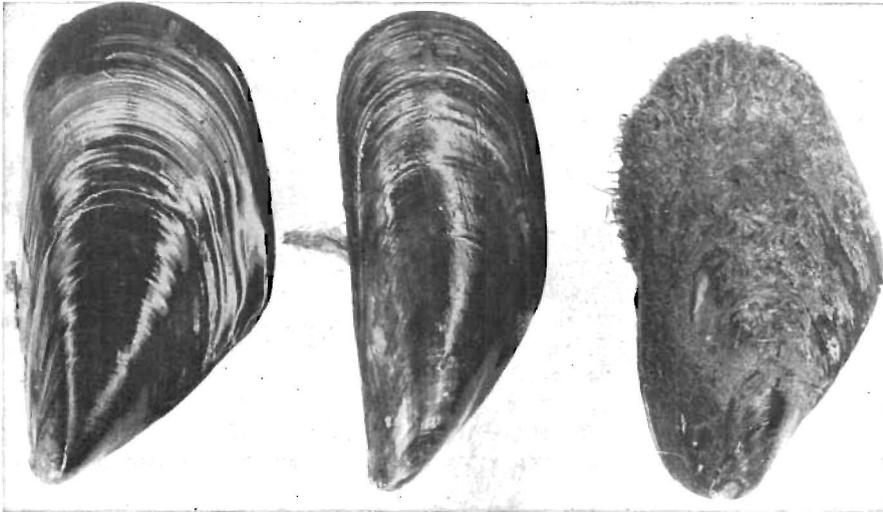


FIG. 95. — De gauche à droite : *Modiola barbata* L., *Mytilus edulis* L. et *Mytilus galloprovincialis* LMK.

Les moules font partie de la famille des mytilidés dont les membres se distinguent par leurs valves égales, un ligament presque toujours externe, une charnière sans dent (ou avec des dents très réduites), des branchies à filaments séparés, deux muscles adducteurs (l'antérieur est rarement absent), un pied allongé et un byssus. Parmi les coquillages appartenant à cette famille, citons la modiole barbue (*Modiola barbata* L.) (fig. 95) qui a une forme voisine de celle des moules mais possède une coquille à crochet non terminal et recouverte de filaments dans sa partie large ; la modiole adriatique (*Modiola adriatica* LMK) analogue à la précédente, mais dont la coquille est plus mince et sans filament ; les lithodomes (*Lithodomus lithophagus* L.), assez communs en Méditerranée, qui vivent dans des cavités qu'ils creusent dans les pierres et ont une forme presque cylindrique, arrondie aux deux extrémités.

Les moules appartiennent enfin au genre *Mytilus* qui est extrêmement répandu dans le monde. On en rencontre depuis les régions tropicales jusque dans les mers polaires et, en ce qui

(1) Par M.-J. DARDIGNAC-CORBEIL.

concerne la zonation, depuis la limite supérieure des hautes mers jusqu'à 6-9 m de profondeur, plus rarement 17 m (Mer du Nord) et même 30-40 m (Mer Baltique). Il existe plusieurs espèces de *Mytilus*; on mentionnera seulement les deux qui font l'objet d'une exploitation en Europe: *Mytilus edulis* L. et *Mytilus galloprovincialis* Lmk (fig. 95). *Mytilus edulis*, la plus nordique, se rencontre en Baltique, en Mer du Nord et en Atlantique jusqu'au Portugal; *Mytilus galloprovincialis*, commune surtout en Méditerranée, est trouvée également sur les côtes atlantiques et jusqu'en Manche occidentale.

De nombreux malacologues se sont penchés sur le problème de la séparation spécifique de ces deux moules. La forme de la coquille est sujette, chez les deux types, à de fortes variations en fonction des facteurs de milieu, ce qui rend malaisé la détermination des individus. Ceux-ci peuvent toutefois être distingués soit par des caractères biométriques (lorsque les deux espèces coexistent dans une même station, le rapport hauteur/longueur est plus faible chez *M. edulis*), soit par la coloration du bord du manteau (jaune-brun chez *M. edulis*, noir-violacé chez *M. galloprovincialis*), soit encore par la présence (*M. edulis*) ou l'absence (*M. galloprovincialis*) sur la coquille de bandes violacées longitudinales visibles lorsqu'on enlève le périostracum. LUBET (1959) a tenté des hybridations dans les deux sens entre ces deux moules et signale avoir toujours obtenu des larves viables, parfaitement normales. Il a observé un nombre de chromosomes identique chez *M. edulis* et chez *M. galloprovincialis*, mais un comportement différent en ce qui concerne le cycle sexuel. Il conclut en disant que «... certaines particularités biologiques (croissance en hauteur, cycle sexuel) permettent de séparer les formes «*galloprovincialis*» et «*edulis*» malgré une grande variabilité des individus (forme de la coquille). Toutefois, la présence probable du même nombre de chromosomes et la possibilité d'hybridation sembleraient prouver que l'on a affaire à deux races génétiquement distinctes d'une même espèce, douée chacune d'une grande variabilité en fonction des conditions écologiques».

## La coquille.

### *Aspect extérieur.*

La coquille, plus ou moins renflée, pointue à l'une des extrémités et arrondie à l'autre, comprend deux valves égales, l'une droite et l'autre gauche, unies par un ligament situé le long de la charnière dorsale (fig. 96). La partie antérieure du mollusque correspond à l'extrémité rétrécie (le crochet) de la coquille, la partie postérieure à la région arrondie. La couleur, généralement bleu-noire, peut toutefois être brune, voire jaune. On peut observer, à partir du crochet, de fines stries concentriques qui sont des stries d'accroissement représentant les étapes de la croissance de l'animal.

### *Aspect intérieur.*

L'intérieur des valves est lisse et bleuâtre. On peut y distinguer (fig. 97) les points d'insertion des différents muscles: muscles adducteurs qui relient le corps de l'animal à sa coquille, muscles rétracteurs du pied, etc. L'insertion des fibres musculaires qui relèvent les bords libres du manteau se traduit par une ligne ou impression parallèle qui joint les impressions des adducteurs.

### *Structure et composition chimique.*

La face externe de la coquille est recouverte d'une mince pellicule brun foncé, de nature protéinique, que l'on peut aisément gratter avec un couteau: le périostracum. Sur la face interne, on observe une couche de nacre blanche. Entre le périostracum et la nacre se trouve une couche formée de cristaux prismatiques de calcaire enrobés d'une matrice de conchyoline. On retrouve donc là une structure analogue à celle de la coquille de l'huître (voir chapitre I).

En ce qui concerne la composition chimique, la coquille est composée à 95 % de carbonate de calcium. On sait que ce dernier peut cristalliser sous forme de calcite ou d'aragonite. Chez

les moules des mers européennes, la couche prismatique est en calcite et la couche nacrée en aragonite. Les espèces tropicales ont une coquille entièrement constituée d'aragonite.

### **Charnière et ligament.**

La charnière est réduite et l'union des valves est assurée à peu près exclusivement par le ligament. Ce dernier offre l'aspect d'une étroite bande brunâtre qui court le long de la charnière.

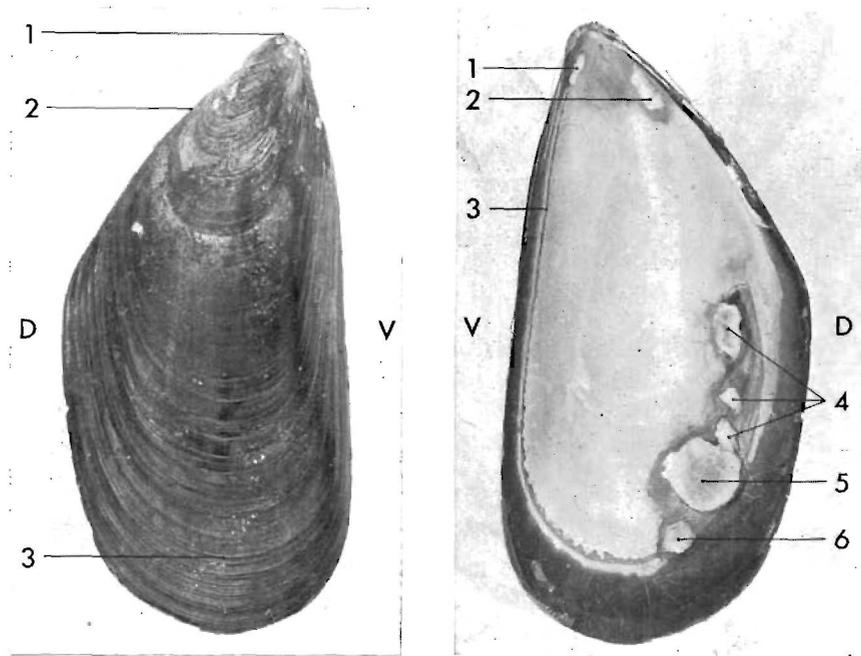


FIG. 96 et 97. — *Mytilus galloprovincialis* LMK, valve droite. A gauche, aspect extérieur. D: face dorsale, V: face ventrale, 1: crochet, 2: charnière, 3: strie d'accroissement. A droite, aspect intérieur. 1: muscle adducteur antérieur, 2: muscle rétracteur antérieur du pied, 3: impression palléale, 4: muscles rétracteurs postérieurs du pied et du byssus, 5: muscle adducteur postérieur, 6: muscle du siphon anal.

Comme chez tous les bivalves, il est essentiellement formé de conchyoline (substance apparentée à la chitine) et est constitué d'une partie externe qui est étirée lors de la fermeture des valves et d'une partie interne que cette fermeture comprime. Ces deux couches, par leur élasticité, tendent à provoquer l'ouverture de la coquille.

### **Le corps.**

#### **Manteau.**

Le manteau, dont la couleur, chez la moule, va du blanc au jaune plus ou moins foncé, présente deux lobes (droit et gauche) qui adhèrent étroitement au corps dans la région dorsale, sont partiellement soudés dans la zone antérieure (capuchon céphalique) et forment dans la zone postérieure une boutonnière ou siphon exhalant, orifice de sortie de l'eau (fig. 98). Sur la face ventrale, les bords des deux lobes sont libres et délimitent la cavité palléale. Dans l'angle qu'ils forment en avant de la boutonnière se trouve le « velum » (DODGSON, 1928), membrane

composée de tissus conjonctif et musculaire et capable de s'étendre ou de se rétracter. On verra plus loin son utilité. Le manteau joue un rôle non négligeable dans la circulation de l'eau au niveau des branchies; il participe à la respiration grâce à un échange direct de gaz avec l'eau environnante et accumule des réserves. Toutefois, son rôle principal est d'assurer la formation de la coquille, sa calcification et la sécrétion du ligament.

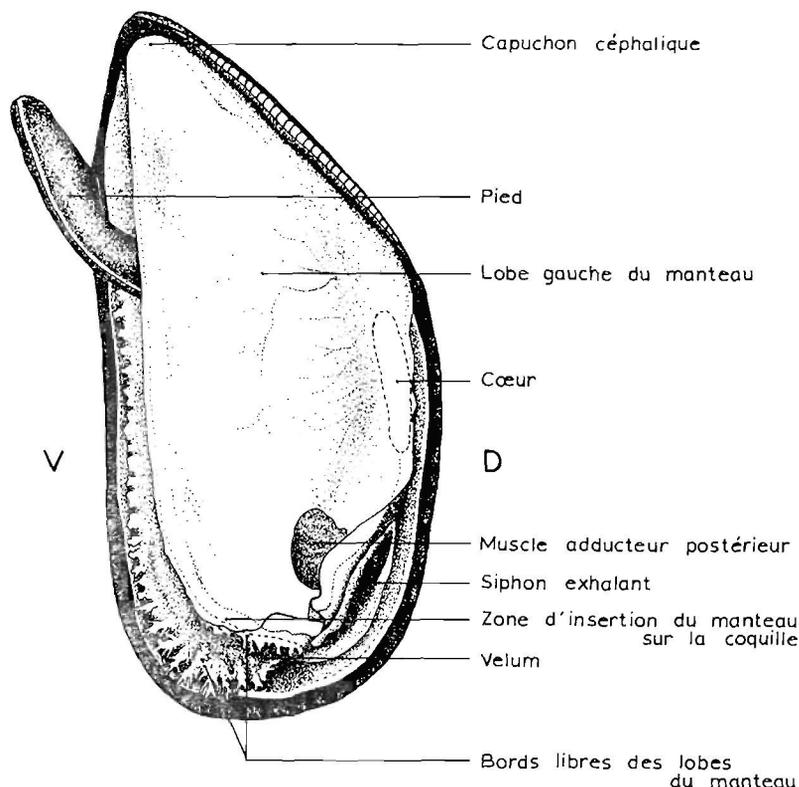


FIG. 98. — *Mytilus edulis* L. après ablation de la valve gauche.

### **Muscles adducteurs.**

Deux muscles adducteurs dont l'un, l'antérieur, est réduit, s'opposent à l'action mécanique du ligament: par leur contraction ils ferment la coquille. Chez la plupart des bivalves, ces muscles sont composés de deux parties distinctes: une partie vitreuse, translucide, faite de fibres striées à contractions rapides mais de courte durée (fibres phasiques); une partie nacrée, plus opaque, faite de fibres lisses à contractions lentes et durables (fibres toniques; ce sont elles qui maintiennent la coquille fermée pendant de longues périodes). Il existe toutefois des bivalves à muscles homogènes, soit entièrement vitreux, soit entièrement nacrés. Chez la moule, les portions phasiques et toniques sont indifférenciées, mais l'animal est capable des deux types de contractions. On peut donc penser que les fibres sont soit entremêlées, soit capables de contractions des deux types.

### **Pied.**

Le pied (fig. 99) est une saillie musculaire située au-dessous de la masse viscérale. Sa grande mobilité est due à l'existence de deux systèmes de faisceaux musculaires, l'un inséré sur les valves, l'autre sans rapport avec elles. La glande byssogène occupe, chez la moule, la plus grande partie du pied où elle forme un sillon entouré sur presque toute sa longueur d'un épais

manchon de cellules glandulaires. Ce sillon aboutit à une cavité byssogène débouchant à l'extérieur par le pore pédieux. Le byssus, de nature protéinique, est constitué de nombreux filaments terminés

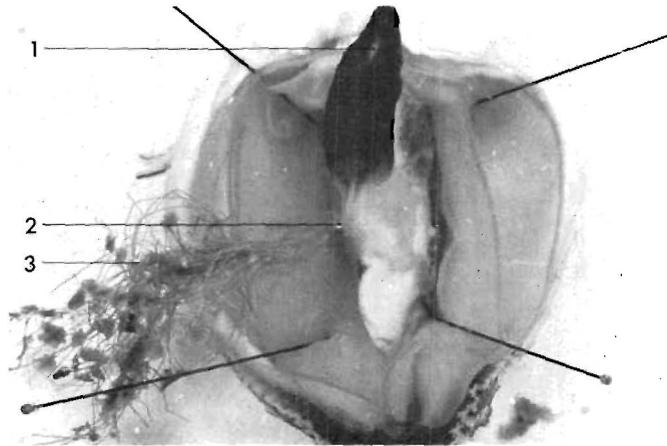


FIG. 99. — *Mytilus edulis* L. Pied et byssus. 1 : sillon pédieux. 2 : pore pédieux. 3 : filaments du byssus terminés par des disques adhésifs.

par un disque adhésif. Leur résistance est considérable ; toutefois, la moule peut les rompre les uns après les autres, ce qui lui permet de se déplacer sur son support et de se refixer un peu plus loin.

