

Université de Liège
Faculté des Sciences

**COQUILLES ET AUTRES STRUCTURES
SQUELETTIQUES DES MOLLUSQUES**

**COMPOSITION CHIMIQUE, BIOMASSE ET BIODÉGRADATION
EN MILIEU MARIN.**

Dissertation pour le doctorat
en Sciences Zoologiques
de

M. POULICEK

Année Académique 1981-1982

€ 30

66889

VLIZ (vzw)
VLAAMS INSTITUUT VOOR DE ZEE
FLANDERS MARINE INSTITUTE
Oostende - Belgium

**COQUILLES ET AUTRES STRUCTURES
SQUELETTIQUES DES MOLLUSQUES**

**COMPOSITION CHIMIQUE, BIOMASSE ET BIODÉGRADATION
EN MILIEU MARIN.**

Université de Liège
Faculté des Sciences

Au début de ce mémoire, il m'est particulièrement agréable d'exprimer ma gratitude à Monsieur le Professeur JEUNIAUX qui, après m'avoir proposé le sujet traité dans cette dissertation, m'a laissé la liberté de le réaliser comme je l'entendais. Il m'a accordé sa confiance, son aide et ses conseils. Sa disponibilité et son expérience me furent d'un grand secours lors de la réalisation et de la rédaction de ce travail.

Ah !... Si l'on devait compter le nombre d'heures passées dans le bureau de Madame VOSS-FOUCART... heures passées à interpréter les résultats acquis, ou à imaginer l'expérience future. Combien de discussions... parfois animées ! - mais n'est-il pas normal qu'une discussion soit animée lorsque les deux protagonistes sont passionnés ? Je lui suis profondément reconnaissant d'avoir patiemment guidé mes premiers pas dans la recherche et de m'avoir transmis un peu de son sens de la précision et de son goût des choses bien faites.

Je m'en voudrais de ne pas citer Monsieur le Professeur GREGOIRE qui, depuis le début de ce travail m'a fait bénéficier de sa profonde connaissance des coquilles, de leur structure et de leur composition mais aussi... de la bibliographie les concernant. Messieurs GOFFINET et BUSSERS ont consacré de longues heures à l'examen des structures minérales au microscope électronique à balayage. De leur souci de la perfection, ... et de leur patience, je voudrais les remercier.

J'ai eu la chance que divers spécialistes s'intéressent à mon travail et m'honorent de leur intérêt et de leurs conseils : Messieurs les Professeurs DISTECHE, VOVELLE, SALVINI-PLAWEN, PERKINS et VAISSIERE trouveront ça et là dans le texte des idées qu'ils ont contribué à élaborer, et je les en remercie. Monsieur le Professeur DISTECHE m'a, de plus, permis de bénéficier des installations de STARESO dont il est le directeur; qu'il trouve ici l'expression de ma sincère reconnaissance.

J'adresse mes vifs remerciements à Monsieur BAY, sous-directeur de STARESO, pour l'intérêt qu'il m'a témoigné lors de mes nombreux séjours à la station, pour son efficacité et son dynamisme. Je voudrais lui associer les membres du personnel de la station, les commandants CHAPMAN et BRUNAU, et l'équipage du N.O. Recteur Dubuisson sur qui j'ai toujours pu compter quand il le fallait. Je voudrais remercier tout particulièrement Mathieu ORSINI, sans qui les plongées ne seraient pas ce qu'elles sont, et Françoise BAY... à qui je décernerais volontiers les  ...

Guido POPPE s'est montré irremplaçable pour les déterminations des Mollusques, Madame JASPAR-VERSALI, Mesdemoiselles RADERMACHER et TOUSSAINT m'ont constamment apporté leur concours, leur soutien et leurs critiques; j'ai eu maintes fois l'occasion d'apprécier le talent de Mesdames BOUCHEZ-DECLoux et DE RIDDER-BREEUR et de Monsieur DIEPVINTS. A tous j'adresse un cordial merci !

J'ai encore pu apprécier l'aide de Madame ALEXANDRE-PYRE, et de Messieurs BOUCHET, WAREN, WEHREN et FRANKIGNOUL, sans oublier bien sûr Claude FALCONETTI, le commandant ZUENA et l'équipage du N.O. WIN-NARETTA SINGER qui m'ont fait bénéficier de leur expérience, de leur matériel et de leurs vastes connaissances.

Tous les plongeurs le savent : on ne plonge jamais seul !... enfin presque jamais ! Ayant été à bonne école - c'est le Docteur Jacques MAWET qui guida mes premiers "pas" sous-marins - je me suis toujours entouré de plongeurs de valeur, dont l'aide, à l'occasion de circonstances pourtant ingrates, fut inestimable : Jacques MAWET, Jean-Claude BUSSEERS, Jacques VOSS et Pierre LEJEUNE, compagnons de tant d'heures "humides" et puis tous les autres, les Brigitte, Isabelle, André, Jacques, Pierre, Pierre-Yves, Michel, Christian... Que ceux que j'oublie me pardonnent !

Il est inutile, je crois, de s'attarder sur le travail des dactylos, Mesdames PIRSON-CAPORELLA et DENIS : l'examen de leur travail atteste à suffisance le soin qu'elles ont apporté à la dactylographie de ce texte. Ce mémoire a été reproduit par Monsieur TASSET à l'imprimerie des Usines à Cuivre et à Zinc, dont je remercie le directeur, Monsieur BALLON, de m'avoir autorisé à utiliser les dispositifs de reprographie de son entreprise.

Je voudrais encore remercier l'IRSIA et les membres du jury d'attribution des bourses de spécialisation qui m'ont accordé leur confiance durant mes trois années de mandat.

Il me faut encore associer à ces remerciements tous ceux qui, autour de moi, parents, amis et membres du Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animales, ont créé les conditions de détente et de travail sans lesquelles rien n'aurait été possible.

Fléron, janvier 1982.

Ainsi
Sous le regard humain
Ce petit corps calcaire
Creux et spiralé
Appelle autour de soi
Quantité de pensées
Dont aucune ne s'achève.

Paul VALÉRY.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1.-
I PARTIE : STRUCTURE ET COMPOSITION CHIMIQUE DES COQUILLES ET AUTRES FORMATIONS SQUELETTIQUES CHEZ LES MOLLUSQUES	
CHAPITRE I : <u>ETUDE MORPHOLOGIQUE MICRO- ET ULTRASTRUCTURALE DES COQUILLES DE MOLLUSQUES</u>	6.-
1.- <u>INTRODUCTION</u>	6.-
2.- <u>DEFINITIONS DES TERMES DESCRIPTIFS UTILISES</u>	7.-
3.- <u>PRINCIPALES MICROSTRUCTURES DE LA COQUILLE DES MOLLUSQUES ET RELATIONS AVEC LES MATRICES ORGANIQUES</u>	8.-
A) <u>Groupe 1 : Microstructures prismatiques</u>	8.-
* Structure minérale	8.-
* Topographie des matrices organiques	10.-
* Ultrastructure des matrices organiques	11.-
* Particularités des différentes catégories de microstructures prismatiques	11.-
B) <u>Groupe 2 : Microstructures sphérulitiques</u>	13.-
* Structure minérale	13.-
* Topographie et ultrastructure des matrices organiques	14.-
C) <u>Groupe 3 : Microstructures feuilletées</u>	14.-
a) <u>Microstructures nacrées</u>	14.-
* Structure minérale	14.-
* Topographie des matrices organiques	16.-
* Ultrastructure des matrices organiques	17.-
* Particularités des différentes catégories de nacre	18.-

b) <u>Le calcitostracum</u>	18.-
* Structure minérale	18.-
* Topographie des matrices organiques	19.-
* Ultrastructure des matrices organiques	20.-
D) <u>Groupe 4 : Microstructures entrecroisées</u>	20.-
* Structure minérale	20.-
* Topographie des matrices organiques	21.-
* Ultrastructure des matrices organiques	22.-
* Particularités des différentes catégories de microstructures entrecroisées	22.-
E) <u>Groupe 5 : Microstructures homogènes</u>	23.-
* Structure minérale	23.-
* Topographie et ultrastructure des matrices organiques	24.-
* Particularités des différentes catégories de microstructures homogènes.	24.-
F) <u>Groupe 6 : Spicules</u>	25.-
* Structure minérale	25.-
* Topographie des matrices organiques	26.-
G) <u>Groupe 7 : Agrégats polycristallins isolés</u>	27.-
4.- <u>CONCLUSION</u>	27.-

CHAPITRE II : ETUDE COMPAREE DE LA STRUCTURE ET DE LA COMPOSITION CHIMIQUE
DES FORMATIONS SQUELETTIQUES DANS LES SEPT CLASSES DE
MOLLUSQUES

	29.-
1.- <u>INTRODUCTION</u>	29.-
2.- <u>TECHNIQUES ET METHODES</u>	30.-
A) <u>Sélection, nettoyage et conservation des structures</u> <u>squelettiques étudiées.</u>	30.-
B) <u>Microscopie électronique à balayage</u>	31.-
C) <u>Analyse des matrices organiques des structures squelettiques</u>	31.-
a) <u>Isolement</u>	31.-
b) <u>Caractérisation et dosage des acides aminés</u>	32.-
c) <u>Mise en évidence et dosage quantitatif de la chitine</u>	32.-
D) <u>Remarques sur la reproductibilité des résultats</u>	34.-
a) <u>Dosage des acides aminés</u>	34.-
b) <u>Mise en évidence et dosage de la chitine</u>	35.-
* Test d'activité de la chitinase commerciale	35.-
* Effet des ultrasons sur la mise en évidence de la chitine	36.-
* Influence du mode de conservation de la matrice organique sur la mise en évidence de la chitine	38.-
* Validité des résultats obtenus par le test du chitosane	39.-
3.- <u>VARIATIONS INTRASPECIFIQUES DE LA COMPOSITION CHIMIQUE DES</u> <u>COQUILLES DE MOLLUSQUES</u>	40.-
A) <u>Variabilité intraspécifique du spectre de composition en</u> <u>acides aminés des matrices organiques coquillières</u>	41.-
B) <u>Variabilité intraspécifique de la teneur en chitine des</u> <u>matrices organiques coquillières</u>	42.-

a) <u>Variabilité individuelle</u>	42.-
b) <u>Variabilité d'ordre géographique</u>	42.-
c) <u>Variations individuelles progressives</u>	43.-
* Variations individuelles progressives liées à la croissance	44.-
* Variations individuelles progressives liées à des cycles biologiques	46.-
d) <u>Variabilité d'ordre traumatique</u>	48.-
C) <u>Conclusions</u>	49.-
4.- <u>VARIATIONS EVOLUTIVES DE LA STRUCTURE ET DE LA COMPOSITION CHIMIQUE DES COQUILLES DE MOLLUSQUES.</u>	50.-
A) <u>Introduction</u>	50.-
B) <u>Structure et composition chimique des formations squelettiques des Mollusques actuels.</u>	53.-
a) <u>Aplacophores</u>	53.-
* Morphologie et microstructure des formations squelettiques des Aplacophores	53.-
* Composition chimique des formations squelettiques des Aplacophores	54.-
* Conclusions	55.-
b) <u>Polyplacophores</u>	56.-
* Morphologie et microstructure des formations cuticulaires des Polyplacophores	56.-
* Morphologie et microstructure des formations coquillières des Polyplacophores	57.-
* Composition chimique des formations cuticulaires des Polyplacophores	59.-
* Composition chimique des plaques coquillières des Polyplacophores	60.-
* Conclusions	61.-

c) <u>Conchifères</u>	62.-
* Morphologie et microstructure des formations cuticulaires des Conchifères : périostracum et formations annexes	62.-
* Morphologie et microstructure des formations coquillières chez les Conchifères	63.-
* Composition chimique des formations cuticulaires des Conchifères	66.-
* Composition chimique des formations coquillières des Conchifères	67.-
a) <i>Teneurs en matière organique, composition et minéralogie des strates calcifiées</i>	67.-
b) <i>Organisation moléculaire des matrices organiques</i>	68.-
c) <i>Composition en acides aminés des protéines de la matrice calcaïfîne</i>	68.-
d) <i>Teneurs en chitine des matrices calcaïfines.</i>	70.-
C) <u>Discussion</u>	79.-
a) <u>Origine et évolution des structures cuticulaires chez les Mollusques</u>	79.-
b) <u>Evolution des structures minérales chez les Mollusques</u>	80.-
c) <u>Evolution de la matrice calcaïfîne des structures coquillières des Mollusques</u>	85.-
D) <u>Conclusion</u>	87.-

INTRODUCTION

Dès l'aube des premières civilisations, les coquilles des Mollusques ont exercé leur fascination sur l'Homme. Elles ont trouvé une place de choix dans sa vie, dans l'alimentation et le commerce, l'art, la médecine et les légendes, comme jouets ou parures, objets de dégoût ou de curiosité.

On retrouve des traces de cette fascination jusqu'aux temps anciens où la "malacologie" n'existait pas, où la systématique isolait les organismes comestibles de ceux qui l'étaient moins, où l'homme de Cro Magnon inhumait ses morts sur un lit de coquillages, ... bien avant que Pline ou Aristote n'observent les comportements de la pieuvre ou de l'escargot.

La science des Mollusques remonte à des siècles obscurs où elle prenait place à côté d'autres "sciences" : la magie, l'alchimie et la "médecine" primitive . La Renaissance, en Europe, la glorifie comme "reine des sciences naturelles", tandis qu'au Japon, à la même époque, elle est la "science de l'Empereur". Dès le XVI^e siècle, les grandes expéditions ramènent nombre d'espèces nouvelles qui vont enrichir les collections entreposées dans les "cabinets" des personnalités à la mode. Ce matériel sert à l'élaboration de la systématique des Mollusques, alors exclusivement basée sur l'examen des coquilles. Témoins de cette époque, l'oeuvre de LINNE, de BUFFON, de LAMARCK, de DUCLOS, de SOWERBY, ... jusqu'au XIX^e siècle la malacologie se limite presque exclusivement à la conchyliologie. Les caractères de structure de coquilles sont employés dans une optique systématique dès 1856 (FISCHER et BERNARDI, 1856).

Pourtant, l'utilisation des seuls caractères morphologiques externes, pour établir des rapprochements systématiques, voire des théories évolutives, conduisent à un nombre important d'erreurs. Cette tendance à réduire le Mollusque à sa coquille va s'inverser dès la fin du XIXe siècle, après la parution du monumental "Manual of Conchology" de TRYON (1880-1896).

On accordera alors de plus en plus d'importance aux "parties molles", à la morphologie interne des Mollusques : la malacologie sensu stricto commence son expansion. La biochimie, la physiologie et la physiologie comparée bénéficieront des apports de nombreux malacologistes. La conchyologie, devenue une des branches de la malacologie va perdre de son importance en systématique.

Les coquilles sont alors étudiées pour elles-mêmes : on caractérise leurs composants organiques - la "conchyoline" découverte par FREMY (1855) - on décrit leur structure minérale et leurs propriétés cristallographiques, on s'intéresse à leur sécrétion, à la régénération...

Les études consacrées aux coquilles ont évidemment bénéficié des apports des techniques nouvelles : les fluctuations du nombre de publications au cours du temps reflètent la mise au point de ces techniques. Il s'agit tout d'abord du microscope polarisant à l'aide duquel les connaissances concernant les microstructures minérales feront d'immenses progrès au début du XXe siècle. Le point culminant sera l'oeuvre magistrale de BØGGILD (1930). Par la suite, les travaux s'espacent jusqu'à la mise au point, peu après la seconde guerre mondiale, du microscope électronique à transmission (TEM) et des techniques d'ombrage métallique à l'aide desquels GREGOIRE décrira les "dentelles organiques" des coquilles. Peu après, vers 1960, l'analyseur automatique d'acides aminés remplace les fastidieuses techniques microbiologiques, les ultramicrotomes se perfectionnent, la microscopie électronique à balayage (SEM) nous fait pénétrer dans l'intimité même des coquilles. Les publications abondent. La connaissance de plus en plus fine des microstructures autorise certains auteurs à proposer des caractères systématiques nouveaux, basés sur l'interprétation architecturale des structures squelettiques. Cette nouvelle "science des coquilles" amène des arguments de choix aux théories évolutives récentes, en abordant l'évolution des Mollusques à un niveau ultrastructural et moléculaire. Une "nouvelle conchyologie" se développe.

Et pourtant ... !

"Si peu fait, tant à faire ... !" disait Cecil J. RHODES...

Malgré les données accumulées ces dernières années, un grand nombre de points restent obscurs : ils concernent entre autres la physiologie de la sécrétion des composants coquilliers, l'organisation moléculaire des matrices minérales ou encore le phénomène de calcification en lui-même. Ces problèmes, d'un intérêt primordial, ne seront pourtant guère abordés dans ce travail qui sera consacré dans sa première partie à l'étude des composants en place et à l'examen de la structure des coquilles d'organismes adultes, indépendamment des problèmes de physiologie, de croissance et de régénération.

Parmi les nombreuses questions que nous posent encore les coquilles des Mollusques, certaines sont d'ordre écologique, et s'inscrivent notamment dans un contexte océanographique.

Les Mollusques ont conquis tous les milieux terrestres et aquatiques. Leur milieu de prédilection reste pourtant le milieu marin. Ils y ont pris naissance bien avant le Cambrien, et les grandes voies évolutives, s'y sont développées. C'est également en mer que les Mollusques sont les plus diversifiés et les plus abondants. Leur biomasse y est considérable. A la mort des organismes qui les ont produites, les coquilles s'accumulent au niveau des sédiments. Que devient cette masse de CaCO_3 ? Dans quelle mesure, la présence d'une matrice organique au sein des strates calcifiées interfère-t-elle sur les processus de dissolution de ce CaCO_3 ? Les coquilles sont-elles remaniées, réutilisées, colonisées, ... ? Que devient la matrice organique des coquilles dans les sédiments ? Dans quelle mesure est-elle soustraite aux grands cycles biogéochimiques du monde marin ? Toutes ces questions n'ont reçu, jusqu'ici, que des réponses partielles ou peu satisfaisantes.

Ce domaine de l'océanographie où l'on étudie les flux de matière et d'énergie à l'interface de deux milieux est actuellement en pleine expansion. Les coquilles détritiques interviennent dans les flux énergétiques à l'interface eau-sédiment. Leur CaCO_3 , en se

décomposant libère du CO_2 et l'on sait l'importance des recherches sur les transferts de gaz carbonique du milieu marin au milieu aérien. L'impact des coquilles du sédiment sur ces phénomènes est pourtant profondément méconnu.

Le travail présenté ci-après s'inscrit dans le cadre de cette "nouvelle conchyologie" et tente d'effectuer la jonction avec les disciplines océanographiques.

Le premier chapitre fait le point des connaissances actuelles quant à la morphologie microscopique des coquilles de Mollusques. Nous y définissons les microstructures minérales rencontrées chez les Mollusques, précisons la topographie des matrices organiques au sein des coquilles avant de décrire l'ultrastructure de ces matrices organiques. Devant la profusion de termes employés, la confusion des concepts et les ambiguïtés de la littérature, nous proposons des définitions françaises de nombreux termes anglo-saxons et nous délimitons par des descriptions précises les catégories microstructurales des coquilles de Mollusques. Pour la première fois, une telle revue des microstructures coquillières englobe la topographie et l'ultrastructure des matrices organiques associées aux strates minérales.

Une fois les termes précisés et les concepts délimités, nous pouvons aborder dans un second chapitre la description structurale et chimique des coquilles et autres structures squelettiques dans les sept classes du phylum des Mollusques. Ceci nous permettra de proposer une filiation des microstructures minérales et une évolution chimique de la matrice organique coquillière, nous conduisant à élaborer une théorie originale de l'évolution des coquilles de Mollusques rendant compte des résultats observés.

Les deux derniers chapitres sont consacrés à une étude du rôle éventuel que pourraient jouer les coquilles de Mollusques dans certains aspects de l'écologie marine.

Le chapitre 3 est consacré à l'évaluation de la biomasse des coquilles de Mollusques au niveau de certains sédiments marins. Ceci sera complété d'un aspect systématique destiné à préciser l'apport des différents groupes à la constitution de la masse organodétritique des sédiments.

Le chapitre 4, enfin, regroupe l'ensemble de nos résultats expérimentaux concernant la cinétique et les modalités de la dégradation des coquilles de Mollusques au niveau des sédiments. Nous essayerons d'évaluer la place de ces phénomènes de dégradation sur certains cycles biogéochimiques en milieu marin.

I PARTIE

STRUCTURE ET COMPOSITION CHIMIQUE DES COQUILLES ET
AUTRES FORMATIONS SQUELETTIQUES CHEZ LES MOLLUSQUES

See what a lovely shell,
Small and pure as a pearl
Lying close to my foot,
Frail, but a work divine,
Made so fairly well
With delicate spire and whorl,
How exquisitely minute,
A miracle of design.

What is it ? - a learned man
Could give it a clumsy name,
Let him name it who can,
The beauty would be the same.

TENNYSON

George Tryon's Manual of Conchology, Vol.5, 1883.

CHAPITRE I : ETUDE MORPHOLOGIQUE, MICRO- ET ULTRA-
STRUCTURALE DES COQUILLES DE MOLLUSQUES.

1.- INTRODUCTION

La coquille des Mollusques est composée de deux phases intimement associées, une phase minérale et une phase organique dont l'architecture et les relations mutuelles doivent être précisées avant d'envisager leurs modifications évolutives et adaptatives dans les sept classes du phylum des Mollusques.

Les premières descriptions de la microarchitecture des coquilles de Mollusques datent du début du XIXe siècle (HATCHETT, 1799; OWEN, 1832; CARPENTER, 1844). Par la suite, des travaux nombreux se sont succédés, essentiellement basés sur l'examen de lames minces et sur l'emploi du microscope polarisant (EHRENBAUM, 1885; MOYNIER DE VILLEPOIX, 1892; JAMESON, 1912; DOUVILLE, 1913; PRENANT, 1927; HOFFMAN, 1949; LUCAS, 1952;... pour revue, voir GREGOIRE, 1967 et 1972). Les compilations par SCHMIDT (1924) et HAAS (1935) et surtout la monumentale synthèse de BØGGILD (1930) rassemblent et interprètent les données accumulées jusqu'alors. Plus récemment, les observations réalisées à l'aide des microscopes électroniques à balayage (SEM) et à transmission (TEM) ont considérablement étoffé notre connaissance des microstructures et leur arrangement microarchitectural au sein des coquilles. Une multitude de travaux ont été consacrés à la description de la structure des coquilles d'un grand nombre de Mollusques, Cette profusion d'articles a amené une certaine confusion des termes relatifs à l'appellation des diverses microstructures : une même appellation n'a pas toujours la même signification pour des auteurs différents. C'est pourquoi nous avons jugé indispensable de repréciser ci-après, quelques définitions de termes descriptifs - nous suivrons essentiellement les définitions de CARTER (1980)-, moyennant quelques modifications et aussi les définitions et descriptions des principales microstructures rencontrées chez les Mollusques.

Nous profiterons de ces descriptions pour caractériser morphologiquement les matrices organiques associées aux diverses microstructures et préciser les relations mutuelles existant entre leurs phases minérales et organiques.

2.- DEFINITIONS DES TERMES DESCRIPTIFS UTILISES.

- ARCHITECTURE : disposition des éléments microstructuraux par rapport aux repères morphologiques de la coquille.
Ex.: orientation axiale ou transversale des lames primaires d'une microstructure lamellaire-croisée, direction de l'axe des trabécules dans un cérame de Polyplacophore ...
- CRISTAL : unité minérale homogène ne présentant aucune discontinuité structurale (= monocristal).
- CRISTALLITE : (terme anglais francisé); unité élémentaire répétitive d'une microstructure correspondant ou non à un monocristal.
Ex. : un prisme d'une microstructure prismatique, une lamelle élémentaire dans la nacre, une lamelle de 3eme ordre dans la microstructure lamellaire-croisée, un acicule dans la microstructure aciculaire croisée ou hélicoïdale ...
- MICROARCHITECTURE : agencement des diverses microstructures au sein d'une coquille, sans tenir compte des directions principales des éléments de ces microstructures. Ceci correspond au "shell-layering" des anglosaxons.
Ex. : succession de strates prismatique et nacrée, de plusieurs strates lamellaires-croisées ...
- MICROSTRUCTURE : entité constituant une strate coquillière au sein de laquelle l'arrangement des cristallites obéit à des règles précises.
Ex. : microstructure prismatique, nacre, ...
- MORPHOLOGIE : aspects macroscopiques d'une coquille, forme, décoration.
Ex. : aspect lisse ou granuleux de la surface, présence d'épines, de nodules ...
- STRATE : subdivision de la microarchitecture d'une coquille correspondant à une unité microstructurale homogène et mise en place par un tissu sécréteur.
Ex. : la microarchitecture de la coquille de *Pinna nobilis* est constituée d'une strate de microstructure prismatique (ou strate de prismes) surmontant une strate de nacre.

STRUCTURE : terme général employé pour les différents aspects microscopiques de la description des coquilles.

ULTRASTRUCTURE : données morphologiques résultant de l'examen à l'aide d'un microscope électronique à transmission.

3.- PRINCIPALES MICROSTRUCTURES DE LA COQUILLE DES MOLLUSQUES ET RELATIONS AVEC LES MATRICES ORGANIQUES.

Les descriptions des microstructures reprises ci-dessous sont basées sur les travaux de BØGGILD (1930), MAC CLINTOCK (1967), KOBAYASHI (1969), TAYLOR et al (1969), GREGOIRE (1972 a, b), TAYLOR (1973), TAYLOR et al (1973), CARTER (1976, 1979 et 1980). L'étude morphologique des matrices organiques a essentiellement été envisagée par GREGOIRE (1957; 1958 a, b; 1959 a, b; 1960; 1961 a; 1961 b; 1967; 1972; 1980) GREGOIRE et al (1949, 1950, 1955) GOFFINET (1965, 1969) GOFFINET et al (1977) et IWATA (1975).

Les résultats de nos propres observations sur les microstructures minérales des coquilles de Mollusques ont été incorporés dans ces descriptions.

Dans les descriptions des matrices organiques associées aux strates minérales, nous serons amené à utiliser certains termes inappropriés mais consacrés par l'usage : intracristallin et extracristallin. Ces concepts s'appliquent respectivement à la matrice interne au cristallite (bien que disposée autour des monocristaux) et externe à celui-ci (et par conséquent extracristalline). La matrice "intracristalline" devra donc être comprise "intracristallite".

Les microstructures minérales constituant les coquilles de Mollusques sont réparties en 7 groupes représentant 20 catégories morphologiques distinctes, présentées dans le tableau 1.

A) Groupe 1 : Microstructures prismatiques.

* Structure minérale

Les microstructures prismatiques sont constituées de colonnettes minérales juxtaposées, assez allongées, de section souvent polygonale. Le plus souvent l'axe des cristallites coïncide avec l'axe optique des cristaux. Les prismes s'étendent généralement sur toute l'épaisseur de la strate et sont orientés normalement par rapport à la surface externe de la coquille. Parfois cependant ils se présentent obliquement par rapport à cette surface (GAINEY et WISE, 1975).

TABLEAU 1 : TYPES DE MICROSTRUCTURES CRISTALLINES
RENCONTREES DANS LES COQUILLES DE MOLLUSQUES.

Groupe 1 : Microstructures prismatiques.

- | | | |
|--|---------------|-----|
| * Prismes simples | * réguliers | (1) |
| | * irréguliers | (2) |
| * Prismes fibrillaires | | (3) |
| * Prismes sphérulitiques | | (4) |
| * Microstructure prismatique complexe (trabéculaire) | | (5) |

Groupe 2 : Microstructure sphérulitique. (6)

Groupe 3 : Microstructures feuilletées (Laminar Structures).

- | | | |
|---------------------------------------|---------------------------------|------|
| * Nacre (Mother of pearl) | * en feuillets (Sheet nacreous) | (7) |
| | * en colonnes (Columnar) | (8) |
| | * en tablettes (Row stack) | (9) |
| * Calcitostracum (Foliated structure) | | (10) |

Groupe 4 : Microstructures entrecroisées.

- | | |
|---|------|
| * Microstructure lamellaire-croisée | (11) |
| * Microstructure aciculaire-croisée | (12) |
| * Microstructure hélicoïdale (lamellaire-croisée type II) | (13) |
| * Microstructure entrecroisée complexe | (14) |
| * Microstructure feuilletée entrecroisée | (15) |
| * Microstructure feuilletée entrecroisée complexe | (16) |

Groupe 5 : Microstructure homogène.

- | | |
|---|------|
| * Microstructure homogène sensu stricto | (17) |
| * Microstructure grainée (granular) | (18) |

Groupe 6 : Spicules isolés. (19)

Groupe 7 : Agrégats polycristallins isolés. (20)

Le diamètre moyen des prismes est très variable, de quelques μms à plusieurs dizaines de μms . Leur longueur dépend de l'épaisseur de la strate, elle varie de quelques dizaines de μms à plusieurs centaines de μms (jusqu'à 1 mm).

Chez certaines espèces, les prismes sont composés d'un empilement de lentilles minérales séparées par des feuilletts organiques (GREGOIRE, 1961 a, b, 1967, 1972) (fig. 1) ou encore, peuvent se scinder en sous-unités suivant leur grand axe (TAYLOR et al, 1969; GREGOIRE, 1961 a, b; 1967, 1972 et obs.personnelles). Nous définirons ces prismes par le terme "composites". Chaque sous unité est elle-même polycristalline.

Les cristaux de CaCO_3 formant les prismes se présentent sous forme de cassettes parallépipédiques, empilées (fig.1). Ces cassettes sont parfois groupées en lentilles minérales dont la superposition forme le prisme. L'orientation morphologique de chaque cristal correspond à une orientation cristallographique précise, identique dans tous les cristaux formant le cristallite.

La phase minérale des prismes montre des variations locales de densité au faisceau électronique. Ces variations sont vraisemblablement dues à la présence d'impuretés locales (TRAVIS, 1968). En effet, calcite et aragonite ne sont pas pures : on y trouve des inclusions diverses : célestite, strontianite, baryte, witherite ... La dolomite forme fréquemment des solutions solides avec la calcite.

* Topographie des matrices organiques

La décalcification d'une couche de prismes laisse un résidu organique assez abondant formé de fourreaux de section polygonale, hyalins et semi-rigides. Ils gainent chaque cristallite individuellement. Ces fourreaux montrent fréquemment une striation transversale, interprétée par GREGOIRE (1967, 1972) comme l'empreinte des phases de croissance successives du prisme : la mise en place de la matrice serait discontinue et alternerait avec le dépôt de matériel cristallin. Les stries correspondent à des épaissements annulaires du fourreau des prismes, situés sur la face interne du fourreau. Elles correspondent aux restes de la matrice intraprismatique qui "cloisonne" l'espace interne du prisme et vient se fixer à sa périphérie (fig. 1) en s'intriquant dans la matrice du fourreau. Ces épaissements sont séparés par des régions lisses ou fibrillaires.

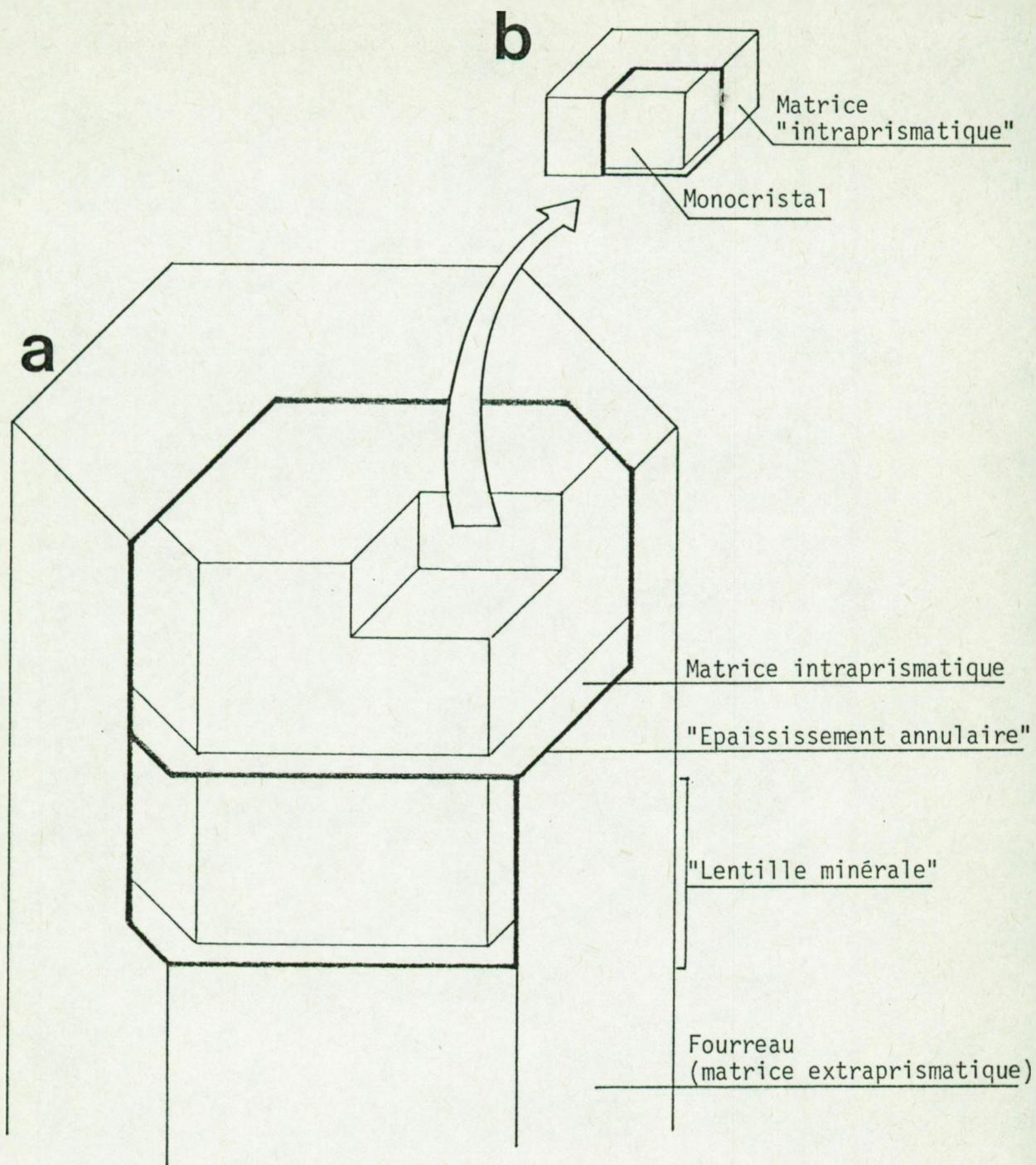


Fig. 1 : A : Schéma d'un prisme simple régulier composite montrant la topographie des matrices organiques

B : Schéma d'un monocrystal isolé du prisme

(figures originales)

- Remarques :
- Les sections de la matrice organique sont représentées en traits épais
 - L'espace entre fourreau organique et lentilles minérales est virtuel, les deux phases sont étroitement accolées.

La matrice organique intraprismatique, étudiée sur coupes décalcifiées (TRAVIS, 1968), conserve l'empreinte de la phase minérale. Elle se présente sous forme de compartiments serrés les uns contre les autres, parfois morcelés en cavités secondaires, au sein desquels se trouvait déposée la matière minérale (GREGOIRE, 1967; NAKAHARA et al, 1980). Cet arrangement réciproque des matrices organiques et de la phase minérale illustre la grande intimité structurale des deux composants des coquilles.

* Ultrastructure des matrices organiques.

Examinée en microscopie électronique à transmission après sonication prolongée, la matrice organique des prismes de *Turbo* se présente sous forme de fibrilles (dont certaines sont composées de filaments formés de sphérules alignées) mêlées à une substance d'apparence amorphe. Au niveau des zones de croissance des prismes, la matrice organique apparaît fréquemment sous l'aspect de cordons aplatis ou régulièrement ballonnés (GREGOIRE, 1961 et 1972). D'après les observations au TEM de GREGOIRE, la matière organique des prismes de la coquille de *Mytilus* se présente comme un assemblage de membranes granuleuses contenant de nombreuses fibrilles. Selon UOZOMI et IWATA (1969), la matrice organique associée aux prismes de *Mytilus coruscus* serait, par contre, totalement amorphe.

La matrice organique intraprismatique décrite par GREGOIRE (1967), TRAVIS (1968) et NAKAHARA et al (1980) en relation étroite avec les cristaux est essentiellement fibrillaire (TRAVIS et al, 1967), composée de filaments dont le diamètre moyen est de 28 Å (GREGOIRE, 1972) et de voiles (délimitant les compartiments où se déposent les cristaux) dont l'épaisseur avoisine 22 Å (TRAVIS, 1968).

* Particularités des différentes catégories de microstructures prismatiques.

Les prismes simples réguliers (1) correspondent à la définition générale : ils sont allongés et de section polygonale convexe.

Composites ou non, ils peuvent être aragonitiques ou calcitiques, indifféremment (1)

Les prismes simples irréguliers (2) ont une section dont la surface peut varier considérablement tout au long de leur grand axe; ils peuvent, de plus, présenter des indentations latérales. Ils sont composites ou non, aragonitiques ou calcitiques.

Les prismes fibrillaires (3) sont semblables aux prismes simples; mais le rapport longueur/largeur est très élevé. Les prismes fibrillaires de *Mytilus edulis* sont de l'ordre de 100 fois plus minces que ceux de *Pinna nobilis* ainsi que le montrent de très nombreuses mesures (observations originales inédites) confirmant les résultats de GREGOIRE (1967). Ils sont généralement composites, aragonitiques ou calcitiques.

Les prismes sphérulitiques (4) sont composés de sous unités allongées, semblables aux cristallites de la microstructure sphérulitique (voir fig. 2). Chaque sous unité est constituée d'éléments rayonnant dans les trois dimensions de l'espace, au départ d'un centre de nucléation unique. Les prismes sphérulitiques sont toujours composites, soit aragonitiques, soit calcitiques.

(1) La forme minéralogique attribuée à une structure quelle qu'elle soit, représente le cas général. En effet, s'il semble démontré que la forme minéralogique d'une microstructure est sous contrôle génétique (pour revue, voir GREGOIRE 1967 et 1972), les conditions écologiques peuvent cependant l'influencer et l'altérer (synthèse bibliographique dans CARTER, 1980) Ces variations sont, par exemple, l'apparition de calcite au sein de strates "normalement" aragonitiques ou l'augmentation du rapport calcite/aragonite au sein de coquilles comportant les deux formes minéralogiques, dans des populations habitant des eaux anormalement froides (aux limites de l'aire de répartition géographique de l'espèce par exemple) ou encore habitant des milieux sursalés (voir par exemple LOWENSTAM (1954 a et b), DODD (1966), EISMA (1966), KENNEDY et al (1969, 1973), TAYLOR et KENNEDY (1969), CARTER (1980)...). De telles variations peuvent également s'observer dans les coquilles de certaines espèces abyssales (observations originales inédites, portant sur les coquilles de quelques espèces de Prosobranches et d'une espèce de Bivalve).

La microstructure prismatique complexe (5) est constituée de prismes de premier ordre alignés dans une même direction, chacun de ces prismes de premier ordre étant lui-même formé de prismes de deuxième ordre, dont la fracture donne l'aspect d'une plume, c'est-à-dire rayonnant vers la surface externe du prisme de premier ordre à partir de son axe central, dans les trois dimensions de l'espace. Cette microstructure composite semble jusqu'ici toujours aragonitique. Des observations originales inédites portant sur l'articulamentum de sept espèces de Polyplacophores (examiné au SEM) en collaboration avec KREUSCH), montrent que la structure "trabéculaire" des auteurs correspond à la définition que nous donnons de la microstructure prismatique complexe. Ces deux appellations recouvrent une même réalité structurale. Nous donnons la priorité à l'appellation "microstructure prismatique complexe", plus ancienne (BØGGILD, 1930).

B) Groupe 2 : Microstructure sphérulitique

* Structure minérale.

Assez rare en tant que strate de coquille saine et normale, cette microstructure intervient fréquemment lors de la régénération des coquilles bien que de manière transitoire (ABOLINS-KROGIS, 1958; SALEUDDIN et CHAN, 1969; WILBUR, 1972; MEENAKSHI et al, 1974; FOURNIE, 1979, 1980; POULICEK et JASPAR-VERSALI, 1982). Le sphérulite est également la forme sous laquelle apparaît le CaCO_3 "figuré" au sein des tissus chez les Mollusques ("sphériles plurilamellaires" (WILBUR, 1972)...). Nous avons observé cette microstructure dans les coquilles de nombreux Gastéropodes Pulmonés. La microstructure sphérulitique est composée de cristallites sphériques ou subsphériques (fig. 2) agglomérés de manière très dense et sans ordre apparent. Chaque cristallite est constitué d'un agrégat d'unités allongées, effilées à leurs extrémités, et rayonnant dans toutes les directions à partir d'un centre de nucléation (fig.2).

On ne connaît actuellement que des sphérulites aragonitiques.

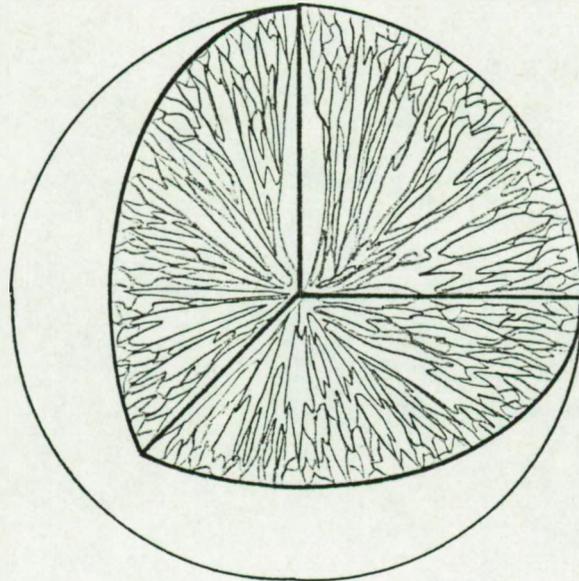


Fig. 2 : Schéma d'un cristallite de la microstructure sphérulitique.
Le bloc enlevé laisse apparaître la sous-structure radiaire
dans les trois directions de l'espace

(figure originale)

* Topographie et ultrastructure des matrices organiques.

Les matrices organiques associées à cette microstructure sont très mal connues. Leur ultrastructure a été envisagée par GREGOIRE (1967) dans le cadre d'une étude des matrices organiques de la "porcelaine"⁽¹⁾. Chez *Nautilus*, elles se présentent sous la forme de voiles microfibrillaires où les fibrilles (4-6 μ de diamètre) apparaissent constituées de filaments plus fins (15-30 Å) (GREGOIRE, 1962). Ces voiles organiques sont semble-t-il, interposés, soit entre les éléments de base du sphérulite (les aiguilles aragonitiques), soit entre les cristallites eux-mêmes (?) (BEVELANDER et NAKAHARA, 1980).

C) Groupe 3 : Microstructures feuilletées.

Outre l'émail dentaire des Vertébrés supérieurs, la nacre des coquilles de Mollusques est certainement la structure animale minéralisée la mieux connue. Elle a fait l'objet d'un nombre considérable de publications. C'est la raison pour laquelle nous envisagerons séparément nacre et calcitostracum, bien que ces deux microstructures aient de nombreux points en commun.

a) Les microstructures nacrées.

* Structure minérale.

La littérature concernant l'organisation des couches de nacre est vaste. Elle a été revue récemment par GREGOIRE (1967, 1972) et TAYLOR (1979, 1980). Nous citerons encore les travaux de MUTVEI (1970; 1972; 1977 a, b; 1979) WISE (1970 a et b), ERBEN (1972, 1974), ERBEN et WATABE (1974), NAKAHARA (1979) et WATABE et DUNKELBERGER (1979).

(1) Terme général regroupant les microstructures lamellaire-croisée, et entrecroisée complexe, feuilletée entrecroisée, prismatique complexe, aciculaire entrecroisée, sphérulitique, homogène et grainée.

Cette microstructure est composée de nombreux feuillets minéraux très minces, disposés parallèlement à la surface interne de la coquille et empilés les uns sur les autres ⁽¹⁾. On en compte 450 à 5.000 par millimètre d'épaisseur (GREGOIRE, 1967). Chacun de ces feuillets est constitué d'un dallage de tablettes élémentaires toujours aragonitiques, polygonales et juxtaposées (fig. 4).

Ces tablettes ont une morphologie complexe et diversement interprétée. Chacune de ces unités est constituée d'une seule assise de cristaux d'aragonite dont l'axe C, normal à la lamelle est faiblement développé et confère au cristallite sa forme de tablette (fig. 3). La section polygonale de ces tablettes est fréquemment concave, on y remarque souvent des traces de la croissance du cristallite sous forme de lignes parallèles aux côtes de la tablette délimitant des polygones concentriques à sa surface (fig. 3). Chacun de ces cristallites est composé d'un nombre variable de monocristaux d'aragonite, généralement disposés comme des secteurs de la tablette. On en compte de 1 à 50 dans la plupart des nacres.

Selon MUTVEI (1977, 1979), les tablettes élémentaires de la nacre de Bivalve seraient toujours constituées de quatre cristaux dont deux opposés sont mâclés (fig. 3). Les tablettes de nacre des Bivalves pourraient toujours selon cet auteur (1979) être scindées en deux unités superposées : la plus proche de l'épithélium sécréteur serait constituée des quatre cristaux qui viennent d'être décrits (0,2 à 0,8 μm d'épaisseur) superposée à une autre unité (0,4 à 1 μm d'épaisseur) constituée d'un agencement de fibrilles minérales parallèles (de 0,1 à 0,2 μm de diamètre) (fig. 3). La nacre des Gastéropodes et des Céphalopodes serait composée d'unités dont les monocristaux sont arrangés en secteurs, chacun de ces secteurs lui-même composé de fibrilles de 0,1 à 0,2 μm de diamètre décrits chez les Bivalves. Cette sous structure des cristallites de la nacre n'est décelable qu'après corrosion superficielle des éléments structuraux. Ces observations n'ont pas encore été confirmées par d'autres techniques.

(1) : Dans le cas de la nacre perlière, les feuillets superposés sont disposés concentriquement au départ d'un centre de nucléation. Remarquons à ce propos que, si les perles de nacre sont les plus connues, de nombreuses autres microstructures sont susceptibles de constituer de telles concrétions. On connaît des "perles" de calcitostracum, de microstructure lamellaire-croisée, et même de prismes.

Vers l'épithélium palléal

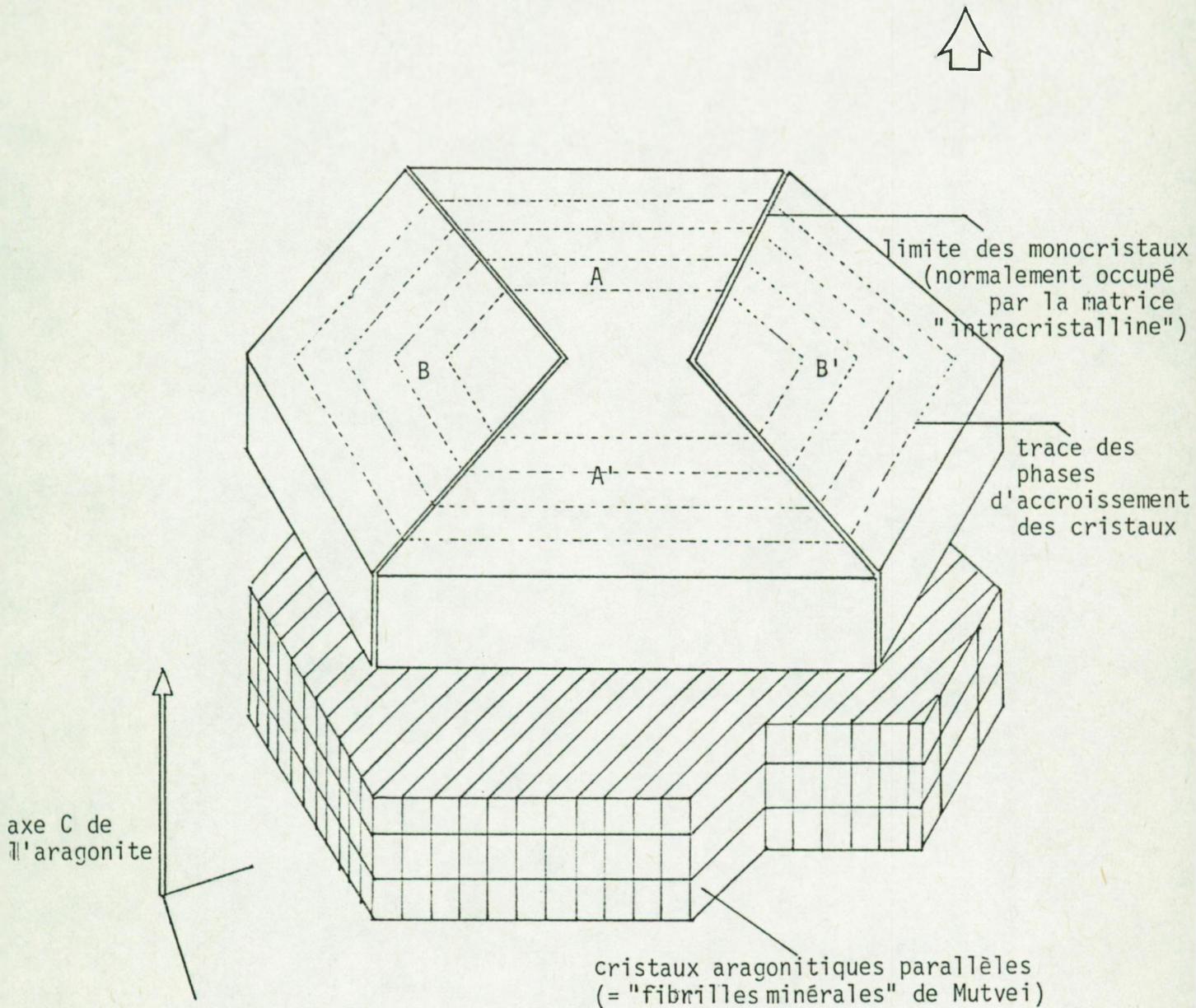


Fig. 3 : Schéma de la structure d'une tablette de nacre de bivalve (modifié d'après Mutvei (1979)).

A, A', B, B' : 4 monocristaux constituant l'entité supérieure la plus proche de l'épithélium sécréteur
A et A' sont mâclés.

* Topographie des matrices organiques.

La matrice organique des strates de nacre peut être scindée en matrice extra- et intracristalline ou plutôt, ainsi que cela a déjà été précisé dans le cas des microstructures prismatiques "extra- et intracristallite". La topographie des matrices organiques de nacre et leur morphologie ultrastructurale ont fait l'objet d'études nombreuses (GREGOIRE, 1957; 1958 b; 1959 a, b; 1960; 1962; 1967; 1972 a,b; 1980; GREGOIRE et al, 1949, 1950, 1955; WATABE, 1963, 1965; GOFFINET, 1965, 1969; GOFFINET et al, 1977; MUTVEI, 1970; 1977 a,b; 1979; TOWE, 1972; CRENSHAW et RISTEDT, 1975; IWATA, 1975; PETIT et al, 1978, 1979, 1980 a et b; BEVELANDER et NAKAHARA, 1980).

L'existence d'une matrice organique intracristalline a parfois été mise en doute (TOWE, communication personnelle à GREGOIRE, 1967). Elle se présenterait sous forme d'un amas central (d'où part la croissance de la tablette) et de cloisons radiales séparant les monocristaux d'aragonite. Il est possible que la matrice intracristalline soit en relation avec les feuillets organiques extérieurs aux tablettes, et notamment les feuillets péricristallins (fig. 4).

La matrice organique extracristalline se présente sous la forme de feuillets interposés entre les différents plans de lamelles calcifiées (les feuillets interlamellaires, fig.4) et autour de chaque lamelle considérée individuellement (matrice péricristalline, fig. 4), constituant, à la jonction de deux lamelles adjacentes, une muraille baptisée "matrice intercristalline (fig. 4). Il semblerait qu'il n'y ait pas de discontinuité nette à l'interface entre ces différents types de matrices et que certaines travées organiques puissent être suivies sur plusieurs lamelles consécutives (MUTVEI, 1979). La matrice interlamellaire conserve fréquemment les traces des feuillets minéralisés et des ponts intercristallins ("crystal imprints" ou "crystal scars", fig. 4). Les ponts intercristallins constituent la jonction entre deux feuillets interlamellaires superposés.

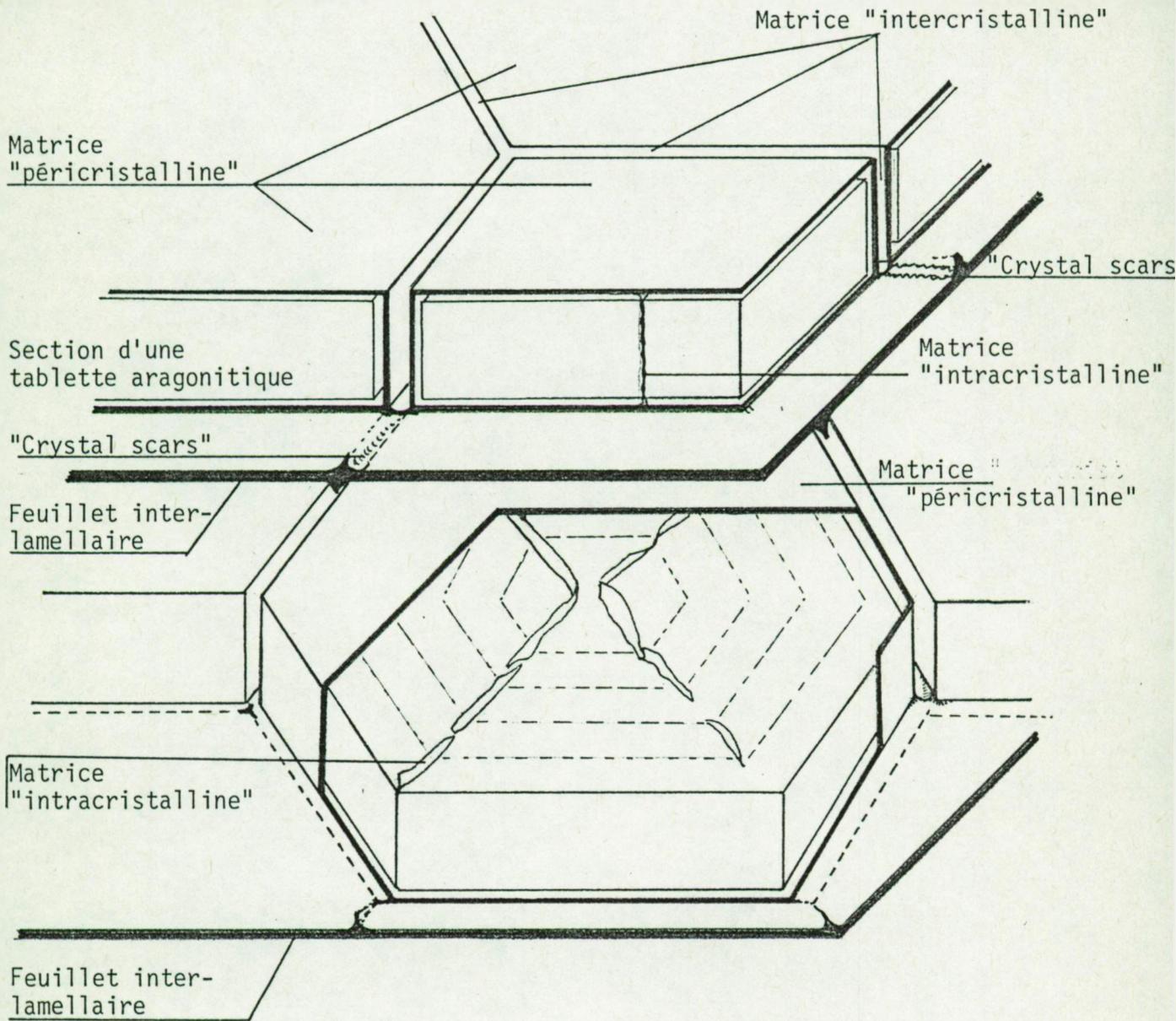


Fig. 4 : Schéma d'une strate de nacre (deux feuillets sont représentés) et topographie des matrices organiques

(figure originale)

* Ultrastructure des matrices organiques.

Examinée au TEM après décalcification et rupture des ponts intercrystallins, la matrice organique des couches de nacre se présente sous la forme de membranes continues parsemées de champs polygonaux délimités par des protubérances de matrice intercrystalline. Entre les murailles intercrystallines, les membranes sont constituées d'un réseau de travées robustes, irrégulièrement parsemées de nodules hémisphériques (comme "des rhizomes d'iris" (GREGOIRE)), délimitant des pores dont la densité et la forme sont sensiblement constants pour une espèce donnée, comparables au sein de la classe et différents d'une classe à l'autre. Il existe parfois des membranes intertrabéculaires, étendues comme des ponts entre deux travées de part et d'autre d'un pore.

Examinés en coupe ultramince après décalcification, les trabécules apparaissent constitués de rangées d'unités plus ou moins rectangulaires (de 40 à 700 μ de longueur). Ces unités sont constituées d'un microréseau de grains denses aux électrons, alignés, de 30 à 40 Å de diamètre. Le réseau est assez dense vers l'extérieur de la travée, moins serré en profondeur étant donné la présence de "vacuoles" dont le diamètre peut atteindre l'épaisseur des trabécules (GOFFINET et al, 1977). Ces vacuoles peuvent être à l'origine de l'aspect mamilliforme de certaines régions des membranes interlamellaires examinées après ombrage. Les alignements de grains denses sont vraisemblablement à l'origine des "fibrilles" décrits par de nombreux auteurs dans les matrices organiques de nacre.

Il est important de noter ici que l'aspect ultrastructural des voiles organiques des matrices peut varier avec les méthodes de décalcification et de fixation utilisées. Ce problème a été discuté par GOFFINET et al (1977).

* Particularités des différentes catégories de nacre

On a décrit trois catégories de nacre différant par l'agencement relatif des cristallites dans les différents feuillets.

La nacre en feuillets (7) ("Sheet nacreous structure") est constituée par des tablettes de nacre disposées sans rapport de superposition d'un feuillet à l'autre. La fracture des feuillets dans deux directions orthogonales de leur plan présente l'aspect d'un "mur de brique" (EHRENBAUM, 1885), la matrice organique extracristalline apparaissant sur les fractures comme "le mortier unissant les briques" (GREGOIRE) (fig. 5 A).

La nacre en colonne (8) ("Columnar nacreous structure") est constituée de tablettes élémentaires dont les contours se superposent d'un feuillet à l'autre. Des fractures dans les deux directions du plan de ces feuillets donnent l'aspect d'un empilement régulier des tablettes d'un feuillet à l'autre (fig. 5 C).

La nacre en tablettes (9) ("Row stack nacreous structure") est intermédiaire, entre les deux précédentes, l'aspect de superposition des tablettes élémentaires d'un feuillet à l'autre n'apparaît que dans une des deux directions de fracture du plan de ces feuillets, l'autre direction est moins régulièrement organisée (fig. 5 B), les tablettes y sont, en général, fortement allongées suivant l'une de ces deux directions.

b) Le calcitostracum.

* Structure minérale.

Le calcitostracum peut être considéré comme l'analogue calcitique de la nacre. Moins répandu chez les Mollusques, il a été moins étudié : pour revue, voir GREGOIRE (1958 a, 1967, 1972), Mac CLINTOCK (1967), TAYLOR et al (1969, 1973) et CARTER (1980), travaux auxquels nous ajouterons ceux, plus récents de FOURNIE (1979, 1980), POULICEK et VOSS-FOUCART (1980) et POULICEK et JASPAR-VERSALI (1982).

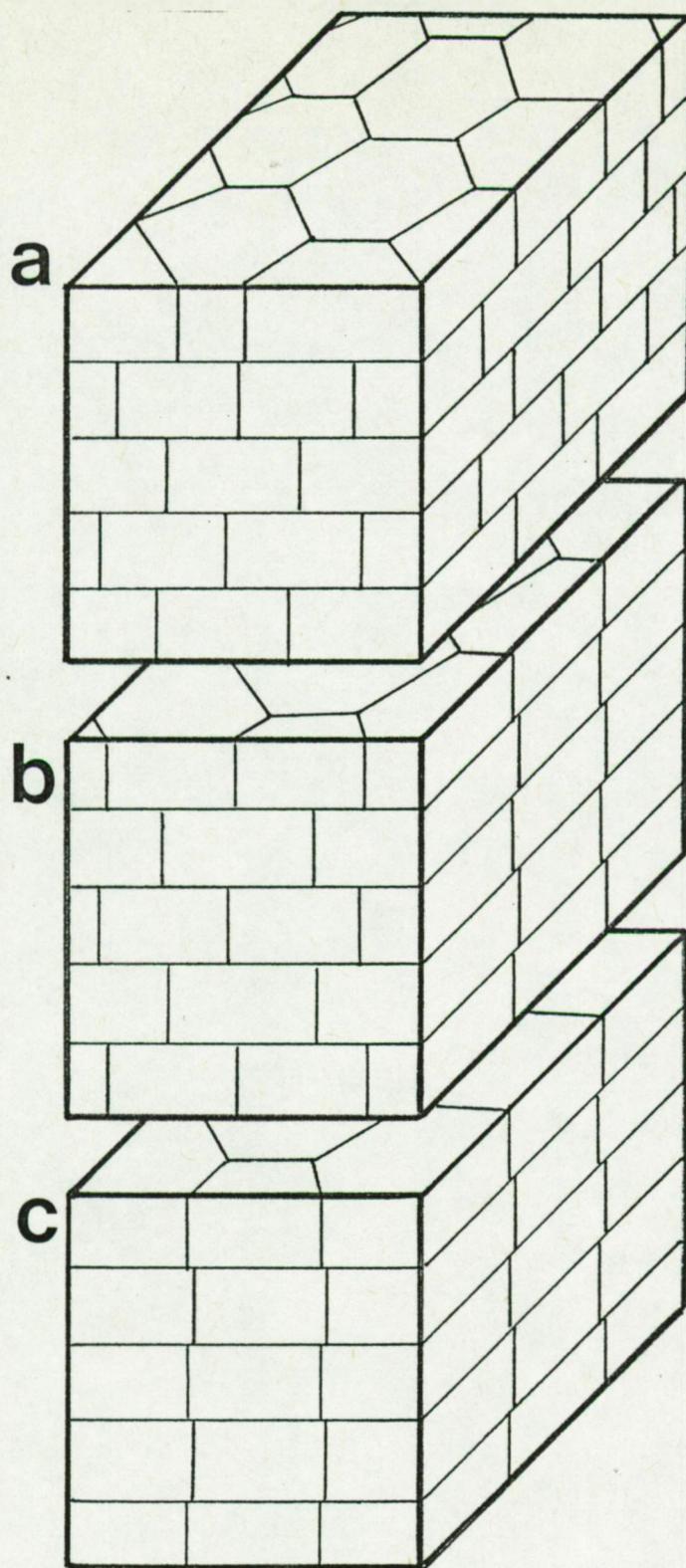


Fig. 5 : Schémas des trois catégories de nacre montrant la disposition relative des tablettes dans les feuillets successifs.

- A : nacre en feuillets (7)
- B : nacre en tablettes (9)
- C : nacre en colonnes (8)

(figures originales)

Cette microstructure est formée de feuillets parallèles dont la direction fait avec la surface de la coquille un angle faible (fig. 6 A). Ces feuillets sont constitués de tablettes, de blocs, d'aiguilles de calcite juxtaposés, formant les couches subhorizontales. L'examen des surfaces par la technique des répliques métalliques montre que ces éléments constitutifs forment des terrasses superposées, donnant un peu l'aspect "d'écailles de poisson" ou encore "imbriquées comme les tuiles d'un toit" (GREGOIRE).

Des coupes ultrafines de calcitostracum (WATABE, 1965) montrent une subdivision des cristallites en sous unités cristallines parallèles (fig. 6 B).

Examiné au SEM à faible grossissement, le calcitostracum des Gastéropodes Pulmonés se révèle nettement moins organisé que la nacre (POULICEK et VOSS-FOUCART, 1980), constitué de blocs disposés l'un par rapport à l'autre sans ordre apparent (ordre local). Par ailleurs, on peut souvent observer des régions totalement désorganisées ("amas crayeux") correspondant à de la microstructure homogène sensu stricto et des cavités, correspondant selon toute vraisemblance à des décollements locaux des feuillets normalement superposés (ceci est particulièrement net dans le calcitostracum des Bivalves Ostreidae).

* Topographie des matrices organiques.

Selon WATABE (1965), la matrice interlamellaire sous la forme de feuillets organiques interposés entre les feuillets minéraux consécutifs ferait défaut dans le calcitostracum. Cet auteur décrit des matrices péricristallines, analogues à celles de la nacre, gainant les cristallites (fig. 6 B). Ces matrices sont sensiblement plus minces que celles de la nacre, et correspondent selon toute vraisemblance aux voiles observés au TEM. Comme dans la nacre, des matrices "intracristallines" séparent les différents microblocs monocristallins juxtaposés formant les cristallites (fig. 6 B).

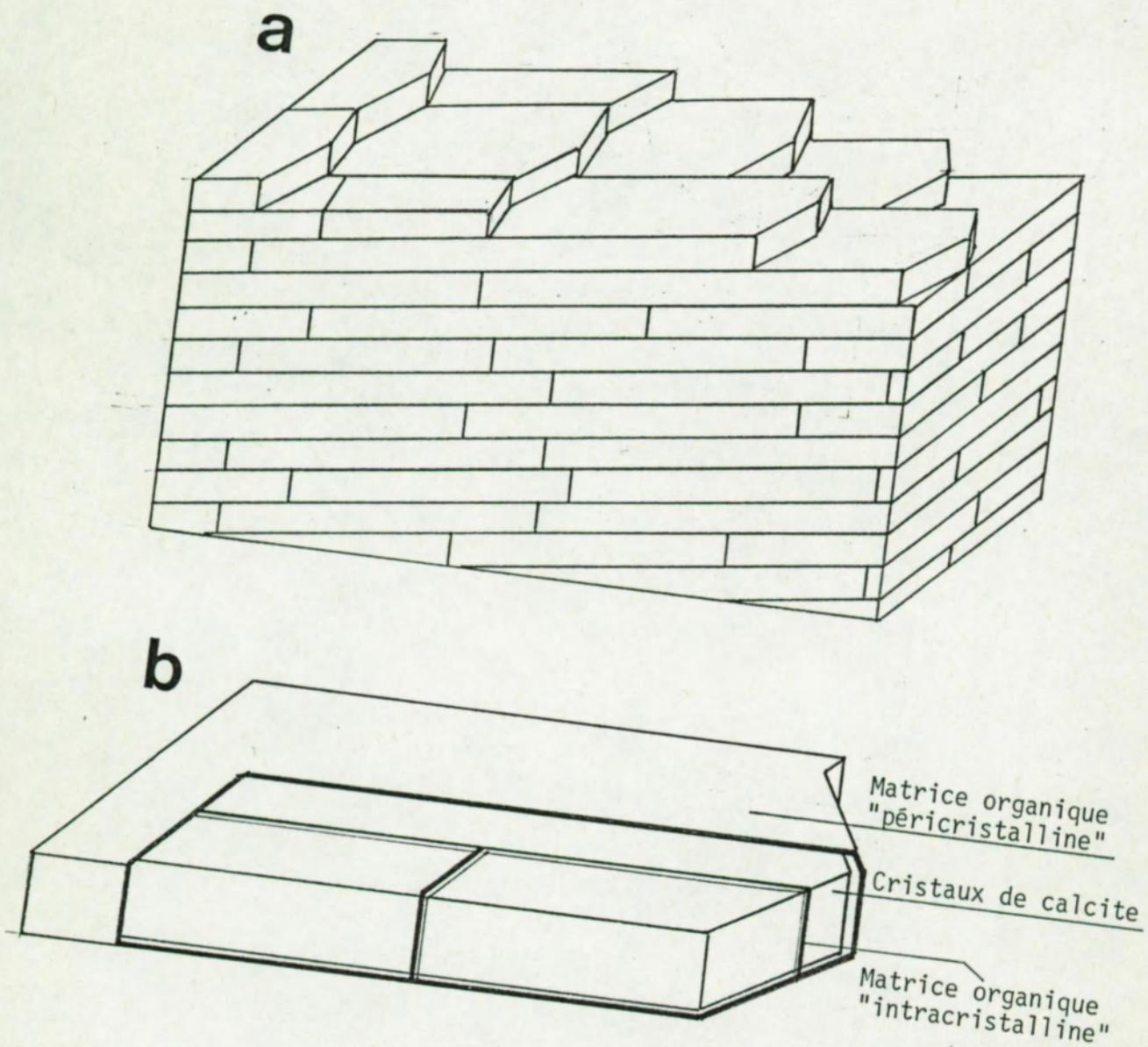


Fig. 6 : Schémas de structure du calcitostracum
 A. architecture de la strate
 B. détail d'un cristallite montrant la topographie
 des matrices organiques

(figures originales)

* Ultrastructure des matrices organiques.

La matrice organique des strates correspondant au calcitostracum est peu abondante; elle est constituée de pellicules minces, vitreuses, plus résistantes que celles de la nacre à la dissociation par les ultrasons (GREGOIRE, 1967). Examinées au TEM, ces pellicules dissociées se présentent sous la forme de voiles peu denses aux électrons, amorphes ou granuleux, parfois dissociés en fibrilles.

Une fenestration caractéristique, moins typique que celle de la nacre, a été décelée par GREGOIRE (1967) dans certaines de ces membranes. De même, un réseau orienté d'espacements de 60 à 80 Å a été décrit par WATABE et WILBUR (1961) dans certains voiles organiques extraits d'une strate de calcitostracum. La plupart des résidus organiques du calcitostracum paraissent constitués de réseaux fibrillaires dont les fibrilles de 28 Å de diamètre (GREGOIRE, 1967) sont fréquemment enrobés d'une substance d'apparence amorphe.

D) Groupe 4 : Microstructures entrecroisées.

* Structure minérale.

