

NOTE SUR LES MODIOLARIA
HABITANT LA TUNIQUE DES ASCIDIÉS

par

A. BOURDILLON

Modiolaria marmorata (Forbes) (Pelecypoda, Mytilidae) se rencontre fréquemment enfoncée dans la tunique de diverses Ascidiés. Je l'ai trouvée sur les espèces suivantes : Ascidia mentula Müller (golfe de Marseille), Phallusia mamillata (Cuvier) (Martigues), Ascidiella pellucida Alder et Hancock (Martigues), Corella parallelogramma (Müller) (golfe de Marseille), Rhopalea neapolitana Philippi (Villefranche sur mer), Clavelina lepadiformis (Müller) (Martigues), Ciona intestinalis Linné (Martigues), Styela plicata Lesueur (Martigues), Microsomus sulcatus Coquebert (Martigues), Botrylloides Leachi (Savigny) (Martigues), Diazona violacea Savigny (golfe de Marseille), Amaroucium sp. (Marseille).

Le nombre de Modiolaria trouvé sur une seule Ascidié est très variable. PELSENEER (1935) considère qu'il n'y en a en général pas plus d'une dizaine. Or j'ai pu en compter 61 dans la tunique de deux Styela plicata contigües, de taille moyenne (environ 5cm. de longueur), provenant de Martigues (Bouches du Rhône). D'ailleurs ce nombre élevé de Modiolaria sur les Styela de cette provenance ne constitue nullement une exception. Cependant je n'ai guère trouvé, dans le golfe de Marseille, d'Ascidié portant plus de 4 à 5 Modiolaria.

De même, le pourcentage d'Ascidiés portant des Modiolaria est très variable selon les stations. PELSENEER (1935) indique qu'il ne dépasse pas 10%. Or j'ai constaté qu'en certains points du Canal de Caronte, à Martigues, ce pourcentage avoisine 100%.

Le fait de vivre dans la tunique des Ascidies n'apparaît nullement obligatoire pour les Modiolaria. J'en ai récoltées, très fréquemment et en grand nombre, vivant libres, bien qu'à proximité de diverses Ascidies.

- Position dans la tunique

Les Modiolaria, ainsi que l'avait déjà remarqué LIST (1902), présentent toutes à peu près la même position dans la tunique. Elles se trouvent dans des sortes de "logettes" pratiquées dans la tunique, "logettes" qui ne s'ouvrent à l'extérieur que par une étroite fente. A l'intérieur de la "logette" de dimensions correspondant à sa propre taille, la Modiolaria est placée, le bord dorsal contre le fond de la "logette" et le bord ventral tourné vers l'extérieur. L'ouverture de la "logette" permet ainsi le passage du courant d'eau inhalant et la sortie du siphon anal.

- Formation des "logettes"

Les Modiolaria trouvées libres, de même que celles extirpées de la tunique des Ascidies, peuvent se fixer dans la tunique des Ascidies qu'on leur propose en expérience et s'y ménager des "logettes".

J'ai déjà décrit (BOURDILLON, 1950) le processus de formation des "logettes" qui loin de correspondre à un quelconque forage de la tunique, comme cela était généralement admis (MEISSNER-1893, PELSENEER-1935), consiste plutôt en un enveloppement des Modiolaria par la tunique. La Modiolaria, placée le bord dorsal contre la tunique, fixe, par l'intermédiaire de son pied, des fils de byssus, alternativement à droite et à gauche, sur la tunique. Par le jeu des muscles rétracteurs du byssus, elle arrive à provoquer une légère dépression dans la tunique. Ce processus répété un certain nombre de fois permet à la Modiolaria de s'enfouir complètement dans la tunique. La fente marquant l'invagination ainsi constituée dans la tunique permettra les échanges respiratoires et l'alimentation.

Ce procédé laisse la cuticule tunicale intacte comme le prouvent les coupes histologiques, mais la tunique est très amincie au niveau des "logettes" à cause de l'étirement qu'elle subit. Cet amincissement est très visible sur les figures que donne LIST.