**Branchies.**

Les branchies (fig. 100 et 101) sont au nombre de deux. Reliées à la masse viscérale par l'intermédiaire de l'axe branchial, chacune est constituée de deux rangées de filaments aplatis.

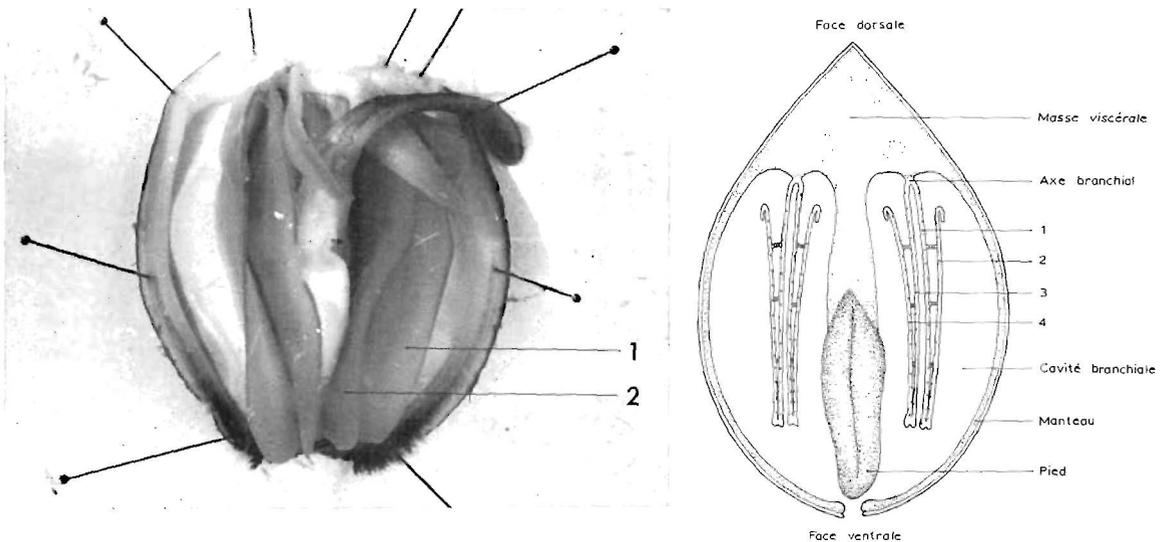


FIG. 100 et 101. — A gauche, *M. edulis* L. L'animal a été sorti de sa coquille et ouvert de façon à montrer ses branchies. 1 et 2 : filaments externes et internes de la branche gauche. A droite, coupe transversale schématique d'une moule. On voit, pour une branchie, la branche directe (1) et la branche réfléchie (2) du filament externe ; la branche directe (3) et la branche réfléchie (4) du filament interne.

Ces filaments se dirigent vers la face ventrale du mollusque (branche directe ou descendante), se recourbent brusquement, puis remontent vers la face dorsale (branche réfléchie ou ascendante)

Contrairement à ce que l'on rencontre chez l'huître, les extrémités des branches réfléchies ne sont pas soudées au manteau et à la masse viscérale; de plus, les filaments sont tous semblables et disposés en séries uniformes (branchies « lisses »).

Chaque branche directe est unie à la branche réfléchie correspondante par trois ponts très souples qui sont des expansions du tissu. En outre, des touffes de cils relient chaque filament à son voisin et délimitent entre eux des espaces qui sont les ostia (fig. 102). Les faces latérales

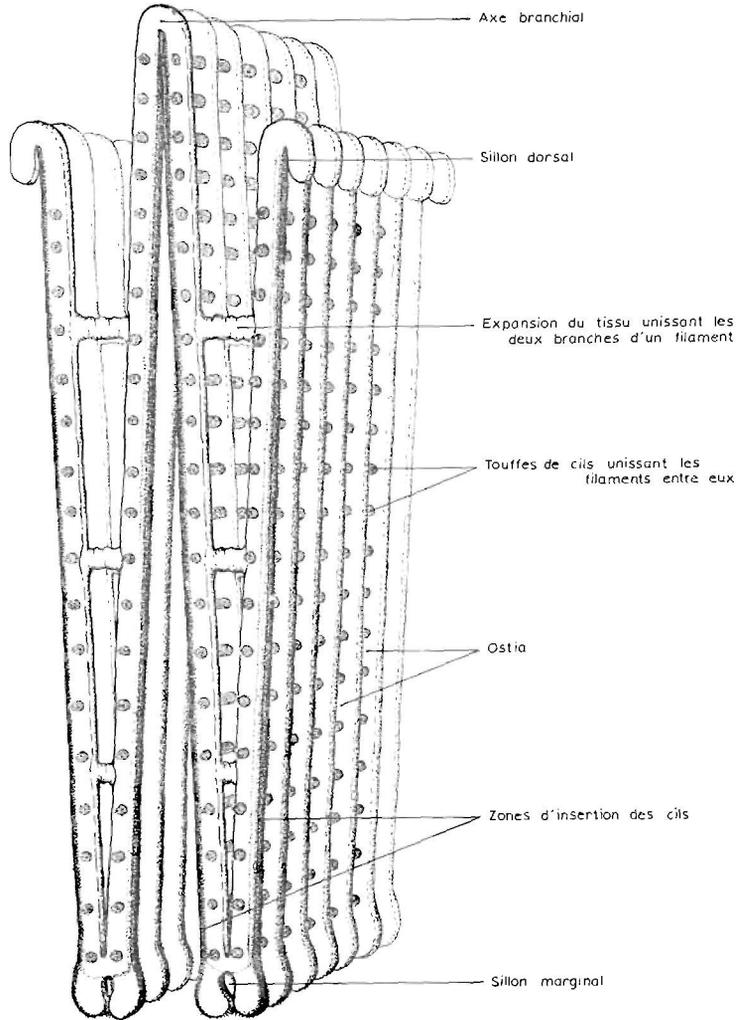


FIG. 102. — *M. edulis L.* Vue d'ensemble d'une branchie.

des filaments (fig. 103) sont garnies de cils frontaux, latéro-frontaux et latéraux qui, par leurs mouvements, entretiennent la circulation de l'eau dans la cavité palléale. Le courant pénètre entre les lobes du manteau, traverse les branchies en passant par les ostia et ressort par le siphon exhalant. Divers mouvements branchiaux sont rendus possibles grâce à des muscles localisés dans l'axe branchial et dans les filaments eux-mêmes.

Les branchies sont avant tout les organes de la respiration, car c'est à leur niveau que la majeure partie du sang s'oxygène; mais elles jouent aussi un rôle extrêmement important dans l'alimentation en retenant les particules en suspension. Ce sont elles enfin qui créent le courant d'eau sans lequel le mollusque ne peut vivre.

### **Systeme digestif.**

La bouche, située à la partie antérieure du corps, est une ouverture transversale dont les lèvres se continuent de part et d'autre par deux paires de palpes labiaux (fig. 104). L'œsophage, très court, débouche dans l'estomac. Ce dernier, décrit d'une manière détaillée en 1949 par GRAHAM (voir PURCHON, 1957), présente un long diverticule aveugle (fig. 105), le cœcum du stylet, qui contient le stylet cristallin, mince baguette transparente dont l'extrémité vient buter sur le bouclier gastrique, partie de la paroi stomacale particulièrement dure. Les cils qui garnissent la paroi du cœcum font tourner continuellement le stylet sur lui-même. Celui-ci s'use contre le bouclier gastrique et se régénère par la base. De l'estomac partent des canaux qui vont se ramifiant et se terminent en une infinité de tubules aveugles : ce sont les diverticules digestifs qui forment autour de lui une masse brunâtre appelée parfois improprement le foie. L'intestin fusionne dans sa partie antérieure avec le cœcum du stylet et se termine par le rectum qui traverse le ventricule du cœur. L'anus est situé près du siphon exhalant, sous le muscle adducteur postérieur.

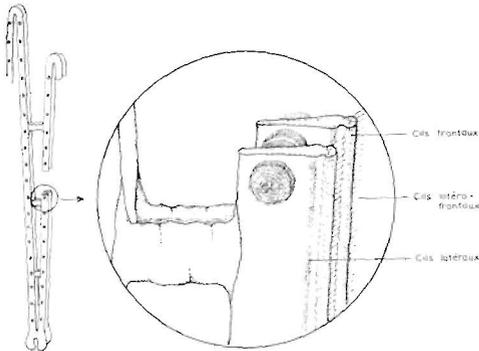


FIG. 103. — Branchie de *M. edulis* L. Détail de la ciliature.



FIG. 104. — *M. edulis* L. Détail de la partie antérieure. 1 : bouche, 2 : palpes labiaux, 3 : muscles rétracteurs antérieurs du pied, 4 : pied.

### **Systeme reproducteur.**

La glande génitale est diffuse dans le manteau ; elle sera décrite dans le paragraphe ayant trait à la reproduction.

### Système circulatoire.

Le cœur, situé sur la face dorsale du mollusque (fig. 105), comprend deux oreillettes et un ventricule (fig. 106) ; il est entouré d'une mince membrane transparente : le péricarde.

Le sang est chassé dans deux aortes, une antérieure, l'autre postérieure ; puis il passe dans des artères et des artérioles et aboutit à des lacunes (les sinus) où il circule sans être endigué, baignant les tissus qui prennent un aspect spongieux. Le sang est ensuite poussé dans les veines et ramené au cœur. Presque incolore, la présence d'hémocyanine (pigment respiratoire) lui confère une teinte légèrement bleuâtre. Il est incoagulable et a, chez la moule, une concentration en éléments minéraux sensiblement comparable à celle de l'eau de mer.

On trouve dans le sang des cellules de forme variable, les amibocytes, capables de migrer à travers les tissus et de circuler dans toutes les parties du corps. Elles ont un très grand pouvoir phagocytaire leur permettant d'absorber de fortes quantités de particules de nature très diverse, d'où leur rôle très important dans le transport des produits de la digestion vers les différents tissus et celui des déchets vers les régions du corps où ils pourront être évacués. Lors d'une blessure, ces cellules s'agglutinent contre la plaie, permettant un arrêt de l'hémorragie sans qu'il y ait coagulation du sang.

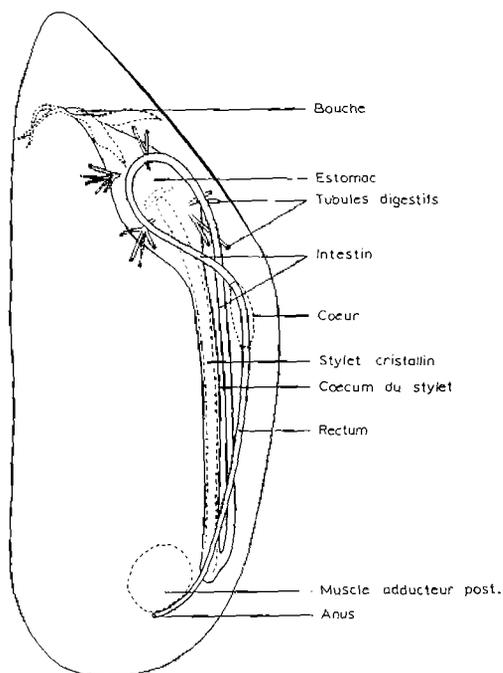


FIG. 105. — Schéma du système digestif.

### Système excréteur.

Mis à part les amibocytes dont on vient de voir le rôle dans l'élimination de produits de déchet, le système excréteur comprend deux reins, disposés de chaque côté du corps entre le péricarde et le muscle adducteur postérieur, et des glandes péricardiques auriculaires qui sont particulièrement développées chez la moule et entourent les oreillettes. Les reins ont la forme de tubes recourbés en U et communiquent avec la cavité péricardique d'une part et la cavité palléale d'autre part.

Une partie des déchets vient directement du sang après passage à travers la paroi du cœur. Elle tombe, en même temps que les produits d'excrétion des glandes péricardiques, dans le liquide qui remplit la cavité péricardique ; celui-ci passe ensuite dans les reins qui ajoutent leurs propres sécrétions, puis est rejeté dans la cavité palléale par deux pores urinaires situés de chaque côté de la masse viscérale près du muscle adducteur postérieur.

### Système nerveux.

Il comporte trois paires de ganglions (fig. 107) : les ganglions cérébro-pleuraux, de chaque côté de la bouche, les ganglions pédieux, à la base du pied, et les ganglions viscéraux, près du muscle adducteur postérieur. Chaque ganglion est uni à son homologue par une commissure et au ganglion voisin par un connectif. De nombreux nerfs, issus des ganglions, des commissures et des connectifs, innervent les différentes parties du corps.

Comme chez tous les bivalves, le système nerveux est décentralisé : il n'y a pas de « cerveau ». Les stimulations entraînent des réactions qui sont commandées soit par un réflexe ganglionnaire, soit par une réponse locale provenant de cellules nerveuses dispersées.

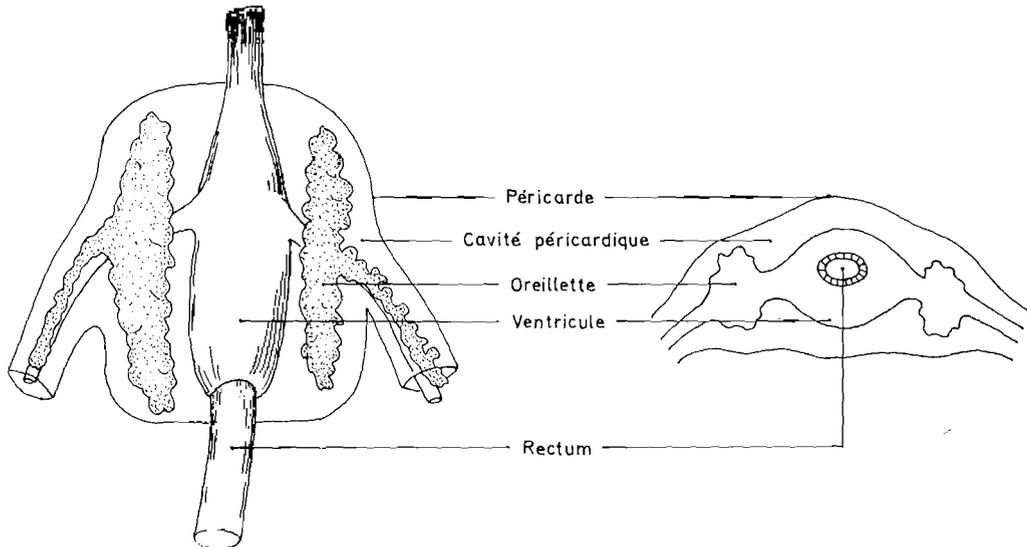


FIG. 106. — Schéma du cœur. A gauche, vue d'ensemble ; à droite, coupe transversale (d'après GRASSET, POISSON et TUZET, 1961).

