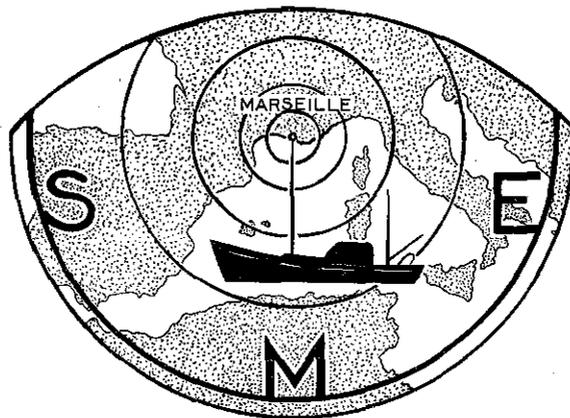


FACULTÉ DES SCIENCES
DE MARSEILLE



RECUEIL DES TRAVAUX
DE LA
STATION MARINE D'ENDOUME



Fascicule : 34 — Bulletin n° 21 — Année : 1961

CONTRIBUTION A L'ECOLOGIE ET A LA BIOLOGIE
DE
BRACHYDONTES MINIMUS (P).

par Jean-Marie BOUCHET

A V A N T - P R O P O S

Il m'est agréable, avant de commencer l'exposé de ce travail, de présenter à Monsieur le Professeur J.M. PERES, Directeur de la Station Marine d'Endoume, mes remerciements pour les facilités matérielles qu'il m'a accordées, pour l'intérêt bienveillant avec lequel il a suivi mes recherches, pour les conseils précieux qu'il n'a cessé de me prodiguer. Qu'il veuille bien me permettre de lui adresser mes remerciements respectueux et l'assurer de mon sincère attachement.

Je remercie Monsieur DEVEZE, Maître de Conférences, qui a bien voulu me faire l'honneur de juger ce travail.

Monsieur AMAR, Maître de Conférences, a accepté de faire partie de mon Jury. Je l'en remercie vivement.

Que Monsieur le Professeur R. WEILL, Directeur de l'Institut de Biologie Marine d'Arcachon, Professeur à la Faculté des Sciences de Bordeaux, veuille bien trouver ici l'expression de ma gratitude. Il m'a toujours accueilli avec bienveillance et intérêt, tant à Arcachon que dans son Laboratoire d'Anatomie comparée, à Bordeaux. Je le prie d'agréer mes remerciements déferents.

Je tiens à remercier tout particulièrement Monsieur P. LUBET, Maître de Conférences à l'Institut des Hautes Etudes de Tunis. Il s'est toujours intéressé à mes travaux et a bien voulu me donner le sujet du présent mémoire, alors qu'il était Sous-Directeur de l'Institut de Biologie Marine d'Arcachon. Il m'a dirigé lors de mes débuts en Biologie marine et m'a initié aux techniques histologiques. Ses conseils, ses encouragements m'ont toujours été d'un grand secours. Qu'il veuille bien trouver ici l'assurance de mon profond attachement.

Monsieur J. PICARD, Chef de Travaux d'Océanographie Biologique, par ses critiques, ses remarques, ses conseils, m'a rendu de grands services. Qu'il accepte mes remerciements et ma gratitude.

Je suis reconnaissant à tous les chercheurs de la Station d'Endoume, en particulier à Monsieur HUVE, pour les renseignements qu'il a bien voulu me donner.

Que Monsieur BARRIETY, Directeur du C.E.R.S. de Biarritz, trouve ici l'expression de ma reconnaissance pour les lots de *Brachydontes minimus* qu'il a bien voulu me faire parvenir très régulièrement et pour les renseignements météorologiques et hydrologiques.

Mes collègues S. et J.P. REYS m'ont souvent été d'un précieux concours lors de la

recherche du matériel d'étude. Mon camarade G. BELLAN a bien voulu m'apporter des espèces récoltées lors de la croisière de la "CALYPSO" 1959. Je les en remercie.

Enfin, je n'oublie pas, pour son amabilité et son aide amicale, le personnel de la Station Marine d'Endoume, celui de l'I.B.M. d'Arcachon et du Laboratoire d'Anatomie Comparée de Bordeaux.

INTRODUCTION

Le présent travail est destiné à mettre en évidence certains traits particuliers à la Moule *Brachydontes minimus* P. ou comparables à ceux d'autres espèces telles que *Mytilus edulis*, *Lasea rubra*, *Chthamalus stellatus*.

De nombreux auteurs se sont attachés à l'étude des Moules comestibles en vue surtout d'apporter une aide à la Mytiliculture. Ils ont essayé, du point de vue écologique, de déterminer les facteurs abiotiques favorables et défavorables au développement des Moulières.

D'autres ont étudié le comportement des *Mytilus edulis*, *Balanus balanoides*, *Chthamalus stellatus*, *Lasea rubra*, dans les conditions très spéciales dans lesquelles ils vivent.

Certains ont essayé de déterminer les limites létales chez divers Mollusques marins : résistance à l'exondation, à des pH. et salinités variés.

Enfin, le Cycle sexuel et l'évolution de tissu conjonctif a été surtout étudié chez les huîtres et les moules comestibles et les Pectinidés.

Nous verrons dans une première partie les caractères généraux de l'écologie de *Brachydontes minimus* P. comparés dans la mesure du possible à ceux de *Chthamalus stellatus*, *Lasea rubra*, *Mytilus edulis*. Nous essayerons ensuite de déterminer pour les *Brachydontes* et les *Mytilus galloprovincialis* les limites létales aux salinités allant de 0 à 100 ‰ ; à diverses concentrations d'Oxygène dissous, de l'anaérobiose à la saturation. Enfin, à l'exondation, c'est-à-dire aux degrés hygrométriques allant de l'atmosphère la plus desséchée à la saturation ; ces trois facteurs en fonction de températures variées, de -10°C à $+45^{\circ}\text{C}$.

Dans une deuxième partie, sera exposée surtout une vue d'ensemble du Cycle sexuel de *Brachydontes minimus* comparé éventuellement à celui de *Mytilus edulis*.

RAPPEL DE NOTIONS

MORPHOLOGIE - REPARTITION GEOGRAPHIQUE - ORIGINES

Je me suis servi, pour la détermination de *Brachydontes minimus* de la description de cette espèce par LIST. Ces caractéristiques sont résumées dans la figure I.

Valve gauche

bord antérieur

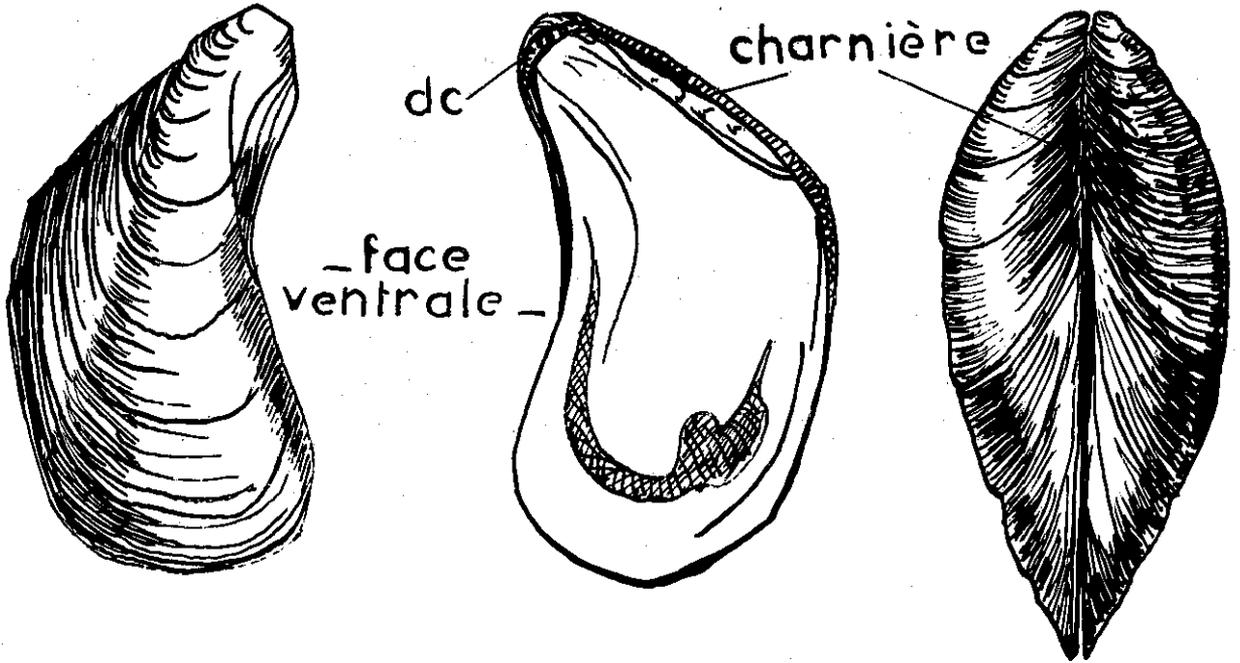
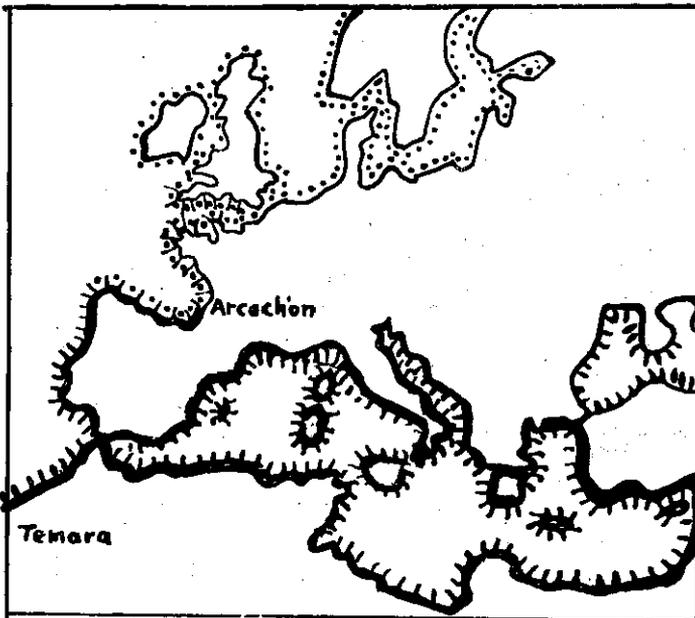


Fig. 1



Brachydontes minimus —

Mytilus edulis

M. galloprovincialis ~~~~

Fig. 2

Répartition géographique

La coquille est petite (14 mm. au plus), étroite, allongée, irrégulière, mince ; l'apex est crochu : La caractéristique principale est la présence de dents sur la charnière et le plateau cardinal. Leur nombre est variable.

Le périostracum est brun foncé à brun clair. L'intérieur de la coquille est nacré, brun ou mauve. LIST donne une vue générale de la répartition géographique des *Brachydontes minimus* P. (ou *Mytilus minimus* ou *Mytilaster minimus*). J'ai essayé d'établir leurs limites extrêmes Nord et Sud ; vers le Nord, ils s'étendent, d'après FISCHER (1956), jusqu'à Brest. Ils existent sûrement à Arcachon (LUBET), dans un gisement très limité, sous la jetée de "La Chapelle". D'après certains auteurs, ce serait la limite Nord de leur extension. La limite Sud serait sur la côte marocaine, à Temara (H. GANTES).

Un essai de comparaison portant sur la répartition de *Brachydontes minimus*, *Mytilus edulis*, *Mytilus galloprovincialis* est résumé dans la carte N° 2. L'espèce la plus nordique est *Mytilus edulis*. La plus Sud est *Brachydontes minimus*. Il est à remarquer que leurz zones d'extension interfèrent dans le Golfe de Gascogne, où l'on trouve les trois espèces. Les *Mytilus galloprovincialis* et les *Brachydontes minimus* sont des espèces méditerranéennes.

Leur origine ne remonte pas au-delà du Calabrien supérieur.

PREMIERE PARTIE

A - ECOLOGIE

I - LOCALITES PROSPECTEES :

Avant d'entreprendre l'étude des conditions de vie de *Brachydontes minimus* P., convient de faire une étude sommaire des régions prospectées : sur la Côte Basque, Guéthary, plus particulièrement, et sur la Méditerranée, la région marseillaise. Nous passerons en revue successivement l'hydrographie générale, le climat, les substrats des régions précitées.

1/- REGION ATLANTIQUE : LA COTE BASQUE FRANCAISE, DE BIARRITZ A LA BIDASSOA

a - Hydrographie générale

Cette partie du Golfe de Gascogne est une région des plus battues des côtes françaises. Les vents dominants portent à terre la plupart du temps. La dérive générale des eaux se fait aussi vers la terre. Ces deux forces conjuguées produisent un déferlage puissant. Les fonds importants sont peu éloignés du rivage.

Le "Président-Théodore-Tissier" a pu déterminer pendant sa campagne de 1951 sur le Golfe de Gascogne la direction du courant dans cette partie du golfe. En hiver, les eaux portent vers la côte basco-landaise ; en été, vers la Bretagne. Il faut remarquer en passant qu'un courant d'eaux lusitaniennes remonte le golfe de Gascogne dès la fin du printemps. On a alors jusqu'à l'estuaire de la Gironde des apports de faune chaude. Pour les poissons Téléostéens, par exemple : *Lepidopus caudatus*, *Balistes capriscus*, *Diplodus fasciatus*, *Tetrapterus belone* et sans doute beaucoup de formes planctoniques qui n'ont pas été réétudiées, à notre connaissance.

Les apports d'eau douce sont peu abondants : la Gironde n'a pas d'influence sur la Côte Basque. Deux rivières, l'Adour et la Bidassoa, encadrent la région basque.

L'action des vagues sur les falaises de flysh ou marneuses entraîne une turbidité des eaux, localisée, qui a une importance assez grande sur la faune fixée.

En conclusion, on peut dire que du point de vue hydrographique, la Côte Basque a surtout un caractère océanique - tempéré - à apports lusitaniens, ce qui en fait à certains égards une enclave d'aspect presque méditerranéen sur la côte française de l'Atlantique.

b - Le Climat

Les vents. - La Côte basque est sous la dépendance de quatre influences . Mousson ibérique - Régime atlantique du fond du Golfe - Régime pyrénéen - Régime hivernal du Massif Central.

- En hiver, les vents dominants sont ceux de Sud et de Suroît. Leur action est adoucissante. Les vents d'Est, du Massif Central, accompagnés de Nordet, sont secs et frais. Ils sont rares, cependant. Le régime hivernal est donc sous la dépendance des vents anticycloniques de la Meseta ibérique et de ceux de l'anticyclone des Açores, humides et chauds. Les vents du Nord sont souvent accompagnés de fortes pluies.

- Au printemps, on assiste à une arrivée de vents océaniques tièdes et humides.

- En été, vents de Noroît et d'Ouest frais et humides.

- En automne, les vents de Nord-Est et Est, secs et frais, arrivent avec ceux des Pyrénées, chauds, et ceux de Suroît accompagnés de pluies.

Le Pays basque français est donc une région de vents soufflant d'une manière presque ininterrompue, mais jamais de vents violents et destructeurs. Cependant, il est bon de remarquer que les tempêtes d'équinoxes ne sont pas rares. Celles de printemps sont les plus fortes. Les vents les plus constants sont ceux du Sud. Lorsqu'ils soufflent au printemps et en été, leur action abaisse considérablement le degré hygrométrique de l'air.

La température. - Elle est surtout sous l'influence des vents du Sud, qui fournissent un apport considérable de chaleur. On a un régime homogène, sans grands écarts entre maxima et minima. Les températures moyennes des cent dernières années sont les suivantes :

Hiver : 8°4 - Printemps : 12°6 - Été : 19°8 - Automne : 15°3.

Le facteur hygrométrique agit en filtre anticalorique puissant. Il n'a jamais été fait à ma connaissance de mesure du degré hygrométrique de l'air aux différentes époques de l'année.

Ces conditions climatiques, en particulier la température et le degré hygrométrique, sont en partie bouleversées au niveau de la zone de balancement des marées. En effet, si l'on examine par exemple l'effet du vent du Sud, thermogène et dessiccateur, sur la plage exondée, on voit immédiatement une forte évaporation due à l'augmentation de la température et, par là même, un rétablissement du degré hygrométrique normal, une baisse de la température et une augmentation de la salinité. Au niveau même du substrat, on a donc une atmosphère tampon préservant les organismes vivant dans cette zone.

c - Le Substrat

C'est le troisième facteur important. La plage de Guéthary a été taillée par la mer dans la falaise de formation sédimentaire de faciès flysh du crétacé supérieur, grandes dalles inclinées de 20 à 40° environ, toutes parallèles, sur lesquelles la mer vient battre avec violence. Cette roche est particulièrement dense, homogène, compacte, cohérente. Se brisant facilement, elle forme des éclats lisses. Ces caractères sont de première importance comme nous le verrons dans le chapitre suivant.