Les microstructures entrecroisées sont construites au moyen de longues unités structurales grossièrement parallèles, de forme variable (souvent irrégulière) et poussant des prolongements dans les unités adjacentes. Ces unités, appelées "lamelles de premier ordre", sont généralement normales à la surface externe de la coquille, leur grand axe parallèle à cette surface (fig. 7 A et C). Chacune des lamelles de premier ordre est constituée d'un entassement de nombreuses lamelles de moindre importance, assez régulièrement empilées les unes sur les autres, et toutes inclinées dans une même direction. Elles sont appelées "lamelles de deuxième ordre" (fig. 7 B). Les lamelles de deuxième ordre de deux lamelles de premier ordre adjacentes sont inclinées dans des directions opposées, ce qui produit l'effet de croisement (d'où le nom de la structure) (fig. 7 C). Les lamelles de deuxième ordre ne sont jamais parallèles aux surfaces de la coquille (CARTER, 1980). Enfin, les lamelles de deuxième ordre sont elles-mêmes constituées de faisceaux d'acicules juxtaposés, de longueur variable, alignés selon une même direction (celle de la lamelle

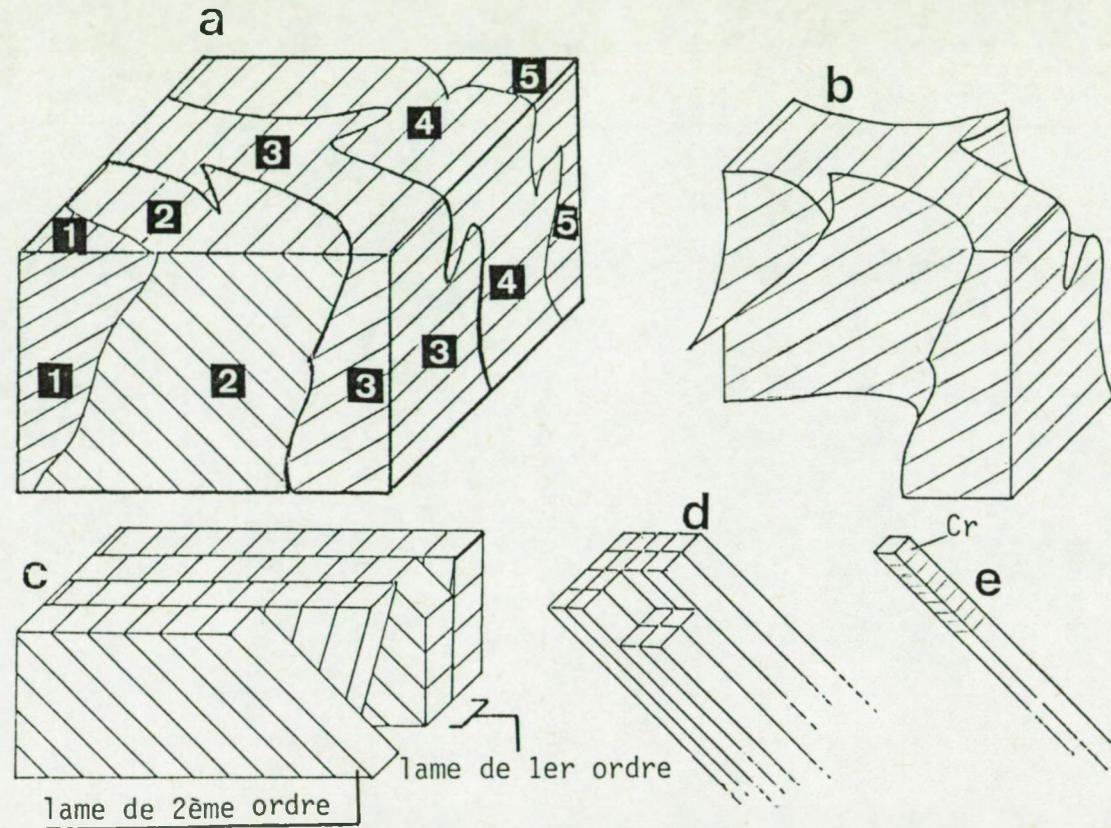


Fig. 7 : Aspects schématiques et construction d'une microstructure lamellaire-croisée (figure originale)

- A. aspect semi schématique de cinq lames de 1er ordre (1, 2, 3, 4, 5) montrant les indentations latérales de ces blocs
- B. détail d'une des lames de 1er ordre (n° 3) isolée montrant sa subdivision en lamelles de 2ème ordre
- C. schéma de la structure lamellaire croisée : 4 lames de 1er ordre juxtaposées et subdivisées en lames de 2ème ordre
- D. structure des lames de 2ème ordre
- E. schéma d'une lamelle de 3ème ordre isolée : Cr = tablette correspondant à un monocristal

de deuxième ordre qu'ils composent). Ces acicules, encore appelés "lamelles de troisième ordre" constituent l'élément fondamental des structures entrecroisées (fig. 7 D). Selon UOZOMI et al (1972), ces lamelles de troisième ordre présentent encore une substructure décelable au microscope électronique à transmission. Elles seraient composées de minuscules tablettes échelonnées tout au long du cristallite (fig. 7 E). Ces tablettes n'ont pas été retrouvées par NAKAHARA et al (1981) et nous ne les avons jamais observées sur les nombreux spécimens que nous avons examinés.

Nous avons examiné au SEM de très nombreuses coquilles de Gastéropodes constituées de plusieurs microstructures entrecroisées superposées. Nos observations montrent que les lames de premier ordre ont une longueur très variable au sein d'une même strate (de quelques dizaines de μm à plusieurs mm). Leur largeur varie selon les espèces, elle est en moyenne de 5 à 50 μm .

La taille des lamelles de deuxième ordre est, elle aussi, très variable, leur épaisseur moyenne est de 2 à 6 μm . Les lamelles de troisième ordre ont une épaisseur de 0,2 à 0,5 μm , une largeur de 0,3 à 2 μm et une longueur de 10 μm et plus. UOZOMI et al (1972) décrivent encore, au sein des cristaux, des bandes alternativement opaques et transparentes aux électrons, avec une périodicité de 50 à 300 Å selon les espèces. L'origine de cette périodicité, qui ne se retrouve que dans les cristaux d'aragonite des structures entrecroisées, n'a pas été élucidée.

* Topographie des matrices organiques.

La matière organique des microstructures entrecroisées est peu abondante ainsi que le montrent nos observations personnelles, confirmant les résultats de GREGOIRE (1967). Cette matière organique est disposée en fourreaux gainant les lamelles de troisième ordre. Il ne semble pas exister de feuillet organique séparant les lamelles de premier et de deuxième ordre (UOZOMI et al, 1972; NAKAHARA et al, 1981).

* Ultrastructure des matrices organiques.

L'ultrastructure des matrices organiques des structures entrecroisées est, en général, constante au sein d'une espèce mais varie selon les espèces envisagées. Elle est constituée de feuillets d'un seul type, dont l'aspect de surface est assez monotone. Ces feuillets ont en moyenne 300 Å d'épaisseur. Leur "décoration" varie : il s'agit de fibrilles, de nodules, de plis, de gaufrage ... (UOZOMI et al, 1972) avec des orientations différentes les uns par rapport aux autres et des périodicités variables. Selon GREGOIRE (1972), ces pellicules sont accompagnées de fibrilles de 2 à 6 μ de diamètre, elles-mêmes composées de filaments de 15 à 30 Å de diamètre.

* Particularités des différentes catégories de microstructures entrecroisées.

La microstructure lamellaire croisée (11) correspond à la description générale. Universellement répandue dans le phylum des Mollusques, elle en est une caractéristique exclusive. Elle est toujours aragonitique.

La microstructure aciculaire croisée (12) : il s'agit d'une forme beaucoup moins organisée que la structure lamellaire croisée, les lamelles de troisième ordre ne sont pas associées en lamelles de deuxième ordre : quelques cristallites se développent indépendamment des voisins, selon l'une ou l'autre des directions caractéristiques de la strate. L'effet de croisement est beaucoup moins net. Cette microstructure est, elle aussi, toujours aragonitique.

La microstructure hélicoïdale (13), est encore appelée microstructure lamellaire croisée type II (BATTEN, 1975; BATTEN et DUMONT, 1976). Elle a été décrite par BE et al (1972) et a été interprétée par BE et al (1972) et BANDEL (1977), comme dérivant de la microstructure lamellaire croisée, via la structure aciculaire croisée. Nos observations nous ont permis de décrire le trajet des unités élémentaires de cette structure observée au SEM chez *Cavolinia longirostris* (Gastéropode Opisthobranche) : les cristallites provenant d'une strate aciculaire croisée deviennent parallèle dans une zone de transition puis se courbent

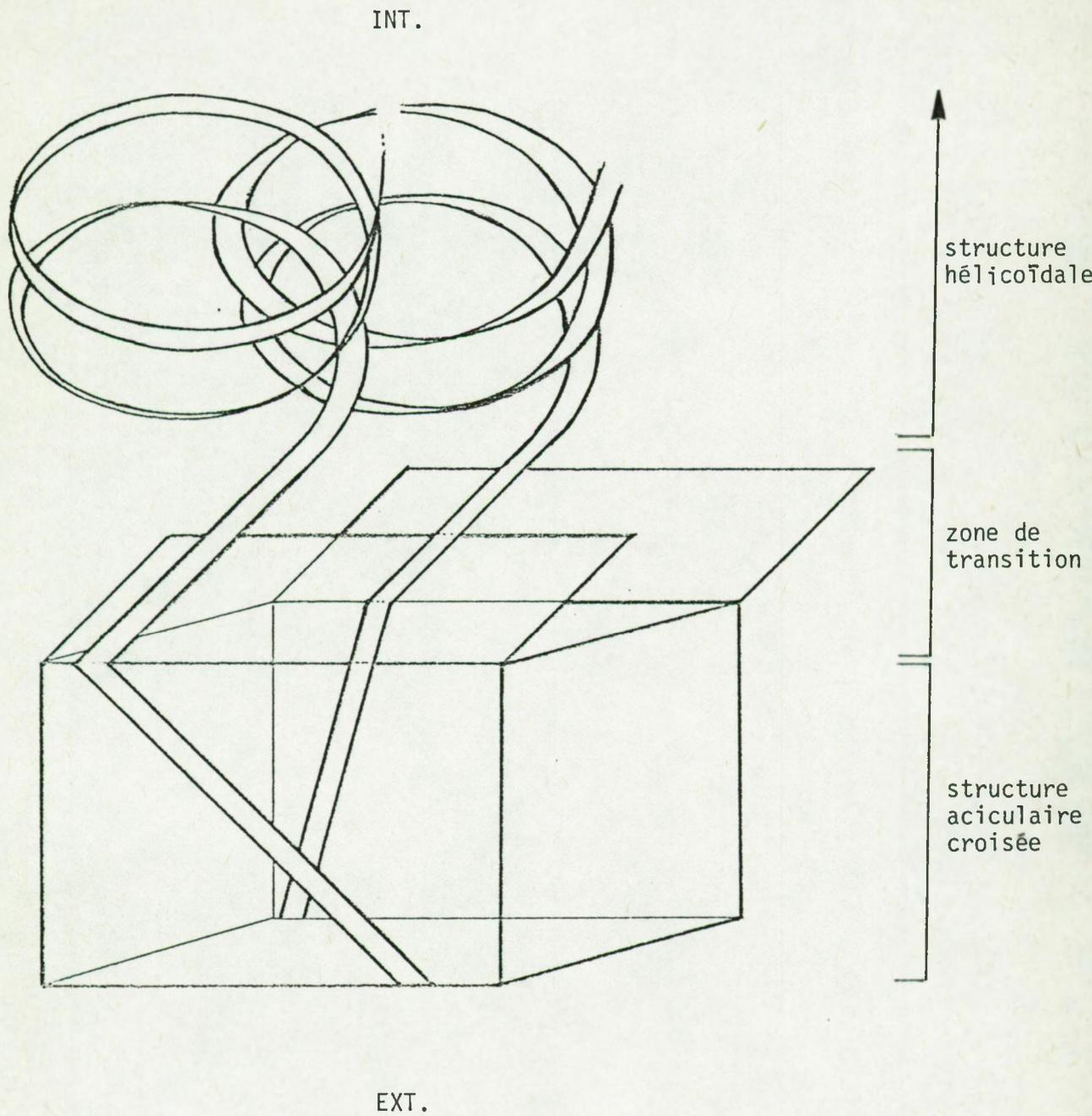


Fig. 8 : Schéma d'une structure hélicoïdale
(seuls deux acicules ont été représentés)

(Figure originale)

en spirales superposées et intriquées dans la strate hélicoïdale (POULICEK, 1978) (fig. 8). L'interprétation fine de la courbure des acicules dans la "zone de transition" est sujette à controverse (BE et al, 1972, BANDEL, 1977). Cette microstructure est assez rare, elle est toujours aragonitique.

La microstructure entrecroisée complexe (14) a été fréquemment décrite dans la littérature (voir par exemple Mac CLINTOCK, 1967; CARTER, 1980; KOBAYASHI, 1980). Cette strate est constituée d'unités subcylindriques, résultant d'une superposition de cônes élémentaires qui peuvent être homologués aux lamelles de deuxième ordre de la structure lamellaire entrecroisée, ces empilements correspondant à celles de premier ordre. Chaque cône est lui-même constitué d'un assemblage d'éléments qui correspondraient à des lamelles de troisième ordre (Mac CLINTOCK, 1967).

La microstructure feuilletée entrecroisée (15) est l'équivalent calcitique de la microstructure lamellaire croisée. L'angle entre les deux directions caractéristiques de la structure est plus prononcé et, par conséquent, les lamelles de deuxième ordre sont nettement plus inclinées par rapport à la surface externe de la coquille.

La microstructure feuilletée entrecroisée complexe (16) est l'équivalent calcitique de la microstructure entrecroisée complexe. Ici également, les lames de deuxième ordre sont disposées en nappes coniques. Cette microstructure est nettement plus rare que son équivalent aragonitique.

E) Groupe 5 : Microstructures homogènes.

* Structure minérale.

Nous avons observé au SEM des strates de microstructures homogènes dans les coquilles de 9 espèces d'Opisthobranches (POULICEK, 1978). Ces strates avaient préalablement été décrites comme "blocky prismatic layers" (BE et al, 1972).

Les microstructures homogènes sont des agrégats de cristallites de forme généralement allongés, lenticulaires ou subsphériques, parfois totalement irréguliers (GREGOIRE, 1972), de taille comparable au sein de la strate et disposés sans ordre apparent. Cette définition, basée sur des examens au SEM, est indépendante des propriétés cristallographiques de la microstructure. Elle diffère de la définition de BØGGILD (1930) : une microstructure homogène paraît amorphe mais "possède un axe d'extinction" caractéristique de la strate en lumière polarisée. Dans les microstructures homogènes "sensu BØGGILD", cet axe est normal à la surface externe de la coquille.

Les cristallites ne révèlent jamais de substructure décelable, ce qui les différencie des sphérulites.

Les microstructures homogènes peuvent constituer des strates coquillières mais sont plus fréquemment intercalées en forme de lentille au sein d'une autre microstructure. Elles constituent fréquemment des "îlots désorganisés" au sein d'une autre microstructure.

* Topographie et ultrastructure des matrices organiques.

Les matrices organiques associées aux microstructures homogènes semblent ne pas avoir été décrites à l'heure actuelle.

* Particularités des différentes catégories de microstructures homogènes.

La microstructure homogène sensu stricto (17) est composée de cristallites dont le diamètre moyen est inférieur à 5 μm . Elle est calcitique ou aragonitique.

La microstructure grainée (18) est composée de cristallites dont le diamètre moyen est supérieur à 5 μm . Elle est toujours aragonitique.

F) Groupe 6 : Spicules.

* Structure minérale.

Les spicules des Mollusques n'ont guère été étudiés par les techniques modernes. Les travaux concernant ces structures ont surtout trait à leur élaboration; ils ont été résumés par HOFFMAN (1977) et FISCHER-PIETTE et FRANC (1960 a et b). D'autres travaux décrivent les spicules dans une optique purement systématique (PRUVOT, 1891 et 1899). Seuls quelques travaux récents envisagent les spicules en tant que structure coquillière à comparer aux autres structures coquillières des Mollusques (BEEDHAM et TRUEMAN, 1967 et 1968; SALVINI-PLAWEN, 1972; CARTER, 1980; KREUSCH, 1981, KREUSCH et POULICEK, en préparation).

Nous avons complété les informations existantes concernant la structure des spicules externes et internes, des soies et des écailles de Polyplacophores (7 espèces) et d'Aplacophores (4 espèces) ⁽¹⁾.

Les spicules sont des unités structurales minéralisées, d'origine unicellulaire, de forme variable mais parfaitement définie au sein d'une espèce. Généralement de petite taille, externes ou noyés dans une cuticule anhyste, ils sont isolés ou juxtaposés mais jamais fusionnés. Ils ne constituent jamais une strate continue. Ils sont fréquemment creux et portent généralement des différenciations morphologiques à la base (fig.9), qui correspond à la région la plus récemment sécrétée et qui demeure souvent en contact avec la cellule génératrice (fig. 10, 11, 12, 13).

La taille des spicules est très variable. Le diamètre de leur plus grande section varie entre quelques μm et quelques centaines de μm , leur longueur entre quelques dizaines de μm et plusieurs mm.

(1) : Les spicules sont des formations squelettiques essentiellement représentées chez les Aculifères (voir annexe 1). Leur existence chez les Conchifères, actuels et fossiles, a été discutée par CARTER (1980).

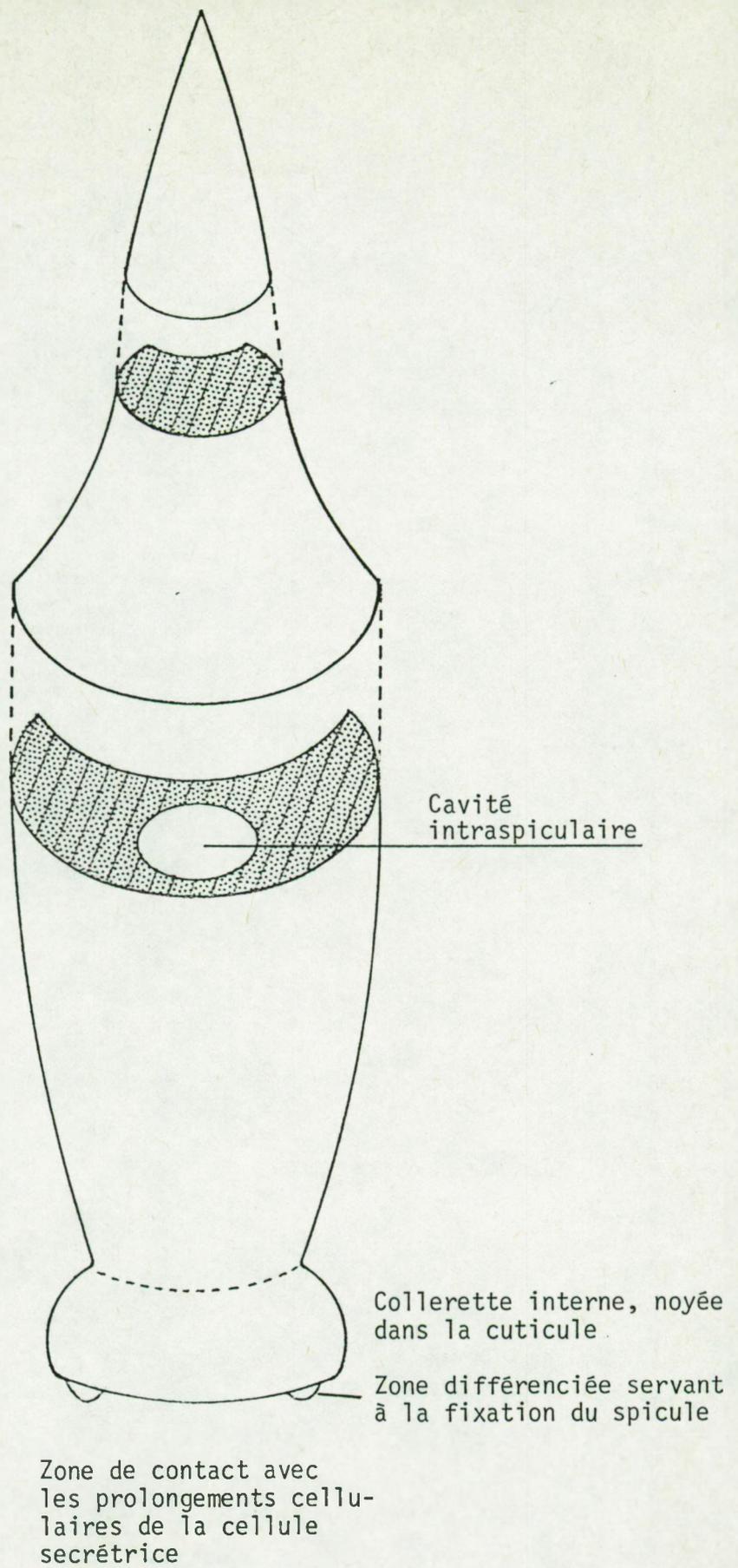


Fig. 9 : Schéma d'un spicule externe
(figure originale)

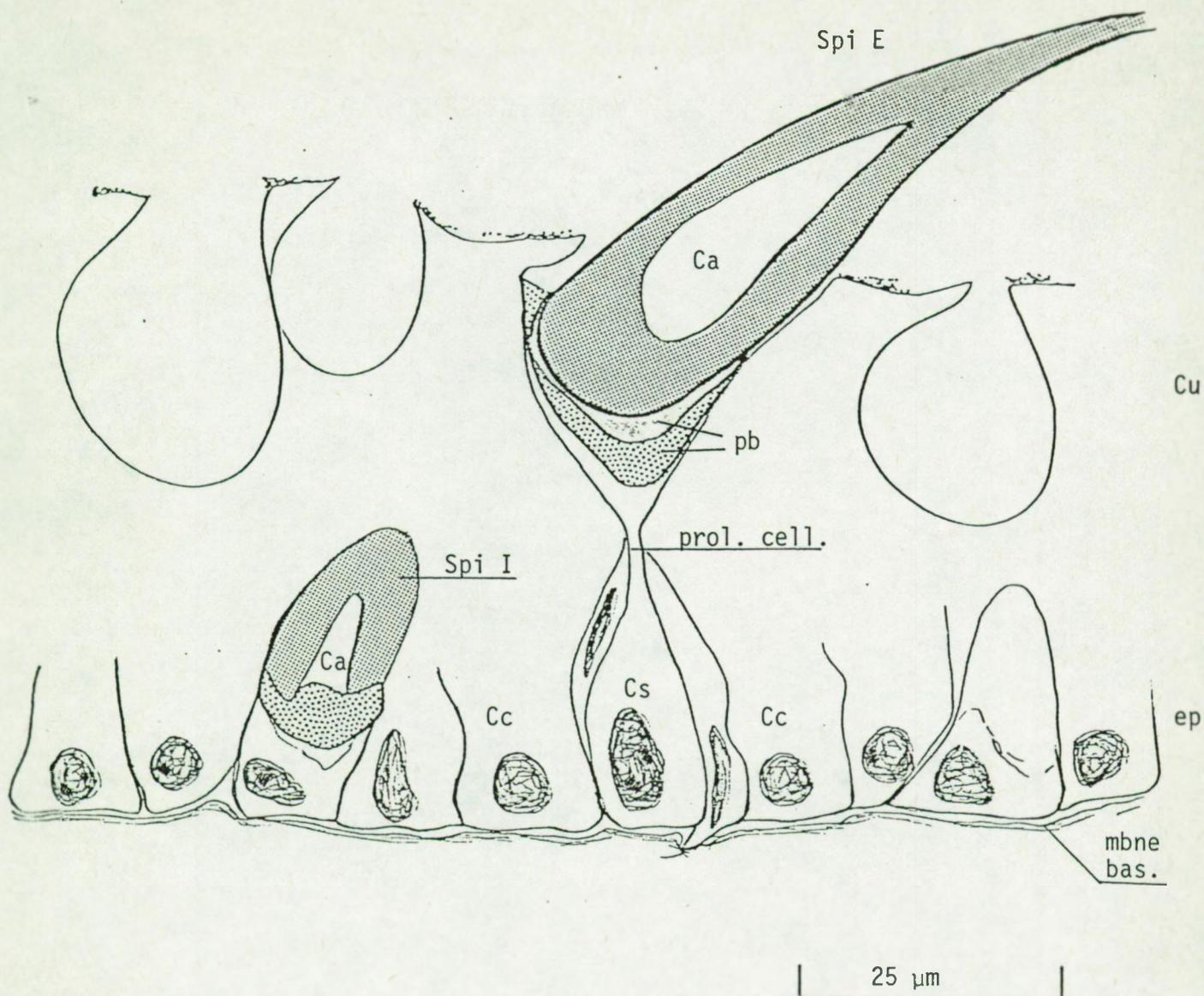


Fig. 10 : Aspect semi-schématique d'une coupe au niveau de la cuticule et de l'épiderme chez *Chaetoderma nitidulum* (Aplacophore)

Ca = cavité intraspiculaire - Cc = cellule sécrétrice de la cuticule
 Cs = cellule sécrétrice du spicule - Cu = cuticule
 ep = épithélium - Pb = plaque basale du spicule
 prol. cell. = prolongements cellulaires de la cellule sécrétrice
 du spicule - Spi E = spicule externe - Spi I = spicule interne

(figure originale)

D'après nos propres observations au SEM chez *Chaetoderma nitidulum* (Aplacophore) et *Lepidopleurus cajetanus*, *Acanthochitona fasciculata* et *Loricella torri* (Polyplacophores), les spicules, externes ou intracuticulaires, paraissent constitués d'un grand nombre de petites unités allongées, disposées parallèlement au grand axe du spicule (fig. 14, 15, 16).

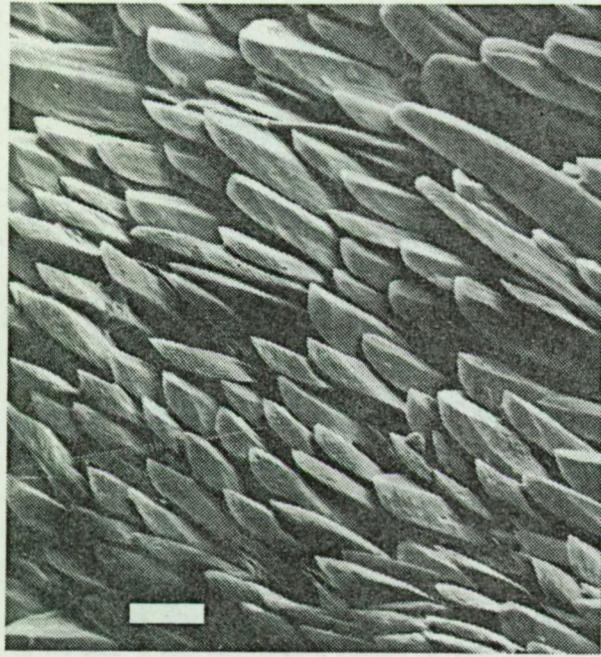
Selon CARTER (1980), les spicules seraient toujours aragonitiques.

* Topographie des matrices organiques.

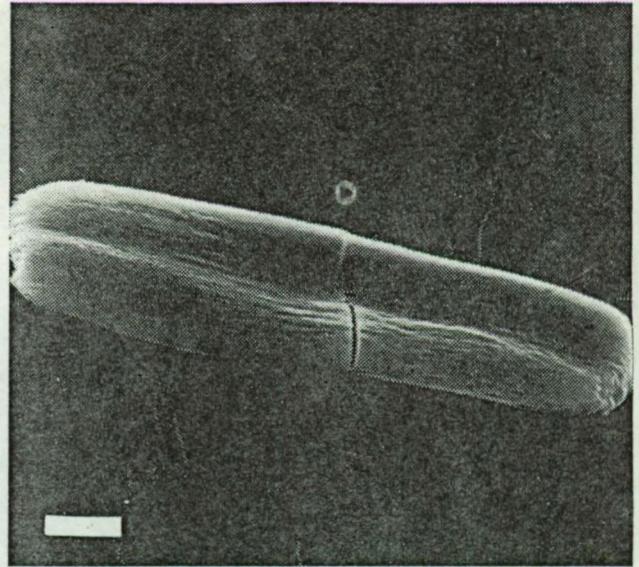
La matière organique associée aux spicules se répartit en matrices organiques intraspiculaire et extraspiculaire ainsi que le montrent nos observations en microscopie photonique et au SEM. Cette matière organique n'a, à notre connaissance, jamais été observée au TEM.

La matrice organique intraspiculaire semble toujours présente, bien que parfois très peu abondante. Elle semblerait disposée entre ou autour des sous unités du spicule.

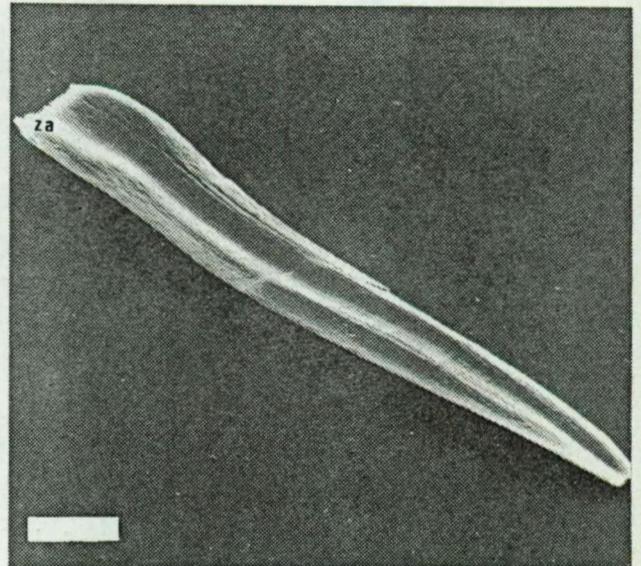
La matrice organique extraspiculaire peut être absente dans le cas de certains spicules externes de grande taille (par exemple chez *Acanthochitona fasciculata*) (fig. 17). Lorsqu'elle existe, elle prend fréquemment la forme d'un mince fourreau gainant le spicule (fig. 18), fourreau épaissi et différencié vers la base du spicule en une plaque cornée, dont la position et l'orientation varient suivant les cas : axiale, déportée latéralement, ... (FISCHER-PIETTE et FRANC, 1960 a et b). Les spicules internes sont fréquemment revêtus de prolongements cellulaires adhérents.



a



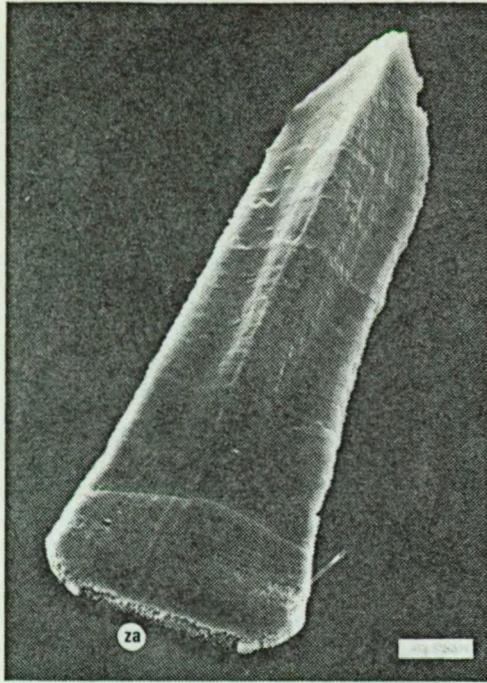
b



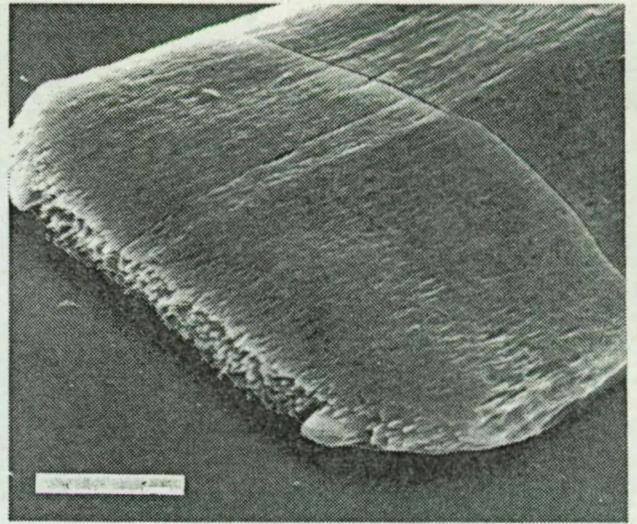
c

Fig. 11 : Spicules de Chaetoderma nitidulum (Aplacophore) examinés au mic. électr. à balayage

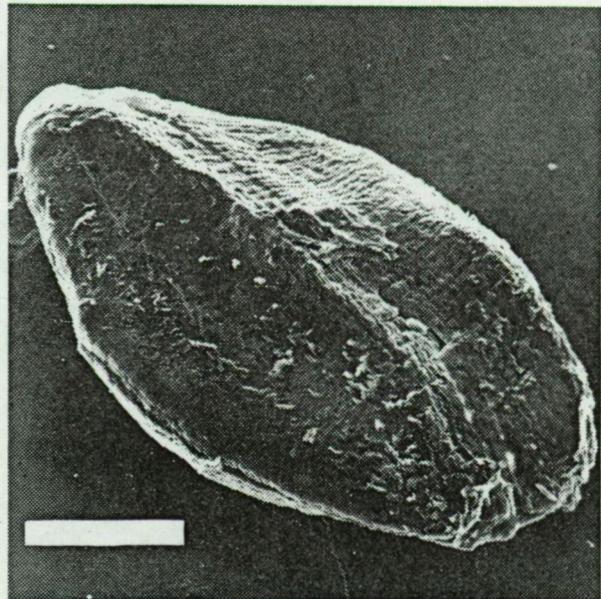
- a) Vue générale du recouvrement de la paroi du corps par les spicules (région moyenne du corps, vue latérodorsale, fixation glutaraldehyde - OsO₄). Echelle 10 μm
- b) Spicule intracuticulaire isolé. Echelle 3 μm
- c) Spicule partiellement extracuticulaire isolé; z.a. = zone d'accrochage du spicule. Echelle 10 μm



12a



12b



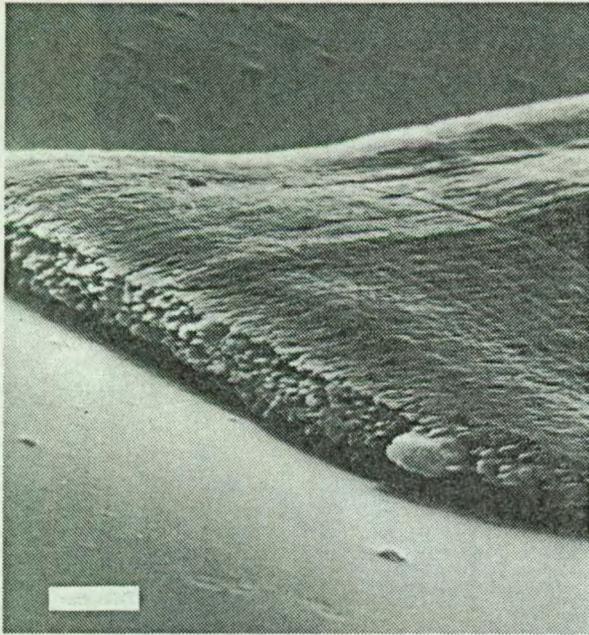
13

Fig. 12 : Spicules isolés de Scutopus ventrolineatus (Aplacophore) examinés au mic. électr. à balayage)

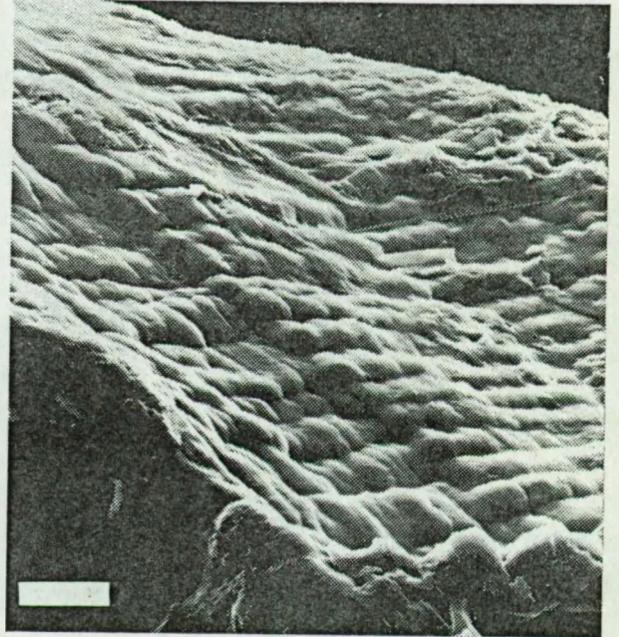
a) Vue générale d'un spicule partiellement extracuticulaire; z.a. = zone d'accrochage du spicule. Echelle 10 μm

b) Détail de la zone d'accrochage du spicule. Echelle 10 μm

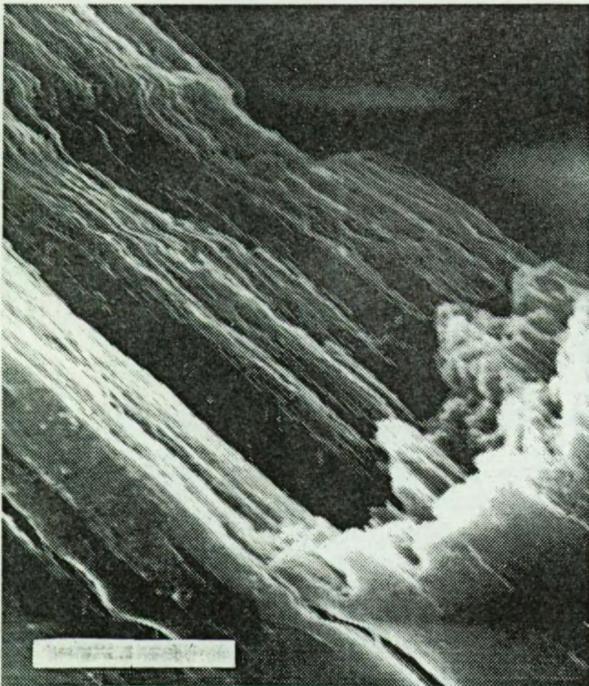
Fig. 13 : Spicule en forme d'écaille de Loricella torri (Polyplacophore) examiné au mic. électr. à balayage (surface d'accrochage). Echelle 10 μm



14



15

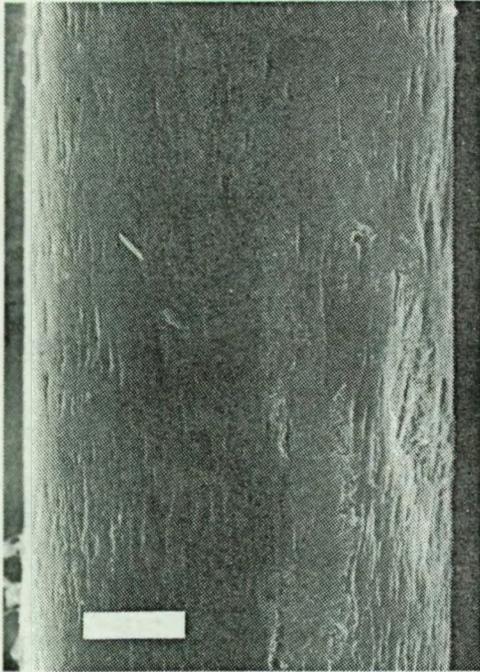


16

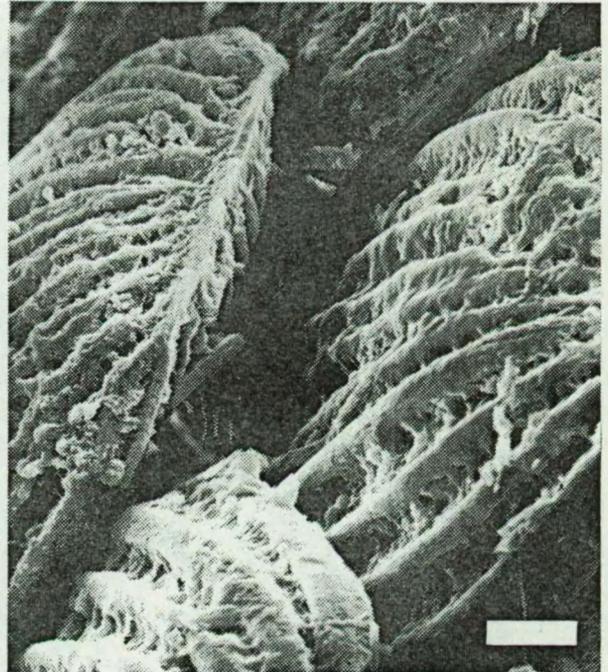
Fig. 14 : Microstructure d'un spicule de Scutopus ventrolineatus (Aplacophore)(mic. électr. à balayage). Echelle 10 μm

Fig. 15 : Spicule isolé de Lepidopleurus cajetanus; les unités axiales sont enrobées de matière organique (mic. électr. à balayage). Echelle 1 μm

Fig. 16 : Spicule cylindrique d'Acanthochitona fascicularis (Polyplacophore); fracture oblique révélant la microstructure du spicule (mic. électr. à balayage). Echelle 1 μm



17



18

Fig. 17 : Soie cylindrique d'Acanthochitona crinita, détail de la région moyenne révélant l'absence de matière organique externe (mic. électr. à balayage, fixation glutaraldehyde - OsO_4 , point critique). Echelle 100 μm

Fig. 18 : Spicules de Lepidopleurus cajetanus : vue générale révélant l'existence d'un fourreau organique gainant la cristallite (mic. électr. à balayage, fixation glutaraldehyde - OsO_4 , point critique). Echelle 100 μm

G) Groupe 7 : Agrégats polycristallins isolés.

Ce groupe est un "fourre-tout". Il regroupe toutes les structures minéralisées éparses ou isolées, peu ou mal orientées, constituées de cristaux isolés, maclés ou d'agrégats de cristaux, mais ne formant jamais une strate coquillière différenciée. Ces structures présentent souvent un faciès de précipitation inorganique.

Elles diffèrent des spicules par leur organisation microstructurale inexistante et l'absence totale de structures d'accrochage.

D'après CARTER (1980), on trouve de tels agrégats (isolated crystal morphotypes) dans des cavités initialement remplies de liquide palléal mais isolées ou éloignées du manteau, par exemple à l'interface entre périostracum et strate minéralisée externe de la coquille. Nous avons de plus observé des agrégats polycristallins lors des tout premiers stades de régénération de la coquille chez divers Helicidae (Gastéropodes Pulmonés).

On connaît de tels agrégats sous forme aragonitique et sous forme calcitique..

La matrice organique associée aux agrégats polycristallins isolés n'a jamais été décrite. Pour notre part, nous ne l'avons jamais observée.

4.- CONCLUSIONS

La phase minérale des strates calcifiées des coquilles de Mollusques est constituée de la juxtaposition de cristallites répétitifs, polycristallins, entourés d'une matrice organique qui les gaine extérieurement. Ces cristallites sont constitués d'associations tridimensionnelles de sous unités minérales de forme variable, correspondant aux monocristaux de calcite ou d'aragonite. Ces monocristaux sont eux-même gainés d'une matrice organique, appelée "matrice intracristalline".

La forme et la disposition des cristallites changent avec la strate considérée, déterminant ainsi la catégorie microstructurale de la strate.

L'aspect ultrastructural des matrices organiques associées aux strates minérales est assez comparable d'une structure à une autre : on y retrouve en général des voiles minces (quelques centaines d'Å d'épaisseur), constitués de microfibrilles de 22 à 30 Å de diamètre. Selon GOFFINET et al (1977), ces microfibrilles seraient constituées par la juxtaposition d'unités subglobulaires. Dans certains cas (prismes, "porcelaine", nacre...), une "matière amorphe" gaine les chapelets microfibrillaires. Dans la nacre, les voiles et membranes différenciées en "matrice interlamellaire" présentent des perforations dont le diamètre, la forme et la répartition sont caractéristiques.

Au delà des différences morphologiques et microstructurales évidentes, il existe donc, entre les différentes catégories microstructurales, un même plan fondamental d'organisation et de composition plus ou moins modifié selon les cas.

CHAPITRE II : ETUDE COMPAREE DE LA STRUCTURE ET DE LA COMPOSITION
CHIMIQUE DES FORMATIONS SQUELETTIQUES DANS LES SEPT
CLASSES DE MOLLUSQUES.

1.- INTRODUCTION

Ce chapitre est consacré à l'étude des modifications évolutives encourues par la coquille des Mollusques, tant du point de vue de la micro-structure et de la composition élémentaire des strates minérales que du point de vue de la composition chimique des matrices organiques associées à ces strates.

Les techniques utilisées en microscopie électronique à balayage et pour les dosages chimiques portant sur la matrice organique des coquilles sont des méthodes classiques éprouvées et fiables. Nous n'insisterons donc pas outre mesure sur leur description.

Par contre, l'étude des facteurs de variation non évolutive des coquilles de Mollusques a souvent été négligée. Une partie de ce chapitre lui sera consacrée. Les résultats obtenus imposeront d'ailleurs des directives et des limitations à notre travail analytique et expérimental.

Nous envisagerons ensuite le problème des microstructures et celui de la composition chimique des coquilles et des autres structures squelettiques dans les sept classes de Mollusques actuels, ce qui nous conduira à discuter de leur évolution au sein de la classe.

Les résultats obtenus seront alors confrontés aux données de la Morphologie comparée et de la Paléontologie... Cette confrontation nous conduira à proposer une théorie synthétique de l'évolution des structures squelettiques chez les Mollusques, de leur filiation et de leurs transformations.

Une brève conclusion fera la synthèse des principaux résultats de cette discussion.

2.- TECHNIQUES ET METHODES

A) Sélection, nettoyage et conservation des structures squelettiques étudiées.

Les coquilles et autres structures squelettiques dont il sera fait mention dans ce chapitre ont été récoltées sur des organismes vivants, dont la taille permettait de les considérer comme adultes. Seules les régions exemptes d'épi- et d'endobiose ont été utilisées. Les organismes ont été conservés en alcool 50° ou 70° et l'isolement des structures squelettiques a été effectué dès que possible. Ces structures ont été conservées jusqu'à leur utilisation dans l'alcool 50° ou à sec, selon les cas.

Lorsque la récolte directe des spécimens à analyser n'était pas possible, nous nous sommes adressés à divers musées (Musée de l'Institut de Zoologie (Dr. N. MAGIS), Museum d'Histoire Naturelle (Paris, Dr. Ph. BOUCHET et B. METIVIER), Zoologisk Museum (Copenhague, Prof. J. KNUDSEN), British Museum (Dr. J.D. TAYLOR)) ou à des spécialistes (Prof. L. von SALVINI-PLAWEN (Vienne) et A. SCHELTEMA (Woods Hole), Dr. A.WAREN (GØTEBORG) et J.C. ROSSO (Marseille), Mr.J.C. HEMMEM (Wiesbaden), C. SKØGLUND (Phoenix), B. JANOWSKI (New-York), R.A. van BELLE (Bruxelles) et G. POPPE (Mortsel)) qui ont généreusement mis à notre disposition un matériel souvent rare, prélevé dans leur propre collection ou provenant des collections du musée dont ils ont la charge.

Exceptionnellement, nous nous sommes adressés à des détaillants spécialisés après enquête préalable sur les traitements qu'avaient subis les coquilles avant leur mise en vente. La liste de ces détaillants et leur adresse se trouve en annexe (annexe 5).

Le "péριοstracum" des coquilles a été éliminé préalablement à toute manipulation, par meulage superficiel au moyen d'une brosse rotative en acier montée sur une fraiseuse de dentiste (Pièce à main KaVo 283 A, fraiseuse KaVo Type 531, 18000 t/min.), puis par traitement par les ultrasons (traitement en cuve Branson 220, $\nu = 50$ KHz pendant 1 à 2 h. dans l'eau distillée à température ambiante). Les structures cuticulaires (spicules, soies,...) ont été nettoyées par sonication légère (3 traitements successifs par les ultrasons, $\nu = 50$ KHz pendant 15 minutes dans l'eau distillée).

B) Microscopie électronique à balayage.

Les coquilles et autres structures minéralisées examinées au SEM n'ont pas subi de fixation. Les structures cuticulaires et périostacales ont été fixées suivant les techniques habituelles : fixation à la glutaraldéhyde en présence d'un tampon cacodylate 0,28 M en eau de mer, à pH 7, lavages répétés dans une solution de saccharose (12 %) tamponnée, postfixation par OsO_4 (4 %) dans du tampon cacodylate 0,2 M, déshydratation via l'éthanol et l'amylicétate et passage au point critique (BUSSERS et GOFFINET (comm. pers.), COHEN (1979), HUMPHREYS et HENK (1979), GUILLAUMIN (1980).

Les pièces à examiner, orientées et montées sur les supports adéquats à l'aide d'argent colloïdal (Dag 1415, Acheson Colloïden BV, Scheemda) ont été, soit enduites d'un mince film de carbone puis d'or-palladium par évaporation (appareillage Balzers BAE 301, pression d'utilisation $3 \cdot 10^{-5}$ Torr, rotations = 80 Tpm), soit métallisées à l'or-palladium par "sputtering" (appareillage Technics Sputtering, pression d'utilisation 10^{-2} Torr). Les échantillons ont ensuite été examinés à l'aide d'un microscope électronique à balayage Cambridge Sc. Inst. Mark 2 Stereoscan ou Siemens ETEC Autoscan.

Nos observations ont porté sur des objets in-toto, des surfaces, des surfaces de fracture ou des surfaces polies puis corrodées par HCl (0,5 N, à froid, durée variable). Dans certains cas, nos échantillons ont été préalablement inclus dans une résine synthétique (Epoxy resine 812, pour le TEM ou Stratyl-polyester A 116 LC).

C) Analyse des matrices organiques des structures squelettiques

a) Isolement.

Les structures squelettiques ont été décalcifiées par HCl (0,5 N, à température ambiante) jusqu'à cessation de l'effervescence en exsiccateur sous pression réduite. Le matériel insoluble appelé "matière organique" a été récupéré par centrifugation (Sorvall, rotor SS-1 Superspeed Angle Centrifuge, 19550 G.), lavé à l'eau distillée puis séché à température ordinaire (exsiccateur). La solution de décalcification et les solutions de lavages ont été dialysées contre l'eau distillée puis concentrées à l'aide d'un évaporateur rotatif : cette fraction sera dénommée "matière organique acidosoluble".

La fraction appelée "matière organique" a été desséchée sous vide, en présence de KOH, jusqu'à poids constant. Ce poids, exprimé en % du poids sec total initial sera appelé "teneur en matière organique". Le "taux de calcification" sera, par définition, $100 - \text{"teneur en matière organique"}$.

Lorsque cela était possible, nous avons isolé les strates coquillières préalablement à toute analyse. Cette opération a été réalisée par élimination des autres microstructures à l'aide d'une fraiseuse de dentiste munie de différents types de fraises, meules ou disques abrasifs. Certains isolements ont été effectués sous loupe binoculaire à l'aide d'une micropolisseuse rotative. La plupart des isolements ont été contrôlés au microscope électronique à balayage.

b) Caractérisation et dosage des acides aminés d'origine protéique.

Le matériel à analyser a été hydrolysé pendant 24 h par HCl (6 N, 110°, sous vide) puis évaporé à l'exsiccateur en présence de KOH. Le résidu sec a été repris sur tampon adéquat filtré et placé sur colonne de résine échangeuse d'ion (Analyseur Beckman Spinco) muni d'une colonne unique). Les acides ont été séparés et dosés suivant la méthode de DEVENYI (1968). Les résultats des dosages sont exprimés en pourcentages molaires, c'est-à-dire en nombre de résidus de chaque acide aminé pour un total arbitraire de 100 résidus. Nous avons appliqué un taux de correction de 10 % pour la sérine et de 5 % pour la thréonine afin de compenser les pertes par dégradation de ces acides aminés lors de l'hydrolyse (VOSS-FOUCART, 1970).

c) Mise en évidence et dosage quantitatif de la chitine.

Le terme "chitine" est pris ici dans son acception chimique, c'est-à-dire haut polymère linéaire d'unités de N-acétyl-D-glucosamine liées par des ponts β -1,4-glycosidiques (JEUNIAUX, 1963, 1971, 1981; et MUZZARELLI, 1977).

Le dosage spécifique de la chitine a été réalisé par méthode enzymatique spécifique (JEUNIAUX, 1963, 1965) à l'aide de chitinases ⁽¹⁾ produites et purifiées au laboratoire (JEUNIAUX, 1958 et 1959) à partir d'une souche de Streptomycètes ou encore à l'aide de préparations commerciales de chitinase microbienne réalisées par la même méthode (Koch Light Laboratories Ltd).

Afin de dégrader les protéines et de "démasquer" la chitine des complexes glycoprotéiques dans lesquels elle est généralement engagée, le matériel décalcifié a été traité durant 6 H par une solution de NaOH (0,5 N) à 100°C. (JEUNIAUX, 1965). Le matériel résiduel, récolté par centrifugation (2200 G) a été soumis, après lavage à l'H₂O distillée, à l'action des chitinases purifiées (300 unités néphélométriques/ml en ce qui concerne la chitinase produite au laboratoire, 1 mg/ml pour la chitine commerciale), en présence de tampon acide citrique 0.1 M-Na₂HPO₄ 0.2 M à pH 5,2, pendant 8 H à 37°C. Les produits d'hydrolyse, récupérés par centrifugation à 2200 G ont été soumis à l'action de chitobiase ⁽²⁾ (sérum de homard dilué 10 fois) à 37°C. L'acétylglucosamine ainsi libérée a été dosée par la méthode colorimétrique spécifique de REISSIG et al (1955) à l'aide d'un spectrophotomètre Beckman modèle 25.

Préalablement à l'incubation enzymatique, le matériel traité par la soude a été réhydraté durant 24 H dans la solution d'incubation à 4°C.

La teneur en "chitine libre" c'est-à-dire non liée aux autres constituants organiques de la coquille (JEUNIAUX, 1964, 1965 et 1981) a été déterminée par dosage de l'acétylglucosamine libérée sous l'action des mêmes solutions de chitinases purifiées, mais sans traitement préalable par la soude à chaud.

(1) : Chitine glycanohydrolase (E.N. 3.2.1.14, 1978).

(2) : Anciennement Chitobiose acétylaminodeoxyglucohydrolase (E.N.3.2.1.29, 1961), à présent considéré comme β -N-acetyl-D-glucosaminidase (E.N. 3.2.1.30, 1978).

Dans certains cas, il n'a pas été possible de doser la chitine par la méthode enzymatique étant donné les très faibles valeurs. Dans ces cas, nous avons employé deux méthodes qualitatives : le test du chitosane et la méthode enzymatique appliquée de manière qualitative.

Cette dernière méthode consiste à observer la disparition d'une structure sous l'action d'une solution de chitinases concentrées au pH adéquat (JEUNIAUX, 1963). La réaction est conduite dans un cristallisateur et suivie à la loupe binoculaire.

Le test du chitosane (CAMPBELL, 1929) a été pratiqué selon la méthode préconisée par RAJULU (comm. pers.). Le matériel à tester est placé dans une solution saturée de KOH et porté à ébullition pendant 30 minutes. Cette étape transforme la chitine éventuellement présente en chitosane (déacétylation). Une fois rincé le matériel restant est transféré dans une lame creuse et mis en présence d'une solution d'iodure de potassium à 0,2 %, puis d' H_2SO_4 à 2 %. Une coloration violette suggère la présence de chitine. Bien que ce test ne soit pas toujours rigoureux ni spécifique (RAJULU et al, en préparation), il peut néanmoins servir à localiser la présence de chitine.

D) Remarques sur la reproductibilité et la précision des résultats.

a) Dosage des acides aminés.

D'après MITTERER (1966), la technique de dosage des acides aminés sur colonne de résine échangeuse d'ions appliquée à un mélange calibré assure une récupération supérieure à 90 % lorsque les concentrations initiales sont très faibles, de l'ordre de 0.05 μ mole. L'augmentation des concentrations diminue la marge d'erreur (ce qui est notre cas).

D'autre part, les résultats de VOSS-FOUCART (1970) démontrent une très bonne reproductibilité (erreurs inférieures à 10 % sur des doubles).

b) Mise en évidence et dosage de la chitine.

La méthode enzymatique spécifique est sensible et précise. Selon JEUNIAUX (1963), cette technique permet de mesurer des quantités de chitine de l'ordre de 20 µg avec une précision de l'ordre de 10 %. Lorsque la quantité de chitine mesurée est supérieure à 100 µg la marge d'erreur est de ± 4 %.

Cet auteur a étudié l'influence de divers facteurs tels que conservation, dessiccation sur les résultats du dosage de la chitine dans la cuticule de *Bombyx mori* (JEUNIAUX, 1963). Nous avons complété ces expériences par l'étude d'un matériel calcifié, la nacre isolée des parois latérales de la chambre d'habitation de *Nautilus pompilius* dont la teneur en chitine initiale est nettement plus faible que la teneur en chitine d'une cuticule d'insecte.

Le matériel calcifié a été broyé, décalcifié par HCl 0.5 N et la matière organique lavée a été séparée en aliquots qui ont subi des traitements différents.

Les résultats de ces traitements, appliqués à ce matériel homogène sont détaillés ci-après.

* Test d'activité de la chitinase commerciale.

Certains résultats ayant été obtenus à l'aide de préparations de chitinase commerciale et d'autres préparées au laboratoire (JEUNIAUX, 1958, 1959), nous avons jugé indispensable de vérifier l'effet de ces deux types de préparations enzymatiques sur un même matériel (toutes autres conditions expérimentales étant égales). Les résultats obtenus sont détaillés dans le tableau 2.

Chaque préparation de chitinase donne des résultats comparables reproductibles entre des "lots" différents. L'écart à la moyenne, reflet de la reproductibilité des résultats, est de l'ordre de 5 % dans le cas de la chitinase produite au laboratoire de l'ordre de 10 % dans le cas de la chitinase commerciale.

Lorsque l'on compare les deux préparations, on s'aperçoit que les résultats sont très comparables tant pour la chitine "totale", que pour la chitine "libre". Ces deux types de préparations pourront donc être utilisés indifféremment.

TABLEAU 2 : ACTION DE DEUX PREPARATIONS DE CHITINASE PURIFIEE SUR LA
MATRICE ORGANIQUE DE LA NACRE ISOLEE DE *NAUTILUS POMPILIUS*

	Chitine totale en % du poids de matière organique	Chitine "libre" en % du poids de matière organique
<u>Chitinase produite au laboratoire</u> (300 à 400 U neph/ml)		
lot 1	3,35 (1)	-
lot 2	3,39 (1)	-
lot 3	3,60	0,79
moyenne \pm écart type	3,45 \pm 0,11	-
<u>Chitinase commerciale Koch Light</u> (1 mg/ml)		
lot 1	3,47	0,86
lot 2	3,15	0,68
lot 3	3,83	-
moyenne \pm écart type	3,48 \pm 0,28	0,77 \pm 0,09
moyenne générale \pm écart type	3,47 \pm 0,21	0,78 \pm 0,07

(1) : D'après GOFFINET (1965).

* Effets des ultrasons sur la mise en évidence de la chitine.

On a démontré qu'une sonication prolongée (et très intense) n'était pas sans effet sur la composition en acides aminés de certaines protéines (KATZ et MAN, 1979). Ces expériences font mention de "sondes à ultrasons" où la fréquence et l'intensité des vibrations utilisées sont de plusieurs ordres de grandeur supérieures à celles que nous obtenons à l'aide d'une cuve à ultrasons.

Toutefois, le traitement par les ultrasons utilisé lors du nettoyage des coquilles préalablement aux dosages, pouvait avoir une influence sur la conformation des matrices organiques.

Aussi il était intéressant de tester l'influence éventuelle de ce traitement sur les résultats des dosages de chitine, et de chitine "libre" particulièrement. Le tableau 3 reprend les résultats des dosages de chitine par méthode enzymatique (chitinase commerciale) dans des matrices organiques de nacre de *Nautilus pompilius* soumis à différents traitements par ultrasons.

TABLEAU 3 : INFLUENCE DE DIVERSES DUREES DE SONICATION EN CUVE SUR LES RESULTATS DU DOSAGE ENZYMATIQUE DE LA CHITINE DANS LES MATRICES ORGANIQUES DE LA NACRE ISOLEE DE *NAUTILUS POMPILIUS*.

Conditions de sonication	Chitine totale en % du poids de matière organique	Chitine "libre" en % du poids de matière organique
Pas de traitement par les ultrasons	3,15-3,83	0,68-0,86
Ultrasons 1 h 30	3,46	0,80
Ultrasons 3 h	3,25	0,92

Ce tableau montre que la sonication n'a pas d'effet apparent sur la teneur en chitine totale. Une sonication de 3 h pourrait, peut être, augmenter légèrement le taux de chitine "libre". Remarquons toutefois qu'un tel traitement n'a jamais été appliqué aux coquilles destinées aux dosages (la durée maximum de sonication utilisée pour nettoyer les échantillons a été de 2 h.).

* Influence du mode de conservation de la matrice organique sur la mise en évidence de la chitine.

Dans toute la mesure du possible, nous avons effectué les dosages de chitine dans les jours qui ont suivi l'isolement des matrices organiques. Dans certains cas, toutefois, le matériel n'a pu être traité avant quelques semaines.

Afin d'évaluer l'impact des conditions de conservation de la matière organique, nous avons procédé au dosage de la chitine totale et de la chitine "libre" (au moyen d'une solution de chitinase commerciale) dans de la matière organique provenant de la nacre de *Nautilus pompilius*, matière organique qui avait été conservée durant un mois dans des conditions variables.

TABLEAU 4 : INFLUENCE DU MODE DE CONSERVATION DES MATRICES ORGANIQUES ISOLEES DE LA NACRE DE *NAUTILUS POMPILIUS* OU LES RESULTATS DU DOSAGE ENZYMATIQUE DE LA CHITINE

Mode de conservation (pendant 1 mois, t° 20°C.)	Chitine totale en % du poids de matière organique	Chitine "libre" en % du poids de matière organique
1) matière organique fraîchement décalcifiée non desséchée	3,15-3,83	0,68-0,86
2) Conservation dans de l'eau, au congélateur	3,49	0,80
3) Conservation dans l'alcool 70°	3,38	0,70
4) Conservation dans l'alcool 95°	2,80	0,65
5) Conservation dans le formol à 5 %	2,13	0,24
6) Conservation à sec après dessicca- tion sous vide, en présence de KOH	3,57	0,85
7) Conservation à sec après dessicca- tion à l'étuve à 50°C.	2,95	-
8) Conservation à sec après dessicca- tion à l'étuve à 110°C.	2,66	-

Le tableau 4 montre que l'influence de certains traitements est loin d'être négligeable : la conservation dans le formol à 5 %, ou dans l'alcool 95°, la dessiccation du matériel décalcifié à l'étuve sont à proscrire. La conservation du matériel au surgélateur ou dans l'alcool 70° n'a pas d'influence sur le taux de chitine, qui reste voisin de celui d'une matrice organique "fraichement" décalcifiée.

JEUNIAUX (1963) avait constaté que la dessiccation du matériel était néfaste pour la suite du dosage. Il semble cependant que l'on puisse dessécher le matériel organique coquillier sous vide, en présence de KOH à la condition de le réhydrater soigneusement avant le dosage de la manière suivante : douze heures dans la solution tampon servant à l'incubation, puis douze heures au réfrigérateur dans la solution tamponnée additionnée de la chitinase. Moyennant ces précautions, les résultats du dosage de la chitine dans du matériel desséché à l'exsiccateur (n° 6 du tableau), ne diffèrent pas de ceux obtenus à partir de matériel frais.

* Validité des résultats obtenus par le test du chitosane.

Le test du chitosane est une méthode classique, utilisée par de nombreux auteurs pour tester la nature chitineuse d'une structure. Son emploi est simple, rapide et peu onéreux. Ses résultats sont cependant critiquables à plus d'un point de vue (POULICEK et al, sous presse).

- Les résultats ne sont pas quantitatifs, tout au plus peuvent-ils, dans certains cas, donner une idée de la plus ou moins grande abondance de chitine, d'après l'intensité de la coloration.

- La structure à étudier et les structures avoisinantes étant généralement fortement altérées sinon détruites par le traitement au KOH à saturation bouillant, cette technique ne permet pas non plus de localiser la chitine avec précision.

- Les résultats obtenus par cette méthode sont peu reproductibles et susceptibles d'interprétations subjectives. On peut citer, en exemple, l'interprétation du test du chitosane appliqué à des limacelles de Pulmonés (POULICEK et VOSS-FOUCART, 1980; MEENAKSHI et SCHEER, 1970) ou encore les essais de détection de la chitine dans la coquille des Monoplacophores (POULICEK et JEUNIAUX, 1981; MEENAKSHI et al, 1970).

- Le test du chitosane représente une méthode peu sensible : PETERS (1972) n'a pu, par cette méthode, détecter la chitine dans les coquilles de nombreux Prosobranches Méso- et Néogastéropodes, Opisthobranches, Bivalves, ... au sein desquelles, la méthode enzymatique a révélé une quantité non négligeable de ce polysaccharide (POULICEK, 1978; POULICEK et al, sous presse). D'après nos observations, il semblerait que l'on puisse fixer à ± 1 % du poids de matière organique, la teneur en chitine minimale détectable par cette méthode.

En conclusion, le test du chitosane présente des inconvénients nombreux qui nous conduiront à interpréter les résultats obtenus par cette méthode avec beaucoup de prudence. D'un point de vue pratique, les résultats obtenus par cette méthode ont, de manière générale, été contrôlés par le test enzymatique qualitatif. Le dosage quantitatif a toujours été préféré lorsque son utilisation était possible.

3.- VARIATIONS INTRASPECIFIQUES DE LA COMPOSITION CHIMIQUE DES COQUILLES DE MOLLUSQUES.

Avant de rechercher et d'interpréter d'éventuelles variations d'ordre évolutif, il est indispensable d'évaluer l'ampleur de la variabilité intraspécifique des paramètres envisagés. Nous avons envisagé successivement la variabilité intraspécifique du spectre de composition en acides aminés de la fraction protéique des coquilles de Mollusques et les variations intraspécifiques de la teneur en chitine des coquilles.

A) Variabilité intraspécifique du spectre de composition en acides aminés des matrices organiques coquillières.

Nous n'avons pas évalué cet aspect de la variabilité intraspécifique de la composition chimique des matrices organiques et nous ne disposons dès lors que de quelques rares données de la littérature.

MITTERER (1966) a analysé les patrons de composition en acides aminés des protéines extraites des coquilles de quelques Gastéropodes et Bivalves. L'examen de ses résultats indique une variabilité individuelle de l'ordre de 10 % par rapport à la moyenne pour la plupart des acides aminés.

DEGENS et SPENCER (1966) confirment que la variabilité de composition en acides aminés d'une structure est de l'ordre de 10 % par rapport à la moyenne, pour autant que les conditions écologiques restent identiques. En effet, DEGENS et PARKER (1965), DEGENS et SPENCER (1966) et GHISELIN et al (1967) ont montré que la salinité et la température de l'eau avaient une influence sur la composition en acides aminés de la matrice organique des coquilles de nombreuses espèces de Mollusques marins (Gastéropodes et Bivalves). Les variations de la teneur en certains acides aminés peuvent alors atteindre 20 % par rapport à la moyenne. Chaque espèce semble réagir différemment aux variations des conditions écologiques.

Les variations individuelles progressives n'ont, à notre connaissance, pas été envisagées en ce qui concerne les compositions en acides aminés des matrices organiques coquillières.

B) Variabilité intraspécifique de la teneur en chitine des matrices organiques coquillières.

a) Variabilité individuelle

Par "variabilité individuelle" nous entendons la variabilité entre individus adultes d'une même population.

KREUSCH (1981) a testé la variabilité individuelle de la teneur en chitine des cérames (plaques dorsales) de Polyplacophores (*Chiton olivaceus*). Il ressort de cette étude que la teneur en chitine de l'ensemble des "plaques" dorsales prélevées sur cinq individus de même taille, collectés en même temps au même endroit, appartiennent à une même population de données. L'écart entre les valeurs est faible. La déviation standard est de l'ordre de 6 % par rapport à la moyenne des valeurs.

Ces données sont les seules, à notre connaissance, concernant la variabilité individuelle de la teneur en chitine des coquilles de Mollusques.

b) Variabilité d'ordre géographique

Par "variabilité d'ordre géographique" nous entendons la variabilité entre individus appartenant à des populations différentes.

KREUSCH (1981) a testé la variabilité d'ordre géographique de la teneur en chitine de l'ensemble des cérames de Polyplacophores (*Chiton olivaceus*) sur des individus adultes collectés en 6 localités de la Méditerranée. La variabilité entre les mesures est faible. La déviation standard est de l'ordre de 6 % par rapport à la moyenne, comme dans le cas de la variabilité individuelle.

Nous avons testé la variabilité d'ordre géographique de la teneur en chitine dans les coquilles de quelques Gastéropodes. Ces résultats figurent dans le tableau 5.

TABLEAU 5 : VARIABILITE INTRASPECIFIQUE D'ORDRE GEOGRAPHIQUE DE LA TENEUR EN CHITINE DES COQUILLES DE QUELQUES ESPECES DE GASTEROPODES.

	Chitine totale en % du poids de matière organique	Chitine "libre" en % du poids de matière organique
<u>Gastéropodes Opisthobranches</u>		
<i>Acteon tornatilis</i>		
- Brest (Atlantique)	0,32	0,12
- Villefranche (Méditerranée)	0,28	0,11
<u>Gastéropodes Pulmonés</u>		
<i>Agriolimax reticulatus</i>		
- Fléron (Liège)	3,48	2,19
- Visé	3,61	1,97
- Dinant	3,35	2,01

Tant chez une espèce marine (*Acteon tornatilis*) que chez une espèce terrestre (*Agriolimax reticulatus*), la variabilité de la teneur en chitine entre individus appartenant à des populations différentes est faible, du même ordre de grandeur que la variabilité individuelle (au sein d'une même population). La gamme de variation de la teneur en chitine libre est semblable à celle de la chitine totale.

c) Variations individuelles progressives

Par "variations individuelles progressives" nous entendons ici les variations de composition chimique intervenant "normalement" au cours de la vie d'un individu, suite à sa croissance et/ou de cycles biologiques internes déterminant la ponte, l'hibernation...