La position type des Modiolaria dans leur "logette" est sujette à quelques variations. La fente de la "logette" peut-être située non apicalement, mais latéralement, cas où la Modiolaria s'est enveloppée de la tunique alors qu'une des valves était déjà fixée contre la tunique, le plan sagittal de l'animal étant parallèle à la surface de l'Ascidie. Dans une autre éventualité, la partie antérieure de la Modiolaria occupe le fond de la "logette" et son axe antéro-postérieur est presque perpendiculaire à la surface de la tunique. Cette position est due au fait que les filaments du byssus ont été fixés sur la tunique, lors de la formation de la "logette", uniquement du côté de la partie antérieure de la Modiolaria.

Le mode de formation des "logettes" des Modiolaria rappelle curieusement la façon dont l'Amphipode Tritaeta gibbosa (Bate) se ménage des loges dans des éponges ou même parfois des Ascidies ou des Alcyonnaires (FAGE - 1928, HARANT - 1931. p. 368). Le Tritaeta, placé sur son dos en forme de carène, s'accroche par ses péréiopodes retournés à la surface de l'éponge. Il fait alors pression du dos sur l'éponge et "tire sur ses pattes pour rapprocher les bords latéraux de l'invagination qu'il a provoquée". Il se constitue ainsi une loge sans léser l'éponge en aucune façon. Le rôle tenu ici par les péréiopodes est exactement le même que le rôle joué par le byssus dans le cas des Modiolaria.

- Influence de la rigidité de la tunique.

Il pourrait sembler à première vue qu'un tel mode de formation des "logettes" par les Modiolaria ne puisse être réalisable que dans le cas de tuniques très malléables comme celle de Ciona intestinalis ou encore celle des Ascidiidés.

La tunique d'une Ascidie Stolidobranche (Styela ou Microcosmus par exemple) pourrait paraître trop rigide pour se laisser ainsi façonner par les modiolaria. Cependant on trouve en abondance des Modiolaria dans de telles tuniques, en particulier dans la tunique de Styela plicata. En effet, sous ses apparences très dures, la tunique de Styela est assez malléable et se laisse déformer par une force relativement faible si celle-ci est continue (une Styela, sous la seule influence de son poids, épouse vite la forme du support sur lequel elle est placée). Il n'en reste pas moins vrai cependant que la tunique d'une Styela ou d'un Microcosmus présente moins de malléabilité que celle d'une Ciona ou d'une Ascidia. A cette question de la malléabilité de la tunique est liée celle de la vitesse de formation de la "logette". Le temps que les Modiolaria mettent à s'enfouir dans une tunique d'Ascidie est variable. Il dépend à la fois de la rigidité de la tunique et de l'âge des Modiolaria.

- Cas de Modiolaria assez âgées (plus de 4mm. de longueur environ).

Elles peuvent se ménager une "logette" dans la tunique d'une Ciona intestinalis en un temps variant de 1 à 24 heures.

Pour des tuniques de Styela plicata, un minimum de 12 heures est nécessaire. Cette différence est évidemment due à la rigidité plus forte de la tunique de Styela que celle de Ciona. La vitesse de formation de la "logette" dépend même de la variation de rigidité de la tunique de deux Styela différentes ou même de deux endroits différents de la même tunique.

Dans certains cas, on peut rencontrer, fixées à l'extérieur de la tunique de certains individus de Styela plicata, des Modiolaria qui ne peuvent s'enfouir dans la tunique parce que celle-ci est particulièrement dure. La preuve en est qu'elles sont susceptibles de s'abriter dans la tunique d'autres Styela plicata.

La tunique de Microcosmus sulcatus est beaucoup plus dure encore, ce qui augmente le temps nécessaire à la formation de la "logette". Cependant, dans la majorité des cas, il est malgré tout possible aux Modiolaria de s'enfouir dans la tunique de cette espèce.

Enfin, j'ai pu constater expérimentalement que les Modiolaria sont incapables de s'abriter dans la tunique particulièrement coriace de Halocynthia papillosa (L.). De même, HARANT (1931) parle de Modiolaria vivant sur de "petites Cynthiadés" à l'extérieur de la tunique. Or les Cynthiadés présentent, en général, une tunique particulièrement dure.