En dehors de ces substrats naturels, nous trouvons : sur la plage d'Hendaye, des blocs de granit apportés par les Ponts et Chaussées, situés nettement dans l'étage Médiolittoral ; - à l'estuaire de la Bidassoa, au Port de la Douane, une digue de blocs non ajustés, autrefois couverte de Moules et maintenant désertée pour une cause inconnue.

Des formations marneuses ont une importance assez grande non comme support pour la fixation des organismes, mais comme matériau facilement délité et délayé par la mer, et pouvant revêtir d'une pellicule fine leurs abords et cela, même en mode battu. Elles ont une importance permanente sur la turbidité des eaux et plus intensément au moment des tempêtes.

Donc, les roches variées de la Côte Basque, Flysch et marnes, sans compter les apports de sables siliceux de la côte landaise, constituent un milieu complexe. Nous verrons dans le deuxième chapitre comment *Brachydontes minimus* et *Nytilus galloprovincialis* réagissent à ces facteurs divers.

Enfin, un caractère qu'il ne faut pas oublier et qui différencie de la région.

présente de la suivante, c'est ici, la présence de marées de type semidiurne.

2/- COTE DE LA REGION MARSEILLAISE

Ici, au contraire, absence de marées lunisolaires notables. La côte est sous la dépendance des vents, qui, en ce qui concerne l'étude de la zone intertidale, ont une importance capitale. D'eux, en effet, dépendent essentiellement l'élévation ou l'abaissement du niveau de la mer, "marées" dont le marnage ne dépasse pas, en moyenne, 0,30 m.

Les vents principaux dominants, les seuls nous intéressant par leurs effets, sont :

Le Mistral (NW - N-NW), qui abaisse le niveau de l'eau, abaisse aussi la température et hache la mer, donnant des embruns abondants.

Vents de W-SW - SSW : Labé - Largade, qui font remonter le niveau des eaux, ainsi que ceux d'Est - Sud-Est, ayant le même effet, Nous laisserons de côté les autres vents, ceux-ci étant plus rares ou ayant les mêmes effets, mais atténués.

L'importance des précipitations est moins grande ici que sur la Côte Basque du fait de l'absence de marées notables et du renouvellement presque continu de l'eau par l'action des embruns et des vagues.

L'ensoleillement est plus important que dans la région atlantique étudiée. Le voile atmosphérique est presque nul, surtout lorsque souffle le Mistral. Ensoleillement et Mistral conjugués, si leur action se fait sentir trop longtemps, peuvent avoir une action désastreuse sur les populations intertidales : leur effet sur l'abaissement du plan d'eau et du degré hygrométrique de l'air peut être catastrophique, entraînant la mort par dessiccation.

Les substrats.- Ils sont de même nature calcaire mais d'origine et structure différentes.

Les premiers et les moins importants, sont les calcaires Urgoniens, formant les falaises caractéristiques de la région marseillaise. Ils sont compacts mais fissurés assez souvent. Ce sont ces fissures qui retiendront notre attention.

Les seconds, d'origine végétale, sont les trottoirs à *Lithophyllum tortuosum*, situés dans le Médiolittoral inférieur. Ils sont (PERES - PICARD) de structure tendre, friable, sur quelques centimètres d'épaisseur, ce qui nous intéresse particulièrement.

Ces trottoirs se trouvent en mode battu, mais à l'abri des plus forts coups de mer, sous le vent des fles et des caps.

Ces considérations générales pourront être résumées ainsi : la région marseillaise est un pays à forts coups de vent, entraînant tantôt une baisse, tantôt une élévation du niveau de l'eau, le Labé et le Mistral se relayant souvent. Cette alternance est très irrégulière et peut devenir dangereuse pour les populations intertidales, plus dangereuse que l'exondation des marées de vives eaux de l'Atlantique, leur effet pouvant se prolonger plusieurs jours quelquefois. De plus, l'atmosphère a un degré de siccité beaucoup plus grand que sur la Côte Basque. Tous ces facteurs font que l'étalement est plus condensé et plus localisé en Méditerranée qu'en Atlantique. Le facteur lumière doit avoir un certain effet, aussi, mais son action est difficile à mettre en évidence avec précision.

II - ETUDE SOMMAIRE DES CONDITIONS DE VIE DANS LA ZONE HABITEE PAR LES MYTILUS EDULIS ET GALLOPROVINCIALIS, ET PAR BRACHYDONTES MINIMUS

L'Ecologie des Moules pose des problèmes particuliers. Leur zone de prédilection se trouve, en effet, dans des endroits où les conditions physico-chimiques de l'eau, elles-mêmes très variables, interfèrent avec les conditions météorologiques et avec le balancement du niveau de la mer. De plus, la qualité du substrat et son orientation par rapport à la mer (déferlage), ont une certaine importance.

Nous allons étudier successivement les facteurs commandant la répartition des *Brachyontes minimus* comparée à celle des *Mytilus edulis* (-et *galloprovincialis*). Cette

étude débutera par le problème de la fixation des organismes ; nous passerons ensuite à l'examen de la forme du peuplement ; puis aux zones de raréfaction. Enfin, les conditions de milieu nécessaires retiendront notre attention.

1/- FIXATION DES ORGANISMES

Il est frappant de constater avec quelle facilité les Moules colonisent les substrats les plus divers : piliers de jetées, bouées, carènes ; ces Moules sont presque toujours des *Mytilus edulis* ou *galloprovincialis*, qui se fixent sur les parois les plus lisses. Les *Brachydontes* en captivité peuvent aussi monter et coller leur byssus sur les bacs en verre ; en liberté, on ne les voit jamais directement sur les surfaces lisses et polies.

a) Nous allons débuter par l'étude du faciès flysh à Guéthary, sur la Côte Basque, et voir de quelle manière les *Brachydontes minimus* et *Mytilus edulis-galloprovincialis* se comportent vis-à-vis du substrat. Dans le chapitre précédent, j'ai exposé ce qu'était cette formation démantelée à chaque tempête, en dalles de toutes tailles du galet au plateau de plusieurs tonnes, en passant par la pierre tombale ; ces roches déchiquetées en lames épaisses présentent une variété infinie de surfaces, de caches plus ou moins colonisées par les animaux marins et les algues. Ces dalles sont inclinées vers le rivage ; les vagues déferlantes, du large, se jettent sur la partie en pente. On peut arbitrairement classer les surfaces balayées par la mer en trois divisions : surfaces en mode battu, s'opposant au choc des vagues ; surfaces horizontales, l'eau glissant parallèlement à leur plan ; surfaces opposées au mouvement des eaux, soit sous le vent des dalles, (voir la Figure n°3).

a') - Surfaces en mode très battu : celles-ci sont lisses, décapées par la mer. Seul *Chthamalus stellatus* s'y fixe. On peut noter une absence complète de *Brachydontes minimus* et de *Mytilus edulis* ou *galloprovincialis*. Mais les *Chthamalus* une fois installés, certains d'entre eux meurent et leur test forme une microcavité. Celle-ci est alors bien souvent habitée par des *Brachydontes*, la place leur étant disputée d'ailleurs par *Lasea rubra*. Les surfaces de roches, laissées à nu entre les *Chthamalus*, sont elles aussi colonisées par *Brachydontes minimus*. (Figure n°5).

b') - Surfaces horizontales : celles-ci ont toutes les dimensions possibles. Les plus petites sont instables et raclées par le va-et-vient des galets ; les plus grandes (un mètre carré et plus) sont fixes et leur surface est à 30 ou 40 cm au-dessus des galets ; leur surface est recouverte de *Chthamalus*. Bien souvent, un dépôt de vase fine se forme et colmate les fissures de la roche. Ces fissures sont de deux types : *perpendiculaires au courant - parallèles au courant* (marée montante ou descendante). Les fissures *parallèles* au sens des vagues sont parfaitement lessivées par le flux et le reflux. Les autres sont colonisées par les *Brachydontes* ; les particules de sable et de roches fines comblent les interstices entre les coquilles. Cette disposition particulière des Moules dans les fentes semble indiquer qu'à cet endroit-là, les larves ont pu se maintenir dans l'eau retenue, ou l'eau d'imbibition.

c') - Surfaces opposées aux chocs des vagues, (Figure n°4). Là, à l'abri de la mer, prospèrent les plus forts groupements de *Mytilus edulis - galloprovincialis* et *Brachydontes minimus*. Le type d'eau qui arrive ici est celui de mode battu, avec ses avantages et sans ses inconvénients (arrachage en particulier), quoique la turbulence soit forte. Dans les fissures de délitage des dalles, vivent les *Brachydontes*, ainsi que les *Mytilus galloprovincialis* jeunes. On peut remarquer sur ce substrat précis que les *Brachydontes* vivent plus haut que les *Mytilus galloprovincialis* : ce que nous verrons par ailleurs. Ces peuplements sont à rapprocher de ceux des surfaces horizontales.

b) Voyons maintenant les zones habitées par les Moules sur la côte marseillaise : sur le calcaire Urgonien d'abord, dans le trottoir de *Lithophyllum tortuosum* ensuite.

Sur la falaise calcaire, les *Brachydontes* remontent plus haut et dans les fissures seulement. On ne les trouve pas dans les cupules creusées par les Algues endolithes ;

Sens du déferlage.

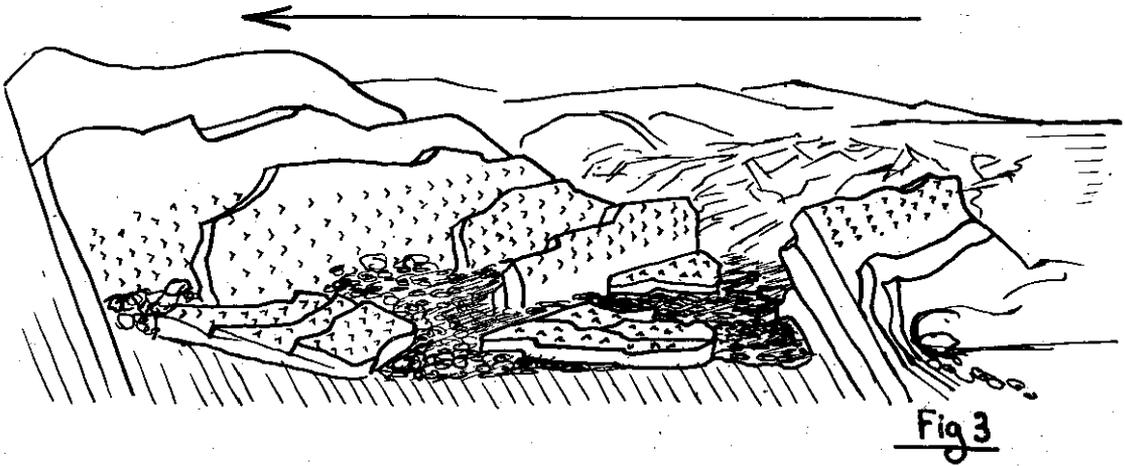


Fig 3

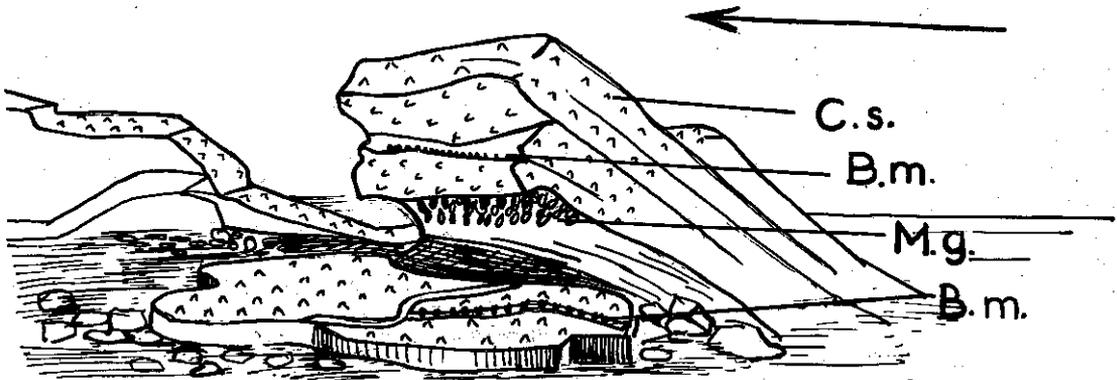


Fig. 4



Brachydontes fixés
entre les *Chthamales*.
(Guéthary)

Fig. 5

ils sont abondants dans les fentes de la zone de déferlage, mais protégés des vagues, exactement comme sur la Côte Basque, dans le flysh. Dans le trottoir à *Lithophyllum tortuosum*, ils se tiennent à l'entrée des galeries faisant plus ou moins siphon. Ils sont plus rares à l'intérieur, du fait de la concurrence des Eponges et autres espèces encroûtantes. Certains *Brachydontes* sont même englobés par le développement des *Lithophyllum*. Il n'est pas rare d'en rencontrer dans la masse du trottoir, minéralisée, et à la surface de celui-ci entourés par les algues calcaires en voie de croissance, mais encore vivants. A l'extrémité de l'encorbellement, ils se fixent au pied des algues telles que les Corallines. On en a signalé (HUVE) à la base des Cystoseires. De toute manière, la formation de *Lithophyllum* n'est pas la plus riche en *Brachydontes* et n'a rien de comparable avec l'abondance de ces moules sur les roches de la Côte Basque. On peut remarquer, d'ailleurs, que les *Mytilus galloprovincialis* ne vivent pas en grand nombre, non plus, sur les trottoirs à *Lithophyllum*.

2/- FORMES DE PEUPEMENT

Il est bien connu que les moules vivent en grappes compactes et sur des surfaces immenses, recouvrant certaines digues. On ne peut en dire autant des *Brachydontes* (en tenant compte évidemment de leur taille réduite). Leur zone de prolifération est plus localisée. Les *Mytilus edulis* vivent un peu partout, sur les surfaces lisses, comme dans les fissures. Leurs colonies sont homogènes. On a donc deux caractères principaux qui différencient les Moules comestibles des *Brachydontes*. Ces derniers forment des peuplements discontinus. On ne peut considérer un grand nombre de *Mytilus minimus* dans une fente comme formant une population homogène. Ils se trouvent là, uniquement parce qu'il y a une fissure ; ils peuvent fort bien être séparés les uns des autres, chacun à la recherche d'un endroit précis où se trouvent réunies les conditions les plus favorables, et cela tout aussi bien dans le byssus d'un autre *Brachydontes* que quelques millimètres plus loin. De plus, toutes les classes millimétriques sont mélangées alors qu'en général les moulières présentent une certaine unité biométrique. Ce mode de fixation dans les fissures est typique des *Brachydontes minimus*. On le retrouve chez les *Mytilus edulis*, mais à un degré moindre, ceux-ci n'y amarrant que leur byssus. Les *Brachydontes*, au contraire, ne laissent guère dépasser que la partie postérieure de la coquille, les siphons émergeant seuls du substrat. Souvent, même, les interstices entre les coquilles sont comblés par du sédiment provenant de l'érosion des roches environnantes. Employant le terme utilisé par SOURIE, on peut parler d'"hémipholadobiote", dans ce cas précis ; les autres moules ne sont pas des hémipholadobiotes, ou alors d'une manière occasionnelle : dans le trottoir, dans les fissures, en mode très battu, au maximum de leur progression vers le sommet de l'étagement, uniquement pour les jeunes individus.

Il faut remarquer que les *Brachydontes* détachés les uns des autres et mis dans un bac de verre à parois absolument lisses cherchent à se fixer immédiatement, et, de préférence, les uns sur les autres, chaque animal servant de point de fixation à son voisin, l'agglomération ainsi formée n'étant pas rattachée du tout aux parois de l'aquarium lui-même.

Ce comportement est à rapprocher de celui des *Lasea rubra* (MORTON - BONEY - CORNER) qui vivent dans les mêmes endroits que les *Brachydontes*. Les *Lasea* paraissent plus tolérantes, cependant, quant à l'exondation, la submersion, les modes.

3/- ZONES DE RAREFACTION

Cinq facteurs paraissent avoir une influence s'opposant à l'installation des populations de *Brachydontes* : la turbulence - la turbidité - la dessalure - le décapage du substrat - l'absence de rugosité ou de refuge sur les substrats.

Les *Brachydontes* vivent dans les endroits très battus et battus, mais à l'abri. Ceci paraît paradoxal. Le mouvement irrégulier ou de va-et-vient de l'eau est nécessaire, mais le choc direct des vagues doit être amorti. C'est pourquoi les roches exposées au ressac brisant ne sont pas peuplées par ceux-ci. Les *Mytilus edulis*, eux, ne semblent pas souffrir de ces conditions de déferlage. En effet, on les trouve couramment dans les endroits les plus battus, leur tolérance à ce mode paraît être grande.