* Variations individuelles progressives liées à la croissance.

Les variations individuelles progressives intervenant au cours de la croissance des individus ont été étudiées par KREUSCH (1981) chez les Polyplacophores. Ces résultats mettent en évidence de très nettes différences des teneurs en chitine de l'ensemble des 8 plaques entre individus d'une même population, mais de taille croissante. Les cérames prélevés sur des individus de *Chiton olivaceus* de petite taille (longueur $10,1 \pm 2,1$ mm) ont une teneur en chitine relativement faible, de l'ordre de 5 % du poids de matière organique, alors que les cérames prélevés sur des individus de grande taille (longueur $27,0 \pm 1,0$ mm) dans la même population, ont une teneur en chitine nettement plus élevée de l'ordre de 23 % du poids de la matière organique. Les individus de taille intermédiaire (longueur $16,6 \pm 0,6$ mm) ont une coquille dont la teneur en chitine est intermédiaire, de l'ordre de 12 % du poids de matière organique.

Cette augmentation de la teneur en chitine des coquilles durant la vie des individus peut se manifester également chez les Gastéropodes Prosobranches, Opisthobranches et Pulmonés comme le montre le tableau suivant.

TABLEAU 6 : VARIATION INTRASPECIFIQUE DE LA TENEUR EN CHITINE DE LA COQUILLE EN FONCTION DE LA TAILLE DE CELLE-CI CHEZ QUELQUES ESPECES DE GASTEROPODES.

	Chitine totale en % du poids de matière organique	Chitine "libre" en % du poids de matière organique	Chitine "libre" en % du poids de chitine totale
Nacre isolée de la coquille de <i>Monodonta turbinata</i>			
- juvéniles	3,87	2,23	57
- adultes	5,28	1,90	36.
Couches lamellaires-croisées isolées de la coquille de <i>Phasianella australis</i>			
- juvéniles	1,16	-	-
- adultes	1,59	-	-
Coquilles complètes d' <i>Aplysia punctata</i>			
- juvéniles	5,09	-	-
- adultes	5,71 - 5,97	-	-
Coquilles complètes d' <i>Agriolimax reticulatus</i>			
- juvéniles	3,05	2,26	74
- adultes	3,35	2,01	60

Chez les Gastéropodes comme chez les Polyplacophores, la teneur en chitine de la coquille peut donc être plus élevée chez les individus plus âgés. Cette tendance semble se manifester au niveau des différentes microstructures envisagées à ce point de vue : nacre (*Monodonta*), calcitostracum (*Agriolimax*) et microstructure lamellaire croisée (*Phasianella* et *Aplysia*).

* Variations individuelles progressives liées à des cycles biologiques.

Indépendamment des variations de teneur en chitine affectant une coquille lors de sa croissance, on peut assister à des variations de composition en rapport avec les cycles vitaux de l'individu (périodes de "famine", maturité sexuelle et ponte, hibernation,...).

On peut observer ce type de variation chez les Pulmonés Limacidae. Nous avons (POULICEK, 1978, 1980; et POULICEK et VOSS-FOUCART, 1980) mis en évidence des variations cycliques de la teneur en chitine s'accompagnant de modifications morphologiques et microstructurales de la coquille dans les limacelles d'*Agriolimax reticulatus* et de *Limax maximus*. Par la suite (POULICEK et JASPAR-VERSALI, 1982), nous avons confirmé l'existence de ce cycle chez 7 espèces de Pulmonés de nos régions et suggéré une hypothèse permettant d'expliquer ces observations.

L'existence de ce cycle a été confirmée par FOURNIE (1980) d'un point de vue morphologique.

Les variations de la teneur en chitine de la limacelle d'*Agriolimax reticulatus* sont consignées dans le tableau suivant.

TABLEAU 7 : TENEUR EN CHITINE DE LA LIMACELLE D'*AGRIOLIMAX RETICULATUS* RECOLTEE A DIFFERENTES EPOQUES DE L'ANNEE (D'APRES POULICEK ET VOSS-FOUCART, 1980).

Epoque de la capture	Taux de calcification	Teneur en chitine totale (en % du poids de matière organique)	Teneur en chitine totale (en % du poids calcifié)
Septembre 1977	98,39	12,73	0,20
Mars 1978	94,23	4,17	0,24
Juin 1978	96,61	8,33	0,28
Août 1978	98,35	18,88	0,29
Octobre 1978	97,99	18,05	0,37

Les estimations de CaCO_3 et de chitine dans des limacelles prélevées à différentes époques de l'année, en conditions naturelles, montrent de nettes fluctuations cycliques. On observe un appauvrissement en chitine de la matrice organique au cours de l'hibernation (octobre à mars); cette diminution de la teneur en chitine est parallèle à la perte de CaCO_3 au cours de la même période.

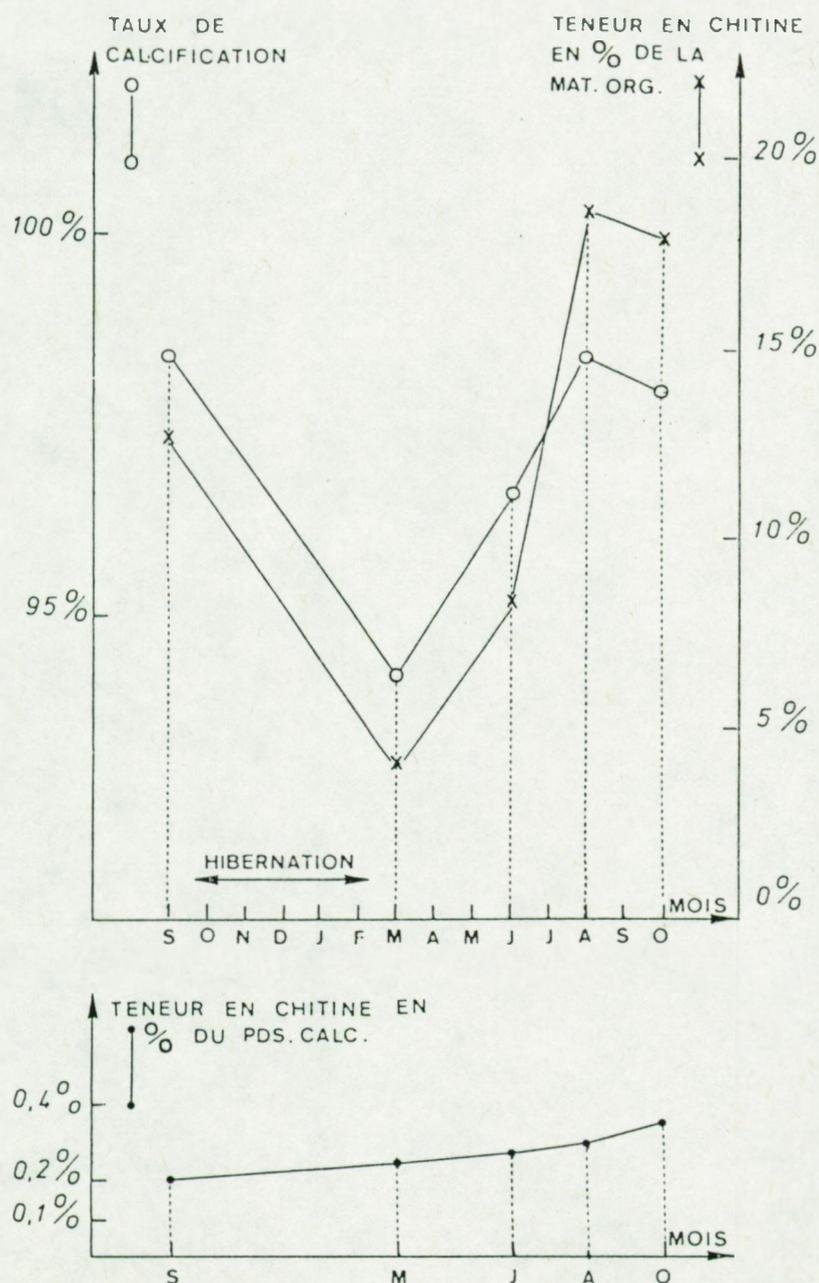


Fig. 19 : Variation cyclique du taux de calcification et de la teneur en chitine de la limacelle d'*Agriolimax reticulatus* (d'après POULICEK et VOSS-FOUCART, 1980).

Au cours de la vie active (mars à octobre, la limacelle qui se recalcifie retrouve en même temps sa teneur en chitine, maximale juste avant l'hibernation.

Nous avons montré (POULICEK et JASPAR-VERSALI, 1982), que l'on pouvait provoquer expérimentalement des modifications observées naturellement au niveau de la limacelle de cette espèce en modifiant les conditions d'élevage : la suppression de nourriture, le froid, l'élevage en milieu pauvre en CaCO_3 provoquent la décalcification des coquilles. De même, l'ovogenèse et la ponte provoquent une décalcification et une diminution de la teneur en chitine de la limacelle. Remarquons à ce propos que les oeufs de cette espèce sont faiblement calcifiés et possèdent une coque chitineuse. De plus, il est possible de mettre en évidence, peu avant la ponte, une activité chitinolytique palléale (POULICEK et JASPAR-VERSALI, l.c.).

d) Variabilité d'ordre traumatique

Par "variabilité d'ordre traumatique" nous entendons ici la modification de composition chimique provoquée par une lésion de la coquille suivie de régénération, par la présence d'endobiontes...

La composition chimique des régénérats de coquille n'a pas été envisagée dans le cours de ce travail. Il a cependant été montré que la structure et la composition chimique des fragments de coquille régénérés ne sont pas toujours comparables à celles de la coquille initiale (ABOLINS-KROGIS, 1958; WILBUR, 1972).

L'impact de l'endobiose sur la composition chimique des coquilles sera longuement discuté dans le chapitre 4. Remarquons toutefois que la biomasse d'organismes endogés dans les coquilles de Mollusques encore vivants, est extrêmement faible, sauf cas particuliers.

C) Conclusions

La variabilité individuelle de la composition chimique des coquilles est faible, de l'ordre de 6 à 10 % par rapport à la moyenne de la population. La variabilité géographique est du même ordre de grandeur.

Les variations individuelles progressives, qu'elles soient liées à la croissance ou à des cycles biologiques, peuvent être nettement plus importantes. Ceci nous conduit à opérer un choix soigneux des individus sur lesquels porteront nos dosages. Il sera impératif de choisir des individus dont la taille nous laisse supposer qu'ils sont ADULTES, en éliminant toutes les coquilles dont la taille ne correspondrait pas à la gamme normale de variation de l'espèce en fin de croissance.

Les variations d'ordre traumatiques peuvent être évitées en sélectionnant les zones des coquilles intactes, exemptes d'épi- et d'endobiose, et dépourvues des marques attestant une régénération partielle.

4.- VARIATIONS EVOLUTIVES DE LA STRUCTURE ET DE LA COMPOSITION CHIMIQUE DES COQUILLES DE MOLLUSQUES.

A) Introduction.

La coquille est sécrétée par l'épithélium palléal, qui en est souvent séparé par un espace extrapalléal. Celui-ci contient le "liquide extrapalléal" à travers lequel s'effectuent les échanges entre cellules épithéliales et coquille. Il n'y a jamais d'espace extrapalléal dans le cas des cuticules, spicules, soies, etc...

La matrice organique sert de "centre de nucléation" des cristaux de CaCO_3 , influence leur cristallographie, contrôle et oriente la croissance des monocristaux et des cristallites. Ceci constitue l' "organic matrix concept" généralement admis à l'heure actuelle (pour revue, voir WILBUR, 1972; DEGENS, 1979 et CRENSHAW, 1980). La composition chimique de la phase organique des coquilles a été étudiée depuis plus d'un siècle. Nous n'entrerons pas dans le détail des travaux concernant la composition chimique et l'organisation moléculaire des matrices organiques des coquilles de Mollusques - ce qui sortirait du cadre de cette étude. Il existe à ce sujet des synthèses bibliographiques récentes (GREGOIRE, 1972; DEGENS, 1979 et CRENSHAW, 1980). On peut résumer la composition de la matière organique des coquilles de Mollusques comme suit : essentiellement protéique et plus ou moins tannée, elle contient encore des mucopolysaccharides acides et neutres, des polysaccharides sulfatés et des aminopolysaccharides (dont la chitine), des lipides et des pigments (porphyrines, mélanines, pyroles ... acidosolubles ou fixés aux protéines)... La fraction glycoprotéique est hétérogène et peut être scindée en nacrine soluble, nacrosclérotine et nacroïne (chitinoprotéique).

Dans ce chapitre, nous allons décrire la structure et certains aspects de la composition chimique des formations squelettiques des 7 classes de Mollusques actuels (annexe 1).

Afin de nous conformer strictement au principe édicté par FLORKIN (1966), qui consiste à "partir de la phylogénie des organismes pour retracer la phylogénie des molécules", ou, dans notre cas, d'une structure morphologique (la coquille) envisagée au niveau ultrastructural, microstructural et moléculaire.

Il nous faut choisir une phylogénie des organismes afin de pouvoir tenter de retracer l'évolution des coquilles. En ce qui concerne la phylogénie des Mollusques, nous avons choisi, comme hypothèse de départ, la théorie de SALVINI-PLAWEN (1980) assez généralement acceptée à l'heure actuelle. Nous avons cependant renoncé aux termes nouveaux (Adenopoda, Galeroconcha, Heterotecta,...) proposés par cet auteur. Ces termes peu connus sinon ignorés, n'auraient pas contribué à faciliter la compréhension de notre exposé. Les dénominations utilisées dans ce travail (Annexe 1 A) correspondent donc aux termes courants en systématique malacologique. Les relations phylétiques entre les "groupes" de Mollusques sont figurées à l'annexe 1 B.

Nous passerons en revue les différents groupes systématiques en partant des groupes les plus "primitifs"; nous décrirons leurs structures coquillières et les tendances évolutives que nous avons pu observer au sein de chacune des entités systématiques envisagées.

B) Structure et composition chimique des formations squelettiques chez les Mollusques actuels.

a) Aplacophores

De l'avis général, ce sont les Mollusques actuels qui ont retenu le plus de caractères primitifs (HYMAN, 1967; SALVINI-PLAWEN, 1972, 1980 et SCHELTEMA (1978).

* Morphologie et microstructure des formations squelettiques.

Tout le corps des Aplacophores est gainé d'une cuticule plus ou moins épaisse, couvrant toute la surface de l'épiderme à l'exception du "champ buccal" chez les Caudofovéates et du "sillon ventral" chez les Solénogastres.

Nous avons abordé l'étude des cuticules d'Aplacophores par l'examen de coupes transversales de *Chaetoderma nitidulum* (Caudofovéate originaire de l'Atlantique Nord (KNUDSEN leg.)) colorées à l'Azan de Heidenhaim (GABE, 1968).

La cuticule monostратifiée paraît homogène. Elle semble en continuité avec l'apex des cellules épithéliales qui la sécrètent. Ceci confirme les descriptions de HOFFMAN (1949). Cet auteur a également décrit des expansions cellulaires à travers la cuticule (les papilles épidermiques) dont le rôle serait probablement excréteur. Ces structures, que l'on retrouve dans la cuticule de certains Polyplacophores sont généralement considérées comme homologues des esthètes traversant les cérames des Chitons (FISCHER et al, 1980).

Dans la cuticule se dressent des spicules correspondant à la description générale que nous en donnons au chapitre I (p.25). Ces spicules peuvent être entièrement intracuticulaires (chez les Soléno-

gastres, par exemple), mais la plupart sont partiellement extracuticulaires. La base du spicule se différencie en une plaque organique, chitineuse selon certains auteurs, composée de protéines tannées selon d'autres (HOFFMAN, 1949; SALVINI PLAWEN, 1972).

Nos observations au microscope électronique à balayage nous ont permis de décrire une structure interne; les spicules seraient constitués d'unités allongées, parallèles au grand axe de celui-ci (voir chapitre I, p26). Cette structure interne n'a encore jamais été décrite dans la littérature; nous l'avons mise en évidence dans les spicules des 4 espèces d'Aplacophores examinés : *Solenogastre sp.* (*Solénogastres*), *Pararrhopalidae sp.* (*Solénogastres*), *Chaetoderma nitidulum* et *Scutopus ventrolineatus* (*Caudofovéates*).

A l'heure actuelle les niveaux évolutifs au sein des Aplacophores sont mal définis. Nous n'avons pas détecté de variations d'ordre évolutif dans la structure de la cuticule ni dans la microstructure des spicules.

* Composition chimique des formations squelettiques des Aplacophores.

SALVINI-PLAWEN (1972) présente les spicules comme aragonitiques (sans toutefois en apporter la preuve). Nous avons appliqué le test de Meigen au $\text{CO}(\text{NO}_3)_2$ (MILLIMAN, 1974) à des échantillons de spicules provenant de 5 espèces d'Aplacophores (*Pararrhopalidae sp.*, *Solenogastre sp.* (*Solénogastres*) et *Chaetoderma nitidulum*, *Scutopus ventrolineatus* et *Caudofoveate sp.* (*Caudofovéates*). Tous se sont effectivement révélés aragonitiques.

En ce qui concerne la matrice organique BEEDHAM et TRUEMAN (1968) ont montré par histochimie que la cuticule était constituée d'un complexe glycoprotéique, très faiblement tanné. PETERS (1972) et SALVINI-PLAWEN et NOPP (1974) ont suggéré la présence de chitine sur la base du test du chitosane, dans les cuticules de 6 espèces d'Aplacophores.

Nous avons pour notre part effectué le dosage spécifique de la chitine par méthode enzymatique. La cuticule contient une composante chitineuse importante. La chitine représente 8,17 % du poids sec de la cuticule de *Pararrhopalidae sp.* (Solénogastre); cette teneur n'est que de 1,54 % et 3,23 % respectivement dans les cuticules de *Scutopus ventrolineatus* et *Chaetoderma nitidulum* (Caudofovéates). Ceci confirme les observations réalisées au moyen du test du chitosane que nous avons réalisé parallèlement, et qui donnent aussi des résultats positifs pour la cuticule de deux espèces indéterminées de Solénogastres et de Caudofovéates récoltés à Calvi.

Nous avons montré au chapitre I qu'une matrice organique est associée aux spicules de *Chaetoderma*. Après isolement par décalcification des spicules, cette matrice réagit positivement au test du chitosane ce qui suggère que la chitine participe à sa constitution.

A la base des spicules par contre, la coupelle dite chitineuse se dissocie lors du traitement par NaOH (0,5 N) à ébullition tandis qu'elle résiste à l'action des chitinases concentrées. L'action du KOH saturé à ébullition entraîne sa disparition. Ces résultats plaident en faveur d'une structure formée de protéines tannées plutôt qu'une structure chitineuse comme les tests histochimiques de BEEDHAM et TRUEMAN (1968) chez *Proneomenia*.

* Conclusions

Les données dont on dispose actuellement indiquent que la cuticule des Aplacophores est monstراتifiée, composée d'un complexe chitinoprotéique non ou très faiblement tanné.

Les spicules sont aragonitiques, composites et contiennent une matrice organique dans laquelle la chitine intervient. La "coupelle chitineuse" située à la base des spicules par contre ne semble pas contenir de chitine, mais serait plutôt constituée de protéines tannées.

b) Polyplacophores.

Les formations squelettiques des Polyplacophores sont diverses : d'une part la ceinture est recouverte d'une cuticule dans laquelle sont fichés des spicules et des soies d'aspect très variable. D'autre part des plaques (ou cérames) calcifiées, au nombre de huit chez les espèces actuelles, occupent la région dorsale.

Les données concernant la structure et la composition chimique des formations squelettiques des Polyplacophores étaient très fragmentaires avant les études très récentes de KREUSCH (1981).

* Morphologie et microstructure des formations cuticulaires des Polyplacophores.

La cuticule des Polyplacophores semble formée de deux strates superposées que nous appellerons EXO - et ENDOCUTICULE. La strate interne, la plus mince, apparaît en continuité avec le "périostacum" des plaques dorsales (BEEDHAM et TRUEMAN, 1967). PLATE (1898 et 1902) a décrit des papilles épidermiques, cellulaires, traversant la cuticule. Ces structures, étudiées au microscope électronique à transmission par FISCHER et al (1980), sont homologues des esthètes traversant les cérames.

Les spicules fichés dans la cuticule sont très diversifiés. Leur morphologie a été revue par FISCHER-PIETTE et FRANC (1960 b) et KREUSCH (1981). Ils sont généralement constitués d'un axe minéral gainé d'un fourreau organique plus épais que celui des spicules d'Aplacophores. La base du fourreau est différenciée, comme chez les Aplacophores, en une cupule ou une plaque réputée "chitineuse". Nous avons observé que la cupule située à la base du spicule de *Loricella torri* était en continuité structurale avec la matière organique constituant le fourreau extraspiculaire. Ceci avait été figuré par PLATE (1898, 1902) pour d'autres espèces de Polyplacophores.

Si l'on considère les formations cuticulaires d'un point de vue évolutif, on constate qu'elles tendent à acquérir une importance de plus en plus grande par rapport aux cérames, la ceinture est très étroite dans les genres primitifs *Lepidopleurus*, *Hanleya*), plus large lors des étapes ultérieures de l'évolution (*Ischnochiton*, *Chiton*, *Stenoplax*, *Chaetopleura*, *Loricella*,... Elle peut même recouvrir les cérames de plus en plus largement : cette tendance, d'abord faible chez *Acanthochitona*, est de plus en plus marquée chez *Katharina*, *Cryptoconchus*... Dans le genre *Cryptoplax*, les cérames deviennent totalement internes, enfouis sous des expansions cuticulaires de la ceinture.

* Morphologie et microstructure des formations coquillières des Polyplacophores.

L'architecture et les microstructures des cérames de Polyplacophores ont été revues par KREUSCH (1981).

Les cérames sont classiquement constitués, de l'extérieur vers l'intérieur d'un périostracum organique, d'un tegmentum traversé par les esthètes, d'un articulamentum et d'un hypostracum.

Le PERIOSTRACUM est en continuité structurale avec l'endocuticule de la ceinture.

Le TEGMENTUM est une couche d'épaisseur variable, traversée par les canaux des esthètes⁽¹⁾. Chez les espèces de Polyplacophores dont nous avons examiné la structure des cérames au microscope électronique à balayage, cette strate appartient au groupe de microstructures homogènes, apparaissant comme une microstructure grainée dans certaines fractures parasagittales.

(1) Les esthètes sont des prolongements cellulaires palléaux traversant les cérames. Leur rôle semble être essentiellement d'ordre photosensible (pour revue voir KREUSCH, 1981). Les esthètes sont une caractéristique exclusive des Polyplacophores.

L'ARTICULAMENTUM est la strate intermédiaire des cérames caractéristique de tous les Néoloricates. On ne l'observe jamais chez les Paléoloricates (formes fossiles exclusivement). Les cérames des 7 espèces de Polyplacophores que nous avons examinés possèdent un articulamentum correspondant à la catégorie de microstructures prismatiques-complexes (encore appelées "trabéculaires"). L'axe principal des prismes de premier ordre est toujours antéropostérieur. Les prismes secondaires qui s'irradient à partir de l'axe du prisme primaire, font avec cet axe un angle de 25 à 40°.

L'HYPOSTRACUM est la strate la plus interne des cérames. Elle n'est séparée de l'épithélium palléal que par l'espace extrapalléal. Cette strate est architecturée selon le mode lamellaire-croisé, avec l'axe des lamelles de 1e ordre dirigé dans le sens antéropostérieur. L'angle entre deux lames de 1e ordre contigües est de 45 ° et semble très peu variable.

La zone d'implantation de fibres musculaires au niveau d'une plaque est différenciée en "MYOSTRACUM". D'après KREUSCH (1981), le MYOSTRACUM PALLEAL situé, sur les fractures des cérames, de part et d'autre de l'articulamentum, est architecturé selon le mode lamellaire-croisé. Le myostracum correspondant aux points d'implantation des muscles servant à l'articulation des plaques successives appartient à la catégorie des microstructures homogènes sensu stricto.

Si l'on se place d'un point de vue évolutif, on constate une grande homogénéité dans l'architecture minérale : les cérames de toutes les espèces examinées, choisies de manière à "couvrir" les différents "niveaux évolutifs" que l'on peut rencontrer chez les Polyplacophores actuels (Néoloricates), ont le même type d'architecture. On peut cependant mettre en évidence des variations évolutives dans l'importance prise par les différentes strates : l'articulamentum relativement réduit chez *Lepidopleurus*, tend à acquérir de plus en plus d'importance, et, en fin de lignée évolutive, constitue

l'essentiel des cérames de *Cryptolax*. Inversément, le tegmentum tend à régresser : épais et couvrant une grande surface chez *Lepidopleurus*, il s'amincit chez *Chiton* et *Acanthochitona*. Repoussé par les expansions cuticulaires latérales qui prennent de plus en plus d'importance, sa surface se réduit. Il disparaît presque complètement chez *Cryptoplax*. Les autres strates, myostracum et hypostracum ne montrent pas de variations sensibles.

* Composition chimique des formations cuticulaires des Polyplacophores.

Les données de la littérature étaient peu abondantes avant que nous ne nous attachions, en collaboration avec B. KREUSCH, à analyser la composition chimique des formations squelettiques des Polyplacophores.

BEEDHAM et TRUEMAN (1967) avaient montré que la composition des deux strates de la cuticule était sensiblement différente : exo- et endocuticule paraissent composées d'un complexe glycoprotéique contenant des traces de lipides, mais seule l'endocuticule est tannée par ponts quinoniques. Ces auteurs, par le test du chitosane, n'avaient pas détecté de chitine dans les spicules tandis que la cuticule fournissait une réponse faiblement positive.

Les spicules des quatre espèces de Polyplacophores que nous avons examinés par le test de Meigen au $\text{Co}(\text{NO}_3)_2$ se sont révélés aragonitiques.

D'autre part, la chitine est un constituant permanent des formations cuticulaires des Polyplacophores (8 espèces envisagées) : la cuticule (isolée, exo- et endocuticule confondues) contient de 2 à 15 % de chitine (exprimé en pourcentage du poids de matière organique). La teneur en chitine des spicules est du même ordre de grandeur, de 3 à 15 % du poids de matière organique. Les soies des Acanthochitonidae ont également une matrice chitineuse (la chitine représente 5 % du poids de la matière organique). Comparées à celles des structures cuticulaires des Aplacophores, les teneurs en chitine des structures cuticulaires des Polyplacophores sont donc très semblables.

* Composition chimique des plaques coquillières des Polyplacophores.

En ce qui concerne la phase minérale, les structures coquillières des Polyplacophores sont totalement aragonitiques (MILLIMAN, 1974; LAGHI et RUSSO, 1978). Une particularité mérite d'être signalée: la teneur en strontium des cérames de Polyplacophores est élevée : 0,52 à 0,78 % du poids sec (MILLIMAN, 1974). LOWENSTAM (1964) interprète cette particularité comme un caractère primitif des Polyplacophores.

Les protéines de la matrice organique des cérames de Polyplacophores ne sont connues que par une seule analyse portant sur les protéines globales des cérames de *Chaetopleura apiculata*, les diverses strates n'ayant pas été séparées (DEGENS et SPENCER, 1966). La composition en acides aminés ressemble, dans ses grands traits à celle de matrices organiques extraites de strates minéralisées des Mollusques Conchifères.

La chitine des cérames de Polyplacophores a été mise en évidence pour la première fois par JEUNIAUX (1963). Récemment, KREUSCH (1981) a réussi à isoler les différentes strates des cérames et doser la chitine dans chacune d'elles. Elle a pu ainsi montrer que la teneur en chitine de la matrice organique varie suivant la strate microstructurale considérée : la chitine de l'articulamentum représente 16,8 % du poids de la matière organique. Sa teneur dans les autres strates, tegmentum et hypostracum, est nettement plus faible (respectivement 6,5 et 5,7 % du poids de matière organique).

Au cours de l'évolution, on peut constater une augmentation de la teneur globale en chitine des cérames de Polyplacophores. Celle-ci passe de 16,5 % du poids de matière organique chez les Lepidopleuridae (primitifs) à 37 et 41 % chez les Acanthochitonidae.

On ne peut préciser l'origine de cette augmentation qui pourrait être double : d'une part, l'articulamentum qui est la structure la plus riche en chitine, prend de plus en plus d'importance par rapport aux autres strates; d'autre part, on peut admettre aussi l'intervention d'une augmentation de la teneur en chitine des matrices organiques

* Conclusions.

La cuticule des Polyplacophores est bistratifiée : l'exocuticule est composée d'un complexe chitinoprotéique non tanné, très semblable à la cuticule des Aplacophores. L'endocuticule est tannée par des ponts quinoniques, elle s'étend dorsalement par dessus les cérames où elle forme le "péριοstracum".

Les spicules des Polyplacophores sont en tous points semblables à ceux des Aplacophores : aragonitiques et composites, gainés par un fourreau organique chitinoprotéique et pourvus d'une cupule basale en protéines tannées.

Les cérames des Polyplacophores constituent la première apparition, au cours de l'évolution des Mollusques, d'une structure calcifiée, compacte et solide, couvrant la région dorsale et "protégeant" la masse dorsale. Les cérames ont une structure très complexe, pluri-stratifiée, construite à l'aide de plusieurs catégories microstructurales, la microstructure lamellaire-croisée, la microstructure homogène et la microstructure prismatique complexe.

L'évolution des structures squelettiques au sein de la classe des Polyplacophores se caractérise par une augmentation de la surface couverte par les structures cuticulaires au détriment des cérames. La cuticule se différencie en exo- et endocuticule de composition différente. Du point de vue structural, l'évolution des cérames est peu marquée : on assiste à une augmentation de l'importance de l'articulamentum, strate moyenne, au détriment du tegmentum, qui s'amincit et dont la surface se réduit suite au développement des structures cuticulaires. D'un point de vue chimique, l'importance quantitative de la chitine augmente dans la matrice organique des cérames.

c) Conchifères.

Les Conchifères regroupent les Monoplacophores, Gastéropodes, Céphalopodes, Scaphopodes et Bivalves, parmi les Mollusques actuels (annexes 1_A et 1_B). Ces classes ont une origine phylogénétique commune (SALVINI-PLAWEN, 1980). Leur radiation évolutive a été discutée par STASEK (1972) et SALVINI-PLAWEN (1980).

Les structures coquillières des Conchifères sont celles qui ont été les plus étudiées. On peut les concevoir comme dérivées de la "concha", coquille primitivement univalve, originaire d'une glande coquillière provenant d'un champ tissulaire parfaitement défini de l'épithélium dorsal de la larve véligère. Cette "concha" est généralement recouverte dorsalement d'une structure organique (parfois secondairement calcifiée) appelée "péριοstracum" dont nous discuterons l'origine et la signification évolutive.

* Morphologie et microstructure des "formations cuticulaires" chez les Conchifères : péριοstracum et formations annexes.

Le "péριοstracum", est une structure essentiellement organique recouvrant habituellement la surface externe des coquilles de Mollusques Conchifères ⁽¹⁾. Nous avons montré (POULICEK et VOSS-FOUCART, 1980) qu'une couche péριοstracale pouvait également recouvrir certaines coquilles internes.

L'examen au microscope électronique à balayage du péριοstracum de nombreuses espèces de Gastéropodes Euthyneures a révélé que cette structure pouvait être mono- ou pluristratifiée, et d'aspect variable même chez des espèces relativement proches (POULICEK, 1978).

(1) VOSS-FOUCART, LAURENT et GREGOIRE (1969, in GREGOIRE, 1972) ont cependant décrit des "membranes papyracées" à l'intérieur de la nacre des Bivalves Aetheriidae. La composition chimique de ces membranes a révélé leur nature péριοstracale.

CARTER et ALLER (1975) ont décrit des "structures calcifiées" au niveau du périostracum de nombreuses espèces de Bivalves. Les figures publiées par ces auteurs nous incitent à rattacher ces "structures" à deux catégories microstructurales distinctes : les spicules et les agrégats polycristallins isolés.

Nous avons encore observé au niveau du périostracum de *Gastrochaena sp.* des formations squelettiques, calcifiées, aragonitiques d'après le test de Meigen, et contenant une matrice organique. Leur morphologie sensiblement constante, leur caractère répétitif, la présence d'une matrice organique nous incitent à les classer dans le groupe microstructural des spicules. Des formations squelettiques semblables ont été décrites comme "spicules" par BOTTJER et CARTER (1980) et CARTER (1980) dans le périostracum d'autres espèces de Bivalves.

* Morphologie et microstructure des formations coquillières chez les Conchifères.

Classiquement, les strates minérales des coquilles de Conchifères sont l' "OSTRACUM" prismatique externe surmontant l' "HYPOSTRACUM" fait de nacre. On considère qu'une telle architecture est caractéristique des Mollusques primitifs ⁽¹⁾ (TAYLOR, 1973, CARTER, 1980). Il est vrai que parmi les Conchifères actuels ⁽²⁾ la microarchitecture nacropismatique se rencontre préférentiellement chez les Monoplacophores et les plus primitifs des Gastéropodes, des Bivalves et des Céphalopodes.

(1) On devrait plutôt parler des Conchifères primitifs, puisque nous avons vu que les Aplacophores et les Polyplacophores possèdent des structures squelettiques totalement différentes.

(2) Il est difficile de se prononcer sur l'agencement des cristallites dans les coquilles des trois classes fossiles : *Mattevia*, *Stenothecoïdea* et *Rostroconches*. En effet, ces formes, datant de l'époque Primaire, ont vu leurs coquilles remaniées et recristallisées, ce qui a détruit la microstructure initiale. Remarquons encore que la position systématique des *Mattevia* et des *Stenothecoïdea* est controversée à l'heure actuelle (RUNNEGAR et POJETA, 1974).

Au cours de l'évolution, on assiste au remplacement polyphylétique de la nacre par des microstructures entrecroisées, lamellaires-croisées puis entrecroisées complexes dans la plupart des cas.

- Les Monoplacophores actuels (*Neopilina*) ont une architecture nacrop Prismatique (ERBEN et al, 1968; POULICEK et JEUNIAUX, 1981). La strate nacrée est peu importante en regard de la strate de prismes qui occupe la plus grande partie de l'épaisseur de la coquille. Notons encore que les fourreaux gainant les prismes se "fondent" dans le périostracum sans discontinuité, tant chez *Neopilina galathea* (POULICEK et JEUNIAUX, 1981) que chez *Neopilina ewingi*, *N. bacescui* et *N. brunii* (MEENAKSHI, et al, 1970).

- Chez les Gastéropodes, la microarchitecture nacrop Prismatique est limitée aux coquilles d'Archeogastéropodes *Pleurotomariacea* et *Trochacea*. Chez les plus évolués des Archeogastéropodes et chez les Méso- et Néogastéropodes, les microstructures entrecroisées sont prépondérantes. Nous avons montré que cette transformation était polyphylétique (POULICEK, 1978).

Nos observations indiquent également que la strate de prismes régresse; son épaisseur diminue et elle a tendance soit à disparaître (nombreux Néogastéropodes) soit à être remplacée par une structure parfois appelée "blocky prismatic layer", correspondant à une microstructure homogène granulaire.

- Chez les Euthyneures, la régression évolutive de la coquille peut conduire à deux types de transformations structurales : soit l'acquisition d'une strate de calcitostracum en remplacement des microstructures lamellaires-croisées chez les Pulmonés *Limacidae* à coquille interne très réduite (POULICEK et VOSS-FOUCART, 1980; POULICEK et JASPAR-VERSALI, 1982), soit encore la transformation des structures lamellaires-croisées en structures aciculaires croisées, puis en structures hélicoïdales chez les Ptéropodes à mode de vie planctonique (POULICEK, 1978).

- L'évolution structurale des coquilles de Bivalves a été revue récemment par TAYLOR(1973)et CARTER(1980). La microarchitecture nacro-prismatique est restreinte aux coquilles des espèces primitives, dans chaque lignée évolutive : Nuculidae, Pinnidae, Mytilidae, ... Par la suite, ces microstructures sont remplacées par des microstructures lamellaires-croisées. L'étude fine de ces microstructures chez 150 espèces de Bivalves a permis à CARTER (1976, 1979) de proposer des caractères systématiques et une théorie phylogénétique sur la base de la microstructure de la coquille. L'auteur attire l'attention sur le caractère polyphylétique de ces microstructures lamellaires-croisées.

Selon CARTER (1980), l'évolution des microstructures calcitiques (microstructures feuilletées entrecroisées et feuilletées entrecroisées complexes) est caractéristique de certaines lignées au sein des Bivalves : nombreux Pteriomorpha, Mytilacea, quelques Chamacea et Veneracea.

- Les Nautilidae sont les seuls Céphalopodes de la nature actuelle à posséder une coquille dont la microarchitecture est nacro-prismatique. Chez les Spirulidae, la nacre se restreint aux septa des chambres. Chez les autres Céphalopodes à coquille interne, ou bien la coquille est architecturée selon une microstructure homogène (Sepiidae) ou bien la coquille n'est pas calcifiée (Loliginidae, Octopoda) ou enfin elle a totalement disparu.

- Chez les Scaphopodes qui ont été examinés, la coquille est architecturée selon le mode lamellaire-croisé.

* Composition chimique des formations cuticulaires
des Conchifères.

Nous avons regroupé l'ensemble des données
revues par GREGOIRE (1972) et celles, plus récentes, de DEGENS (1979), MEENAKSHI
et al. (1970) ainsi que quelques résultats personnels (POULICEK, 1978)
dans le tableau 8.

L'examen de ce tableau révèle que les constituants
protéiques du périostracum ont une composition nettement différente de
celle des matrices calcaires.

Les protéines du périostracum des Céphalopodes et
des Gastéropodes sont en effet plus riches en acide aspartique que celles
des strates calcifiées. Mais c'est surtout chez les Bivalves que la
différence de composition est frappante : les protéines du périostracum
sont notamment caractérisées par une teneur nettement plus faible en
acide aspartique et nettement plus élevée en glycine.

Le périostracum des coquilles de Conchifères est
constitué de protéines tannées par des ponts quinoniques (VOVELLE, 1972;
GREGOIRE, 1972; WAITE et WILBUR, 1976; WAITE, 1977; WAITE et al, 1979;
et WAITE et ANDERSEN (1980).

Toutefois, chez *Neopilina* (Monoplacophore) le
tannage du périostracum est très faible (MEENAKSHI et al, 1970).

Nous avons pu détecter la présence de chitine dans
le périostracum de plusieurs Gastéropodes et Scaphopodes. GOFFINET et
JEUNIAUX (1979) signalent sa présence au niveau des structures
périostracales de nombreux Bivalves. La teneur en chitine du périostracum
est cependant très variable : de 0,5 à 4 % du poids de la matière
organique chez les Gastéropodes (5 espèces), environ 4 % chez les Scapho-
podes (2 espèces), 0,1 à 7 % chez les Bivalves (GOFFINET et JEUNIAUX,

1979, 12 espèces). Dans trois cas cependant, la chitine n'a pu être détectée : il s'agit de deux Bivalves : *Nucula nucleus* et *Mytilus edulis* (GOFFINET et JEUNIAUX, 1979) et d'un Monoplacophore *Neopilina galathea* (POULICEK et JEUNIAUX, 1981). A l'heure actuelle, les variations de teneur en chitine du périostracum des Conchifères ne peuvent être reliées à aucune tendance évolutive particulière.

Les spicules et agrégats polycristallins dont nous avons signalé la présence dans le périostracum de quelques Bivalves sont aragonitiques. La matrice organique associée à ces formations squelettiques n'a pas été étudiée jusqu'à présent.

* Composition chimique des formations coquillières des Conchifères.

a) *Composition et minéralogie des strates calcifiées et teneurs en matière organique.*

La plupart des coquilles de Conchifères sont aragonitiques. La présence de calcite est exceptionnelle chez les Gastéropodes (Pulmonés Limacidae (POULICEK et VOSS-FOUCART, 1980; POULICEK et JASPAR-VERSALI, 1982); tandis que les microstructures calcitiques caractérisent seulement quelques lignées chez les Bivalves (CARTER, 1980). Monoplacophores, Scaphopodes et Céphalopodes se sont toujours révélés aragonitiques d'après le test de Meigen (voir remarque au bas de la page 12).

En ce qui concerne la matière organique des strates minérales, nous avons observé une réduction de sa teneur au cours de l'évolution. Ceci peut s'accomplir d'une part, par modification de l'architecture minérale (remplacement d'une strate minérale riche en matière organique, la nacre par exemple, par une microstructure nettement plus pauvre, telle la microstructure lamellaire-croisée), d'autre part, par diminution de la teneur en matière organique d'une microstructure constante dans une lignée évolutive (POULICEK, 1978).

b) Organisation moléculaire des matrices organiques.

Les matrices organiques des coquilles ont fait l'objet d'études nombreuses (pour revue voir GREGOIRE, 1972; DEGENS, 1979; CRENSHAW, 1980). Dans ce travail, nous nous limiterons à envisager la composition globale des protéines et la teneur en chitine des matrices organiques.

Les protéines peuvent constituer plus de 55 % du poids de la matrice organique des coquilles de Gastéropodes. Il s'agit en fait d'un complexe de plusieurs protéines, polypeptides, glycoprotéines... (VOSS-FOUCART, 1968, 1970; GOFFINET et JEUNIAUX, 1969; GREGOIRE, 1972; WEINER et al, 1977; POULICEK, 1978; CRENSHAW, 1980;...). Selon DEGENS (1979) et WEINER et TRAUB (1980), les protéines formant le "complexe insoluble" ont une conformation de feuille de rubans en zig-zag (forme β), polymérisées en chaînes antiparallèles. La chitine semble intégrée à ces complexes (WEINER et TRAUB, 1980). La nature des liaisons entre chitine et protéines n'a pas été élucidé à l'heure actuelle. HACKMAN (1960) avait proposé que la liaison entre chitine et protéines pourrait se faire par covalence entre les résidus aspartyl et histidyl des acides aminés et la chitine sous forme d'N-acylglucosamine. GOTTSCHALK et al (1962) proposent une liaison sous forme d'ester glycosidique entre ces résidus d'acetylglucosamine et le β -carboxyle des résidus aspartyl.

c) Composition en acides aminés des protéines de la matrice calcaïfîne.

Un grand nombre d'études ont visé à déterminer le spectre de composition en acides aminés des matrices calcaïfines extraites des coquilles de Conchifères. Le tableau 8 tente de résumer les principaux résultats de ces analyses. Remarquons tout d'abord que les compositions en acides aminés de protéines extraites de microstructures différentes sont également sensiblement différentes (GREGOIRE, 1972). Les données du tableau 8 portent sur des analyses globales de coquilles ce qui limitera les conclusions que nous pourrons en tirer.

TABLEAU 8 : COMPOSITION EN ACIDES AMINES DES MATRICES CALCAFFINES ET DU PERIOSTRACUM DES COQUILLES
DE CONCHIFERES (COMPILÉ D'APRES DES DONNEES DE DEGENS ET SPENCER, 1966; DEGENS, 1979;
MEENAKSHI ET AL, 1970; POULICEK, 1978).

Acides aminés (en nombre de résidus/100 acides aminés)	MONOPLACOPHORES	CEPHALOPODES		GASTEROPODES		BIVALVES		SCAPHOPODES
	Matrice calcaffine + péριοstracum	Matrice calcaffine	Péριοstracum	Matrice calcaffine	Péριοstracum	Matrice calcaffine	Péριοstracum	Matrice calcaffine
Nombre d'espèces	4	4	1	40	4	51	12	1
Acide aspartique	4,7 (3,4 - 6,1)	9,8 (7,5 -12,8)	22,4	11,4 (6,9-18,5)	14,4 (13,1-15,8)	13,6 (7,7-24,0)	37 (1,3-7,2)	10,2
Thréonine	1,5 (1,1-2,3)	3,4 (1,8-6,4)	4,8	4,6 (2,8-7,6)	5,3 (3,7-7,0)	2,8 (1,8-4,4)	2,2 (0,8-3,5)	6,0
Sérine	4,8 (4,1-5,9)	9,5 (6,2-14,6)	6,7	8,5 (5,8-12,4)	10,1 (8,1-12,6)	6,6 (4,3-10,2)	3,5 (2,1-5,9)	6,9
Acide glutamique	2,7 (1,9-3,9)	6,5 (4,2-12,8)	10,1	8,7 (5,2-14,5)	13,0 (11,9-14,2)	5,0 (3,5-7,2)	2,4 (1,0-3,8)	14,2
Proline	4,4 (2,9-5,9)	5,5 (1,5-20,5)	7,4	6,1 (3,6-10,2)	3,7 (3,2-4,3)	5,2 (2,8-9,8)	3,8 (2,8-5,4)	6,8
Glycine	42,3 (37,5-44,7)	15,3 (8,9-26,2)	13,2	15,3 (9,9-23,8)	7,7 (6,8-8,7)	27,1 (18,5-39,8)	51,2 (39,1-67,1)	13,5
Alanine	4,8 (4,3-5,6)	12,6 (7,4-21,6)	4,6	8,9 (5,2-15,3)	8,9 (8,1-9,9)	6,6 (4,3-10,1)	3,7 (2,3-6,2)	7,4
Cystéine	0,5 (0,2-0,6)	0,7 (0-6,5)	3,8	0,9 (0,4-2,3)	0,2 (0,1-0,5)	1,4 (0,6-3,3)	0,5 (0,1-1,4)	0,7
Valine	8,0 (7,1-8,7)	3,6 (2,0-6,4)	4,9	4,8 (3,4-6,9)	6,9 (6,6-7,2)	3,3 (2,2-4,9)	3,0 (1,6-5,5)	5,5
Méthionine	1,1 (0,8-1,5)	0,8 (0,5-1,3)	0,3	1,4 (0,6-3,1)	0,6 (0,4-0,9)	1,8 (0,8-3,9)	1,8 (0,6-5,6)	2,3
Isoleucine	3,8 (3,7-4,1)	2,1 (1,7-2,6)	2,8	3,1 (2,0-4,6)	5,7 (4,9-6,6)	2,0 (1,3,3,1)	1,2 (0,6-2,6)	5,0
Leucine	11,4 (9,8-13,1)	4,4 (2,9-6,7)	4,1	7,1 (5,1-10,0)	9,7 (9,1-10,3)	3,4 (2,6-4,4)	1,8 (0,9-3,5)	8,9
Tyrosine	0,5 (0,1-0,6)	3,3 (1,5-7,5)	1,2	1,1 (0,5-2,4)	1,1 (0,9-1,4)	1,1 (0,2-6,1)	3,0 (1,2-7,4)	-
Phénylalanine	3,4 (2,9-3,8)	3,0 (2,0-4,5)	1,9	2,4 (1,4-4,3)	3,7 (3,0-4,6)	3,0 (1,9-4,8)	4,3 (2,4-8,0)	2,5
Lysine	1,3 (0,9-1,6)	2,0 (0,5-8,3)	1,7	2,6 (1,7-4,1)	2,8 (2,0-3,9)	2,2 (1,3-3,8)	2,0 (1,4-2,9)	2,5
Histidine	0,7 (0,2-1,4)	0,5 (0-3,5)	-	0,3 (0,1-1,6)	0,1 (0-4,8)	0,4 (0,1-1,4)	0,5 (0,2-1,1)	0,4
Arginine	4,2 (3,0-5,1)	2,3 (1,0-5,6)	3,5	2,2 (0,9-5,2)	3,2 (2,3-4,5)	2,4 (0,6-9,6)	2,7 (1,3-5,5)	6,6

Si l'on excepte les résultats concernant les Monoplacophores (1), le résultat des analyses globales d'acides aminés présentent des points communs dans les 4 classes de Conchifères actuels. L'acide aspartique, la serine, l'acide glutamique, la glycine et l'alanine interviennent généralement pour plus de 50 % du nombre de résidus des 17 acides aminés décelés dans les "conchyolines". Ces caractères semblent d'ailleurs communs aux protéines calcifiées. Le spectre de composition en acides aminés des protéines extraites des ectocystes de Bryozoaires des cuticules de Crustacés, des otolithes de Poissons,... est assez semblable (DEGENS, 1979). Cependant certains détails dans la composition (rapports glycine/alanine, absence d'hydroxyproline et d'hydroxylysine, faible teneur en cystéine...) témoignent de l'originalité des "conchyolines" les différenciant des autres protéines de structure : collagène, kératine, fibroïne, élastine... Selon DEGENS et al (1967), une particularité des "conchyolines" réside dans leur variabilité au sein des Mollusques : la composition en acides aminés des autres protéines de structure est en effet beaucoup plus constante. On pourrait interpréter cette particularité comme un indice de l'hétérogénéité des "conchyolines".

Les spectres de composition en acides aminés des protéines insolubles extraites des coquilles d'une centaine d'espèces de Mollusques ont été soumis à l'analyse factorielle par GHISELIN et al (1967). Selon ces auteurs, plus de 90 % des variations interspécifiques de la composition chimique des matrices organiques dépendent de 4 groupes d'acides aminés covariants (thréonine - acide glutamique - glycine; isoleucine - leucine - valine; acide aspartique; lysine - histidine - arginine). Des modifications des proportions de ces différents groupes caractérisent les principales tendances évolutives.

(1) Les analyses portent sur des coquilles de *Neopilina* non débarrassées du périostracum; celui-ci se trouve en effet en continuité apparente avec les fourreaux des prismes. Il est donc particulièrement malaisé de l'isoler totalement des strates calcifiées.

Nous avons personnellement abordé l'étude des variations de composition en acides aminés des matrices organiques extraites de coquilles d'Opisthobranches (POULICEK, 1978). Si l'on examine les tableaux 9 et 10 où sont détaillées les compositions en acides aminés des fractions protéiques coquillières acidosolubles et insolubles, chez quelques espèces d'Opisthobranches. On constate que le spectre de composition est très semblable chez les différentes espèces, quelque soit le niveau évolutif atteint⁽¹⁾ et quelque soit le mode de vie (planctonique ou benthique). On ne retrouve pas les "groupes covariants" décrits par GHISELIN et al (1967). La parenté entre les espèces étudiées pourrait expliquer des variations de composition trop "discrètes" pour être détectées par une analyse globale.

d) Teneurs en chitine des matrices calcaïques des coquilles.

Nous avons mis en évidence la chitine dans la matrice organique des coquilles d'un grand nombre de Conchifères, appartenant aux cinq classes actuelles. GOFFINET et JEUNIAUX (1979) ayant montré que la teneur en chitine des matrices organiques extraites de microstructures différentes pouvait varier considérablement, nous en tiendrons compte dans la présentation systématique qui suit :

(1) : Rappelons que chez les Opisthobranches, la coquille subit une évolution régressive par enfouissement sous des pans dorsaux du manteau. La coquille devient interne, régresse puis disparaît, polyphylétiquement (POULICEK, 1978).

TABLEAU 9 : COMPOSITION EN ACIDES AMINES DE LA FRACTION PROTEIQUE INSOLUBLE EXTRAITE DE LA COQUILLE DE CINQ ESPECES D'OPISTHOBRANCHES (1).

	<i>Pyramidella terebelloides</i>	<i>Acteon tornatilis</i>	<i>Bulla punctulata</i>	<i>Philine aperta</i>	<i>Cavolinia longirostris</i>	$\bar{x} \pm \sigma$
Asp	16,51	16,37	15,33	15,59	14,78	15,72 \pm 0,65
Thr	6,31	6,12	6,84	6,78	6,07	6,42 \pm 0,33
Ser	9,73	9,89	8,25	9,35	8,09	9,02 \pm 0,71
Glu	13,35	13,74	13,49	13,97	11,91	13,29 \pm 0,72
Pro	2,98	2,78	3,32	4,21	3,40	3,54 \pm 0,63
Gly	8,45	7,65	10,01	11,86	13,21	10,24 \pm 2,07
Ala	8,89	8,20	8,20	9,05	9,98	8,86 \pm 0,66
Cys	-	-	-	-	-	-
Val	6,36	6,38	5,92	6,84	6,47	6,39 \pm 0,29
Met	++	1,09	++	++	++	+++
Iso	5,38	5,47	4,96	3,93	3,51	4,65 \pm 0,79
Leu	9,78	9,69	8,96	7,68	8,90	9,00 \pm 0,75
Tyr	0,66	0,96	1,65	+++	1,67	1,24 \pm 0,44
Phe	4,65	4,47	4,14	4,00	4,60	4,37 \pm 0,25
Lys	2,36	2,43	3,26	1,86	3,01	2,58 \pm 0,50
His	0,47	+++	++	+++	++	+++
Arg	4,21	4,92	4,64	3,34	4,38	4,30 \pm 0,54

(1): exprimé en nombre de résidus pour 100 acides aminés (valeurs corrigées pour la perte de thréonine et de sérine).

TABLEAU 10 : COMPOSITION EN ACIDES AMINES DE LA FRACTION PROTEIQUE ACIDOSOLUBLE ⁽¹⁾ EXTRAITE DE LA COQUILLE DE NEUF
ESPECES D'OPISTHOBRANCHES.

	<i>Pyramidella terebelloides</i>	<i>Acteon tornatilis</i>	<i>Hydatina zonata</i>	<i>Bulla punctulata</i>	<i>Atys naucum</i>	<i>Scaphander ligniarius</i>	<i>Philine aperta</i>	<i>Carolinia longirostris</i>	<i>Aplysia punctata</i>	$\bar{x} \pm \sigma$
Asp	13,23	6,84	12,01	10,96	7,28	7,05	6,88	9,99	11,81	9,56 \pm 2,42
Thr	5,27	4,89	6,15	5,93	5,01	4,97	4,60	4,33	4,32	5,05 \pm 0,61
Ser	13,68	23,89	15,61	17,62	23,46	23,57	25,94	18,50	18,34	20,07 \pm 4,01
Glu	17,75	16,84	14,41	15,16	17,47	17,22	16,51	14,27	14,16	16,09 \pm 1,36
Pro	9,08	6,70	6,60	6,09	4,04	2,98	3,62	6,50	6,32	5,77 \pm 1,79
Gly	18,45	20,47	16,81	21,30	20,55	21,61	21,86	16,54	18,35	19,55 \pm 1,94
Ala	10,55	7,89	9,60	9,06	9,06	8,81	8,80	9,35	7,94	9,01 \pm 0,77
Cys	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Val	4,29	2,45	3,30	3,26	2,91	2,89	2,77	4,59	3,53	3,33 \pm 0,67
Met	++	+	0,70	-	-	+	++	1,18	-	+++
Iso	2,10	1,39	1,95	1,73	1,45	1,55	1,63	1,99	2,11	1,77 \pm 0,26
Leu	4,47	1,96	3,75	3,35	2,10	2,16	2,17	2,79	4,26	3,00 \pm 0,86
Tyr	1,20	0,86	1,05	0,80	1,13	0,96	0,55	0,91	1,29	0,97 \pm 0,21
Phe	2,73	0,95	1,95	1,23	1,13	1,21	1,29	1,84	2,16	1,61 \pm 0,56
Lys	2,81	2,08	2,25	1,67	1,77	1,59	1,57	2,11	1,69	1,95 \pm 0,38
His	1,34	2,16	1,80	1,72	2,58	2,85	1,80	2,59	1,42	2,03 \pm 0,26
Arg	2,99	0,56	1,95	++	++	0,60	+++	2,43	2,28	1,37 \pm 0,97

(1) : exprimés en nombre de résidus pour 100 acides aminés (valeurs corrigées pour la perte de thréonine et de sérine), des protéines solubles dans une solution de HCl 0.5 N à 20°C, renouvelée jusqu'à décalcification complète.

- Monoplacophores. Nous avons décelé la chitine dans la coquille de *Neopilina galathea* (POULICEK et JEUNIAUX, 1981). La méthode enzymatique quantitative indique que la chitine totale représente 0,3 % du poids de la matrice organique des strates calcifiées (débarrassées du périostracum).

La chitine "libre" constitue environ 25 % de la chitine totale. L'application du test du chitosane et du test enzymatique qualitatif montrent que la chitine intervient dans la composition de la matrice organique des prismes, comme dans celle de la nacre. La réponse au test du chitosane, plus intense au niveau de la couche de nacre, suggère que la teneur en chitine est plus élevée au niveau de la nacre que dans les prismes.

- Gastéropodes. Nous envisagerons séparément les Proso-branches d'une part, les Opisthobranches et les Pulmonés d'autre part.

Au sein des strates calcifiées des coquilles de Proso-branches, on observe une tendance générale à la diminution de la teneur en chitine de la matière organique au cours de l'évolution. Cette observation est illustrée par le tableau 11.

D'une part, on assiste au remplacement des microstructures riches en chitine (nacre) par des microstructures entrecroisées, pauvres en chitine. D'autre part, il y a diminution de la teneur en chitine de la matrice calcaïfne au niveau d'une même microstructure, qu'il s'agit de la nacre ou de la microstructure lamellaire-croisée (tableau 11).

Chez les Opisthobranches et les Pulmonés primitifs, la coquille est essentiellement composée de plusieurs strates superposées de microstructure lamellaire-croisée (POULICEK, 1978). Le tableau 12 détaille les teneurs en chitine des strates lamellaires-croisées d'espèces caractéristiques de niveaux évolutifs variés. Comme on peut le constater, la teneur en chitine a tendance à croître régulièrement; cette tendance s'accroît dès que la coquille en voie de régression devient interne, en fin de lignée évolutive.

TABLEAU 11 : TENEURS EN CHITINE DE LA MATIERE ORGANIQUE EXTRAITE DE DIVERSES MICROSTRUCTURES COQUILLIERES DE PROSOBRANCHES (COQUILLES EXTERNES DANS TOUS LES CAS).

Position systématique	Nombre d'espèces étudiées	Chitine totale, en % du poids de matière organique (valeurs extrêmes)
<u>NACRE (Archéogastéropodes)</u>		
- Pleurotomariacea		
Pleurotomariidae	1	3,2
Haliothidae	2	3,3 - 4,0
- Trochacea		
Trochidae	3	2,1 à 3,0
Liotiidae	1	1,0
<u>MICROSTRUCTURES LAMELLAIRES-CROISEES</u>		
- Archéogastéropodes (Phasianellidae)	1	1,6
- Mésogastéropodes	6	0,3 à 0,9
- Néogastéropodes	4	0,01 à 0,3

TABLEAU 12 : TENEURS EN CHITINE DE LA MATIERE ORGANIQUE EXTRAITE DE DIVERSES MICROSTRUCTURES COQUILLIERES D'OPISTHOBANCHES ET DE PULMONES

Position systématique	Type de coquille	Nombre d'espèces étudiées	Chitine totale, en % du poids de matière organique (valeurs extrêmes)
<u>MICROSTRUCTURES LAMELLAIRES</u>			
<u>CROISEES</u>			
* <u>Opisthobranches</u>			
- Pyramidellacea	externe	1	0,4
- Céphalaspidea	externe	8	0,3 à 0,8
	interne	1	1,3
- Anaspidea	interne	3	3,9 à 8,4
- Pleurobranchacea	interne	2	7,6 à 7,9
* <u>Pulmonés</u>			
- Basommatophores	externe	2	0,4 à 1,1
- Stylommatophores	externe	2	2,1 à 3,0
<u>CALCITOSTRACUM</u>			
Pulmonés Stylommatophores Limacidae	interne	7	4,2 à 18,9

Les coquilles des Pulmonés les plus évolués, les Limacidae, sont composées d'une strate de calcitostracum (POULICEK, 1978 et 1980). Cette microstructure possède un taux de chitine nettement supérieur à celui des autres microstructures étudiées chez les Pulmonés et les Opisthobranches (tableau 12).

La teneur en chitine "libre" est élevée, de l'ordre de 40 à 80 % de la chitine totale.

- Bivalves. GOFFINET et JEUNIAUX (1979) ont étudié les variations évolutives de la teneur en chitine des coquilles de Bivalves. Il ressort de cette étude que la chitine est présente dans la coquille des 18 espèces analysées; toutefois la proportion de chitine est souvent très faible, dans le cas des microstructures prismatiques notamment.

La teneur en chitine de la nacre, du calcitostracum et des structures entrecroisées a tendance à diminuer lorsque l'on passe des Paleotaxodonta primitifs aux Pteriomorpha (Anisomyaires) et cette tendance s'accroît lors de l'évolution des Pteriomorpha. Par contre, la teneur en chitine des strates calcifiées a tendance à augmenter dans la lignée conduisant aux Heterodonta et aux Anomalodesmata (Adapédontes).

- Scaphopodes. Les teneurs en chitine des coquilles des deux espèces de Scaphopodes que nous avons envisagées sont très faibles, de l'ordre de 0,01 % du poids de la matière organique.

- Céphalopodes. Au cours de l'évolution des Céphalopodes, la coquille régresse après enfouissement au sein des tissus. En ce sens, l'évolution est donc parallèle à celle de la coquille des Gastéropodes Opisthobranches et Pulmonés (POULICEK, 1978). Au cours de l'évolution des Céphalopodes, le pourcentage en chitine des structures coquillières a tendance à augmenter considérablement, ainsi que cela apparaît à l'examen du tableau 13.

TABLEAU 13 : TENEURS EN CHITINE DES STRUCTURES COQUILLIERES DE QUELQUES CEPHALOPODES.

Position systématique	Nombre d'espèces étudiées	Structure	Teneur en chitine en % de la matière organique (valeurs extrêmes)	Références
<u>NAUTILOIDA</u> (coquilles externes) - Nautilidae	2	Nacre	2,9 à 3,4	GOFFINET, 1965 JEUNIAUX, 1963
<u>COLEOIDA</u> (coquilles internes) - Sepiida	1	Microstructure homogène	25,8	JEUNIAUX, 1963
- Teuthida	2	"Plume" (non calcifiée)	17,9 à 39,8	JEUNIAUX, 1963 POULICEK, résultats inédits.
- Octopoda	1	"Structure relique"	9,1	POULICEK, résultats inédits.

Au départ des Tétrabranchiaux (Nautilida), la lignée évolutive des Décapodes (Teuthida (Calmars) et Sepiida (Seiches)) se caractérise par un accroissement sensible du taux de chitine des structures coquillières. La lignée évolutive des Octopoda (Pieuvres, Eledones, Argonautes, ...) voit la disparition complète de la coquille. Les vestiges coquilliers retrouvés chez *Octopus vulgaris* contiennent une proportion élevée de chitine (9 % du poids de matière organique).

Remarques.

- 1) L'application de la méthode enzymatique de dosage de la chitine nous a donc permis de mettre en évidence ce polysaccharide dans toutes les coquilles de Conchifères examinées (71 espèces) contrairement au test du chitosane qui ne révèle sa présence que sporadiquement (MEENAKSHI et al, 1970; PETERS, 1972; MEENAKSHI et SCHEER, 1970;).
- 2) Bien qu'il ne s'agisse pas d'une structure coquillière au sens strict, nous avons envisagé également la composition chimique des opercules, chez une centaine d'espèces de Gastéropodes(POULICEK, 1982).

La chitine intervient dans la composition des opercules calcifiés, quelle que soit leur origine et la position systématique de l'espèce concernée. Les opercules cornés par contre en sont toujours totalement dépourvus (voir tableau en annexe 2 a).

Dans les opercules calcifiés, la chitine n'est présente que dans la matrice calcaire. La teneur est proportionnelle au taux de calcification de l'opercule (voir tableau en annexe 2 b).

Opercules simplement cornés et lames cornées des opercules calcifiés (voir tableau en annexe 2 c) contiennent des complexes protéiques tannés par des ponts quinoniques (VOVELLE, 1972) très comparables.

La matrice contient également des protéines dont la composition en acides aminés rappelle celle des conchyolines(voir tableau en annexe 2 d).

C) Discussion

a) Origine et évolution des structures cuticulaires chez les Mollusques.

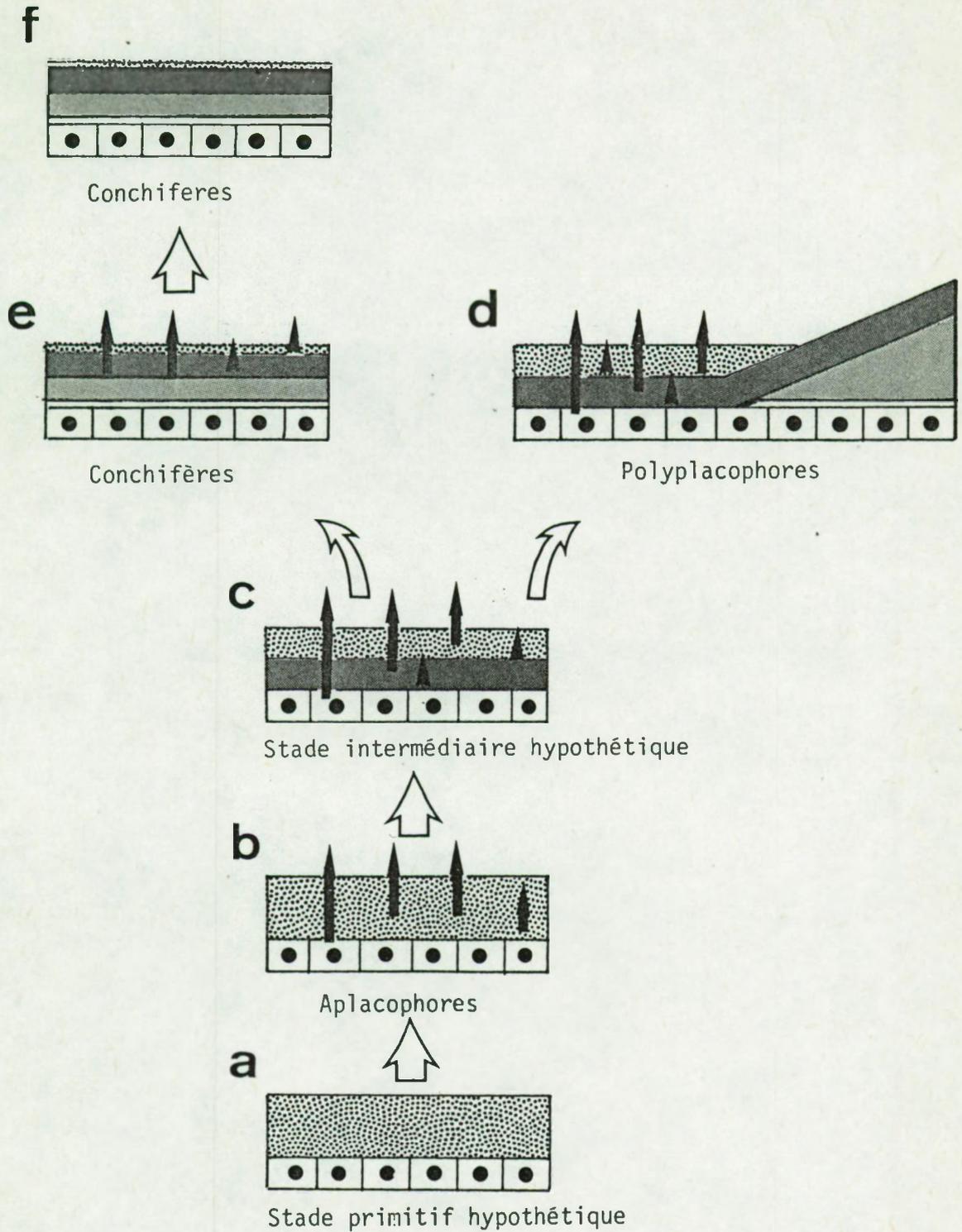
Selon STASEK (1972), les premières formes de coquilles, antérieures au Cambrien et par conséquent disparues sans laisser aucune trace, auraient été "a protective mucoïd coat produced over the dorsal surface of early representatives of the molluscan lineage" (fig. 20, a). La taille des organismes augmentant, cette "couverture mucoïde" dont la nature chimique n'est pas précisée, se serait transformée en cuticule.

D'après BEEDHAM et TRUEMAN (1968) la cuticule des Aplacophores actuels serait restée à ce stade primitif : cuticule chitino-protéique non sclérifiée (fig. 22, b et fig. 20, a). Chez les Aplacophores cependant, on observe des spicules calcifiés qui seraient une "innovation" caractérisant ce groupe (fig. 22, c et d; fig. 20, b). L'utilisation du carbonate de calcium pour la biominéralisation a été discutée par LOWENSTAM et MARGULIS (1980).

Chez les Polyplacophores, nous avons observé, couvrant la ceinture, une cuticule chitinoprotéique du type de celle des Aplacophores avec cette différence que la région interne est caractérisée par un léger tannage quinonique, que l'on n'observe pas chez les Aplacophores (BEEDHAM et TRUEMAN (1967). Selon ces auteurs, seule l'endocuticule tannée s'étendrait sur les strates calcifiées et constituerait le "péριοstracum" (fig. 20, d). La cuticule de la ceinture présente des spicules aragonitiques, comme celle des Aplacophores.

Chez les Conchifères enfin, le péριοstracum est une structure généralement chitinoprotéique, fortement tannée par des ponts quinoniques, contenant rarement des spicules aragonitiques (chez quelques espèces de Bivalves à caractères supposés primitifs dans leur lignée (CARTER, 1980).

Fig. 20 : Evolution des structures cuticulaires chez les Mollusques



LEGENDE



epithelium sécréteur
espace extra palléal



cuticule tannée par
ponts quinoniques
(= periostracum)



spicules aragonitiques



cuticule chitinoprotéique non tannée



strates calcifiées

Sur la base des différences de composition chimique entre les structures périostracales qu'il avait étudiées, GOFFINET (1965) émettait un doute sur l'homologie des structures périostracales chez les Conchifères. Les résultats exposés dans ce chapitre conduisent à interpréter le périostracum des Conchifères et celui des Polyplacophores comme dérivant de la cuticule des Aplacophores via un stade intermédiaire (fig. 20). Chez les Polyplacophores, l'épicuticule disparaîtrait complètement, de même que les spicules, le périostracum n'étant plus formé que par l'endocuticule. Chez les Conchifères, les spicules auraient également tendance à disparaître, mais le maintien d'une partie de l'épicuticule (fig. 20, a et f), d'importance variable suivant les lignées, expliquerait les différences de composition chimique de même que certaines différenciations morphologiques observées (BOTTJER et CARTER, 1980). Cette interprétation est en parfait accord avec l'hypothèse de BEEDHAM et TRUEMAN (1967) de l'homologie du "point X", où s'élabore le périostracum des Polyplacophores, avec les cellules du pli externe de la bordure palléale, où sont synthétisés et mis en place les constituants du périostracum des Bivalves.

b) Evolution des structures minérales chez les Mollusques.