- Cas de jeunes Modiolaria (longueur inférieure à 3mm.).

Si, vers le début Septembre, après une récolte de Styela plicata portant des Modiolaria, on sépare en deux lots différents, d'une part les Modiolaria fixées à l'extérieur de la tunique des Ascidies et d'autre part celles enfouies dans la tunique, on peut faire la constatation suivante : le premier lot contraste nettement avec le second par une forte proportion d'individus de petite taille (1 à 2mm. de longueur) et de pâle coloration. Ces jeunes Modiolaria sont incapables de s'enfoncer dans la tunique des Styela, mais, mises en présence de Ciona intestinalis, elles sont très capables de s'abriter dans la tunique de cette espèce. C'est donc la rigidité relative de la tunique de Styela qui les empêchait de s'y enfouir.

Par contre, il se trouve quelques jeunes qui sont enfouis dans la tunique des Styela, mais à des endroits particulièrement mous de ces tuniques.

Ces constatations permettent de penser que chez les jeunes Modiolaria le système musculaire du byssus n'est pas assez puissant pour leur permettre de se ménager des "logettes" dans des tuniques relativement rigides.

Il s'ensuit donc que le degré de dureté de la tunique suffisant pour empêcher les Modiolaria de s'y abriter augmente avec l'âge des Modiolaria.

Déterminisme de la formation des "logettes"

Seul PELSENEER (1935) a effleuré cet aspect de la question, semblant mettre en cause la nature "cellulosique" de la tunique.

J'ai proposé à des Modiolaria toute une série de supports variés dans le but de mettre en évidence le ou les facteurs nécessaires pour que les Modiolaria se ménagent des "logettes" dans les supports proposés.

Un certain nombre d'expériences m'ont d'abord incliné à mettre en cause la nature chimique particulière de la tunique des Ascidies.

En effet, j'ai obtenu des résultats positifs en proposant à des Modiolaria des tuniques de Ciona intestinalis éviscérées, soit présentées dans leur position normale, la cuticule vers l'extérieur, soit retournées comme un doigt de gant, la surface externe étant alors dépourvue de cuticule. Ces expériences excluent l'influence de la matière viscérale d'une part et de la cuticule d'autre part.

Par ailleurs j'ai constaté que les Modiolaria sont susceptibles de se ménager des "logettes", analogues à celles qu'elles façonnent dans la tunique des Ascidies, avec des substances de nature cellulosique : coton, papier, lames fines de nitrate de cellulose.

J'ai observé en outre que parfois les Modiolaria se rencontrent enveloppées dans le thalle des Ulves comme elles le sont dans une tunique d'Ascidie.

Cependant j'ai obtenu des résultats tout aussi positifs en proposant à des Modiolaria des substances non cellulosiques : soie, laine de verre. De même, j'ai observé assez fréquemment à Martigues

que les Modiolaria sont susceptibles de s'enfouir dans des épais lacs de périssarc d'Hydroïdes, en particulier de Tubularia. Le byssus, dans ce cas, joue le même rôle que dans le cas d'une tunique d'Ascidie.

La cellulose n'a même pas d'influence sur la vitesse de formation de la "logette". En effet, l'opération demande un à deux jours dans le cas de la soie comme dans celui du coton.

D'ailleurs, il est fréquent d'observer des Modiolaria fixées sur des substrats durs (paroi de verre par exemple) dans la position caractéristique qu'elles ont lors de la formation d'une "logette" dans la tunique d'une Ascidie : le bord dorsal contre le substrat et et des fils de byssus fixés au substrat tout autour de la coquille.

Il est donc évident que si le substrat est assez malléable pour céder à la traction des muscles rétracteurs du byssus, le processus de formation d'une "logette" pourra se déclencher.

Il est intéressant de remarquer que les Tritaeta gibbosa adoptent une position comparable (c'est-à-dire la position qu'ils ont quand ils s'enfouissent dans l'éponge) même sur des substrats indifférents (PAGE, 1928). Il semble donc que, en plus de l'analogie observée dans le mode de formation des loges, analogie particulièrement frappante pour deux groupes animaux si éloignés, une similitude de mécanisme se trouve à la base du comportement des deux espèces.