La turbidité semble aussi jouer un rôle. On voit rarement des *Brachydontes* dans les eaux chargées de particules minérales. Au contraire des *Mytilus edulis*, les *Brachydontes* semblent supporter difficilement la dessalure. Elles sont rares dans les estuaires (Bidassoa). De plus, les venues d'eaux douces s'accompagnent d'apports de matières organiques, on peut penser que les *Mytilus minimus* sont moins nitrophiles que les *Mytilus edulis* et que les *Chthamalus stellatus*, que l'on retrouve même près des égouts et qui remontent assez haut dans les estuaires et dans les endroits protégés des vagues du large. On peut prendre comme exemple la zone partant de l'estuaire de la Bidassoa, comprenant la plage d'Hendaye et se terminant aux "Deux Jumeaux", énormes rochers situés en mode extrêmement battu et au pied desquels débouche un important égout.

Les *Brachydontes* sont rares dans l'estuaire lui-même, assez peu chargé en matière organique, mais charriant beaucoup de sable. Ils deviennent abondants vers le milieu de la plage elle-même, sur les blocs de rochers protégeant la promenade de la plage, puis diminuent et disparaissent près de l'égout, les surfaces de toutes natures étant recouvertes d'une mince pellicule de vase riche en matière organique. Les *Chthamalus* subsistent encore, les *Mytilus galloprovincialis*, en moins grande quantité, les Corallines en grand nombre, (qui sont plutôt nitrophiles).

Donc, d'une part, l'eau douce, et d'autre part, les matières organiques empêchent les *Brachydontes* de s'installer.

Sur la Méditerranée, on peut remarquer le même fait, les zones où les Corallines sont abondantes renferment peu de *Mytilus minimus*.

Ces remarques permettent peut-être d'expliquer pourquoi les *Brachydontes* ne remontent pas au Nord d'Arcachon. La Gironde, qui se trouve cent kilomètres au Nord, par ses apports d'alluvions, de matières organiques, d'eaux douces, constitue une barrière infranchissable, non pas tellement aux adultes qui tout de même ont une résistance assez grande, comme nous essayerons de le démontrer dans un prochain chapitre, qu'aux larves.

Il est un facteur important, dans le milieu où vivent ces moules, qui a une grande influence, d'ailleurs sur tous les êtres vivants de cette zone : le décapage par le sable et les graviers du substrat. On peut remarquer l'absence de toute vie sur les dalles de flysh au ras du sol, ou sur les dalles branlantes et se disjoignant à chaque coup de mer. Nous ne trouvons pas de *Brachydontes* fixés sur des parois avec des fissures, même bien conditionnées pour retenir et maintenir en vie les larves. Si le fond de gravier n'est pas à plus de un mètre de profondeur, les moindres coups de vent et de houle souleveront des quantités de projectiles qui auront vite fait de démolir ce qui a pu s'accrocher à la falaise ; quelques *Chthamalus*, peut-être, résisteront, ainsi que des Patelles, leur coquille conique offrant peu de prise.

Enfin, comme il a déjà été dit plus haut, les surfaces trop lisses ne sont pas favorables aux *Brachydontes*. On les trouve sur les bouées des Passes du Bassin d'Arcachon, mais fixées sur les *Chthamalus* ou dans le byssus des *Mytilus galloprovincialis*, jamais directement sur la bouée.

Ayant passé en revue les facteurs défavorables, voyons maintenant les conditions de milieu nécessaires.

4/- CONDITIONS DE MILIEU NECESSAIRES - ADAPTATIONS

Ces conditions peuvent être énumérées ainsi : Alternance d'émersion et d'immersion - Action des vagues ou d'un courant - Déferlage - Abri contre le déferlage - Eau pure - Abri contre les dessiccation, la température, la lumière.

Quant aux adaptations, elles sont au nombre de trois : taille réduite - Réponse immédiate à la moindre goutte d'eau - Fermeture des valves à la moindre alerte thermique, au différence de pH., de salinité, d'oxygène dissous, de degré hygrométrique.

a - Conditions nécessaires

L'alternance d'émersion et de l'immersion est indispensable. Cependant on trouve exceptionnellement des *Brachydontes* dans les *Cystoseira* qui, elles, n'émergent jamais.

Les plus fortes populations, que ce soit sur la Côte Basque ou dans la région marseillaise, sont alternativement couvertes et découvertes. Ce qui ne veut pas dire qu'elles ne supportent pas l'immersion continue. L'action des vagues ou de courants forts peut remplacer l'alternance d'émersion et d'immersion. Une renverse périodique paraît même être extrêmement favorable. Les Chthamales présentent les mêmes exigences. Cependant, en captivité, mises sous un très fort jet d'eau bien aérée, avec un système permettant d'imiter un mouvement de marée, les *Brachydontes* périssent, et assez vite, plus vite que dans des conditions d'expériences défavorables !

Le système de bac d'élevage que j'avais construit à Arcachon fonctionne ainsi : l'arrivée d'eau se fait par un tube de verre effilé à la flamme et d'un diamètre intérieur d'un millimètre environ. Le choc du filet d'eau sous forte pression, frappant la surface, produit un panache de fines bulles. Lorsque le niveau de l'eau arrive à la hauteur du coude du siphon, qui est fixé sur le fond du bac, celui-ci s'amorce automatiquement et le récipient se vide à une vitesse plus ou moins grande, selon le diamètre du tube et la vitesse d'arrivée d'eau.

Il semble que le facteur néfaste aux moules soit la trop fine vaporisation de l'air, qui pénètre dans les valves, se coince dans les fentes branchiales et asphyxie les animaux (poissons, crustacés, etc). A la Station d'Endoume, je me suis contenté, avec de bons résultats, de vider deux fois par jour l'aquarium, et de laisser les moules à l'air trois à quatre heures d'affilée. Le déferlage des vagues envoie une mince pellicule d'eau sur le substrat et les animaux fixés. Ceci permet d'avoir une grande surface d'eau en contact avec les vagues déferlantes renfermant assez peu d'air en émulsion, sauf de grosses bulles qui éclatent lorsque la vague se brise. Ces bulles ne peuvent pas nuire aux moules, qui tirent les avantages d'une oxygénation très forte, sans les inconvénients du brassage des eaux. Cette eau doit être pure, comme il a été dit plus haut, pauvre en matières organiques, en particules minérales. Nous essayerons par la suite d'étudier la résistance aux différentes salinités. La tolérance paraît être grande, ce qui leur permet d'utiliser même l'eau de mer diluée par la pluie. Un problème particulier aux *Brachydontes* est l'habitude qu'ils ont de vivre dans les fissures étroites et profondes. Ceci, pour échapper à l'action destructrice du balayage des vagues à marée haute et à la dessiccation à marée basse, et peut-être aussi, à la lumière toujours vive ; ces moules, plus que les autres, semblent être lucifuges. Il est très fréquent d'en trouver dans les blocs poreux de *Lithophyllum* ou dans les pierres disjointes des digues avec le périostracum décoloré.

Il est difficile de séparer l'action de la lumière, dans ce cas, de celle de la température. Il est probable que ce mode de vie "protégé" accroît considérablement leur aptitude à la résistance à la dessiccation. En effet, l'eau contenue dans les algues, entre les grains de sédiment déposé autour des moules, dans les fissures elles-mêmes, s'évapore lentement. Les marées basses de grandes vives eaux, en été, tombent à midi, au moment où le soleil est le plus haut, où la luminosité est la plus forte.

Au moment de la remontée de l'eau, les *Brachydontes* situés le plus haut ont la partie de la coquille exposée à l'air parfaitement sèche, mais la partie enfoncée dans la crevasse, ou dans les débris de roche en poudre, et le byssus sont encore humides.

Il serait intéressant de comparer la température interne des moules à la température immédiatement en contact des valves.

b - Adaptations

La taille réduite des *Brachydontes* par rapport aux autres moules leur permet de subir avec succès les épreuves de l'émersion et de profiter au maximum du peu d'eau sous forme de mince pellicule, et de se nourrir des plus fines particules en suspension. Si on met un *Nytilus minimus*, préalablement au sec et parfaitement essuyé, dans un cristalliseur avec très peu d'eau, en l'espace de quelques secondes il y a réponse de l'animal à l'humectation ; cette adaptation lui permet de tirer partie immédiatement des embruns. Il faudrait savoir si d'autres adaptations physiologiques (ce qui est presque certain), n'accompagnent pas cette réponse : vitesse de filtration, respiration, et cela à différents niveaux de l'étagement. Au moindre changement brusque des conditions physiques, les *Brachydontes* ferment leurs valves ; cela se produit pour les températures trop basses ou trop élevées, les différences de pH., de salinité,

d'oxygène dissous, de dessiccation. Ils peuvent rester longtemps ainsi, leur métabolisme ralenti, attendant des conditions meilleures. Ou bien, ils éprouvent le nouveau milieu, les valves étant fermées.

III - ZONATION LITTORALE, PLACE OCCUPEE DANS CELLE-CI PAR LES *BRACHYDONTES*, COMPARATIVEMENT AUX *MYTILUS EDULIS*.

INTRODUCTION

Sur l'aire bien définie du Bassin d'Arcachon, LUBET a déterminé la zonation de *Mytilus edulis*. Il a été exceptionnellement possible de raccorder à l'échelle des marées, avec une certaine précision, la zonation littorale telle que la détermine l'étude des biocoenoses des roches Médiolittorale et Infralittorale. En effet, les pieux des jetées, les épis et digues ou autres substrats sont parfaitement lisses, rigoureusement verticaux, ne provoquant pas ou presque de mouvements de déferlage. De plus, le grand nombre d'individus sur une surface calculable permet de savoir avec une certaine précision la place de prédilection occupée dans l'étagement. Dans le cas des substrats artificiels énoncés ci-dessus, il apparaît que *Mytilus edulis* est préférentiel du sous-étage Médiolittoral inférieur, son extension vers le bas étant limitée d'après LUBET par la concurrence des Eponges, Hydraires, Bryozoaires, Tuniciers.

Sur les substrats pélagiques, (Balises et leur chaîne), l'Infralittoral est colonisé à son tour jusqu'à 15 mètres et d'une manière aussi dense que le Médiolittoral. Il serait intéressant de savoir pour quelles raisons les Tuniciers, les Eponges et les Hydraires sont peu nombreux sur les chaînes de bouées alors que les Moules abondent et atteignent une grande taille (influence de la turbulence trop forte ?)

On s'est demandé à propos de la mer du Nord pourquoi les Moules ne descendent pas plus bas que 9 à 15 mètres, on a mis en cause la faible luminosité de ces eaux. On croit que les jeunes individus ne peuvent se fixer dans les endroits faiblement éclairés. Ceci paraît assez faux : les *Mytilus edulis* et les *Brachydontes minimus* surtout semblent bien s'adapter aux faibles intensités de lumière. Il est assez curieux qu'ils colonisent habituellement les conduites d'eaux des aquariums, par exemple.

Dans les moulières naturelles des côtes rocheuses, on peut voir, dans les modes très battus, les moules remonter jusque dans le Médiolittoral, dans la zone à *Fucus vesiculosus*. On a un maximum dans l'Infralittoral supérieur, au même niveau que les *Fucus serratus*. Il est bon de remarquer que le byssus est ancré dans les fissures.

En conclusion, on peut dire que la répartition des *Mytilus edulis* englobe le Médiolittoral inférieur et l'Infralittoral. En aucun cas, ils ne peuvent être considérés comme indicateurs d'étage, du fait de leurs facultés d'adaptation.

Nous verrons successivement la zonation littorale verticale, et la répartition horizontale selon le mode des *Brachydontes*.

1/- ZONATION VERTICALE DES *BRACHYDONTES*

a - Limite inférieure

On peut noter leur absence, à marée basse, dans l'Infralittoral, dans les flaques constamment à flot. M. HUVE m'a signalé leur présence sur la côte de la région marseillaise, dans des Cystoseires, dans le mode battu. Ils se trouvent là à la base de ces Algues. Il est sûr qu'ils peuvent vivre en immersion presque continue, quoique ce ne soit pas leur mode de vie typique. Quels sont les facteurs qui peuvent les empêcher de descendre plus bas, ou du moins d'exister dans l'Infralittoral supérieur ?

Tout d'abord (ce qui est moins valable pour les Moules, plus grosses), la compétition avec les autres espèces paraît être le facteur limitant: On peut remarquer souvent sur les valves des *Brachydontes* un placage de Mélobésiées. Les Corallines poussent en grande quantité sur les valves (sur les *Mytilus edulis* aussi, mais elles ont moins d'importance du fait de la taille de ces dernières). Dans les siphons et cavités du Trottoir, les Eponges finissent par recouvrir les *Brachydontes*; il n'est pas rare de trouver, comme il a été dit plus haut, des *Mytilus minimus* minéralisés dans le *Lithophyllum tortuosum*. Leur principal handicap semble être sinon leur inertie, du moins

leur manque de mobilité par rapport aux autres êtres vivant de la même zone.

Il faut remarquer aussi que plus on descend dans la zonation, moins les *Brachydontes* sont hémipholadobiotes. Au plus bas, on les trouve fixés à la surface du substrat, mais toujours à l'abri des chocs brusques des vagues, au pied des corallines ou des Cystoseires. Dans quelques centimètres d'eau, la luminosité est moins grande, l'humectation constante, mais c'est dans ces niveaux que l'on rencontre le plus de coquilles vides, ce qui tend à prouver que ces moules sont moins résistantes que celles qui vivent dans la zone immédiatement supérieure, et sont plus adaptées aux changements des conditions de vie dans un milieu instable. De plus, les formes encroûtantes ou rameuses retiennent les particules et elles-mêmes en produisent. L'eau ainsi chargée de matières organiques et minérales en suspension paraît être défavorable aux *Brachydontes*. Ces mêmes algues empêchent d'une manière quelconque la fixation des larves qui réclament peut-être un mode très agité, mais assez différent de celui des adultes. Les larves arrivent assez tard dans l'année, à la fin du printemps, où les substrats sont déjà recouverts de populations plus précoces.

On pourrait donc en tirer la conclusion que *Brachydontes minimus* ne va pas plus bas que l'Infralittoral supérieur, au maximum.

b - Limite supérieure

Celle-ci est étroitement liée à l'humectation. Les *Brachydontes* remontent le plus haut possible, tout comme les *Lasea rubra*, dans les microcavités et fissures. On ne peut parler d'enclave, puisqu'elles n'existent pas pratiquement dans l'étage au-dessous. Si l'on considère une surface assez unie, comme celle des rochers de la plage d'Hendaye, on peut constater que leur limite supérieure d'extension arrive à peu près au niveau du maximum de densité de *Chthamalus stellatus* toujours dans les microcavités. Les conditions de température, salinité, degré hygrométrique, sont variées. Les submersions sont extrêmement brèves. Leur taille est d'ailleurs plus réduite que dans les niveaux moyens. Adaptation ou rachitisme ?

c - Zone d'abondance maximum

Pour déterminer cette zone, nous étudierons des endroits où les *Chthamalus stellatus*, les *Mytilus edulis* et les *Brachydontes minimus* sont présents simultanément sur une surface le plus unie et le plus restreinte possible : les blocs de rochers de la plage d'Hendaye, toujours, et les balises au large du Bassin d'Arcachon. Il est absolument net que les *Brachydontes* vivent exactement entre les *Chthamalus* et les *Mytilus galloprovincialis*. La carène d'une balise est absolument insensible aux marées, montant et descendant avec elles ; le déferlement est négligeable, car celle-là n'oppose pas de résistance aux vagues et soulage immédiatement à la lame. On a donc des conditions de zonation parfaites. Sur les blocs de rochers, il se trouve que de bonnes conditions sont réunies (coupe de la plage, Figure n°6) et homogènes. Dans les fissures, sont installés les *Mytilus galloprovincialis* ; plus haut, les *Brachydontes minimus* interférant avec les précédents en bas, et avec les *Chthamalus stellatus* en haut. Plus haut encore, il n'y a que des *Chthamalus*.