Selon LOWENSTAM (1980), les premiers stades dans l'évolution des structures squelettiques calcifiées correspondent à la microstructure que nous avons appelée "agrégat polycristallin isolé". D'après CARTER (1980), l'évolution de la sécrétion des coquilles de Mollusques va dans le sens d'un contrôle de plus en plus fin des structures minéralisées. On peut donc considérer les spicules comme un stade peu évolué, caractérisé par un contrôle cellulaire de la sécrétion. Les Aplacophores actuels sont les témoins de ce niveau évolutif.

Les différentes strates coquillières sont sécrétées par un épithélium palléal (via l'espace extrapalléal). Pour l'édification de ces strates minérales, il y a contrôle tissulaire de la sécrétion. Ce niveau évolutif caractérise les Testaria (SALVINI-PLAWEN, 1980) : Polyplacophores et Conchifères.

Dans l'ensemble des Conchifères, c'est la microarchitecture nacroprismatique qui est considérée comme primitive (TAYLOR, 1973; CARTER, 1976, 1980).

Nous avons montré d'une part que l'architecture nacroprismatique caractérise les coquilles des Conchifères primitifs (Monoplacophores Gastéropodes, Céphalopodes et Bivalves primitifs). Nous avons souligné d'autre part le fait que, dans les différentes lignées évolutives, il y a régression de ces deux microstructure et tendance au remplacement par des structures entrecroisées : lamellaires-entrecroisées ou, plus rarement, feuilletées entrecroisées (chez les Bivalves Ptériomorpha et les Gastéropodes Pulmonés essentiellement).

Les microstructures lamellaires-croisées sont apparues indépendamment dans quatre classes de Conchifères et chez les Polyplacophores (fig. 24). CARTER (1976, 1980) a montré que les microstructures lamellaires-croisées ont évolué indépendamment et à diverses reprises au sein de chacune de ces lignées (arguments paléontologiques discutés par TAYLOR (1973) en ce qui concerne les Bivalves).

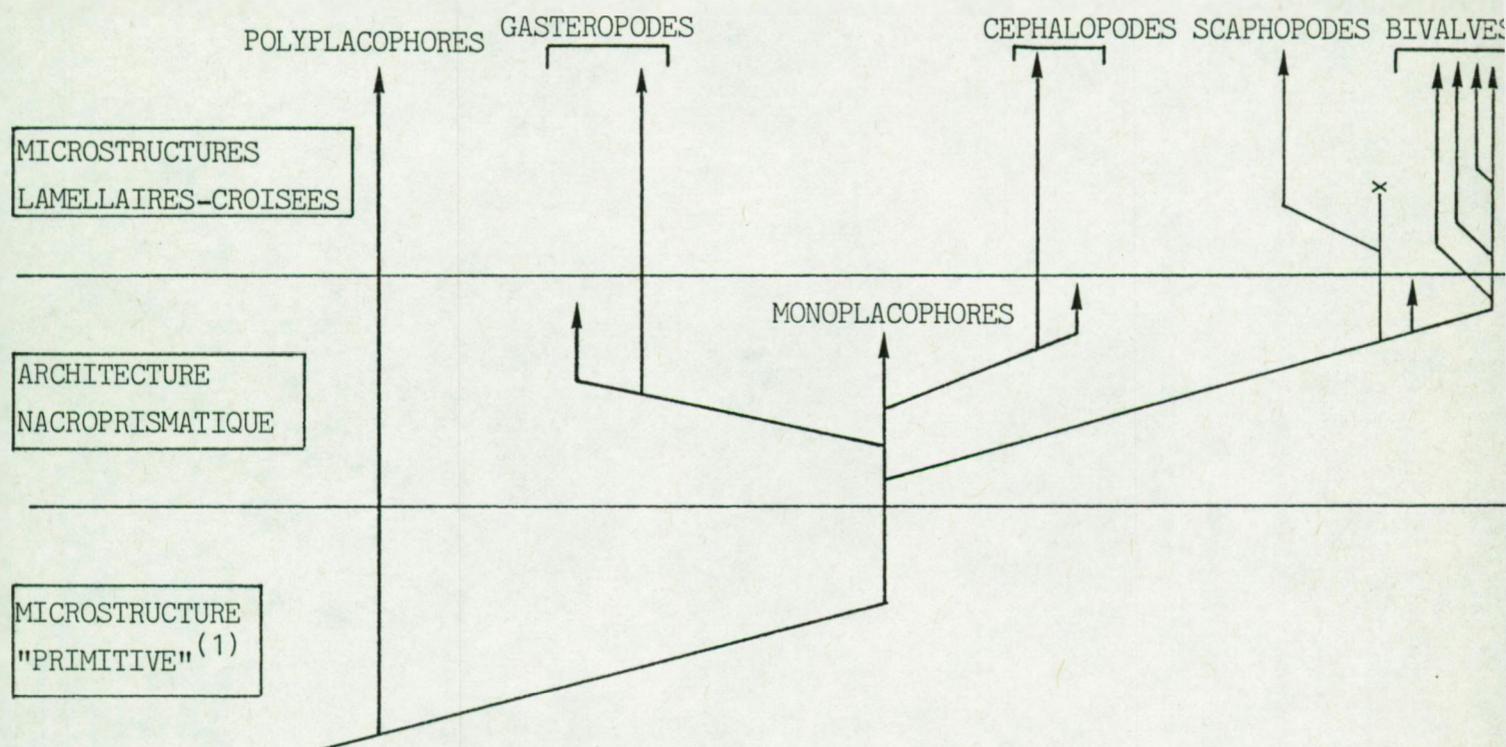


Fig. 21 : Polyphylétisme des microstructures lamellaires-croisées chez les Mollusques (relations phylétiques simplifiées d'après SALVINI-PLAWEN, 1980).

(1) Microstructures sphérulitiques vraisemblablement (CARTER, 1980).

Selon CARTER (1980), les structures lamellaires-croisées apparaîtraient en remplacement de la nacre. Cette hypothèse ne nous paraît pas pleinement justifiée, en effet,

- Les microstructures lamellaires-croisées ne remplacent pas toujours la nacre, les deux microstructures coexistent chez certains Bivalves fossiles (CARTER et TEVESZ, 1978). Ce n'est que plus tardivement, lors de l'évolution de cette lignée, que la nacre disparaîtra.

- Le myostracum palléal et l'hypostracum des Polyplacophores qui n'ont, semble-t-il, jamais été faits de nacre, appartiennent aux structures lamellaires-croisées.

- La coquille des Scaphopodes est constituée de trois strates de microstructures lamellaires-croisées. On ne possède aucun indice paléontologique ou embryologique suggérant que cette classe ait jamais développé une coquille possédant une strate de nacre.

- La substructure des tablettes de nacre, la topographie de matrices organiques "intracristallines", l'existence des feuilletts organiques interlamellaires rendent peu vraisemblable cette filiation.

Ce sont les microstructures prismatiques, qui à notre avis, sont plus vraisemblablement à l'origine des microstructures entrecroisées. Nous pouvons avancer les arguments suivants en faveur de cette façon de voir :

- La morphologie et l'arrangement des cristallites sont semblables dans ces deux types de microstructure : allongés dans le sens de l'épaisseur de la strate et juxtaposés. Bien que les prismes soient le plus souvent perpendiculaires à la surface, GAINEY et WISE (1975) ont décrit une "microstructure prismatique oblique" où les cristallites sont inclinés par rapport à la surface de la strate.

- La topographie des matrices organiques est semblable dans les deux microstructures : fourreaux gainant les cristallites, les monocristaux et/ou les lentilles minérales empilées selon l'axe des cristallites. Il n'existe pas de structure organique regroupant plusieurs cristallites (contrairement à la nacre, par exemple).

- Lors de l'ontogenèse des coquilles, une microstructure de type prismatique précède fréquemment les microstructures lamellaires-croisées (KOBAYASHI, 1980).

- La composition en acides aminés des protéines de la matrice organique des prismes d'une part et des microstructures entrecroisées d'autre part présentent des points communs (prédominance de la glycine), contrairement aux protéines de la matrice de la nacre dans lesquelles l'acide aspartique domine le plus souvent (AKIYAMA in GREGOIRE, 1972). Remarquons toutefois que les différences de composition en acides aminés entre les matrices organiques des diverses microstructures sont ténues et que certains travaux sont contradictoires à ce point de vue (pour revue, voir GREGOIRE, 1972).

Remarquons encore que les matrices organiques des prismes et des structures lamellaires-croisées ont des taux de chitine semblables (de 0,01 à 1 % du poids de matière organique) alors que la teneur en chitine de la nacre est en général plus élevée (de 1 à 6 % du poids de la matière organique).

- Les microstructures prismatiques sont très largement répandues dans les coquilles de Mollusques ce qui permettrait d'expliquer le polyphylétisme des microstructures lamellaires-croisées notamment chez les Polyplacophores où le myostracum est une microstructure lamellaire-croisée alors que chez les autres Conchifères il est de type prismatique (GREGOIRE, 1972). Dans cette optique, il serait particulièrement intéressant d'étudier la microstructure du myostracum musculaire des Paléoloricates, et plus particulièrement des Chelodidae de l'Ordovicien (RUNNEGAR et POJETA, 1974).

- Enfin, les microstructures prismatiques étant de nature OSTRACALES, c'est-à-dire mises en place par le bord du manteau et non par toute la surface de l'épithélium sous-jacent aux strates calcifiées (comme l'HYPOSTRACUM), cette hypothèse permettrait d'expliquer le fait que les coquilles de Bivalves et de Gastéropodes architecturées selon le mode lamellaire-croisé ne s'épaississent pas continuellement durant toute la vie, contrairement à la nacre précisément (CRENSHAW, 1980).

Nacre et prismes, structures primitives, possèdent des propriétés mécaniques supérieures à celles des microstructures entrecroisées (CURREY, 1976 et 1977, CURREY et TAYLOR, 1974). Toutefois, la microstructure lamellaire-croisée semble présenter certains "avantages" qui ont été discutés par CARTER (1976, 1980). Selon cet auteur, la micro-architecture composée de trois strates entrecroisées avec les lames de premier ordre de la strate intermédiaire disposés concentriquement par rapport à l'axe de croissance de la coquille des Bivalves intercepte les fêlures radiaires et les réoriente près de l'origine de la fêlure selon une direction perpendiculaire au sens de propagation initial de la fracture. Il en est de même dans la coquille des Conidae (CURREY et KOHN, 1976).

Remarquons encore que les microstructures entrecroisées plus "dures" (dans l'acception mécanique du terme (CURREY, 1976)) devraient en principe mieux résister à l'abrasion par des particules sédimentaires.

c) Evolution de la matrice calcaïfne des structures coquillières des Mollusques.

Selon GHISELIN et al (1967), les protéines de la matrice organique des strates minérales proviendraient de protéines de l'épithélium palléal : le spectre de composition en acides aminés des extraits palléaux de diverses espèces (appartenant aux Céphalopodes, Bivalves, Gastéropodes et Polyplacophores) présente de nombreuses ressemblances avec celui des protéines des matrices calcaïfines extraites des coquilles des mêmes espèces (DEGENS et al, 1967).

La composition en acides aminés des protéines des matrices calcaïques est cependant assez variable au sein du phylum.

GHISELIN et al (1967) et DEGENS et al (1967) ont mis en évidence des variations évolutives de la composition chimique de la matière organique des coquilles. Ces variations peuvent avoir une origine double - une modification de la composition en acides aminés d'une chaîne polypeptidique : élimination, remplacement ... d'un acide aminé (DEGENS et al, 1967);

- une modification de l'importance des protéines, glycoprotéines et polypeptides composant le complexe glycoprotéiques. En effet, les matrices sont hétérogènes (GREGOIRE, 1972; DEGENS, 1979; CRENSHAW, 1980).

Selon GHISELIN et al (1967, initialement, la matrice possédait une haute teneur en hexosamines (Nautilidae, Polyplacophores, Gastéropodes et Bivalves primitifs). Par la suite, cette teneur en hexosamines aurait eu tendance à se réduire chez les Gastéropodes Prosobranches et les Bivalves. Nous avons montré que la participation de la chitine à la constitution des coquilles de Mollusques, importante chez les Mollusques primitifs, a tendance à se réduire par la suite. Ceci pourrait expliquer partiellement la diminution du rapport hexamines/protéines lors de l'évolution des Prosobranches et des Bivalves.

Chez les Céphalopodes et les Opisthobranches, par contre, nous avons montré que la teneur en chitine des coquilles reste élevée ou augmente chez les espèces évoluées. Chez ces espèces (*Sepia*, *Loligo*, *Aplysia*, ...), DEGENS et al (1967) constatent d'ailleurs que le rapport hexamine/protéine reste élevé.

Une autre tendance que nous avons observée est la diminution de la teneur en matière organique et donc l'augmentation du taux de calcification des coquilles au cours de l'évolution. Selon DEGENS (1979) ceci pourrait s'expliquer par la "perte" de certaines séquences des chaînes protéiques.

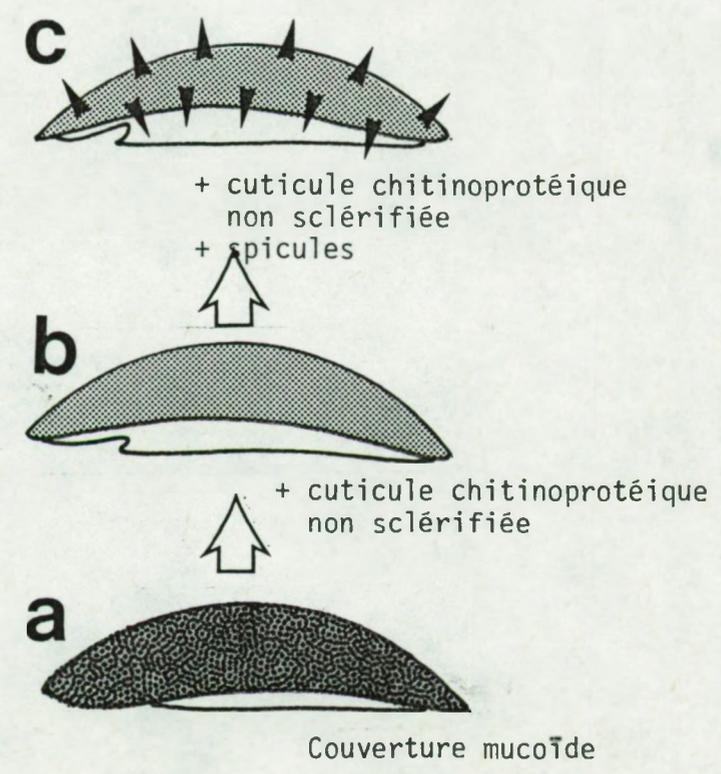
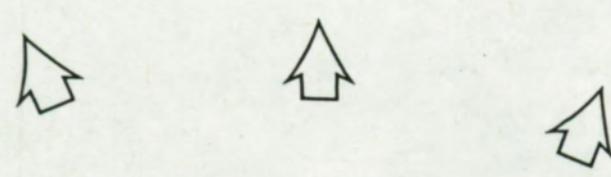
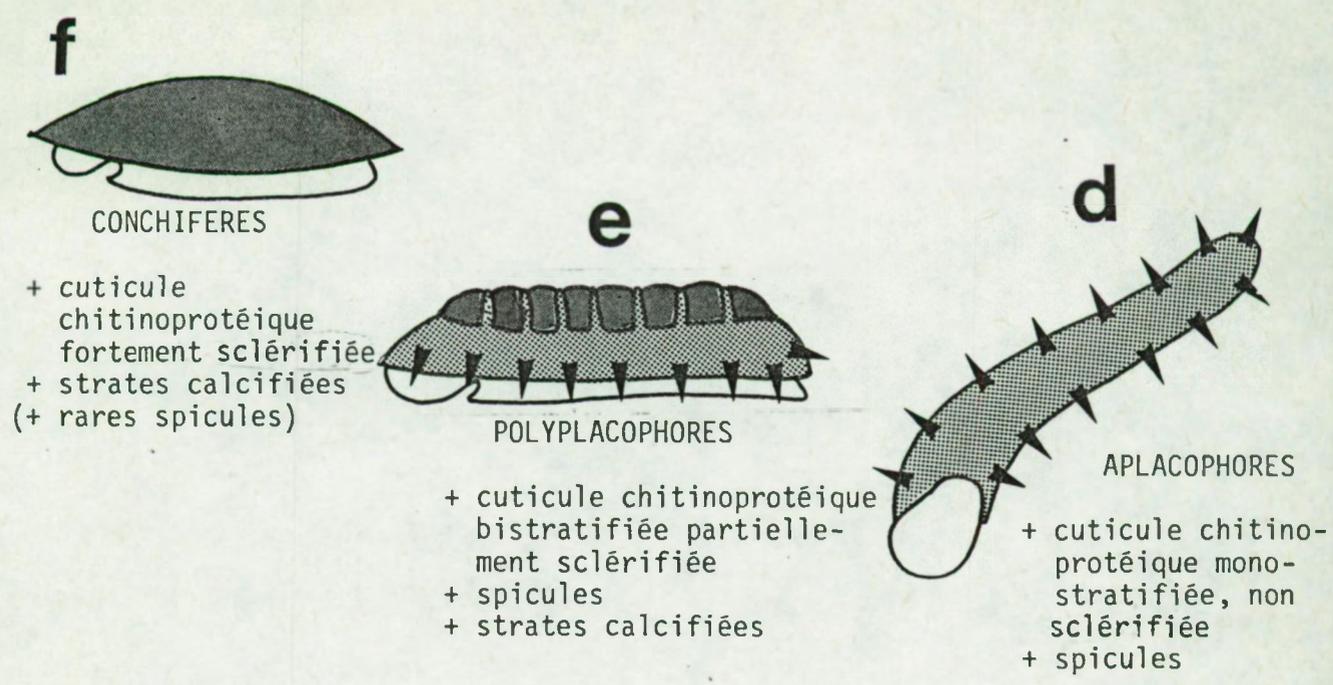
Les interprétations "fonctionnelles" données par certains auteurs de ces variations évolutives sont hasardeuses : en effet, pour interpréter l'évolution du "mécanisme de la calcification" chez les Mollusques à partir des matrices organiques "gelées" dans les coquilles, il faudrait supposer que tous les composants des réactions sont immobilisés au sein des strates calcifiées et qu'il ne peut y avoir de remaniements des matrices organiques lors de la vie de l'organisme. Il semble à présent démontré que tel n'est pas le cas (POULICEK et VOSS-FOUCART, 1980; CRENSHAW, 1980,...): la matrice organique des coquilles (du moins certains composants tels que la chitine) peut être dégradée à certains moments des cycles vitaux de l'organisme, les strates minérales (et leur matrice organique) peuvent être résorbées à partir du liquide extrapalléal,... De plus GORDON et CARRIKER (1980) ont montré que des phénomènes de sclérotisation (tannage quinonique) peuvent se passer au sein des coquilles, postérieurement au dépôt de la phase minérale, ce qui indique que la coquille est une structure plus vivante qu'on ne le pense généralement.

d) Conclusion.

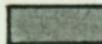
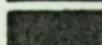
Nous avons scindé les formations squelettiques des Mollusques en structures cuticulaires et structures coquillières.

Les structures cuticulaires sont d'abord présentes sous la forme d'une cuticule chitinoprotéique monostratifiée comprenant des spicules aragonitiques. C'est ainsi qu'on l'observe chez les Aplacophores, où elle est la seule formation "exosquelettique" présente. Chez les Polyplacophores, la cuticule se différencie en exo- et endocuticule chitinoprotéiques. L'endocuticule est tannée par ponts quinoniques; elle forme le "péριοstracum" des cérames. La cuticule de la ceinture contient des spicules aragonitiques du même type que ceux des Aplacophores. Chez les Conchifères, l'exocuticule disparaît et l'endocuticule, devenue le "péριοstracum" se restreint à une mince pellicule chitinoprotéique

Fig. 22 : Origine et évolution des structures coquillières chez les Mollusques



LEGENDE

-  Mucus
-  Cuticule chitinoprotéique
-  Strates calcifiées
-  Spicule

(contenant rarement des spicules aragonitiques) fortement tannée par des ponts quinoniques, et dont la composition en acides aminés est sensiblement différente de celle des protéines des matrices calcaffines.

Les structures coquillières, initialement nacroprismatiques chez les Conchifères sont remplacées par des microstructures entrecroisées au cours de l'évolution. Les microstructures lamellaires-croisées dériveraient polyphylétiquement de la microstructure prismatique et non de la nacre à laquelle elles se substituent. La matrice calcaffine des strates minérales des coquilles est chitinoprotéique. Il existe des points communs entre les compositions des protéines des matrices calcaffines de toutes les coquilles examinées, de même d'ailleurs qu'avec celles des matrices d'autres structures squelettiques calcifiées.

La teneur des matrices organiques coquillières en hexosamines, et plus particulièrement en chitine, a tendance à diminuer au cours de l'évolution des Prosobranches et des Bivalves. L'importance de la chitine par contre a tendance à augmenter au cours de l'évolution dans les coquilles d'Opisthobranches, de Céphalopodes et de Polyplacophores simultanément d'ailleurs à la tendance à la formation d'une coquille interne et à son évolution régressive.

IIème PARTIE

BIOMASSE ET BIODEGRADATION DES COQUILLES DE

MOLLUSQUES EN MILIEU MARIN

Il est très remarquable qu'une foule d'animaux tire parti des coquilles mortes. Rien ne peut mieux sanctionner la valeur biologique de l'abri que les Mollusques se construisent à eux-mêmes. Durant leur vie, les Mollusques se réservent autant qu'ils le peuvent l'usage de leur propre maison, mais dès qu'ils sont morts, le précieux objet est vivement convoité.

P.H. FISHER

Vie et Moeurs des Mollusques, 1950.

Les géologues ont souvent affirmé que la Méditerranée est un "immense laboratoire d'étude de la sédimentologie". Les sédimentologues s'intéressent beaucoup aux fonds méditerranéens et, tout comme les écologistes et les océanographes, voudraient pouvoir expliquer les avatars des restes squelettiques, entre le moment de la mort des organismes qui les ont élaborés jusqu'au recyclage de leurs éléments constitutifs dans la phase soluble ou sédimentaire des cycles biogéochimiques.

Afin de mieux comprendre les échanges au sein du système biomasse vivante - biomasse détritique, nous allons tenter, dans les deux chapitres qui suivent, de préciser sur le plan quantitatif l'apport des coquilles de Mollusques à la constitution des sédiments marins, en Méditerranée occidentale, sur la côte ouest de la Corse essentiellement. Notre regard se voudrait celui d'un écologiste et d'un océanographe : nous voulons chercher à définir l'importance quantitative des polymères organiques et du calcaire d'origine biologique et le sort de ces substances dans l'environnement marin. Chitine, scléroprotéines et carbonate de calcium constituent l'essentiel de la masse des structures coquillières ainsi que nous l'avons vu dans les deux premiers chapitres de ce travail. Les proportions et les relations entre ces trois composants varient au sein des coquilles de Mollusques et nous avons décrit ces modifications dans les différentes lignées évolutives.

Les coquilles ayant des compositions différentes, il est important de savoir quels sont les groupes systématiques qui contribuent le plus largement à la constitution des sédiments. Dans quelle mesure la fraction organoclastique des sédiments marins est-elle alimentée par le carbonate et la matière organique des coquilles ? Notre chapitre 3 tentera de répondre à cette question.

En fonction de la vitesse de biodégradation des coquilles, l'azote, le carbone et le calcium seront remis rapidement en circulation, ou, au contraire, s'accumuleront dans les sédiments. Quelles sont les modalités et le rythme de dégradation du carbonate de calcium et de la matrice organique des coquilles ? Nous proposerons des éléments de réponse à cette question dans le chapitre 4, qui terminera ce travail.

CHAPITRE III : PARTICIPATION DES COQUILLES DE MOLLUSQUES A LA
CONSTITUTION DES SEDIMENTS EN BAIE DE CALVI :
SPECTRE FAUNISTIQUE ET BIOMASSE COQUILLIERE.

1.- INTRODUCTION

Le plateau continental des côtes nord-ouest de la Corse, décrit du point de vue tectonique par GIERMANN (1969), est partout recouvert de sédiments bioclastiques, constitués en grande partie par des débris d'organismes, généralement benthiques, qui ont vécu soit sur les rochers bordant les côtes soit dans les milieux sédimentaires qu'ils contribuent à constituer après leur mort. Parmi ces organismes, les Mollusques constituent le groupe dominant.

Ainsi que le souligne JEUNIAUX (1981), la baie de Calvi présente une configuration spécialement favorable pour l'étude d'un phénomène important en écologie marine : la formation des sédiments à partir de matériaux organiques et la transformation morphologique et chimique de ceux-ci.

La réalisation de ce programme suppose une parfaite connaissance préalable des grandes unités écologiques et de la faunistique de cette région.

L'étude bionomique du plateau continental des côtes nord-ouest de la Corse a été entreprise par VAISSIERE et son équipe (Université de Nice). Nous nous sommes servi de la carte préliminaire des biocénoses dressée par cette équipe afin de localiser les unités écologiques prospectées.

Pour notre part, nous avons entrepris l'étude faunistique des Mollusques testacés de la baie de Calvi.. Les résultats sont exposés ci-après.

Ensuite nous avons déterminé l'importante quantitative des différents composants d'une série de sédiments, caractéristiques de diverses biocénoses bien représentées en baie de Calvi.

2.- IDENTIFICATION ET PARTICULARITES DES RESTES COQUILLIERS (1)
PARTICIPANT A LA CONSTITUTION DES SEDIMENTS EN BAIE DE
CALVI.

A) Introduction.

Les connaissances concernant la faune malacologique marine des eaux corses sont pauvres. Les ouvrages qui en traitent spécifiquement sont anciens et fragmentaires (PAYRAUDEAU, 1828; REQUIEN, 1848). Mais la systématique des Mollusques a changé et nombre d'espèces naturelles ont été décrites. Aussi, l'absence de données fiables dans la littérature nous a conduit à opérer un nouvel inventaire des Mollusques testacés dont les restes ont été rencontrés dans les sédiments de la baie de Calvi.

Nous insistons sur le fait qu'il ne s'agit pas d'une liste faunistique "classique" : nous envisageons aussi bien les organismes vivant au niveau des sédiments prospectés que les organismes dont on y trouve les restes alors qu'ils vivent ailleurs.

B) Matériel et méthodes.

Les sédiments examinés ont été recueillis en baie de Calvi au départ de la station océanographique STARESO. Les points de prélèvements ont été repérés sur la carte préliminaire des biocénoses benthiques en baie de Calvi, réalisée par VAISSIERE et collaborateurs à partir du N.O. Winnaretta Singer (Monaco). Les biocénoses ont été déterminées et caractérisées par la méthode de PERES et PICARD (1964) et PICARD (1965).

Les échantillons de sable intermatte (SI₁, SI₂ et SI₃) ont été récoltés manuellement en plongée autonome. Les autres sédiments ont été récoltés à l'aide d'un grappin Shipek, à partir du N.O. Recteur Dubuisson (Liège). La profondeur du prélèvement a été évaluée à l'échosondeur (grappin) ou au profondimètre à bain d'huile. Le navire a été positionné par rapport à des repères terrestres.

(1) : Nous entendons nous limiter évidemment aux restes de coquilles de Mollusques et ne prenons pas en considération les "coquilles" de Brachiopodes, d'ailleurs très peu abondants sauf dans certains gisements bien définis (FALCONETTI, 1980).

C) Structure spécifique de la masse organoclastique coquillière des principaux types de sédiments en baie de Calvi.

Nous avons choisi 10 types de sédiments très caractéristiques, correspondant à 5 biocénoses de la classification de PERES et PICARD (1964) : Sable des chenaux intermatte de l'herbier à Posidonies (SI₁, SI₂ et SI₃), Sable Grossier sous l'influence des courants de Fond (=sable à Amphioxus, SGCF₁ et SGCF₂), Détritique côtier (DC, DC pral (faciès à Prâlines), FMI (Fond Meuble Instable)), Détritique du Large (DL) et Vase Bathyale (V.B.). Ces sédiments prélevés en différents sites de la baie de Calvi (v. fig.23) correspondent aux tranches bathymétriques allant de l'infralittoral (- 15 m) au domaine bathyal. Aux analyses faunistiques portant sur ces sédiments, nous avons joint la liste des Gastéropodes recueillis dans la biocénose à algues photophiles, faciès à *Cystoseira stricta*, entre 3 et 24 mètres de profondeur.

Les listes d'espèces observées dans ces différents types de biocénoses sont présentées en annexe (annexe 3).

a) Richesse spécifique.

L'examen des différents sédiments récoltés a révélé la présence de 263 espèces de Mollusques testacés identifiables. De nombreux restes trop usés ou de détermination difficile n'ont pu être déterminés que jusqu'au niveau générique.

Parmi les 263 espèces identifiées, 67 % sont des Gastéropodes, 27 % des Bivalves, 4 % des Polyplacophores et 2 % des Scaphopodes. On notera la très nette prédominance des restes de Gastéropodes au niveau des sédiments de la baie de Calvi, contrairement à d'autres localités méditerranéennes où les Bivalves dominent nettement la malacofaune (HAAS, 1953; DRAGO, comm. pers.).

La faune malacologique de la Méditerranée comporte approximativement 1380 espèces (PIANI, 1980) (voir tableau). Si l'on déduit de ce chiffre les Mollusques non testacés, les abyssaux, ceux qui sont typiquement lusitaniens ou endémiques de la Mer Adriatique, on arrive à plus ou moins 800 espèces. De ces 800 espèces, 263 ont été trouvées dans une dizaine de kilogrammes de sédiments (voir tableau). Il semble donc que la baie de Calvi présente une remarquable richesse faunistique malacologique.

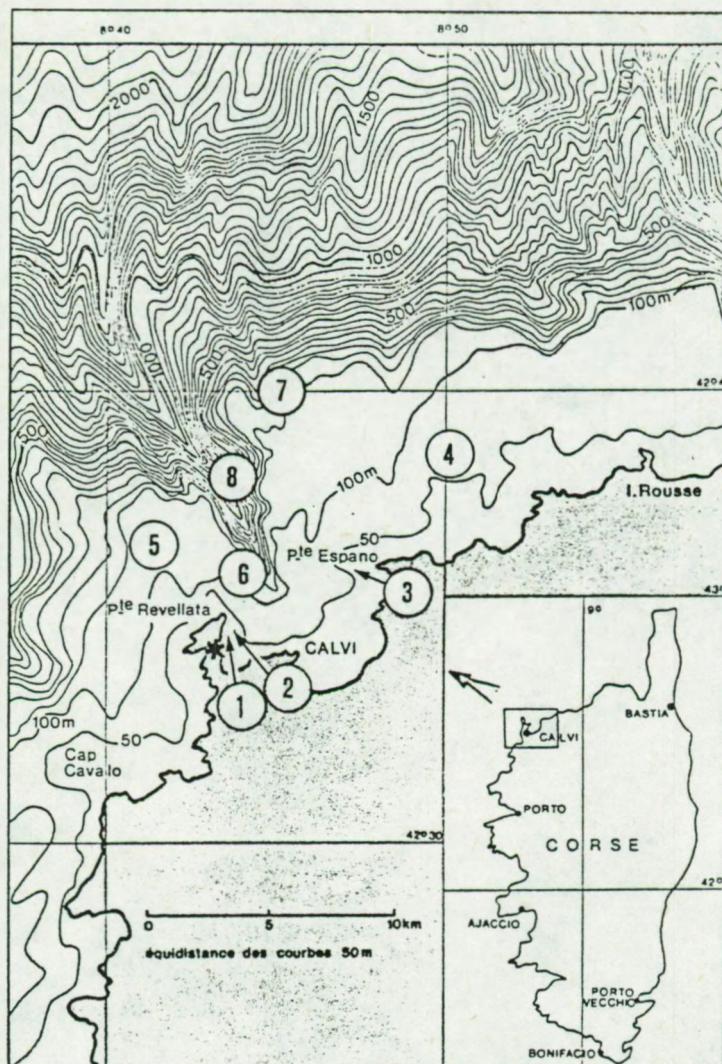


Fig. 23 : Localisation des points de prélèvements de sédiments en baie de Calvi (spectres faunistiques)

✱ : Localisation de la station océanographique STARESO

1 : SI_1 , sable intermatte (- 15 m)

2 : SI_2 et SI_3 , sable intermatte (- 35 m)

3 : $SGCF_1$ et $SGCF_2$, sable grossier sous l'influence des courants de fond (- 45 m)

4 : DC, détritique côtier (- 60 m)

5 : DC pral., Faciès à Prâlines du détritique côtier (- 90 m)

6 : FMI, fond meuble instable (- 78 m)

7 : DL, détritique du large (- 160 m)

8 : VB, vase Bathyale (- 410 m)

(Carte du Musée Océanographique de Monaco, n° 10 (1961))

Les Gastéropodes de la biocénose à algues photophiles (*Cystoseira stricta*) ont été récoltés en plongée autonome, à l'aide d'une suçeuse à air comprimé. Tous nos prélèvements ont été réalisés en double.

Les sédiments non lavés ont généralement été transférés dans l'alcool 70° puis séchés à l'étuve à 50°C. Certains échantillons cependant n'ont pas été séchés afin de permettre des dosages ultérieurs.

Pour chaque type de sédiment, nous avons examinés environ deux kilogrammes de matériel séché, soigneusement homogénéisé. Tous les restes de Mollusques ont été triés et isolés sous la loupe binoculaire. Les restes triés ont été déterminés, par nous-même jusqu'à l'espèce quand l'état de conservation de la coquille le permettait, ou confiés à divers spécialistes.

Les listes faunistiques des Mollusques des faciès à *Cystoseira stricta* (biocénose des algues photophiles) ont été établies pour des surfaces de rocher de 4 m² environ. Les Mollusques ont été prélevés à la "suçeuse" dans une dizaine de localités entre 3 et 24 mètres de profondeur, aux alentours de STARESO.

A l'heure actuelle, seules quelques institutions possèdent la littérature nécessaire à l'étude taxonomique approfondie de toutes les espèces de Mollusques que nous avons trouvées. Cette situation nous a contraint à déterminer les restes coquilliers à l'aide de la littérature récente, traitant des Mollusques méditerranéens dans leur ensemble (NORDSIECK, 1968, 1969 et 1972; PARENZAN, 1970, 1974 et 1976; CAPROTTI, 1979; PIANI, 1980). Nos déterminations présentent donc essentiellement les mêmes lacunes et seront sujettes aux mêmes critiques que les travaux cités ci-dessus.

Afin de rendre plus aisée l'interprétation des noms avancés dans les tableaux des annexes 3 et 4, nous avons tenu à suivre, dans la plupart des cas, l'avis de F. NORDSIECK; les noms de genres et d'espèces doivent donc être compris "sensu NORDSIECK"⁽¹⁾.

(1) : Il est bien évident que cette liste ne possède pas d'intérêt taxonomique proprement dit. Nous sommes conscients de la relative incertitude des déterminations basées uniquement sur l'examen des coquilles. Signalons toutefois que nombre de ces déterminations ont été vérifiées et confirmées par des systématiciens spécialistes : G.POPPE (co-auteur de ces listes), R.VANBELLE (déterminations des Polyplacophores), R. CHRISTIAENS (contrôle des déterminations de patellomorphes), R.HOUART (contrôle des déterminations de Muricidae), L.GERMAIN (contrôle des déterminations de Cardiidae et Arcidae), P.PIANI (détermination et contrôle des déterminations de Rissoacea). D'autres spécialistes ont encore été contactés pour des questions portant sur des points précis : F.NORDSIECK, C.FALCONETTI, F.GIUSTI, PH.BOUCHET, A.WAREN, I.DIGERONIMO, J.C. ROSSO, L.VINYAS,...

TABLEAU COMPARATIF DE LA RICHESSE MALACOLOGIQUE DE LA MEDITERRANEE
EN GENERAL, ET DE LA BAIE DE CALVI EN PARTICULIER

Groupe systématique	Nombre d'espèces en Méditerranée	Nombre d'espèces à Calvi	% des espèces présentes à Calvi
Archéogastéropodes	106	41	39
Mésogastéropodes (1)			
Rissoacea	120	42	35
Autres	250	26	10
Néogastéropodes (1)			
Turridae	110	12	9
Autres	110	24	22
Opisthobranches	300	31	10
Bivalves	350	67	19
Polyplacophores	22	10	45
Scaphopodes	14	6	43
Total	1382	263	19

(1) Parmi les Méso- et Néogastéropodes déterminés, on observe une nette prédominance des petites espèces. Ceci tient vraisemblablement au faible volume de sédiment examiné. De plus, la technique de prélèvement utilisée, le grappin SHIPPEK, rend fortement improbable la capture des grandes espèces.

Le nombre d'espèces observées est très différent dans les diverses tranches bathymétriques prospectées.

- Etage infralittoral (3 à 40 m.) : 167 espèces;
- Etage circalittoral (40 à 120 m.) : 142 espèces;
- Etage de transition circalittoral/bathyal (FALCONETTI, 1980)
(140 à 200m.) : 36 espèces;
- Etage bathyal (au delà de 250 m.) : 30 espèces.

On remarque la diminution classique du nombre des espèces présentes en fonction de la profondeur.

Remarque : Une étude faunistique telle que celle que nous avons entreprise devait déboucher sur des conclusions d'ordre systématique et biogéographique. Malgré les réserves que nous avons émises à propos des déterminations basées exclusivement sur l'examen des coquilles, nous nous sommes livrés ailleurs à quelques considérations d'ordre taxonomique et biogéographique (POULICEK, 1981; POULICEK et POPPE, 1982) qui sortent du cadre de ce travail.

b) Age des coquilles.

L'abondance des restes de coquilles à l'état juvénile est frappante. 69 espèces (soit 26 % du total des espèces rencontrées dans les sédiments) ont été observées à l'état juvénile EXCLUSIVEMENT et plus de 60 % des espèces sont rares à l'état adulte. Quant aux espèces dont les coquilles ont été observées au stade adulte, celles-ci étaient accompagnées de restes de coquilles juvéniles dans 95 % des cas. Ce caractère se manifeste à tous les niveaux prospectés jusqu'ici, de la zone infralittorale à l'étage bathyal. Dans les *Cystoseira* cependant, la dominance des coquilles juvéniles est moins nette (40 % des coquilles trouvées à l'état juvénile).

Sachant que les coquilles juvéniles ont une composition chimique sensiblement différente de celle des coquilles adultes (chapitre II, § 3-B) c), on comprend aisément l'importance que peut revêtir la dominance des coquilles juvéniles du sédiment pour la constitution du "pool" de matière organique sédimentaire.

c) Analyse comparée des associations détritiques occupant les différents sédiments.

On peut apprécier la similitude de composition des associations détritiques observées au niveau des différents sédiments en évaluant le coefficient de similitude d'OCHIAI des spectres faunistiques des sédiments comparés deux à deux (Test de Présence-Absence d'une espèce)⁽¹⁾.

(1): Nous n'avons pas voulu inclure les espèces de Mollusques dont les coquilles se retrouvent au niveau des sédiments profonds dans l'étude mathématique des "affinités de composition des associations détritiques" rencontrées au niveau des autres types de sédiments. En effet, les Mollusques dont les restes ont été observés dans les sédiments relevant des biocénoses du Détritique du Large et de la vase Bathyale sont typiques de ces milieux. De plus leur faible diversité (36 et 30 espèces respectivement) rend peu significatif le calcul du coefficient de similitude. De toute évidence, les compositions faunistiques de ces deux derniers milieux montrent de nettes ressemblances, nous conduisant à isoler ces deux types de prélèvement par rapport à tous les autres prélèvements de faible et moyenne profondeur d'autre part.

Le tableau suivant détaille les valeurs du coefficient de similitude pour les sédiments de faible et moyenne profondeur comparés 2 à 2.

TABLEAU 14 : VALEURS DU COEFFICIENT DE SIMILITUDE D'OCHIAI POUR LES SEDIMENTS DE FAIBLE ET MOYENNE PROFONDEURS COMPARES DEUX A DEUX.

(1)	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SI _{tot}	SGCF ₁	SGCF ₂	SGCF _{tot}	DC	FMI
SI ₂	0,525	-	-	-	-	-	-	-	-
SI ₃	0,508	0,649	-	-	-	-	-	-	-
SI _{tot}	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SGCF ₁	0,407	0,530	0,482	-	-	-	-	-	-
SGCF ₂	0,340	0,478	0,392	-	0,690	-	-	-	-
SGCF _{tot}	-	-	-	0,467	-	-	-	-	-
DC	0,414	0,439	0,462	-	0,571	0,430	-	-	-
FMI	0,282	0,455	0,399	-	0,420	0,316	-	0,513	-
DC _{pral}	0,432	0,517	0,453	-	0,541	0,484	-	0,495	0,477
DC _{tot}	-	-	-	0,566	-	-	0,514	-	-

(1) Abréviations : SI₁ : Sable Intermatte (-15m); SI₂ et SI₃ : Sable Intermatte (-35m); SI_{tot} : ensemble des espèces trouvées en SI₁, SI₂ et SI₃; SGCF₁ et SGCF₂ : Sable Grossier sous l'influence des Courants de Fond (-45m); SGCF_{tot} : ensemble des espèces trouvées dans SGCF₁ et SGCF₂; DC : Détritique Côtier (-60m); FMI : Fond Meuble Instable (-78m); DC_{pral} : faciès à Prâlines du Détritique Côtier (-90m); DC_{tot} : ensemble des espèces trouvées dans les différents faciès du Détritique Côtier (DC, FMI et DC_{pral}).

d) Discussion

* Prélèvements d'un même type de sédiment à la même profondeur.

Les valeurs les plus élevées du coefficient de similitude sont observées en comparant les prélèvements de même provenance et de même profondeur : SI_2 et SI_3 , ou $SGCF_1$ et $SGCF_2$ respectivement 0,649 et 0,690. Ceci montre la relative homogénéité du sédiment au point de vue qui nous intéresse ici : les spectres faunistiques sont très semblables dans les deux échantillons d'un même prélèvement à une même profondeur.

* Prélèvements d'un même type de sédiment à des profondeurs différentes.

En comparant deux prélèvements d'une même biocénose mais provenant de profondeurs différentes (SI_1 d'une part, SI_2 et SI_3 d'autre part), on constate que la valeur du coefficient de similitude reste élevée, respectivement 0,525 et 0,508 pour SI_1/SI_2 et SI_1/SI_3 , indice de la constance de composition détritique du sable des chenaux intermattes de l'herbier à Posidonies en baie de Calvi, quelle que soit la profondeur du prélèvement.

* Influence de la faune des biocénoses benthiques infralittorales.

Cependant, quand on compare des sédiments du même type mais de profondeurs différentes, on constate une diminution de la valeur du coefficient par rapport à celui qui concerne deux prélèvements faits à la même profondeur (0,525 et 0,508, contre 0,649). Cette différence provient probablement de la plus grande diversité spécifique du prélèvement de faible profondeur (SI_1 : 136 espèces déterminées). Sur ces 136 espèces, 41 sont présentes dans ce sédiment exclusivement. On pourrait interpréter cette particularité comme le résultat d'un apport provenant de biocénoses benthiques se développant sur substrat rocheux infralittoral et non par une disparité de composition de la faune strictement locale. Cette hypothèse se confirme si on étudie la faune malacologique de la biocénose à algues photophiles (faciès à *Cystoseira stricta*) à faible profondeur (entre 3 et 24 m) (Annexe 3). On constate en effet que les restes coquilliers des 73 espèces observées dans les *Cystoseira* (Cy) sont communes au niveau du Sable Intermatte de faible profondeur (SI_1), moins abondantes ou absentes à -35 m. (SI_2 et SI_3). De nombreuses espèces trouvées vivantes

dans les algues sont donc retrouvées à l'état détritique dans le sédiment. Ce sont ces espèces qui constituent la différence essentielle de composition faunistique entre le sédiment de faible profondeur SI_1 d'une part et les sédiments plus profonds SI_2 et SI_3 d'autre part.

* Influence des restes coquilliers des espèces largement répandues.

Le fait que les coefficients de similitude restent supérieurs à 0,282, même pour des sédiments très différents, suggère l'existence d'un matériel détritico-coquillier commun à tous les sédiments de la baie, fourni par des espèces de Mollusques largement répandus sur le plateau continental.

* Signification des inventaires réalisés.

Il est évident que les listes d'espèces de Mollusques dont les restes coquilliers participent à la constitution des sédiments ne sont pas exhaustives : on ne peut raisonnablement espérer trouver, dans quelques kilogrammes de sable, l'ensemble des représentants d'une faune dont le domaine s'étend sur plusieurs kilomètres carrés. On peut cependant espérer en avoir une image suffisamment représentative.

Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons cherché à compléter la liste des Mollusques trouvés dans la biocénose du Détritico-Côtier en multipliant les points de prélèvements, en variant les méthodes de prospection et de récolte. Les espèces supplémentaires de Mollusques dont les coquilles ont été trouvées lors de ces prospections sont présentées dans l'annexe 4

Cette liste compte 42 espèces que nous n'avons pas rencontrées précédemment dans les trois faciès du Détritico-Côtier (139 espèces signalées auparavant dans le Détritico-Côtier (sensu stricto), les "Fonds à Prâlines" et les Fonds Meubles Instables), soit un "gain" de 30 % par rapport aux espèces déjà répertoriées. En regard de l'effort de prospection nécessaire pour l'acquérir, ce "gain" est peu important.

En effet, sur ces 42 espèces, 10 sont réputées rares ou très rares (D'ANGELO et GARGIULLO, 1979) et 22 sont de grande taille (supérieure à 25 mm). La probabilité de capture de ces espèces à l'aide du grappin Shipek est très faible : on ne pourrait raisonnablement espérer les récolter.

Ces espèces de grande taille ou rares ont une densité de population faible, elles ont donc peu d'impact sur la masse détritique des sédiments, essentiellement constituée d'espèces de petite taille, à forte densité de population, et, à large répartition écologique.

D.- CONCLUSIONS

L'étude des sédiments de la baie de Calvi a révélé la présence de restes coquilliers appartenant à 263 espèces de Mollusques, ce qui montre bien la richesse malacologique de ce site. Ces débris de coquilles proviennent essentiellement de Gastéropodes (67 % des espèces trouvées). Les Rissoacea sont les mieux représentés avec 44 espèces. Trochidae, Turridae et Pyramidellidae sont également très diversifiés.

Si l'on excepte les Trochidae, les coquilles de ces espèces sont essentiellement architecturées selon le mode lamellaire-croisé, impliquant donc par là-même une faible teneur en matière organique, et une faible teneur en chitine de cette matière organique.

Le nombre d'espèces dont on peut espérer trouver des traces au niveau des sédiments diminue avec la profondeur.

Les restes de coquilles juvéniles sont abondants partout; 28 % des espèces ont été trouvées à l'état juvénile exclusivement, et, dans la plupart des autres cas, les restes de coquilles juvéniles dominent quantitativement. Les coquilles juvéniles ayant une composition chimique différente de celle des coquilles adultes, cette observation est de première importance pour l'interprétation de la constitution organique des sédiments.

La grande diversité spécifique observée dans les sédiments de faible profondeur (-15 m.) peut s'expliquer par un apport par des restes de coquilles d'espèces appartenant à des biocénoses se développant sur substrat dur. De manière plus générale, les sédiments de faible et moyenne profondeur montrent une certaine homogénéité du point de vue de leur composition organo-détritique. Ceci montre que les espèces de Mollusques contribuant à former la masse détritique des sédiments sont largement répandues sur le plateau continental. Les Mollusques dont les restes sont observés dans les sédiments profonds, relevant des biocénoses du Détritique du Large et de la Vase Bathyale, sont caractéristiques de ces milieux, et n'ont guère de points communs avec les espèces trouvées aux profondeurs plus faibles.

3.- ASPECTS QUANTITATIFS DE LA CONTRIBUTION DES MOLLUSQUES A LA CONSTITUTION DE LA FRACTION ORGANOCLASTIQUE DES SEDIMENTS MARINS EN BAIE DE CALVI.

A) Introduction.

Un des buts de l'écobiochimie est de caractériser chimiquement, c'est-à-dire par la biomasse de certains composés issus d'une activité métabolique (par exemple certains polymères organiques, les protéines,...), des biocénoses dont la définition repose sur des associations d'êtres vivants.

Notre propos dans cette partie du chapitre III sera d'essayer de caractériser quelques sédiments marins, par la biomasse de chitine qu'ils renferment. Nous voulons de plus, préciser l'origine de cette chitine, et plus particulièrement, quantifier la part prise par les Mollusques à la constitution de la biomasse de chitine sédimentaire. Nous avons vu dans le chapitre II que la chitine est un constituant permanent des coquilles; que devient la matrice organique des coquilles enfouies dans les sédiments ? La chitine s'accumule-t-elle dans les sédiments ? Auquel cas, nous devrions considérer les fonds marins comme un véritable "piège à chitine" où le carbone et l'azote de ce polysaccharide seraient immobilisés et soustraits aux cycles écologiques ? C'est à ces questions que nous voudrions tenter d'apporter quelques éléments de réponse, sur base d'observations quantitatives réalisées principalement dans la baie de Calvi en Méditerranée.

B) Matériel et méthodes.

a) Choix et préparation des sédiments.

Les 13 sédiments étudiés ont été sélectionnés de manière à "couvrir" les différents étages classiques en écologie marine, depuis le médiolittoral jusqu'à l'horizon inférieur de l'étage bathyal (fig. 24) (tableau 15). Les tranches bathymétriques envisagées vont de l'estran (découvert à chaque marée basse), jusqu'à la profondeur de 1150 m, au bas du talus continental. Ce choix nous a permis d'étudier, par la même occasion, les substrats principaux dans lesquels se développent les biocénoses les mieux typées décrites par PERES et PICARD (1964).

Les techniques de prélèvement sont indiquées dans le tableau 15 ci-après, de même que l'aspect du sédiment "sur le frais".

Après prélèvement, les sédiments ont été rincés à l'eau douce et centrifugés afin de ne pas perdre la fraction fine, puis séchés à l'étuve à 50°C.

b) Tri du sédiment.

Les sédiments ont été examinés sous loupe binoculaire et les fragments d'organismes encore reconnaissables ont été classés en différents groupes biologiques (Foraminifères, Spongiaires, Coelentérés, Annélides, Bryozoaires, Brachiopodes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et Algues calcaires). Cet ensemble a été baptisé "fraction organoclastique".

Les composants purement minéraux et les restes non reconnaissables ont été regroupés sous l'appellation "fraction non biologique".

c) Dosage des carbonates.

Au début de nos travaux, la teneur en carbonates a été déterminée par mesure de la différence entre le poids sec avant et après décalcification. Par la suite, nous avons réalisé et mis au point au laboratoire un appareil conçu d'après le calcimètre de Bernard. Cet appareil autorise la répétition aisée des mesures. Sa précision est de l'ordre de 0,5 % du poids de carbonate dosé. Les résultats de teneur en CaCO_3 présentés sont la moyenne d'un minimum de trois mesures.

TABLEAU 15 : CARACTERISTIQUES DES SEDIMENTS PRELEVES A DES FINS DE DOSAGES

Type de sédiment (1)	Nombre de prélèvements	Profondeur	Etage	Moyen de prélèvement	Granulométrie	Remarques
1.- Sable coquillier						
A -	3	0	Médiolittoral	Récolte manuelle à marée basse	grossier	Sédiment mixte, débris coquilliers/sable micacé.
B -	2	0	Médiolittoral	Récolte manuelle à marée basse	grossier	"Sédiment" prélevé au niveau d'une ceinture d'accumulation de coquillages.
2.- Sable des Chenaux Intermattes de l'herbier à Posidonie	4	15 à 37 m	Infralittoral	Récolte manuelle en plongée autonome	grossier	Sédiment prélevé en dehors des zones d'accumulation des débris organiques.
3.- Sable Terrigène	2	40 m	Infralittoral	Grappin Van Veen	fin	Sédiment faiblement envasé.
4.- Vase Polluée	2	5 m	Infralittoral	Grappin Van Veen	fin	Vase du port de plaisance de Calvi.
5.- Sable fin à Cymodocées	2	15 m	Infralittoral	Récolte manuelle en plongée autonome	fin	Sable très fin, un peu envasé.
6.- Sable Grossier sous l'influence des Courants de Fond	3	40 à 45 m	Circalittoral	Grappin Shipek	grossier	Non envasé, bcp. de restes organiques.
7.- Détritique Côtier	2	47 m	Circalittoral	Récolte manuelle en plongée autonome	fin	Sédiment faiblement envasé.
8.- Détritique du Large	2	145 m	Circalittoral	Grappin Shipek	fin	Non envasé, peu de restes organiques
9.- "Fonds à Gryphus"						
A-	2	175 m	Transition Circalittoral	Chalut à étrier	grossier	Récolte de la couverture benthique <u>au dessus</u> du sédiment
B-	1	190 m	Bathyal	Drague Charcot	fin	Récolte du sédiment sous-jacent
10.- Vase Bathyale						
A-	3	410 à 440 m	Epibathyal	Grappin Shipek	fin	Boue bleutée très fluide.
B-	1	1150 à 1200 m	Bathyal	"Beam-Troil"	fin	Boue jaunâtre assez compacte

(1) D'après la nomenclature de PERES et PICARD (1964).

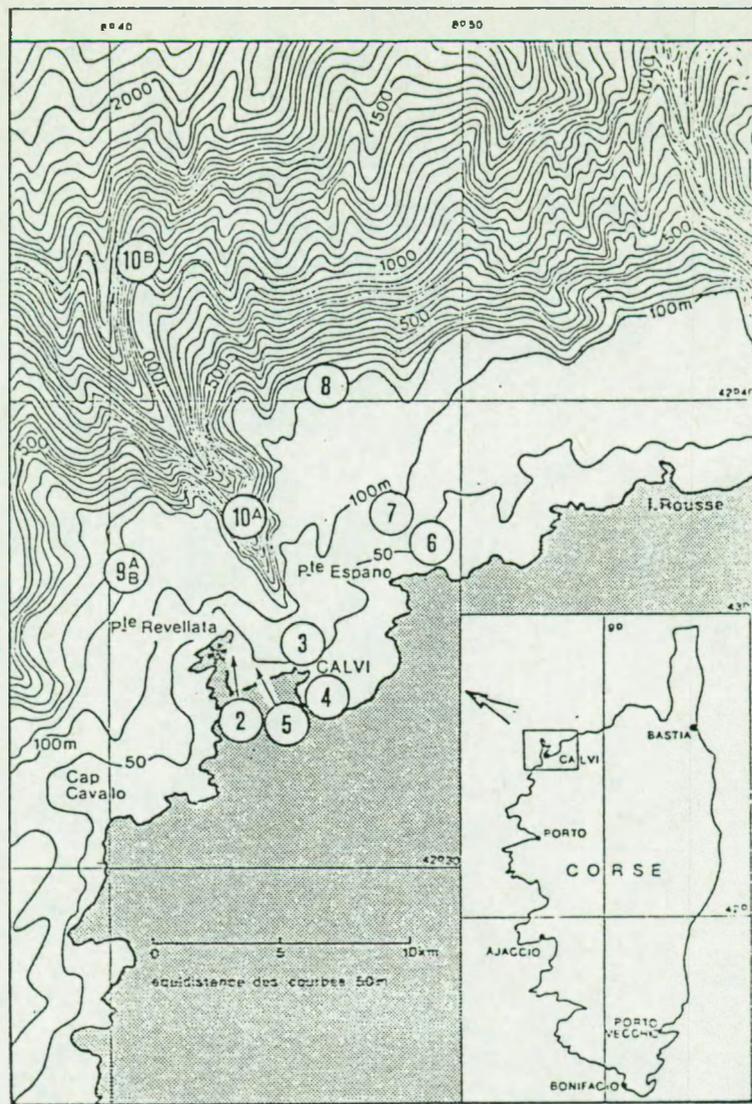


Fig. 24 : Localisation des points de prélèvements de sédiments en baie de Calvi (détermination des biomasses)

- ✕ : Localisation de STARESO
- 2 : Sable des chenaux intermattes de l'herbier à Posidonies
- 3 : Sable terrigène
- 4 : Vase polluée du port de Calvi
- 5 : Sable fin à Cymodocées
- 6 : Sable grossier sous l'influence des courants de fonds
- 7 : Détritique côtier
- 8 : Détritique du large
- 9 : Fonds à Gryphus
- 10 : Vase Bathyale

Le sédiment n° 1 ayant été prélevé sur l'estran à De Panne (Côte Belge) n'est pas localisé sur cette carte

(Carte du Musée Océanographique de Monaco, n° 10 (1961))

d) Dosages de chitine.

Nous avons dosé la chitine par la méthode enzymatique spécifique de JEUNIAUX (1965) au moyen de chitinases purifiées d'origine microbienne (Koch Light Laboratories Ltd) selon le procédé indiqué page 33

Le matériel décalcifié formant un "culot" souvent très volumineux (restes siliceux, cellulose...), nous avons été amené à diluer le milieu d'incubation, afin d'augmenter le volume réactionnel.

Dans ces conditions, la chitinase n'atteint pas son activité optimale et les résultats des dosages ne sont plus toujours réellement représentatifs de la teneur en chitine du substrat testé. Afin d'évaluer l'impact de volume du culot minéral sur le dosage de la chitine nous avons réalisé l'expérience suivante : à des poids variables de sable lavé (qualité analyse, Merck) nous avons ajouté une quantité donnée de poudre de nacre isolée des parois latérales de la chambre d'habitation de *Nautilus pompilius*. Nous avons ensuite fait subir à ce mélange, les mêmes opérations que celles subies par nos échantillons de sédiment. Les résultats des dosages de chitine sur ce matériel figurent dans le tableau 16.

TABLEAU 16 : TEST DE LA TECHNIQUE DE DOSAGE DE LA CHITINE EN PRESENCE D'UN MATERIEL MINERAL VOLUMINEUX.

Poids de nacre ajouté (mg)	Poids de sable ajouté (mg)	Teneur en chitine mesurée (en % de la matière organique)	Facteur de correction
825,7	0	3,52	-
833,3	168,3	2,15	1,64
839,5	679,2	2,19	1,60
831,6	1223,0	2,09	1,68

L'examen des résultats du tableau montre que la présence d'un volume important de sable dans le milieu réactionnel empêche l'hydrolyse enzymatique d'une part non négligeable de la chitine. Nous supposons que cet effet est purement mécanique, le culot compact est difficilement mis en suspension, même pendant une agitation modérée constante du milieu d'incubation et la présence de ce culot instaure une barrière entre l'enzyme et une partie de son substrat.

Cet effet est relativement indépendant du volume de sable en présence, dans les limites que nous rencontrons lors des dosages. En conséquence nous pouvons appliquer aux résultats obtenus dans de telles conditions, un facteur de correction évalué à 1,64.

Il est cependant évident que la nécessité d'application de ce facteur de correction, calculé d'après des conditions artificielles entraîne une diminution de précision des résultats. Ceux-ci nous permettent néanmoins d'évaluer l'ordre de grandeur de la teneur en chitine des sédiments, et de comparer, entre elles, les différentes valeurs obtenues dans des conditions déterminées.

C) Analyse et présentation des résultats.

a) Teneurs globales comparées des sédiments en CaCO_3 et en chitine⁽¹⁾.

Les résultats des mesures de la teneur en carbonates (surtout de Ca) et de la teneur en chitine des sédiments étudiés sont présentés dans les tableaux 17 et 19.

La teneur en CaCO_3 des sédiments est très variable (de 20 à 90 % en général, supérieure à 99 % dans certains sables coquilliers) (tableau 17). La teneur en chitine des sédiments est faible. Elle varie avec la provenance de celui-ci (de 15 à 3000 μg de chitine/g sédiment décalcifié). La seule donnée disponible dans la littérature (BOUTIQUE, 1978) concerne un "Fond Meuble Instable", généralement considéré comme un faciès du Détritique Côtier. Cet auteur trouve une teneur de 232 μg de chitine/g de sédiment décalcifié, valeur très proche de celle que nous avons mesurée dans le Détritique Côtier, à savoir 193,6 μg de chitine/g de sédiment décalcifié.

(1) La mesure de la teneur sédimentaire en scléroprotéines aurait été du plus haut intérêt mais n'a pas été abordée dans les limites de ce mémoire.

Une analyse statistique (test du coefficient de corrélation R) des variations de deux paramètres (teneur en CaCO_3 et teneur en chitine) montre indiscutablement qu'ils sont liés, le coefficient R (0,90291) indique une corrélation très hautement significative (P supérieur à 1 % avec $n = 8$). Cette corrélation est en plein accord avec les faits d'observation : en Méditerranée, les sédiments les plus riches en carbonates sont aussi les plus riches en restes organoclastiques ainsi que cela apparaît à la comparaison des tableaux 17 et 19. Ces restes squelettiques généralement calcifiés sont également souvent riches en chitine. Ils contribuent à l'établissement de la biomasse de chitine de ces sédiments.

L'examen du tableau 19 montre que l'importance de la fraction organoclastique peut être très variable, de 2 à 90 % du poids du sédiment et jusqu'à 99 % dans certains sables coquilliers (tableau). Cette variabilité peut être partiellement due à sa difficulté d'estimation. En effet, de nombreux restes d'origine biologique échappent à l'examen, soit du fait de leur petite taille (v. fig. 25) qui ne permet pas de les extraire, soit parce qu'ils ne sont pas reconnaissables comme tels (diagenèse, érosion, ... ; STIEGLITZ, 1972). Cette difficulté se reflète dans les résultats de dosages, la teneur en carbonates de la "fraction non biologique" peut être importante dans certains cas (supérieure à 50 %); de même la teneur en chitine de cette fraction est loin d'être négligeable. Elle intervient pour 40 à 80 % de la chitine des sédiments envisagés à ce point de vue. Or, la chitine étant un polymère d'origine biologique, elle ne peut provenir que de restes biologiques, soit de très petite taille soit plus ou moins remaniés, plus ou moins altérés ou fragmentés, au point d'être méconnaissables.

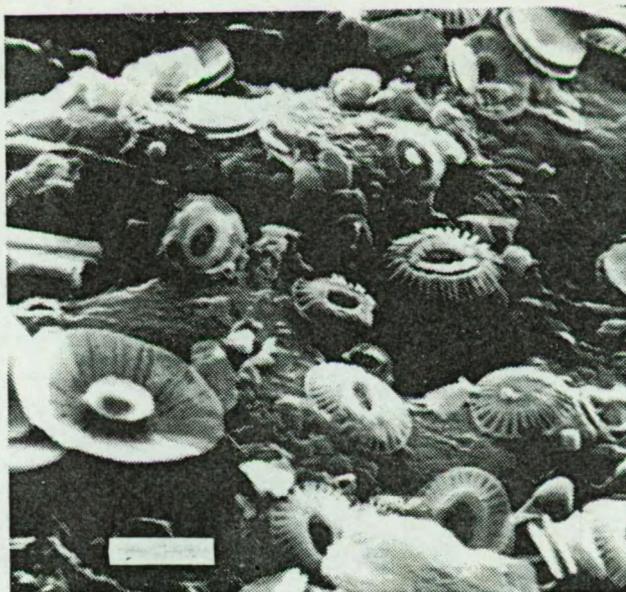


Fig. 25 : Aspect au microscope électronique à balayage de la fraction fine "inorganique" des Fonds à *Gryphus vitreus*. Remarquer l'abondance des restes d'origine biologique (coccolithes essentiellement).

Echelle : 5 μ m.

b) Distribution de la biomasse totale, décalcifiée et du poids de chitine entre les différents groupes zoologiques ou botaniques dans quelques types de sédiments.