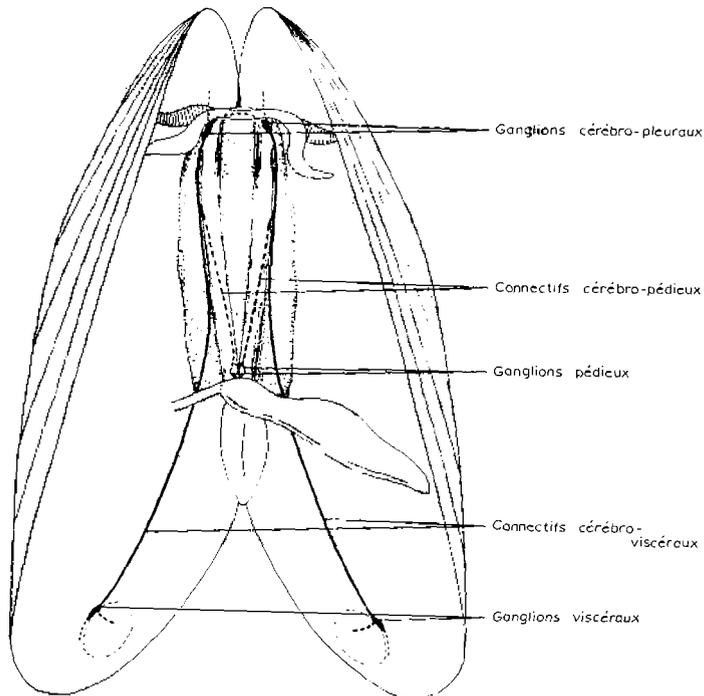


FIG. 107. — Système nerveux. La commissure qui unit les ganglions viscéraux, rompue lors de l'ouverture de la moule, est représentée par un pointillé.

En ce qui concerne les organes des sens, on mentionnera : les tentacules, situées au bord du manteau, très sensibles aux variations d'intensité lumineuse et capables, comme chez l'huître

de détecter des changements infimes dans la composition de l'eau de mer ; des « yeux » branchiaux que l'on suppose, eux aussi, sensibles à la lumière et qui se trouvent sur le premier filament branchial ; une paire de statocystes, organes d'équilibration, qui semblent réagir en outre aux bruits et aux ébranlements.

### Alimentation. Croissance. Engraissement.

Dans le chapitre trois, RAIMBAULT traite en détail l'alimentation de l'huître. Celle de la moule étant peu différente, on en parlera de façon succincte en insistant seulement sur ce qui est plus particulier à ce mollusque. Rappelons les grandes lignes : la collecte des particules en suspension dans l'eau est assurée par les branchies. Une fois captées, ces particules sont dirigées (fig. 108) vers les sillons marginaux (jonction des branches directes et réfléchies des filaments branchiaux) ou dorsaux (extrémités des branches réfléchies) et convoyées vers les palpes labiaux et la bouche. La digestion, presque exclusivement intracellulaire, a lieu dans les cellules des tubules digestifs et dans les phagocytes du sang. Les éléments non digérés sont rejetés avec les fèces.

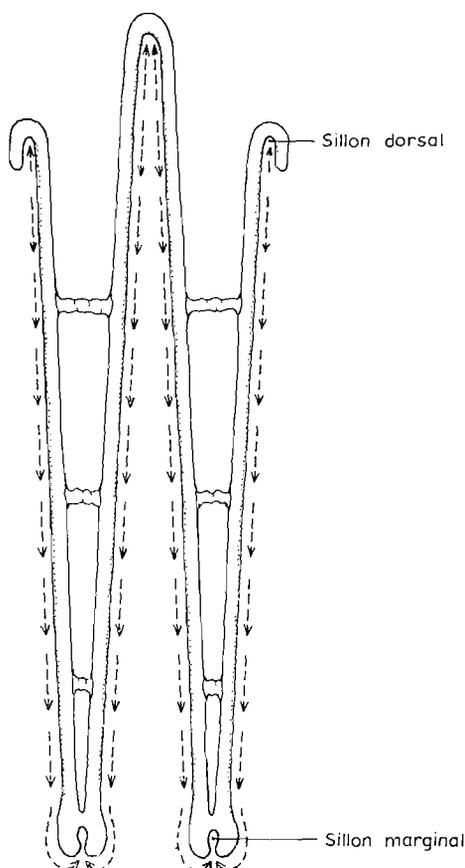


FIG. 108. — Schéma d'une branchie de mytilidé montrant les courants nourriciers (d'après ATKINS, 1937, et repris dans GRASSET, 1960). On voit que les particules ne sont dirigées vers les sillons dorsaux que si elles sont captées très près de ceux-ci ; toutes les autres sont convoyées vers les sillons marginaux.

### La filtration.

#### Mécanisme.

On a vu que les branchies sont constituées d'un grand nombre de filaments séparés par des ostia à travers lesquels passe le courant d'eau créé par les bandes ciliaires. Dès 1851 (ALDER et HANCOCK, cités par DRAL, 1967), on considéra la branchie comme un tamis dont les mailles étaient formées par les cils latéro-frontaux. Toutefois, on comprenait mal que des particules de taille inférieure à celle de cette maille puissent être retenues. En 1905, WALLENGREN observait que les cils latéro-frontaux étaient recouverts d'une couche de mucus gluant, ce qui expliquait la retenue des particules par adhérence aux cils. Bien que certains aient émis d'autres hypothèses, cette théorie est maintenant adoptée par la plupart des chercheurs.

DRAL (1967) a fait une excellente étude concernant les mouvements des cils latéro-frontaux et la rétention des particules chez *Mytilus edulis* L. Il en ressort que de l'agencement, des mouvements et de la fréquence de battement (qui peut aller de 4 à 9 par seconde) des cils latéro-frontaux, dépend le pouvoir de rétention du mollusque. L'efficacité du filtre branchial varie en effet selon la trajectoire du battement. Si celle-ci est déplacée vers les cils frontaux, les cils latéro-frontaux n'obstruent plus complètement l'ostium et un plus grand pourcentage de particules échappe. À des vitesses de pompage élevées, toutes les particules supérieures à 6  $\mu$  sont retenues

quand l'eau passe à travers les branchies ; lorsque la vitesse diminue, le pouvoir de rétention augmente et les particules peuvent être retenues jusqu'à 3  $\mu$ . Les dernières expériences de JORGENSEN (1975) montrent que la taille de ces particules peut même descendre à 1  $\mu$ . Selon

cet auteur, les branchies retiennent presque complètement les éléments jusqu'à 3-5  $\mu$  de diamètre et la moitié environ seulement de ceux n'ayant que 1-2  $\mu$ . JORGENSEN étudia aussi la rétention et le cheminement des particules sur des fragments de branchies ou des branchies intactes isolées, mais, bien que les battements des cils soient apparemment normaux, on peut se demander si ces observations *in vitro* reflètent exactement la réalité. Les cils latéro-frontaux peuvent aussi ne pas être recouverts de mucus; en ce cas, l'eau continue à traverser les branchies mais il n'y a pas rétention des particules.

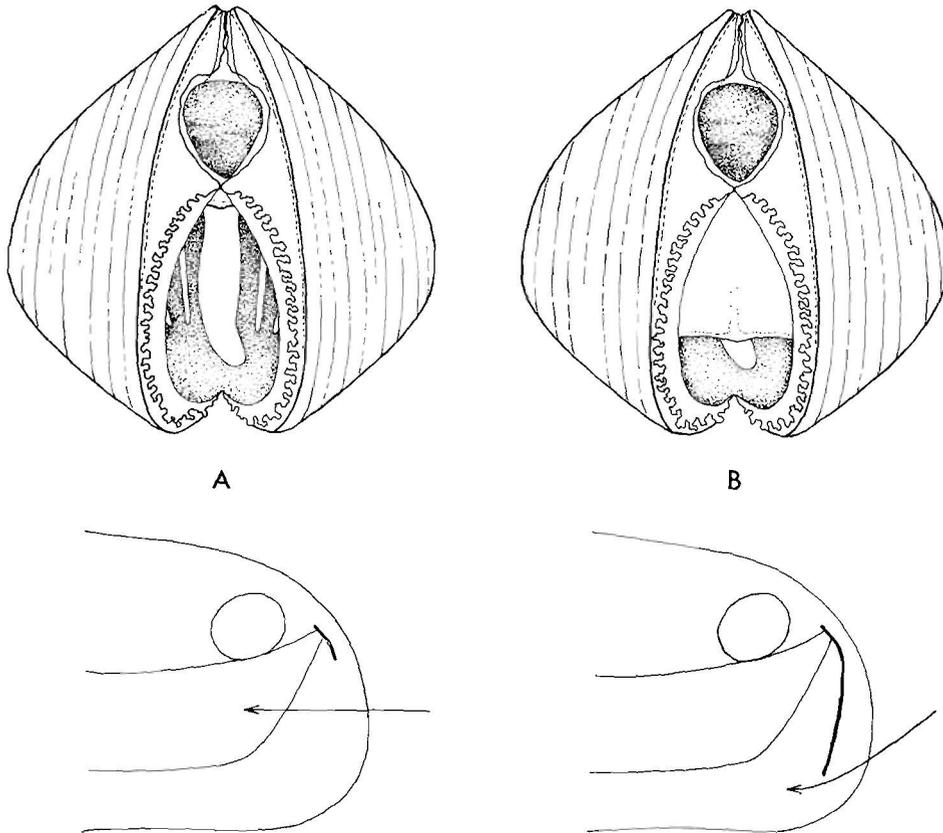


FIG. 109. — Influence de la position du velum sur la direction du courant inhalant selon DODGSON (1928). A : velum contracté; B : velum abaissé.

Dans des conditions défavorables, telles qu'une concentration très élevée de particules en suspension ou la présence d'éléments qu'elle n'accepte pas comme nourriture, la moule peut : réduire l'efficacité de son filtre branchial en modifiant la trajectoire du battement des cils latéro-frontaux ;

continuer à pomper de l'eau mais ne plus la filtrer, ce qui est rendu possible par un arrêt de la sécrétion du mucus ;

abaisser son velum, ce qui a pour effet de dévier l'eau pompée vers la face ventrale (fig. 109) ; les éléments en suspension ne viennent pas au contact des branchies et sont expulsés sans avoir été ingérés (DODGSON, 1928) ;

stopper toute circulation d'eau et se fermer.

#### **Action de la température, de la salinité et de l'oxygène dissous.**

Les résultats des recherches effectuées par divers auteurs ne concordent pas toujours, mais ceci peut tenir au fait que ces études ont porté sur des espèces de moules différentes. D'autre

part, il est concevable que des populations distinctes, acclimatées à des milieux différents, puissent ne pas avoir les mêmes exigences. THEEDE et LASSIG (1967) précisent que des observations faites sur une population ne peuvent être généralisées à l'ensemble de l'espèce pour toute son aire de distribution. L'étude menée par ces deux auteurs sur le comportement de quatre espèces de bivalves euryhalins, dont *Mytilus*, montre, par exemple, que la limite létale de salinité est d'autant plus basse que la salinité du milieu dans lequel vivent habituellement les animaux est faible; en revanche, ceux-ci résistent beaucoup moins bien à la chaleur, au gel et aux fortes salinités que les individus habitués à vivre dans des eaux plus salées.

Il faut aussi insister sur l'interaction des facteurs: par exemple à une salinité donnée correspond une température pour laquelle la filtration est optimale, mais cette température n'est plus la même si la salinité vient à changer. On voit donc qu'il n'est pas possible de définir d'une manière précise l'action d'un facteur isolé. On rapportera ci-dessous les résultats d'observations effectuées par différents auteurs sur *M. californianus*, qui vit en Amérique, *M. galloprovincialis* et *M. edulis*.

a) Température.

*M. californianus*. Selon COE et FOX (1944), cette moule se nourrit depuis 7-8° C jusqu'à 28° C avec un optimum à 17-20° C.

*M. galloprovincialis*. A une salinité de 37 ‰, RENZONI (1961 b) trouve une filtration très bonne à 23 et 28° C, encore bonne à 18° C, nettement ralentie à 10 et 14° C. LUBET (1973) estime qu'entre 10 et 20° C la température semble avoir peu d'effet sur la filtration. Par contre, celle-ci serait stoppée au-dessous de 8° C. Cet auteur rappelle que *M. galloprovincialis* peut se développer dans des eaux où la température hivernale moyenne est de 7-8° C, comme dans des eaux soumises à des températures estivales moyennes de 26-27° C.

*M. edulis*. Selon DODGSON (1928), *M. edulis* a une activité normale à toutes les températures comprises entre 0 et 26° C; elle ne s'ouvre que la nuit à 0° C, commence à s'ouvrir un peu le jour à 1-2° C et reste toute la journée ouverte à partir de 4° C. Pour BOETIUS (1962) la croissance des moules danoises se poursuit jusqu'à une température très proche de 0° C; or, cette croissance ne peut avoir lieu que s'il y a nutrition, donc filtration. RENZONI (1961 b), travaillant sur la moule de Hollande à une salinité de 28 ‰, trouve une bonne filtration à 18, 22 et 26° C, une filtration réduite à 10 et 14° C. WALNE (1972) dit que, lorsque la température descend de 20 à 10° C, la vitesse de filtration de *M. edulis* est réduite d'environ 25 %.

WIDDOWS et BAYNE (1971) ont mis en évidence un phénomène d'acclimatation. Lorsque des moules (*M. edulis*) sont mises brutalement dans une eau dont la température est de 5° C supérieure ou inférieure à celle de leur milieu d'origine, leur première réaction est d'augmenter leur vitesse de filtration si la température est plus élevée, ou de la diminuer si la température est plus basse. On observe ensuite une période d'acclimatation, d'environ quatorze jours, au cours de laquelle les animaux qui ont augmenté leur vitesse de filtration tendent à la diminuer et vice-versa. A la fin de cette période, les moules ont atteint un nouvel équilibre. Toutefois, selon WIDDOWS (1973), à 25° C cette acclimatation ne se fait plus. De plus, lorsque les mollusques passent soudainement de 15 à 25° C, leur vitesse de filtration diminue au lieu de croître et reste ensuite nettement inférieure à ce qu'elle était à 15° C.

b) Salinité.

*M. galloprovincialis*. RENZONI (1961 a; 1961 b; 1963) trouve une filtration très diminuée, voire stoppée, à des salinités inférieures à 15 ‰ et supérieures à 40 ‰. L'optimum se situerait entre 30 et 38 ‰. LUBET (1973) rapporte qu'à 15° C, il y a pompage lorsque la salinité est comprise entre 19 et 43 ‰; l'optimum se situerait entre 28 et 34 ‰.

*M. edulis*. RENZONI (1961 b) observe chez la moule de Hollande à 18° C une filtration bonne à 22, 28 et 34 ‰, moins bonne à 16 et 40 ‰. Le fait que dans la nature on rencontre des *M. edulis* vivant entre 4 et 6 ‰ (FISCHER, 1948; VERWEY, 1952) montre toutefois que ces animaux sont capables de filtrer à des salinités aussi basses. LUBET (1973) pense que l'optimum pour la croissance se situerait entre 25 et 29 ‰.

c) Oxygène dissous.

L'oxygène dissous a également une certaine incidence sur la filtration. Dans leur étude sur les

limites de salinité tolérées par *M. californianus*, FOX, MARKS et AUSTIN (dans FOX, 1936) ont souligné son importance. Chez *M. galloprovincialis*, LUBET (1973) constate un arrêt de la filtration à 15° C quand la concentration en oxygène dissous descend au-dessous de 3 ml d'oxygène.

### Durée journalière.

La durée journalière de la filtration n'a jamais été déterminée d'une manière précise, mais des observations ont été réalisées sur le temps d'ouverture des coquilles. Elles peuvent fournir une indication intéressante bien que les deux phénomènes ne soient pas toujours concordants. DODGSON (1928) signale que, si les conditions sont favorables, l'activité de la moule est quasi-constante. LOOSANOFF (1942) indique que les valves de *Mytilus edulis* restent ouvertes 18,5 à 24 heures par jour et que même à 1° C, elles ne se ferment pas plus de 25 % du temps.