2/- REPARTITION SELON LE MODE

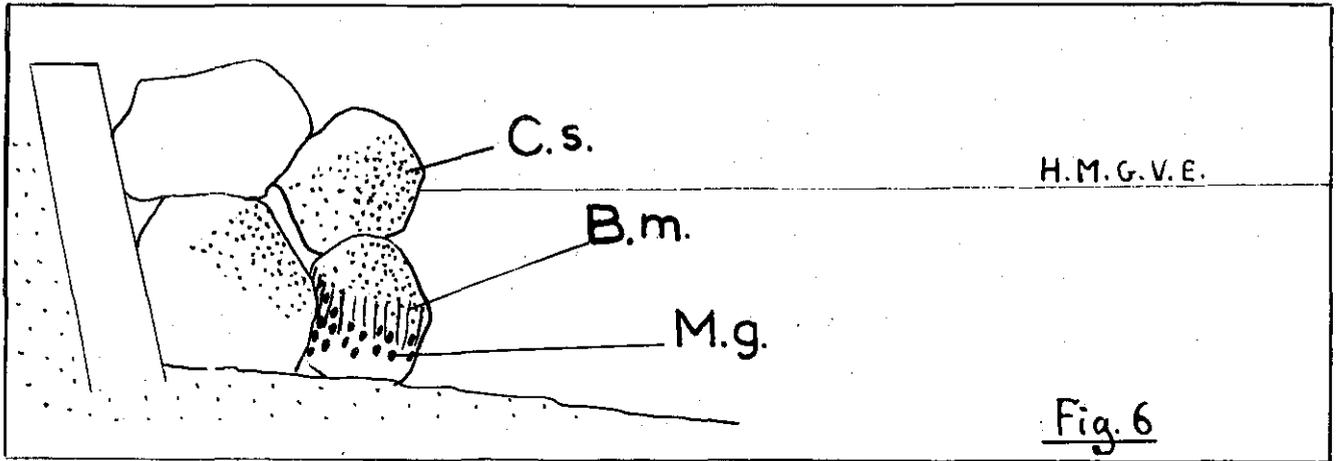
Les *Brachydontes* sont plus abondants dans le mode battu que très battu. Les *Chthamalus*, eux, préfèrent le mode très battu (sauf exception). Les *Mytilus edulis* sont aussi abondants dans le mode le plus calme que dans le mode le plus battu. D'une manière inexplicable, ils peuvent faire défaut, ou disparaître d'un endroit paraissant très favorable (digue du port de la Douane à l'estuaire de la Bidasso).

La Figure n°7 essaie de mettre en parallèle la répartition de ces trois espèces verticalement et horizontalement.

CONCLUSIONS

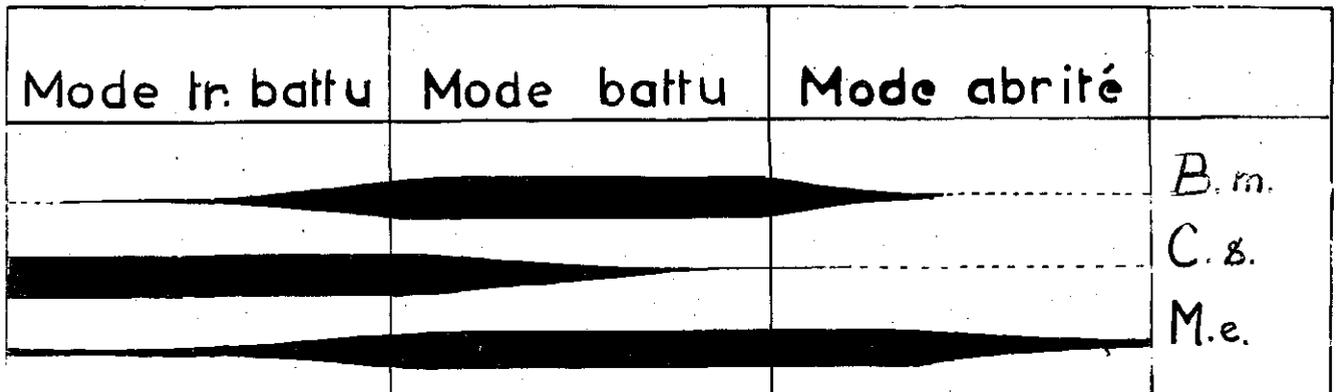
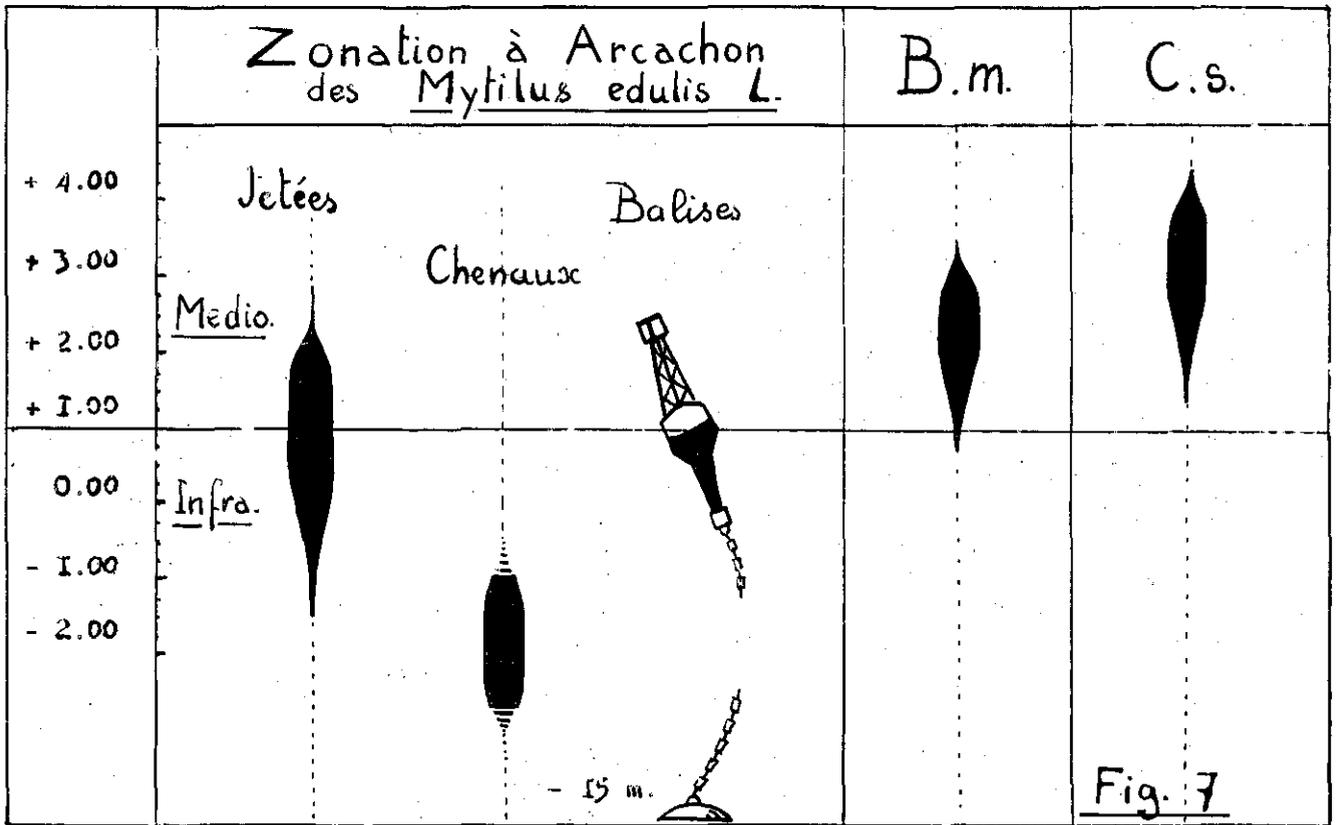
De l'étude des conditions de vie et de la zonation de *Brachydontes minimus* comparée à celle de *Mytilus edulis*, *Chthamalus stellatus*, on peut tirer :

Les *Brachydontes*, comme les *Lasea Rubra*, sont des Hypobiotes recherchant les modes



H.M.G.V.E.

Fig. 6



battus et très battus, mais à condition de vivre dans des fissures, à l'abri. Les *brachydontes* et les *Lasea rubra* ont une nette tendance à s'agglomérer et à se fixer les uns sur les autres. La turbidité et la dessalure paraissent être des facteurs néfastes aux *Brachydontes* alors qu'ils sont de peu d'importance pour les moules comestibles et les *Chthamales*. Les adaptations telles que la taille réduite, la réponse immédiate à l'humectation, sont caractéristiques des *Lasea rubra* et des *Brachydontes*. Pour prospérer les *Mytilus minimus* doivent être soumis à de forts courants ou à l'alternance d'émergence et d'immersion. *Lasea rubra* et *Brachydontes* ont une tendance à la sciaphilie. La place dans la zonation littorale des *Brachydontes*, plus délimitée que celle de *Mytilus edulis*, est localisée au Médiolittoral inférieur.

Il est intéressant d'étudier, pour des animaux aussi haut situés, la résistance à l'exondation, aux salinités, aux températures, aux degrés hygrométriques.

B - EXPERIENCES D'ECOLOGIE - RESISTANCE A QUELQUES FACTEURS EXTERNES

INTRODUCTION

Dans les trois chapitres consacrés à l'étude du milieu, nous avons vu que de nombreux facteurs interfèrent dans la zone occupée par les moules. Je me bornerai dans cette deuxième partie à étudier la résistance à l'exondation (degré hygrométrique), aux concentrations en oxygène dissous, aux variations de salinité, ces trois facteurs étant envisagés pour des températures allant de -10°C à $+45^{\circ}\text{C}$.

Ed. RICCI, en 1957, dans son travail "Contribution à la Biométrie, à la Biologie et à la Physico-chimie de la Moule commune", a étudié plus particulièrement la résistance à plusieurs salinités et à divers pH. et à la même température, et ce de manière brutale ou ménagée, à un milieu à caractéristiques différentes de celles du milieu initial ; il tire les conclusions suivantes :

"Si la Moule est mise brutalement au contact d'une eau de mer étendue d'eau douce, elle s'adapte assez bien à ce changement de concentration saline jusque vers 70 % d'eau de mer, mais, si le milieu est plus dilué, cette adaptation se fait de plus en plus difficilement et même ne se fait plus du tout... Cette adaptation est d'autant meilleure que la température est plus élevée (supérieure à $+15^{\circ}$ en été... Si le pH. est modifié, les Moules s'adaptent de façon similaire, à condition toutefois que ce pH. ne s'écarte pas trop du chiffre normal (8,3)..... Si les variations de milieu extérieur sont lentes la Moule s'adapte beaucoup plus facilement à une baisse de la concentration saline.... La Moule est donc nettement un Mollusque Euryhalin".

Je me proposerai non pas de savoir si la Moule *Brachydontes minimus* s'adapte à tel ou tel facteur, mais plutôt de connaître sa résistance et ses limites létales, et à des variations brutales du milieu extérieur.

Nous verrons successivement les limites de survie de ces Moules pour :

- Salinités de 0 à $100^{\circ}/\text{oo}$.
- Oxygène dissous, de la saturation à l'absence complète.
- Degré hygrométrique, de la saturation en vapeur d'eau, à la dessiccation complète.

Ces trois facteurs seront étudiés en fonction d'une quatrième variable :

la température

- 10° - 5° 0° $+5^{\circ}$ $+10^{\circ}$ $+20^{\circ}$ $+30^{\circ}$ $+40^{\circ}$ $+45^{\circ}$.

I - METHODES D'ETUDE

Nous examinerons successivement les milieux eux-mêmes dans lesquels des Moules sont placées, les précautions prises, puis l'appareillage utilisé, la durée des expériences et enfin la construction des courbes indiquant les limites de survie et leur discussion.

1/- CONDITIONS DE MILIEU

Pour les expériences qui vont suivre, j'ai utilisé l'eau de mer du Laboratoire, filtrée sur laine de verre et charbon actif, ceci pour éliminer les particules trop grosses (débris de Posidonies) et les matières organiques ou minérales en suspension.

SALINITE. La préparation des eaux à diverses salinités a demandé deux techniques différentes :

1/ Eaux dessalées : partant de la salinité initiale, soit 37,80/00, j'ai, par adjonction de gros sel, amené la salinité à 400/00. Pour les salinités 20 - 15 - 10 - 50/00, il a suffi de diluer convenablement cette eau à 40 0/00 avec de l'eau douce de la ville.

2/ Pour les salinités 50 - 60 - 80 - 100, j'ai ajouté du gros sel le moins raffiné possible.

Les eaux ainsi préparées ont été ensuite contrôlées par la méthode de Mohr, pour vérifier si les salinités correspondaient bien à celles calculées, ceci, avec une erreur de 0,5 g par litre. L'eau pure est celle de la ville, et non l'eau distillée.

OXYGENE DISSOUS. Celui-ci variant (saturation) avec la température, j'ai procédé de la manière suivante :

1/ Pour les saturations en Oxygène, à la température ambiante (20°), j'ai fait barboter pendant une demi-heure de l'air comprimé en fines bulles, à travers un diffuseur d'aquarium ; cet air était au préalable suroxygéné, par un passage dans un flacon contenant du permanganate de Potasse et de l'eau oxygénée. J'ai conservé cette eau dans des bocaux à fermeture en caoutchouc.

2/ Pour obtenir de l'eau de mer dépourvue d'oxygène, il suffit d'en faire bouillir dans un ballon en Pyrex pendant une heure, le volume initial étant rétabli par la suite avec de l'eau distillée. Cette eau est conservée dans des flacons en matière plastique.

3/ Pour avoir tous les degrés d'oxygène dissous, j'ai mélangé de l'eau de mer sur-oxygénée, à de l'eau de mer bouillie dans les proportions suivantes :

$\frac{5}{5}$ - saturation - $\frac{4}{5}$ - $\frac{3}{5}$ - $\frac{2}{5}$ - $\frac{1}{5}$ - 0 étant l'eau bouillie.

Il n'a pas été fait de vérifications de la concentration en Oxygène dissous.

DEGRES HYGROMETRIQUES. J'ai utilisé un appareillage un peu plus complexe, comprenant trois séries de produits dessiccateurs. Dans un flacon contenant de la laine de verre et de l'acide sulfurique, j'ai fait passer un courant d'air comprimé. Cet air déjà desséché passait ensuite dans un tube d'un mètre de long, rempli de Chlorure de Calcium. Puis, dans un autre tube de mêmes dimensions contenant de l'Actigel, permettant ainsi de savoir, par son virage éventuel de bleu au rose, si l'atmosphère contenait encore de l'humidité. Cet air arrivait alors dans deux cloches successives : la première, de dimensions modestes, communiquant avec la deuxième, cinq fois plus volumineuse; la première, destinée aux degrés hygrométriques bas (0 à 30); la deuxième, par une humidification progressive, aux degrés plus élevés.

Les degrés hygrométriques étaient contrôlés par un hygromètre réétaloné, gradué de 0 à 100, 0 étant la dessiccation complète, et 100, la saturation.

Pour l'oxygène dissous et les salinités, l'eau a été changée deux fois par jour, le matin et le soir. Le degré hygrométrique a été rétabli une fois par jour. Pour les diverses températures, j'ai utilisé :

- De -10° à +5° : un réfrigérateur
- Une chambre froide à +10°
- La température ambiante à 20° (à deux degrés près)
- Un bac rempli d'eau avec thermostat et résistances à +30° (± 10)
- Une étuve de 40 à 45°.

2/- LE MATERIEL ETUDIE :

Je me suis efforcé de prendre des *Brachydontes* au stade de repos sexuel et de même classe millimétrique, non lésés lorsqu'ils ont été détachés de la roche en place. pour m'en assurer, les Moules ont été placées dans un aquarium dont le fond était garni de petites pierres provenant du Trottoir à *Lithophyllum*, et parfaitement propres et nettes de tout organisme fixé. Je n'ai utilisé que les Moules qui s'y sont fixées à nouveau. Leur byssus a été alors coupé avec des ciseaux fins. Chaque animal a été essuyé et les valves grattées pour enlever toute algue pouvant se décomposer. Il m'a été impossible de placer plus de deux individus par récipient, surtout en raison des difficultés que j'éprouvais à me procurer du matériel vivant, ce qui m'a amené à en faire venir de Biarritz. Il eût été souhaitable de prendre des Moules de même provenance et de faire des expériences sur 10 individus. Il n'a pas été utilisé de lot témoin, à des conditions de vie normales, les Moules placées à une salinité de 40‰ et à 20°, ou à saturation d'Oxygène à 20°, en tenant lieu.

Les Moules, pour chaque degré hygrométrique - chaque pourcentage d'oxygène dissous - chaque salinité, et cela, à toutes les températures, de -10 à +45°, ont été placées deux par deux dans un pilulier de 100 cc. Chaque animal a en moyenne un volume de 0,2 cc. La quantité d'eau utilisée est donc suffisante et ne varie que peu en douze heures. Celles placées aux divers degrés hygrométriques ont été au préalable parfaitement essuyées, puis placées sur la laine de verre. A chaque degré de dessiccation (0 - 10 - 20 - 30), une couche d'Actigel d'un centimètre d'épaisseur était placée au fond de chaque pilulier, l'atmosphère contrôlée avec l'hygromètre. Chaque degré d'humectation (80 - 90 - 100) a été obtenu en mettant le pilulier ouvert sur l'ouverture d'un ballon d'eau douce en ébullition, atmosphère contrôlée toujours, une couche de laine de verre convenablement humectée maintenant le degré souhaité.