On peut donc considérer que la cellulose ne joue aucun rôle dans le déterminisme de la formation des "logettes" où s'abritent les Modiolaria. Ce déterminisme n'est pas d'ordre chimique mais plutôt d'ordre mécanique. La tunique de la plupart des Ascidies, remplissant les conditions de malléabilité requises pour la formation des "logettes", est susceptible d'être le support où pourront s'abriter des Modiolaria.

Nature des relations entre les Modiolaria et les Ascidies

Pour pouvoir définir la nature des relations entre les Modiolaria et les Ascidies, il faut se baser sur les faits suivants :

- L'association Modiolaria-Ascidies n'est nullement obligatoire.
- La tunique garde son intégrité (La cuticule n'est pas entamée)
- Les "logettes" des Modiolaria se rencontrent dans les endroits les plus divers de la tunique des Ascidies, à la base comme près des siphons. Les Modiolaria ne profitent donc pas spécialement du courant d'eau entretenu par l'Ascidie, à un quelconque point de vue, alimentaire ou respiratoire.
- dans leur "logette" les Modiolaria sont intégralement recouvertes par la tunique.

Ces différents caractères permettent de considérer les relations des Modiolaria avec les Ascidies comme un cas intermédiaire entre l'inquilinisme et l'épibiose. Le cas des Modiolaria rappelle dans une certaine mesure celui des animaux inquilins, c'est-à-dire ceux qui vivent dans une cavité naturelle de leur hôte sans lui prélever obligatoirement de nourriture (GRASSE, 1935). Cependant, les "logettes" où se trouvent les Modiolaria ne sont pas des cavités naturelles de l'Ascidie mais ne sont en fait que des replis de sa surface externe. On pourrait donc presque considérer les Modiolaria, au même titre que bon nombre d'espèces vivant sur la tunique des Ascidies, comme des animaux épibiotiques.

Toutefois, les Modiolaria peuvent indirectement porter un certain préjudice à l'Ascidie. Il est évident que, particulièrement dans le cas d'Ascidie à tunique mince, la présence d'un certain nombre de "logettes" de Modiolaria diminue d'autant la cavité viscérale de l'Ascidie. C'est ainsi que j'ai pu constater expérimentalement que des Ciona intestinalis dont la tunique est surchargée de telles "logettes" meurent rapidement, en quelque sorte étouffées par les Modiolaria.

B I B L I O G R A P H I E

BOURDILLON A.

1950. Note sur le commensalisme des *Modiolaria* et des *Ascidies*.
Vie et milieu , t.1, fasc. 2, p. 198-199.

BRIAN A.

1931. Il parassitismo fra gli animali marini. Genova.

FAGE L.

1928. Remarques sur le comportement du *Tritæta gibbosa* (Bate),
crustacé amphipode, commensal des éponges. Bull. Soc.
zool. France , 53, p. 285-291.

GRASSE P.

1935. Parasites et parasitisme. Paris.

HARANT H.

1931. Contribution à l'histoire naturelle des *Ascidies* et de
leurs parasites. Ann. Inst. Océan. t. VIII, fasc. IV.
1948. Systématique et éthologie des Tuniciers. Traité de
zoologie. t. XI, p. 895. Paris.

LAMY Ed.

1937. Révision des *Mytilidae* vivants du Muséum National d'His-
toire Naturelle de Paris (suite). Jour. conch. 81, p.
5 - 71.

LIST T.

1902. Die *Mytiliden* des Golfes von Neapel. Fauna und Flora Golf.
Neapel, 27.

MEISSNER M.

1893. Das Einnisten des *Crenella marmorata* in den Mantel der
Ascidiella virginea. Sitz-Ber. Ges. naturf. Freunde
Berlin, n° 10.

BIBLIOGRAPHIE (suite)

PELSENEER P.

1909. Phylogénie des Lamellibranches commensaux. Bull. Ac. Roy. Belgique, p. 1144-1150.
1928. Les parasites de Mollusques et les Mollusques parasites. Bull. Soc. zool. France, 53, p. 158-189.
1935. Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des mollusques. Acad. Roy. Belgique, n° I, Bruxelles.
-