Auteur	Espèce étudiée	Vitesse de filtration en l/h	Observations
FOX, SVERDRUP et CUNNINGHAM (1937)	<i>M. californianus</i>	2,2 à 2,9	moules de 95 à 130 mm
VIALLANES (1892, cité par FOX, SVERDRUP et CUNNINGHAM, 1937)	<i>M. edulis</i>	1,35 et 3,00	selon méthode utilisée
DODGSON (1928)	<i>M. edulis</i>	1,9 à 2,6	17° C
VON HARANGHY (1942, cité par WILLEMSEN, 1952)	<i>M. edulis</i>	0,7	20° C
JORGENSEN (1949)	<i>M. edulis</i>	0,16 0,60 à 1,20	moules de 15 mm moules de 30 mm
WILLEMSEN (1952)	<i>M. edulis</i>	0,20 à 4,6 moyenne : 1,7	moules de 70 à 80 mm 12 à 15° C
DAVIDS (1964)	<i>M. edulis</i>	0,35 à 1,05 exceptionnellement 1,40	moules de 30 mm 18 - 20° C
WALNE (1972)	<i>M. edulis</i>	2,46 4,56	moules de 40 mm moules de 70 mm 20 - 21° C
WIDDOWS (1973)	<i>M. edulis</i>	1,86 1,50	15° C 25° C

Tabl. 12. — Vitesses de filtration observées chez la moule.

### Vitesse de filtration.

Elle est parfois confondue, à tort, avec la vitesse de pompage, c'est-à-dire la vitesse à laquelle le mollusque fait circuler l'eau au travers de son corps. On a vu que l'animal peut continuer à pomper de l'eau mais ne plus la filtrer. Sauf dans le cas où toutes les particules sont retenues, il est donc évident que la vitesse de filtration est inférieure à la vitesse de pompage.

Le tableau 12 indique quelques vitesses de filtration observées chez la moule. On voit qu'elles diffèrent beaucoup selon les auteurs. Ceci peut tenir au fait que les méthodes utilisées ne sont pas toujours les mêmes, mais aussi aux nombreux facteurs qui agissent sur la filtration : température, salinité, oxygène dissous, concentration et nature des éléments en suspension (si la concentration est trop forte, la filtration est réduite), taille, âge et condition physiologique du mollusque, etc. Il faut ajouter que deux animaux de même taille, placés dans des conditions analogues, peuvent présenter des vitesses de filtration différentes et que chez un même animal cette vitesse n'est pas constante.

On a souvent prétendu, et nombreux sont ceux qui le croient encore, que les moules filtraient plus vite que les huîtres, cette assertion ayant, du reste, l'avantage de justifier l'envasement que provoquent ces animaux. En réalité, il n'en est rien et si l'on compare les vitesses de filtration de *O. edulis*, *C. gigas* et *M. edulis* (tabl. 13) il apparaît que c'est la moule qui filtre le plus lentement. Comment expliquer alors la faculté d'envasement de la moule ? On sait qu'une partie du matériel en suspension dans l'eau est retenue par les branchies des lamellibranches, enrobée de mucus et rejetée à l'extérieur sans avoir été ingérée : ce sont les pseudofèces qui sont formées en quantités d'autant plus grandes que le milieu est plus turbide. FRANC (dans GRASSÉ, 1960) rapporte que dans une eau contenant 0,546 g/l de poudre argileuse, une huître adulte (*O. edulis*) précipite 0,199 g et une moule 1,678 g. Il est donc évident que, malgré sa vitesse de filtration plus faible, la moule a un pouvoir de rétention supérieur à celui de l'huître, ce qui peut être dû à une sécrétion plus importante de mucus. Par ailleurs, les pseudofèces et les fèces, qui se présentent sous forme de bandes longues et lourdes (DODGSON, 1928), ne sont pas éjectées par un mouvement brusque des valves mais tombent simplement à côté des animaux ; ceux-ci ayant tendance à se grouper les uns à côté des autres, emmêlant leur byssus, les déchets se trouvent en quelque sorte piégés et sont difficilement emportés par les courants.

Taille (en mm)	<i>Ostrea edulis</i>	<i>Crassostrea gigas</i>	<i>Mytilus edulis</i>
40	4,14	5,76	2,46
50	5,16	6,30	3,18
60	6,18	6,84	3,84
70	7,32	7,20	4,56

TABL. 13. — Vitesses de filtration, en l/h, de *O. edulis*, *C. gigas* et *M. edulis* à 20-21° C. selon WALNE (1972).

### Les éléments nutritifs.

Comme l'huître, la moule ingère la plupart des particules présentes dans le milieu qui l'entoure : diatomées, dinoflagellés, détritiques organiques, bactéries, flagellés et protozoaires divers, spores, fragments d'algues, débris inorganiques, etc. On n'a pas encore très bien défini dans quelle mesure elle est capable de faire un choix dans sa nourriture. BULEY (dans FOX, 1936) indique une nette préférence de *M. californianus* pour les dinoflagellés alors que dans le milieu ambiant ce sont les diatomées qui dominent. DESGUILLE (1969) trouve au contraire, dans les contenus stomacaux de moules de la rade de Toulon, une prépondérance de diatomées. Les espèces rencontrées ont généralement une forme simple sans expansion ni arête vive ; les tailles maximales sont de 20 à 80  $\mu$  en ce qui concerne la longueur, 12 à 15  $\mu$  pour le diamètre. Cet auteur remarque que des facteurs autres que la taille et la forme doivent intervenir dans la sélection, car il rencontre dans l'eau extérieure et dans le liquide intervalvaire un certain nombre d'espèces qui, bien que de taille et de forme apparemment adéquates, ne sont pas retrouvées dans l'estomac.

En ce qui concerne la valeur alimentaire des différents éléments en suspension dans le milieu, nous serons très bref car le sujet a été traité dans la partie concernant l'huître. Selon COE et FOX (1944), les détritiques organiques représenteraient la principale source de nourriture des moules. JORGENSEN (1962), pense que cela est difficile à prouver car il est impossible de les séparer des éléments vivants. Cet auteur admet cependant que les détritiques puissent avoir une certaine valeur alimentaire, mais il l'estime inférieure à celle du phytoplancton et des bactéries. Pour BOJE (1964), la principale nourriture des moules serait le nannoplancton car ces organismes ne sont pas trop grands pour une digestion intracellulaire. Cet auteur suppose toutefois que les détritiques organiques sont une bonne source de nourriture, à condition qu'ils ne soient pas trop décomposés.

Pour ce qui est de la nutrition à partir de la matière organique dissoute, cette théorie, due à PÜTTER et reprise par plusieurs auteurs dont RANSON en 1927, a été très vivement controversée

et, à l'heure actuelle, bon nombre d'auteurs la rejettent. Néanmoins, tout récemment, PEQUIGNAT (1973), travaillant avec des éléments marqués, a montré que les moules sont capables de prélever directement au niveau du manteau et des branchies une partie significative de leur nourriture à partir de solutions organiques dissoutes. Cet auteur montre aussi l'existence, dans les branchies, d'enzymes, suggérant qu'un début de digestion des particules peut avoir lieu avant même l'ingestion de ces dernières.

### **La digestion.**

Elle se déroule à peu de chose près comme chez l'huître. Les seuls enzymes rencontrés dans l'estomac sont des amylases et des glycogénases contenus dans le stylet et libérés au fur et à mesure que celui-ci s'use contre le bouclier gastrique ; on trouve également un peu de cellulase, mais en quantité trop faible pour permettre la digestion de cellules à parois cellulosiques épaisses, dinoflagellés par exemple ; les autres diastases nécessaires à la digestion sont toutes intracellulaires. Les particules alimentaires sont absorbées en majeure partie par les cellules des diverticules digestifs ou ingérées par les phagocytes. Signalons que des expériences utilisant des algues marquées ont montré que les diverticules digestifs sont aussi un organe de stockage et régularisent la distribution des éléments nutritifs aux tissus (R.J. THOMPSON, cité par GABBOTT et BAYNE, 1973). Selon Fox (1936), la taille maximale des particules trouvées dans les diverticules digestifs serait de  $57 \times 30 \mu$ . Quelques particules plus grandes peuvent être broyées entre le stylet et le bouclier gastrique, les autres traversent le système digestif sans changement apparent.

Lorsque la température s'élève ou que la concentration des éléments nutritifs augmente, l'assimilation de la nourriture ingérée diminue ; ceci est mis en évidence par une augmentation dans les fèces du pourcentage de cellules vivantes ou non digérées (WIDDOWS et BAYNE, 1971).

En ce qui concerne le temps mis par le matériel pour traverser le système digestif, DODGSON (1928) signale 1 h 15 et JORGENSEN (1949) 30 à 60 minutes pour des particules indigestes (graphite, chaux, etc.), ZO BELL et FELTHAM (1938) 6 h pour des bactéries et COE (1945) 20 h pour les chloroplastes de diatomées minuscules. AUSTIN (dans Fox, 1936), examinant à intervalles réguliers des contenus stomacaux, observe qu'une heure après l'ingestion, certains éléments sont déjà partiellement digérés, que cinq heures après les diatomées ont toutes perdu leur chlorophylle mais que leurs frustules sont encore présents dans l'estomac vingt-quatre heures après l'ingestion.

### **La croissance.**

La croissance des mollusques dépend principalement de la richesse en éléments nutritifs du milieu dans lequel ils vivent et des possibilités qu'ils ont d'utiliser cette richesse. Or, divers facteurs tels la température, la salinité, le pH, la turbidité, le temps d'émersion, agissent sur le rythme de la filtration ou sa durée et par là modifient la quantité d'éléments ingérés.

On conçoit alors facilement que la croissance puisse varier dans de très fortes proportions avec l'environnement, donc selon les régions. C'est ainsi qu'en Espagne les moules mesurent 75 à 90 mm au bout de 14 à 18 mois ; en Grande-Bretagne, par contre, il leur faut 2 ans et demi pour dépasser 60 mm (MASON, 1972). En France, les moules n'atteignent la taille marchande (40 mm) qu'en 2 ans et demi dans le Boulonnais (BRIENNE, 1955) tandis qu'en baie de l'Aiguillon, un an leur suffit pour être commercialisables.

### **L'engraissement.**

Il varie selon les saisons et dépend de nombreux facteurs dont la température et l'abondance de la nourriture. Il est, de plus, étroitement lié au cycle sexuel.

Les analyses de LUBET (1959) indiquent, pour les moules du bassin d'Arcachon, une accumulation de lipides et de glucides au commencement de l'été pendant la phase de repos sexuel ; ces deux constituants présentent des teneurs maximales respectivement en été et en automne. Le début de la gamétogénèse s'accompagne d'une chute sensible des lipides cependant que les glucides

continuent d'augmenter jusqu'en octobre, vraisemblablement grâce à l'abondance des éléments phytoplanctoniques en cette période de l'année. A la fin de l'hiver, glucides et lipides sont à leur minimum. Leurs teneurs augmentent à nouveau au printemps avec le réchauffement des eaux et la pullulation du plancton, mais au moment de la ponte, au printemps, ils subissent après chaque émission une chute suivie d'une légère synthèse pendant la phase de restauration de la gonade. A la fin de la période de reproduction, le processus d'accumulation recommence.

La variation saisonnière des protéines semble moins claire. LUBET observe un maximum au début du printemps et un minimum en été. FRAGA (1956) constate au contraire, en Galice, un maximum à l'automne et un minimum au printemps. Ces derniers résultats semblent correspondre aux observations de GABOTT et BAYNE (1973) en Grande-Bretagne ; ces auteurs parlent en effet d'une chute des protéines à la fin de l'hiver et au début du printemps. Ils estiment que le glycogène accumulé en été est la principale source d'énergie en automne et au début de l'hiver ; très réduit à la fin de l'hiver, il est alors relayé par les protéines.

Comparant les minimums et les maximums des trois constituants précités dans les moules de Vigo et dans les moules de Hollande, FRAGA conclut que la moule de Vigo commence à engraisser en février et ne s'arrête qu'en octobre, tandis que celle de Hollande ne commence qu'en mai pour s'arrêter en août.

Selon LUBET, les valeurs extrêmes observées en pourcentage du poids vif seraient :

pour les glucides	:	0,40 à 7,02
pour les lipides	:	0,90 à 3,31
pour les protéines	:	10,46 à 14,50

## La reproduction.

Après une brève description de la glande génitale, on verra l'évolution de la gonade et les facteurs qui l'influencent. L'émission des produits génitaux dans le milieu ambiant, où a lieu la fécondation, fera l'objet d'un paragraphe particulier. On suivra ensuite le développement de la larve jusqu'à sa fixation.

### *Glande génitale et sexe.*

Chez la moule, la glande génitale ou gonade s'étend de façon diffuse dans le manteau. Elle est constituée d'une multitude de follicules (masses de cellules sécrétrices entourant l'extrémité en cul-de-sac du canal excréteur) où se forment, selon le sexe, les ovules ou les spermatozoïdes. Les canaux excréteurs ou gonoductes se regroupent jusqu'à ne plus former que quelques troncs principaux qui convergent en dessous du péricarde et les gonoductes terminaux, un de chaque côté du corps, aboutissent à deux papilles génitales situées près du muscle adducteur postérieur.

Les moules sont des animaux à sexes séparés et le nombre des mâles est à peu près égal à celui des femelles. LUBET (1959) a suivi pendant plusieurs années le cycle de nombreux individus et n'a jamais constaté de changement de sexe. Il a, par contre, observé quelques animaux hermaphrodites, mais dans la proportion maximale de 1/1 000 ; au moment de la maturité sexuelle, leur manteau présente un aspect particulier avec des zones femelles rouge-orangées et des zones mâles blanc-jaunâtres.

L'âge de la reproduction est atteint rapidement : dans le bassin d'Arcachon, selon LUBET, les moules nées au printemps émettent des produits génitaux dès l'automne si les conditions sont favorables ; celles nées à l'automne peuvent être mûres à la fin de l'hiver ou au printemps de l'année suivante.

Les phénomènes sexuels sont identiques chez *M. edulis* et *M. galloprovincialis*. Toutefois, lorsque ces deux variétés coexistent dans un même biotope, on constate chez *M. galloprovincialis* un cycle plus long ; la durée du stade de repos sexuel peut même être presque nulle (LUBET, 1959).

## **Evolution de la gonade.**

### **Description des phénomènes.**

CHIPPERFIELD (1953) a, le premier, distingué chez *Mytilus edulis* différentes étapes dans le développement de la gonade. Il les a résumées sous forme d'une échelle qui a été ensuite reprise par de nombreux auteurs, plus ou moins modifiée et appliquée à d'autres mollusques.

Elle comprend :

*un stade 0* qui correspond à la phase de repos sexuel ; au cours de cette période, qui débute dès la fin des dernières émissions de gamètes, les animaux accumulent de nombreuses réserves, glucides et lipides notamment ; leur manteau prend un aspect très homogène et une couleur ivoire ou orangée ; il s'épaissit, comprimant follicules et gonoductes ; il n'y a pas de produits génitaux visibles ;

*un stade I* où le manteau apparaît moins homogène que précédemment ; les follicules commencent à se développer et dessinent un fin réseau que l'on peut apercevoir ;

*un stade II* où les follicules deviennent de plus en plus apparents ; le manteau prend une teinte propre à chaque sexe : rouge-orangée pour les femelles, jaune-crème pour les mâles (cette différence de couleur n'est toutefois pas un critère infallible pour distinguer les deux sexes) ; les ovules et les spermatozoïdes sont bien formés mais encore immatures ;

*un stade III* au cours duquel la maturité sexuelle est atteinte : les gamètes sont prêts à être émis. La glande peut se vider en une ou plusieurs fois, puis le manteau devient translucide et rougeâtre.