Le contrôle de la mort des animaux exige un peu d'attention : RICCI, pour *Mytilus edulis*, replaçait l'individu dans son milieu normal et attendait ; au début des expériences, les Moules réagissaient toujours, fermant leurs valves, puis les rouvrant et se mettant à se déplacer sur le fond du récipient ; une Moule comestible morte reste la coquille béante.

Pour les *Brachydontes*, il n'en est pas de même. De -10° à 0°, et de 40° à 45°, ils ont les valves ouvertes. En deçà ou au-delà, elles restent fermées. Pour apprécier la mort des *Brachydontes*, il faut les replacer dans un récipient d'eau de mer courante, et à température ambiante ; ils sortent leur pied et explorent le milieu. S'ils restent inertes, et ne s'ouvrent pas, on ne peut cependant les considérer comme morts ; il faut examiner à la loupe binoculaire et attendre que sorte un courant d'eau des valves entrebâillées de quelques dixièmes de millimètre. Si les valves sont irrémédiablement fermées, il faut ouvrir l'animal. Un bon critère est le transport des particules par les battements ciliaires. Les mouvements palléaux sont aussi de précieux indices. J'ai pu établir à Arcachon sur quelques dizaines de *Brachydontes* en expérience, que l'arrêt des battements ciliaires suit de deux jours l'arrêt des mouvements du manteau, indiquant la mort des Moules. Avant d'établir les courbes de limites létales, j'extrapole d'après les Moules que j'ai ouvertes la date de leur mort. J'utilise une des deux Moules pour savoir à quel degré d'agonie elle se trouve. L'ayant déterminé, j'ouvre la deuxième Moule deux ou trois jours après. L'erreur est d'environ un jour sur quinze. Il serait nécessaire d'avoir un grand nombre d'individus, parce que la survie varie avec chaque animal, peut-être selon le sexe et le degré d'évolution sexuelle.

Les expériences ont été poussées jusqu'à ce que tous les lots soient morts. Cependant, pour les Moules survivant plus de quinze jours, on considère qu'il y a adaptation au milieu. Dans les conditions naturelles, sous nos climats, il est rare que durent les salinités, les températures et les degrés hygrométriques et d'oxygène dissous rencontrés lors des expériences. De toute manière, un retour à des conditions normales intervient toujours à plus ou moins brève échéance.

Aperçu de l'activité des *BRACHYDONTES MINIMUS* soumis à une température de +5° cc et à des salinités allant de 5‰ à 60‰.-

Le deuxième jour après le début des expériences, le muscle adducteur ne se contracte que faiblement, les Moules remises à une température et salinité normales. Le troisième

jour, les muscles sont très faibles. Le pied est cependant encore agile. Les battements ciliaires sont faibles, surtout pour les Moules à 60 ‰ ; le transport des particules est impossible. Pour une salinité de 40 ‰, les muscles sont capables de fermer la coquille, et assez vite. À 20 ‰, la coquille s'ouvre et se ferme bien ; il y a un transport de nourriture bien visible. Le pied est à la recherche d'un substrat. La Moule est encore capable de sécréter un byssus. Il en est de même pour les salinités 15 et 10 ‰. À 5 ‰, le transport est faible. Enfin, à 4,5 ‰, il n'y a plus aucun transport. Les mouvements sont arrêtés.

Le quatrième jour, à la salinité de 5 ‰, les Moules éprouvent de grandes difficultés à fermer leurs valves. Le manteau ondule encore faiblement et il n'y a presque pas de transport. À 10 ‰ la coquille peut se fermer, mais lentement. À 15 ‰, la coquille se ferme rapidement, comme d'ailleurs pour les salinités comprises entre 20 et 40. Le transport par battement ciliaire est actif (acheminement de grains de sable). Le manteau ondule avec des mouvements réguliers. Le pied est capable de sortir des valves et de tracter l'animal. Vers le quinzième jour, les *Brachydontes*, quoique vivants, ne réagissent plus ; remis à température normale, dans une eau normale, ils meurent dans un délai de un à deux jours.

La survie peut se prolonger au-delà de quinze jours, rarement cependant à cette température et aux basses salinités.

En conclusion, on peut affirmer que la perte de mobilité se fait dans l'ordre suivant : d'abord, perte de la contractilité des muscles adducteurs postérieur. La coquille est alors plus ou moins béante. La Moule n'est pas morte pour cela. En effet, si le pied cesse tout mouvement, les mouvements palléaux continuent. Les battements ciliaires s'arrêteront les derniers.

Ces remarques sont valables pour toutes les salinités, tous les degrés hygrométriques et d'oxygène dissous.

Pour les degrés hygrométriques, ou, plutôt, d'humectation, 80 à 100, les Moules reprennent vite leur vie normale les deux premiers jours. Les dessiccations presque totales du milieu extérieur ont une action vraiment néfaste et, dès les premiers jours, les valves ne sont plus étanches au milieu externe. La survie peut se prolonger, cependant, un à deux jours si la température n'est pas trop élevée.

Les *Brachydontes* se fixent avec leur byssus pour les salinités allant de 20 ‰ à 80 ‰ et aux températures situées entre + 10° et + 40° c. pour les pourcentages d'oxygène dissous, de 3/5 à la saturation, et pour les mêmes températures. Quant aux divers degrés hygrométriques, les Moules ne manifestent aucun signe de vie, et cela même pour celles placées dans une atmosphère saturée, du moins au-delà d'un certain laps de temps.

Construction des courbes de limites létales

Il a été établi une courbe résumant les résultats pour chaque température et chaque type d'expérience.

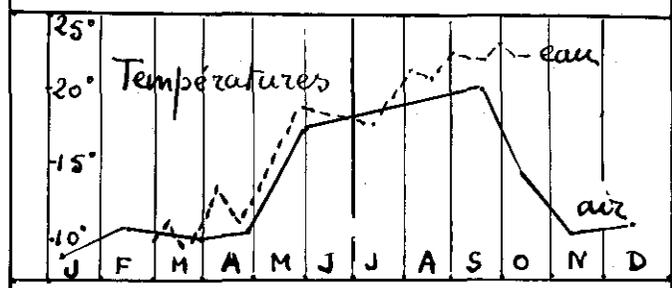
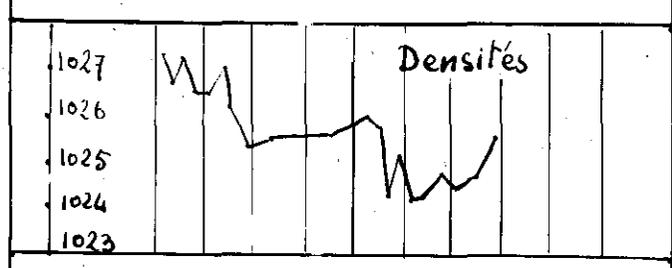
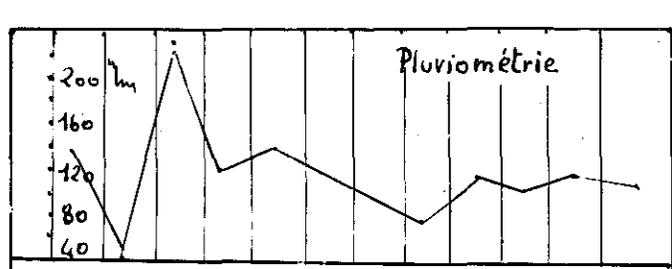
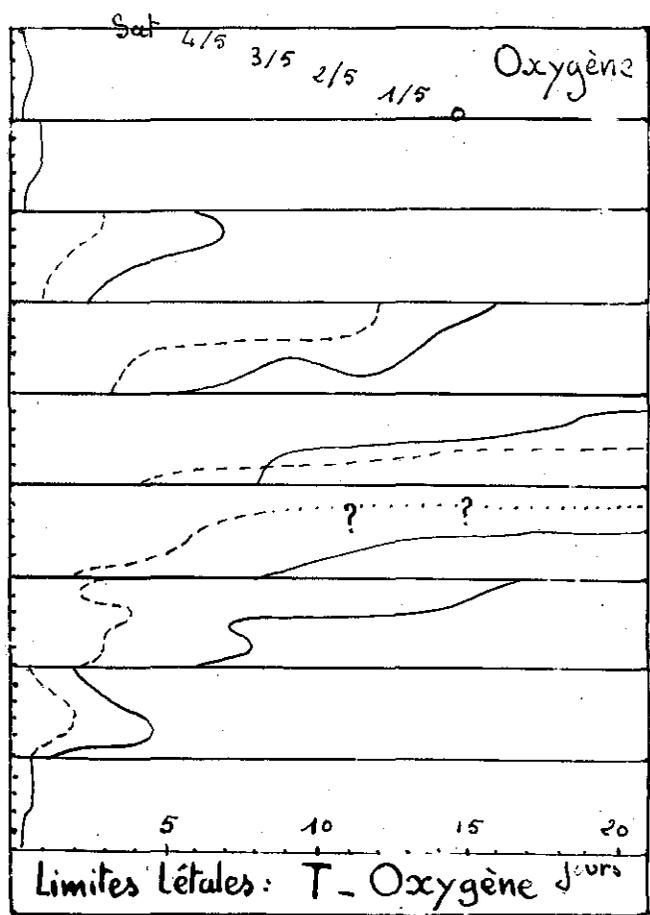
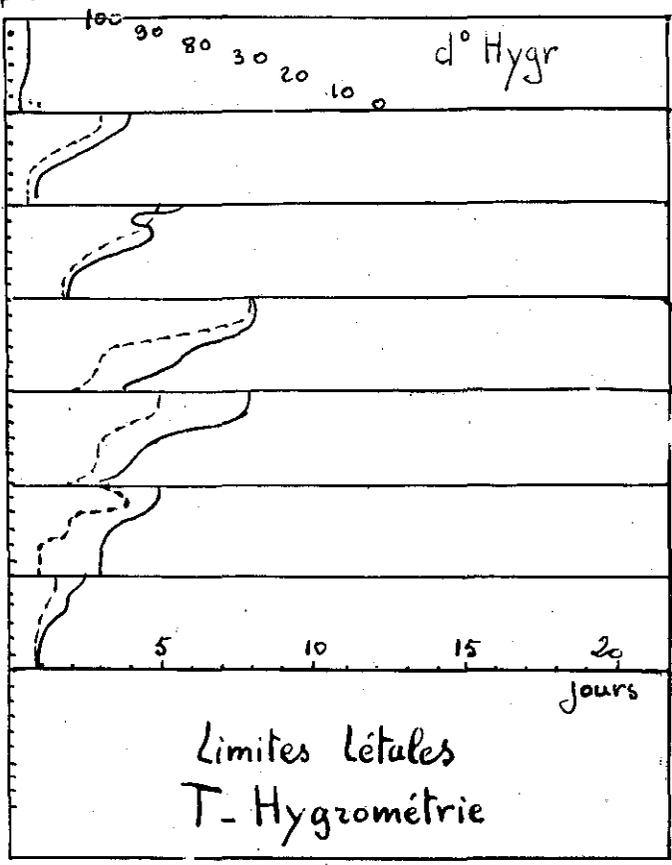
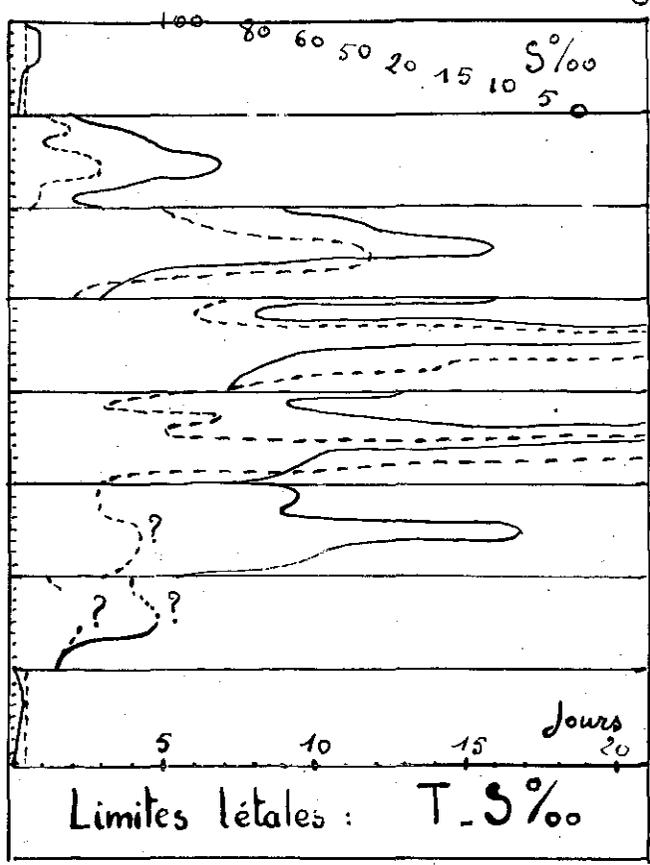
Sur l'axe des ordonnées sont portés soit les degrés hygrométriques, soit les salinités, soit les pourcentages d'oxygène.

Sur l'axe des abscisses, chaque division représente un jour. Vingt jours sont ainsi dénombrés. Pour les très fortes et très basses températures, chaque jour est divisé en quatre parties de six heures chacune.

Lorsque celles-ci, dans un pilulier bien défini, sont toutes mortes, je trace un point aux coordonnées correspondantes.

Chaque courbe délimite ainsi la zone de survie pour une température donnée et pour toutes les autres variables.

Les plaçant en diagrammes, on peut se rendre compte des limites létales et comparer ces diagrammes à ceux d'autres espèces. J'ai essayé de le faire avec *Mytilus galloprovincialis*.



Relevés de T.D.P à Biucitz (1958)

II - ETUDE DES COURBES - CONCLUSIONS :

J'ai tenté les mêmes expériences sur les *Mytilus galloprovincialis*, pour les mettre en parallèle avec celles faites sur les *Brachydontes minimus*.

Certains ont échoué par manque de très grands bocalux exigés par la taille des spécimens. Beaucoup de Moules sont donc mortes par corruption de l'eau.

Cependant, j'ai pu obtenir quelques résultats. Les parties des courbes douteuses seront en pointillé. Il est certain que les *Mytilus galloprovincialis* résistent davantage que dans les conditions actuelles d'expérimentation.

1/- COURBES DE LIMITE LETALE : SALINITE EN FONCTION DE LA TEMPERATURE

Au premier abord on peut remarquer que pour les salinités de 20 à 60 ‰ on a une bonne résistance pour les *Brachydontes*. Ils sont euryhalins mais plus sténohalins pour les basses salinités. Leur résistance fléchit en dessous de 20 ‰. Leur adaptation relative aux fortes salinités est nette, et par là-même aux conditions d'évaporation, qui font augmenter la teneur en sels. Les *Mytilus galloprovincialis* sont euryhalins, mais avec une tolérance plus grande pour les basses salinités. Il est curieux de constater pour ces deux Mytilidés un crochet de la courbe indiquant une plus grande résistance à la salinité 100 ‰. Il serait intéressant de voir pour des salinités plus fortes et sur un grand nombre d'individus si cette tolérance se maintient, si les salinités plus fortes sont bien supportées et si les salinités entre 60 et 90 ‰ sont un seuil d'adaptation à de plus fortes salinités.

2/- COURBES DE LIMITE LETALE : HYGROMETRIE EN FONCTION DE LA TEMPERATURE : La résistance à la dessiccation n'est pas aussi grande chez les moules comestibles. Ceci est à rapprocher de la différence fondamentale qui existe entre ces deux Moules quant à l'aptitude à rester les valves closes. On sait que les *Brachydontes*, même morts, restent fermés. Les *Mytilus edulis* et *Galloprovincialis* eux, ont la coquille béante. Il y aurait là une adaptation, pour les *Brachydontes*, aux émergences plus prolongées et à des changements plus accentués que ceux rencontrés par *Mytilus edulis*.

3/- COURBES DE LIMITE LETALE : OXYGENE DISSOUS EN FONCTION DE LA TEMPERATURE. On peut remarquer une plus grande tolérance des *Mytilus galloprovincialis* que des *Brachydontes*. Les courbes présentées ne la manifestent pas particulièrement pour la raison suivante : la corruption de l'eau a entraîné une mort prématurée des Moules, et ce, pour les températures de 20 à 30 degrés uniquement. Si on compare la résistance de ces deux espèces de Moules aux basses teneurs en oxygène dissous, on voit que les limites létales coïncident assez bien, tant pour les basses salinités que pour les degrés hygrométriques et l'oxygène dissous, ce qui met en évidence une forme de vie ralentie, en circuit fermé, puis mort par asphyxie, non pas due au milieu lui-même, mais au fait que les Moules n'ouvrent pas leurs valves et ne renouvellent pas leur eau intervalvaire. Si, par cas, la coquille s'ouvre, l'asphyxie est beaucoup plus rapide (ceci a été essayé sur des animaux dont les valves étaient maintenues entr'ouvertes : expérience de Ricci).