Les fractions organoclastiques des sédiments analysés sont composées de restes de nature diverse, où la plupart des groupes zoologiques d'invertébrés sont représentés (fig.26a,b,c et d). La répartition de différents constituants de la fraction organoclastique (poids total décalcifié; chitine) suivant les groupes zoologiques répertoriés et les algues est présentée sous la forme d'histogrammes. Le profil de ces histogrammes reflète, pour les différentes fractions organoclastiques étudiées, l'abondance des constituants en fonction de leur origine. En importance pondérale, les Mollusques représentent de 5 à 100 % des restes organoclastiques. La valeur

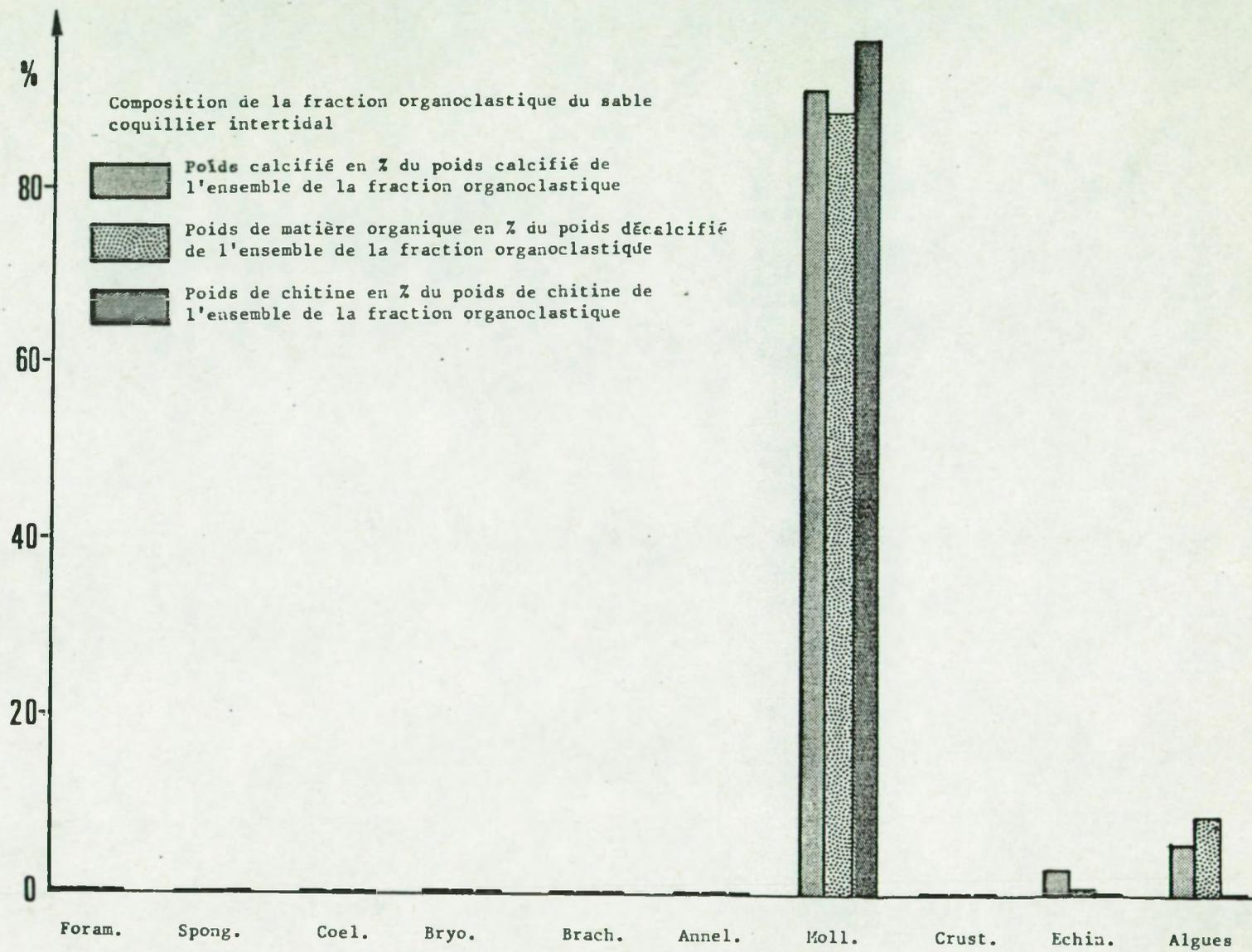


Fig. 26_A

Composition de la fraction organoclastique du sédiment des chenaux intermattes de l'herbier à Posidonies (- 35 m)

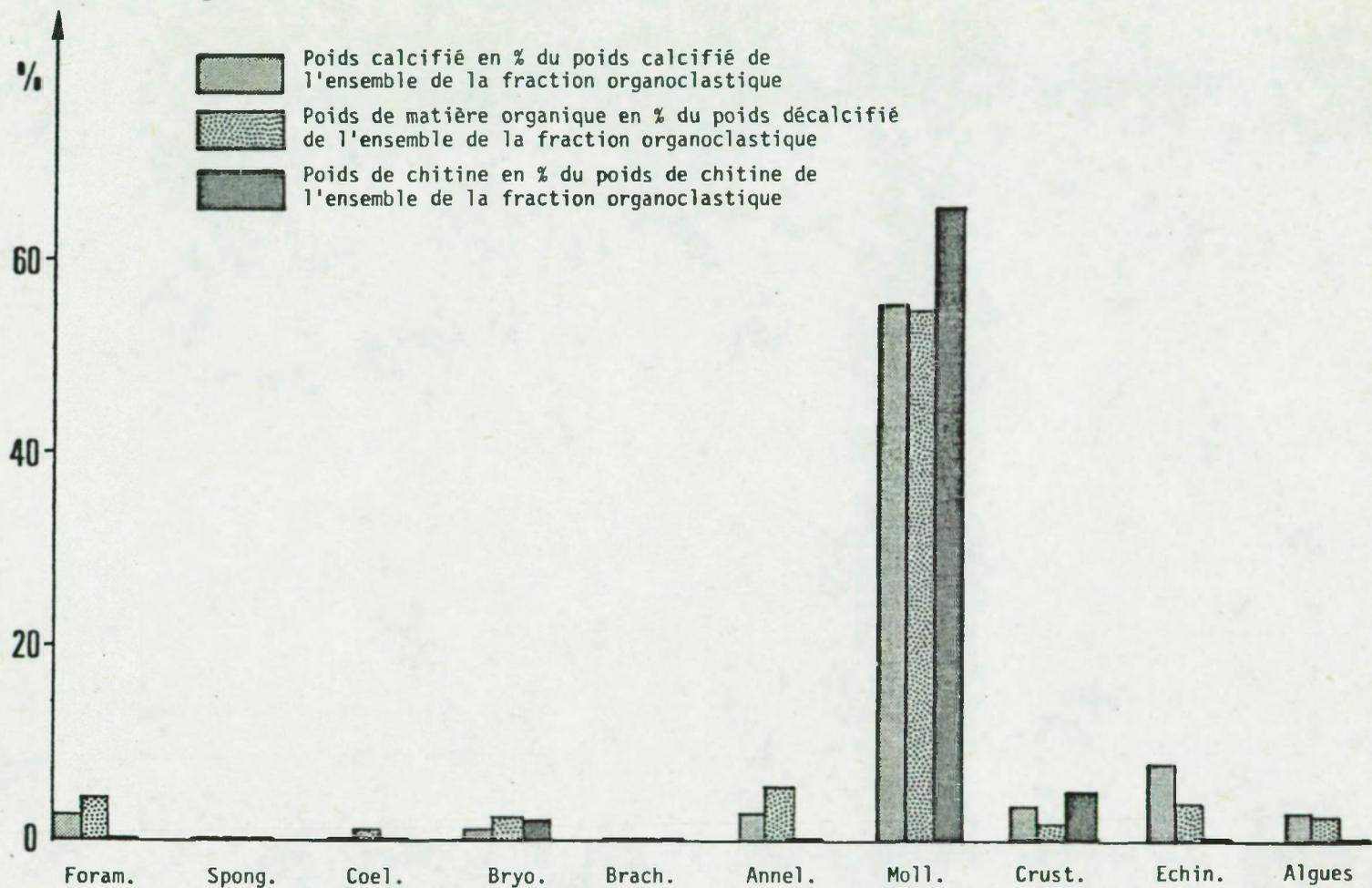


Fig. 26_B

Composition de la fraction organoclastique de la couverture benthique du "Fonds à *Gryphus*" (- 140 m)

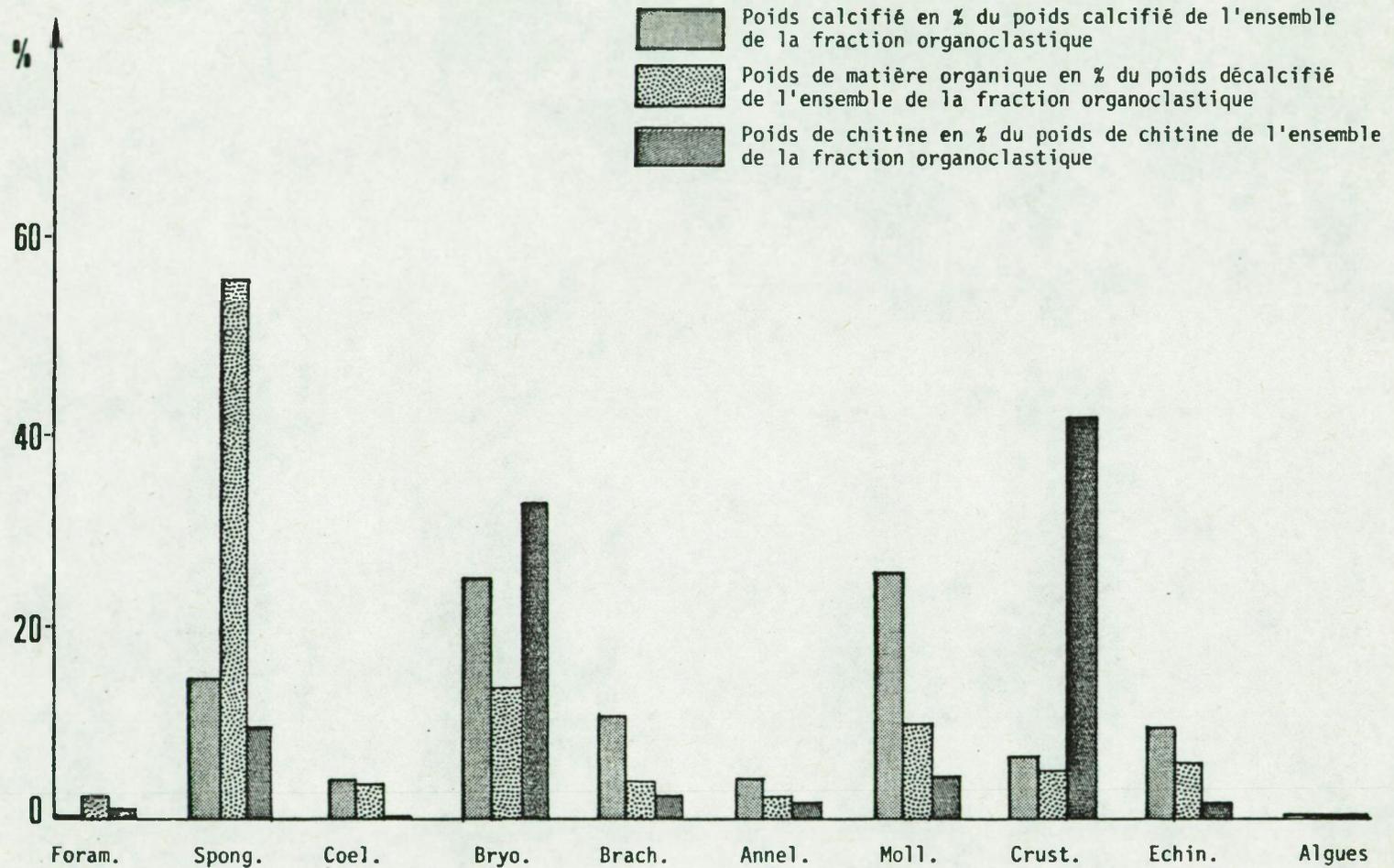


Fig. 26_C

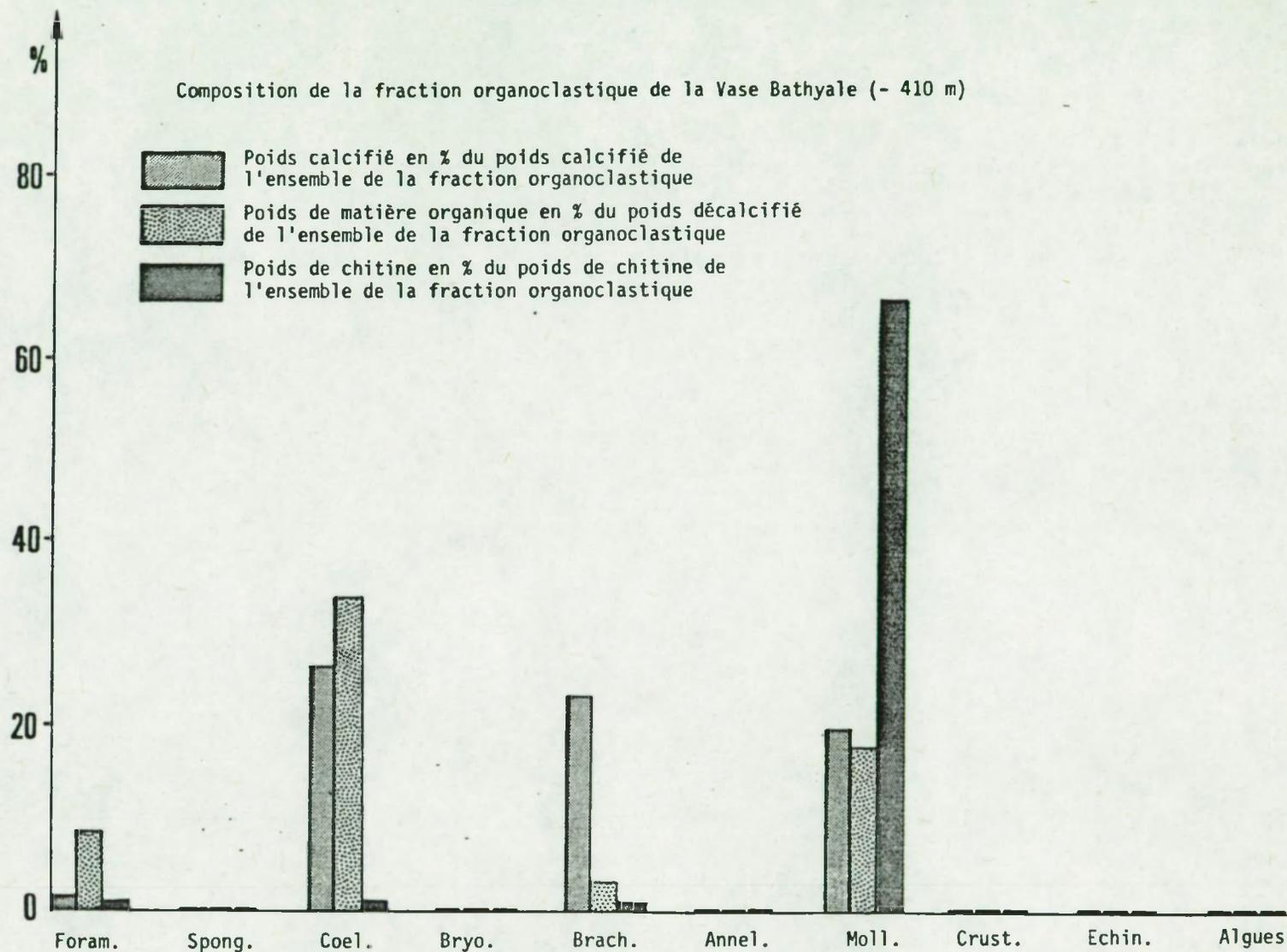


Fig. 26_D

TABLEAU 17 : TABLEAU COMPARATIF DES TENEURS EN CaCO_3 ET EN CHITINE DES DIFFERENTS SEDIMENTS PRIS GLOBALEMENT

Sédiment	Prof. (m.)	Teneurs moyennes en carbonates (en % du poids total)	Teneurs en chitine en $\mu\text{g/g}$ de sédiment décalcifié	
			Valeurs non corrigées	Valeurs corrigées
<u>MANCHE</u>				
Sable coquillier A (intertidal)	0	49,4	875,24	1435,39
B	0	99	1788,51	1788,51 ⁽¹⁾
<u>MEDITERRANEE : CALVI</u>				
Sable des chenaux Intermatte	37	19,2	24,60	40,34
Sable Terrigène	40	22,4	9,99	16,38
Sable Grossier sous l'influence des Courants de Fond	45	88,4	-	-
Détritique Côtier	47	26,3	118,03	193,57
Détritique du Large	145	31,8	27,76	45,53
Fonds à <i>Gryphus</i>	175	90,4	1712,70	2808,83
Vase Bathyale A	440	60,4	49,49	81,16
B	1150	56,3	-	-

(1) : valeur non corrigée, vu l'absence de sédiment minéral.

minimale, 5 %, correspond au Sable Grossier sous l'influence des Courants de Fond caractérisé par l'exubérance des algues calcaires (*Peysonnella sp.*, *Lithophyllum racemus* et *Lithophyllum sp.*). Dans certains sables et graviers coquilliers, les restes de coquilles constituent plus de 99 % des restes squelettiques (fig. 26A).

c) Place des Mollusques dans l'apport en CaCO₃ et en chitine des sédiments.

Les coquilles de Mollusques contribuent évidemment à l'apport de CaCO₃ mais aussi, et surtout, interviennent dans la constitution de la biomasse de chitine des sédiments. L'examen du tableau 19 montre que leur apport est déterminant : dans 5 cas sur 6, ils constituent l'essentiel du poids de la fraction organoclastique et dans 4 cas sur 6 ils constituent l'essentiel de l'apport de chitine aux sédiments alors que leur biomasse y est parfois assez faible : leurs restes coquilliers constituent plus de 50 % de la chitine présente dans les sédiments occupant les chenaux intermattes de l'herbier, ou dans le sable terrigène, alors que ces restes coquilliers eux-mêmes représentent moins de 10 % du poids total de ces sédiments.

d) Essai de comparaison entre la composition chimique des débris coquilliers d'un sédiment et les coquilles intactes correspondantes

Nous avons comparé les teneurs en "matière organique" et en chitine de restes coquilliers de Gastéropodes Rissoacea ⁽¹⁾ aux teneurs observées dans les coquilles non altérées de deux espèces de Rissoacea, *Rissoa violacea* et *Rissoa stomia membranacea*. Les résultats sont consignés dans le tableau 18.

(1) : les restes coquilliers appartiennent à plusieurs espèces. Il n'a pas été possible d'isoler suffisamment de matériel d'une seule espèce. Nous avons extraits tous les débris coquilliers de Gastéropodes Rissoacea, quelque soit leur état, d'un aliquot de 1000 g. de Sable intermatte de l'herbier à Posidonies (profondeur - 37 m, récolte manuelle en plongée autonome). Ces débris appartiennent essentiellement aux espèces suivantes : *Rissoa violacea*, *Rissoa ventricosa*, *Alvania cimex*, *Goniostoma auriscalpium*, *Rissoina bruguieri*.

TABLEAU 18: COMPARAISON DES TENEURS EN MATIERE ORGANIQUE ET EN CHITINE DES COQUILLES DE DEUX GASTEROPODES RISSOIDAE COMPAREES AUX TENEURS DES DEBRIS COQUILLIERS D'UN LOT DE RISSOACEA DETRITIQUES.

	Poids calcifié (mg)	Poids décalcifié (mg)	Teneur en matière organique (%)	Poids Chitine (µg)	Teneur en chitine (en % de la matière organique)
<u>Coquilles "fraiches"</u>					
<i>Rissoa violacea</i>	438,5	3,9	0,89	29,64	0,76
<i>Rissostomia membranacea</i>	962,3	9,1	0,95	77,35	0,85
<u>Coquilles détritiques</u>					
<i>Rissoacea div.sp</i>	2984,0	11,4	0,38	5,18 ⁽¹⁾	0,04

(1) : valeur peu significative.

La teneur en "matière organique" des débris de coquilles de *Rissoidea* est nettement plus basse que celle des deux coquilles de *Rissidae*, prélevées sur des organismes vivants.

La teneur en chitine des restes détritiques est très faible, inférieure à 5 % de la teneur en chitine des coquilles "fraiches" appartenant à des espèces proches. Cette teneur est la plus faible de toutes les teneurs en chitine mesurées dans des coquilles de Mésogastéropodes (0,3 à 0,9 % du poids de la matière organique; tableau 11).

Cette observation nous conduit à émettre l'hypothèse qu'il existe des mécanismes de dégradation de la matrice organique des coquilles au niveau des sédiments.

TABLEAU 19: IMPORTANCE DES MOLLUSQUES DANS LA CONSTITUTION DE LA FRACTION
ORGANOCLASTIQUE DES SEDIMENTS ETUDIES

	Fraction organo-clastique en % du total	Restes de Mollusques		Chitine de la fraction organo-clastique en % de la chitine totale	Chitine des coquilles de Mollusques en % de la fraction organoclastique	
		en % du poids total	en % de la fraction organo-clastique		en % de la fraction organique	en % de la chitine totale
Sable coquillier A	46,5	44,2	95,0	70	100	70
B	99	98	99	100	100	100
Sable des chenaux Intermattes	13,6	9,8	72,2	59	88	52
Sable Terrigène	7,7	5,8	75,0	62	85	52
Vase Polluée	2,4	1,1	45,8	-	-	-
Sable fin à Cymodocées	6,3	3,3	52,4	-	-	-
Sable Grossier sous l'influence des Courants de Fond	92,2	4,5	4,9	-	-	-
Détritique Côtier	-	6,2	-	-	-	-
Détritique du Large	-	8,7	-	-	-	-
Fonds à Gryphus A	65,5	16,9	25,8	49	9	3
B	-	0,1	-	-	-	-
Vase Bathyale A	3,2	0,8	25,5	18	89	16
B	3,7	1,6	43,7	-	-	-

TABLEAU 20: COMPOSITION DE CERTAINS SEDIMENTS RECIFEAUX CARAIBES ET INDOPACIFIQUE (CALCULE D'APRES DES DONNEES DE MILLIMAN, 1974).

Origine des restes squelettiques	C A R A I B E S				I N D O P A C I F I Q U E		
	plages et estrans	Sédiments des lagons	Bancs de sable	"cayes"	Plages et estrans	Sédiments des lagons	Gravier des "notus"
	n = 10 (1)	n = 8	n = 7	n = 8	n = 3	n = 12	n = 8
Madrépores	25,9 (2) (12 - 35)(3)	14,1 (4 - 28)	0,8 (tr - 5)	18,6 (4 - 31)	25,3 (15 - 36)	22,6 (tr - 45)	20,4 (9 - 45)
Mollusques	11,5 (5 - 22)	9,9 (7 - 18)	16,9 (1 - 80)	10,9 (2 - 20)	12,0 (9 - 15)	9,2 (tr - 18)	13,5 (6 - 33)
Foraminifères	6,6 (2 - 13)	5,4 (3 - 7)	6,4 (1 - 14)	6,5 (1 - 18)	15,7 (10 - 23)	17,8 (2 - 38)	24,4 (16 - 51)
Algues (y compris Halimeda)	41,1 (21 - 51)	36,6 (2 - 65)	4,6 (tr - 15)	43,6 (1 - 64)	42,7 (33 - 54)	44,3 (tr - 77)	25,0 (23 - 52)
Squelettes divers	2,7 (1 - 7)	2,0 (0 - 7)	1,2 (tr - 3)	1,1 (tr - 3)	8,7 (8 - 9)	5,7 (tr - 15)	4,8 (2 - 10)
Fragments non squelettiques	11,5 (tr - 15)	29,6 (4 - 77)	69,1 (4 - 94)	34,2 (11 - 96)	5,3 (tr - 11)	19,1 (tr - 33)	16,5 (5 - 66)

(1) : n = nombre de données

(2) : moyenne, exprimée en % du poids total du sédiment

(3) : valeurs extrêmes (en % du poids total du sédiment).

D) Discussion et résultatsa) Comparaison des biomasses de chitine en milieu sédimentaire et sur substrat solide.

Il nous semble difficile et hasardeux de comparer nos résultats avec ceux obtenus pour des biocénoses se développant sur substrat dur (faciès à *Cystoseira stricta* et *Cystoseira crinita* de la biocénose à algues photophiles, Coralligène de plateau et Précoralligène... (BOUTIQUE, 1978; JEUNIAUX et al, 1979; VOSS-FOUCART et al, sous presse, JEUNIAUX, 1982; MESUREUR, 1981; JEUNIAUX et al, résultats inédits). En effet, ces valeurs sont exprimées par rapport à des surfaces de prélèvement, alors que nos résultats sont exprimés en poids de sédiment. Nous nous limiterons à constater que la chitine est présente partout en milieu benthique marin, et que sa teneur présente une gamme de variation du même ordre dans les biocénoses se développant sur substrat dur, et dans les sédiments, depuis les laisses de marée (BOUTIQUE, 1978), jusqu'aux vases de l'horizon inférieur de l'étage bathyal.

Dans les milieux sédimentaires prospectés, à l'exception des Fonds à Gryphus, les Mollusques constituent l'essentiel de l'apport en chitine des restes organoclastiques.

Dans les "Fonds à Gryphus, l'abondance des restes de Bryozoaires et de Crustacés est responsable de la teneur élevée en chitine de ce "sédiment", le plus riche de tous les échantillons analysés, ce qui rappelle les résultats obtenus dans le cas des biocénoses se développant sur substrat solide.

Dans ces biocénoses, en effet, les Mollusques n'interviennent généralement que pour une faible part dans la constitution des biomasses de chitine (BOUTIQUE, 1978, JEUNIAUX et al, 1979; VOSS-FOUCART, et al, sous presse; MESUREUR, 1981). Les Bryozoaires en constituent l'essentiel, abstraction faite des Crustacés macroscopiques dont la biomasse de chitine excède celle de tous les autres constituants de la biocénose quand ils sont présents.

La différence entre les groupes dominants au point de vue de la biomasse de chitine tient vraisemblablement à la manière dont se constitue cette biomasse : dans la biocénose à algues photophiles, la biomasse de chitine est produite par des organismes en place, vivants mais transitoires, riches en chitine (Bryozoaires et Hydrozoaires essentiellement). Les sédiments au contraire, constituent un faciès d'accumulation où les débris des autres communautés vivantes sont amenés à la mort de l'organisme sécréteur; la "biomasse vivante", en place dans les sédiments est, en général assez faible. Les débris les plus résistants, comme les coquilles de Mollusques, s'accumulent plus facilement que ceux des Bryozoaires ⁽¹⁾ ou des Crustacés, dans la plupart des sédiments. C'est ainsi que, au point de vue biomasse de chitine, les restes de Mollusques, bien que relativement pauvres en chitine, sont d'un apport supérieur aux ectocystes de Bryozoaires et aux exuvies de Crustacés, pourtant nettement plus riches en chitine, mais résistant moins longtemps à la dégradation mécanique, chimique et biologique dans les sédiments. Cette hypothèse pourrait être vérifiée par l'étude in situ de la cinétique et des modalités de la dégradation des exuvies et des cuticules de Crustacés, des ectocystes de Bryozoaires...

b) Comparaison avec quelques sédiments récifaux.

MILLIMAN (1974) a montré que la fraction organoclastique des sédiments carbonatés tropicaux (milieu récifal caraïbe et indopacifique) est constituée à partir de groupes systématiques différents de ceux que nous rencontrons en Méditerranée (tableau 20). Les Madrépores interviennent évidemment pour une part importante, mais les algues calcaires (et surtout *Halimeda*) constituent, dans la plupart des cas, la masse détritique prépondérante. Les Mollusques sont toujours présents, ils peuvent représenter jusqu'à 80 % des restes squelettiques des sédiments. Ces résultats ont été confirmés par de nombreux autres

(1) : Des "sables à Bryozoaires, existent, notamment dans la Manche. Ils sont cependant assez rares et localisés.

auteurs (SHEPARD et MOORE, 1954; LOWENSTAM, 1955; GINSBURG et LOWENSTAM, 1958; NEWELL et al, 1959; PURDY, 1963; SWINCHATT, 1965; HALLAM, 1967; STOCKHAN et al, 1967; FORCE, 1969; SMITH, 1971; STIEGLITZ, 1972).

E) Conclusions.

La chitine est présente dans tous les sédiments organoclastiques envisagés dans cette étude, quelque soit leur granulométrie et la tranche bathymétrique à laquelle ils appartiennent. La teneur en chitine est variable (de 15 à 3000 µg chitine/g de sédiment décalcifié). Elle peut être mise en relation avec la teneur en carbonates du sédiment.

L'importance de la fraction organoclastique telle que nous l'avons isolée est très différente d'un sédiment à l'autre et sa composition change avec l'origine du prélèvement. De manière générale, les restes de Mollusques contribuent de manière importante à la constitution de la masse détritique des fonds marins. Ils y apportent une quantité importante de CaCO_3 mais aussi contribuent de manière appréciable à la constitution de la biomasse de chitine des substrats meubles. La teneur en chitine des restes coquilliers extraits des sédiments est nettement plus faible que la teneur en chitine des coquilles correspondantes prélevées sur des individus vivants. De toute manière, la teneur en chitine des débris coquilliers est plus basse que la teneur en chitine la plus faible d'une espèce quelconque de Mollusques de même niveau systématique. Nous devons donc supposer qu'il existe des mécanismes de dégradation de la matrice organique des coquilles, au niveau des sédiments. Ces mécanismes provoqueraient une altération de la chitine des coquilles détritiques selon une cinétique et avec des modalités qui restent à préciser.

La présence d'une importante quantité de chitine dans la fraction que nous avons appelée "inorganique" est peut être à mettre en rapport, partiellement du moins, avec ces mécanismes de pulvérisation des strates coquillières, conduisant à la libération de particules que nous ne pouvons reconnaître ni à fortiori isoler et récolter.

Les résultats quantitatifs que nous avons présentés dans ce chapitre permettent de mieux apprécier dans quelle mesure les fonds marins constituent un "piège à chitine" (et à autres polymères organiques) où ces polymères organiques difficilement dégradables seraient accumulés, constituant ainsi une perte nette pour l'écosystème... et une source éventuelle de polysaccharides exploitables.

Nous constatons que les teneurs en chitine détritique de la plupart des sédiments étudiés sont relativement faibles, ce qui souligne l'importance des mécanismes de dégradation des coquilles de Mollusques avant et au début des phases sédimentaires. C'est à cet aspect de la diagenèse précoce des coquilles de Mollusques que sera consacrée le dernier chapitre de ce mémoire.

CHAPITRE IV : DEGRADATION DES COQUILLES DE MOLLUSQUES EN MILIEU MARIN.

1.- INTRODUCTION.

Nous avons montré dans le chapitre précédent que les coquilles de Mollusques interviennent de manière importante dans la constitution des sédiments marins et qu'elles y amènent une masse considérable de carbonates, de l'ordre de 1,9 à 2,3 10^{15} grammes de CaCO_3 annuellement selon MILLIMAN (1974). La matrice organique de ces débris coquilliers peut soit s'accumuler dans les sédiments, qui constituent alors un véritable "piège" pour de nombreux biopolymères soit subir divers phénomènes de biodégradation qui conduisent à en réintroduire les éléments constitutifs dans les cycles écologiques.

Nous avons également constaté, au cours du chapitre précédent, que la composition chimique des coquilles trouvées à l'état détritique est différente de celle des coquilles des mêmes espèces à l'état "frais". Les restes de coquilles ayant subi les premières phases de la diagenèse⁽¹⁾ paraissent "appauvris" en matière organique, ce qui indique une altération, au moins partielle, de la matrice organique des coquilles entre la mort du Mollusque et l'enfouissement sédimentaire.

Par quelles voies et avec quelle rapidité, la matière organique est-elle dégradée ? Quels sont les facteurs physiques, chimiques ou biologiques de cette altération ? Que devient la phase minérale des coquilles lors de la diagenèse ? C'est à ces questions que nous allons tenter, dans ce chapitre, d'apporter des éléments de réponse, en envisageant successivement les atteintes mécaniques aux coquilles de Mollusques, la dégradation par voie chimique, et enfin la biodégradation de ces coquilles.

(1) : La diagenèse est, selon MILLIMAN (1974), l'ensemble des processus intervenant dans l'altération et la cimentation des particules sédimentaires entre le moment de leur dépôt en surface du sédiment et leur métamorphisation. Nous appellerons "diagenèse précoce", les phénomènes intervenant dans la portion superficielle des sédiments où l'activité biologique se manifeste abondamment.

2.- DEGRADATION MECANIQUE DES COQUILLES DE MOLLUSQUES EN MILIEU MARIN.

A) Introduction.

Les atteintes purement mécaniques aux coquilles de Mollusques provoquent essentiellement deux types d'altération : fragmentation d'une part, et abrasion d'autre part. Ces deux types d'altération peuvent atteindre les coquilles de Mollusques pendant la vie de l'animal, tout autant que les coquilles détritiques; leur impact n'est pourtant pas le même dans les deux cas. Aussi nous les envisagerons séparément.

B) Altération des coquilles durant la vie de l'animal.

Les Mollusques de la zone intertidale, ou vivant à faible profondeur, sont les plus exposés aux agressions mécaniques susceptibles d'altérer leur coquille. Cependant la plupart de ces organismes possèdent des adaptations éthologiques ou morphologiques leur permettant de pallier ces atteintes.

Les Mollusques mobiles des zones battues sont fréquemment dissimulés dans des crevasses ou sous des rochers (Littorinidae, Trochidae) où l'hydrodynamisme est peu important. Les espèces les plus exposées ont souvent une coquille dont la forme offre peu de prise à la vague : Patellidae, Siphonariidae, Polyplacophores... Les Mollusques sessiles (Bivalves) sont, soit endogés (Pholadidae,...), soit fixés souplement en amas compacts (Mytilidae) ce qui a pour effet d'atténuer la force d'impact des vagues.

Les Bivalves de l'endofaune (substrats meubles) possèdent fréquemment un périostracum épais et fortement sclérifié (Veneridae). Parfois, des expansions diverses de la coquille (Cardiidae) ou du périostracum (Arcidae, Modiolidae,...) ont pour effet de freiner les mouvements des particules minérales, voire de les immobiliser au voisinage des coquilles, limitant par là-même l'abrasion des strates

calcifiées (CARTER et ALLER, 1975). De plus, la forme générale des coquilles (Lucinidae, Mactridae, Donacidae,...) offre une bonne résistance à la compaction du sable sous l'impact des vagues (WAINWRIGHT, 1969).

Nous avons déjà souligné dans le deuxième chapitre que les différents types de microstructures des coquilles ont des propriétés mécaniques différentes (CURREY, 1975, 1976, 1977; CURREY et TAYLOR, 1974; TAYLOR et LAYMAN, 1972) et que, de plus, l'architecture de ces coquilles (agencement des microstructures) détermine certaines de leurs propriétés mécaniques (CARTER, 1980).

Les Mollusques les plus fréquemment soumis au choc des vagues ont des coquilles épaisses où la nacre (en général, une nacre colonnaire) représente une part importante de la coquille : Trochidae des côtes tempérées, Turbinidae de la crête algale des récifs tropicaux⁽¹⁾ Soulignons que la nacre est la microstructure dont les valeurs de la résistance à la tension, du module de rupture et le coefficient d'élasticité sont les plus élevés (CURREY, 1974). La nacre colonnaire de Turbo possède sensiblement les mêmes propriétés physiques que l'os haversien des vertébrés supérieurs.

Les coquilles sans nacre ont une architecture composée de plusieurs strates de microstructure lamellaire-croisée ou feuilletée-entrecroisée, dont les directions principales des lames de premier ordre alternent d'une strate à l'autre. Ceci pourrait avoir pour effet de défléchir la direction de propagation des fractures dans un plan parallèle aux surfaces de la coquille, à l'interface de deux strates superposées. Ces fractures "dans l'épaisseur" des coquilles sont moins

(1) : Les *Turbo chrystomus* et *T. marmoratus* de l'Océan Indien, dont la coquille très épaisse est obturée par un opercule calcifié, se logent dans des anfractuosités du récif-barrière et subissent le déferlement des vagues à chaque marée haute. Ils constituent la totalité de la faune benthique non fixée de cette partie du récif, à marée haute (obs. pers.).

préjudiciables à l'individu qu'une fracture axiale. De plus, ces organismes sont doués d'importantes propriétés de régénération et de réparation des coquilles.

Ce type d'architecture est rencontré chez les Littorinidae des côtes européennes, les Neritidae et les grands Conidae tropicaux.

Les Bivalves Ostreidae possèdent, au sein du calcitostracum, des "chambres crayeuses" (de microstructure homogène) dont l'écrasement se limite à une très petite surface (de l'ordre du mm^2), sans propagation des fractures dans le calcitostracum.

La fragmentation des coquilles est fréquemment provoquée par un acte de prédation (Céphalopodes, Crustacés, Poissons, Pinnipèdes,...). Si l'acte de prédation n'est pas suivi de la mort de la proie, la réparation des lésions est, en général, possible, sinon elle aboutit, après un délai plus ou moins long, à la mort de l'animal.

En conclusion, tout ceci montre à quel point la coquille des Mollusques est un organe peu susceptible de se détériorer sérieusement pendant la vie de l'animal, et que c'est dans un état presque intact que, le plus souvent, les coquilles sont amenés au niveau des sédiments peu de temps après la mort de leur propriétaire.

C) Altération des coquilles détritiques.

a) Introduction.

Les analyses de sédiments comportant des restes de Mollusques remaniés montrent que les fragments se répartissent essentiellement en trois catégories de taille, de 0,125 à 0,5 μm , de 4 à 32 μm et de 125 à 500 μm (MILLIMAN, 1974), quelque soit l'agent de dégradation et/ou de transport de ces restes (FORCE, 1969). Ces tailles correspondent à des entités morphologiques microstructurales des coquilles, de 0,125 à 0,5 μm : ordre de grandeur des monocristaux d'aragonite ou de calcite; de 4 à 32 μm : ordre de grandeur des cristallites isolés; et de 125 à 500 μm : ordre de grandeur des plus grands cristallites (prismes) ou des associations secondaires de ceux-ci (lames de premier et de deuxième ordre des microstructures entrecroisées, prismes de premier ordre des structures trabéculaires,...).

Une étude expérimentale de l'abrasion des coquilles de Mollusques entreprise par CHAVE (1960, 1964) l'amène à séparer les Mollusques en trois groupes d'après l'examen de leurs restes coquilliers. Le premier correspond aux "unstable mollusks", le second aux "durable mollusks" et le troisième aux "most mollusks". Chacun de ces groupes est caractérisé par une vitesse d'abrasion différente en "tumbling barrels", mais CHAVE ne donne aucune indication de nature microarchitecturale.

Or, les propriétés mécaniques sont nettement différentes selon la microstructure de la strate envisagée et sont vraisemblablement responsables des différences dans la vitesse d'abrasion des coquilles. Afin de vérifier cette hypothèse, nous nous sommes inspiré du dispositif expérimental de CHAVE pour l'appliquer à diverses strates coquillières prises séparément.

b) Matériel expérimental.

- Nacre murale de la chambre d'habitation, isolée de la coquille de *Nautilus pompilius* (Céphalopode).

- Couche de prismes isolée de la coquille de *Pinna nobilis* (Bivalve).

- Couches lamellaires-croisées isolées des valves de jeunes *Cerastoderma edule* (Bivalve).

Les strates isolées, d'épaisseur et de courbure comparables, ont été fragmentées et grossièrement calibrées (de l'ordre de 5 à 8 mm).

c) Dispositif expérimental.

Des flacons d'Erlenmeyer identiques, de capacité 1000 ml., ont été remplis de 250 ml. d'eau de mer naturelle (filtrée et stérilisée aux rayons U.V.), 80 grammes environ de sable lavé (Merck) et 50 grammes environ de strates coquillières, soit un "sédiment détritique" contenant environ 40 % de restes organoclastiques, comme de nombreux sables coquilliers en Mer du Nord et en Méditerranée.

Les flacons ont été fixés sur un agitateur planétaire en chambre thermostatique.

- température constante 10°C.

- fréquence d'agitation 50 cycles/minute.

Les fragments de strates restant après des durées croissantes d'agitation ont été pesés après tamisage à travers des mailles d'1 mm (les fragments de taille inférieure à 1 mm. ont été considérés comme érodés), rinçage à l'eau distillée et séchage à 60°C.

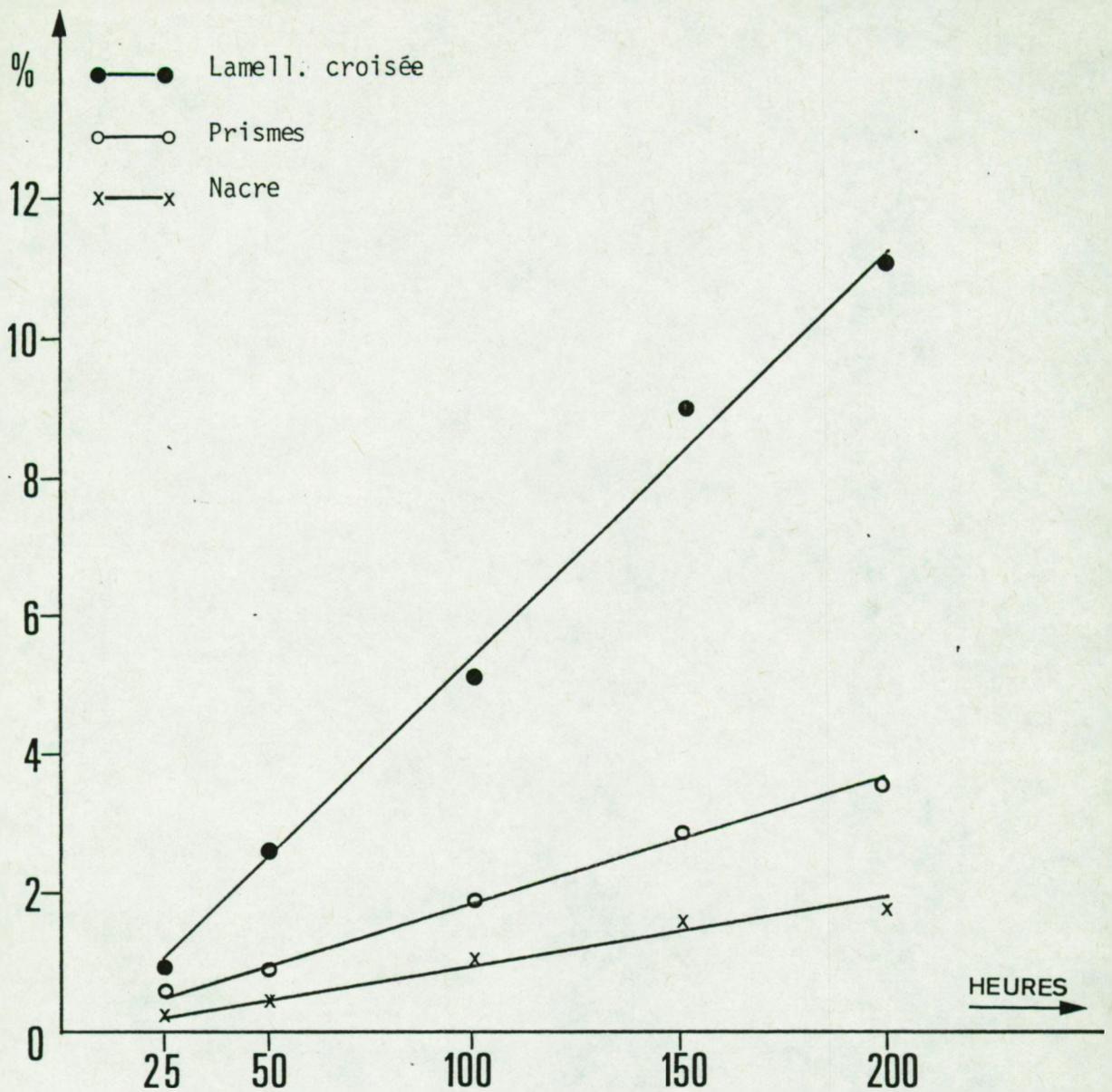


Fig. 27 : Cinétique d'abrasion des strates isolées des coquilles de Mollusques en conditions expérimentales (voir texte)

(en ordonnée, le % de matériel érodé, en abscisse, la durée de l'expérience)

Coefficient de corrélation R des valeurs mesurées avec la droite de régression

 Lamellaire croisée : 0,997
 Prismes : 0,998
 Nacre : 0,992

d) Résultats.

Les poids de matériel érodé se situent le long d'une droite (phénomène à vitesse constante) dont le coefficient angulaire est variable selon la strate envisagée (fig. 27).

La nacre se révèle la plus résistante à l'érosion (moins de 2 % du poids éliminé après 200 h. d'agitation), suivie des prismes (environ 4 % du poids est érodé après 200 h.). La structure lamellaire-croisée est la plus sensible à l'érosion mécanique, avec plus de 10 % du poids érodé après 200 h. d'expérience. L'érosion des structures lamellaires-croisées de *Cerastoderma edule* est près de 6 fois plus rapide que l'érosion de la nacre de *Nautila* dans les conditions expérimentales adoptées ici.

Il est bien évident que de telles mesures expérimentales ne permettent pas de déterminer la vitesse d'érosion des coquilles en conditions naturelles. Les renseignements qu'elles peuvent apporter sont d'ordre purement relatif (comparaison des différentes structures en conditions strictement définies).

e) Discussion et conclusion.

D'après CHAVE (1960, 1964) les restes de coquilles et les débris de coraux sont les éléments détritiques les plus résistants. Selon cet auteur, 16 % du matériel calcifié est érodé après 1400 h. d'abrasion. Cette cinétique est comparable à celle que nous observons dans le cas de la nacre (2 % en 200 h. d'expérience). L'érosion des structures lamellaires-croisées est nettement plus rapide, alors que, selon CURREY (1976), cette microstructure serait la plus "dure" (résistance à une pression localisée).

Selon CHAVE, les conditions expérimentales qu'il a réalisées correspondraient à un transport des particules sur plus de 3500 km ! Si l'on prend en considération, les données de DRISCOLL (1967), qui a montré que les vitesses d'abrasion mesurées par CHAVE (et par extension nos propres mesures) étaient de deux ordres de grandeur supérieures à celles qu'il avait lui-même évaluées, sur le terrain cette fois, nous pouvons conclure, comme MILLIMAN (1974), que l'abrasion des coquilles est un phénomène relativement lent même dans des milieux où l'hydrodynamisme est particulièrement intense

(plages de sable soumises à des déferlantes, courants violents,...). Dans un environnement plus calme (plages abritées, profondeurs importantes,...). Ce phénomène d'abrasion est probablement insignifiant en regard des autres processus de dégradation des coquilles, et particulièrement la biodégradation.

3.- ASPECTS PUREMENT CHIMIQUES DE LA DEGRADATION (1)

A) Solubilité théorique des carbonates dans l'eau de mer.

Le calcaire des coquilles de Mollusques se présente essentiellement sous trois formes : aragonite, calcite et, dans une moindre mesure, calcite magnésienne. Ces trois composés sont solubles dans l'eau de mer pour autant que le milieu dans lequel baignent les restes carbonates ne soit pas sursaturé par rapport à la (aux) forme(s) minérale(s) des coquilles.

Le produit de solubilité (K_{sp}) du CaCO_3 est le produit des activités ioniques du Ca^{++} et du CO_3^{--} dans une solution en équilibre avec la phase solide.

$$K_{sp} = a_{\text{Ca}^{++}} \times a_{\text{CO}_3^{--}}$$

Ce produit est fonction de la température et de la pression de la solution ainsi que, en eau de mer, de la salinité et du pH ($a_{\text{Ca}^{++}}$ et $a_{\text{CO}_3^{--}}$ dépendent de la salinité et les concentrations des diverses espèces carbonatées dépendant du pH). Il détermine la solubilité du CaCO_3 dans une "solution idéale", c'est-à-dire une solution peu concentrée. Ce n'est pas le cas du milieu marin !

(1) : Processus de chimie minérale indépendants de la présence d'organismes vivants.

Nous remercions Mr. WEHREN et FRANKIGNOUL de l'aide apportée lors de la rédaction de cette partie.

B) Influence des conditions physicochimiques du milieu marin.

Le problème est d'autant plus complexe en océanographie que température, pH, salinité et pression varient; or chacun de ces paramètres influence la solubilité du carbonate de calcium.

Etant donné l'abondance des sédiments carbonatés en milieu marin d'une part, et les relations liant le CaCO_3 au cycle du CO_2 d'autre part, on comprend que les géochimistes aient tenté de multiples expériences pour comprendre les phénomènes du passage en solution du CaCO_3 en milieu marin, et particulièrement les relations de flux existant entre phase solide (sédimentaire) et phase dissoute, ces flux déterminant le degré de saturation de ce sel dans l'eau de mer. Citons les travaux de BERNER (1976), BERNER et MORSE (1974), BERNER et WILDE (1972), CHAVE et al (1962), CHAVE et SCHMALZ (1966), MORSE (1974a, 1978), MORSE et al (1980), PYTKOWICZ (1967, 1969), PYTKOWICZ et al (1967), WOLLAST et al (1980)...

Les différentes formes minérales ont des solubilités différentes. La forme "calcite magnésienne" (contenant environ 15 % de Mg CO_3) est la plus soluble, suivie de l'aragonite puis de la calcite. Remarquons que la calcite magnésienne est rare chez les Mollusques où l'aragonite domine.

Différents paramètres influencent cette solubilité. Ils ont été étudiés (entre autre) par BEN-YAAKOW et GOLDHABER (1973), BERNER (1975), de BOER (1977), CHAVE et SUESS (1967), KITANO et HOOD (1965), MITTERER (1971), MORSE (1974b), PYTKOWICZ (1965, 1973), SUESS (1970)... On peut résumer l'influence de ces paramètres comme suit :

- Une élévation de température provoque une diminution du produit de solubilité du CaCO_3 et favorise donc la précipitation du CaCO_3 en solution.

- Pression et salinité⁽¹⁾ agissent dans le même sens, leur élévation accroît la solubilité du CaCO_3 en agissant directement ou indirectement sur K_{sp} .

- La taille des particules intervient par un effet de surface : les particules les plus petites sont proportionnellement plus rapidement dissoutes que les plus grosses.

- Dans le cas de CaCO_3 "squelettique", la présence de matière organique interfère avec les processus de nucléation et de dissolution du CaCO_3 et retarde considérablement les processus purement chimiques⁽²⁾.

- Certains ions enfin, interviennent dans le mécanisme réactionnel de la dissolution et de la nucléation du CaCO_3 : ce sont, dans l'ordre décroissant de leur capacité d'inhiber la nucléation à partir d'une solution sursaturée : Cu, Zn, Ni, Mn et Mg. Le Mg qui présente pourtant le pouvoir inhibiteur le plus faible est celui qui revêt la plus grande importance étant donné sa concentration dans l'eau de mer (environ 1,2 g/l alors que les autres ont des concentrations comprises entre 2 et 10 $\mu\text{g/l}$).

(1) La pression intervient à deux niveaux : d'une part son élévation entraîne une augmentation de la concentration du CO_2 dissous, donc favorise le passage en solution du CaCO_3 . D'autre part, la pression augmentant, diminue le volume de la solution donc, augmente les concentrations de tous les composants, ce qui modifie la solubilité du CaCO_3 .

Toutefois, une augmentation de la salinité, suite à une évaporation par exemple augmente les concentrations de Ca^{++} et de CO_3^{--} dans le milieu (loi de DITTMAR), donc augmente le produit ionique et, au total une augmentation de la salinité peut induire la précipitation du CaCO_3 .

(2) Nous proposons que, non seulement la présence de matière organique mais aussi sa topographie joue un rôle déterminant lors des phénomènes de dissolution du CaCO_3 . Rappelons à ce propos que la matrice organique "extracristalline" gaine les cristallites de toutes les microstructures minérales des coquilles et que, souvent, une matrice "intracristalline" enveloppe les monocristaux, au sein des cristallites. L'influence éventuelle de la topographie de la matrice organique sur les vitesses de dissolution du CaCO_3 de différentes microstructures n'a semble-t-il jamais été abordée.

C) Différence entre eaux de surface et eaux de profondeur.

Ces données une fois acquises, les vérifications in situ ont montré que les eaux de surface sont, en général, fortement sursaturées par rapport aux formes des carbonates trouvées dans les coquilles de Mollusques (sursaturation de l'ordre de 150 à 400 % de la saturation par rapport à la calcite et à l'aragonite.⁽¹⁾ Les eaux profondes, par contre, en général ne sont pas saturées en CaCO_3 et la dissolution des coquilles détritiques est donc possible. Ceci résulte de l'action conjointe de la pression (élevée), de la température (basse), de l'absence de photosynthèse (donc d'une accumulation possible de CO_2).

La dissolution des carbonates dans les grandes profondeurs a pour la première fois été évoquée par MURRAY et RENARD (1891) et, depuis, fait l'objet de très nombreuses recherches (citons ADELSECK, 1978; BERGER, 1973, 1978; CHEN, 1968, 1978; EDMOND, 1974; HAWLEY et PYTKOWICZ, 1969; MORSE et BERNER, 1972....).

Ces observations ont donné naissance aux théories de "lysocline" (concept cinétique) et de "profondeur de compensation" (concept sédimentologique) dont la localisation bathymétrique varie d'un endroit à l'autre (de 100 à 3000 m). A ces profondeurs, la dissolution du CaCO_3 est plus rapide que la sédimentation des particules carbonatées, et il n'y a donc pas d'accumulation nette de CaCO_3 dans les sédiments.

D) Précipitation non biologique des carbonates

L'eau de surface étant en général sursaturée, on devrait assister à une précipitation de CaCO_3 lorsque cette eau, entre en contact avec une phase solide (sédiment)⁽¹⁾. Or, ce n'est pas ce qu'on

(1) Nous devons toutefois remarquer que le degré de sursaturation en carbonate est établi à l'aide de constantes thermodynamiques établies en laboratoire et qui ne s'appliquent pas au milieu marin. Nous devrions plutôt parler d'une eau "théoriquement sursaturée".

observe dans les conditions normales rencontrées en milieu marin. Des études entreprises pour expliquer cette observation ont montré que les matières organiques et le Mg^{++} inhibent la précipitation du $CaCO_3$ à partir d'une solution sursaturée (BISCHOFF, 1968; BISCHOFF et FYFE, 1968; CLOUD, 1962; JACKSON et BISCHOFF, 1974; PYTKOWICZ, 1965, 1973; SCHMALZ et SWANSON, 1969; SCHROEDER, 1969,...).

PYTKOWICZ (1973) affirme que la précipitation du $CaCO_3$ ne pourrait résulter que d'une activité biologique, dans les conditions normalement rencontrées en mer, exception faite de certains sites où la sursaturation est particulièrement importante et les nucléi abondants (certaines lagunes tropicales, par exemple). Des cristallisations interprétées par ALEXANDERSSON (1972) comme des précipitations purement minérales ont été attribuées par Mac CUNN (1973) à l'activité de micro-organismes. On pourrait penser aussi qu'une activité photosynthétique intense, en diminuant la concentration de CO_2 dans le milieu pourrait induire la précipitation du carbonate de manière indirecte.

Pour notre part, nous avons pu observer des précipitations de carbonates⁽¹⁾ sur de nombreux échantillons de coquilles prélevés dans les sédiments. Nous n'avons jamais observé les signes indicatifs d'une dissolution décrits par ALEXANDERSSON (1976) ce qui semblerait indiquer que, dans le cas de la région de Calvi, l'eau de surface soit sursaturée en $CaCO_3$ comme la plupart des eaux superficielles. WEHREN et FRANKIGNOUL l'ont confirmé récemment par des mesures physicochimiques basées sur les constantes thermodynamiques de la littérature⁽²⁾ (communication personnelle). Néanmoins, les précipitations de carbonates

-
- (1) Remarquons au passage que cette précipitation de $CaCO_3$ peut se faire sous les 3 formes minérales déjà évoquées : calcite, aragonite et calcite magnésienne. Malgré qu'elle soit la plus soluble, cette dernière forme (calcite magnésienne) peut précipiter en premier lieu dans des conditions proches du milieu naturel (WOLLAST et al, 1980).
- (2) Nous devons toutefois remarquer que le degré de sursaturation en carbonate est établi à l'aide de constantes thermodynamiques établies en laboratoire et qui ne s'appliquent pas au milieu marin. Nous devrions plutôt parler d'une eau "théoriquement sursaturée".

intragranulaires observées sont toujours localisées dans des sites où l'activité bactérienne est importante. Puisqu'il a souvent été montré que l'activité de certains microorganismes peut provoquer, directement ou indirectement, la précipitation du CaCO_3 (LALOU, 1957; OPPENHEIMER, 1960; DEVEZE et al, 1966; BERNER, 1969; BILLY, 1975), nous préférons discuter ces observations dans la partie consacrée aux altérations biologiques des coquilles.

E) - CONCLUSIONS

En conclusion, nous pouvons considérer les phénomènes de dissolution purement chimiques comme très importants, capables de provoquer la disparition complète des coquilles, mais seulement dans les grandes profondeurs océaniques. Dans les eaux superficielles, l'importance de ces phénomènes apparaît beaucoup plus discrète, du moins dans les eaux tropicales et tempérées étudiées à ce point de vue. Il semble même qu'il n'y aurait guère de dissolution du CaCO_3 des coquilles, mais plutôt une précipitation de carbonates à partir d'une solution sursaturée. Il n'est pas démontré que cette précipitation soit, par ailleurs, indépendante de toute activité biologique.

4. - BIODEGRADATION DES COQUILLES DE MOLLUSQUES EN MILIEU MARIN.

"Most recent work on endoliths has been done by taxonomists and geologists - the biochemists seem not to have discovered them yet" LUCAS (1973).

A) INTRODUCTION

Des bactéries, des champignons, des Cyanophycées, des algues, des animaux sont capables de perforer, de dégrader les structures calcifiées. La biodégradation des substrats carbonatés a fait l'objet de nombreux travaux depuis plus d'un siècle (pour revue : CLAPP et KENK, 1963). Ces travaux, surtout à orientation géologique, se limitent presque exclusivement à l'étude de la phase minérale, en particulier de sa dégradation et de ses transformations dans des conditions très variées. D'autres travaux concernent encore la systématique des organismes perforants.

Le devenir des matrices organiques des squelettes minéralisés n'a, par contre, fait l'objet d'aucune étude approfondie. Compte-tenu de la part importante que prennent les coquilles de Mollusques dans la constitution des sédiments organodétritiques, il était particulièrement intéressant, non seulement de déterminer la cinétique de biodégradation des coquilles dans leur milieu naturel, mais encore de préciser les modalités de la dégradation des matrices organiques. L'étude dont nous présentons les résultats sera envisagée dans ses aspects qualitatifs et aussi, dans toute la mesure du possible, dans ses aspects quantitatifs, afin de constituer ce que nous croyons être une première approche éco-biochimique de la biodégradation des coquilles de Mollusques.

B) CONDITIONS EXPERIMENTALES.

a) Description du dispositif expérimental utilisé.

L'étude de la cinétique et des modalités de la biodégradation des coquilles de Mollusques a été abordée expérimentalement, au départ de la station océanographique STARESO, à Calvi (Corse).

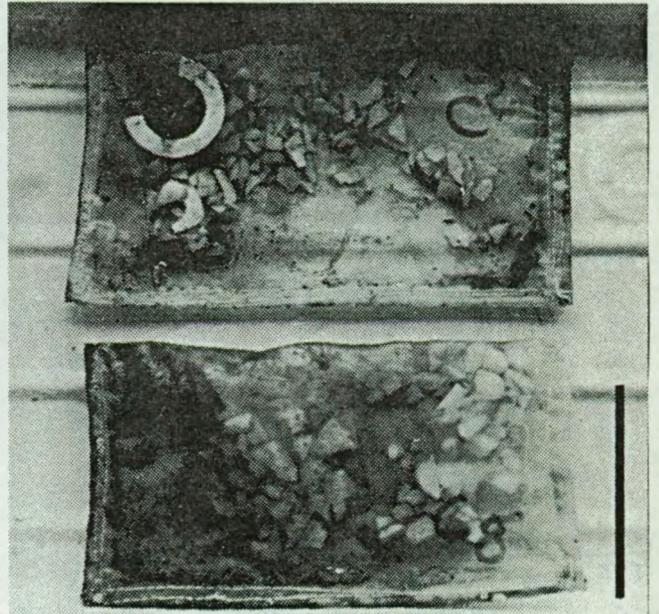
Plusieurs dispositifs originaux ont été mis au point pour permettre l'immersion du matériel étudié par - 37 m. de profondeur dans un chenal intermatte de l'herbier à Posidonies.

Au cours des deux années suivant la mise en place de ce matériel, des échantillons ont été périodiquement retirés et soumis à des examens morphologiques (examen au microscope optique et à contraste de phase, microscopie électronique à balayage...) et à diverses analyses chimiques (teneur en CaCO_3 , teneur en matière organique et en chitine).

- Deux caisses en "PVC alimentaire", à claire-voie sur toutes les faces ont été fixées au niveau du sédiment, à moitié enfouies dans celui-ci et remplies d'environ 60 litres de sable prélevé dans l'environnement immédiat. Ces caisses, appelées C_1 et C_2 ont les dimensions suivantes : longueur : 0,75 m., largeur 0,50 m., hauteur 0,40 m. (fig.28).



28



29

Fig. 28 : Caisse expérimentale C_1 in-situ (sable intermatte, - 37 m).

Fig; 29 : Sachets expérimentaux retirés de la caisse C_1 après un an de séjour à l'interface eau-sédiment. Echelle : 5 cm

Dans ces caisses, des sachets plats (fig. 29) en voile de nylon de 180 μm d'ouverture de maille théorique (Maison TRIPETTE et RENAUD, France) ont été disposés à l'interface eau-sédiment. Ces sachets marqués individuellement, contenaient un poids connu de fragments calibrés provenant de strates isolées représentant les principales microstructures rencontrées chez les Mollusques. Dans certains cas, des sachets en voile de nylon d'ouverture de maille théorique égale à 50 μm , ont été utilisés afin d'apprécier l'importance de ce paramètre et de la taille des organismes.

Les strates isolées par ponçage des coquilles au moyen d'une polisseuse rotative ont été fragmentées et les morceaux calibrés. Les fragments provenant de plusieurs individus ont été mélangés avant d'être répartis dans les sachets expérimentaux. Le matériel biologique était constitué de :

- nacre isolée de la coquille de *Mytilus edulis* (Bivalve), 20 échantillons;
- nacre columnaire isolée des derniers tours de spire de la coquille *Monodonta turbinata* (Gastéropode) : 6 échantillons;
- couche de prismes isolée de la coquille de *Pinna nobilis* (Bivalve) : 12 échantillons;
- couches de microstructure lamellaire-croisée isolées de la coquille de *Tridacna gigas* (Bivalve) : 12 échantillons;
- fragments de coquilles non calcifiées : "plumes" de *Loligo vulgaris* (Céphalopode) : 12 échantillons.

Pour chacun de ces lots, une portion a été conservée à sec au laboratoire et servira de témoin. D'autre part, une caisse analogue à celles placées en mer (C_3) a été déposée à l'Aquarium public de l'Université de Liège, sur la masse filtrante du filtre utilisé pour l'eau de mer froide (plus ou moins 15°C.).

Tout le matériel contenu dans les caisses est destiné à l'étude des aspects biochimiques de la dégradation des coquilles.

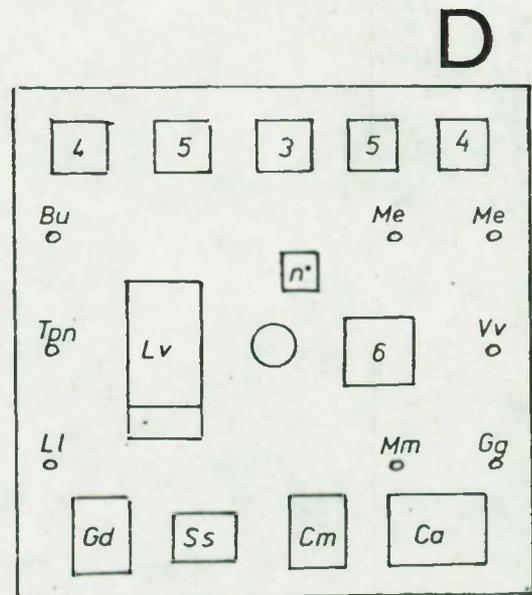
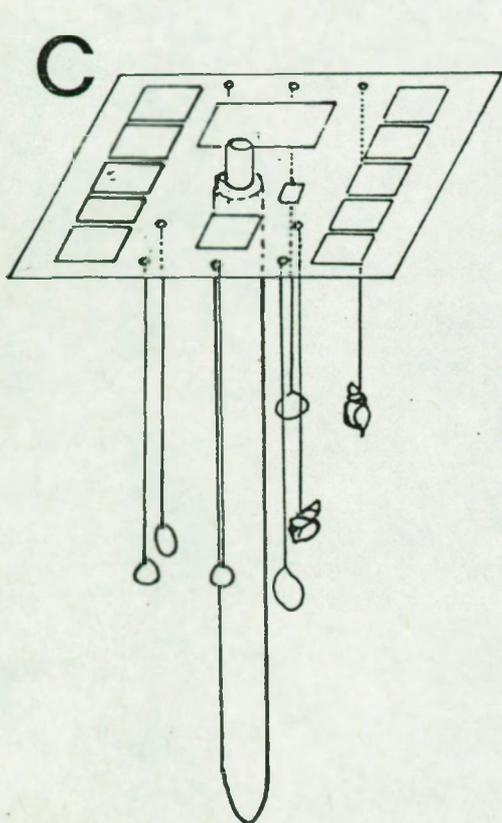
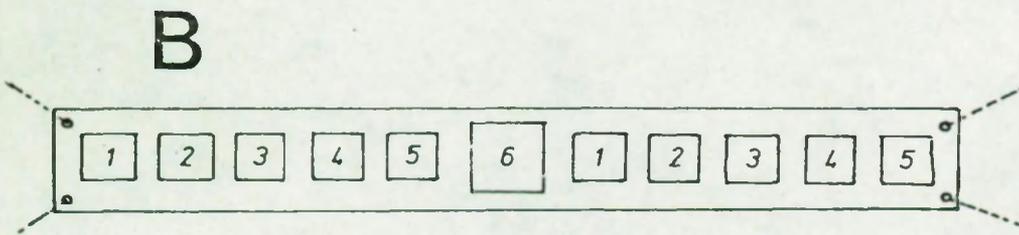
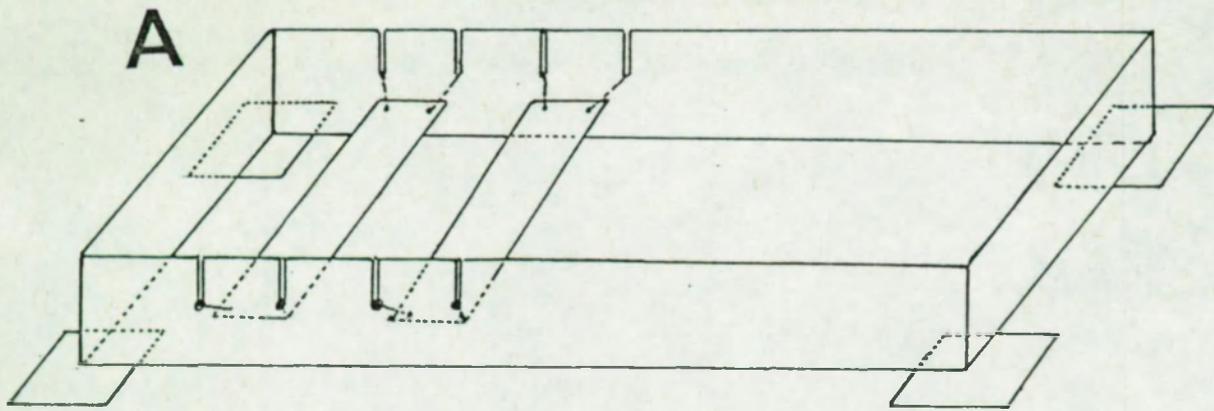


Fig. 30 : Schémas des dispositifs expérimentaux utilisés pour l'étude des aspects morphologiques de la biodégradation des coquilles (explications : voir texte)

- Sur le même site, nous avons immergé un cadre en plexiglas (fig. 30 A) de 1020 mm x 800 mm, porteur de 8 languettes mobiles au ras du sédiment (Ca). Sur chaque languette (fig. 30 b) nous avons disposé 11 carrés de 25 x 25 mm découpés dans des strates coquillières isolées. Ces fragments carrés ont été fixés par la face inférieure et par les côtés à l'aide d'une préparation de plexiglas polymérisée in situ (Acrifix 912), de manière à ce que seule la surface supérieure soit accessible aux organismes intervenant lors de la biodégradation.

De plus, afin d'évaluer l'impact de la présence du plexiglas sur le développement des endobiontes, nous avons disposés dans le cadre des strates coquillières isolées, enfilées sur des cordelettes.

- Quinze "présentoirs" numérotés de 1 à 15 ont été immergés au même endroit. Ils sont constitués d'un piquet en PVC enfoncé dans le substrat, porteur, à son sommet, d'une plaque en plexiglas de 250 x 250 mm sur laquelle sont fixés les échantillons, strates isolées, ou coquilles complètes (fig. 30 C, D).

De plus, des coquilles intactes complètes, représentant diverses microarchitectures ont été suspendues sous le présentoir de façon à ce qu'elles reposent sur le sédiment (fig. 30 C, 31).

Le matériel biologique fixé dans le cadre de plexiglas ou sur les présentoirs était destiné à l'étude morphologique de la biodégradation des coquilles (les chiffres et lettres entre parenthèse font allusion aux schémas de la fig. 30).

Matériel fixé sur les plaques au moyen de plexiglas polymérisé in situ.

- Strate de microstructure lamellaire-croisée de la coquille de *Callista chione* (Veneridae, Bivalve) surmontée du périostracum(1).
- Strate de calcitostracum de la coquille d'*Ostrea edulis* (Ostreidae, Bivalve) surmontée du périostracum(2).



Fig. 31 : "Présentoir" expérimental in-situ (sable intermatte, - 37 m).
Les flèches indiquent les coquilles fixées sous le présentoir
et reposant librement sur le sédiment

- Strates de microstructure lamellaire-croisée isolée de la coquille de *Mercenaria mercenaria* (Veneridae, Bivalve) (3).
- Nacre comlunnaire isolée de la coquille de *Nautilus pompilius* (chambre d'habitation) (Céphalopode) (4).
- Couche de prismes isolée de la coquille de *Pinna nobilis* (Pinnidae, Bivalve) (5).
- Aragonite purement minérale : échantillon minéralogique en provenance d'Espagne (6).
- Coquilles complètes de *Gibbula divaricata* (Trochidae, Gastéropode) (G. d.) composées de nacre, prismes et périostracum.
- Face interne de la coquille de *Spisula solida* (Mactridae, Bivalve) (Ss) : microstructure lamellaire-croisée.
- Face dorsale de la coquille de *Cypraea moneta* (Cypridae, Gastéropode) (Cm) : microstructure aciculaire-croisée.
- Calcitostracum isolé de la coquille de *Crassostrea angulata* (Ostreidae, Bivalve) (C.a)
- Coquille non calcifiée de *Loligo vulgaris* (Céphalopode) (Lu) dans un sachet en voile de nylon de 180 µm d'ouverture de maille.

Matériel fixé par des cordelettes et pendant librement sur le sédiment :

- Strates de microstructure lamellaire-croisée isolées de la coquille de *Buccinum undatum* (Buccinidae, Gastéropode) (B.u)
- Nacre columnaire isolée de la coquille de *Turbo petholatus* (Turbinidae, Gastéropode) (Tpn)
- Coquilles "complètes" de *Littorina littoralis* (Littorinidae, Gastéropode) (L.l) : microstructures lamellaires-croisées plus périostracum.

- Coquilles "complètes" de *Mytilus edulis* (Mytilidae, Bivalve) (Me) : nacre en feuillets surmontée de prismes fibrillaires et de périostracum.
- Coquilles "complètes" de *Venus verrucosa* (Veneridae, Bivalve) (Mm) : microstructure lamellaire-croisée plus périostracum.

b) Description du site expérimental

Les dispositifs expérimentaux décrits ci-avant ont été immergés en Méditerranée, par - 37 m. de profondeur sur une tache de sable intermatte de l'herbier à Posidonies (non loin d'un sable détritique appartenant à la biocénose des Fonds Meubles Instables), à 500 m environ de la côte est de la pointe de la Revellata (Calvi, Corse).

Ce milieu a été choisi en raison de la richesse du "sable intermatte" en restes coquilliers. La profondeur de 37 m correspond à la profondeur maximale autorisant des plongées répétées, de durée suffisante (de l'ordre de 30 minutes) et sans risques exagérés.

La figure 32 présente la topographie du site expérimental et les points d'implantation des différents dispositifs expérimentaux décrits dans le paragraphe précédent.

c) Contrôle de la stabilité des conditions expérimentales au cours du temps.

Lors de la réalisation d'une expérience d'aussi longue durée (2 ans), il importait de s'assurer que les conditions expérimentales demeuraient constantes et que le dispositif ne se modifiait pas au cours du temps.

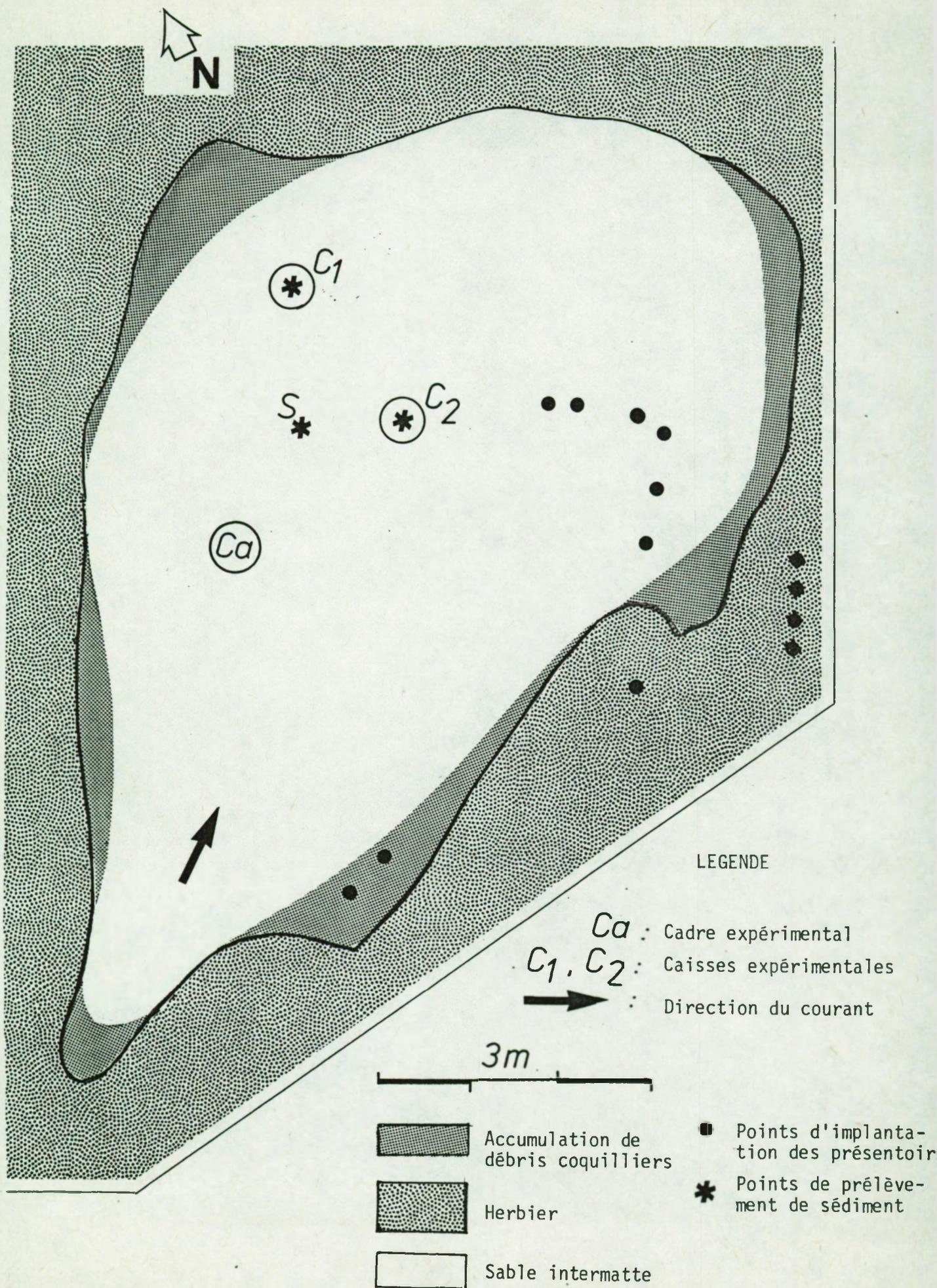


Fig. 32 : Topographie du site expérimental d'étude de la dégradation des coquilles

* Granulométrie du sédiment (1)

Les tamisages ont été effectués sur une colonne de 16 tamis agités mécaniquement. Ils ont duré 15 minutes chacun, avec une fréquence d'agitation moyenne. Les tamis utilisés correspondent à la norme internationale : les vides de maille varient suivant une progression géométrique ayant pour raison $\sqrt{2}$. Les tamis utilisés sont les suivants : 9500, 6700, 4760, 3360, 2380, 1680, 1190, 841, 595, 420, 297, 210, 149, 105, 60, 20 μm .