Sur les côtes anglaises, CHIPPERFIELD ne constate qu'une ponte par an ; celle-ci, selon ses observations, ne dure en général que trois à quatre semaines, la plus grande partie des gamètes étant d'ailleurs libérée au cours des sept premiers jours ; les moules entrent ensuite dans la phase de repos sexuel. Cependant, des examens de gonades réalisés par HAVINGA en Hollande et BATTLE en Amérique, indiquant des périodes de reproduction beaucoup plus longues qu'en Angleterre, incitèrent CHIPPERFIELD à penser qu'il pouvait y avoir plusieurs pontes au cours d'une même saison de reproduction. Ceci fut effectivement mis en évidence par LUBET (1959) qui inclut dans le stade III de CHIPPERFIELD un stade dit de « restauration » où, après une émission, le manteau reprend un aspect homogène et une couleur orangée. Puis le dessin folliculaire réapparaît, la couleur du manteau change de nouveau en fonction du sexe : une nouvelle ponte se prépare.

Dans le bassin d'Arcachon, le délai qui s'écoule entre deux pontes successives peut varier de quinze jours à un mois selon la température et l'importance de la première émission : il est plus court lorsque celle-ci a été faible et que la température est élevée. Les pontes qui ont lieu à la fin de la période de reproduction libèrent moins de gamètes que celles du début. Par ailleurs, au cours de chaque stade de restauration, s'effectue une nouvelle synthèse de substances de réserve pour remplacer celles qui ont été consommées pendant la gamétogénèse précédente, mais cette nouvelle synthèse n'est que partielle d'où un appauvrissement progressif des réserves jusqu'à la fin de la période de reproduction. Les différents critères macroscopiques décrits plus haut sont beaucoup moins distincts chez les moules vivant dans des zones à caractères océaniques ; chez ces animaux, en effet, le tissu conjonctif du manteau subit une régression moins marquée et les stades I et II peuvent se dérouler simultanément (LUBET, 1959).

### **Facteurs influençant l'évolution de la gonade.**

#### *1. Position sur l'estran.*

Elle semble sans influence. On ne constate pas de différence notable dans le cycle sexuel de moules soumises à des conditions hydrologiques analogues mais situées à des niveaux différents.

#### *2. Salinité.*

Dans le bassin d'Arcachon, les salinités sont assez uniformes en été, alors qu'en hiver et au printemps on note de grandes variations : certaines stations ont un caractère franchement

océanique tandis que d'autres deviennent nettement saumâtres. Or, LUBET a observé qu'à la fin de l'hiver et au début du printemps, toutes les moules de ce bassin présentent le même degré d'évolution sexuelle. La salinité ne semble donc pas avoir une grande influence.

### 3. *Température.*

Les observations faites par divers auteurs indiquent incontestablement un lien entre la gamétogénèse et la température. L'influence de ce facteur est cependant plus ou moins nette selon les stades considérés.

a) Action sur le déclenchement de la gamétogénèse (apparition du stade I). CHIPPERFIELD constate que la gamétogénèse ne débute que lorsque la température de l'eau dépasse 7° C. LUBET, de son côté, observe un arrêt lorsque l'hiver est très froid. Cet auteur pense qu'il existe, au-dessous de 7-8° C, une limite inférieure en deçà de laquelle le déroulement des phénomènes sexuels serait impossible ou inhibé. Il est toutefois vraisemblable que cette limite peut varier selon les régions ou les populations considérées.

b) Influence sur le temps nécessaire à la maturation des gonades (stades I et II). Ce délai, qui peut varier de trois à six semaines, d'après CHIPPERFIELD, est d'autant plus court que la température monte rapidement.

c) Influence sur la longueur de la période de reproduction (stade III). Celle-ci dépend de la température moyenne annuelle des eaux. Plus cette moyenne est élevée, plus la reproduction dure longtemps. Les moules tropicales présentent un cycle étalé sur toute l'année. En Méditerranée (RAIMBAULT, 1966 ; DESGOUILLE, 1969), en Galice (ANDREU, 1968), on observe des pontes durant la majeure partie de l'année avec maximums au printemps et à l'automne. Dans le proche Atlantique et en Manche, les émissions les plus importantes ont lieu au printemps (mars à mai surtout), suivies d'une période de repos sexuel en été. De nouvelles pontes peuvent avoir lieu à l'automne et en hiver si la température n'est pas trop basse. Dans les zones nordiques (Hollande, Danemark, Ecosse), on constate l'absence de pontes hivernales et un décalage du cycle sexuel vers les mois d'été.

Un excellent exemple de l'influence que peut avoir la température sur la durée du cycle sexuel des moules est donné par LUBET. Dans le bassin d'Arcachon, les moules vivant en zones nettement saumâtres commencent leur gamétogénèse vers le mois de septembre. Si la température n'est pas trop basse, la maturité, atteinte fin décembre, est suivie d'émissions qui se poursuivent jusqu'à fin mai. Par contre, dans les stations à caractère franchement océanique où les conditions thermiques sont beaucoup plus stables et où la température descend rarement au-dessous de 12° C, la maturité peut être atteinte dès la fin du mois d'août ; les pontes commencent à cette époque et se poursuivent tout au long de l'automne et de l'hiver. Comme dans les stations saumâtres, elles connaissent un maximum au printemps mais elles durent jusque fin juin. Entre ces deux extrêmes, la durée du cycle sexuel passe par tous les intermédiaires.

d) Achèvement de la reproduction. Apparition du stade 0 et sa durée. Sur les côtes du sud-ouest de la France, LUBET (1959) constate que la période de reproduction se termine à la fin du printemps ou au début de l'été, lorsque la température dépasse 16 à 18° C. Un nouveau cycle sexuel commence en automne, mais à ce moment la température est redescendue au-dessous de 20° C. L'auteur suggère l'existence d'une température limite, située vers 20° C, au-dessus de laquelle les phénomènes de gamétogénèse seraient inhibés. Le stade de repos sexuel commencerait alors. Il est cependant évident qu'une telle température n'est pas nécessaire à l'apparition de ce stade, sinon les moules des régions nordiques ne le connaîtraient pratiquement pas, or il n'en est rien.

Une fois le stade de repos atteint, la température semble sans influence sur sa durée qui peut être analogue chez des moules vivant dans des régions où les conditions thermiques sont très différentes.

### 4. *Nutrition.*

LUBET (1959) émet l'hypothèse d'une influence des variations quantitatives et qualitatives du phytoplancton sur le cycle sexuel des moules. Des animaux mis expérimentalement à jeûner voient en effet leur maturité sexuelle retardée et la quantité de gamètes qu'ils émettent diminuée. Il n'y a pas ensuite de restauration et d'accumulation de réserves.

En ce qui concerne l'aspect qualitatif, LUBET observe dans le bassin d'Arcachon une coïncidence entre les phénomènes suivants : au printemps, pullulation de péridiniens, brusque apparition de réserves (glucides et lipides) dans les tissus des moules et arrêt des phénomènes de gamétogénèse ; à l'automne, maximum de l'abondance des diatomées, seconde augmentation du taux de glycogène dans les tissus et départ d'un nouveau cycle sexuel. L'auteur pense que, dans les deux cas, ces apports importants d'éléments nouveaux dans leur alimentation modifieraient le métabolisme des moules. Une des conséquences de cette modification serait l'instauration et la durée du stade de repos sexuel. Cette hypothèse reste toutefois à vérifier.

#### 5. Action du système nerveux.

Outre ces facteurs écologiques, d'autres causes ont une action sur la reproduction de la moule. En particulier, LUBET (1959) a montré que l'intégrité des ganglions cérébroïdes était indispensable pour que le cycle sexuel soit normal. Leur ablation entraîne des perturbations importantes.

#### 6. Résumé.

a) La salinité et la position sur l'estran paraissent sans influence directe sur l'élaboration des produits génitaux ou gamétogénèse.

b) Celle-ci semble ne pas avoir lieu lorsque la température descend au-dessous d'une certaine limite, pas très bien définie, qui varie sans doute selon les lieux et les populations considérées, mais doit vraisemblablement se situer vers 5-7° C.

c) Lorsque la gamétogénèse est déclenchée, plus vite la température monte, plus tôt le stade de maturité est atteint.

d) La longueur de la période de reproduction dépend aussi de la température : les animaux vivant dans des régions septentrionales ont des périodes de reproduction qui durent moins longtemps que ceux vivant dans des régions méridionales.

e) En revanche, une température trop élevée (supérieure à environ 20° C) semble entraîner un arrêt des phénomènes de gamétogénèse, mais cela reste encore à vérifier ; une telle température n'est cependant pas nécessaire pour que puisse apparaître le stade de repos sexuel.

f) La température paraît sans influence sur la durée du stade de repos sexuel.

g) Les variations qualitatives et quantitatives du phytoplancton ont sans doute une influence sur l'instauration et la durée de ce stade de repos.

### **Emission des produits génitaux.**

#### **Description du phénomène.**

Lorsqu'ils sont arrivés à maturité, les produits génitaux sont expulsés dans le milieu extérieur où a lieu la fécondation. Cette émission se fait grâce aux mouvements de cils situés sur l'épithélium des gonoductes. Chez le mâle, le sperme est évacué sous forme d'un mince filet continu, sans mouvement de la coquille ; chez la femelle, les ovules s'agglomèrent en des sortes de boudins qui se désagrègent ensuite facilement. Des contractions du muscle adducteur postérieur peuvent aider à projeter les ovules dans le milieu extérieur. Ils mesurent à ce moment, pour la plupart, 60 à 70  $\mu$ . HRS-BRENKO (1973) observe qu'une femelle de *M. galloprovincialis* de 33 mm peut pondre environ un million d'œufs.

#### **Facteurs influençant l'émission des produits génitaux.**

##### 1. Facteurs écologiques.

Lorsque la gonade est arrivée à maturité (stade III) et que les produits génitaux sont prêts à être émis, l'animal parvient à ce que LUBET appelle un stade instable ; il devient très sensible à la moindre excitation et y répond par l'émission de produits génitaux. C'est ainsi que toute variation brusque du milieu : température, salinité, pression hydrostatique, action mécanique quelconque,

provoque la ponte. En revanche, les mêmes stimuli n'ont aucun effet sur un animal qui n'est pas sexuellement mûr. Ceci est important et explique pourquoi, dans la nature, la variation brutale de certains facteurs peut ne pas être suivie d'émission.

En ce qui concerne la température, BOUXIN (1954) constate que les moules de la région de Concarneau n'émettent leur frai que lorsque la température atteint 10° C. LUBET (1959) pense qu'il existerait des limites au-delà desquelles les émissions de gamètes n'auraient pas lieu. La limite inférieure dépendrait de la salinité : elle serait d'autant plus basse que la salinité serait plus faible : entre 7,5 et 9° C à 20-27‰, vers 10-11° C à 29-31‰ ; la limite supérieure semblerait se situer vers 20° C, mais elle n'a pu encore être démontrée. SALINES (1960) signale aussi une action inhibitrice des basses températures : des *Mytilus galloprovincialis* sexuellement mûrs émettent des produits génitaux à 13-14° C mais cessent toute émission entre 2 et 6° C ; par contre, ce même auteur a obtenu des pontes à des températures supérieures à 20° C.

La situation sur l'estran peut aussi avoir une influence sur la libération des produits génitaux, en ce sens que certains stimuli, variation de température par exemple, sont plus importants pour des animaux qui restent émergés un certain laps de temps.

Des recherches menées en laboratoire ont aussi permis de montrer que l'action simultanée de plusieurs stimuli a beaucoup plus d'effet que l'action d'un seul d'entre eux.

De ce qui précède, il ressort que toute manipulation des moules lorsqu'elles sont en phase instable (arrachage de leur support, transport, séjour hors de l'eau plus ou moins prolongé), tout retrempe dans des eaux dont la température et la salinité sont différentes de celles du milieu d'origine, peuvent provoquer la ponte. Les animaux étant ensuite très affaiblis, des mortalités importantes risquent de s'ensuivre.

#### 2. Substances provenant des gamètes eux-mêmes.

Des expériences (LUBET, 1959) ont permis de montrer que les spermatozoïdes des moules sécrètent ou véhiculent avec eux des substances qui agiraient comme stimuli sur les animaux mûrs dont ils déclencheraient la ponte ou l'éjaculation. On peut penser alors que, dans la nature, des variations brusques du milieu incitent quelques mâles mûrs à éjaculer. Les substances émises par les spermatozoïdes vont à leur tour exciter d'autres individus prêts à pondre, d'où une généralisation des émissions facilitant la fécondation. On ignore encore si les ovules, une fois expulsés dans l'eau, émettent des substances ayant une action analogue.

#### 3. Action du système nerveux.

Les ganglions cérébroïdes et viscéraux exercent un contrôle important sur l'émission des gamètes et le stade de restauration de la gonade qui y fait suite (LUBET, 1959).

#### 4. Influence du cycle lunaire.

Le problème d'une éventuelle relation entre les émissions de larves de bivalves et le cycle lunaire a été soulevé par de nombreux auteurs. CHIPPERFIELD (1953), LUBET (1959) constatent que les pontes ont le plus souvent lieu au début ou aussitôt après une période de vives-eaux (pleine ou nouvelle lune). BOUXIN (1954), toutefois, n'observe pas l'existence d'une telle relation.

En fait, on ne peut parler d'une influence lunaire, mais si les animaux sont mûrs et prêts à pondre, les conditions qui règnent pendant les périodes de grandes marées (courants violents, variations de pression, de température...) font que les stimuli externes sont particulièrement importants à ces moments-là et déclenchent les émissions.

### **Vie larvaire.**

Bien que certains auteurs aient pu penser que la moule, comme l'huître plate, incubait ses larves, il n'en est rien : ovules et spermatozoïdes sont émis dans l'eau où a lieu la fécondation. Selon CHIPPERFIELD (1953), à une température de 15° C, les spermatozoïdes restent actifs et les ovules fécondables pendant au moins trois heures.

Les larves des lamellibranches en général et celles des moules en particulier ont fait l'objet de nombreuses études : les connaissances acquises à ce jour l'ont été grâce à des cultures réalisées en laboratoire à partir d'œufs fécondés artificiellement.

### Développement de la larve, sa métamorphose.

Aussitôt après la fécondation, l'œuf se segmente. De couleur jaune-orangée, il est lourd et a tendance à couler. En quelques heures, on voit apparaître une larve ciliée n'ayant pas encore de coquille. Puis celle-ci se forme et se développe au point d'envelopper l'animal en entier ; le tube digestif devient fonctionnel ; les cils s'allongent et forment une couronne portée par un disque mobile situé sur la face apicale : c'est le velum (à ne pas confondre avec le velum de l'adulte) qui peut se rétracter entièrement entre les valves et, par ses mouvements, permet à la larve de nager et de s'alimenter. Ce stade, dit « véligère » à cause du velum, peut être atteint au bout de 24 à 48 heures ; la larve mesure alors, en moyenne, 90  $\mu$  dans sa plus grande dimension.