Il m'a été possible, à Arcachon, de remarquer que les Moules comestibles (âgées d'un an), pour des températures voisines de 20 degrés, résistent moins bien à une salinité de 5 ‰ que les Moules âgées (3 ans). Ainsi s'expliquerait la disparition de moulières autrefois prospères et étendues, dans les estuaires, par la plus grande dilution de l'eau de mer due à un débit plus élevé de la rivière, ce qui empêcherait la fixation des jeunes, et par là, le renouvellement des populations.

EN CONCLUSION, on peut dire que les *Brachydontes minimus* sont plus adaptés aux conditions extrêmes que les Moules comestibles, pourtant très tolérantes.

- Les valves toujours fermées des *Brachydontes* mettent en relief une adaptation au mode de vie dans des endroits exondés fréquemment, ce qui caractérise leur place dans la zonation littorale verticale, plus élevée que celle de *Mytilus edulis*.

- La survie chez les *Brachydontes* est maxima pour des salinités comprises

entre 20 et 60 ‰, et pour des températures allant de 10° à 30°. Il en est de même pour les concentrations en Oxygène dissous, de la saturation au 3/5 de celle-ci.

- La résistance est aussi assez grande, toujours aux mêmes températures, pour les degrés hygrométriques élevés.

- Au contraire, les *Mytilus edulis* supportent bien les basses salinités et se contentent d'une eau plus pauvre en Oxygène dissous et résistent moins bien à la dessiccation. Ils sont donc, de plus, beaucoup plus eurythermes dans les basses températures que dans les températures élevées (il suffit de joindre par une droite les limites extrêmes de résistance et de comparer avec celles de *Brachydontes*).

Si on examine la courbe des températures et salinités comparée à celle des températures atmosphériques et à la courbe pluviométrique, à Biarritz, on peut voir que les conditions naturelles sont largement au-delà des possibilités des Moules qui prospèrent dans cette localité.

DEUXIEME PARTIE

ETUDE SOMMAIRE DU CYCLE SEXUEL DE *BRACHYDONTES MININUS* COMPARE A CELUI DE *MYTILUS EDULIS* L.

ETUDE DE LA CROISSANCE RELATIVE EN HAUTEUR ET EN EPAISSEUR. GRAPHIQUE DE PETERSON.

Dans le premier chapitre de cette deuxième partie, je m'attacherai à étudier l'évolution générale des gonades au cours de l'année et de leur histophysiologie.

Rappel des données fondamentales sur les gonades des Mytilidae.

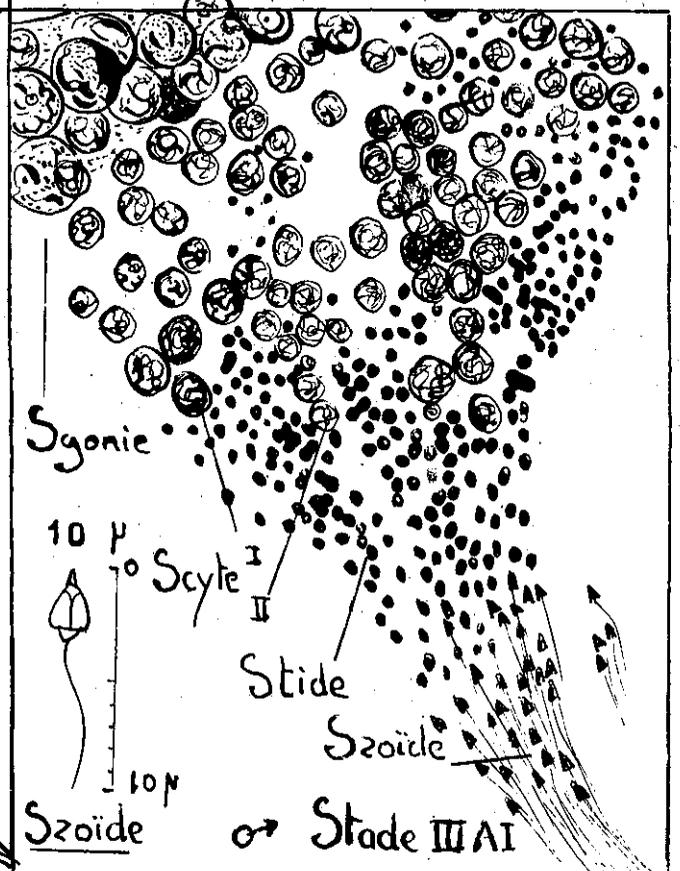
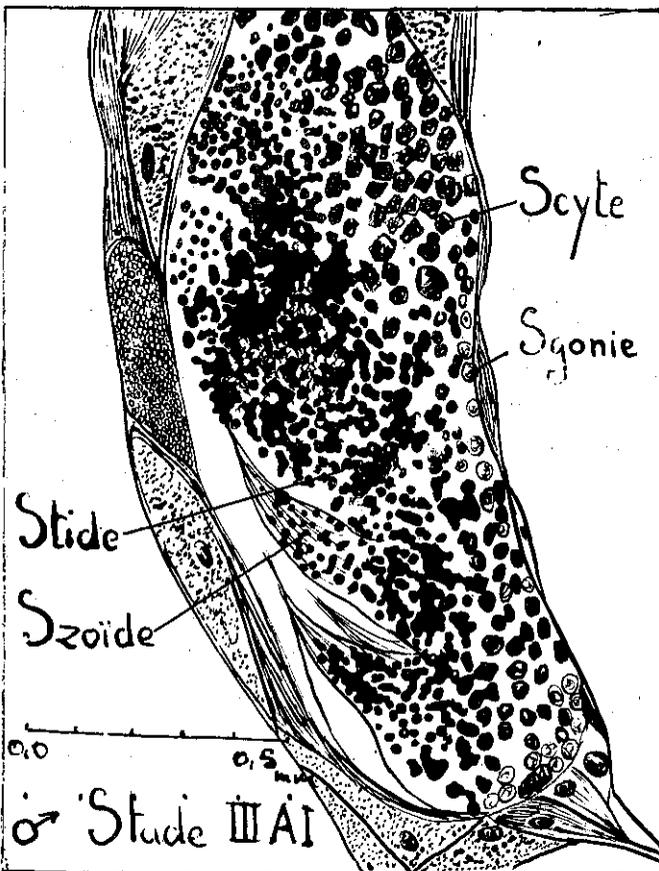
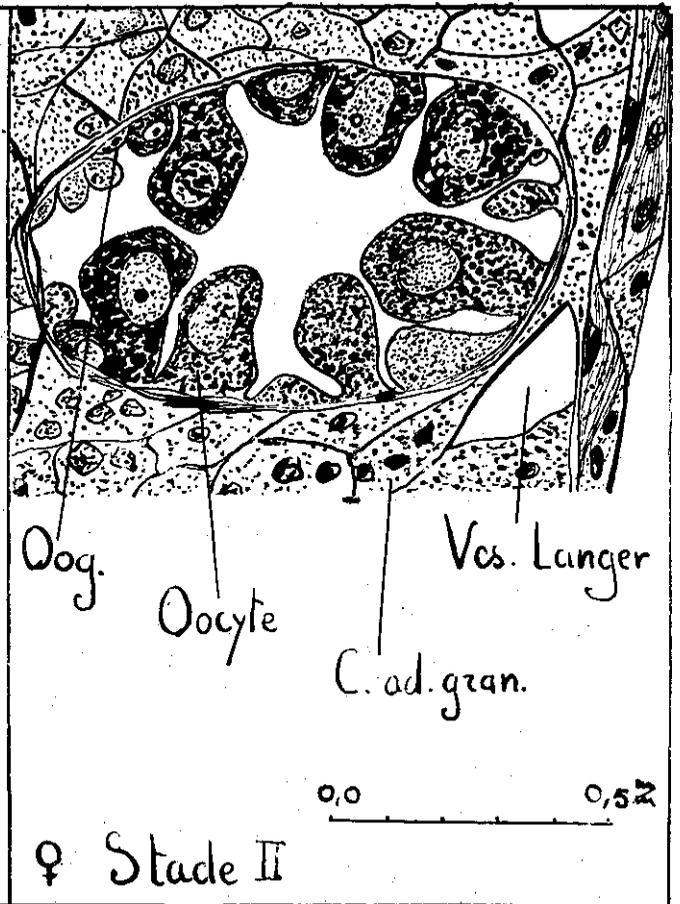
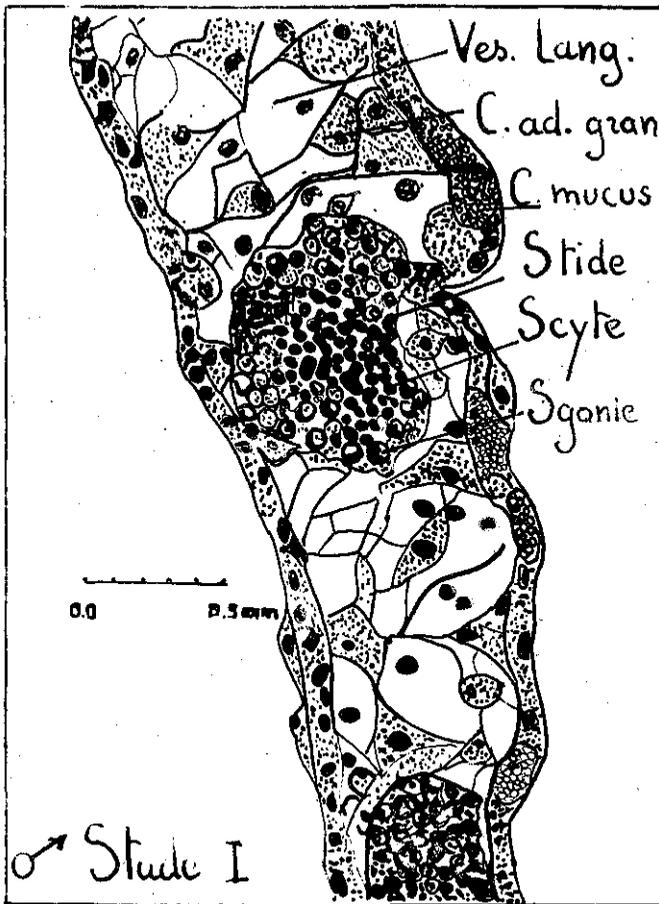
La gonade est diffuse dans le manteau. Les produits génitaux sont élaborés dans un grand nombre d'acinis débouchant dans des canaux, qui à leur tour se jettent dans trois gonoductes. Ces gonoductes aboutissent, dans la région dorsale, à la partie inférieure du péricarde. L'orifice génital s'ouvre au-dessus et en avant de l'orifice rénal. Le processus génital terminal possède une musculature capable de mouvements péristaltiques favorisant l'évacuation des gamètes.

Les "cellules mères" se trouvent sur le bord des follicules. Celles-ci sont toujours prêtes à élaborer des produits génitaux. Leur présence est constante, quel que soit le degré de maturité de l'animal. Certaines oogonies se multiplient et vont ainsi former les cellules germinales les premières émises. Les autres restent quiescentes jusqu'à la deuxième période de ponte. Il semble que ce soit la zone du follicule, tournée vers l'intérieur du corps, à l'opposé des valves, qui bourgeonne d'abord, chez les femelles de *Brachydontes*.

Il existe avec les gonies, dans la paroi folliculaire, des formations spumeuses, sans structures : les "cellules nécrotiques", en voie de dégénérescences ; selon une hypothèse de LUBET, elles auraient un rôle nourricier, en libérant des constituants nucléaires.

CHIPPERFIELD, (J.M.B.A. 1953) a divisé le cycle sexuel de *Mytilus edulis* L. en plusieurs stades.

- Stade 0 : période de repos sexuel : pas de follicules dans le manteau.
- Stade I : la gamétogénèse débute. Dans les follicules s'organisent et entrent en action les "cellules mères" de spermatogonies et d'oogonies. Les premières gonies apparaissent.
- Stade II : les trois stades, spermatogonies, spermatocytes, spermatides, sont représentés. Les follicules sont bien développés, mais la maturité sexuelle ne sera atteinte qu'au stade suivant.



- Stade III : à ce stade, les gonades sont mûres et attendent le moment favorable pour la ponte ou l'éjaculation. LUBET (1959) a divisé ce stade en quatre parties :

III 4 I : gamètes presque mûres et gamètes mûres.
III A₂ : gamètes mûres prêtes à être émises.
III B : la gonade est plus ou moins vidée.
III C : la gonade élabore d'autres gamètes.
III B : les follicules se rapetissent et sont vides - ils finissent par s'aplatir. Les "cellules mères" subsistent. Apparaissent des cellules nécrotiques.

1/ - METHODES UTILISEES POUR L'ETUDE SOMMAIRE DU CYCLE SEXUEL DE BRACHYDONTES MINIMUS.

Chaque mois, un lot de *Brachydontes* venant de Biarritz a été fixé, et, cela, pendant un an, au Bouin 15 Allen, ou au Carney. Après inclusion classique à la paraffine, j'ai effectué les colorations suivantes : Vert de Méthyle-Pyronine ; Triple coloration de Prenant ; Hémalun-éosine ; Feulgen-Rossenbeck. J'ai refait les mêmes fixations et colorations sur les *Brachydontes minimus* prélevés à Marseille, et pendant quelques mois, à fin de comparaisons éventuelles. L'étude de chaque stade sexuel sera mis en parallèle avec la gamétogénèse de *Mytilus edulis*, afin de voir les différences et les similitudes. Nous suivrons l'évolution selon les différents stades décrits par CHIPPERFIELD et complétés par LUBET.