Les résultats ont été représentés, classiquement, sous la forme de courbes cumulatives semilogarithmiques, en portant en ordonnée les pourcentages pondéraux cumulés de sédiment retenu par les tamis, et en abscisse les vides de maille des différents tamis utilisés (selon une échelle logarithmique). Conventionnellement, nous avons placé, sur l'axe des abscisses, les éléments les plus grossiers à gauche et les éléments fins à droite, les pourcentages cumulés commençant par la fraction grossière.

La figure 33 illustre les courbes granulométriques du sédiment prélevé, en plongée, au niveau du dispositif expérimental (point marqué S, dans la figure 32). Les deux échantillons ont été prélevés l'un en juin 1979, lors du dépôt du matériel expérimental, et l'autre, en mai 1980, soit environ 1 an après.

L'examen de la figure 33 montre que la composition granulométrique du sable ne s'est pas modifiée après l'implantation du dispositif au niveau du chenal intermatte. Les différences entre les deux courbes ne sont pas significatives.

(1) Les tamisages ont été effectués dans le service de géomorphologie tropicale grâce à l'amabilité de Mme ALEXANDRE-PYRE, chef de travaux, que nous remercions vivement.

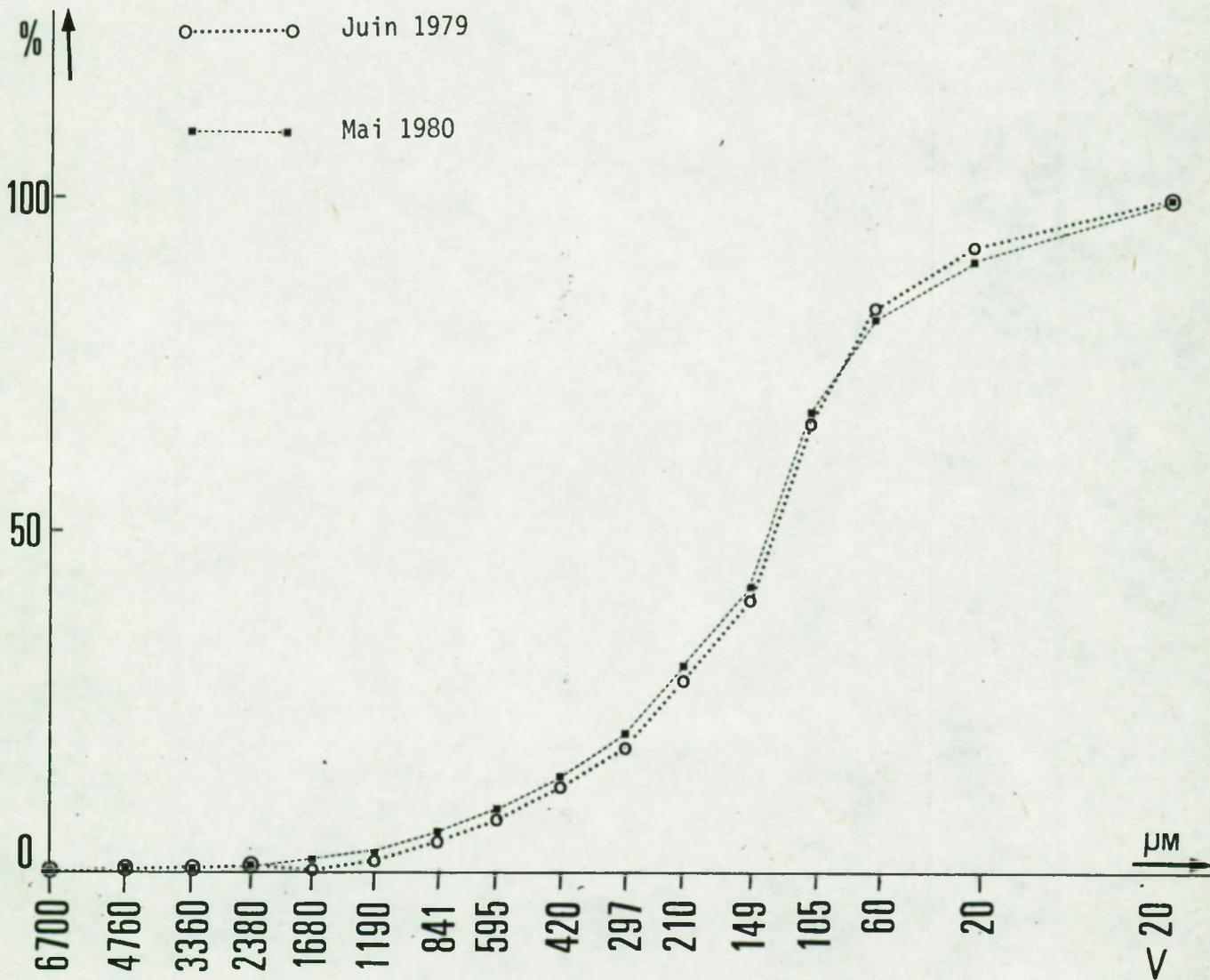


Fig. 33 : Courbes cumulatives semi-logarithmiques de la granulométrie du sédiment (sable coquillier d'un chenal intermatte) au niveau de l'emplacement du dispositif expérimental

JUIN 1979

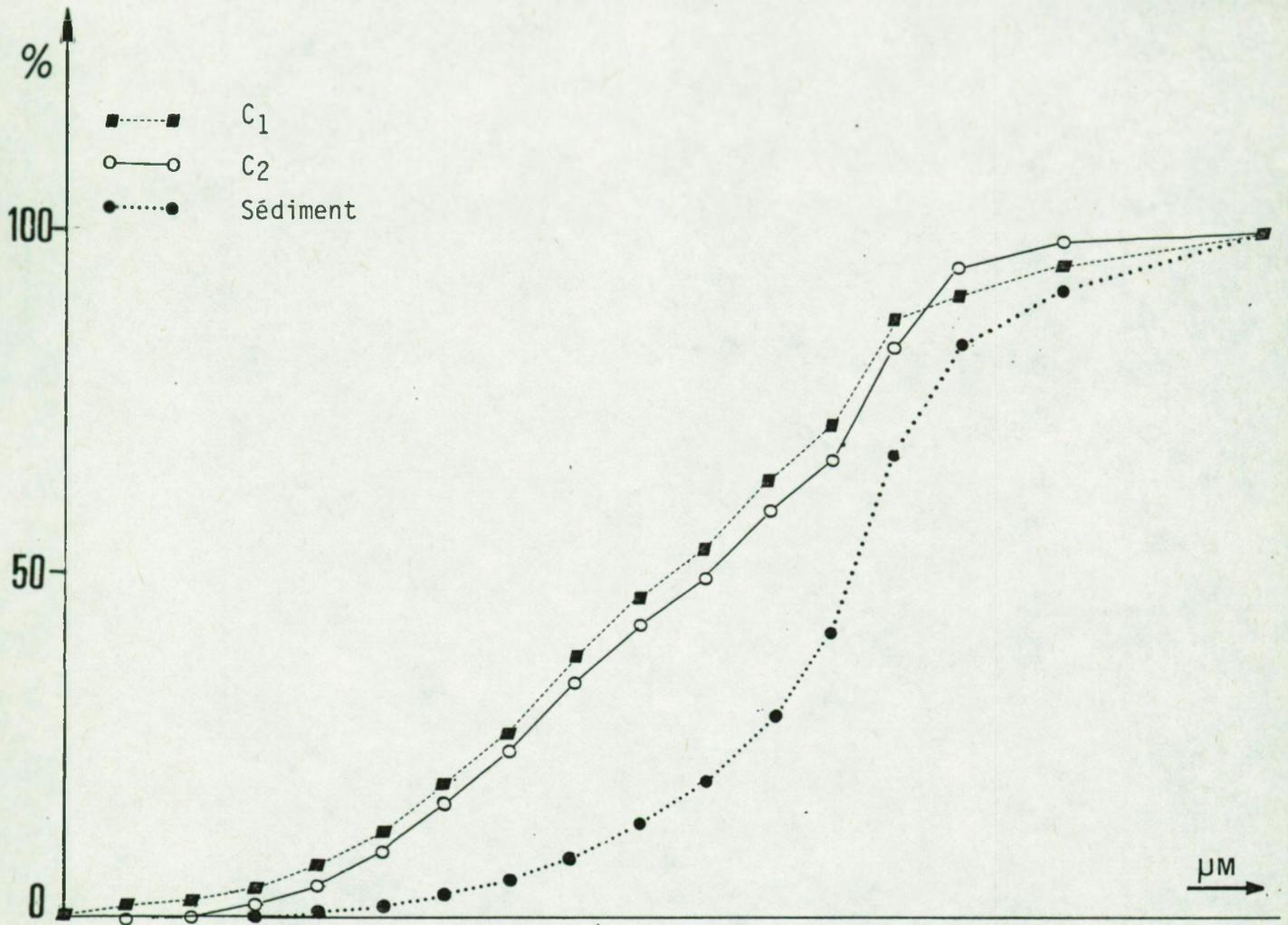


Fig. 34 : Courbes cumulatives semi logarithmiques des granulométries des "sédiments" remplissant les "caisses expérimentales" (C₁ et C₂) comparées à celle du sédiment environnant

La figure 34 présente les courbes granulométriques du "sédiment" remplissant les deux "caisses expérimentales" (C_1 et C_2) comparées à la courbe granulométrique du sable environnant prélevé au même moment (le lendemain du dépôt du matériel expérimental, le 25 juin 1979).

Cette figure montre que les sédiments des deux caisses C_1 et C_2 sont très semblables. Cependant, le sédiment des caisses expérimentales est à ce moment sensiblement différent du sédiment caractéristique du chenal intermatte. Le sédiment des caisses C_1 et C_2 est moins bien classé, et appauvri en "fraction fine" par rapport au sédiment environnant. Ceci résulte, selon toute vraisemblance, du transport manuel, en plongée, du sable environnant vers les caisses.

* Composition de la faune occupant les sédiments.

Nous avons extrait la "méiofaune" (sensu lato) de divers échantillons de sédiment provenant du sable intermatte et des caisses expérimentales en utilisant la technique d'UHLIG, à la glace d'eau de mer, modifiée par POIZAT (1975). Tous les comptages ont été effectués dans les deux heures suivant l'extraction de la faune du sédiment.

Nous avons effectué, au total 27 prélèvements, en toutes saisons, en vue d'en extraire la "méiofaune". Les résultats de ces extractions sont représentés sous forme de diagramme (fig. 35). Nous avons placé en ordonnée la dominance moyenne de chaque groupe (moyenne \pm écart type pour tous les prélèvements effectués), et en abscisse les différents groupes zoologiques rencontrés.

L'examen de ce diagramme montre que la faune occupant le "sédiment" des deux caisses expérimentales ne diffère pas significativement, par sa composition, de la "méiofaune" du sable intermatte. Les deux caisses C_1 et C_2 ont par ailleurs le même type de faune mésopsammique.

Les variations saisonnières de la composition faunistique ne sont pas illustrées ici mais elles se sont révélées parallèles dans les caisses et le sédiment environnant.

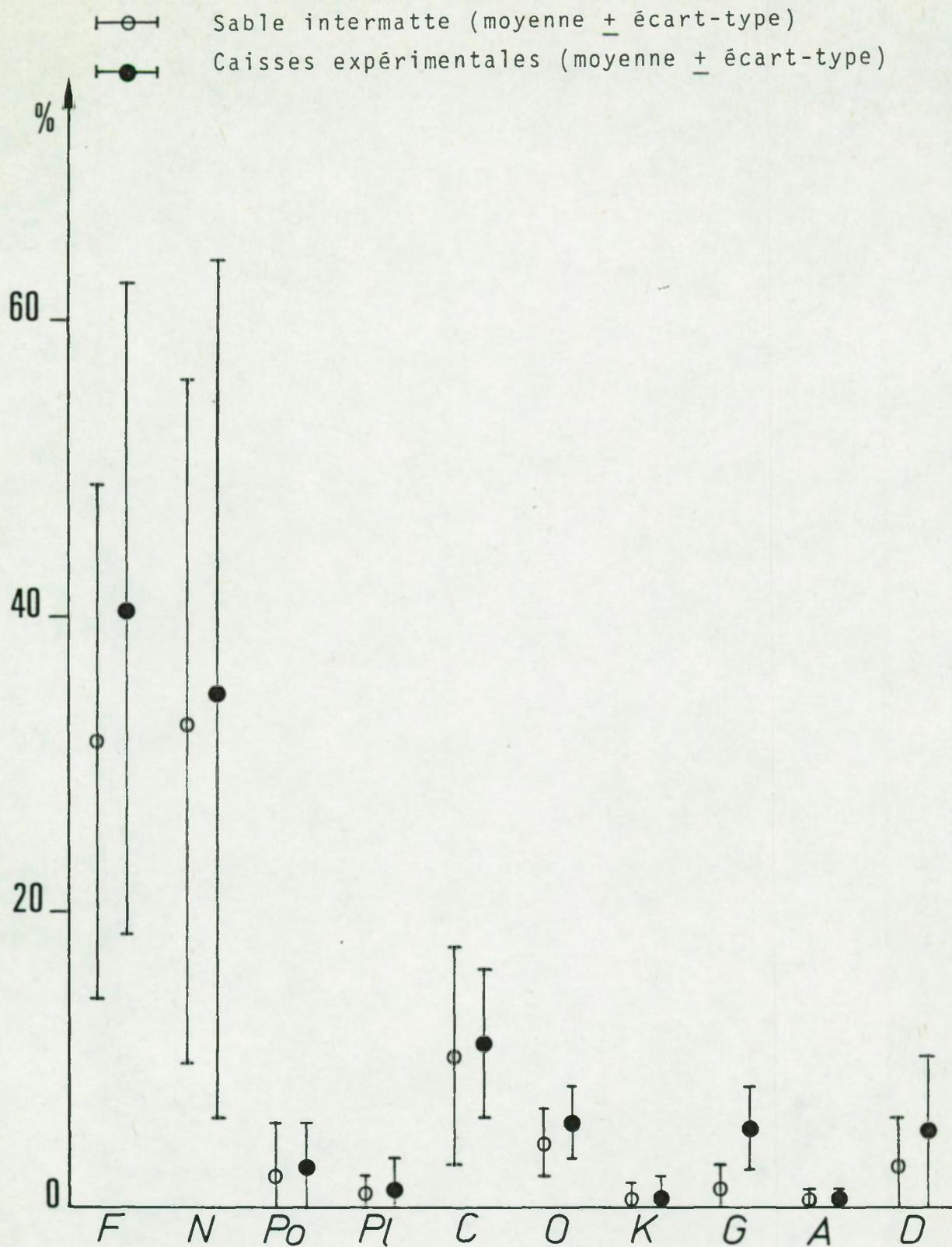


Fig. 35 : Composition de la "mésafaune" extraite du sable intermatte (- 37 m) et des "caisses expérimentales". En ordonnée, la dominance (nombre d'individus par rapport au nombre total d'individus du prélèvement), en abscisse, les différents groupes systématiques rencontrés :

F = Foraminifères - N = Nématodes - Po = Polychètes -
 Pl = Platyhelminthes - C = Copepodes - O = Ostracodes -
 K = Kinorhynques - G = Gastrotriches - A = Acariens -
 D = Divers

Du point de vue quantitatif, le nombre d'individus de la méiofaune⁽¹⁾ est comparable dans les caisses expérimentales et le sédiment environnant. Si l'on fait la moyenne de tous les prélèvements effectués, on trouve dans les caisses expérimentales 33.500 ± 10.400 individus/m² (intervalle de confiance au niveau 5 % avec $n = 13$) et 28.700 ± 6.700 individus/m² (IC (5 %), $n = 14$) dans le sédiment environnant.

* Variabilité des ouvertures de maille du filet constituant les sachets expérimentaux.

Nous avons mesuré, au moyen d'un micromètre Zeiss, les ouvertures de 200 mailles prises au hasard dans divers échantillons de filets.

Rappelons que l'ouverture de maille théorique spécifiée par le fabricant (TRIPETTE et RENAUD (France) est de 180 μm .

Les résultats figurent dans le tableau suivant

TABLEAU 21: EVALUATION DES MODIFICATIONS DU VIDE DE MAILLE DU VOILE DE NYLON DES "SACHETS EXPERIMENTAUX" UTILISES DANS LES CAISSES C₁ ET C₂.

Echantillon	Dimension moyenne du vide de maille (intervalle de confiance au niveau 1%)
Filet nouveau, avant couture	$180,7 \pm 1,6 \mu\text{m}$
Filet nouveau, après constitution des sachets	$182,0 \pm 1,8 \mu\text{m}$
Filet après 1 an d'immersion (caisse expérimentale C ₁)	$182,2 \pm 1,9 \mu\text{m}$
Filet après 2 ans d'immersion (caisse expérimentale C ₁)	$182,6 \pm 1,9 \mu\text{m}$
Filet après 2 ans d'immersion (caisse expérimentale C ₂)	$182,1 \pm 1,8 \mu\text{m}$

On voit que les dimensions des mailles ne changent pas dans le courant des deux premières années d'immersion. Les variations

(1) Seuls ont été pris en compte les organismes pluricellulaires. Les Ciliés, Diatomées et Flagellés n'ont pas été comptés.

les plus importantes sont provoquées par la réalisation des coutures lors de la fabrication des sachets. Un test de la moyenne avec $n = 200$ et $P = 1 \%$ montre que ces différences ne sont pas significatives.

* Conclusions.

La composition granulométrique du sédiment n'a pas été affectée par l'installation du dispositif expérimental et la méiofaune occupant le sable intermatte n'a, semble-t-il, subi aucune modification à la suite de cette installation.

Le transport du sédiment environnant dans les caisses expérimentales a sensiblement modifié la composition granulométrique du sable introduit dans les caisses : néanmoins, la méiofaune y est restée semblable à celle du sédiment environnant, en composition et en abondance.

Les dimensions des mailles des sachets en voile de nylon contenant nos échantillons n'a pas subi de variation significative dans le courant des deux années qu'ont duré notre expérience.

C) TOPOGRAPHIE DES DIVERS TYPES D'ALTERATION INDUITES PAR LES MICROORGANISMES ENDOBIONTES.

a) Introduction.

Jusqu'il y a une quinzaine d'années, les connaissances concernant les organismes intervenant dans la biodégradation des substrats carbonatés étaient fragmentaires, basées essentiellement sur des observations anecdotiques ou des notes systématiques. Ces travaux ont été revus de manière exhaustive par CLAPP et KENK (1963). Plus récemment, GOLUBIC et al (1975) ont présenté une revue des recherches sur les organismes endolithes. Cette revue décrit les principales techniques utilisées pour leur mise en évidence.

Précisons tout d'abord les termes utilisés :

EPILITHES

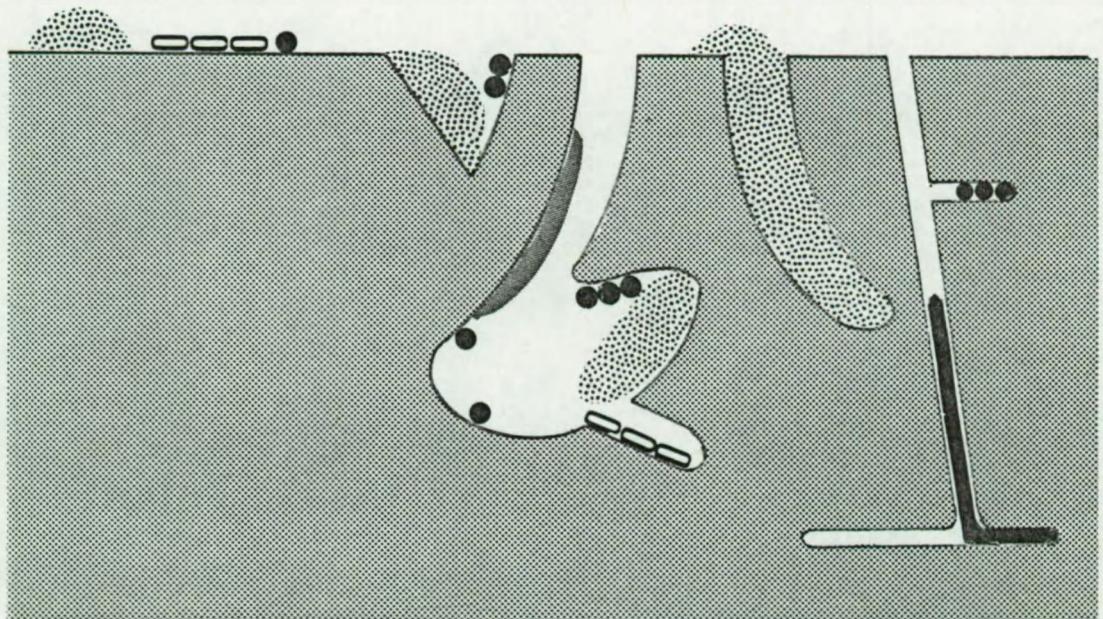
Organismes ne pénétrant pas dans le substrat

CHASMOLITHES

Organismes occupant des cavités "naturelles" ou abandonnées par les endolithes

ENDOLITHES

Organismes perforant activement le substrat



Les épilithes sont toutes les formes animales ou végétales sessiles.

Outre les Bactéries, les chasmolithes et endolithes appartiennent à 5 groupes végétaux (Champignons, Cyanophycées, Chlorophycées, Rhodophycées, et Diatomophycées) et à huit classes animales (CARRIKER et SMITH, 1969) : Spongiaires, Annélides, Bryozoaires, Phoronidiens, Crustacés (Cirripèdes et Isopodes) et Platyhelminthes (WOELKE, 1957).

b) Matériel et méthodes.

L'étude morphologique de la biodégradation a porté sur les coquilles et strates isolées fixées au niveau des présentoirs et du cadre expérimental.

Les microorganismes endogés ont été observés, in situ par microscopie photonique (classique, à contraste de phase, et en interférentiel) au niveau d'éclats minces de coquilles rendus translucides par inclusion dans de l'huile à immersion (Zeiss, $n = 1,52$).

Les images au microscope électronique à balayage ont été obtenues après fixation des microorganismes in situ (voir p.31), fracture des coquilles et deshydratation au point critique via l'amylicétate. La topographie des microperforations a encore été examinée après infiltration des galeries par une résine polyester (stratyl - polyester A - 116 LC) ou epoxy (Epon 912), injectée sous pression. Cette méthode permet d'établir, à l'échelle submicroscopique, les relations entre les microorganismes et les divers types d'altération dont ils sont responsables.

Les travaux de PERKINS, GOLUBIC et LE CAMPION ont montré que la topographie des galeries était, en général, caractéristique et pouvait servir de diagnostic des groupes systématiques responsables des perforations. Nous nous servons de leurs "clés" pour attribuer aux diverses entités systématiques, les altérations dont elles sont responsables. Ces "clés" ont cependant été critiquées par LUKAS (1979). Les noms avancés ci-après doivent être compris "sensu PERKINS".

c) Description des altérations morphologiques provoquées par les endobiontes.

Nous allons passer en revue les différents groupes rencontrés dans le matériel expérimental ayant servi à l'étude de la biodégradation des coquilles et décrire les perforations dont ils sont responsables.

* CHAMPIGNONS

Les champignons endolithes sont les organismes les plus communs dans notre matériel expérimental. Cette observation confirme la grande affinité de diverses formes mycéliennes pour les coquilles de Mollusques (KOHLMEYER, 1969 et 1979; CAVALIERE et ALBERTE, 1970; EDWARDS et PERKINS, 1974; ZEFF et PERKINS, 1979).

Un élément déterminant dans le diagnostic des perforations par champignons est la présence de sporanges. Cependant, ces structures ne sont pas observées dans tous les cas (PERKINS, communication personnelle).

Nous avons reconnu trois "formes mycéliennes" que nous avons baptisées formes A, B et C, faute de détermination précise.

La forme A est constituée par des filaments assez longs et peu denses, généralement courbes, dont le diamètre varie entre 2 et 4 μm . Les hyphes mycéliens, cloisonnés, se terminent fréquemment par des bifurcations courtes. Les sporanges se présentent sous forme de sphérules opaques en microscopie photonique "branchés" à angle droit sur les hyphes, avec un pédoncule très court. Ces sporanges d'environ 10 μm de diamètre sont en général isolés (fig. 37).

La forme B est caractérisée par des sporanges abondants, fréquemment groupés par deux ou plus, pyriformes, de 30 μm de long sur 15 μm de diamètre; leur pédoncule est court et se fixe sur des hyphes ramifiés de 1 à 2 μm de diamètre, disposés de manière radiaire à la base des sporanges. Ceci rappelle les "reticulate fungi" de PERKINS et TSENTAS (1976) (fig. 38 et 39).

La forme C est constituée d'amas de filaments constituant des réseaux très irréguliers, ramifiés dans un plan parallèle à la surface externe de la strate. Les hyphes ont 6 à 7 μm de diamètre, ils sont parfois "ballonnés" atteignant alors 10 μm dans leur plus grande largeur. Cette forme est comparable aux "moniliform fungi" décrits par PERKINS et TSENTAS (1976), ou encore aux "irregular polygonal networks" de MAY et PERKINS (1979) (fig. 40 et 41).

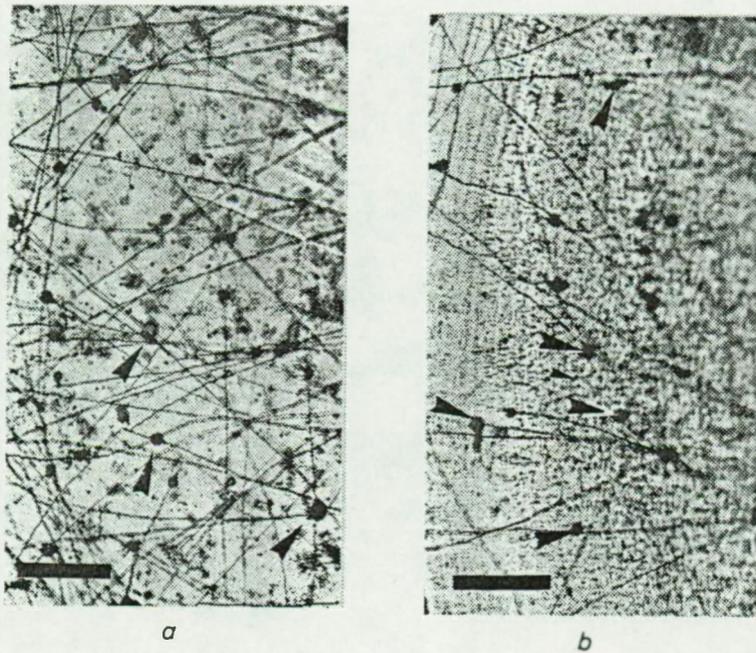
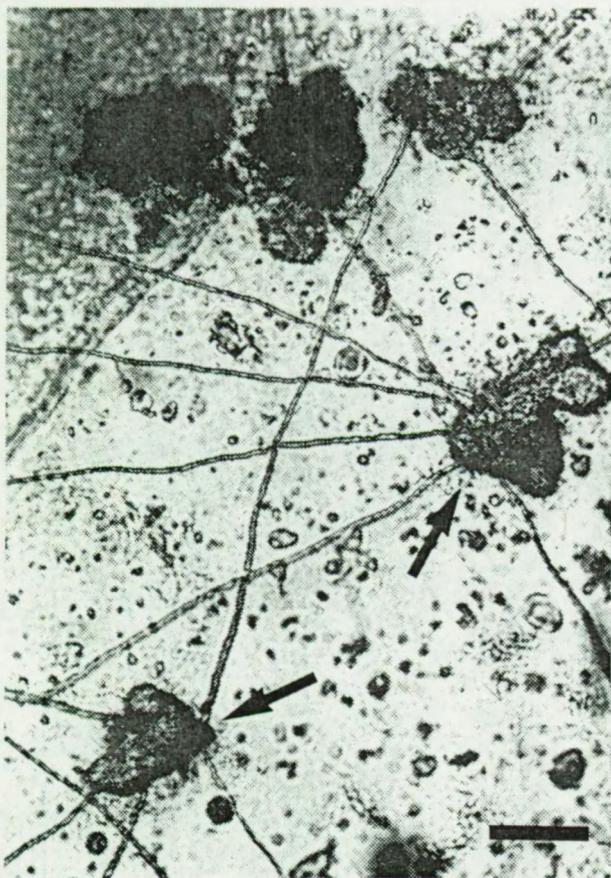
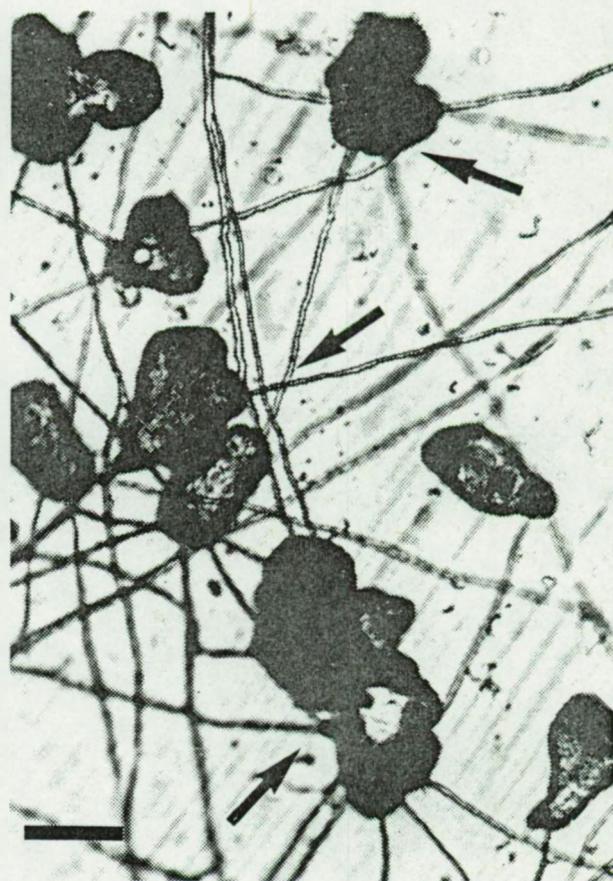


Fig. 37 : Champignons endolithes (forme A). Les flèches indiquent les sporanges (microphotographie en observation directe, sans fixation ni coloration). Echelle 50 μ m

- a) Mycelium colonisant la nacre de Pinna nobilis après 18 mois d'immersion
- b) Mycelium colonisant une coquille de Spisula solida (micro-structure lamellaire-croisée) après 12 mois d'immersion



38

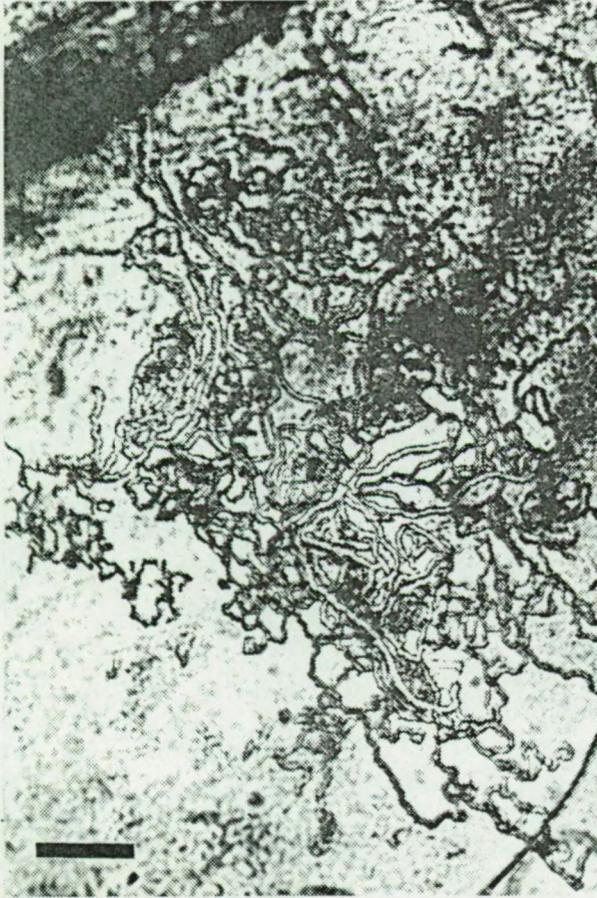


39

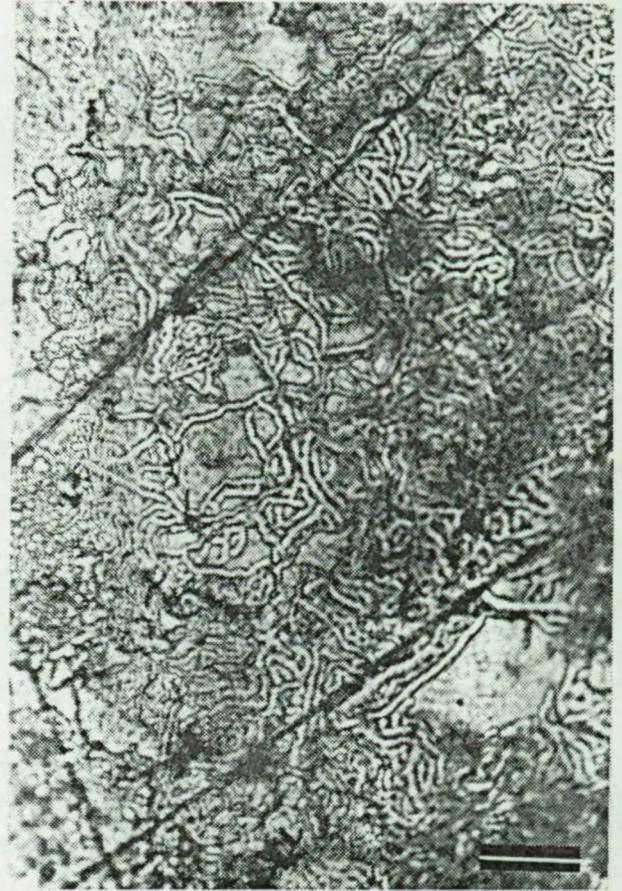
Champignons endolithes (forme B). Les flèches indiquent les sporanges, fréquemment groupés, avec un seul point d'insertion. Remarquer encore la disposition souvent radiaire des hyphes à la base des sporanges (microphotographie en observation directe, sans coloration ni fixation)
Echelle 30 μm

Fig. 38 : Mycelium colonisant la nacre de Pinna nobilis après 12 mois d'immersion

Fig. 39 : Mycelium colonisant une coquille de Spisula solida (micro-structure lamellaire-croisée) après 12 mois d'immersion



40



41

Champignons endolithes (forme C). Remarquer l'absence de sporanges et les fréquentes ramifications des hyphes (microphotographie en observation directe sans fixation ni coloration). Echelle 50µm

Fig. 40 : Mycelium colonisant la nacre de Pinna nobilis après 18 mois d'immersion

Fig. 41 : Mycelium colonisant une coquille de Spisula solida (microstructures lamellaires-croisées) après 24 mois d'immersion.

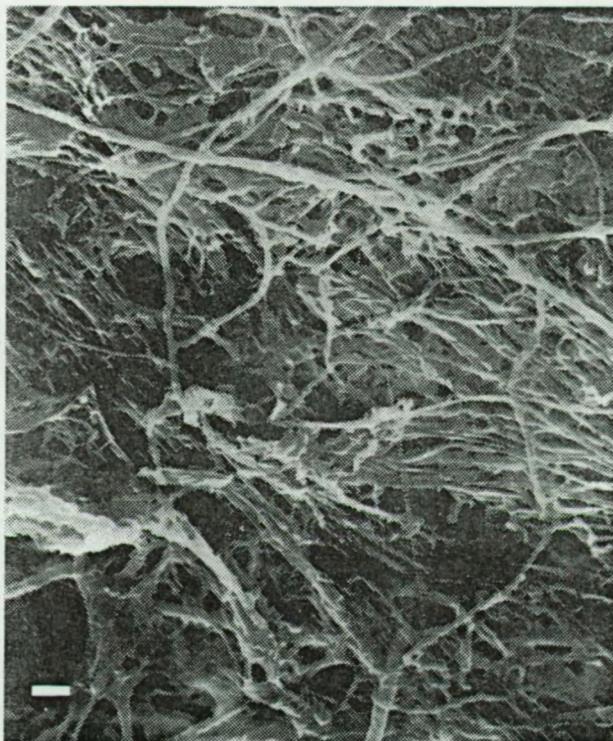


Fig. 42 : Ramifications d'un mycelium de champignon endolithe (forme C) au niveau d'un feuillet organique interlamellaire d'une couche de nacre.

Nacre de *Pinna nobilis* immergée depuis 18 mois (fixation glutaraldehyde - OsO_4 point critique, fracture parallèle au plan des feuillets, microscope électronique à balayage)
Echelle 10 μm

Selon DEMOULIN (communication personnelle) certaines de ces "formes myceliennes" pourraient appartenir à des Oomycetes, des Saprolegniales selon LAMBINON (communication personnelle). De manière générale, les "Oomycetes" ne s'installent que dans des coquilles déjà perforées par d'autres endobiontes (généralement des Cyanophycées) et "profitent" des galeries pour s'établir au sein même des strates calcifiées. Au sein des strates, les galeries propres des Oomycetes sont d'abord rectilignes et peu ramifiées dans la nacre. Par la suite, elles se ramifient fortement en un réseau dense au niveau de la matrice organique interlamellaire. Dans la microstructure prismatique, les perforations par Oomycètes s'infléchissent au niveau des faisceaux de matière organique gainant les cristaux. Les microperforations par Oomycetes semblent nettement dépendantes de la présence de matrice organique au sein des strates calcifiées. Quant on les extrait de la coquille, les champignons endogés sont fréquemment fixés à des voiles ou à des filaments de la trame organique des coquilles; les hyphes s'insinuent au sein même de la matrice (fig. 42).

* CYANOPHYCEES

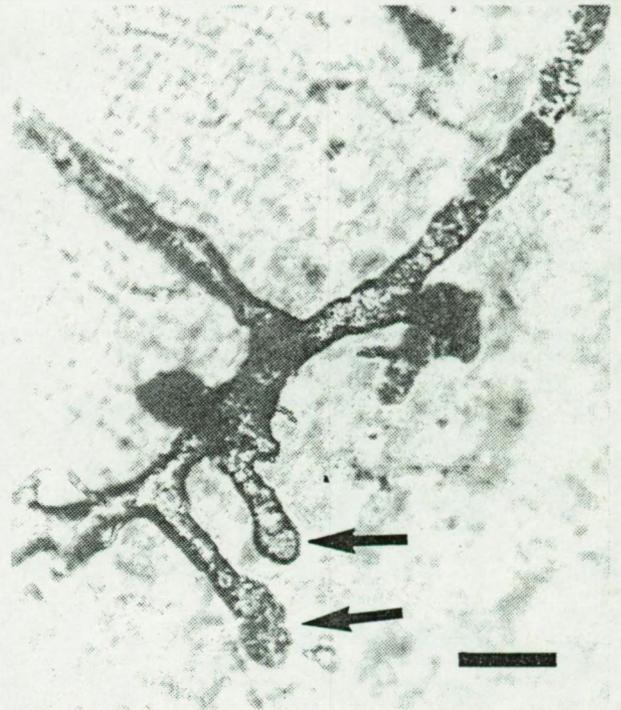
Sur notre site expérimental, les Cyanophycées sont les premiers organismes perforants à infester les coquilles de Mollusques, dès leur dépôt à la surface du sédiment.

La détermination des Cyanophycées est malaisée et repose sur la comparaison d'images au SEM et en microscopie photonique. De nombreux types ont pu être observés. L'étude des Cyanophycées endolithes de Méditerranée ayant été entreprise par LE CAMPION (1975, 1979), les noms avancés ci-après font référence à ses travaux.

Les galeries que nous avons attribuées à *Mastigocoleus testarum* ont 5 à 10 μm de diamètre, sont assez irrégulières et sont jalonnées de nombreuses ramifications se développant à angle droit (fig. 43). De nombreux filaments se terminent par une cellule plus grande à paroi plus épaisse (correspondant à un hétérocyste selon LE CAMPION, 1975 et PERKINS et TSENTAS, 1976).



a



b

Fig. 43 : Aspect caractéristique de Mastigocoleus testarum (Cyanophycée endolithe). Remarquer les ramifications des filaments et les hétérocystes terminaux (flèches) (microphotographie en observation directe, sans fixation ni coloration) Echelle 15 μ m

- a) Mastigocoleus testarum dans la nacre de Pinna nobilis après 3 mois d'immersion
- b) Mastigocoleus testarum dans le calcitostracum de Crassostrea angulata après 6 mois d'immersion

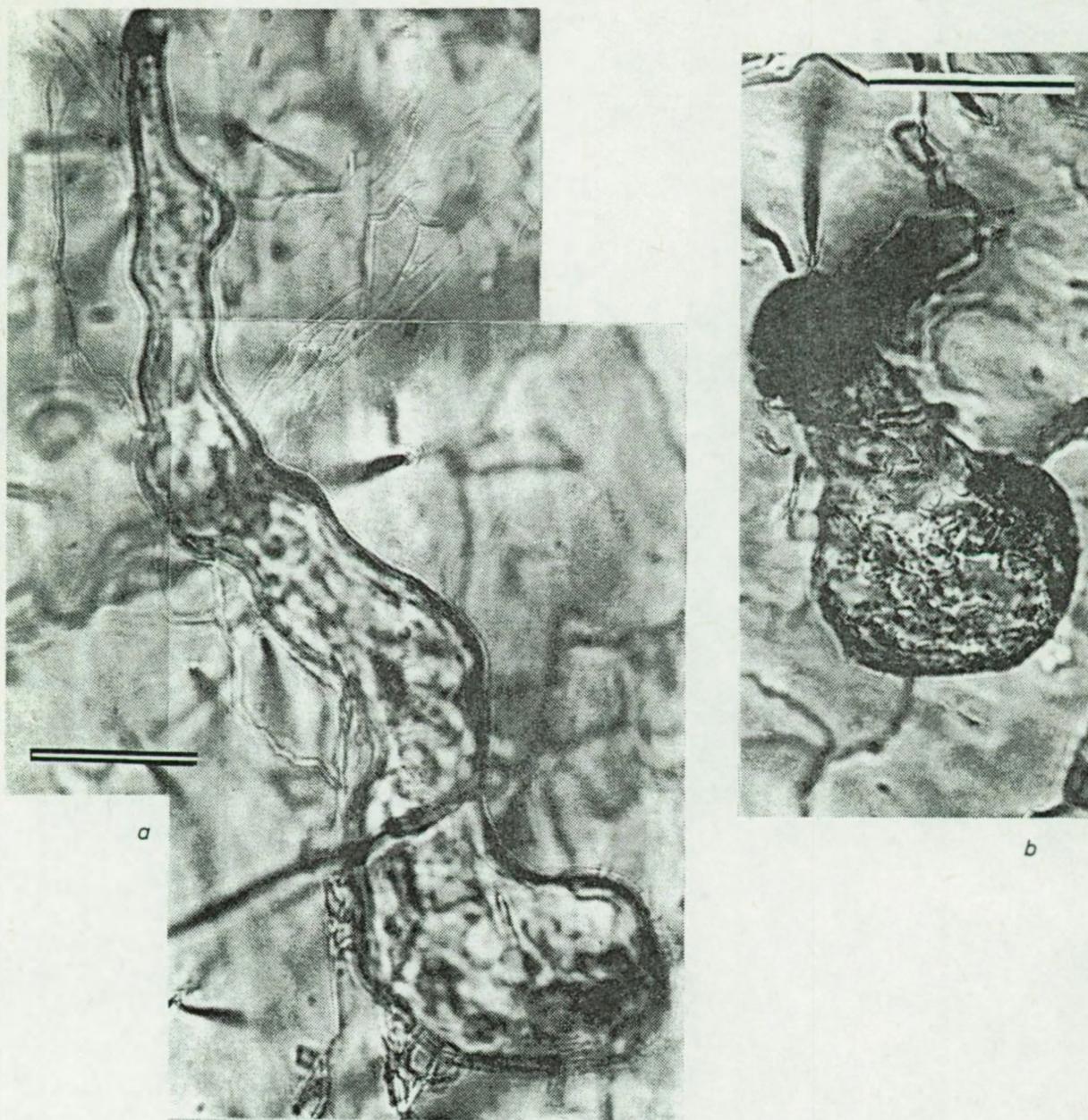


Fig. 44 : Aspect caractéristique de Hyella sp (Cyanophycée endolithe) (microphotographie en observation directe, sans fixation ni coloration). Echelle 10 μ m

- a) Montage de deux microphotographies montrant l'aspect caractéristique d'un filament à pleine maturité dans la nacre de Pinna nobilis (15 mois d'immersion)
- b) Aspect d'un "jeune" filament de Hyella, juste sous la surface externe de la nacre (Pinna nobilis, 15 mois d'immersion)



Fig. 45 : Aspect caractéristique des galeries de Plectonema terebrans (Cyanophycée) perforant une strate de nacre de Pinna nobilis (18 mois d'immersion)(microscope électronique à balayage, surface de fracture, pas de fixation). Echelle 30 μm

Un autre type correspond aux descriptions des *Hyella* sp. (BORNET et FLAHAUT, 1889; LE CAMPION, 1975, 1979; PERKINS et TSENTAS, 1976). Les filaments sont souvent courts et assez épais, enfoncés perpendiculairement à la surface de la coquille et contiennent des cellules de 6 à 8 μm de diamètre. Les perforations atteignent 8 à 20 μm de diamètre; elles sont toujours localisées aux régions corticales des coquilles examinées (fig. 44).

Des galeries dont la forme correspond à celles de *Plectonema terebrans* ont été rencontrées en grande abondance : étroites (de 3 à 5 μm de diamètre), ces galeries sont d'abord relativement rectilignes (parfois sur plusieurs centaines de microns) puis deviennent très enchevêtrées, se ramifiant et se dirigeant en tous sens (fig. 45).

D'autres types morphologiques ont été observés, mais rarement dans nos conditions expérimentales; nous ne les considérons pas plus longuement.

De manière générale, les perforations dues aux Cyanophycées traversent les unités microstructurales élémentaires sans déviation apparente puis s'infléchissent en profondeur de façon à devenir parallèles à la surface externe. Dans les microstructures prismatiques, les Cyanophycées se développent d'habitude au sein d'un seul prisme, sans relation avec le prisme voisin. La morphologie des galeries dues aux Cyanophycées semble indépendante de la présence et de la disposition de la matière organique intercristalline. Au contraire, les plans de clivage des monocristaux déterminent de façon stricte la vitesse de pénétration et l'orientation des perforations (LE CAMPION, 1975 et 1979). Les parois des galeries conservent l'empreinte des microstructures traversées (fig. 46, 47 et 48).

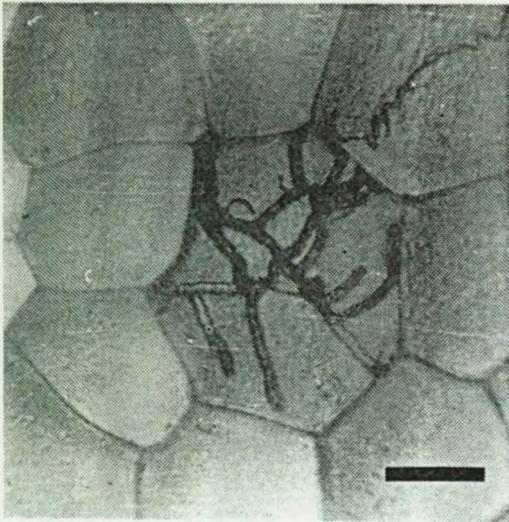
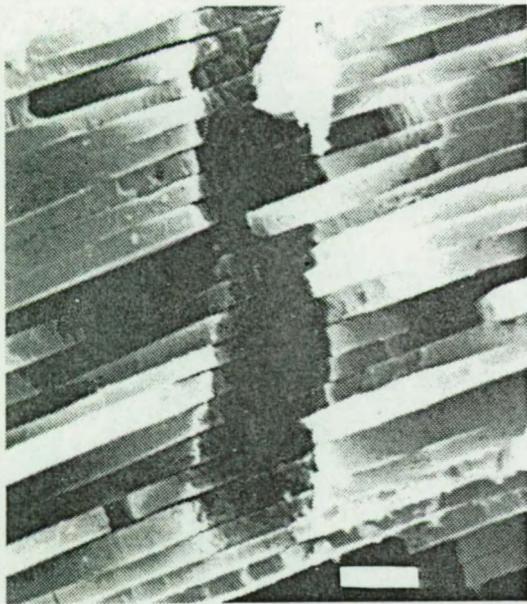
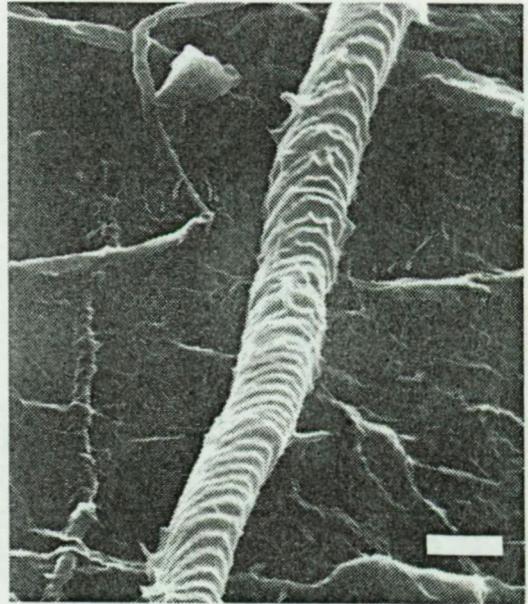


Fig. 46 : Cyanophycée (Mastigocoleus testarum) au sein d'un seul prisme de Pinna nobilis (12 mois d'immersion). Remarquer que les prismes voisins n'ont pas été attaqués (microphotographie en observation directe, pas de fixation ni de coloration). Echelle 25 μm



47



48

Fig. 47 : Détail d'une galerie de Plectonema terebrans (Cyanophycée) traversant plusieurs feuillets de la nacre de Pinna nobilis (18 mois d'immersion) (mic. électr. à balayage, surface de fracture, pas de fixation). Echelle 5 μm

Fig. 48 : Moulage d'une galerie de Plectonema terebrans (Cyanophycée). Le moulage a conservé l'empreinte des feuillets de nacre traversés (nacre de Pinna nobilis, 18 mois d'immersion) (mic. électr. à balayage, moulage en Stratyl polyester, pas de fixation). Echelle 5 μm

* CHLOROPHYCEES

Nous avons fréquemment observé la présence de Chlorophycées endolithes mais jamais en abondance.

La forme la plus commune creuse des galeries de 2 à 10 μm de diamètre au départ d'un tronc commun de 20 à 30 μm de diamètre. Les algues occupant ces galeries ne sont pas cloisonnées (*Oestrobium* sp ?) (fig. 49 et 50).

* RHODOPHYCEES

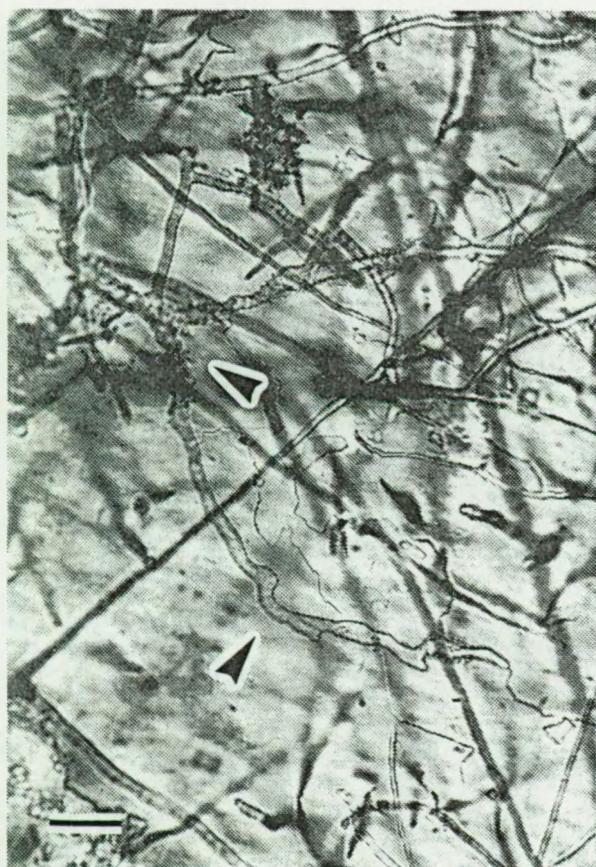
Les algues rouges endolithes que nous avons rencontrées correspondent au stade "CONCHOCELIS" d'algues macroscopiques du groupe des Bangiales, vraisemblablement de *Porphyria* (ces formes avaient été décrites comme espèces distinctes avant que DREW (1954) ne montre qu'il s'agissait en fait d'un stade de développement des Bangiophycidées). Leurs galeries sont fréquentes après plus d'un an d'immersion du matériel expérimental.

Les filaments d'algues sont cloisonnés (ce qui les distingue des "*Oestrobium*", de 2 à 5 μm de diamètre, parfois renflés de manière intermittente (jusqu'à 8 μm de diamètre). Ces filaments forment des réseaux denses, anastomosés. Les branchements se font à angle droit et les filaments courent fréquemment de manière parallèle sur des distances assez longues (50 à 200 μm) (fig. 51 et 52).

* BACTERIES et DIATOMEES

Les bactéries et les diatomées sont les premières à se fixer sur les échantillons, en quelques heures (organismes épilithes). On les retrouve aussi toujours dans les perforations abandonnées par leur occupant initial (organismes chasmolithes (fig. 53 et 54). Certaines vivent en symbiose avec des cyanophycées endolithes (LE CAMPION, 1979).

La pénétration des substrats calcifiés par des bactéries est encore sujette à controverse, bien que l'on sache que certaines souches solubilisent les sels minéraux (DEVEZE et al, 1966). Des galeries



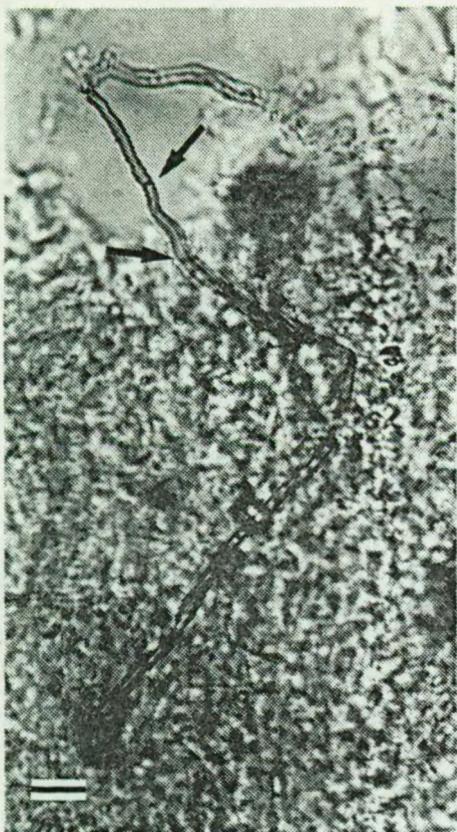
49



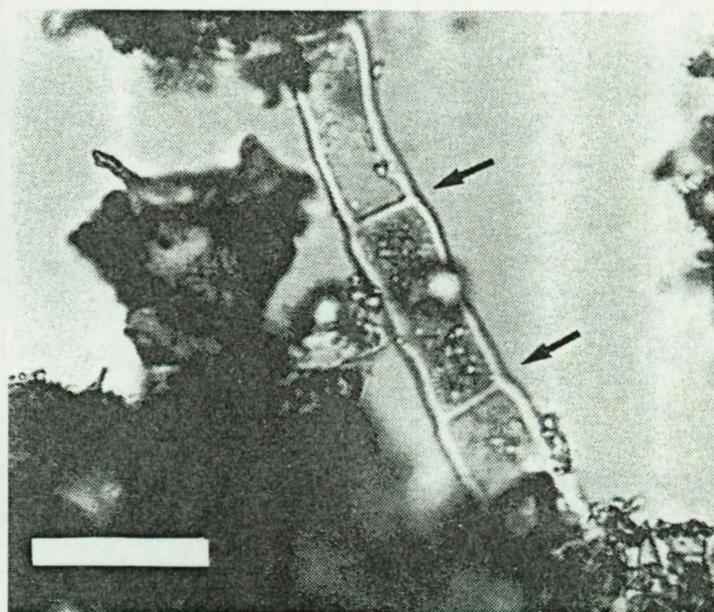
50

Fig. 49 : Aspect caractéristique d'une Chlorophycée indéterminée dans la nacre de Pinna nobilis (12 mois d'immersion)(microphotographie en observation directe sans fixation ni coloration) Echelle 25 μ m

Fig. 50 : Autre type de Chlorophycée (Oestrobium sp ?) abondamment rencontrée dans la nacre de Pinna nobilis (15 mois d'immersion). Remarquer l'absence de cloisons dans les "siphons" (microphotographie en observation directe sans fixation ni coloration). Echelle 25 μ m



51

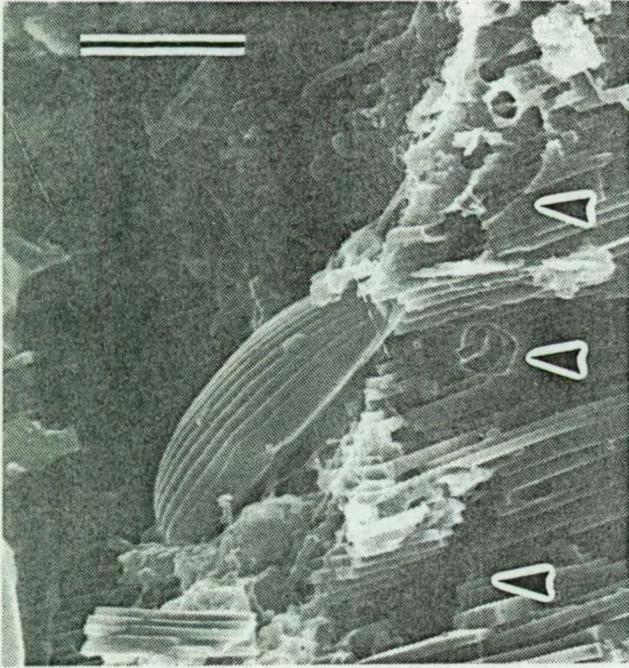


52

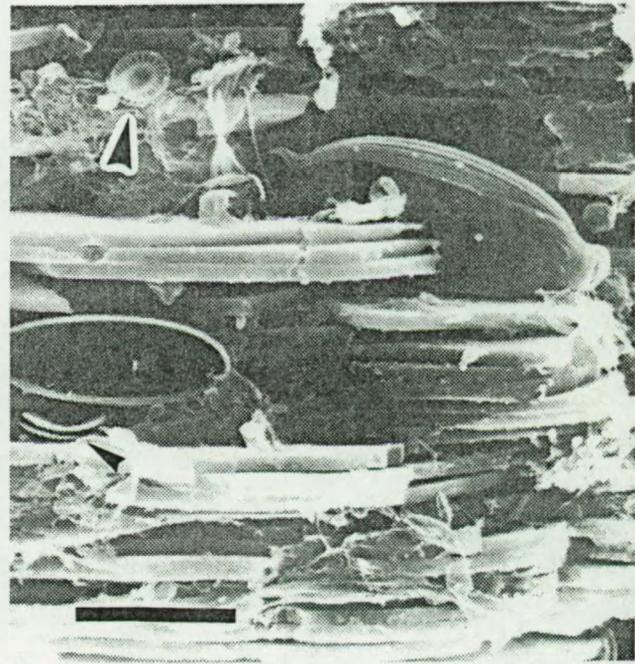
Aspect caractéristique des Rhodophycées endolithes. Remarquer les cloisons (flèches) qui compartimentent les filaments d'algues (microphotographie après décalcification ménagée par HCl 0,1 N, pas de fixation ni de coloration) Echelle 10 μ m

Fig. 51 : Rhodophycée dans la matière organique isolée par décalcification d'une coquille de Mytilus edulis (microstructure nacré-prismatique) après 24 mois d'immersion

Fig. 52 : Rhodophycée dans la matière organique isolée par décalcification d'une coquille de Callista chione (microstructures entrecroisées) après 18 mois d'immersion



53



54

Organismes chasmolithes au sein d'une strate de nacre de Pinna nobilis après 18 mois d'immersion (fixation glutaraldehyde - OsO₄, point critique, mic. élect. à balayage) Echelle 10 μm

Fig. 53 : Diatomée pennée. Remarquer les nombreuses traces de perforations vides d'organismes endolithes (flèches)

Fig. 54 : Diatomées pennées. Remarquer les coccolithes (flèches) détritiques

de 1 à 2 μm de diamètre, fortement contournées (analogues aux "vermicular borings" de ZEFF et PERKINS (1979)) ont été observés occasionnellement. Ces "vermicular borings" correspondent aux dessins et descriptions de FREMY (1945) qui les attribue à des "bactéries filamenteuses".

* SPONGIAIRES

Par rapport aux microorganismes endolithes, l'installation d'une *Cliona* est un phénomène d'un tout autre ordre de grandeur : les perforations sont indépendantes de la microarchitecture coquillière et se ramifient rapidement dans toute l'épaisseur de la coquille (galeries pouvant atteindre 3 à 5 mm de diamètre). Les parois des perforations ont un aspect en "écorce d'ananas" (fig. 55), alors que les moulages de ces perforations ont une surface granuleuse tout à fait caractéristique (fig. 56).

Ces perforations abandonnées par l'éponge constituent un terrain de prédilection pour la multiplication des microorganismes et l'infestation d'une coquille dans toute sa masse (fig. 57).

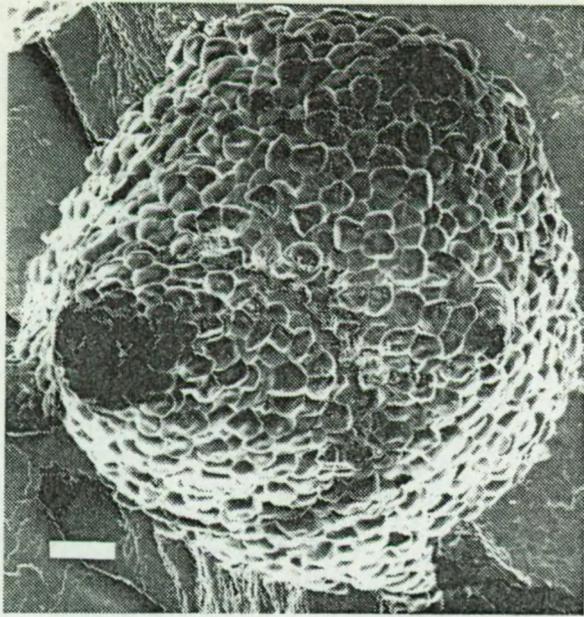
Les spongiaires sont rares dans les conditions expérimentales de notre étude, et leur présence est très transitoire.

* AUTRES ORGANISMES.

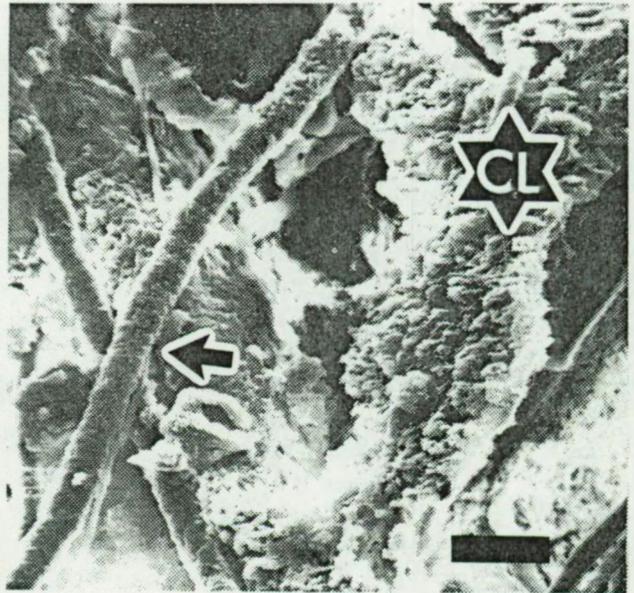
Les autres organismes endolithes n'ont pas été observés dans les conditions expérimentales de notre étude.

d) Localisation des microorganismes endobiontes.

Les microorganismes endolithes et chasmolithes colonisent indifféremment les différents types de microstructures coquillières. Leur abondance est cependant très variable d'une structure à l'autre. C'est ainsi que la nacre et le calcitostracum subissent une colonisation plus rapide et plus massive que les autres microstructures.



55



56

Fig. 55 : Aspect caractéristique d'une perforation abandonnée par *Cliona celata* (spongiaire) dans la nacre de *Pinna nobilis* (18 mois d'immersion). Remarquer les parois de la galerie "en écorce d'ananas" (micr. élect. à balayage, pas de fixation). Echelle 100 μm

Fig. 56 : Moulage d'une perforation par *Cliona celata* montrant l'aspect verruqueux de la surface de l'éponge (C.L.). On remarquera également le moulage d'un filament d'algue indéterminée (flèche) (coquille de *Venus verrucosa* trouvée à l'état détritique, - 149 m, moulage en Epoxyrésine, mic. élect. à balayage). Echelle 20 μm

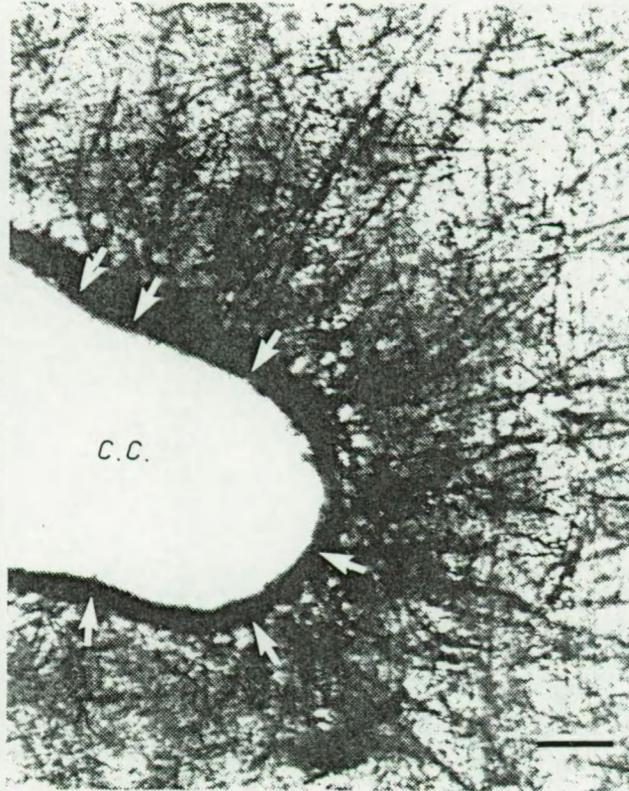


Fig. 57 : Microphotographie d'une lame mince de nacre de la coquille de Pinna nobilis (trouvée détritique, - 37 m, pas de coloration ni de fixation). La colonisation s'effectue en rayonnant à partir d'une perforation abandonnée par le spongiaire Cliona celata (C.C.). Remarquer que la région qui borde la perforation abandonnée par l'éponge a subi le phénomène de cryptocristallisation (flèches). Echelle 100 µm

D'autre part, il ressort de toutes les observations réalisées que les altérations sont localisées dans la région corticale des coquilles, sur une épaisseur de 100 à 500 μm dans le cas de la nacre, du calcitostracum et des structures entrecroisées, parfois plus au niveau des prismes. La présence de microorganismes endolithes n'a jamais été décelée dans les régions profondes des coquilles en cours d'altération. Il est possible que, dans nos conditions expérimentales, la mauvaise oxygénation de la masse coquillière constitue un facteur limitant la profondeur de l'infestation. KOHLMEYER (1969) a souligné la sensibilité des champignons à une diminution de la tension en oxygène du milieu.

D) Succession des populations de microorganismes et cinétique d'infestation des coquilles.

Dès l'immersion du matériel squelettique calcifié, des vagues d'organismes épi- et endolithes se succèdent. Les premiers mois d'immersion du matériel expérimental constituent la phase "pionnière" d'installation des microorganismes endobiontes.

Nous observons tout d'abord l'installation de Bactéries et de Diatomées à la surface des échantillons, après quelques heures seulement. Le recouvrement est complet après 24 à 48 heures de séjour au niveau du sédiment.

Les Cyanophycées se manifestent ensuite (*Mastigocoleus* puis *Hyella*) par quelques perforations éparses, au cours des 15 premiers jours d'immersion.⁽¹⁾

Après un laps de temps variable, de 20 à 80 jours après l'immersion du matériel expérimental, les champignons endolithes (Oomycètes) s'établissent enfin au sein des strates calcifiées où ils se multiplient rapidement et constituent l'essentiel de la biomasse endogée. Ils se maintiendront jusqu'au terme de l'expérience, deux après l'immersion.