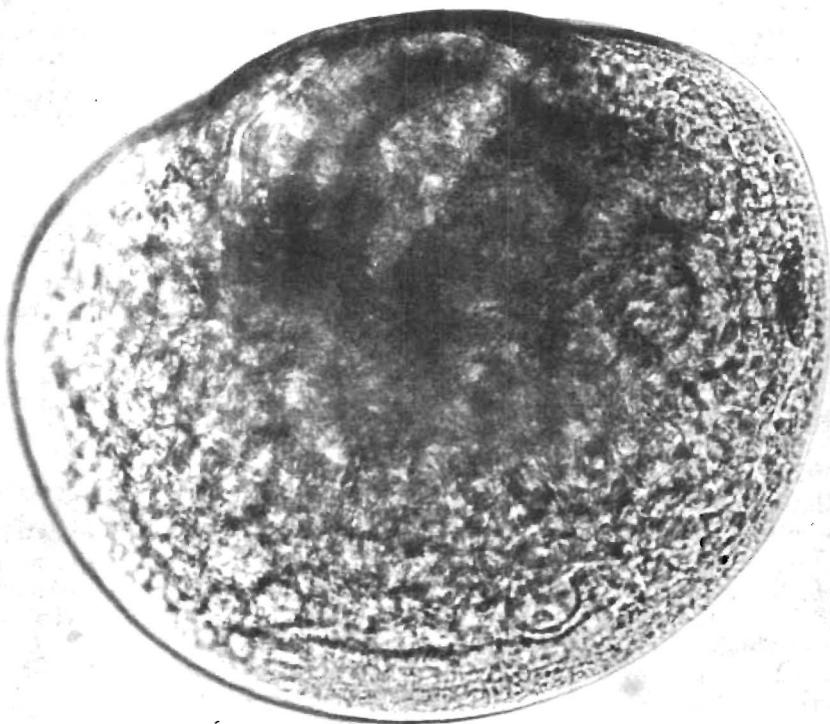


FIG. 110. — Larve de *M. edulis* L.

Lorsqu'elle atteint 210  $\mu$  environ (fig. 110), on voit apparaître successivement le pied, puis deux taches pigmentées : les « yeux ». Le pied croît rapidement et permet bientôt à la larve de ramper et d'explorer les supports qu'elle rencontre ; il possède à ce stade neuf sortes de glandes dont chacune a un rôle spécifique au cours de la reptation puis, ultérieurement, de la fixation (LANE et NOTT, 1975). Celle-ci a lieu dès que la larve, prête à se métamorphoser en une jeune moule, rencontre un support qui lui convient. Le velum disparaît, remplacé par les branchies qui avaient commencé à se former ; les palpes labiaux apparaissent ; il y a une réorganisation générale de tous les organes.

BAYNE (1965) a toutefois montré que si l'animal prêt à se métamorphoser ne rencontre pas aussitôt de substrat convenable, la métamorphose peut être retardée jusqu'à six semaines, ce qui représente une augmentation considérable des chances de survie. Néanmoins, le velum commence à dégénérer, d'où perturbation des courants alimentaires et diminution du pouvoir nutritionnel. A la limite, la larve devient incapable de se nourrir et la croissance est stoppée. Cette régression

du velum entraîne aussi une diminution des facultés de nage : l'animal a de plus en plus tendance à ramper ; s'il ne trouve toujours pas de support, il est condamné à mourir.

### Taille des larves.

Les auteurs qui ont étudié la larve de la moule ont pratiquement tous observé de très grandes variations de taille. LOOSANOFF et DAVIS (1963), BAYNE (1965) indiquent que des larves issues de mêmes parents et élevées dans des conditions strictement identiques présentent néanmoins des tailles très différentes. Une première conclusion est qu'on ne peut donc évaluer l'âge d'une larve en fonction de sa taille.

D'autre part, les auteurs ne sont pas d'accord en ce qui concerne les dimensions atteintes par la larve au moment de sa métamorphose : 215 à 300  $\mu$  (LOOSANOFF et DAVIS, 1963) ; 260  $\mu$  (BAYNE, 1965) ; 250 à 400  $\mu$  (JORGENSEN dans THORSON, 1946) ; 360 à 470  $\mu$  (REES, 1954, cité par BAYNE, 1965). BAYNE pense que certains auteurs ont peut-être confondu avec des larves d'autres espèces, mais qu'il n'est pas exclu non plus que la croissance de l'animal puisse continuer entre le moment où il est prêt à se métamorphoser et celui où il trouve un support où se fixer. Il se peut aussi que les tailles maximales varient selon les lieux. Quoi qu'il en soit, ce critère devra être utilisé avec précaution pour identifier les larves dans le plancton.

### Comportement des larves.

Les larves, nous l'avons vu, sont capables de nager. Leur comportement a été étudié par différents auteurs (BAYNE, 1964 a ; VERWEY, 1966). Leur réponse à la lumière et à la pesanteur semblent varier avec l'âge. Selon BAYNE, les larves auraient tendance à se concentrer vers la surface pendant la majeure partie de leur vie et à migrer vers le fond lorsqu'elles approchent de la métamorphose.

### Action de différents facteurs sur la vie des larves.

#### 1. Température.

Si la fécondation a lieu à toutes les températures comprises entre 5 et 22° C, l'œuf ne commence son développement qu'entre 8 et 18° C (BAYNE, 1965). Selon HRS-BRENKO (1973) la température la plus favorable pour atteindre le stade véligère se situerait entre 15 et 20° C. La larve, quant à elle, peut vivre entre 5 et 22° C, mais ne se développe réellement qu'à partir de 10° C. De 10 à 15° C environ, la vitesse de croissance augmente considérablement avec la température ; elle continue d'augmenter de 15 à 20° C ; au-dessus de 20-25° C, elle diminue et une forte mortalité apparaît (BAYNE, 1965 ; HRS-BRENKO et CALABRESE, 1969 ; HRS-BRENKO, 1973). Il est toutefois vraisemblable que les températures indiquées ci-dessus peuvent varier légèrement selon les zones ou les populations considérées. Il en est de même pour le temps mis à atteindre le stade de métamorphose : selon BAYNE, des larves placées dans des conditions optimales en ce qui concerne la nourriture atteignent ce stade en 16 à 20 jours à 16° C, 34 à 38 jours à 11° C ; HRS-BRENKO (1973), par contre, observe un délai d'une vingtaine de jours à 22,5° C. La température agit aussi (BAYNE, 1965) sur la durée de la métamorphose qui a lieu en 2 jours à 21-22° C ; 43 à 46 jours à 10-11° C. La vie de la larve, depuis la fécondation jusqu'à sa transformation en une jeune moule, va donc durer de 18 à 84 jours. Ces chiffres ont été obtenus avec des animaux élevés en laboratoire, mais BAYNE indique que dans la nature ils peuvent être légèrement plus bas. Rappelons aussi qu'en présence de support convenable, la vie libre de la larve cesse lorsque le stade de métamorphose est atteint.

#### 2. Salinité.

La fécondation a lieu pour toutes les salinités comprises entre 15 et 40 ‰. Si les larves survivent bien entre ces deux extrêmes, elles semblent par contre avoir des exigences plus grandes pour leur croissance. La limite inférieure paraît dépendre de l'origine des larves : des individus issus de parents vivant dans des zones dessalées pourront en effet se développer à 14 ‰, tandis que pour d'autres il faudra plus de 20 ‰ (BAYNE, 1965). Quant à la valeur optimale, elle varie non seulement avec l'origine des moules mais aussi avec la température. Elle peut se situer entre 20

et 32 ‰ à 15-16° C, d'après BAYNE ; entre 25 et 30 ‰ à 20° C, d'après HRS-BRENKO et CALABRESE. Selon BAYNE, la salinité aurait probablement aussi une influence sur la durée de la métamorphose.

### 3. Nourriture.

BAYNE (1965) a montré que les larves de moules peuvent survivre sans s'alimenter pendant de longues périodes mais se développent plus vite si elles sont bien nourries. En revanche, une plus grande abondance de nourriture semble être sans effet sur la durée de la métamorphose.

### 4. Facteurs divers.

En dehors de l'action que peuvent avoir sur leur développement la température et la salinité, les larves ont à affronter, au cours de leur vie pélagique, de nombreux dangers. Parmi eux citons : les animaux planctonophages (dont les moules elles-mêmes) qui se nourrissent en partie à leurs dépens ; les courants contre lesquels elles ne peuvent lutter et qui les entraînent souvent loin des zones où une fixation est possible ; les substances chimiques diverses (insecticides, herbicides, etc.) qui les tuent à faible dose ; certains organismes planctoniques toxiques même à faible densité ; les concentrations excessives d'organismes habituellement inoffensifs qui peuvent affecter les larves soit directement en les tuant, soit indirectement en appauvrissant le milieu en substances indispensables à leur développement.

### Fixation.

Nous avons vu que la larve, arrivée au moment de sa métamorphose et ayant trouvé un support convenable, s'est fixée sur ce dernier à l'aide de son byssus. La métamorphose la transforme en une jeune moule semblable à l'adulte.

Que ce soit en laboratoire ou dans la nature, on constate invariablement des fixations faibles sur les surfaces lisses ; elles sont par contre abondantes sur les effilochures des cordes, sur les colonies d'hydriaires, les algues filamenteuses et partout où il y a des aspérités ; ces dernières, selon CHIPPERFIELD (1953), stimuleraient la formation du byssus.

Cette fixation n'est cependant pas définitive. Plusieurs auteurs signalent en effet l'apparition de très jeunes moules sur des algues ou des hydriaires, puis leur disparition. VERWEY (1952) pense que ces jeunes moules détachent leur prise du support et se refixent ailleurs. Les observations de BAYNE (1964 *b*) montrent en effet une première fixation sur des substrats filamenteux. Puis le jeune naissain traverse une phase migratoire où il est transporté par les courants et peut, à plusieurs reprises, s'attacher et se détacher ; sa taille dépasse rarement 1,5 mm. Une fixation définitive est enfin réalisée ; elle a lieu dans le mois qui suit la première fixation.

### Résumé.

a) Les moules sont des animaux à sexes séparés. La glande sexuelle (gonade) est diffuse dans le manteau.

b) Après un stade de repos au cours duquel l'animal accumule des réserves, les produits génitaux se forment dans la gonade ; arrivés à maturité, ils sont émis dans l'eau. Des variations brusques du milieu favorisent cette émission.

c) Aussitôt après la ponte, il peut y avoir formation de nouveaux produits génitaux qui donneront lieu à une seconde émission. Plusieurs pontes peuvent ainsi se succéder au cours de la période de reproduction.

d) La fécondation a lieu dans l'eau ; elle donne naissance à un œuf qui se transforme en une larve nageante.

e) Lorsqu'arrive le moment de la métamorphose, la larve se pose sur un support, s'y fixe à l'aide de son byssus et se transforme en un individu semblable à l'adulte. Toutefois, s'il n'y a pas de support convenable dans l'immédiat, la métamorphose peut être retardée ce qui augmente les chances de survie. Des phénomènes de dégénérescence commencent néanmoins à apparaître et arrive le moment où, si elle n'a toujours pas trouvé à se fixer, la larve est condamnée à mourir.

f) Parmi les facteurs écologiques, la température est l'un des plus importants. Elle agit : sur la formation des produits génitaux qu'elle ralentit ou accélère et il semble, en outre, exister des limites au-delà desquelles la gamétogénèse semble inhibée ou impossible ; sur la longueur de la période de reproduction ; sur la vitesse de croissance de la larve ; sur la durée de la métamorphose.

g) Après une première fixation, la jeune moule abandonne souvent son support et se laisse entraîner au gré des courants. La fixation définitive peut n'avoir lieu qu'un mois plus tard.

## Les ennemis.

Les ennemis des moules sont de trois sortes : les prédateurs, les compétiteurs et les parasites. Les prédateurs tuent et dévorent leur proie. Les compétiteurs, qui sont surtout des compétiteurs alimentaires, se nourrissent comme les moules ; s'ils sont nombreux, ils réduiront donc la quantité d'éléments nutritifs mise à la disposition de ces dernières. Les parasites sont plus intimement liés à leur hôte : on les trouve dans la cavité branchiale, sur les branchies, les palpes labiaux, ou à l'intérieur même de l'hôte, dans le tube digestif, les vaisseaux sanguins, les tissus du manteau, etc. Ils vivent aux dépens de l'animal qui les héberge.

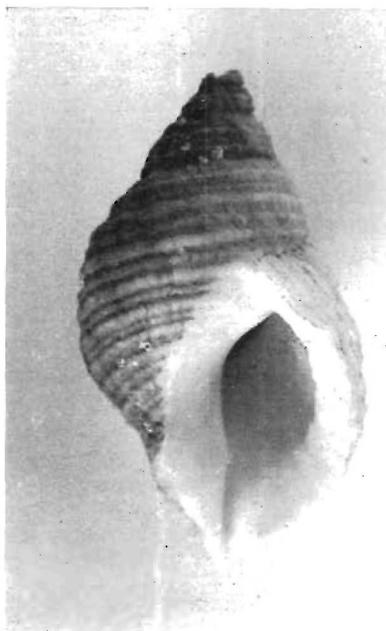


FIG. 111. — *Purpura lapillus*.

Les prédateurs et les compétiteurs des moules le sont aussi, pour la plupart, des huîtres. On se reportera donc à ce qui a été dit à ce sujet ; on se contentera ici d'en énumérer les principaux. En revanche, on insistera sur le parasite *Mytilicola intestinalis* : bien que se rencontrant aussi chez l'huître, ce copépode est en effet plus spécifique des moules.

### Prédateurs.

Les plus importants sont : les astéries, qui sont de loin les ennemis les plus redoutables ; les bigorneaux perceurs, avec notamment *Purpura lapillus* L. (fig. 111) qui, dans certaines régions, se nourrit presque exclusivement de moules ; les crabes, très redoutés en Grande-Bretagne ; certains oiseaux : selon DARE (1966), la plupart des huîtriers-pies qui hivernent sur les côtes britanniques se nourrissent surtout de moules et de coques ; les goélands, les macreuses, les eiders (DUNTHORN, 1971) sont aussi rendus responsables de dégâts occasionnés aux moules.

### Compétiteurs.

Parmi eux, on citera : les tuniciers qui, en Méditerranée, se fixent très nombreux sur les cordes ; les crépidules, devenues très abondantes sur certaines moulières, en Manche notamment ; les balanes. En plus de la compétition, ces dernières rendent certains secteurs inexploitable car il est difficile d'en débarrasser correctement les coquilles des moules dont la valeur marchande se trouve diminuée.

### Parasites.

#### Protozoaires.

On les rencontre dans la cavité palléale, sur les branchies, les palpes labiaux, le pied, dans la glande digestive, etc. Les relations entre ces parasites et la moule ne sont pas toujours très bien

définies : quelques genres sont à l'origine de tuméfactions, d'autres semblent se nourrir aux dépens des tissus de leur hôte, mais les dommages occasionnés paraissent peu importants.

### Trématodes digénétiques.

Ce sont des vers plats qui ont un cycle complexe comportant le passage dans plusieurs hôtes. L'adulte vit dans un vertébré et expulse ses œufs à l'extérieur. La larve qui s'en échappe, le miracidium, pénètre dans un premier hôte et s'y transforme en sporocyste, sorte de sac où se forment de nouveaux organismes : les rédies. Celles-ci à leur tour donnent naissance à un troisième type d'organisme, la cercaire, qui sort généralement de l'animal qui l'héberge et va s'enkyster (stade métacercaire) dans un deuxième hôte. Cet enkystement peut toutefois avoir lieu à l'extérieur ou dans le premier hôte. La métacercaire est absorbée par l'hôte définitif dans lequel elle se transforme en adulte.

On rencontre dans la moule des sporocystes, des cercaires ou des métacercaires de plusieurs genres de trématodes : *Gymnophallus*, *Bucephalus*, etc. Ces parasites envahissent le manteau, les gonades, les palpes labiaux ou la glande digestive. Certains semblent ne pas posséder un très grand pouvoir pathogène tandis que d'autres peuvent, soit être cause d'un amaigrissement du mollusque, voire de sa mort, soit provoquer la formation de perles dans le manteau, soit encore être responsables d'une castration de la moule. BRETON (1970) constate une accélération de la croissance des moules de la région de Coutances (Manche) lorsqu'elles sont infestées par *Bucephalus mytili*.