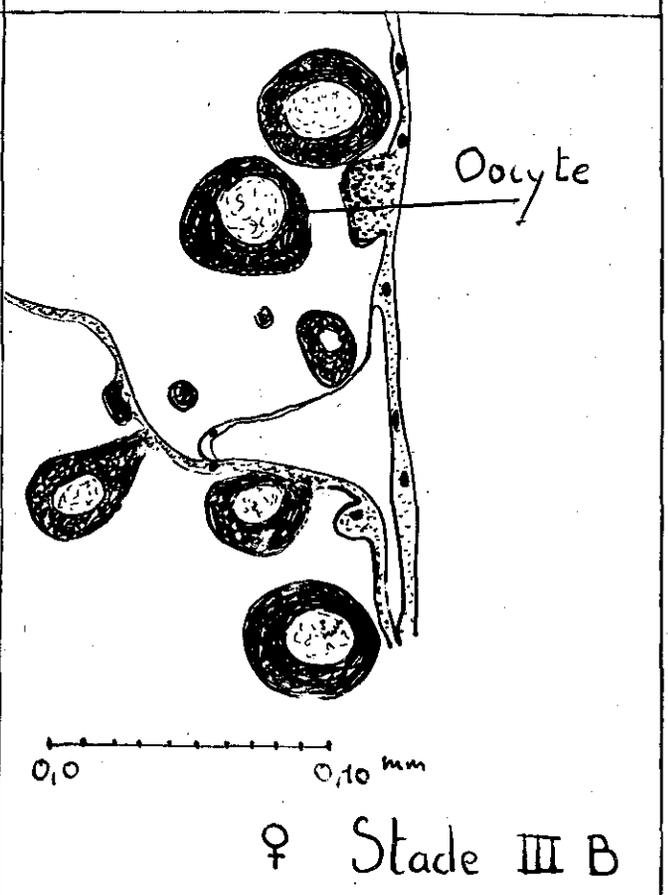
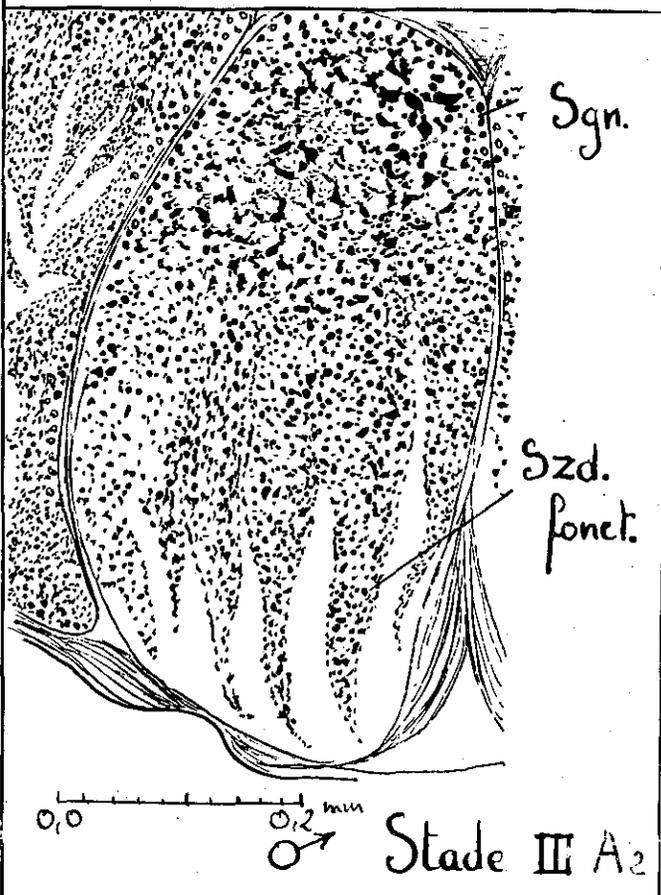
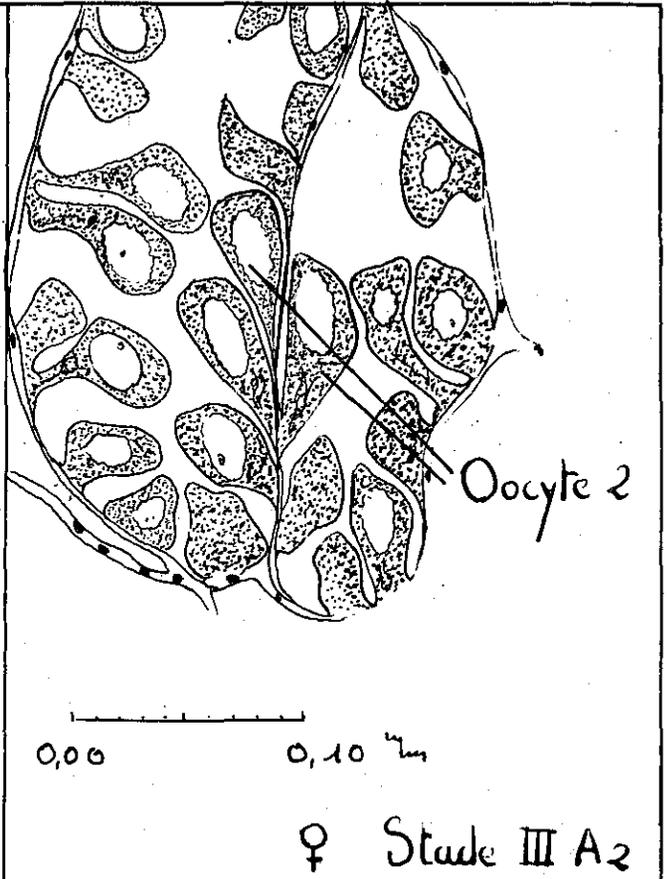
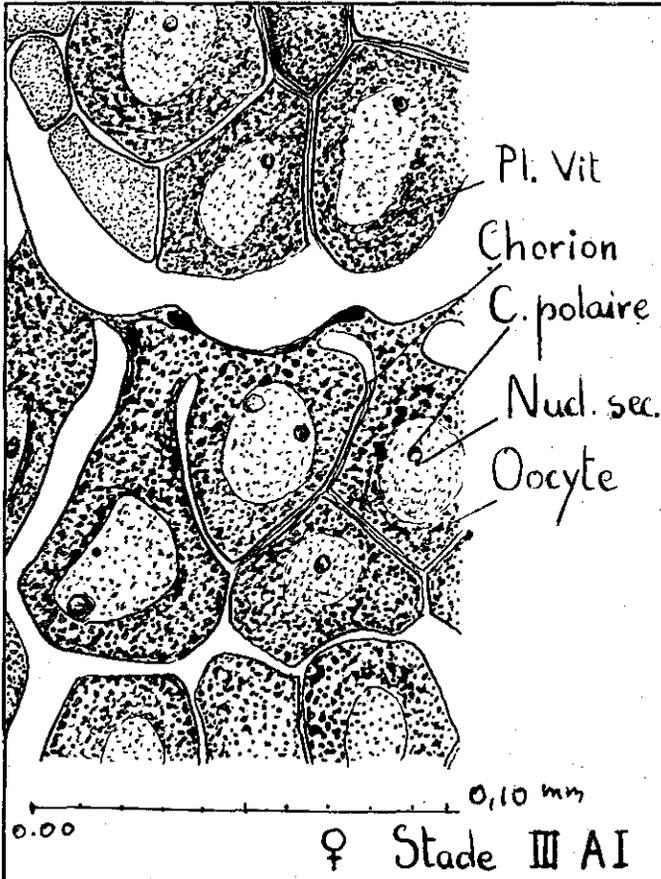
2/ - APERCU SUR LA GAMETOGENESE DE BRACHYDONTES MINIMUS P.

STADE 0 : au mois de Novembre, la plupart des *Brachydontes* sont au stade de repos sexuel. Ce stade présente un manteau épais et peu coloré, de structure homogène. Les sexes sont alors indéterminables (macroscopiquement ou microscopiquement). Le tissu conjonctif est bien développé. On distingue dans celui-ci des granulations qui sont des réserves. Ces granulations, en grande quantité dans toutes les cellules, ont des allures différentes. Les unes ont une vague structure cristalline ; elles sont éosinophiles et présentes aussi, d'ailleurs, dans le stade II. Elles semblent de nature protidique. On peut aussi noter la présence de gouttelettes lipidiques, agglomérées, jaunâtres ou brunes. Ce stade 0, par son enrichissement en glucides, lipides, protides, permettra la gamétogénèse ultérieure. Les follicules sont aplatis par la surabondance du tissu conjonctif et l'absence de gamètes. Il y a quelques cellules mères seulement, et qui sont difficilement discernables, mais pas encore de gonies. Les cellules conjonctives sont de deux sortes : adipo-granuleuses, les plus étendues, paraissant identiques à celles que l'on trouve chez *Mytilus edulis*. Elles sont disposées en mosaïque serrée. Entre celles-ci, de-ci de-là, on aperçoit des cellules moins colorées : les Vésicules de Langer et les Amoebocytes.

Ce stade 0 dure encore jusqu'au mois de Décembre. Il est identique à celui de *Mytilus edulis*.

STADE I : au mois de Janvier, on assiste au début de la gamétogénèse. Il est encore impossible de discerner macroscopiquement les sexes. Les follicules jusqu'à présent aplatis commencent à bourgeonner, sur leurs parois, des gonies, qui se multiplieront et envahiront le follicule. Celui-ci ne possède pas encore de cavité. Ces gonies sont encastrées profondément dans la paroi folliculaire. Les oogonies mesurent en moyenne 8 microns et leur noyau, 5 microns pour les *Brachydontes* ; (chez les *Mytilus edulis* : respectivement 7 à 9 et 5 à 7 pour le noyau).

STADE II : en février et mars, le manteau a une structure réticulée, visible macroscopiquement. Celui-ci n'est pas coloré. Il est impossible encore de distinguer à l'oeil nu le sexe, alors que chez *Mytilus edulis* cela est déjà possible. Il y a toujours des gonies au repos, d'autres sont en méiose. On note la présence d'oocytes pédicellés, dont le pédicelle est fixé sur la paroi conjonctive du follicule. Ceux-ci ont un volume assez important et qui croît au fur et à mesure que les réserves augmentent. Ceux qui ont un pédicelle très court, aplati et étalé sur la paroi folliculaire, possèdent encore peu de réserves : ils sont au stade de la prévitellogénèse. Petit à petit, le pédicelle s'affine et s'allonge ; l'oocyte prend la forme d'une massue. J'ai pu noter la présence d'un nucléole accessoire, tout comme chez *Mytilus edulis*. Ce nucléole aurait une importance dans la synthèse des protéines du cytoplasme. Il se dirigera vers la périphérie du noyau.



et finira par disparaître. La spermatogénèse, après la multiplication des gonies, donne des spermatozytes en couches plus ou moins concentriques, puis des spermatozytes II de taille réduite. Le cytoplasme, à l'inverse de celui des oocytes, diminue d'importance. Les spermatozoïdes ont une longueur totale, flagelle compris, de 10 microns, dont 7 pour le flagelle seul. L'acrosome paraît moins long que celui de *Mytilus edulis*. A ce stade, le tissu conjonctif est toujours très chargé en matières de réserves. Les grains éosinophiles sont beaucoup plus tassés. Les travées de tissu interfolliculaire diminuent de volume. De plus en plus, au fur et à mesure que les follicules croissent, le tissu conjonctif diminue d'importance. Les gonades finiront par envahir le manteau et une partie du corps de l'animal, autour des viscères.

STADE III : Il a un aspect extrêmement caractéristique à son début. Le manteau n'est plus qu'une masse de cellules sexuelles. Le tissu conjonctif subsiste à l'état de cloisons minces interfolliculaires. Sur les bords du manteau, il est plaqué en une ou deux couches de cellules, et plus abondant en général du côté extérieur de celui-ci (côté valve). Les *Brachydontes* de l'Atlantique arrivent à ce stade vers le mois de Mai. Il est alors possible de distinguer macroscopiquement les mâles, qui possèdent un manteau blanc ivoire lavé de jaune, alors qu'il est, chez les femelles, brun foncé.

STADE III A1 : d'après LUBET, à ce stade, les animaux n'éjaculent pas ou ne pondent pas, même s'ils sont excités artificiellement. Les femelles ont un aspect caractéristique : les oocytes en vitellogénèse forment une mosaïque serrée. On observe des cellules à contours polygonaux dont la vésicule germinative mesure 30 microns environ, comme chez *Mytilus edulis*. Le nucléole possède toujours une calotte polaire. On peut distinguer dans la vacuole nucléolaire, un grain plus réfringent. Un chorion entoure les oocytes. Les mâles portent alors tous les stades, de la spermatogonie au spermatozoïde. Ceux-ci, observés au contraste de phase, présentent déjà une certaine mobilité.

STADE III A2 : le tissu conjonctif est de plus en plus mince et ne sert qu'à entourer les follicules, qui prennent toute la place disponible. Les gonies restent dans la paroi folliculaire évoluent alors, en vue de donner une seconde génération de gamètes lorsque celles présentement en maturation auront été émises. Les oocytes s'arrondissent, leur pédicelle s'amincit. Le noyau devient très peu colorable. Le nucléole est toujours présent, mais s'éclaircit. Il est fréquent de voir des oocytes sans nucléole, celui-ci ayant disparu. La membrane nucléaire se plisse d'une manière très caractéristique. Les mâles ont leurs follicules remplis d'une masse de spermatozoïdes fluente et non plus en travées régulières, comme aux stades précédents. Par là s'annonce le stade suivant.

STADE III B : "stade de vidage partiel". Au moment favorable, les Moules au stade III A2 émettent leurs produits sexuels. Il peut se passer quelques semaines d'attente entre la fin de la maturation et l'émission. Les animaux changés de milieu ou transportés dans un aquarium peuvent rester jusqu'à deux mois au stade précédent. De toute manière, à ce stade, on trouve dans les follicules des gamètes à tous les degrés d'évolution, de la gonie en voie de multiplication à l'oeuf près d'être émis. Les femelles ont la lumière des follicules remplie d'oocytes mûrs et sans pédicelle. D'autres oocytes sont encore rattachés à la paroi folliculaire par un pédicelle extrêmement grêle.

STADE III C : "stade de restauration". Les gonies ont donné une nouvelle génération de gamètes, mais en moins grand nombre que la première fois. La spermatogénèse et l'ovogénèse se dérouleront selon le même processus, avec multiplication accélérée des cellules mères et des gonies. Les gamètes non mûrs, arrêtés dans leur croissance par celle des gamètes prêts à être émis, reprennent leur accroissement.

STADE III D : nous sommes arrivés au mois de Septembre. Il reste encore des spermatozoïdes et des oocytes dans les follicules. Le manteau est alors très mince et transparent. Il n'y a pratiquement pas de substances de réserves. Le tissu conjonctif est à l'état de reliques. Les follicules finissent par s'aplatir, puis par se raccourcir. La masse viscérale ne renferme guère plus de gonades. Les cellules conjonctives sont effilées et minces, peu colorables, elles forment un réseau étiré, très aéré. Leur noyau est très lumineux. Apparaissent petit à petit des cellules adipo-granuleuses et des vésicules de Langer. Les amœbocytes affluent. Ils semblent jouer le rôle de nettoyeurs des restes de produits sexuels. Il est évident qu'il reste des cellules mères dans la paroi des follicules. Celles-ci évoluent, en vue de la gamétogénèse de la saison suivante, donnant des gonies dès le mois suivant.

CONCLUSIONS RELATIVES A LA GAMETOGENESE ET A L'HISTOPHYSIOLOGIE DES GONADES CHEZ BRACHYDONTES MINIMUS

On peut dire que l'évolution sexuelle est pratiquement la même chez *Brachydontes minimus* que chez *Mytilus galloprovincialis*. Je n'ai pu établir si cette évolution se faisait à des dates différentes selon l'étagement ou si les apports saumâtres avaient une influence quelconque sur la maturation, comme chez *Mytilus edulis*.

Une chose est certaine et nette : la maturation se fait à des saisons différentes de l'année. En gros, les *Mytilus edulis* et *galloprovincialis* sont mûrs en hiver et au printemps, alors que les *Brachydontes* le sont en été. La période de repos sexuel des Moules comestibles se situe en effet pendant le mois de juin, de juillet et d'août, alors que c'est la période d'émission chez les *Brachydontes*. Il est à remarquer aussi que les *Mytilus edulis* de la région marseillaise sont mûrs un mois avant ceux de la Côte basque. Leur précocité est due au fait que cette région est plus méridionale.

Les larves de *Brachydontes* arrivent donc à une époque assez tardive et trouvent les substrats colonisés déjà. Ce qui a une influence sur leur mode de vie.

3/ - ESSAI D'ETUDE DE LA POPULATION DE BRACHYDONTES MINIMUS P. PAR LA METHODE DE PETERSEN. (Pour Guéthary).

METHODE : chaque mois, et pendant dix mois, j'ai mesuré en moyenne 200 Moules (longueur), prises au hasard dans un même endroit, et ayant toutes les tailles possibles, de 1,5 mm à 13 et 14 mm. J'ai porté le nombre de moules, pour chaque classe millimétrique, et, cela chaque mois, sur l'axe des ordonnées, la classe millimétrique étant sur l'axe des abscisses. On obtient ainsi une courbe en général bimodale, c'est-à-dire avec deux maxima. On peut ainsi suivre l'évolution de ces populations, les deux maxima se déplaçant au cours de l'année. Il est assez difficile d'interpréter un tel graphique, surtout à cause des raisons suivantes :

a/ Il aurait fallu mesurer un très grand nombre d'individus, un millier par mois, pour avoir des résultats vraiment probants. Les populations de *Brachydontes* ne sont pas assez importantes ni assez groupées pour permettre d'avoir des courbes précises. J'essaierai dans la mesure du possible de tirer des renseignements sur l'âge surtout, en fonction de la longueur.

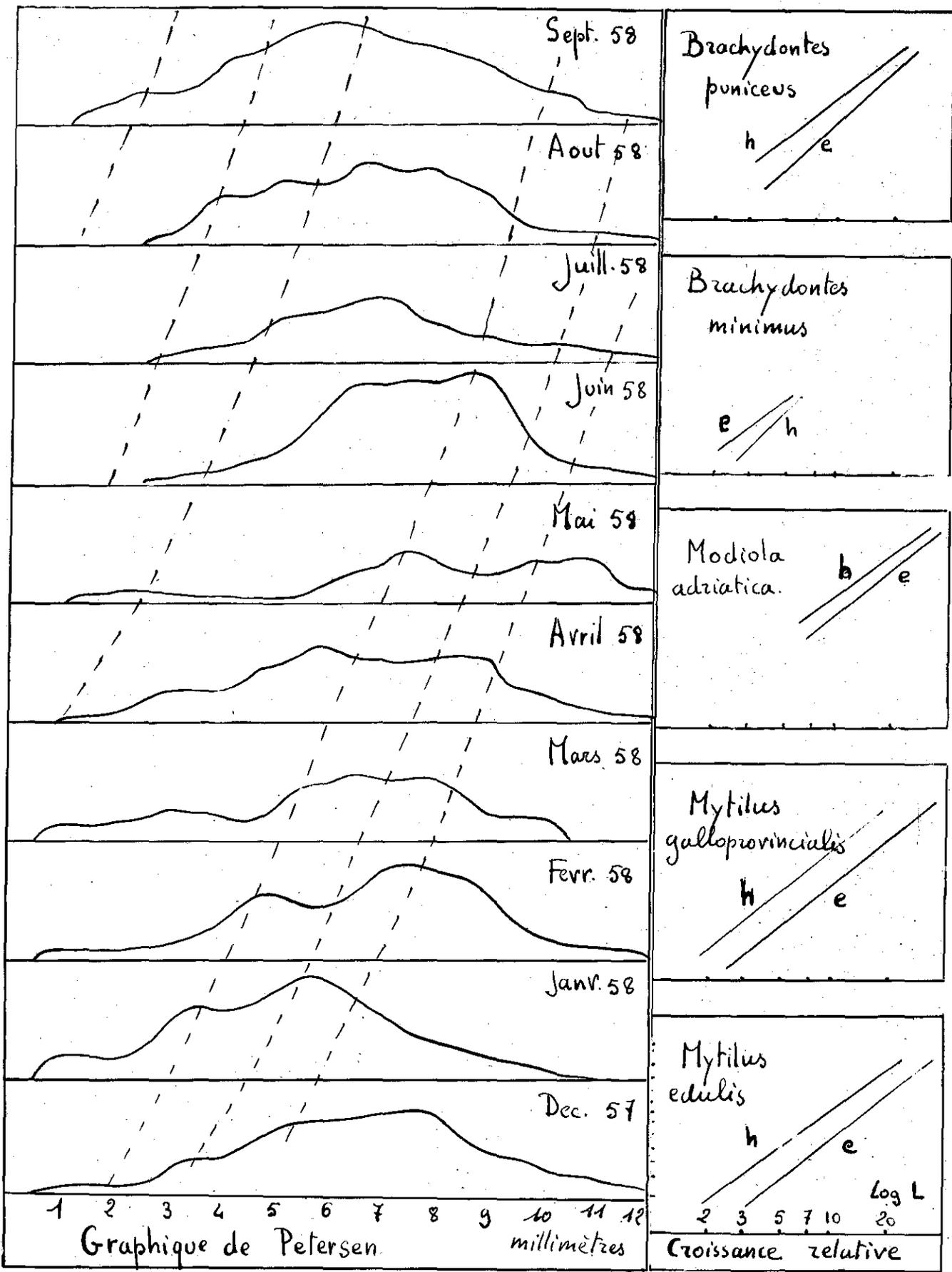
b/ J'ai été obligé de prendre la moyenne de chaque segment de droite, entre deux points, les individus de chaque classe millimétrique n'étant pas assez nombreux, et, par là, accusant l'irrégularité des courbes.