(1) LE CAMPION (1975 et 1979) a étudié la colonisation de cristaux de calcite par des Cyanophycées en Méditerranée : après 8 jours d'immersion, *Mastigocoleus* perfore à quelques microns sous la surface; sa croissance rapide lui permet d'occuper 5 à 10 % de la surface disponible après seulement 15 jours d'immersion; *Hyella* atteint 50 μm de profondeur après seulement trois semaines d'immersion.

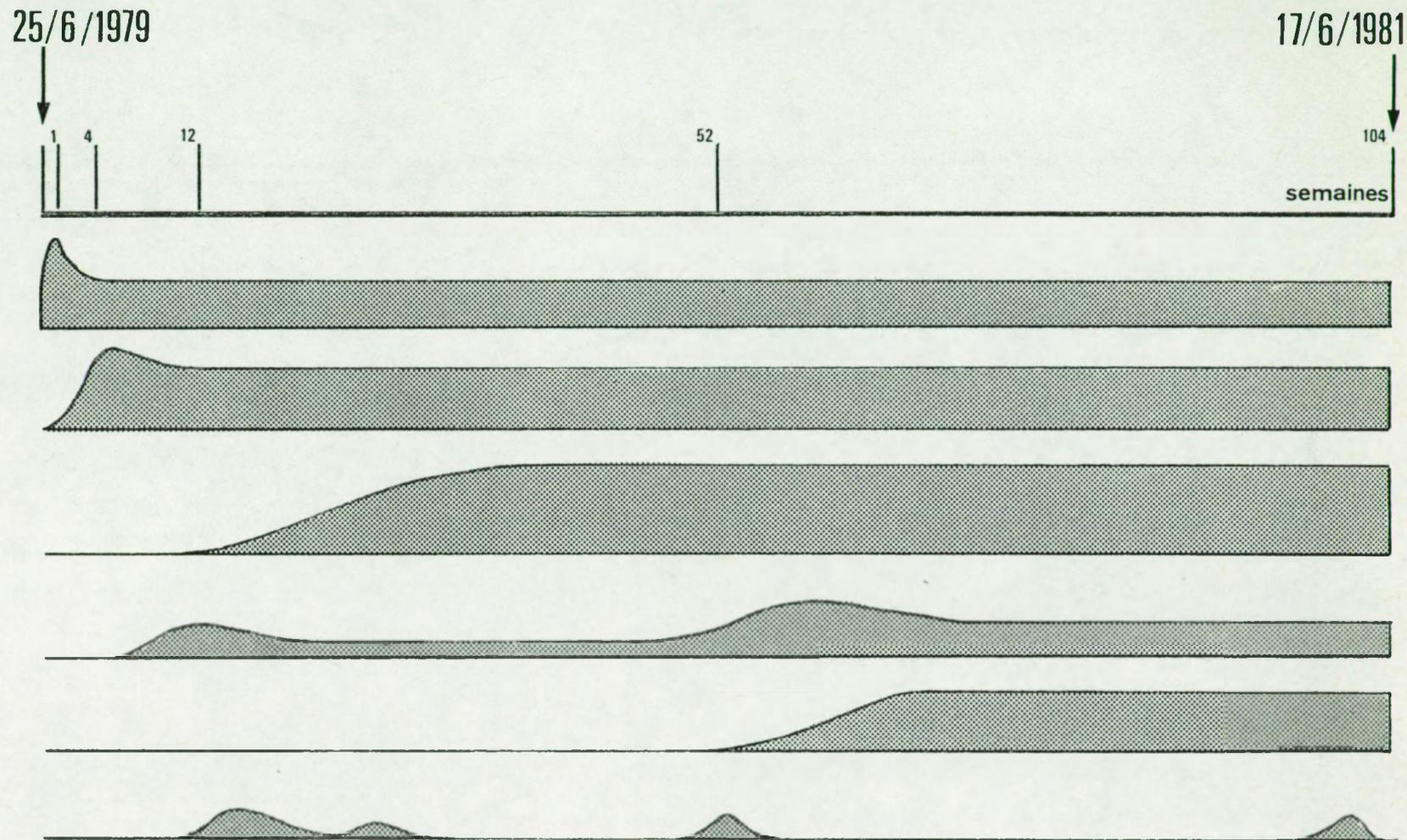


Fig. 58 : Occupation du substrat par les différentes populations d'organismes endobiontes durant les deux premières années d'immersion (La surface tramée est proportionnelle à la biomasse des endobiontes)

Les autres microorganismes endobiontes s'installent après des durées variables (fig. 58). Les Chlorophycées endolithes sont présentes après 3 mois d'immersion; leur densité est très fluctuante dans nos conditions expérimentales. Les Rhodophycées s'installent plus tardivement. Elles ne constituent une biomasse importante qu'après 9 à 12 mois d'immersion. La présence d'Eponges est sporadique.

Nous avons cherché à quantifier l'infestation d'un matériel coquillier, en l'occurrence les prismes de *Pinna nobilis*, au cours du temps, ce qui semblait n'avoir jamais été réalisé. Pour ce faire, nous avons évalué le pourcentage de prismes altérés et éventuellement encore occupés par un ou des endobiontes après différentes durées d'immersion. Les mesures portent sur 750 prismes pour chaque période. Les résultats sont représentés à la figure 59.

Au départ, avant toute immersion, moins de 1 % des prismes sont colonisés. Cette colonisation a eu lieu durant la vie de l'individu (récolté vivant en baie de Calvi).

Un test de la moyenne (écart réduit) appliqué à ce résultat démontre que cette valeur est significativement différente de 0 au niveau 5 %. L'endobiose, bien que très faible, n'est donc pas nulle au départ. Les microorganismes endolithiques s'attaquent donc aux coquilles d'animaux vivants; l'endobiose supportée par une *Pinna nobilis* vivante est cependant très faible par rapport à la biomasse d'organismes endogés qui coloniseront sa coquille détritique.

Au cours des premiers mois d'immersion, l'endobiose augmente très nettement et, après 3 mois d'expérience, 34 % des prismes portent des traces d'endobiose.

Les autres microorganismes endobiontes s'installent après des durées variables (fig. 58). Les Chlorophycées endolithes sont présentes après 3 mois d'immersion; leur densité est très fluctuante dans nos conditions expérimentales. Les Rhodophycées s'installent plus tardivement. Elles ne constituent une biomasse importante qu'après 9 à 12 mois d'immersion. La présence d'Eponges est sporadique.

Nous avons cherché à quantifier l'infestation d'un matériel coquillier, en l'occurrence les prismes de *Pinna nobilis*, au cours du temps, ce qui semblait n'avoir jamais été réalisé. Pour ce faire, nous avons évalué le pourcentage de prismes altérés et éventuellement encore occupés par un ou des endobiontes après différentes durées d'immersion. Les mesures portent sur 750 prismes pour chaque période. Les résultats sont représentés à la figure 59.

Au départ, avant toute immersion, moins de 1 % des prismes sont colonisés. Cette colonisation a eu lieu durant la vie de l'individu (récolté vivant en baie de Calvi).

Un test de la moyenne (écart réduit) appliqué à ce résultat démontre que cette valeur est significativement différente de 0 au niveau 5 %. L'endobiose, bien que très faible, n'est donc pas nulle au départ. Les microorganismes endolithiques s'attaquent donc aux coquilles d'animaux vivants; l'endobiose supportée par une *Pinna nobilis* vivante est cependant très faible par rapport à la biomasse d'organismes endogés qui coloniseront sa coquille détritique.

Au cours des premiers mois d'immersion, l'endobiose augmente très nettement et, après 3 mois d'expérience, 34 % des prismes portent des traces d'endobiose.

Pourcentage de prismes portant des traces d'endobiose (intervalle de confiance au niveau 5 %)

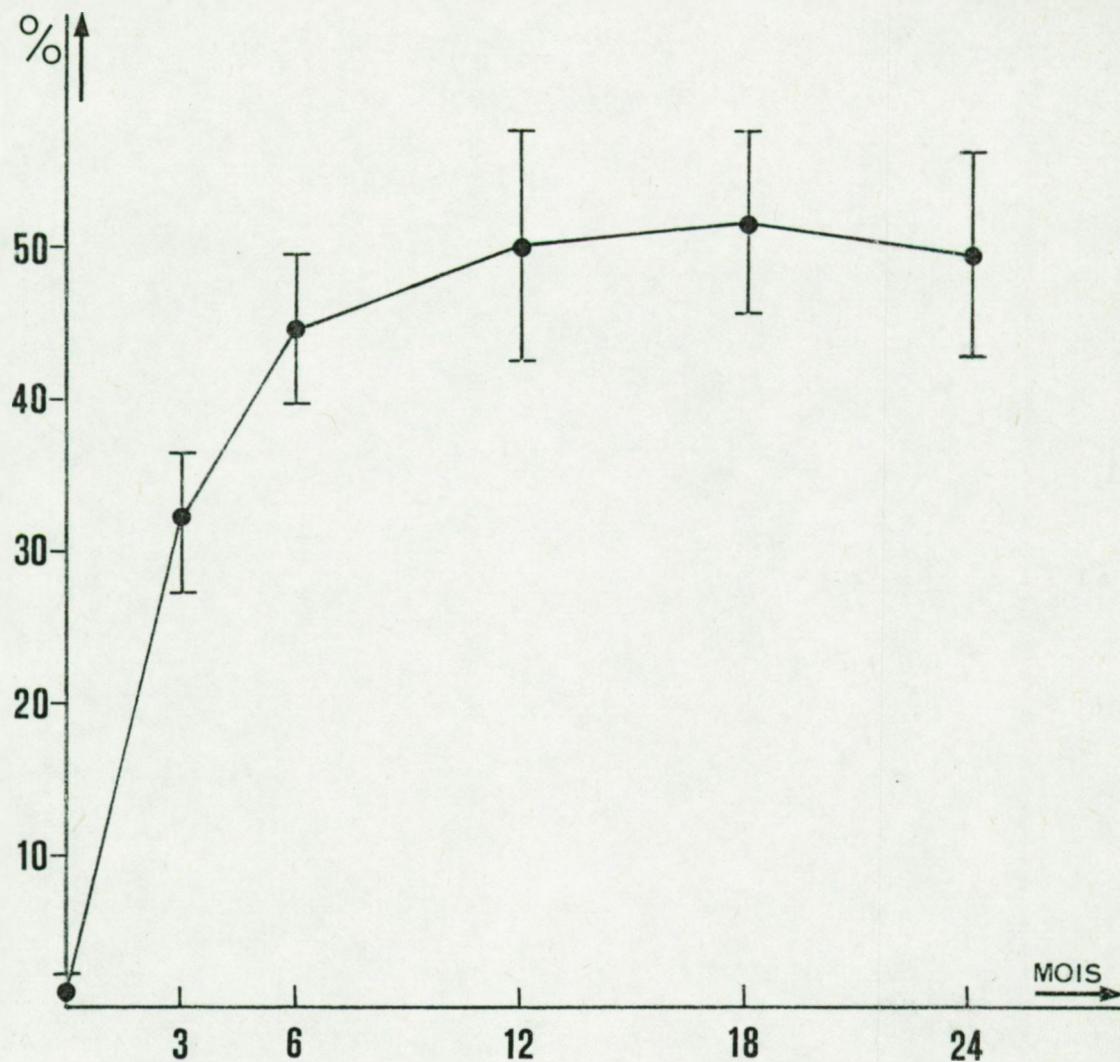


Fig. 59 : Cinétique d'infestation d'une strate isolée de prismes de *Pinna nobilis* au cours du temps exprimé en % des prismes portant des traces d'endobiose

La prolifération des endobiontes se ralentit alors, et, après 6 mois d'immersion, 47 % des prismes sont perforés. Cette valeur se stabilise alors entre 53 et 55 % d'occupation au terme de deux années d'expérience. Après 12 mois d'immersion, cependant, il n'y a déjà plus d'augmentation significative du pourcentage de prismes occupés (Test de la moyenne, $P = 5\%$).

La rapidité de l'infestation par les microorganismes et le taux d'infestation des prismes de *Pinna nobilis* sont moins élevés que ceux qui ont été observés par divers auteurs : 90 % de la surface des cristaux de calcite sont attaqués après 3 mois d'immersion en Méditerranée (LE CAMPION, 1975 et 1979), 77 % de la surface des cristaux de "Spath d'Islande" immergés durant 3 mois en Jamaïque (KOBLOUK et RISK, 1977). Plus de 95 % des restes squelettiques sont infestés d'endobiontes après 4 mois d'immersion dans la mer des Caraïbes (PERKINS et TSENTAS, 1976).

De manière générale, le nombre de perforations réellement occupées par un endobionte est faible en regard du nombre total de perforations. Après deux ans d'immersion, environ 2 à 5 % des galeries creusées dans les prismes de *Pinna nobilis* sont effectivement occupées par l'organisme qui les a percées. KOBLOUK et RISK (1977) estiment que 5 à 10 % des perforations effectuées par des Chlorophycées sont encore occupées par l'algue après 95 jours d'expérience.

Le nombre de galeries taraudant certains substrats peut être très élevé : de l'ordre de 700.000 perforations/cm² dues à *Hyella* sp et plus de 500.000 perforations/cm² dues à *Mastigocoleus testarum* (soit approximativement 40 % de la surface totale), dans certains restes carbonatés relevés en région marseillaise (LE CAMPION, 1979). On peut compter jusqu'à 500.000 filaments algaires/mm³ de substrat coquillier (LUKAS, 1979).

En conclusion, après une phase pionnière de quelques 5 à 6 jours où Bactéries, Diatomées et Cyanophycées "attaquent" la surface des coquilles, tous les autres endolithes prolifèrent et se maintiennent dans les couches périphériques, les Rhodophytes s'installant en dernier lieu et les Eponges seulement de manière sporadique.

A côté de ces organismes endobiontes, les fragments de coquilles peuvent également être attaqués, d'une manière où d'une autre, par des organismes libres vivant dans le sédiment, constituant la méiofaune (ou faune mésopsammique). C'est à la description de ces organismes que nous consacrons le chapitre suivant, où nous prendrons la liberté de dénommer "mésopsammon coquillier" la faune observée au sein du matériel expérimental constitué uniquement de débris de coquilles sélectionnés.

E) "Mésopsammon coquillier" au sein du matériel expérimental.

Après quelques mois d'immersion dans les caisses expérimentales, les sachets contenant nos échantillons de coquilles sont envahis d'organismes appartenant à la faune communément dénommée "mésifaune" ou "méiofaune", en raison de la taille des organismes ou encore "mésopsammon" ou "faune mésopsammique" par référence à sa localisation dans la masse alimentaire.

Le tableau 22 détaille la composition faunistique du "mésopsammon coquillier" présent dans les sachets contenant les échantillons de nacre de *Mytilus edulis* pour deux types d'ouverture de maille 50 et 180 μm .

On voit que le maillage de 50 μm "retient" une grande partie de la faune mésopsammique en dehors des sachets expérimentaux. Seuls quelques rares Foraminifères et Nématodes se sont introduits à l'intérieur des sacs.

TABLEAU 22: COMPOSITION DE LA "MEIOFAUNE" AYANT ENVAHI LES SACHETS EXPERIMENTAUX CONTENANT DES FRAGMENTS DE NACRE DE *MYTILUS EDULIS* (SABLE INTERMATTE, CAISSE EXPERIMENTALE C₁) DANS LE CAS DE L'UTILISATION DE FILETS DE MAILLE 180 OU 50 µM (NOMBRE D'INDIVIDUS PAR SACHET DE ± 40 G DE NACRE)(POIDS CALCIFIE).

Organismes	Maillage 180 µm					Maillage 50 µm ⁽¹⁾	
	Immersion 3 mois	Immersion 6 mois	Immersion 15 mois	Immersion 18 mois	Immersion 21 mois	Immersion 3 mois	Immersion 6 mois
Foraminifères	3	2	3	3	3	3	2
Nématodes	16	21	11	9	10	4	6
Polychètes	1	-	-	1	1	-	-
Platyhelminthes	2	3	-	1	1	-	-
Copépodes Harpacticides	15	19	13	15	22	-	-
Ostracodes	-	-	1	-	-	-	-
Kinorhynques	-	1	-	2	1	-	-
Gastrotriches	2	9	4	6	6	1	-
Acariens	1	-	1	-	-	-	-
Autres organismes	1	-	2	-	-	1	-
Flagellés	++	++	++	++	+++	+++	+++
Ciliés	+	++	++	+	+	++	+++
Total	41	55	35	37	44	8	8

(1) après un an d'immersion, le filet lui-même était dégradé.

Dans le cas du filet d'ouverture de maille 180 μm , la faune est beaucoup plus variée et nettement plus abondante. On retrouve les mêmes groupes faunistiques que dans la méiofaune du sédiment environnant, ou la méiofaune du sable remplissant les caisses expérimentales. Les Nématodes, les Copépodes Harpacticides et les Gastrotriches dominent. Les Copépodes Harpacticides et les Gastrotriches sont proportionnellement plus abondants à l'intérieur des sachets que dans le milieu extérieur et les Foraminifères sont nettement moins abondants (fig. 35).

Dans l'interprétation des altérations subies par les coquilles au cours de leur incorporation aux sédiments marins, il y aura lieu de tenir compte de ces organismes dont l'action s'ajoute, comme nous le verrons, aux Bactéries du sédiment et aux organismes endolithes.

F) Dégradation de la matrice organique des coquilles de Mollusques.

a.- Mise en évidence des activités enzymatiques des microorganismes endobiontes.

* Introduction

Si l'hypothèse a souvent été émise (PERKINS, GOLUBIC, KOHLMAYER,) que les microorganismes hétérotrophes endogés dégradent les matrices organiques des substrats squelettiques qu'ils envahissent, ce fait n'a jamais été démontré, et rien n'est connu, semble-t-il, au sujet de leurs potentialités hydrolytiques.

Les matrices organiques des restes coquilliers qui nous intéressent dans ce travail étant essentiellement de nature chitino-protéique (voir chapitre 2), nous avons cherché à mettre en évidence les enzymes hydrolytiques susceptibles d'intervenir dans leur dégradation : protéase et chitinase.

Nous avons, dans ce but, utilisé des méthodes histo-enzymologiques dites "d'empreinte", permettant de localiser aisément le site de sécrétion et d'activité des enzymes recherchés, aussi bien au sein d'un tissu qu'au niveau d'une structure anhyste, comme une coquille. Nous avons, pour des raisons de facilité, employé le même type de méthode pour mettre en évidence la sécrétion de ces hydrolases par des colonies de microorganismes endobiontes cultivés *in vitro* sur gélose.

Des méthodes enzymatiques classiques ont aussi été utilisées pour obtenir une mesure quantitative de l'activité des enzymes hydrolytiques observés au sein des strates coquillières.

* Techniques et méthodes (1)

Les microorganismes endogés ont préalablement été cultivés sur milieu eau de mer gélifié (agar agar, 1,8 %) enrichi en CaCO_3 (1 %). Le milieu, stérilisé, a étéensemencé au moyen de suspensions de nacre de *Pinna nobilis* immergée depuis 18 mois en milieu marin. Après incubation à 20°C., nous nous sommes intéressés aux colonies de microorganismes les plus abondantes : Bactéries, Cyanophycées et Champignons. Les Champignons et les Cyanophycées n'ont pu être obtenus en cultures pures, totalement exemptes de Bactéries. Par contre, trois souches de Bactéries ont été isolées et testées séparément. Les activités hydrolytiques des microorganismes isolés ont été mises en évidence par des techniques histoenzymologiques dérivées de la méthode d'empreinte imaginée par DAOUST (1957, 1959).

Cette technique a été appliquée d'une part à des fragments de nacre de *Pinna nobilis* préalablement pulvérisés et réhydratés dans de l'eau de mer additionnée de tampon acide acétique 0,1 M - Na_2HPO_4 0.2 M de pH 5.2. D'autre part, des portions de colonies de Bactéries, de Cyanophycées et de Champignons développés sur milieu gélosé ont également fait l'objet d'une recherche des activités hydrolytiques par histoenzymologie.

(1) : Nous remercions Mme M.F. JASPAR-VERSALI, aspirante F.N.R.S., pour l'aide apportée lors de la réalisation de ces expériences.

Les activités chitinolytique et protéolytique ont été recherchées respectivement sur films de carboxyméthylchitine (ARNOULD et BOUCHEZ-DECLoux, 1978) et sur films de gélatine (MICHEL et CHRETIEN, 1975). Les films, recouverts du matériel à étudier ont été incubés en chambre humide à 37°C. (de 1 à 6 h. selon les cas). Après incubation, le film de substrat est coloré selon la méthode d'ARNOULD et BOUCHEZ-DECLoux (1978). Les zones d'hydrolyse du substrat correspondent aux régions peu ou non colorées du film. Nous avons utilisé, en tant que témoins, des éléments de nacre altérée par un séjour de 18 mois en mer et ensuite inactivés par un séjour en autoclave (120°C.) durant 2 heures.

Parallèlement à cette technique histoenzymologique, nous avons également utilisé une technique de dosage enzymatique afin de mesurer l'activité chitinolytique liée aux différentes fractions de la nacre en cours de dégradation (JEUNIAUX, 1963). Cette technique consiste à mesurer la libération de N-acétyl-D-glucosamine (en abrégé : NAG) par unité de temps sous l'action de la solution à étudier, à partir d'une suspension de chitine "native" (préparée à partir de sépions de Seiches (JEUNIAUX, 1963) et en présence d'un tampon acide citrique 0,6 M - Na_2HPO_4 1,2 M à pH 5.2. Des témoins sans enzymes et sans substrat sont menés parallèlement à chaque test enzymatique. L'activité enzymatique est exprimée en μg NAG libéré $\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}$ de coquille (poids frais).

* Potentialités hydrolytiques des microorganismes endogés cultivés in vitro.

Les résultats des tests histoenzymologiques appliqués à des colonies de microorganismes endobiontes cultivés in vitro figurent dans le tableau ci-après.

TABLEAU 23: MISE EN EVIDENCE PAR METHODE HISTOENZYMOLOGIQUE, DE PROTEASE ET DE CHITINASE DANS DES COLONIES D'ORGANISMES ENDOBIONTES DE *PINNA NOBILIS* CULTIVES IN VITRO.

Organisme	Chitinase	Protéase
Cyanophycées	0	-
Oomycètes	++	++
Bactéries souche 1	+	++
souche 2	+	++
souche 3	+	++

- : non effectué + : activité décelable, mais faible.
 0 : activité nulle ++ : activité intense.

L'activité protéolytique des Champignons, et des trois souches de Bactéries isolées de la nacre en cours de dégradation est intense. Le test n'a pas été effectué sur les cultures de Cyanophycées.

L'activité chitinolytique des trois souches de Bactéries est faible. Elle ne se révèle qu'après 2 à 3 H. d'incubation. L'activité chitinolytique des champignons est par contre très intense et manifeste déjà après 1 h. d'incubation.

- * Démonstration de la présence d'hydrolases au sein de la nacre en cours de dégradation.

Nous avons cherché à mettre en évidence l'activité hydrolytique dans la nacre en cours de dégradation (soit après 18 mois de séjour en milieu marin à - 37 m) à trois niveaux de la strate, correspondant à trois degrés d'infestation.

Ces trois niveaux sont les suivants :

- Fraction 1 : région tout à fait superficielle, fortement taraudée (de l'ordre de 50 μm d'épaisseur), pauvre en endobiontes à l'exception de Bactéries et Diatomées chasmolithes.
- Fraction 2 : région intermédiaire riche en endobiontes, de 200 à 500 μm d'épaisseur. C'est la zone où s'effectue la prolifération des Champignons et des Cyanophycées.
- Fraction 3 : région "profonde", à plus de 1mm de toute surface externe, totalement exempte d'endobiose.

Les résultats des tests histoenzymologiques sont les suivants :

- La fraction 1 ne manifeste aucune activité hydrolytique; nous n'y détectons ni activité chitinolytique, ni activité protéolytique, même après des durées d'incubation très longues (jusqu'à 6 h.).
- La fraction 2 a toujours manifesté une activité chitinolytique intense lors des multiples essais effectués. Cette même fraction inactivée par la chaleur (autoclave) ou traitée par l'éthanol absolu (12 h) ne manifeste plus aucune activité chitinolytique. Cette même fraction manifeste une activité protéolytique discrète que supprime un traitement par l'éthanol absolu.
- La fraction 3, tout comme la fraction 1, ne manifeste aucune activité hydrolytique.

* Dosage de l'activité chitinolytique au sein de la nacre en cours de dégradation.

Les résultats du dosage de l'activité chitinolytique dans ces trois fractions sont exposés dans le tableau 24.

TABLEAU 24 : ACTIVITES CHITINOLYTIQUES DANS 3 REGIONS DE LA COUCHE DE NACRE DE *PINNA NOBILIS* EN COURS DE DEGRADATION (APRES 18 MOIS DE SEJOUR EN EAU DE MER A - 37 M)

	Activité en $\mu\text{g NAG libérée h}^{-1}\text{g}^{-1}$ (coquille poids frais)
Fraction superficielle 1	2,66
Fraction intermédiaire 2	81,82
Fraction profonde 3	0

La fraction 2, caractérisée par une biomasse endogée importante, présente une activité chitinolytique élevée liée de toute évidence à la présence des Champignons perforants et des Bactéries, très abondants à ce niveau. Cette observation confirme celle obtenue par le test histoenzymologique.

En ce qui concerne la fraction 1, la valeur de $2,66 \mu\text{g NAG libéré h}^{-1}\text{g}^{-1}$ n'est pas significative et comprise dans les limites d'erreur de la méthode. Nous considérons donc l'activité comme nulle, ce qui confirme le résultat du test histoenzymologique.

La fraction 3, région interne dépourvue d'endobiose, ne manifeste aucune trace d'activité chitinolytique, comme dans le cas des tests histoenzymologiques.

* Conclusions

Les microorganismes endogés, du moins les hétérotrophes, possèdent les enzymes nécessaires (chitinase et protéase) à la dégradation de la matrice organique chitinoprotéique des coquilles.

Nous avons, de plus, montré que ces microorganismes sécrètent effectivement ces enzymes au sein des coquilles qu'ils occupent.

b) Dégradation des composants organiques des strates coquillieres déposées à l'interface eau-sédiment.

* Introduction.

Des échantillons de strates coquillières contenus dans des sachets en voile de nylon de maillage connu (180 μ m) et disposés dans nos "caisses expérimentales" (C_1 et C_2) ont été relevés tous les trois mois au cours des deux années d'expérience; ils ont été pesés (poids sec), décalcifiés (poids de matière organique) et la chitine a été dosée, afin de pouvoir décrire la progression de l'altération des composants organiques.

* Matériel et méthodes.

Les techniques sont identiques à celles utilisées pour décrire l'évolution des composants organiques des coquilles au sein de la classe des Mollusques (chapitre 2). Les résultats sont présentés dans les figures 60 à 65.

* Dégradation de la matrice organique de la nacre de *Mytilus edulis* (fig. 60).

Au cours de la première année d'immersion, le poids de matière organique coquillière diminue régulièrement, vraisemblablement par dégradation et consommation par les bactéries et les organismes endobiontes (fig. 60 a). Ceux-ci, nous l'avons vu, sont en effet capables de sécréter les enzymes nécessaires à l'hydrolyse des principaux constituants organiques : chitine et protéines.

Dans le courant de la seconde année d'immersion, on n'observe plus de différence notable : il ne semble plus y avoir de dégradation nette de la matière organique résiduelle.

Outre la perte nette de matière organique, on constate que celle-ci s'appauvrit en chitine. En effet, on passe d'une teneur initiale en chitine de 1,41 % du poids de matière organique à 0,48 % au bout d'un an d'immersion (fig. 60 B). Cette teneur reste sensiblement constante durant la seconde année d'expérience.

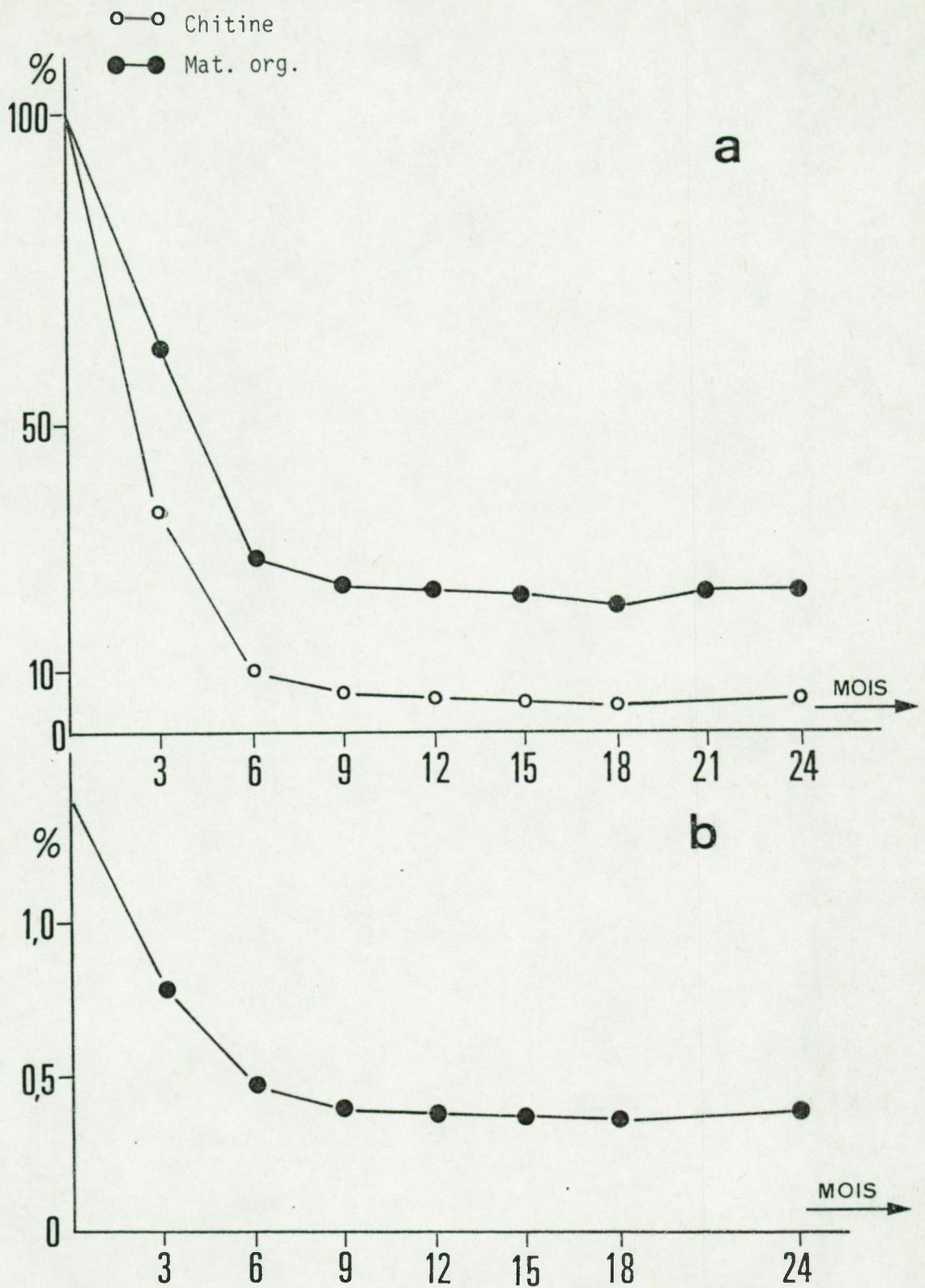


Fig. 60 : Dégradation de la matière organique de la nacre isolée de Mytilus edulis
 a) teneurs en chitine et en matière organique exprimées en % des teneurs initiales
 b) modifications de teneur en chitine de la matrice organique (en % du poids de matière organique résiduelle)

Le graphique de la figure 60 a rend compte de la dégradation au cours du temps de la chitine dans la nacre de *Mytilus edulis* : le poids de chitine des fragments coquilliers diminue brutalement au cours des trois premiers mois : pendant cette période, plus de 60 % de la chitine initialement présente dans la coquille disparaît. Au cours des 9 mois suivants, la chitine continue à se dégrader selon une cinétique qui s'amortit (phénomène lent et régulier). Après un an d'immersion, seuls 10 % de la chitine initialement présente subsistent. Il n'y a pas de dégradation significative de la chitine dans le courant de la seconde année d'immersion⁽¹⁾.

* Dégradation de la matrice organique de la couche de prismes de *Pinna nobilis* (fig. 61).

La dégradation de la matière organique des prismes de *Pinna nobilis* s'effectue selon les mêmes modalités que celle de la nacre. Il semble cependant que, dans le cas des prismes, la biodégradation se poursuit tout au long de la seconde année d'immersion (fig. 61 a).

Comme dans la nacre, la matière organique s'appauvrit en chitine (fig. 61 b). La chitine des prismes se dégrade selon une cinétique moins régulière que celle de la nacre. Après deux ans d'immersion, plus de 40 % de la chitine initiale n'ont pas été dégradés (fig. 61 a). Le profil des courbes indique que cette dégradation se poursuit encore après deux ans.

(1) : Dans les trois microstructures où nous l'avons dosée, nacre, prismes et structure lamellaire-croisée, la teneur en chitine "libre" exprimée en % de la chitine totale, a eu tendance à augmenter légèrement (variation de l'ordre de 10 à 15 % en un an). Ces variations sont peu significatives et ne seront pas prises en considération dans ce mémoire.

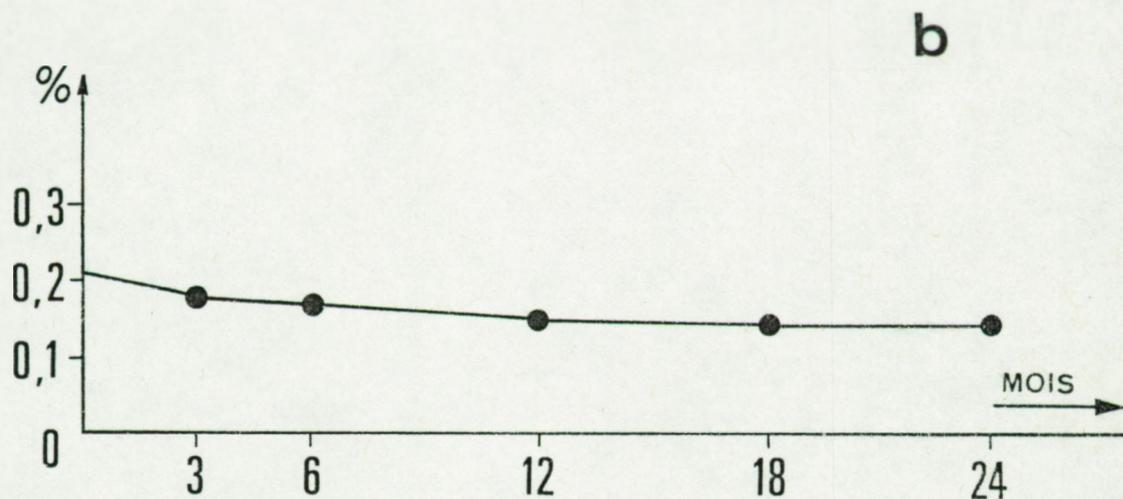
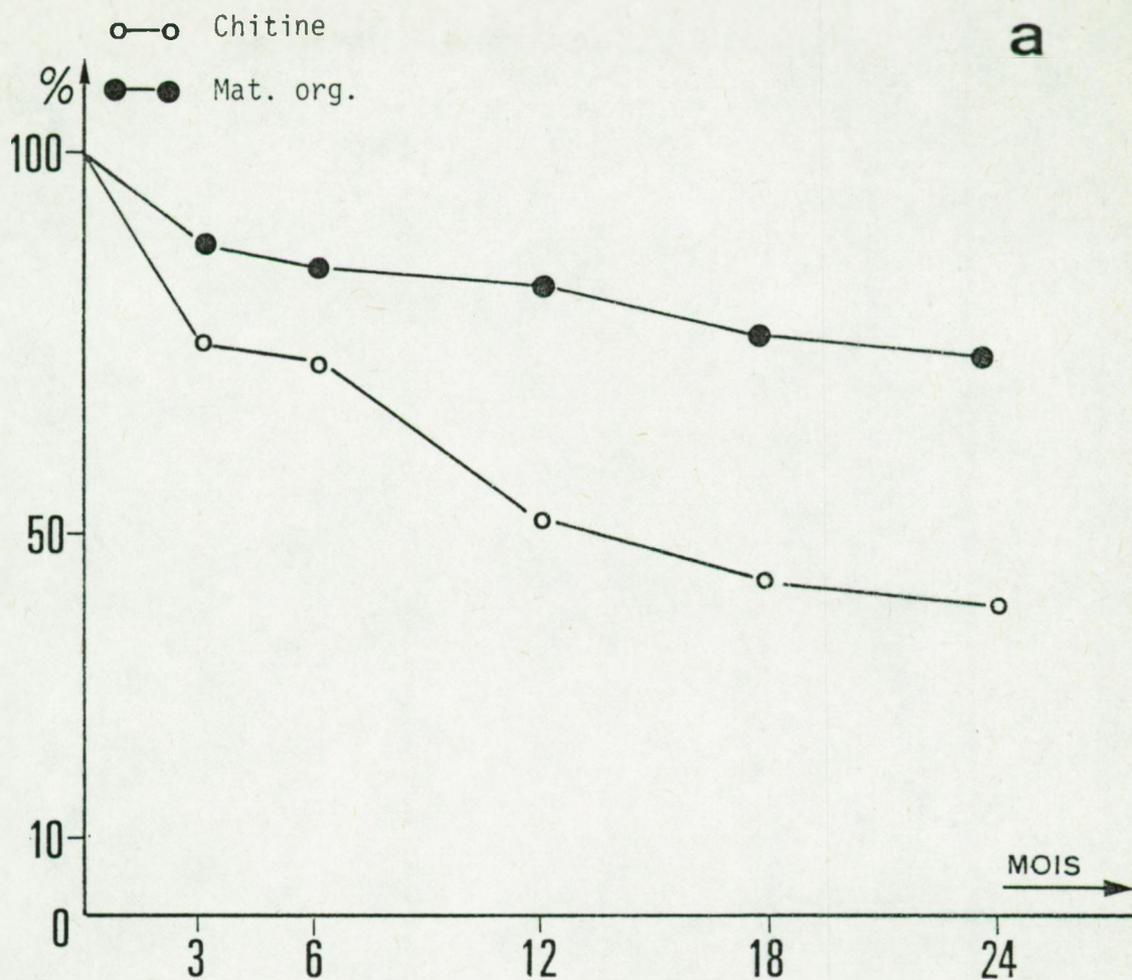


Fig. 61 : Dégradation de la matière organique des prismes isolés de Pinna nobilis

- a) teneurs en chitine et en matière organique exprimé en % des teneurs initiales
- b) modifications de teneur en chitine de la matrice organique (en % du poids de matière organique résiduelle)

* Dégradation de la matrice organique des structures
LAMELLAIRES-CROISEES de *Tridacna gigas* (fig. 62)

La phase de dégradation rapide de la matrice organique et de la chitine au cours des premiers mois d'immersion n'apparaît pas dans la microstructure lamellaire-croisée isolée de la coquille de *Tridacna gigas*. Par contre, la dégradation est très rapide entre le sixième et le douzième mois. Tout se passe comme si la faible teneur en matière organique de cette coquille (0,2 %) jointe à la faible teneur initiale en chitine de la matrice organique avaient pour effet de retarder la dégradation de ce polysaccharide (fig. 62, a et b).

Dans le courant de la seconde année d'immersion, la dégradation de la chitine semble fortement ralentie.

* Dégradation de la COQUILLE NON CALCIFIÉE de *Loligo vulgaris* (fig. 63).

Les phénomènes de dégradation de la coquille interne non calcifiée de *Loligo* (ou "plume") se déroulent de manière semblable aux coquilles dont la matrice organique est calcifiée. L'infestation par les microorganismes est très rapide; les groupes systématiques impliqués dans la dégradation des strates coquillières calcifiées se rencontrent également dans le cas des coquilles de *Loligo*. Les organismes endobiontes sont cependant plus abondants, sauf les Cyanophycées.

La dégradation de la matrice organique de cette coquille est particulièrement rapide : après 9 mois d'immersion, la coquille se fragmente en lambeaux et, après 12 mois, ces lambeaux forment une "bouillie" irrécupérable, ce qui peut s'expliquer par le fait que la matière organique n'est pas "protégée" par une phase minérale, contrairement aux autres cas étudiés (fig. 63a).

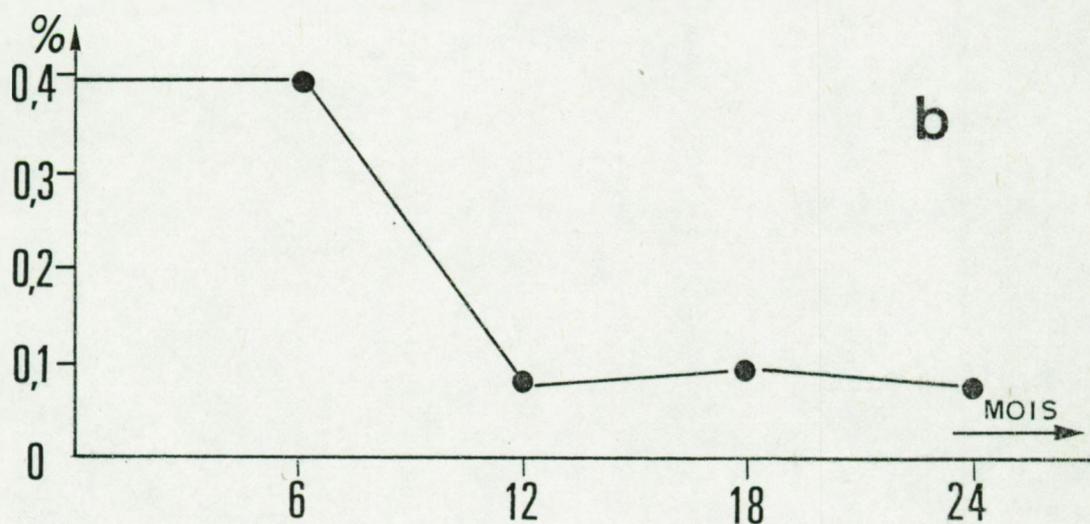
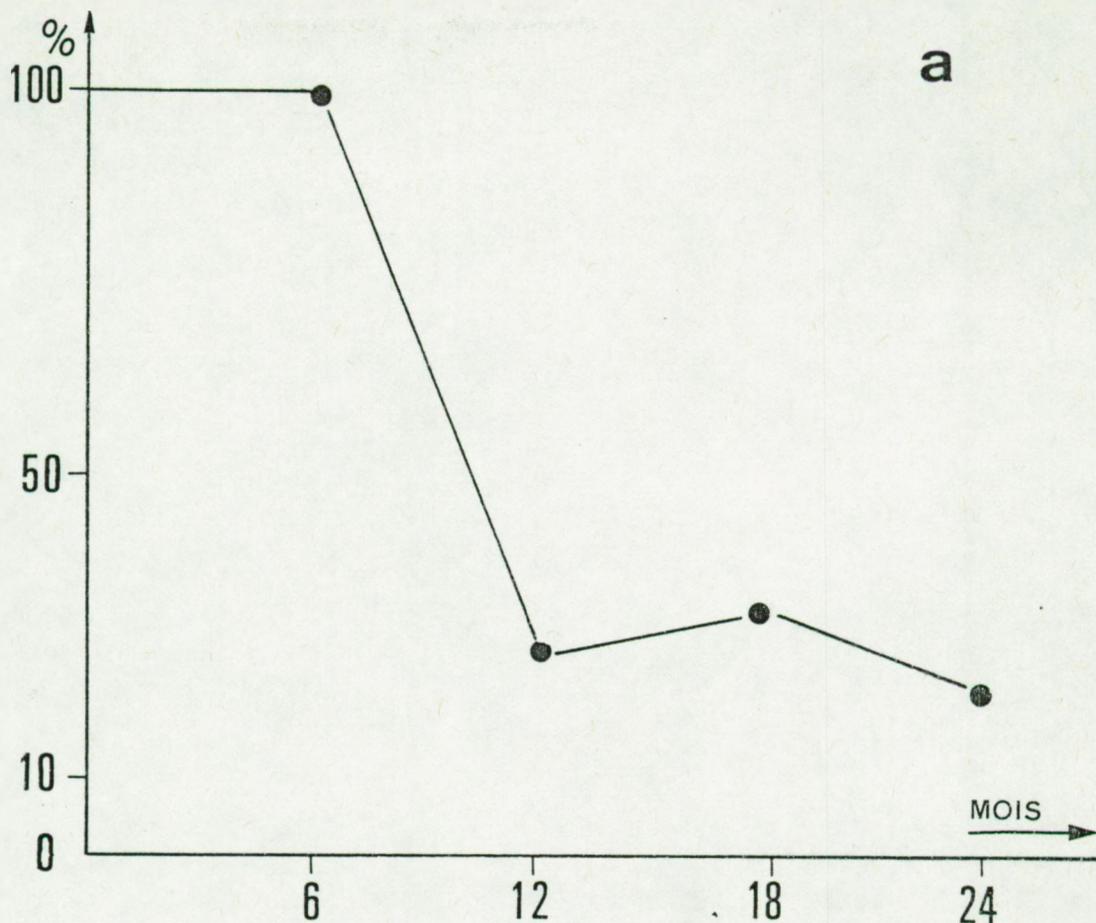


Fig. 62 : Dégradation de la matière organique des microstructures lamellaires croisées isolées de la coquille de *Tridacna gigas*

a) Teneur en matière organique exprimée en % de la teneur initiale

b) Modifications de la teneur en chitine de la matrice organique (en % du poids de matière organique)

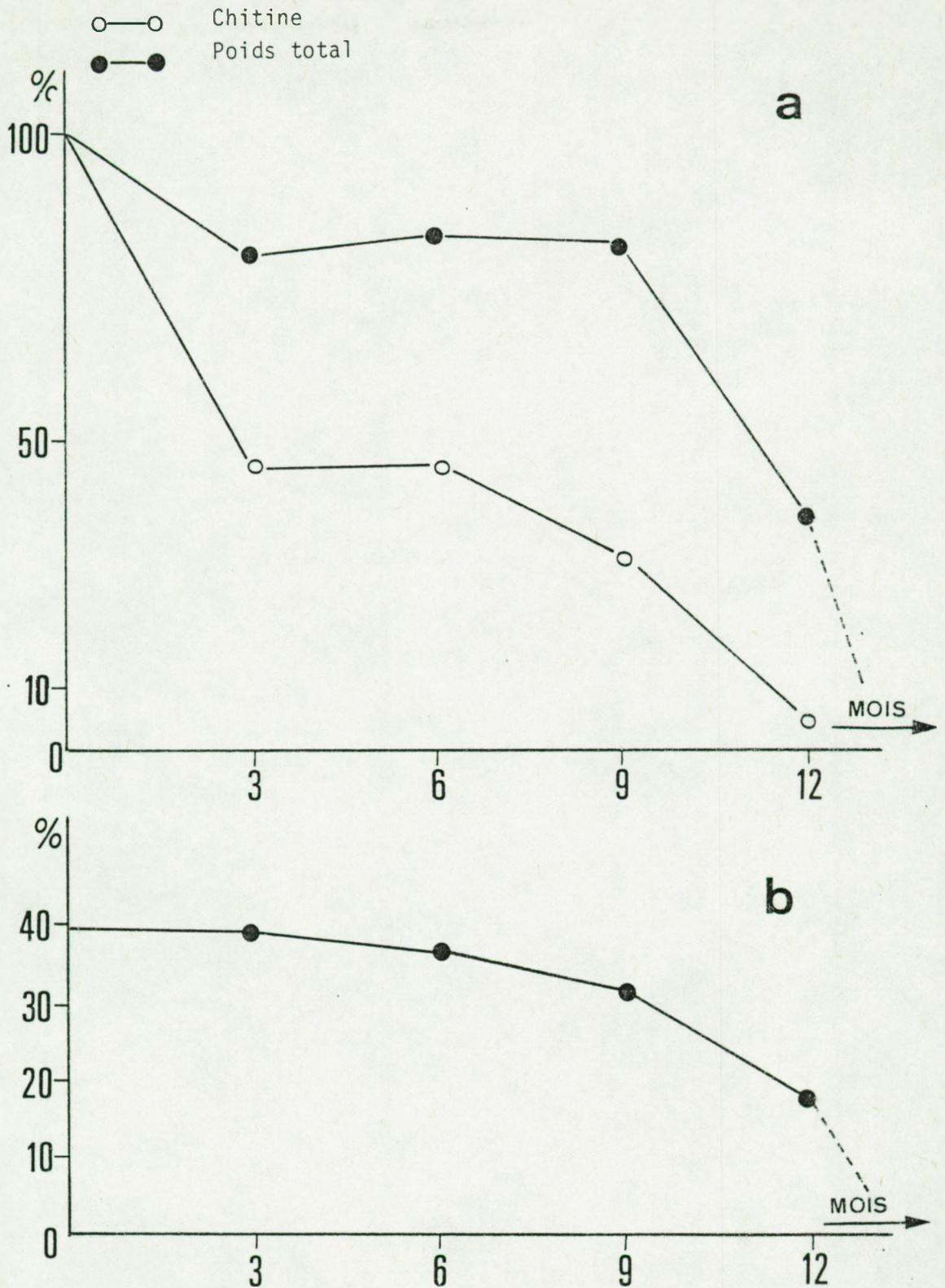


Fig. 63 : Dégradation de la coquille non calcifiée de *Loligo vulgaris*

- a) Variation du poids sec total et de la teneur en chitine en % des teneurs initiales
- b) Modification des teneurs en chitine de la coquille en % du poids total

La dégradation de la chitine est également rapide et assez régulière : après un an d'immersion, plus de 90 % de la chitine a été dégradée (fig. 63 b). Remarquons que, dans ce cas-ci, la proportion de chitine au départ est cependant considérablement plus élevée que dans le cas des autres strates coquillières étudiées.

La dissociation de la coquille en lambeaux ténus et la dégradation accentuée de la chitine se déroulent pratiquement simultanément (entre le 9ème et le 12ème mois d'immersion).

c) Dégradation des composants organiques des coquilles non liée à la présence d'organismes endobiontes.

Deux phénomènes doivent à présent être discutés : la dégradation de la matière organique pendant les premiers mois d'immersion d'une part, le rôle de la faune mésopsammique d'autre part.

* Dégradation des composants organiques pendant les premiers mois d'immersion.

Nous venons de constater que la dégradation de la matière organique des coquilles, mais surtout celle de la chitine, commence pratiquement dès le début de l'immersion (sauf dans le cas des structures lamellaires-croisées du Tridacne). Or, nous savons que l'endobiose débute à peine à ce moment, et que la masse des organismes endobiontes ne devient importante qu'après 3 mois environ. Nous savons aussi que la phase minérale des coquilles est à peine altérée après un si court séjour en eau de mer (cf. chapitre suivant).

Nous ne pouvons donc expliquer l'hydrolyse initiale de la chitine des coquilles qu'en admettant d'une part que la chitine puisse être hydrolysée partiellement sans décalcification préalable, et que, d'autre part, l'eau de mer interstitielle au sein des sédiments soit douée de propriétés chitinolytiques, dues notamment à l'activité sécrétrice de microorganismes vivant dans le sédiment.

Nous n'avons pas pu, dans le cadre de ce travail, nous attacher à soumettre ces hypothèses au contrôle de l'expérimentation. Nous disposons cependant d'informations qui semblent plaider en faveur de ces hypothèses.

Des essais ont été tentés en vue de déterminer le degré d'accessibilité de la chitine de la matrice organique vis-à-vis des chitinases sans décalcification préalable de la coquille. Le matériel expérimental était de la nacre murale isolée de la chambre d'habitation de *Nautilus pompilius*. Cette strate une fois isolée a été réduite en poudre puis traitée par des chitinases purifiées. Dans ces conditions, 9,81 % de la chitine présente peut être hydrolysée.

Si l'on suppose que seule la chitine "libre" est accessible directement sans démasquage des protéines (30 % de la chitine totale), il en résulte que près d'un tiers de la chitine disponible peut être dégradée directement, sans décalcification préalable de la coquille (VOSS-FOUCART, communication personnelle).

Cette expérience, même si elle s'éloigne des conditions naturelles (t° , pH, poudre, ...) peut permettre de comprendre la dégradation de la chitine des strates coquillières dès les premiers mois d'immersion, alors même que l'infestation endolithique n'est pas très avancée et que la mobilisation de la phase minérale des coquilles est à peine entamée.

L'hypothèse d'une production d'hydrolases "libres" et notamment d'enzymes chitinolytiques, au sein des sédiments marins mériterait également d'être confirmée. Mais elle est vraisemblable quand on sait que les sédiments marins sont riches en bactéries chitinoclastiques (qui représentent jusqu'à 30 % des souches bactériennes en Méditerranée (BRISOU et al, 1963), et que la tranche bathymétrique de 20 à 50 m de profondeur est précisément la plus riche en bactéries capables de sécréter des exo-chitinases (ZOBELL et RITTENBERG, 1938).

* Rôle de la faune mésopsammique

D'autres organismes que les bactéries du sédiment pourraient également intervenir dans la consommation et la dégradation de la matière organique coquillière. Nous avons en effet signalé déjà que les sachets contenant les coquilles en voie de dégradation étaient colonisés par une riche faune "mésopsammique".

Nous avons cherché à évaluer l'influence de la "méoifaune" colonisant les sachets expérimentaux en faisant varier le maillage au filet.

TABLEAU 25: TENEURS EN MATIERE ORGANIQUE ET EN CHITINE DE LA NACRE DE *MYTILUS EDULIS* APRES 6 MOIS D'IMMERSION EN MILIEU NATUREL (SABLE INTERMATTE, - 37 M) DANS LE CAS DE L'EMPLOI D'UN FILET DE MAILLE 180 μ M OU D'UN FILET DE MAILLE 50 μ M.

Conditions expérimentales	Teneurs en matière organique (en % du poids calcifié)	Teneurs en chitine (en % du poids de matière organique)
Pas d'immersion (témoin)	0,61	1,41
Immersion 6 mois filet de maille 50 μ m	0,36	0,80
Immersion 6 mois filet de maille 180 μ m	0,25	0,48

La grandeur des mailles du filet contenant les échantillons a une influence considérable : l'altération est moins avancée lors de l'emploi du filet à mailles de 50 μ m que lors de l'emploi du filet à mailles de 180 μ m (ainsi que cela apparaît dans le tableau 25).

Le maillage serré empêche la pénétration dans les sachets des organismes de taille supérieure à 50 μm , soit la plupart des organismes mésopsammiques pluricellulaires rencontrés dans notre site expérimental (tableau 22). L'exclusion de ce mésopsammon permet probablement d'expliquer les différences constatées dans le degré d'altération des fragments de coquilles au terme de la phase rapide de dégradation des matrices organiques.

Les données présentées dans le tableau montrent que le mésopsammon de taille comprise entre 50 et 180 μm intervient pour 20 % environ dans la dégradation des composants organiques de la nacre de *Mytilus edulis* lors des 6 premiers mois d'immersion de cette structure en milieu naturel.

Remarque :

Cette observation amène une remarque importante : l'emploi d'un filet de maillage de 180 μm empêche, par ailleurs, l'intervention des organismes dont la taille excède 180 à 200 μm , notamment ceux qui constituent l'endofaune limicole. Les mesures effectuées doivent donc être considérées comme des mesures par défaut : nous n'avons pas "enregistré" l'influence de certains organismes de plus grande taille qui pourraient normalement jouer un rôle dans la dégradation des coquilles de Mollusques.

d) Conclusions

Lorsque des fragments de coquilles de Mollusques, contenus dans des sachets de voile de nylon, sont abandonnés au niveau d'un sédiment organodétritique marin, nous constatons que la matière organique qui les constitue est dégradée relativement rapidement par les micro-organismes endobiontes qui s'installent au sein des strates calcifiées, ainsi que par les organismes de la méiofaune. Nos observations peuvent se résumer comme suit :

La matière organique des coquilles de mollusques, - matrice chitinoprotéique-subit un phénomène de dégradation au cours du temps. Le poids de matière organique diminue fortement au cours de la première année d'immersion. La vitesse de dégradation diminue par la suite.

La vitesse de dégradation des matrices organiques varie en fonction de la catégorie microstructurale à laquelle appartient la strate minérale : la nacre est la plus rapidement altérée. Ces phénomènes de biodégradation sont encore plus rapides dans le cas des matrices organiques non "protégées" par une phase minérale, comme dans le cas de la "plume" de *Loligo*.

La phase initiale d'altération des composants organiques est souvent rapide, et pourrait être due à l'intervention d'hydrolases élaborées par les bactéries du sédiment avant la prolifération des microorganismes endobiontes.

Simultanément à la dégradation de la matrice organique des coquilles, on assiste à l'installation, puis à la prolifération de microorganismes perforants appartenant aux Bactéries, Cyanophycées et Champignons, essentiellement. Les galeries attribuées aux Oomycètes sont préférentiellement orientées selon les travées de la matrice organique intercrystalline ou interlamellaire. Ces microorganismes sont d'ailleurs fréquemment extraits (lors de la décalcification), fixés à des filaments ou, à des voiles de cette matrice.

Dans un même temps, une riche faune mésopsammique envahit les sachets contenant le matériel expérimental. Il s'agit essentiellement de Copépodes Harpacticides, de Nématodes et de Gastrotriches. Ces organismes endobiontes, extraits de la nacre de *Pinna nobilis* en cours de dégradation, possèdent l'arsenal enzymatique nécessaire à la dégradation de la trame chitinoprotéique associée aux strates minérales de la coquille.

Les enzymes concourant à la dégradation des trames chitinoprotéiques des coquilles de Mollusques peuvent être mis en évidence dans des homogénats de coquilles.

On peut noter également que cette activité enzymatique se manifeste exclusivement au niveau de la région corticale des strates calcifiées en cours de dégradation, cette région coïncidant d'autre part avec la zone d'infestation maximale par les microorganismes. Les régions exemptes d'endobiose ne manifestent par contre aucune activité de type hydrolytique.

G) Dégradation de la phase minérale des strates coquillières à l'interface eau-sédiment.

a) Introduction

Les échantillons de strates coquillières déposées dans les caisses expérimentales par - 37 m. de profondeur et sur la masse filtrante de l'Aquarium de l'Université de Liège, nous ont également permis d'étudier la dégradation de la phase minérale des coquilles, notamment sous l'action des microorganismes endobiontes.

b) Variations pondérales des échantillons de strates coquillières.

Les échantillons de strates coquillières isolées contenus dans les sachets en voile de nylon, ont été pesés avant leur dépôt dans les caisses expérimentales (C_1 , C_2 et C_3) et au terme de durées variables d'immersion (poids sec après passage à l'exsiccateur). Les variations pondérales mesurées ont été représentées graphiquement en portant, en ordonnée, la perte de poids exprimée en % du poids initial, et en abscisse, la durée d'immersion (figures 64 et 65).

De manière générale, les différentes microstructures testées (nacre, prismes et microstructure lamellaire-croisée) subissent des variations assez semblables et parallèles (fig. 64 et 65 a et b).

Dans les trois microstructures étudiées, les variations pondérales sont faibles durant la première année d'immersion (inférieures à 1 % du poids initial).

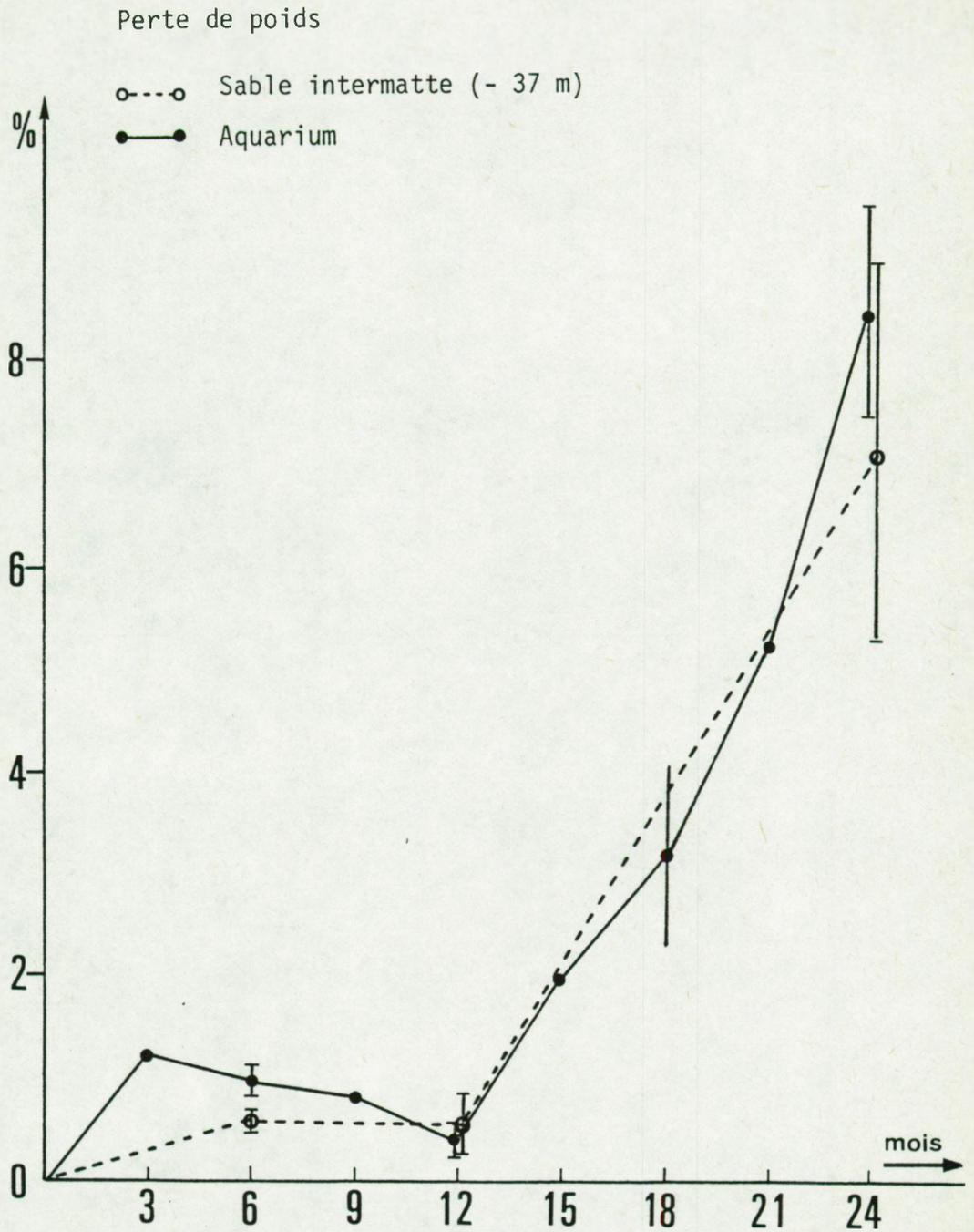


Fig. 64 : Dégradation des coquilles de Mollusques en milieu naturel et en aquarium : variations du poids total calcifié de la nacre isolée de la coquille de *Mytilus edulis* (en ordonnée : la perte de poids, exprimé en % du poids initial)

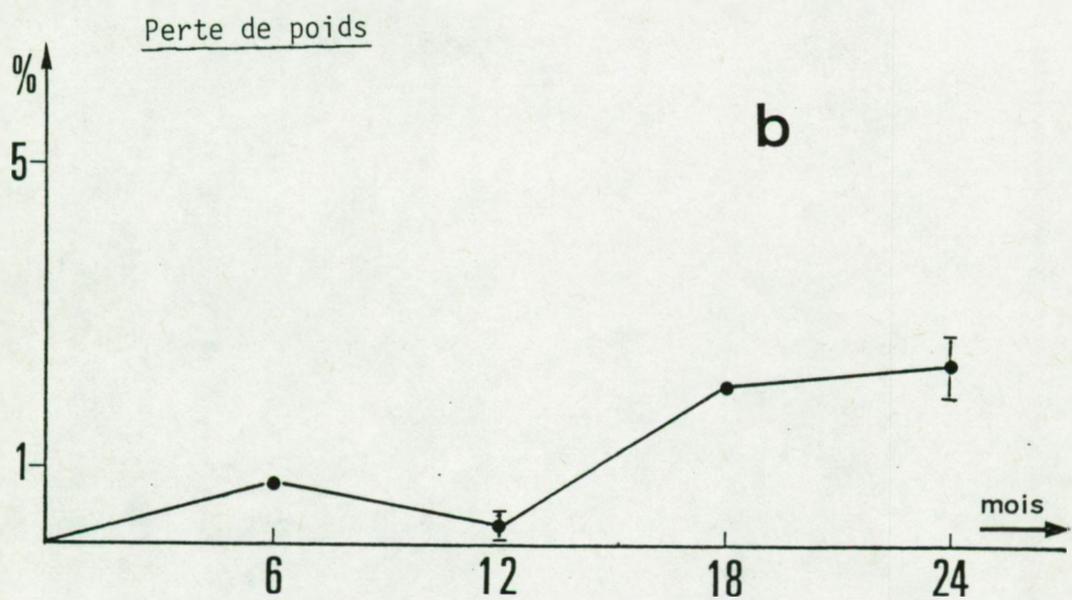
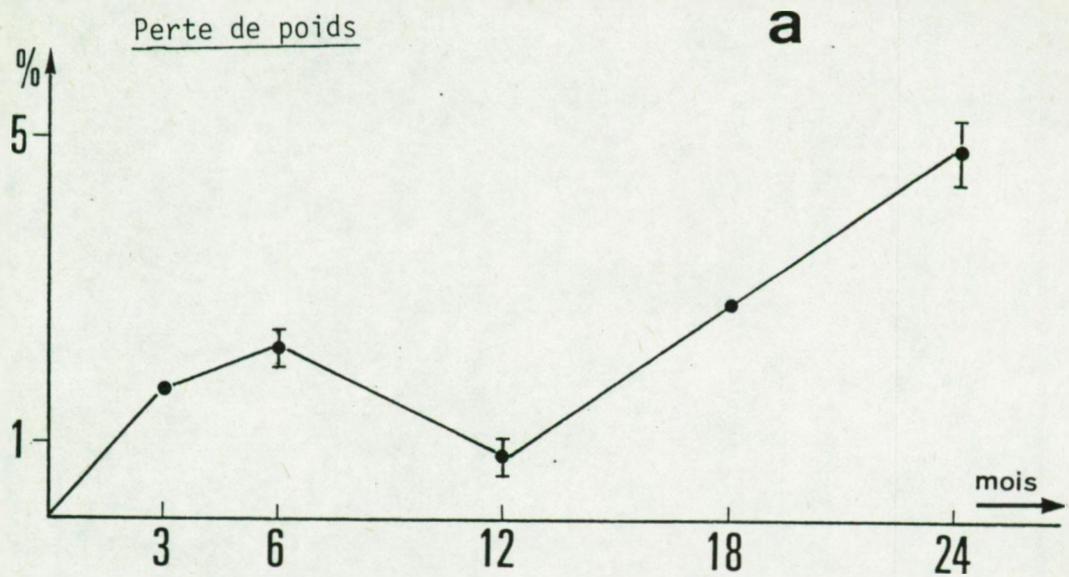


Fig. 65 : Dégradation des coquilles de Mollusques : variation du poids total calcifié au cours du temps (en milieu naturel)

a) strate de primes isolée de la coquille de Pinna nobilis

b) strates de microstructure lamellaire-croisée de la coquille de Tridacna gigas

(en ordonnée, : perte de poids exprimé en % du poids initial)

Durant la seconde année d'immersion, le poids calcifié diminue assez rapidement. L'amplitude de cette diminution est variable selon les strates envisagées : la diminution du poids calcifié atteint 9 % du poids initial dans le cas de la nacre en feuillets de *Mytilus* au terme de la deuxième année d'immersion (fig. 64). Cette perte de poids représente 5 % du poids total dans le cas des prismes isolés de la coquille de *Pinna* (fig. 65 a) et dans le cas de la nacre colonnaire de *Turbo* (non illustré). Elle est inférieure à 3 % dans le cas des microstructures lamellaires-croisées de *Tridacna* (fig. 65 b).

c) Interprétation des variations pondérales des coquilles en cours de dégradation.

Ainsi que nous l'avons signalé, nous n'avons jamais observé, sur les coquilles incorporées au sédiment, les marques caractéristiques d'une dissolution de carbonates par des processus purement chimiques tels qu'ils sont décrits par ALEXANDERSSON (1976). Il semble donc peu probable que les variations pondérales observées puissent s'expliquer par des phénomènes de dissolution des strates calcifiées.

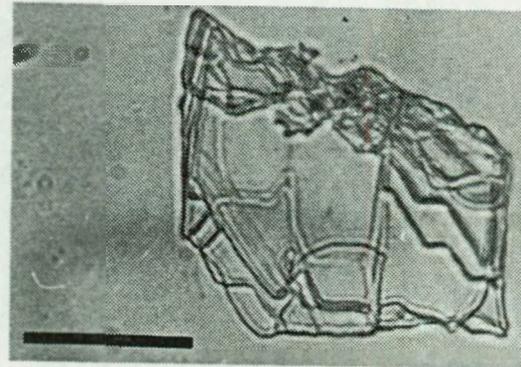
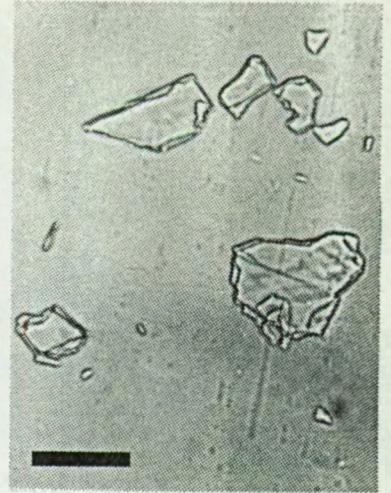
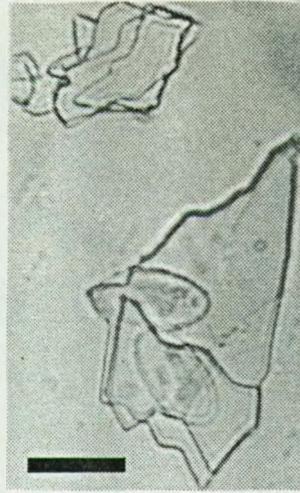
D'autre part, les sachets expérimentaux étant "enfermés" dans une caisse fixée au niveau du sédiment, il est peu vraisemblable que la perte de poids des strates calcifiées soit causée par une altération mécanique (abrasion ou fragmentation), du moins de manière sensible. Un tel phénomène aurait, par ailleurs été observé dès l'immersion et durant les deux années d'expérimentation.