### Gastéropodes.

*Odostomia scalaris* (MAC GILLIVRAY) a été observé en Angleterre chez *Mytilus edulis* (COLE et HANCOCK, 1955). Ce minuscule gastéropode (4 à 5 mm), appartenant à la famille des pyramidellidés, se loge sur le bord interne des valves du mollusque dont il rongé le manteau ; celui-ci, irrité, réagit en se rétractant et en sécrétant une poche qui l'isole du parasite. Lorsque les *Odostomia* sont nombreux, tout le bord de la coquille est affecté ; la moule maigrit et finit par mourir.

### Crustacés.

#### 1. Décapodes.

*Pinnotheres pisum* L. Ce petit crabe (fig. 112) vit dans la cavité du manteau et se nourrit de particules filtrées par les branchies de son hôte. On le trouve généralement isolé ou par deux (un mâle, une femelle), plus rarement par trois (deux mâles, une femelle).

Bien que certains auteurs aient pu penser que son cycle de développement nécessite deux hôtes, la moule étant le second, HUARD et DEMEUSY (1966) ont montré que *P. pisum* peut envahir *M. edulis* dès la fin de sa vie libre.

Les observations de SEED (1969) indiquent qu'il y a lésion des branchies chez les moules infestées, ce qui trouble le mécanisme de filtration et peut entraîner un amaigrissement du mollusque. La présence du crabe semble par contre n'avoir aucune influence sur la gamétogénèse.

Les relations entre le pinnothère et la moule demandent à être précisées. On considère souvent que *P. pisum* est un commensal de la moule. Il est bon de rappeler que, lorsqu'il y a commensalisme entre deux animaux, chacun des partenaires trouve un avantage à la présence de l'autre ; néanmoins, cette association n'est pas indispensable, chacun pouvant vivre sans l'autre. Il en va différemment des relations qui lient le pinnothère à son hôte : le crabe, en effet, ne peut vivre sans la moule qui l'abrite ; celle-ci, de son côté, non seulement ne trouve aucun avantage à la présence du crabe, mais encore est blessée par ce dernier. Plusieurs auteurs (CHENG, 1967) pensent que *P. pisum* est un parasite au vrai sens du mot, mais ceci impliquerait que le crabe prélève dans la substance de la moule ce qu'il ne trouve pas dans le milieu environnant. Il faudrait donc mieux connaître la physiologie des pinnothères avant de les classer définitivement dans les parasites. Toutefois, et jusqu'à plus ample informé, ils seront considérés comme tels.

2. Copépodes.

a) *Pseudomyicola spinosus* (RAFFAELLI et MONTICELLI). Ce parasite, décrit dès 1885 sous le nom de *Lichomolgus spinosus*, vit normalement dans la cavité de la moule de Méditerranée. Selon PENSO (1953), il peut se fixer sur les branchies et apporter quelque trouble dans la circulation de l'eau et le cheminement des particules alimentaires. En 1964, LE DANTEC et BOREL le signalent dans la glande digestive de moules du littoral atlantique, mais ces deux auteurs ne constatent pas de corrélation entre le parasite (dont la taille va de 1,5 à 3 mm) et l'état d'engraissement de son hôte.

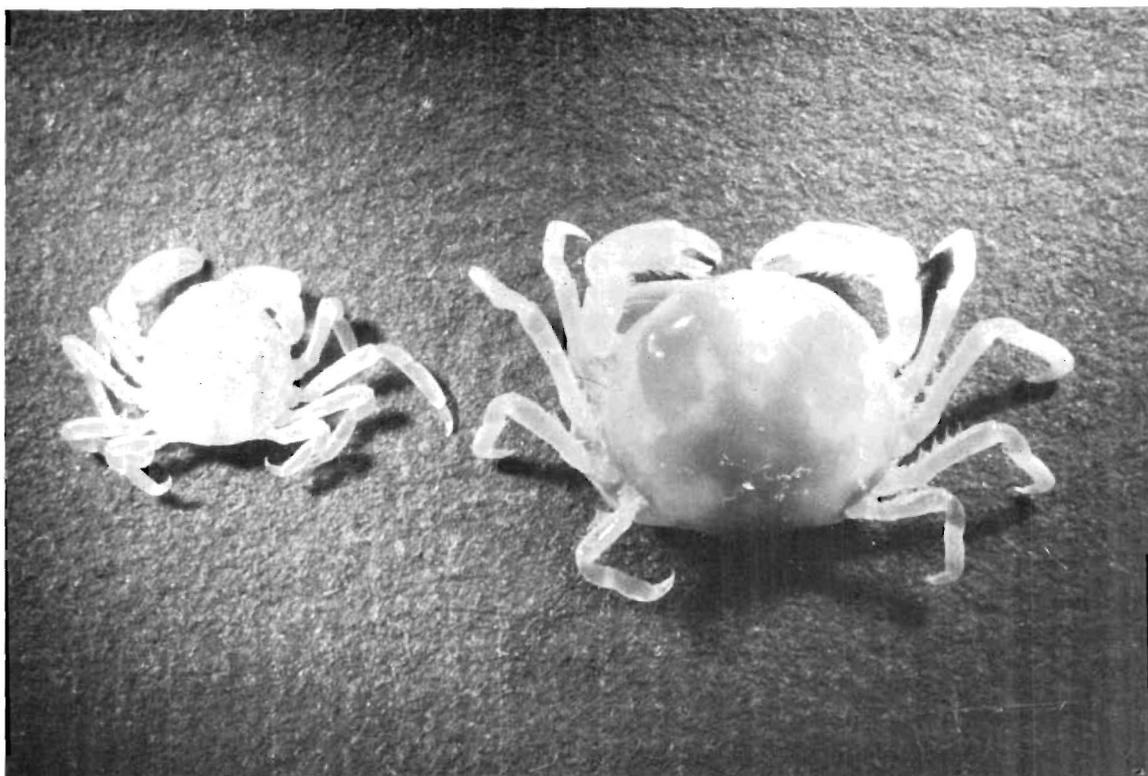


FIG. 112. — *Pinnotheres pisum* L. A gauche, mâle ; à droite, femelle.

b) *Modiolicola insignis* (AURIVILLIUS). Ce petit copépode (les mâles ont une taille de 1 mm, les femelles 1,25 mm) se rencontre dans la cavité du manteau des moules et des modioles (DETHLEFSEN, 1970).

c) *Mytilicola intestinalis* (STEUER). Ce parasite bien connu a fait couler beaucoup d'encre. Il est décrit pour la première fois en 1902 par STEUER qui le découvre dans des moules récoltées à Trieste. Puis on le signale, par-ci par-là, sur les côtes méditerranéennes d'abord, sur celles de l'Atlantique ensuite, mais on ne le rend responsable d'aucun dégât. En 1949, son apparition massive en Hollande coïncide avec une forte mortalité des moules. Depuis, son aire de répartition n'a cessé de s'étendre et à l'heure actuelle il est présent dans de nombreuses régions de la Mer du Nord et de l'Atlantique.

Le corps, rouge vif, bien qu'occasionnellement certains individus puissent être incolores, est allongé, vermiforme. La tête porte deux paires d'antennes ; il y a cinq segments thoraciques ; la segmentation de l'abdomen est incomplète. A maturité, la femelle (fig. 113) porte à son extrémité postérieure deux sacs ovigères longs et étroits. Elle peut mesurer jusqu'à 10 mm alors que le mâle ne dépasse guère 4 mm. Ces dimensions peuvent toutefois varier avec l'origine et la taille des moules infestées (WILLIAMS, 1969 a ; DETHLEFSEN, 1970).

Commun chez les moules où il peut être très abondant (jusqu'à 60 individus par hôte), on peut aussi rencontrer *Mytilicola* chez les huîtres, les coques et d'autres mollusques. Il vit dans l'intestin moyen de la moule, mais les très jeunes stades se trouvent surtout dans les canaux de la glande digestive, ce qui les rend plus dangereux encore que les adultes (CAMPBELL, 1970).

C'est un animal extrêmement résistant (KORRINGA, 1968). Il survit à des températures allant de 0° C et moins à 30° C et supporte aussi bien des eaux saumâtres, voire presque douces, que des eaux sursalées. Quelques auteurs (HEPPER, 1955 ; DETHLEFSEN, 1970) pensent qu'une légère dessalure lui serait favorable mais ce point de vue est contesté (ANDREU, 1963). Le parasite supporte bien mieux que son hôte des conditions anaérobies. Quant à la larve, le manque de nourriture ne la gêne pas car les réserves contenues dans l'œuf sont suffisamment importantes pour lui permettre de se développer jusqu'au moment où elle pourra infester une moule.



FIG. 113. — *Mytilicola intestinalis* St. Femelle avec sacs ovigères.

La reproduction de *Mytilicola* est sexuée, mais son époque et sa durée ne sont pas encore très bien précisées. L'évolution, au cours des saisons, du nombre de femelles portant des sacs ovigères et du nombre de très jeunes parasites devrait permettre d'apporter une réponse, mais la difficulté vient de ce que l'on trouve des femelles mûres durant toute l'année ou presque, tandis que le nombre de parasites immatures diffère énormément selon les auteurs. Les observations de certains semblent même indiquer qu'il peut y avoir en même temps un très grand nombre de femelles œuvées et très peu de jeunes. Ceci suggère que, dans certaines conditions, l'éclosion des œufs peut être retardée. A l'heure actuelle, il semble généralement admis que la reproduction a lieu dès que la température atteint 6 à 8° C mais les avis diffèrent en ce qui concerne l'infestation : WILLIAMS (1969 b) pense qu'il y a lieu de distinguer une période de reproduction et une période d'infestation. La première, caractérisée par la formation des sacs ovigères, durerait tant que la température excède 8° C, ce qui rejoint l'opinion générale ; par contre, la seconde qui comprendrait l'éclosion des œufs, le développement des larves et l'infestation des moules, n'aurait lieu que pour des températures de 18 à 20° C. Ceci n'est pas l'avis de tout le monde : KORRINGA, CAMPBELL ont en effet observé des infestations en hiver. BOLSTER (1954) signale d'ailleurs que le développement des œufs jusqu'au stade copépodite a été observé pour des températures allant de 6 à 19° C.

L'œuf donne naissance à une larve nauplius qui se métamorphose en métanauplius, puis en copépodite I. Ces trois stades sont libres ; le dernier est le stade infestant. La larve qui, au cours des deux premiers stades, nageait plutôt en surface, tend à se mouvoir vers le fond. Ceci explique que, dans les zones où il n'y a pas de courant violent, les moules situées le plus bas sur l'estran sont les plus infestées ; ce phénomène ne peut en effet être dû à une immersion plus longue des mollusques puisque ceux fixés sur des objets flottants (bouées, chaînes d'amarrage, etc.), et donc immergés 24 heures par jour, ne sont généralement que légèrement parasités. Le stade infestant peut être atteint très rapidement : en 40 heures à 13-14° C (GRAINGER, 1951), en 36 à 48 heures à 18° C (BOLSTER, 1954), en moins de 24 heures à 20° C (WILLIAMS, 1969 b). Dès qu'il a atteint

ce stade, le parasite cherche un hôte. Selon HOCKLEY (1951), la durée de la vie libre n'excéderait pas 10 à 14 jours; BOLSTER rapporte que des copépodites peuvent cependant vivre jusqu'à 15 jours. Passé ce délai, s'il n'a toujours pas trouvé d'hôte, le *Mytilicola* meurt.

La plupart des auteurs pensent actuellement que le parasite est avalé par la moule avec sa nourriture. Dans un tel processus, où le parasite reste passif, le degré d'infestation dépend, entre autre, de la vitesse de filtration du mollusque lorsque des stades infestants sont présents dans l'eau. On devrait alors s'attendre à rencontrer davantage de *Mytilicola* chez l'huître que chez la moule, or il n'en est rien. BOLSTER a mis des moules (*M. edulis*) et des huîtres plates (*O. edulis*) en présence de copépodites de *Mytilicola*; un mois après, seules les moules étaient parasitées. Cela montre qu'il y a vraisemblablement une certaine spécificité parasitaire.

Selon KORRINGA, si les conditions sont favorables il peut ne s'écouler que sept à huit semaines entre l'éclosion et la maturité sexuelle. Cet auteur estime que la longévité de *Mytilicola* ne doit pas dépasser neuf à dix mois en Mer du Nord et peut être inférieure à six mois dans des régions plus chaudes comme l'Espagne.

Bien que largement réparti sur les côtes européennes, *Mytilicola* n'est cependant pas présent partout. La courte durée du stade larvaire, la présence nécessaire, pour que la reproduction puisse avoir lieu, d'un mâle et d'une femelle dans un même hôte, le petit nombre d'œufs produits par chaque femelle (deux à trois cents pour les deux sacs ovigères, d'après BOLSTER), la faible longévité, sont autant de facteurs qui limitent son extension. Celle-ci est réalisée par le transfert dans des zones non encore infestées, de moules parasitées fixées sur la coque de bateaux ou destinées au reparage. Une fois le parasite introduit, il n'est plus possible de le faire disparaître.

L'action néfaste de *Mytilicola* sur son hôte n'est plus à démontrer: en plus des lésions locales de l'épithélium digestif dues aux déplacements du parasite dans l'intestin (COUTEAUX-BARGETON, 1953), la vitesse de filtration des individus parasités est ralentie (MEYER et MANN, 1951; CAMPBELL, 1970), d'où une diminution de la quantité de nourriture absorbée affectant la croissance et l'engraissement. A la limite, le mollusque devient d'une maigreur extrême et meurt. Toutefois, une infestation même assez forte peut n'avoir que peu d'incidence sur la qualité des moules si elles sont placées dans des conditions particulièrement favorables: nourriture abondante, peu de vase en suspension, température de l'eau pas trop élevée, faible densité des mollusques, etc. (HEPPER, 1955; BRIENNE, 1964; DETHLEFSEN, 1970). Il est donc possible de cultiver des moules en présence de *Mytilicola* à condition de prendre quelques précautions (BRIENNE, 1964).

Certains auteurs enfin pensent que *Mytilicola* peut avoir une influence sur la reproduction des moules soit en diminuant la quantité de produits génitaux (COUTEAUX-BARGETON, 1953; MANN, 1956), soit en retardant la ponte (WILLIAMS, 1969c). BRIENNE signale en revanche que dans la baie de l'Aiguillon la présence de *Mytilicola* n'a eu apparemment aucune influence sur la reproduction des moules.

## Causes diverses de mortalité.

Des modifications importantes du milieu où vivent habituellement les moules peuvent entraîner leur mort: température trop basse ou trop élevée, salinité trop faible ou trop forte, teneur en oxygène dissous inférieure à un certain seuil, quantité importante de matières organiques en décomposition, présence de substances toxiques (insecticides, herbicides, rejets d'usine), etc. FOX, MARKS et AUSTIN (dans FOX, 1936) observent, pour *Mytilus californianus*, des limites de tolérance de 17 et 45‰ en ce qui concerne la salinité. En dessous de 12‰ et au-dessus de 55‰, la mort survient en quatre à sept jours. Il faut préciser que cette moule se rencontre rarement dans la nature à des salinités inférieures à 30‰. HAVINGA (1935, cité par VERWEY, 1952) signale qu'au moment de la fermeture du Zuiderzée, les moules (*M. edulis*) commencèrent à devenir moins nombreuses lorsque la salinité tomba au-dessous de 15 à 20‰; toutes moururent lorsqu'elle atteignit 9‰. Pour LUBET (1973), les salinités les plus basses tolérées par *M. edulis* seraient de 7 à 10‰. Rappelons toutefois que FISCHER (1948) et VERWEY (1952) ont observé des moules vivant entre 4 et 6‰.