Interprétation des courbes :

Nous partons du principe suivant : les classes millimétriques I et I,5 représentent les Moules de la ponte du mois précédent, ceci à partir du mois de mai (vérification par l'étude histologique). Nous avons des *Brachydontes* de cette taille en décembre, évidemment, mais l'espèce ne pond pas en novembre. Leur nombre est très faible, mais, par rapport au nombre assez restreint d'individus mesurés, ces deux classes millimétriques prennent une importance qu'elles n'ont pas en réalité.

Nous nous référerons donc à des dates de ponte connues, par exemple celle du début de l'été 1958 : au mois de mai. Nous pouvons voir, un mois après, apparaître la classe millimétrique I sur le graphique ; cette classe est née un mois auparavant. On peut supposer qu'un *Brachydontes* de 1 mm à 1,5 mm est âgé d'un mois. Vers l'âge de trois mois, 3 mm. Revenant en période hivernale, au mois de décembre 1957, on peut suivre les Moules au cours du mois suivant, en janvier 1958, et voir qu'au bout d'un an elles atteignent la taille de 9 mm, et de 12 mm à 18 mois. Celles de 13 à 14 mm, rares, ont environ deux ans.

Il est difficile de dire jusqu'à quel âge vivent les *Brachydontes*. Ceux vivant dans les fissures deviennent nettement plus gros que ceux exposés au choc des vagues. On ne peut dire si ceux-ci ont une taille réduite par adaptation. Leur longueur est de 8 mm environ, au maximum.



4/ - CROISSANCE RELATIVE DE BRACHYDONTES MINIMUS : ETUDE COMPAREE AVEC AVEC CELLE DE BRACHYDONTES PUNICEUS - MODIOLA ADRIATICA - MYTILUS EDULIS - MYTILUS GALLOPROVINCIALIS.

J'ai étudié les populations de *Brachydontes minimus* de la Côte Basque française, celles de *Modiola adriatica* du Bassin d'Archachon. Les coordonnées logarithmiques de *Mytilus edulis* et de *Mytilus galloprovincialis* ont été établies par P. LUBET. Les *Brachydontes puniceus* proviennent de Puerto-Rico (récoltés par G. BELLAN lors de la croisière de la "CALYPSO" en 1959).

METHODES : Deux cent individus environ ont été mesurés au pied à coulisse : hauteur et épaisseur en fonction de la longueur. La hauteur est la plus grande dimension de la coquille, comprise entre le bord dorsal et le bord ventral. L'épaisseur est la plus grande dimension des deux valves fermées.

Pour chaque classe millimétrique (longueur), j'ai effectué la moyenne des hauteurs et épaisseurs. Ces points ainsi définis ont été portés en coordonnées logarithmiques : la hauteur et l'épaisseur fonction de la longueur.

Ces coordonnées présentent une allométrie positive. Leur pente est une caractéristique ayant une importance systématique particulière à une espèce.

Explication des coordonnées

- Hauteur - $f(L)$. Le coefficient angulaire, pour *Mytilus galloprovincialis*, plus important que celui de *Mytilus edulis*, est semblable à celui de *Brachydontes minimus* et à celui de *Brachydontes puniceus*. Celui de *Modiola adriatica* est à peu près parallèle à celui de *Mytilus edulis*. Il est à remarquer que la hauteur chez *Brachydontes minimus* est sujette à de très grandes variations, ce qui donne un éparpillement des points. Il y a en effet des variétés : *incurvata* Phil.- *dilatata* Phil.- *angustata* Phil.- Ceci est à rapprocher de ce que l'on observe chez *Mytilus galloprovincialis*. Les individus de Biarritz sont particulièrement sujets à des déformations ; ceux de Méditerranée semblent entrer dans les normes classiques. Les *Brachydontes puniceus* sont assez homogènes de forme.

- Epaisseur - $f(L)$. Les *Brachydontes puniceus* et *Brachydontes minimus* ont leurs coordonnées toujours parallèles, mais elles diffèrent totalement de celles de *Mytilus galloprovincialis*, la pente de ces derniers étant plus faible, comme celle de *Mytilus edulis*. Par contre, le coefficient angulaire de *Modiola adriatica* s'en rapproche davantage.

CONCLUSIONS

Tout comme *Mytilus galloprovincialis*, l'accroissement en hauteur de *Brachydontes minimus* est sujet à des variations. Celles-ci, de toute manière, ont certaines limites. Ces variations, selon LUBET, seraient dues à certains facteurs hydrologiques. Il est à remarquer qu'elles affectent surtout les animaux soumis à des conditions peu homogènes. Les *Mytilus edulis*, plus septentrionaux, ont des formes beaucoup moins aberrantes. Il en est de même de *Brachydontes puniceus*, forme de mer chaude. Les *Mytilus galloprovincialis* des bouées du large ont une régularité plus grande que ceux des côtes battues, affouillées par la mer ou sujettes à des variations de salinités. Leur morphologie aberrante paraît être issue d'un milieu aux facteurs abiotiques inconstants. Cette n'est d'ailleurs qu'une hypothèse.

Les *Modiola adriatica* ont une homogénéité remarquable. Les coordonnées ont une allure bien différente de celles de *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis* - *Brachydontes minimus* et *B. puniceus*. Il y a donc lieu de bien distinguer les *Modiola* des *Mytilus*.

CONCLUSIONS

Cette étude sommaire de l'écologie et du cycle sexuel de *Brachydontes minimus* P. a permis de soulever certains problèmes, qui ne relèvent d'ailleurs pas seulement de cette espèce, mais aussi de tous les animaux et végétaux du médiolittoral inférieur rocheux, en mode battu.

Par ce mode de vie particulier qu'est l'hémiphyladobiose, les *Brachydontes* peuvent échapper facilement aux conditions très spéciales et très changeantes du milieu. En effet, les fissures et microcavités amortissent considérablement les variations souvent brutales des facteurs abiotiques, tant climatiques qu'édaphiques. Ces fissures isolent chacune un microclimat propice à l'installation d'une population aux exigences particulières et souvent paradoxales telles que le besoin d'une eau fortement agitée et aérée en mode battu, mais à l'abri du choc des vagues - ou encore celui d'une alternance d'émersion et d'immersion, sans pour cela subir les conséquences d'une dessiccation trop prolongée. Leurs souples adaptations en font des animaux opportunistes; leur réaction à l'humectation, par exemple, est immédiate.

Certains facteurs édaphiques tels que les apports d'eau douce chargés de matières organiques ou de matières minérales leur sont défavorables. Ce sont des animaux moins tolérants que les *Mytilus edulis* quant aux temps d'immersion et à la nature des eaux; moins tolérants que les *Chthamalus* quant à l'émersion.

Leur répartition horizontale selon le mode indique une préférence pour le mode battu, alors que les *Chthamalus* vivent dans un mode battu ou très battu et que les *Mytilus edulis* sont sans exigences nettement définies.

Les expériences portant sur la résistance à certains facteurs abiotiques montrent chez les *Brachydontes* une résistance à la dessiccation supérieure à celle des *Mytilus edulis* et permettent ainsi d'appuyer ce que l'on observe sur le terrain, Les *Brachydontes* résistent mieux aux fortes salinités. Les *Mytilus edulis*, au contraire, s'accoutument bien des basses salinités et des faibles concentrations en oxygène dissous.

L'étude du cycle sexuel des *Brachydontes minimus* permet de mettre en évidence de très grandes similitudes avec celui de *Mytilus edulis*. Le déroulement des différents stades est le même. L'examen à un faible grossissement les fait reconnaître immédiatement. Quelques différences morphologiques seulement : les spermatozoïdes sont légèrement plus grands que ceux de *Mytilus edulis*. Les sexes, aux stades 0 - I - II, ne sont pas différenciables macroscopiquement, la couleur du manteau étant la même. A partir du Stade III, les mâles ont un manteau blanchâtre ; celui des femelles est brun. La période de ponte est en saison différente : en hiver chez les *Mytilus edulis* et à la fin du printemps chez les *Brachydontes minimus* ; la maturation des *Brachydontes* de la Méditerranée est antérieure d'un mois à celle des *Brachydontes* de l'Atlantique.

La croissance des *Brachydontes minimus* est rapide : un individu est adulte en moins d'un an. Les substrats sont vite colonisés et les populations renouvelées chaque année. Les *Brachydontes*, tout comme les *Mytilus edulis*, sont sujets à d'assez grandes variations morphologiques dues sans doute aux conditions de vie en mode agité.

BIBLIOGRAPHIE

- ABOUL-ELA-IA 1958 - L'action des grands froids sur les Huîtres. *Journ. Cons. Int. Expl. Mer.* Copenhague XXIII p. 443 - 452.
- BARSCOTTI G. 1957 - Contributo alla conoscenza della Malacofauna del Mare Toscano. *Boll. Pesca Pisc. Idrobiol.* Nota I A XXXII V.XI
- BERNER L. 1935 - La reproduction des Moules comestibles et leur répartition géographique. *Bull. Inst. Oceano. Monaco* N° 680
- BLANC J. 1958 - Recherches de sédimentologie littorale et sous-marine en Provence occidentale. *Rec. Trav. Stat. Mar. d'Endoume* Fasc. 27
- CHIPPERFIELD P.N.J. 1953 - Observations on the breeding and on the settlement of *Mytilus edulis* in the British waters. *J. M. B. A.* 32 449 476.
- EVANS R. G. 1948 - The lethal temperatures of some common British littoral Molluscs. *The Journ. of Ecology* Vol. I N°2 p. 165
- FISCHER E. 1929 - Sur la distribution et les conditions de vie des *Mytilus edulis* sur la côte de la Manche. *Journ. Conch.* p. 109
- FISCHER P.H. 1939 - Résistance à l'exondation chez quelques Mollusques marins. *Ibid.* t. 83
- 1948 - Données sur la résistance et la vitalité des Mollusques. *Ibid.* Vol. LXXXVIII
- FISCHER-PIETTE 1956 - Répartition le long des côtes septentrionales de l'Espagne des principales espèces peuplant les rochers intercotidaux *Ann. Inst. Oceano.* T. XXXI p. 37 à 124.
- GANTES H. 1954 - Faune de *Tenarea tortuosa* à Temara, comparaisons avec les trottoirs méditerranéens. *Bull. Soc. des Sciences Nat. et Phys. du Maroc.* Tome XXXIV
- GIGNAUX 1913 - Formations marines Pliocènes et Quaternaires de l'Italie du Sud et de la Sicile.
- HIDALGO J.G. 1917 - Fauna Malacologica de Espana, Portugal y Baleares. *Madrid 1917.*
- JØRGENSEN C.B. 1943 - On the water transport through the gills of bivalves. *Acta Physiol. Scand.* 5. 297. 304.
- KANWISHER J.W. 1955 - Freezing in the Intertidal animals. *Biol. Bull.* Vol. 109 p. 57.
- LIST Th. 1902 - Die Mytiliden des Golfes von Neapel und der Angrenzenden Meeres-Abschnitte. *Flora und Fauna des Golfes von Neapel*
- LUBET P. 1959 - Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* T. XXIII Fasc. 4
- MORE H.B. 1935 - The biology of *Balanus balanoides* : relation to environmental factors. *J. M. B. A.* Vol. XX 1935 Vol. XX 1936
- MOORE - KITCHING J. A. - HILARY B. 1939 - The biology of *Chthamalus stellatus* J.M. B.A. Vol. XXIII 2
- MORTON J. E. - BONEY A. D. - CORNER E. D. S. 1957 - The adaptations of *Lasea rubra*, a small Intertidal Lamellibranch *J.M.B.A.* Vol. 36 2
- PARROT A. G. 1958 - Le climat au Pays Basque français, de 1851 à 1940. *Bull. du C. E. R. S. BIARRITZ* T. 2 F. I-2.
- PERES J. M. et PICARD J. 1952 - Les corniches calcaires d'origine biologique en Méditerranée occidentale. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume fasc. 4.* (Bull. N° I)
- 1958 - Manuel de Bionomie benthique de la Mer Méditerranée *Rec. Trav. St. Mar. d'Endoume.* Fasc. 24. Bull. 14.
- PHILIPPI 1836 - Enumeratio Molluscorum Siciliae II p. 53.

- RAO 1954 - Tidal rhythmicity of rate of water propulsion in *Mytilus*, and its modifiability by temperature. *Biol. Bull.* Vol. 106
- RICCI E. 1957 - Contribution à la Biométrie, à la Biologie et la Physico-chimie de la Moule commune. *Stat. Océano. Salammbô Annales n° XI*
- SOURIE R. 1954 - Contribution à l'étude écologique des côtes rocheuses du Sénégal. *I.F.A.N. Dakar*
- VERWEY 1952 - On the Ecology and the distribution of Cockles and Mussels in the Dutch Waddensea. *Arch. Neer. Zool.* 10 p. 170 - 239.

TABLE DES MATIERES

	Pages
Avant-Propos	65
Introduction	66
Rappel de Notions	66
PREMIERE PARTIE	
A - Ecologie	69
I - Localités prospectées	69
1) - Région atlantique.....	69
a) - Hydrographie générale	69
b) - Le climat	70
c) - Le substrat	70
2) - Côte de la région marseillaise	71
II- Etude sommaire des conditions de vie dans la zone habitée par les <i>Mytilus edulis</i> et <i>galloprovincialis</i> et par les <i>Brachy-</i> <i>chydonites minimus</i>	71
1) - Fixation des organismes	72
a) - Sur la Côte Basque (faciès Flysch)	72
b) - Sur la Côte Marseillaise	72
2) - Formes de peuplement	74
3) - Zones de raréfaction	74
4) - Conditions de milieu nécessaires ; adaptations	75
a) - Conditions nécessaires	75
b) - Adaptations	76
III- Zonation littorale	77
1) - Zonation verticale	77
a) - Limite inférieure	77
b) - Limite supérieure	78
c) - Zone d'abondance maximum	78
2) - Répartition selon le mode	78
B - Expériences d'écologie - Résistance à quelques facteurs externes	80
I - Méthodes d'étude	80
1) - Conditions de milieu	81
2) - Matériel étudié	82
II - Etude des courbes - Conclusions	85
1) - Courbes de limites létales : S % / Températures	85
2) - Courbes de limites létales : Hygrométrie/Températures ..	85
3) - Courbes de limites létales : Oxygène / Températures	85
DEUXIEME PARTIE	
Etude sommaire du cycle sexuel de <i>Brachydonites minimus</i> comparé à ce- lui de <i>Mytilus edulis</i>	87
Etude de la croissance relative en hauteur et épaisseur - Graphique de Petersen	87
1) - Méthodes utilisées pour l'étude du cycle sexuel	89
2) - Aperçus sur la gamétogénèse	89
3) - Essai d'étude de la population de <i>Brachydonites minimus</i> de Guéthary par la méthode de Petersen	92
4) - Croissance relative des <i>Brachydonites minimus</i> - étude com- parée à celle de <i>Brachydonites puniceus</i> - <i>Modiola adria-</i> <i>tica</i> - <i>Mytilus edulis</i> et <i>Mytilus galloprovincialis</i>	94
Conclusions	95
Bibliographie	96