On a vu que les prédateurs et certains parasites sont aussi des causes de mortalité. Lorsqu'il s'agit de parasites, la mortalité est presque toujours spécifique, c'est-à-dire que seules les moules sont affectées. Il arrive aussi qu'un parasite normalement bien toléré par son hôte provoque la mort de ce dernier si les conditions s'y prêtent : en 1961 et 1962, les mortalités de moules qui ont eu lieu dans la baie de l'Aiguillon étaient dues au fait que la présence de *Mytilicola* coïncidait, en avril-mai, avec un affaiblissement des mollusques succédant à la période de reproduction, et en septembre avec une élévation de la température difficilement supportée par *M. edulis* (BRIENNE, 1964).

Des mortalités sont parfois dues à des animaux qui ne sont ni prédateurs, ni parasites. Nous citerons le cas de *Polydora ciliata* (JOHNSTON) qui occasionna d'importants dommages en Hollande (KORRINGA, 1963). Après l'hiver rigoureux 1962-1963, cet annélide polychète se reproduisit d'une façon extraordinaire et les larves, en quantités innombrables, se fixèrent sur les moulières. Les tubes de vase édiflés par ces animaux finirent par former une sorte de couverture gênant l'alimentation des mollusques et les étouffant.

Les moules peuvent aussi être victimes de maladies non parasitaires. FARLEY (1969) signale la présence de tumeurs néoplasiques chez 10 % des moules (*M. edulis*) récoltées dans la baie de Yaquina en Oregon. Chez les sujets sévèrement atteints, la gamétogénèse était arrêtée ; les animaux présentaient des signes d'amaigrissement et d'affaiblissement très grands.

Lorsqu'elle se trouve dans des conditions favorables à sa survie, la moule a une longévité qui varie énormément selon les populations. LUBET (1973) observe chez des animaux de la rade de Toulon une longévité moyenne de 3 à 4 ans ; certains peuvent même atteindre 8 ans et vraisemblablement les dépasser.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ANDREU (B.), 1963. - Propagación del copépodo parásito *Mytilicola intestinalis* en el mejillón cultivado de las rias gallegas (NW de España). — *Invest. pesq.*, **24** : 1-20.  
— 1968. — Pesquería y cultivo de mejillones y ostras en España. — *Public. Tech. Junta Estud. Pesca*, n° 7 : 303-320.
- BAYNE (B.-L.), 1964 a. — The responses of the larvae of *Mytilus edulis* to light and to gravity. — *Oikos*, **15** (1) : 162-174.  
— 1964 b. — Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (mollusca). — *J. Anim. Ecol.*, **33** : 513-523.  
— 1965. — Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). — *Ophelia*, **2** (1) : 1-47.
- BOETIUS (I.), 1962. — Temperature and growth in a population of *Mytilus edulis* (L.) from the Northern Harbour of Copenhagen (The Sound). — *Medd. Danm. Fisk. Havundersoeg.*, n.s., **3** : 339-346.
- BOJE (R.), 1964. — Plancton et détritus, sources de nourriture pour la moule (*Mytilus edulis* L.). — *Cons. int. Explor. Mer*, Com. Plancton, n° 117.
- BOLSTER (G.C.), 1954. — The biology and dispersal of *Mytilicola intestinalis* STEUER. — *Fish. Invest.*, Londres, sér. II, **18** (6), 30 p.
- BOUXIN (H.), 1954. — Observations sur le frai de *Mytilus edulis* var. *galloprovincialis* (LMK), dates précises de frai et facteurs provoquant l'émission de produits génitaux. — *Cons. int. Explor. Mer*, Shellfish Com., n° 36.
- BRETON (G.), 1970. — Une épizootie à larves de *Bucephalus mytili* COLE, affectant les populations naturelles et cultivées de *Mytilus edulis* L. dans la région de Coutances (Manche). — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **271**, sér. D : 1 049-1 052.
- BRIENNE (H.), 1955. — Les gisements de moules du Boulonnais. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **19** (3) : 389-414.  
— 1964. — Observations sur l'infestation des moules du Pertuis Breton par *Mytilicola intestinalis* STEUER. — *Ibid.*, **28** (3) : 205-230.
- CAMPBELL (S.A.), 1970. — The occurrence and effects of *Mytilicola intestinalis* in *Mytilus edulis*. — *Marine Biol.*, **5** : 89-95.
- CHENG (T.C.), 1967. — Marine molluscs as hosts for symbioses — with a review of known parasites of commercially important species. — *Advances mar. Biol.*, édit. par F.S. RUSSEL, Academic Press, **5**, 424 p.
- CHIPPERFIELD (P.N.J.), 1953. — Observations on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* (L.) in British waters. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **32** : 449-476.

- COE (W.R.), 1945. — Nutrition and growth of the California bay-mussel (*Mytilus edulis diegensis*). — *J. exp. Zool.*, **99**: 1-14.
- COE (W.R.) et FOX (D.L.), 1944. — Biology of the California sea-mussel (*Mytilus californianus*). III. Environmental conditions and rate of growth. — *Biol. Bull., Woods Hole*, **87**: 59-72.
- COLE (H.A.) et HANCOCK (D.A.), 1955. — *Odostomia* as a pest of oysters and mussels. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **34**: 25-31.
- COUTEAUX-BARGETON (M.), 1953. — Contribution à l'étude de *Mytilus edulis* L., parasité par *Mytilicola intestinalis* STEUER. — *J. Cons.*, **19**: 80-84.
- DARE (P.J.), 1966. — The breeding and wintering populations of the oystercatcher (*Haematopus ostralegus* LINNAEUS) in the British Isles. — *Fish. Invest.*, Londres, sér. II, **25** (5), 69 p.
- DAVIDS (C.), 1964. — The influence of suspension of microorganisms of different concentrations on the pumping and retention of food by the mussel (*Mytilus edulis* L.). — *Neth. J. Sea Res.*, **2** (2): 233-249.
- DESGOUILLE (A.), 1969. — Les moules du Lazaret (rade de Toulon) (suite). II. La reproduction des moules d'après les larves recueillies dans le plancton. III. Le plancton dans la nutrition des moules. — *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 185.
- DETHLEFSEN (V.), 1970. — On the parasitology of *Mytilus edulis* (L. 1758). — *Cons. int. Explor. Mer, Shellfish Com.*, K/16 (ronéo).
- DODGSON (R.W.), 1928. — Report on mussel purification. — *Fish. Invest.*, Londres, sér. II, **10** (1), 498 p.
- DRAL (A.D.G.), 1967. — The movements of the latero-frontal cilia and the mechanism of particle retention in the mussel (*Mytilus edulis* L.). — *Neth. J. Sea Res.*, **3** (3): 391-422.
- DUNTHORN (A.A.), 1971. — Predation of cultivated mussels by eiders. — *Bird study*, **18** (2): 107-112.
- FARLEY (C.A.), 1969. — Sarcomatoid proliferative disease in a wild population of Blue Mussels (*Mytilus edulis*). — *J. Nat. Cancer Institute, Broch. I.S.T.P.M.*, n° 1952.
- FISCHER (P.H.), 1948. — Données sur la résistance et la vitalité des mollusques. — *J. Conch.*, Paris, **88**: 100-141.
- FOX (D.L.), 1936. — The habitat and food of the California sea-mussel. — *Bull. Scripps Inst. Ocean.*, **4**: 1-64.
- FOX (D.L.), SVERDRUP (H.U.) et CLUNNINGHAM (J.P.), 1937. — The rate of water propulsion by the California mussel. — *Biol. Bull., Woods Hole*, **72**: 417-438.
- FRAGA (F.), 1956. — Variación estacional de la composición química del mejillón (*Mytilus edulis*). — *Invest. Pesq.*, **4**: 109-125.
- GABBOTT (P.A.) et BAYNE (B.L.), 1973. — Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **53**: 269-286.
- GRAINGER (J.N.R.), 1951. — Notes on the biology of the copepod *Mytilicola intestinalis* STEUER. — *Parasitology*, **41**: 135-142.
- GRASSÉ (P.-P.), 1960. — *Traité de Zoologie*. — **5** (2): 1 625-2-164, Paris, MASSON et C<sup>ie</sup> édit.
- GRASSÉ (P.-P.), POISSON (R.-A.) et TUZET (O.), 1961. — *Zoologie. I. Invertébrés*, 920 p. — Paris, MASSON et C<sup>ie</sup> édit.
- HEPPER (B.T.), 1955. — Environmental factors governing the infection of mussels, *Mytilus edulis*, by *Mytilicola intestinalis*. — *Fish. Invest.*, Londres, sér. II, **20** (3), 21 p.
- HOCKLEY (A.R.), 1951. — On the biology of *Mytilicola intestinalis* STEUER. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **30** (2): 223-232.
- HRS-BRENKO (M.), 1973. — Développement des gonades, ponte et élevage de larves de *Mytilus* sp. en laboratoire. — *Etud. Rev. C.G.P.M.* (52): 53-66.
- HRS-BRENKO (M.) et CALABRESSE (A.), 1969. — The combined effects of salinity and temperature on larvae of the Mussel *Mytilus edulis*. — *Mar. Biol.*, **4** (3): 224-226.
- HUARD (A.) et DEMEUSY (N.), 1966. — Présence du « stade invasif » de *Pinnotheres pisum* dans *Mytilus edulis* de Luc-sur-Mer (Calvados). — *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **263**, sér. D: 917-919.
- JORGENSEN (C.B.), 1949. — The rate of feeding by *Mytilus* in different kinds of suspension. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **28** (2): 333-344.
- 1962. — The food of filter feeding organisms. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, **153**: 99-107.
- 1975. — On gill function in the mussel *Mytilus edulis* L. — *Ophelia*, **13** (1, 2): 187-232.
- KORRINGA (P.), 1963. — *Polydora ciliata*, ennemi de la mytiliculture. — *Cons. int. Explor. Mer, Shellfish com.* n° 80 (ronéo).
- 1968. — On the ecology and distribution of the parasitic copepod *Mytilicola intestinalis* STEUER. — *Bijdr. Dierk.*, **38**: 47-57.
- LANE (D.J.W.) et NOTT (J.A.), 1975. — A study of the morphology, fine structure and histochemistry of the foot of the pediveliger of *Mytilus edulis* L. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **55** (2): 477-495.
- LE DANTEC (J.) et BOREL (M.), 1964. — Les moules du littoral atlantique, au sud de la Gironde, et leurs crustacés parasites (observations d'octobre 1963 à avril 1964 sur la rive gauche de la Gironde et dans le bassin d'Arcachon). — *Cons. int. Explor. Mer, Shellfish com.* n° 34 (ronéo).
- LOOSANOFF (V.L.), 1942. — Shell movements of the edible mussel, *Mytilus edulis* L., in relation to temperature. — *Ecologie*, **23**: 231-234.

- LOOSANOFF (V.L.) et DAVIS (H.C.), 1963. — Rearing of Bivalve Mollusks. — *Advances mar. Biol.*, édit. par F.S. RUSSEL, Academic Press, **1**: 1-136.
- LUBET (P.), 1959. — Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (mollusques bivalves). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **23** (4) : 389-548.
- 1973. — Exposé synoptique des données biologiques sur la moule *Mytilus galloprovincialis* (LAMARCK, 1819). *Synopsis F.A.O. sur les pêches*, n° 88.
- MANN (H.), 1956. — The influence of *Mytilicola intestinalis* (Copepoda parasitica) on the development of the gonads of *Mytilus edulis*. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, **140** : 57-61.
- MASON (J.), 1972. — The cultivation of the european mussel, *Mytilus edulis* LINNAEUS. — *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **10** : 437-460.
- MEYER (P.F.) et MANN (H.), 1951. — Recherches allemandes relatives au *Mytilicola*, copépode parasite de la moule, existant dans les watten allemands 1950-1951. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **17** (2) : 63-75.
- PENSO (G.), 1953. — Les produits de la pêche. Valeur alimentaire, inspection sanitaire, réfrigération et congélation, conserves et sous-produits, outillage industriel. — Paris, VIGOT Frères Edit., 1<sup>re</sup> édit. franç., 1 vol., 418 p.
- PEQUIGNAT (E.), 1973. — A kinetic and Autoradiographic study of the direct assimilation of amino-acids and glucose by organs of the mussel *Mytilus edulis*. — *Mar. Biol.*, **19** : 227-244.
- PURCHON (R.D.), 1957. — The stomach in the Filibranchia and Pseudolamellibranchia. — *Proc. Zool. Soc. Londres*, **129** (1) : 27-60.
- RAIMBAULT (R.), 1966. — Plancton et coquillages. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **30** (2 et 3) : 112-163.
- 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.
- RENZONI (A.), 1961 a. — Basi biologiche e prospettive di potenziamento della mitilicoltura nel golfo di Napoli. — *Mem. Minist. Mar. merc.*, n° 4, 43 p.
- 1961 b. — 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) : 67-86.
- 1963. — Ricerche ecologiche ed idrobiologiche su *Mytilus galloprovincialis* LAM. nel golfo di Napoli. — *Ibid.*, n.s., **18** (2) : 187-238.
- SALINES (S.), 1960. — Etude des phénomènes de sexualité chez la moule du bassin de Thau (*Mytilus galloprovincialis* LMK). — *Naturalia Monspeliansia* (Zool.) (3) : 265-274.
- SEED (R.), 1969. — The incidence of the pea crab, *Pinnotheres pisum* in the two types of *Mytilus* (Mollusca : Bivalvia) from Padstow, South-west England. — *J. Zool.*, Londres, **158** : 413-420.
- THEEDE (H.) et LASSIG (J.), 1967. — Comparative studies on cellular resistance of bivalves from marine and brackish waters. — *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **16** (1-2) : 119-129.
- THORSON (G.), 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planctonic larvae in the Sound (Øresund). — *Medd. Komm. Havundersog.*, Copenhagen, Plancton, **4** : 1-523.
- VERWEY (J.), 1952. — On the ecology of distribution of cockle and mussel in the Dutch Waddensea, their role in sedimentation and the source of their food supply. — *Arch. neerl. Zool.*, **10** (2<sup>e</sup> livraison) : 171-239.
- 1966. — The role of some external factors in the vertical migration of marine animals. — *Neth. J. Sea Res.*, **3** (2) : 245-266.
- WALNE (P.R.), 1972. — The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **52** (2) : 345-374.
- WIDDOWS (J.), 1973. — Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate and oxygen uptake of *Mytilus edulis*. — *Mar Biol.*, **20** : 269-276.
- WIDDOWS (J.) et BAYNE (B.L.), 1971. — Temperature acclimatation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **51** (4) : 827-843.
- WILLEMSEN (J.), 1952. — Quantities of water pumped by mussels (*Mytilus edulis*) and cockles (*Cardium edule*). — *Arch. neerl. Zool.*, **10** : 153-159.
- WILLIAMS (C.S.), 1969 a. — Physical variations in *Mytilicola intestinalis* from two areas. — *J. Cons.*, **32** (3) : 435-436.
- 1969 b. — The life history of *Mytilicola intestinalis* STEUER. — *Ibid.*, **32** (3) : 419-428.
- 1969 c. — The effect of *Mytilicola intestinalis* on the biochemical composition of mussels. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **49** (1) : 161-173.
- ZO BELL (C.E.) et FELTHAM (C.B.), 1938. — Bacteria as food for certain marine invertebrates. — *J. mar. Res.*, **1** (4) : 312-327.