D'autre part, les analyses granulométriques du sédiment (fig. 33) indiquent qu'il n'y a pas eu de changement dans le régime de sédimentation et les variations pondérales mesurées sont particulièrement importantes durant la seconde année d'immersion.

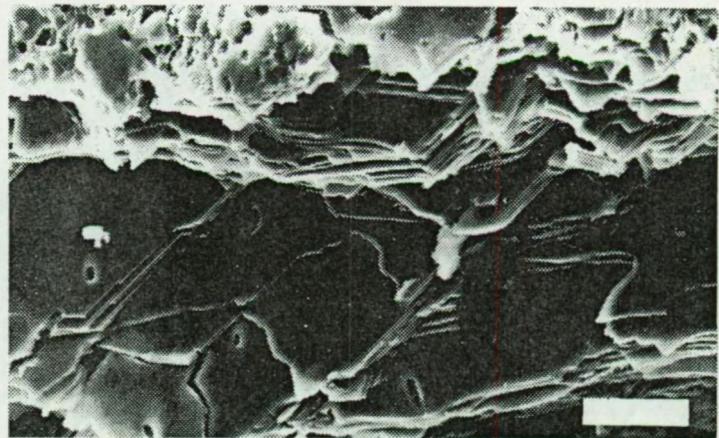
Remarquons encore que les variations pondérales mesurées au niveau de la nacre isolée de *Mytilus edulis* sont très comparables en milieu naturel et en conditions d'aquarium (fig. 64). L'hydrodynamisme étant quasi nul au niveau de la masse filtrante de l'aquarium, l'abrasion ne peut pas être considérée comme seule responsable de la dégradation.



66_a



66_b



67

Fig. 66 : Dégradation de la strate de nacre isolée de la coquille de Pinna nobilis (18 mois d'immersion)

a) Délitement des strates corticales (macrophotographie)
Echelle 5 mm

b) Matériel fin délité suite à l'activité des organismes endolithes (microphotographie sans fixation ni coloration)
Echelle 10 μ m

Fig. 67 : Surface des strates corticales de la nacre de Pinna nobilis en cours de délitement examinées au microscope électronique à balayage. Remarquer la zone très altérée dans le haut de l'image; cette couche est éliminée par délitement et "découvre" la couche sous-jacente (à l'avant plan) moins altérée.
Echelle 10 μ m

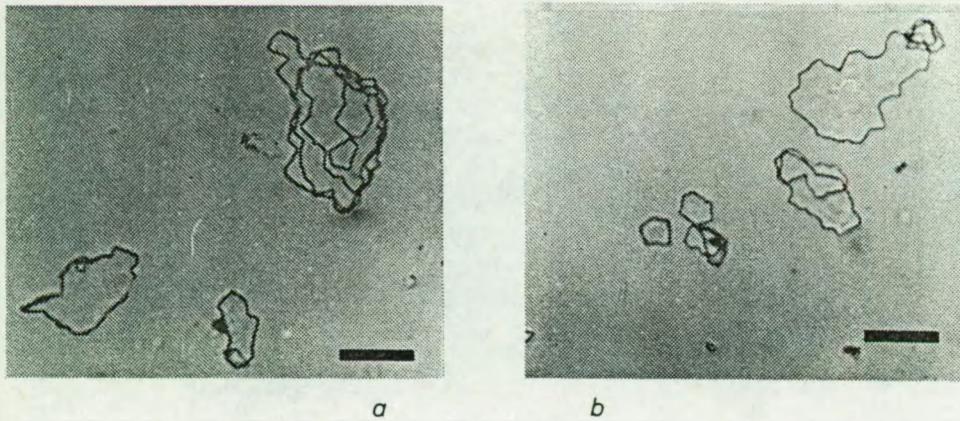


Fig. 68 : a et b : Matériel fin delite de la strate de nacre columnaire isolée de la coquille de Turbo chrysostomus, après 21 mois d'immersion (microphotographie en observation directe, sans fixation ni coloration) Echelle 10 μm

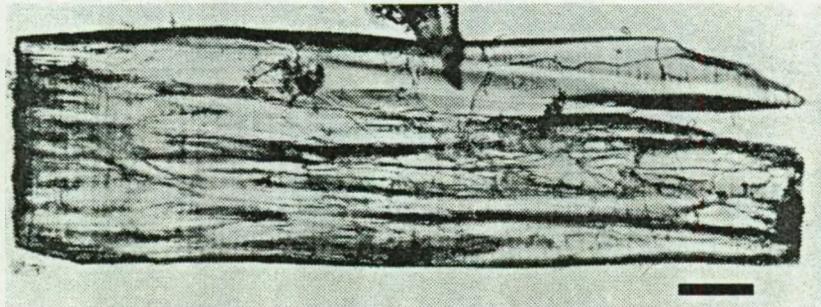
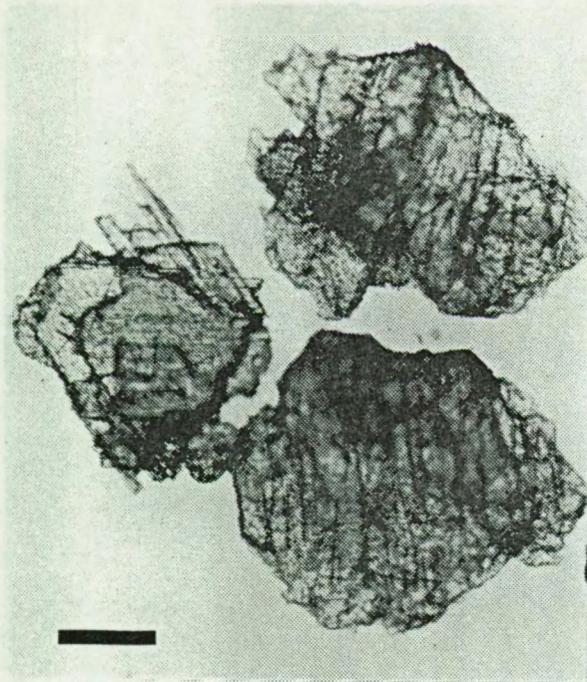
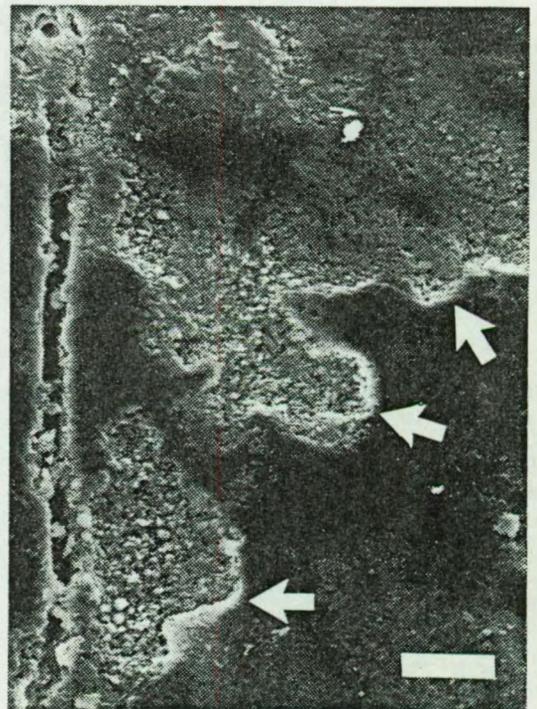


Fig. 69 : Fragments de prisme de Pinna nobilis delité après dégradation des fourreaux organiques (après 21 mois d'immersion)(microphotographie en observation directe sans fixation ni coloration) Echelle 10 μm



a



b

Fig. 70 : Dégradation des strates de microstructure lamellaire-croisée de la coquille de Glycimeris glycimeris (21 mois d'immersion)

- a) Matériel fin delite suite à l'activité des organismes endolithes (microphotographie sans fixation ni coloration). Echelle 10 μm
- b) Surface de la coquille de Glycimeris glycimeris examinée au microscope électronique à balayage. Remarquer les traces de delitement (flèches) Echelle 10 μm

L'examen au microscope électronique à balayage des strates minérales en cours de dégradation montre de nettes figures de délitement superficiel (fig. 66, 67, 68, 69 et 70). On peut observer ces figures de délitement dans la nacre en feuillet de *Pinna nobilis* (fig. 66 et 67), dans la nacre colonnaire de *Turbo chrysostomus* (fig. 68), dans la couche de prismes de *Pinna nobilis* (fig. 69) et dans la structure lamellaire-croisée de *Glycimeris glycimeris* (fig. 70).

La cinétique d'émission du matériel délité a été étudiée en laboratoire sur un échantillon de nacre de *Pinna nobilis*, immergée préalablement pendant 18 mois au niveau d'un chenal intermatte, par - 37 m de profondeur. Cet échantillon était fortement colonisé par des Cyanophycées et des Champignons endolithes, quelques Rhodophycées et une *Cleonia celata* (spongiaire).

Le matériel délité se présente sous deux formes : d'une part des plaquettes minces isolées, correspondant à quelques tablettes de nacre juxtaposées (fig. 66 b) dont la plus grande dimension est en moyenne de $26,67 \pm 6,04 \mu\text{m}$ (intervalle de confiance au niveau 5 %, n = 200) et d'autre part, des plaques de taille nettement plus importante, composées de nombreux feuillets superposés (fig. 66 a).

Le matériel cortical ainsi délité est presque exempt de matière organique ainsi que cela apparaît à l'examen du tableau 26.

TABLEAU 26: TENEURS EN MATIERE ORGANIQUE DES REGIONS SUPERFICIELLES MOYENNE ET PROFONDE D'UNE STRATE DE NACRE DE *PINNA NOBILIS* EN COURS DE DEGRADATION COMPAREES A LA NACRE "FRAICHE" (3 MESURES).

Région	Teneurs en matière organique
Lamelles superficielles, délitées ou en cours de délitement (= "Fraction superficielle" du Tableau 24).	0,01 % à 0,18 %
Région corticale cohérente, infestée d'endobiontes nombreux (= "Fraction intermédiaire" du Tableau 24).	1,09 % à 2,37 %
Région profonde non altérée par les endobiontes (= "Fraction profonde" du Tableau 24).	3,87 % à 4,41 %
Nacre "témoin" non altérée	4,05 % à 4,21 %

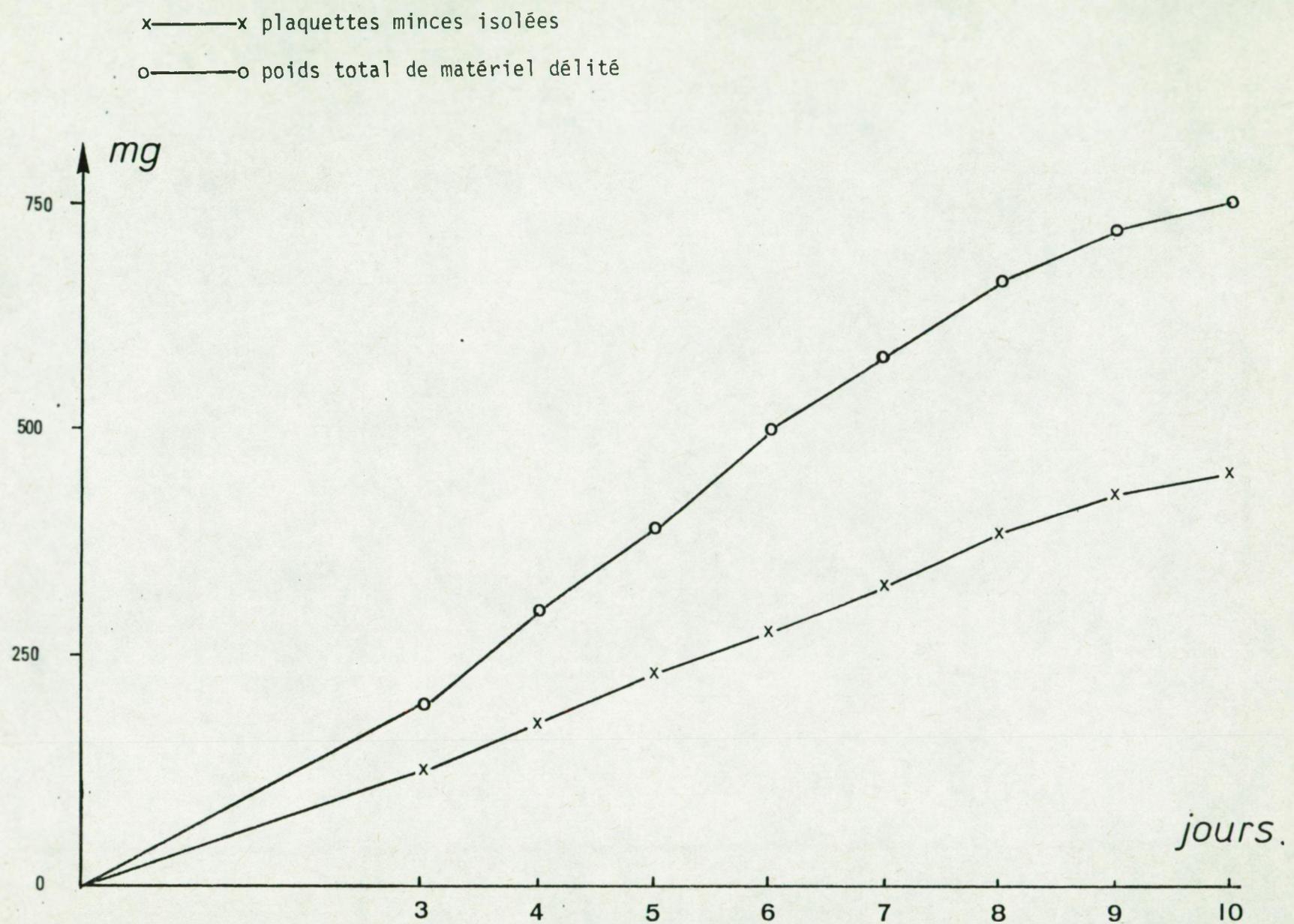


Fig. 71 : Quantité de matériel délité au cours du temps à partir d'un strate de nacre de Pinna nobilis altérée par une immersion de 18 mois en mer

Les lamelles superficielles en cours de délitement contiennent nettement moins de matière organique que les strates corticales encore cohérentes, en cours de dégradation intensive. Dans ces strates corticales, la teneur en matière organique est elle-même plus faible que dans la nacre non altérée, témoignant ainsi de la dégradation poussée de la matrice organique dans les régions de la coquille envahie par une biomasse endogée importante⁽¹⁾.

La figure 71 montre la cinétique d'émission du matériel délité en conditions de laboratoire ($t^{\circ} 16^{\circ} \pm 0,8^{\circ}\text{C.}$, débit constant d'eau de mer 12 l/min). La quantité de matériel délité par jour, semble constante pendant la durée de l'expérience, et ce, tant en ce qui concerne le poids total de matériel délité, qu'en ce qui concerne le matériel fin (plaquettes isolées). Les deux "courbes" de la figure 71 peuvent être assimilées à des droites statistiques (coefficient de corrélation R supérieur à 0,997).

La quantité de matériel délité est d'environ 70 mg par jour pour 100 grammes de nacre. Parmi ces 70 mg, 44 mg sont constitués de matériel fin (les plaquettes minces).

Ce phénomène de délitement est probablement lié à la présence et à l'activité des organismes endolithes.

Les plaquettes isolées pourraient également être dues à la présence de l'éponge *Cliona celata*. FUTTERER (1974) a montré que l'activité de perforation de ce Spongiaire était accompagnée de l'émission de particules de 15 à 40 μm (soit du même ordre de grandeur que les particules délitées à partir de la nacre en cours de dégradation). Cet auteur a également montré que ces particules peuvent constituer jusqu'à 2 à 3 % du

(1) : Les filaments d'algues qui se sont développés au sein des coquilles sont recherchés par certains Mollusques au régime alimentaire extrêmement spécialisé (Prosobranches Acmeidae, certains Polyplacophores). Ces Mollusques érodent la couche corticale des coquilles au moyen de leur radula, à la recherche des Chloro- et Rhodophycées endolithes (FARROW et CLOKIE, 1979) contribuant ainsi à la dégradation des coquilles. Des marques radulaires typiques ont été observées à plusieurs reprises sur divers échantillons disposés sur le cadre expérimental (CA).

poids total du sédiment dans le nord de l'Adriatique (elles peuvent même représenter 30 % du poids du sédiment de certains lagons du Pacifique).

d) Implications sédimentologiques du délitement des coquilles.

Les particules délitées de la surface des coquilles en cours de dégradation s'accumulent dans les sédiments ainsi que le montre la figure 72.

Il s'agit de courbes granulométriques exprimées en "nombre de grains" comme le préconise PRENANT pour l'interprétation écologique de données sédimentologiques (PRENANT, 1960). Après tamisages, le pourcentage pondéral de sédiment retenu sur chaque tamis a été transformé en "nombre de grains" à l'aide des formules de PRENANT. Les "courbes" sont représentées en coordonnées bilogarithmiques : en ordonnée figure le logarithme du nombre de grains (N) retenu sur chaque tamis, et, en abscisse l'ouverture de maille des différents tamis utilisés (v.p.134) les maillages les plus fins sont les plus éloignés de l'origine des axes.

Au début de l'expérience (par rapport au sédiment environnant (a)), la masse détritique de la caisse C_1 (b) est appauvrie en fraction fine (flèche), ainsi que nous l'avions déjà signalé (p.135, fig. 34). Après plus de deux ans d'expérience (en septembre 1981), la masse détritique des caisses expérimentales C_1 et C_2 est au contraire fortement enrichie en particules de petite taille (indiquées par une flèche) retenues par le tamis de maillage 20 μm . Il s'agit vraisemblablement des particules délitées à partir des coquilles en cours de dégradation.

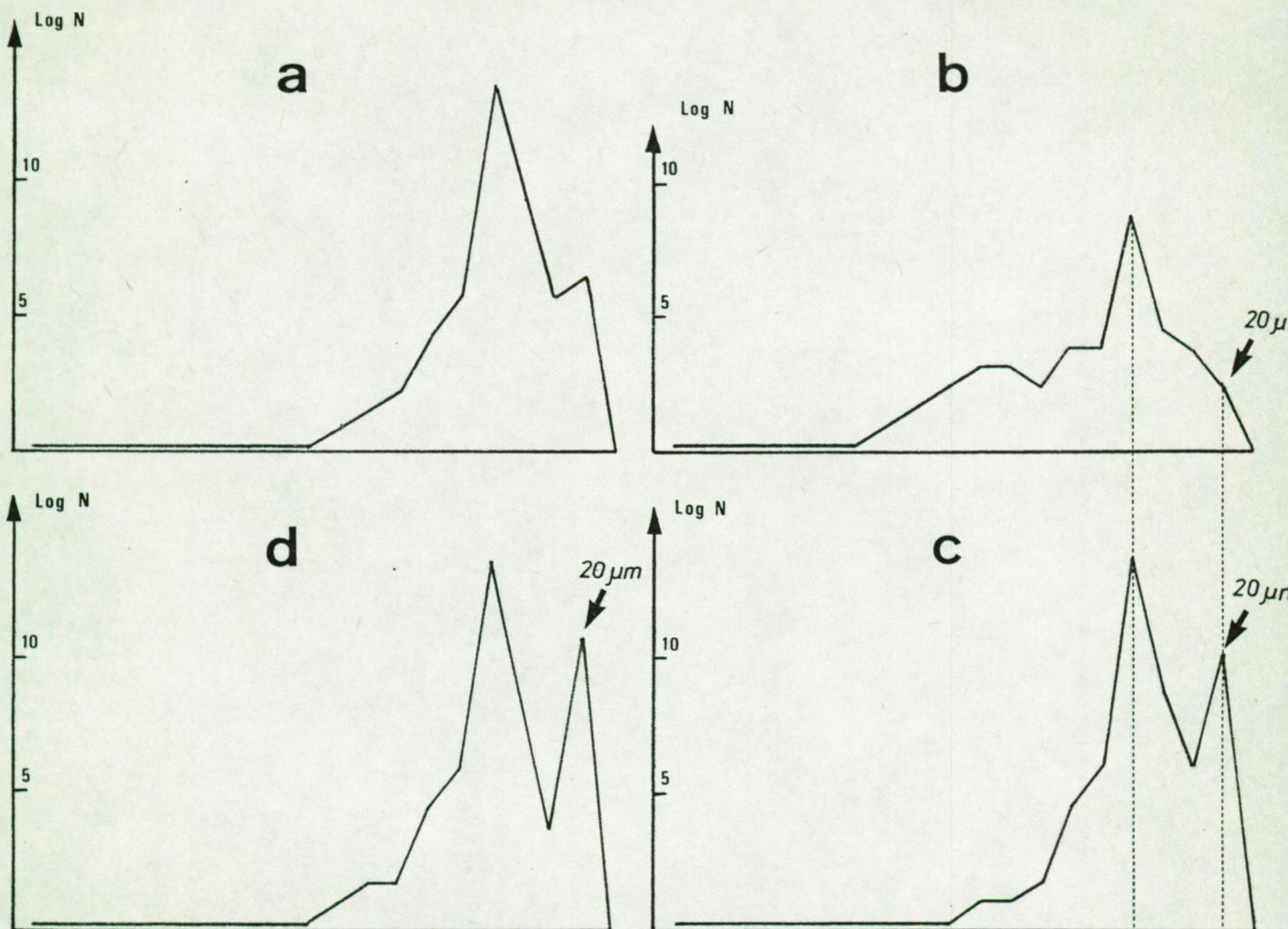


Fig. 72 : Comparaison des "courbes de Prenant" (en "nombre de grains") du sédiment et du sable des caisses expérimentales C_1 et C_2 au cours de la dégradation des coquilles (explication : voir texte).

- a : "courbe de Prenant" du sédiment, en juin 1979.
- b : "courbe de Prenant" de la masse sédimentaire de la caisse C_1 en juin 1979.
- c : "courbe de Prenant" de la masse sédimentaire de la caisse C_1 en septembre 1981.
- d : "courbe de Prenant" de la masse sédimentaire de la caisse C_2 en septembre 1981.

H) Discussion générale et conclusions

Dans les quelques mois qui suivent leur dépôt à l'interface eau-sédiment, après la mort de l'animal, les coquilles de Mollusques sont envahies par des microorganismes qui pénètrent les strates minérales et s'y multiplient rapidement. Nous avons montré que certains de ces microorganismes - Bactéries et Oomycètes, essentiellement - se développent de préférence au niveau des matrices organiques intercrystallines auxquelles ils sont intimement fixés.

Nous avons également montré que la matière organique des coquilles incorporées aux sédiments marins se dégrade rapidement suivant une cinétique plus ou moins parallèle à la cinétique d'infestation des strates coquillières par les microorganismes endogés. La résorption de la matière organique s'effectue au niveau des strates corticales des coquilles en cours de dégradation, là où la biomasse endogée est importante. C'est également au niveau cortical des strates minérales en cours de dégradation que nous avons mis en évidence les enzymes hydrolytiques, chitinase et protéase, émises, selon toute vraisemblance, par les champignons et bactéries, particulièrement abondants dans cette région, qui sont par ailleurs capables de sécréter ces enzymes in vitro.

Ces résultats suggèrent que le développement et la prolifération des microorganismes endobiontes se réalisent aux dépens de la matrice organique des coquilles colonisées.

L'ensemble de nos observations nous permet d'autre part de proposer un modèle de la cinétique d'altération de la phase minérale des coquilles.

Lorsque la teneur en matière organique des couches externes est devenue très faible (inférieure à 1 % de la teneur initiale), cette région est "fragilisée" par rapport aux couches riches en matière organique. Les perforations nombreuses, augmentant la porosité des strates corticales, accentuent cette fragilité, conduisant ainsi au délitement de la strate sous forme de minces plaquettes à très faible

teneur en matière organique. Ce matériel délité s'incorpore aux sédiments et contribuerait à constituer sa "fraction fine"⁽¹⁾.

Le résultat du délitement est l'élimination d'une couche superficielle appauvrie en matière organique, mettant ainsi à la portée des microorganismes endolithes les couches plus profondes, encore exemptes d'endobiose.

La dégradation de la coquille peut alors se poursuivre, selon le schéma que nous venons de décrire.

La séquence des évènements intervenant dans la dégradation des coquilles est schématisée dans la figure 73 ci-après qui néglige cependant de tenir compte de l'intervention des enzymes hydrolytiques libres des eaux interstitielles et de l'intervention de la méiofaune.

La dégradation des coquilles selon le schéma de la figure 73 auquel il conviendrait d'ajouter l'intervention des hydrolases libres des eaux interstitielles et celle des animaux mésosammiques, doit conduire à la dégradation complète de la coquille à plus ou moins long terme. Ceci n'est cependant pas toujours le cas. Divers phénomènes peuvent intervenir pour bloquer le cycle, temporairement ou définitivement. Ce sont essentiellement l'épibiose, la cryptocristallisation et l'enfouissement au sein des sédiments.

(1) Remarquons que le "matériel fin", fragile et pauvre en matière organique est nettement plus accessible à la dégradation purement chimique que ne l'étaient les strates minérales dont il est issu.

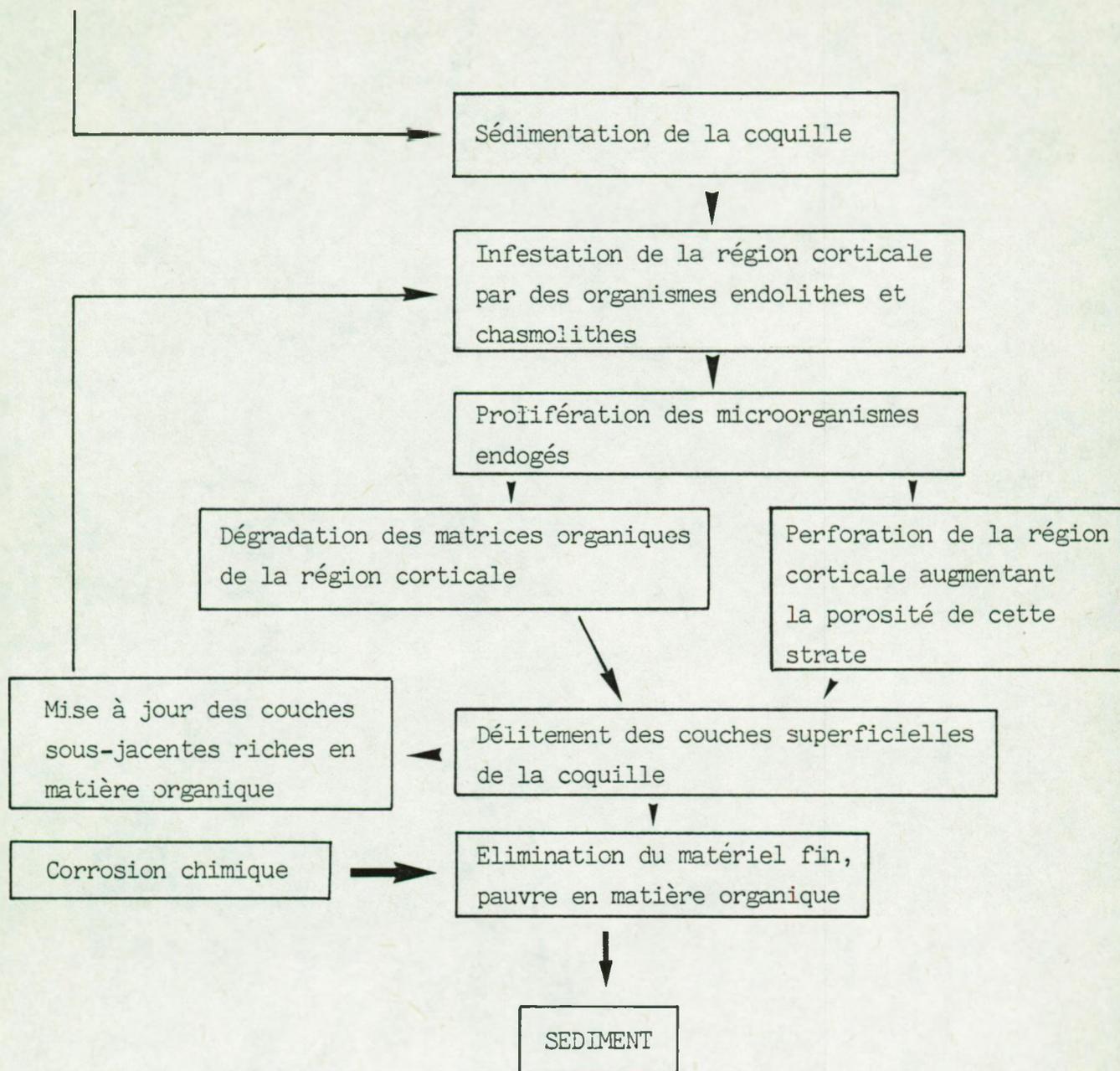


Fig. 73 : Synthèse schématique des phénomènes intervenant dans la dégradation des coquilles de Mollusques au niveau des sédiments marins sous l'effet des organismes endobiontes.

Dans certaines circonstances, l'épibiose peut atteindre 100 % de la surface des coquilles. De très nombreux organismes peuvent intervenir : Rhodophycées (*Lithophyllum*) abondantes, Serpulidae (Polychètes), Spongiaires et Tuniciers. Mais les plus abondants sont les Bryozoaires (de très nombreuses espèces ont encrouté les coquilles et les strates isolées disposées sur notre dispositif expérimental ⁽¹⁾). Lorsque l'épibiose entraîne un recouvrement complet, nous avons constaté la dégénérescence des organismes endolithes. Une nouvelle activité de perforation ne redevient possible qu'après l'élimination (ou la colonisation) des épibiontes eux-même..

La cryptocristallisation est la croissance des cristaux de CaCO_3 au sein de cavités pratiquées dans des particules sédimentaires (MILLIMAN, 1974)⁽²⁾. Dans certains cas, nous avons pu observer la croissance de cristaux à partir des parois de perforations abandonnées par les microorganismes qui les avaient percées. Nous ne sommes pas en mesure de préciser l'origine de ces cristallisations (d'origine abiologique ou résultant d'une activité bactérienne, par exemple). Il a été montré que les perforations algaires sont fréquemment à l'origine des enveloppes de micrite de nombreux grains calcaires (BATHURST, 1966; MARGOLIS et REX, 1971,...). Lorsque l'enveloppe de micrite formée est complète et recouvre entièrement la coquille, l'endobiose et le déliement cortical des strates sont inhibés, comme dans le cas de l'épibiose. On peut alors assister à la formation de "Rhodolithes" dont la dégradation est plus lente que celle des coquilles.

(1) 13 espèces déterminées par Melle C. RADERMACHER, assistante, que nous remercions vivement de sa collaboration.

Huit espèces sont communes : *Calpensia nobilis*, *Schizobrachiella sanguinea*, *Schizomavella auriculata*, *Cribrilaria radiata*, *Hippothoa* sp., *Caberea boryi*, *Beania hirtissima* et *Metroperiella lepalioides*.

(2) Selon cet auteur, le terme de "micrite" doit être réservé aux cristaux de calcite. N'ayant pas déterminé la minéralogie des précipités observés, nous préférons employer le terme général de "cryptocristallisation".

L'enfouissement des restes coquilliers au sein des sédiments suite à l'activité d'organismes limicoles (HAUKSSON, 1979) ou à des phénomènes géologiques (courants de turbidité, sédimentation importante,...) soustrait les coquilles à l'activité biologique ⁽¹⁾. Si les conditions physicochimiques sont favorables, la coquille pourra se fossiliser, en conservant éventuellement une partie de sa matière organique inaltérée. Ceci permet d'expliquer la persistance de matrices organiques au sein des coquilles remontant à l'époque primaire (Ordovicien) ainsi que l'on montré les nombreux travaux de GREGOIRE (voir, par exemple, GREGOIRE, (1981) pour une synthèse).

La chitine est un polymère largement répandu dans la nature, et dans le monde marin en particulier. ZOBEL et RITTENBERG (1938) ont estimé à plusieurs milliards de tonnes les "sédiments chitineux en provenance d'exuvies et de cadavres d'organismes planctoniques susceptibles de se déposer annuellement au fond des océans. Ces auteurs ont montré que les cuticules sont très rapidement altérées et ne s'accumulent jamais dans les sédiments. Au cours de ce travail, nous avons montré que la chitine des coquilles de Mollusques détritiques était rapidement dégradée, d'abord probablement par des enzymes élaborés par des microorganismes du sédiment, puis par des microorganismes endo- et chasmolithes, enfin par des consommateurs animaux du mésopsammon. Nous pouvons ainsi conclure qu'il est très peu probable que les sédiments marins puissent constituer un "piège" à chitine du moins pour ce qui est de la chitine d'origine coquillière. Ce polysaccharide, bien que très résistant à la dégradation chimique est rapidement dégradé et remanié au niveau des sédiments organoclastiques. Presque toute la chitine des restes squelettiques de Mollusques

(1) MAY et PERKINS (1979) ont néanmoins montré que des restes enfouis à plus de 160 cm sous le niveau du sédiment étaient colonisés (faiblement, il est vrai), par des "coccoïd forms" d'affinité incertaine.

est hydrolysée lors des premières phases de la diagenèse des coquilles, constituant ainsi une source d'aliments énergétiques pour les organismes consommateurs ou décomposeurs vivant à la surface des sédiments.

RESUME GENERAL ET CONCLUSIONS

- *Fool* : Canst tell how on oyster makes
his shell ?
- *Lear* : No.
- *Fool* : Nor I neither; but I can tell
why a snail has a house.
- *Lear* : Why ?
- *Fool* : Why, to put's head in ...

W. SHAKESPEARE

King Lear, Acte I, Scène 5

Les phénomènes naturels ignorent les démarcations entre les disciplines scientifiques. Nous avons voulu regarder la coquille des Mollusques non en l'isolant de ses contextes, mais en la restituant dans son cadre évolutif et dans son environnement naturel, ce qui nous a conduit à nous plier à une approche pluridisciplinaire.

Dans une première étape, nous avons examiné les microstructures des coquilles de Mollusques et proposé une classification de ces microstructures en sept groupes architecturaux comprenant vingt catégories microstructurales. Nous avons dégagé le concept de "cristallite", unité élémentaire répétitive, généralement polycristalline, dont l'agencement selon des règles précises détermine la catégorie microstructurale de la strate. Le cristallite est gainé d'une matrice organique "extracristalline". Les monocristaux qui le composent sont eux-mêmes, gainés d'une matrice organique dite "intracristalline"

La composition chimique des matrices organiques associées aux cristallites reflète, au niveau moléculaire, leur relative homogénéité ultrastructurale. Les matrices organiques sont essentiellement chitinoprotéiques, les protéines étant plus ou moins tannées par des ponts quinoniques.

Comme les variations ultrastructurales, les variations de la composition chimique des matrices, peuvent s'expliquer, par des modifications d'ordre évolutif.

Les principales tendances évolutives que nous avons pu mettre en évidence sont les suivantes :

- La tendance au tannage des formations cuticulaires lors du passage des stades représentés actuellement par les Aplacophores vers celui des Polyplacophores s'intensifie chez les Conchifères. Les formations

cuticulaires, couvrant tout le corps chez les Aplacophores constituent les seules structures "squelettiques" dans cette classe. Elles se limitent ensuite à la "ceinture" et au "péριοstracum" des cérames de Polyplacophores, et au seul "péριοstracum" des coquilles de Conchifères.

- Une seconde tendance est la réalisation de "strates" calcifiées, diversement architecturées. Ces strates minérales apparaissent chez les Polyplacophores, où elles ne couvrent qu'une portion limitée de la région dorsale; elles couvriront tout le corps chez les Conchifères. Dans certaines lignées évolutives, cependant, la coquille régresse et même disparaît.

- Chez les Conchifères, les strates minérales, initialement macroprismatiques, sont remplacées polyphylétiquement par des microarchitectures de type entrecroisé. Cette évolution structurale s'accompagne de modifications de la composition chimique des matrices organiques des coquilles : les lignées évolutives dans lesquelles la coquille garde son plein développement et sa position initiale, extérieure à l'animal, se caractérisent par une diminution de plus en plus poussée de la teneur en matière organique des strates coquillières et une réduction de plus en plus marquée de la proportion de chitine. Une tendance inverse, c'est-à-dire l'augmentation de la teneur en matière organique et en chitine, caractérise les lignées évolutives où la coquille régresse et devient interne avant de disparaître (Gastéropodes Opisthobranches et Céphalopodes).

Ces précisions sur la composition chimique des coquilles étant acquises, nous avons abordé l'étude de l'apport des coquilles à la constitution du pool organodétritique des sédiments en baie de Calvi. Les coquilles de Mollusques interviennent de manière importante dans la constitution de la fraction organoclastique, quelle que soit la profondeur du prélèvement (de 0 à 1200 m); elles y apportent non seulement une quantité importante de matières minérales, principalement sous forme de carbonates de calcium, mais aussi les polymères organiques, scléroprotéines et chitine des matrices organiques associées aux strates minérales.

L'origine des restes coquilliers de certains sédiments est double : aux coquilles détritiques de la malacofaune strictement locale s'ajoutent les débris coquilliers en provenance d'autres biocénoses, en particulier les biocénoses se développant sur substrats rocheux.

L'étude systématique des restes coquilliers rencontrés dans les sédiments fait apparaître qu'ils proviennent d'un nombre considérable d'espèces différentes de Gastéropodes, essentiellement Mésogastéropodes et Néogastéropodes : pour la plupart, il s'agit donc de coquilles architecturées selon le mode lamellaire-croisé; Les coquilles constituent le plus souvent l'essentiel de la biomasse de chitine des sédiments organoclastiques. La teneur en chitine dans les sédiments est cependant faible, plus faible encore que les valeurs auxquelles on devrait s'attendre étant donné la présence des coquilles à architecture lamellaire-croisée, ce qui suppose l'existence de mécanismes de dégradation de la chitine ceci est confirmé par la comparaison des teneurs en chitine de restes de coquilles trouvées dans les sédiments et des coquilles des mêmes espèces, provenant d'organismes vivants.

Cette constatation nous a amené à étudier les mécanismes de la dégradation des coquilles de Mollusques lors des premières phases de leur diagenèse, entre le moment de la mort de l'organisme et l'enfouissement sédimentaire des restes coquilliers.

Après avoir montré que, le plus souvent, les coquilles arrivent au niveau du sédiment sans altération appréciable, nous avons vu que la dégradation mécanique (abrasion) et chimique (dissolution) étaient négligeables par rapport à la biodégradation, du moins dans les conditions de l'expérience que nous avons réalisée.

Dès le dépôt d'une coquille dans un milieu détritique, la dégradation de sa matrice organique commence, apparemment, sous l'action des enzymes (hydrolases) libérés par les microorganismes du sédiment. Dans les premiers mois qui suivent sont déposés, la coquille est envahie par des vagues d'organismes endobiontes qui se succèdent, perforent les strates minérales et se multiplient au sein des coquilles. Nous avons montré que ces organismes endogés, surtout les hétérotrophes, possèdent les potentialités enzymatiques nécessaires à la dégradation des trames organiques des coquilles. Chitinase et protéase, ont été mises en évidence au sein même des coquilles en cours de dégradation. L'action de ces hydrolases provoque la dégradation de la matrice organique des couches corticales, où l'attaque par les microorganismes endogés est le plus manifeste. Les organismes de la méiofaune interviennent également dans la dégradation de la matrice organique des coquilles détritiques.

L'altération de la trame organique et les perforations des strates corticales provoquent le délitement de la couche superficielle sous forme de minces plaques ou tablettes, presque dépourvues de matière organique et beaucoup plus accessibles à la dégradation mécanique et chimique que les coquilles. De plus, l'élimination de la couche superficielle "appauvrie" en matière organique, découvre les couches sous-jacentes, indemnes et plus riches en matière organique et les rend accessibles à la biodégradation ultérieure et à la progression de la destruction du matériel coquillier.

Par cette étude pluridisciplinaire, nous espérons avoir pu montrer que la coquille des Mollusques est loin de ne représenter qu'une particularité anatomique d'un phylum du règne animal parmi d'autres, et, par là, une bonne source de caractères taxonomiques pour le systématien. Dans le sillage d'évolutionnistes comme Marcel FLORKIN et Charles GREGOIRE à

Liège, E.T.DEGENS et M. GHISELIN aux U.S.A., nous avons pu trouver dans la coquille une structure morphologique complexe dont les modifications architecturales et moléculaires peuvent être décrites et suivies dans les principales lignées de Mollusques, nous apportant des informations sur son évolution au sein de ce vaste phylum.

Malgré l'ancienneté du phylum des Mollusques, déjà diversifié au Cambrien, malgré l'extraordinaire développement des peuplements de Mollusques, notamment dans tous les océans qui couvrirent la terre depuis cette époque géologique, malgré aussi la texture de ces coquilles particulièrement compactes et à première vue presque indestructibles, les coquilles abandonnées après la mort des Mollusques n'ont pas constitué ces "pièges" à matières organiques azotées (protéines et chitine) qu'on aurait pu imaginer. Si quelques coquilles furent soustraites à la diagenèse pour nous livrer des témoins fossilisés (et parfois remarquablement conservés) des espèces disparues, ce ne dût être que dans des cas et des conditions exceptionnelles. Nous avons vu, en effet, que les constituants des coquilles de Mollusques sont rapidement réintégrés dans les cycles biologiques, grâce à l'intervention efficace de toute une gamme de processus de biodégradation, qui concourent à l'hydrolyse de la matière organique de la coquille et à la pulvérisation rapide du matériel minéral fixé à ce niveau.

Ces mécanismes de désintégration, on pouvait certes en postuler l'existence, mais on n'en connaissait ni la nature des organismes responsables, ni la vitesse, ni l'efficacité. Grâce aux excellentes possibilités d'expérimentation in situ offertes par les abords de la Station de l'Université de Liège à Calvi, nous avons pu, nous l'espérons du moins, révéler les principales facettes de cet important phénomène, et proposer à cette occasion une méthodologie d'investigation applicable à d'autres types de structures squelettiques minéralisées et à d'autres milieux sédimentaires.

ANNEXE 1 A

CLASSIFICATION DU PHYLUM DES MOLLUSQUES (adapté de sources diverses)

(Abréviations : sC : sous-classe, O : ordre, † : formes éteintes)

Phylum MOLLUSCA

=====

Subphylum ACULIFERA

Classe APLACOPHORA

s.C. Solenogastres

(= Neomeniomorpha, Ventroplicida)

s.C. Caudofoveata (= Chaetodermoidea)

Classe POLYPLACOPHORA

O. Paleoloricata †

O. Neoloricata

Subphylum CONCHIFERA

Classe MONOPLACOPHORA

O. Tryblidiida

O. Bellerophontida †

Classe ROSTROCONCHIA

O. Ribeiriida †

O. Ischyriniida †

O. Conocardiida †

(?) Classe MATTEVIA †

(?) Classe STENOTHECOIDEA †

Classe BIVALVIA

s.C. Paleotaxodonta	O. Nuculoida] Protobranchia
s.C. Cryptodonta	O. Solemyoida	
	O. Praecardiida †	
s.C. Pteriomorpha	O. Arcoida] Lamellibranchia
	O. Mytiloida	
s.C. Paleoheterodonta	O. Unionoida	
	O. Trigonoida	
s.C. Heterodonta	O. Veneroida] Septibranchia
	O. Myoida	
s.C. Anomalodesmata	O. Pholadomyoida	

Classe SCAPHOPODA

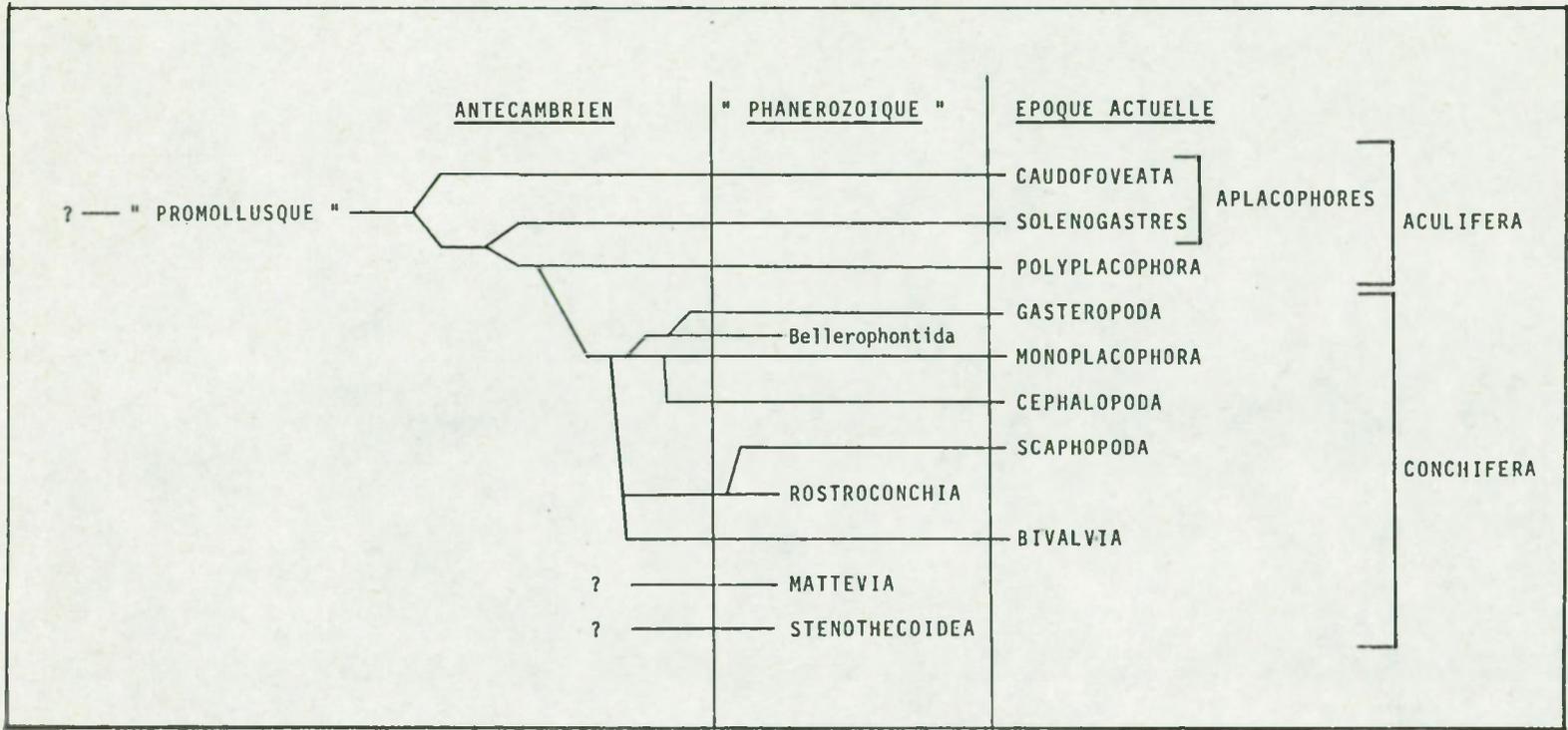
- O. Dentaliida
- O. Siphonodentalida

Classe GASTROPODA

s.C. Prosobranchia	O. Archeogastropoda
	O. Mesogastropoda
	O. Neogastropoda
s.C. Opisthobranchia	O. Cephalaspidea
	(= Bullomorpha)
	O. Pyramidellacea
	(= Pyramidellomorpha)
	O. Acochlidacea
	O. Philinoglossacea
	O. Anaspidea
	(= Aplysiomorpha)
	O. Notaspidea
	(= Pleurcbranchomorpha)
	O. Saccoglossa
	(= Ascoglossa)
	O. Thecosomata
	O. Gymnosomata
	O. Nudibranchia
	O. Parasita
s.C. Pulmonata	O. Systellomatophora
	(= Archeopulmonata)
	O. Basommatophora
	O. Stylom atophora

Classe CEPHALOPODA

s.C. Orthoceratoida	O. Ellesmerocerida	†
	O. Orthocerida	†
	O. Ascocerida	†
	O. Discosorida	†
	O. Endocerida	†
	O. Actinocerida	†
s.C. Nautiloida	O. Onchocerida	†
	O. Nautilida	
	O. Tarphycerida	†
s.C. Ammonoida	O. Bactritida	†
	O. Goniatitida	†
	O. Ammonitida	†
s.C. Coleoida	O. Aulacocerida	†
	O. Belemnitida	†
	O. Sepiida	
	O. Phragmotenthida	†
	O. Teuthida	
	O. Vampyromorpha	
	O. Octopoda	
	(= Octobrachia)	



RELATIONS PHYLETIQUES AU SEIN DES MOLLUSQUES

ANNEXE 1 B

ANNEXE 2 A

DISTRIBUTION DE LA CHITINE DANS LES OPERCULES DE 114 ESPECES
DE GASTEROPODES

(Nc : opercule non calcifié, Ca : opercule calcifié,
 + : présence de chitine, 0 : absence de chitine)

PROSOBRANCHIA

=====

ARCHEOGASTROPODA

TROCHACEA

TROCHIDAE

.....

	Type d'opercule	Test du Chitosane	Test enzymatique
Lischkeia argenteonitens (Lischke)	Nc		0
Monodonta lineata (Da Costa)	Nc	0	0
M. turbinata (Born)	Nc	0	
Bathybembix crumphii (Pilsbry)	Nc		0
Cittarium pica (L.)	Nc	0	
Gibbula cineraria (L.)	Nc		0/0
G. magus (L.)	Nc		0
G. umbilicalis (Da Costa)	Nc		0
G. drepanensis (Brugnone)	Nc	0	
G. ardens (Salis)	Nc	0	
Calliostoma zizyphinus (L.)	Nc		0
C. conulum (L.)	Nc	0	
Trochus niloticus (L.)	Nc	0	
Jujubinus striatus (L.)	Nc	0	
Clanculus cruciatus (L.)	Nc	0	
Calumbonella suturalis (Philippi)	Nc	0	

MESOGASTROPODA

VIVIPARACEA

VIVIPARIDAE
.....

Viviparus fasciatus (Millet) Nc O

AMPULLARIIDAE
.....

Ampullaria ovata (Olivier) Ca +

LITTORINACEA

LITTORINIDAE
.....

Littorina neritoides (L.) Nc O
L. saxatilis rudis (Maton) Nc O
L. littoralis (L.) Nc O
L. littorea (L.) Nc O/O
L. scabra (L.) Nc O
L. ziczac (Gmelin) Nc O
Nodolittorina tuberculata (Menke) Nc O
Tectarius muricatus (L.) Nc O/O

POMATIASIDAE
.....

Pomatias elegans (Müller) Ca +/+

CYCLOSTREMATIDAE
.....

Tropidophora ligata (Sowerby) Ca +

RISSOACEA

RISSOIDAE
.....

Rissoa variabilis (Muhlfeldt) Nc O
R. guerini (Recluz) Nc O
Rissostomia membranacea (Adams) Nc O

BITHYNIIDAE
.....

Bithynia tentaculata (L.) Ca +

HYDROBIIIDAE
.....

Hydrobia ulvae (Pennant) Nc 0

CERITHIACEA

TURRITELLIDAE
.....

Turritella comunis (Risso) Nc 0 0/0

Archimediella triplicata (Brocchi) Nc 0

VERMETIDAE
.....

Lemintia arenaria (L.) Nc 0

CERITHIDAE
.....

Gourmya vulgata (Bruguière) Nc 0

Gourmya rupestris (Risso) Nc 0

MELANIIDAE
.....

Melaniopsis sp Nc 0

EPITONIACEA

SCALIDAE
.....

Epitonium scalare (L.) Nc 0

STROMBACEA

APORRHAIIDAE
.....

Aporrhais pes-pelecani (L.) Nc 0

STROMBIDAE

.....

Strombus decorus (Röding)	Nc		0
S. pugilis (L.)	Nc	0	0
S. gigas (L.)	Nc	0/0	

NATICACEA

NATICIDAE

.....

Lunatia catena (Da Costa)	Nc		0
Naticarius millepunctatus (Lck)	Ca		+/+
Natica chemnitzii (Pfeiffer)	Ca	+	+
Polinices duplicatus (Say)	Nc		0

TONNACEA

CASSIDIDAE

.....

Phalium strigatum (Gmelin)	Nc		0
Semicassis granulatum (Gmelin)	Nc	0	

CYMATIIDAE

.....

Cymatium cutaceum cutaceum (L.)	Nc		0
C. cutaceum curta (L.)	Nc		0
C. corrugatum (Lck)	Nc		0
Charonia tritonis (L.)	Nc		0

BURSIDAE

.....

Bursa buffo (Röding)	Nc	0	0
B. caelata (Broderip)	Nc	0	

NEOGASTROPODA

MURICACEA

MURICIDAE

.....

Trunculariopsis trunculus (L.)	Nc	0	0/0 (?)
Muricopsis sp	Nc	0	
Murex brandaris (L.)	Nc		0
M. tribulus (L.)	Nc	0	
M. trapa (Röding)	Nc	0	
Cerastotoma erinaceum (L.)	Nc	0	

THAIDIDAE

.....

Nucella lapillus (L.)	Nc	0/0	0/0
Thais haematostoma (L.)	Nc		0
T. deltoidea (Lck)	Nc	0	

MAGILIDAE

.....

Coralliophilla meyendorffi (Calcara)	Nc	0	
Latiaxis mawae (Gray)	Nc	0	

BUCCINACEA

COLUMBELLIDAE

.....

Pyrene ocellata (Link)	Nc		0
------------------------	----	--	---

BUCCINIDAE

.....

Buccinum undatum (L.)	Nc	0 (?)	0
Colus gracilis (Da Costa)	Nc	0	
Neptunea antiqua (L.)	Nc		0
Northia northiae (Griffith & Pidgeon)	Nc	0	
Euthria cornea (L.)	Nc	0	
Mohnia abyssorum (Verrill)	Nc		0

NASSARIIDAE
.....

Hinia reticulata (L.)	Nc		0
H. incrassata (Ström)	Nc	0	

FASCIOLARIIDAE
.....

Opeatostoma pseudodon (Burrow)	Nc		0
Fusinus rostratus (Olivi)	Nc	0	

VOLUTACEA

OLIVIDAE
.....

Ancilla albocallosa (Lischke)	Nc		0
Olivella verreauxi (Duclos)	Nc	0	
O. semistriata (Gray)	Nc		0
Jaspidella jaspidea (Gmelin)	Nc	0	
Agaronia testacea (Lck)	Nc	0	

VOLUTIDAE
.....

Voluta musica (L.)	Nc	0	
Harpullina lapponica (L.)	Nc		0 (?)

CONACEA

TURRIDAE
.....

Turris unedo (Kiener)	Nc		0
-----------------------	----	--	---

CONIDAE
.....

Conus sieboldi (Reeve)	Nc		0
C. mediterraneus (Hwass)	Nc	0	

TEREBRIDAE
.....

Impages hectica (L.)	Nc		0
----------------------	----	--	---

OPISTHOBRANCHIA

=====

ACTEONIDAE

CEPHALASPIDEA

Acteon tornatilis (L.)

Nc

O

ANNEXE 2 B

TENEUR EN CHITINE DES OPERCULES CALCIFIES DE 23 ESPECES
DE GASTEROPODES

POSITION SYSTEMATIQUE	NOMBRE D'OPERCULES	POIDS SEC CALCIFIE	TAUX DE CALCIFICATION	CHITINE EN % DU POIDS DECALCIFIE
<u>TURBINIDAE</u>				
<i>Astrea rugosa</i>	5	1441,6	99,52	4,12
<i>Galeoastrea modesta</i>	3	47512,8	99,73	4,91
<i>Turbo cornutus</i>	3	42521,1	99,45	3,17
<i>Turbo coronatus</i>	4	20574,6	99,74	1,74
<i>Turbo natalensis</i>	1	2916,5	99,73	2,31
<i>Turbo sarmaticus</i>	1	1041,4	99,52	1,35
<i>Turbo stenogyrus</i>	3	1073,2	99,03	1,86
<i>Turbo torquatus</i>	3	37017,2	98,60	1,55
<u>PHASIANELLIDAE</u>				
<i>Phasianella australis</i>	3	3256,5	98,86	6,51
<u>LIOTIIDAE</u>				
<i>Arene lurida</i>	10	55,2	44,04	0,70
<i>Macararene cookeana</i>	1	257,8	45,51	0,43
<u>NERITIDAE</u>				
<i>Clithon olivaceus</i>	10	173,5	97,83	0,84
<i>Nerita peloronta</i>	15	638,9	97,57	0,88
<i>Nerita senegalensis</i>	10	236,4	97,40	0,79
<i>Neritina gagates</i>	9	119,1	98,07	0,62
<i>Neritopteron mauritiensis</i>	9	134,3	95,81	0,76
<i>Puperita pupa</i>	15	85,1	97,67	0,71
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	15	148,3	96,42	0,78
<i>Theodoxus luteofasciatus</i>	15	61,5	94,51	0,76
<u>AMPULLARIIDAE</u>				
<i>Ampullaria ovata</i>	5	538,9	97,40	1,52
<u>POMATIASIDAE</u>				
<i>Pomatias elegans</i>	10	210,4	94,60	0,32
<u>NATICIDAE</u>				
<i>Natica chemnitzii</i>	9	445,8	95,66	2,35
<i>Naticarius millepunctatus</i>	6	1714,3	95,24	2,23

ANNEXE 2 C

COMPOSITION EN ACIDES AMINES DE LA LAME CORNEE TANNEE DE
L'OPERCULE DE 3 ESPECES D'ARCHEOGASTEROPODES

(exprimé en nombre de résidus pour 100 AA)

Acides aminés	Turbo cornutus (1)	Phasianella australis (1)	Lischkeia argenteonitens (2)
Asp	12,03	13,33	9,97
Thr	3,73	4,47	1,38
Ser	6,47	5,17	4,81
Glu	5,61	6,21	1,71
Pro	3,45	5,58	1,50
Gly	25,18	26,97	41,59
Ala	11,14	12,56	10,20
Cys	0,73	++	++
Val	7,72	5,07	4,23
Met	0,30	++	++
Iso	1,85	1,67	0,19
Leu	4,57	4,68	6,32
Tyr	3,87	1,83	1,23
Phe	2,28	4,68	7,70
Lys	3,63	3,41	2,27
His	2,25	0,86	1,45
Arg	5,19	3,59	5,45

(1) lame cornée isolée de l'opercule calcifié après traitement par HCl 0,5 N

(2) opercule corné

ANNEXE 2 D

COMPOSITION EN ACIDES AMINES DES PROTEINES DE LA MATRICE
CALCAFFINE DE L'OPERCULE DE 3 ESPECES D'ARCHEOGASTEROPODES

(exprimé en nombre de résidus pour 100 AA)

Acides aminés	Turbo petholatus	Turbo cornutus	Phasianella australis
Asp	12,01	16,55	11,68
Thr	8,29	10,36	5,58
Ser	7,77	6,02	8,43
Glu	9,59	9,71	10,15
Pro	5,37	5,74	++
Gly	12,28	12,02	11,47
Ala	7,77	8,10	9,85
Cys	2,79	5,07	++
Val	4,64	6,51	5,08
Met	0,69	0,76	++
Iso	3,80	6,05	4,57
Leu	5,81	5,22	6,90
Tyr	8,71	4,19	5,69
Phe	3,55	0,26	7,41
Lys	3,09	2,89	6,40
His	1,20	0,56	3,25
Arg	2,62	++	3,55

ANNEXE 3

MOLLUSQUES TROUVES VIVANTS OU A L'ETAT DE RESTES COQUILLIERS
AU NIVEAU DES SEDIMENTS MEUBLES, OU FAISANT PARTIE DE LA
BIOCENOSE A ALGUES PHOTOPHILES SUR SUBSTRAT DUR,
EN BAIE DE CALVI

Abréviations utilisées :

- A : Coquille trouvée à l'état adulte (et accessoirement juvénile), dans un état de conservation tel que la coquille n'a pas été roulée.
- J : Coquille trouvée à l'état juvénile exclusivement, dans un très bon état de conservation (sinon reprise sous la mention D).
- D : Coquille trouvée à l'état détritique exclusivement, impliquant un transport plus ou moins long.
- SI₁ : Sable des chenaux intermatte de l'herbier à Posidonies, prof. - 15 m., près de STARESO (n° 1 sur la fig. 19).
- SI₂ et SI₃ : Sable des chenaux intermatte de l'herbier à Posidonies, prof. - 35 m., près de STARESO (n° 2 sur la fig. 19).
- SGCF₁ et SGCF₂ : Sable grossier sous l'influence des Courants de Fond (sable à Amphioxus), prof. - 45 m., coord. 8°47'45"E; 42°36'45"N (n° 3 sur la fig. 19).
- DC : Détritique Côtier, prof. - 60 m., coord. 8°50'10"E; 42°38'15"N (n° 4 sur la fig. 19).
- DC pral. : Faciès à "Prâlines" du détritique côtier, prof. - 90 m., coord. 8°41'05"E; 42°37'20"N (n° 5 sur la fig. 19).
- FMI : Fond Meuble Instable, faciès saisonnier d'hiver, prof. - 78 m., coord. 8°44'16"E; 42°34'55"N (n° 6 sur la fig. 19).
- DL : Détritique du Large, prof. - 160 m., coord. 8°45'00"E; 42°41'00"N (n° 7 sur la fig. 19).
- VB : Vase Bathyale, prof. - 410 m., coord. 8°44'35"E; 42°36'30"N (n° 8 sur la fig. 19).
- Cy : Biocénose à algues photophiles sur substrat dur, faciès à Cystoseira stricta), prof. entre - 3 et - 27 m., Pointe Revellata.

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<u>GASTEROPODES</u> =====											
<u>HALIOTHIDAE</u>											
Haliotis lamellosa (Lamarck)	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>SCISSURELLIDAE</u>											
Scissurella costata d'Orbigny	A	A	A	-	A	-	A	A	-	-	A
Scissurella crispata Fleming	-	-	A	-	-	-	-	A	A	A	-
<u>FISSURELLIDAE</u>											
Emarginula solidula (Da Costa)	A	J	A	-	-	-	-	-	-	-	-
Emarginula capuliformis, Philippi	A	A	A	-	-	A	A	A	-	-	-
Emarginula elongata (Da Costa)	A	-	-	-	-	-	-	J	-	-	-
Fissurella species	J	J	-	-	-	-	J	J	-	-	-
<u>PATELLIDAE</u>											
Patella species	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>ACMEIDAE</u>											
Acmaea virginea (Müller)	A	A	A	A	J	J	J	A	-	-	-

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
Jujubinus species	J	J	J	J	J	J	J	J	-	-	-
Clanculus corallinus (Gmelin)	J	J	D	D	J	-	-	J	-	-	-
Clanculus jussieui (Payraudeau)	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Clanculus species	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	J
<u>SKENEIDAE</u>											
Tubiola cutleriana (Clark)	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-	-
Tubiola species	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-
Tharsiella romettensis (Seguenza)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-
Skenea serpuloides Montagu	-	-	-	A	A	-	-	A	-	-	-
<u>TURBINIDAE</u>											
Homalopoma sanguineum (Linné)	-	-	-	J	J	J	-	J	-	-	A
Astraea rugosa (Linné)	-	J	J	J	J	-	-	J	-	-	A
Tricolia pulla (Linné)	A	-	-	-	-	-	J	-	-	-	A
Tricolia tenuis (Michaud)	A	J	-	-	-	-	-	-	-	-	A
Tricolia speciosa (Mühlfeld)	A	J	-	-	-	-	-	-	-	-	A
Tricolia species	-	-	J	J	J	J	-	J	-	-	-
<u>(LEPETELLIDAE)</u>											
Lepetella latercompressa (De Ray. e Ponzi)	-	-	-	-	-	-	-	-	A	A	-

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
Putilla species 3	-	-	A	-	-	-	-	-	-	-	-
Setia semistriata (Montagu)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Setia species	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	J
Pisinna punctulum (Philippi)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Peringiella species	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Manzonia crassa (Kanmacher)	A	-	A	-	-	-	-	-	-	-	-
Flemellia zetlandica (Montagu)	-	-	-	-	-	-	-	A	-	A	-
Merelina pagodula (B.D.D.)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
Turbona lactea (Michaud)	-	-	-	A	A	-	-	A	-	-	-
Turbona geryonia (Chierighini)	A	A	A	-	-	-	-	-	-	-	A
Turbona cimex (Linné)	A	A	-	-	-	-	-	-	-	-	A
Turbona elegantissima (Seguenza)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-
Turbona species 1	A	A	A	A	A	A	A	A	-	-	A
Turbona species 2	-	-	-	-	-	-	A	A	A	-	-
Turbona species 3	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-
Turbona species 4	-	-	-	-	-	-	-	-	A	A	-
Acinopsis cancellata (Da Costa)	A	A	A	A	A	A	A	A	-	-	A
Acinopsis subcrenulata (Schwartz)	A	-	-	-	A	-	-	-	-	-	A
Acinopsis species	-	-	A	-	-	A	-	A	-	-	-
Alvaniella scabra (Philippi)	A	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-
Alvania lanciae (Calcara)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
Alvania lineata Risso	A	A	A	-	-	A	-	A	-	-	A

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<i>Alvania montagui</i> (Payraudeau)	A	-	-	-	-	A	-	A	-	-	A
<i>Turboella</i> species (1)	A	A	A	A	A	A	A	A	-	-	A
<i>Apicularia rudis</i> (Philippi)	A	-	A	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Apicularia similis</i> (Scacchi)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Apicularia decurtata</i> (Monter.)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	J (?)
<i>Rissostomia lineolata</i> (Michaud)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Rissoa decorata</i> Philippi	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Rissoa violacea</i> Desmarest	A	A	A	A	A	-	-	A	-	-	A
<i>Rissoa ventricosa</i> Desmarest	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Rissoa variabilis</i> (Mühlfeldt)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Rissoa membranacea</i> (Adams)	A	D	A	-	-	-	-	-	-	-	A
<i>Goniostoma auriscalpium</i> (Linné)	A	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Goniostoma</i> species	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>RISSOINIDAE</u>											
<i>Rissoina bruguierei</i> (Payraudeau)	A	A	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<u>TURRITELLIDAE</u>											
<i>Turritella communis</i> Risso	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-	-
<i>Turritella</i> species	J	J	J	J	-	J	J	J	-	-	-

(1) Plusieurs espèces non discernables ici

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<u>CAECIDAE</u>											
Caecum subannulatum (Folin)	A	A	A	A	A	A	A	A	-	-	-
Caecum trachea (Montagu)	-	A	A	A	-	A	A	A	-	-	-
<u>CERITHIIDAE</u>											
Bittium species 1 (1) groupe reticulatum	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
Bittium species 2 (2)	-	-	-	A	A	-	A	A	-	-	-
Gourmya rupestris (Risso)	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
Gourmya species	J	-	J	J	-	-	A	-	-	-	A
<u>CERITHIOPSISAE</u>											
Cerithiopsis species (1) groupe tubercularis	A	A	A	A	-	-	A	A	-	A	A
<u>TRIPHORIDAE</u>											
Triphora species 1 (1) groupe perversa	A	A	A	A	A	A	A	A	A	-	A
Triphora species 2	A	A	A	A	A	A	A	A	A	-	A

(1) Il s'est avéré presque impossible de déterminer avec précision les groupes suivants au moyen de la littérature dont nous disposons : Bittium, Cerithiopsis, Triphora, Eulimidae et quelques autres

(2) Bittium sp. 2 se distingue par sa sculpture et sa coloration

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<u>EPITONIIDAE</u>											
Epitonium algerianum (Weinkauff)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-
Epitonium species	-	-	J	J	-	-	J	-	J	J	-
<u>ACLIDIDAE</u>											
Aclis supranitida (Wood)	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-	-
<u>EULIMIDAE</u>											
Eulima species (1)	A	A	A	-	-	A	A	A	A	-	A
Leiostraca bilineata (Alder)	A	-	-	A	A	-	-	A	-	-	A
<u>ATLANTIDAE</u>											
Atlanta species	-	D	-	-	-	-	-	D	D	D	-
<u>CALYPTRAEIDAE</u>											
Calyptraea chinensis (Linné)	-	J	-	-	-	-	A	J	-	-	-
Crepidula unguiformis Lamarck	A	J	J	-	-	-	-	-	-	-	-

(1) Il s'est avéré presque impossible de déterminer avec précision les groupes suivants au moyen de la littérature dont nous disposions : Bittium, Cerithiopsis, Triphora, Eulimidae et quelques autres

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<u>APORRHAIIDAE</u>											
Aporrhais pes-pelecani (L.)	-	-	-	-	-	J	-	D	D	-	-
<u>NATICIDAE</u>											
Natica species (1)	J	J	J	J	-	-	J	J	J	-	A
<u>TRIVIIDAE</u>											
Trivia monacha (Da Costa)	J	J	J	J	-	-	-	-	-	-	A
<u>MURICIDAE</u>											
Trunculariopsis trunculus (Linné)	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
Trophonopsis muricatus barvicencis (Johnston)	-	-	-	-	-	-	-	-	D	-	-
Trophonopsis carinatum (Bivona)	-	-	-	-	-	-	-	-	A	D	-
Trophonopsis species (2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	D	-

(1) Toutes coquilles juvéniles de moins de 4 mm

(2) Trophonopsis carinatus ou varicosissimus

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
Muricopsis diadema (Ar. & Ben.)	-	-	J	-	-	-	-	J	-	-	-
Muricopsis cristatus (Brocchi)	A	A	A	A	-	A	-	J	-	-	A
Muricopsis species	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	J
Ocinebrina aciculata (Lamarck)	J	-	A	-	-	J	-	-	-	-	A
Ceratostoma erinaceum (Linné)	-	-	J	-	-	-	-	J	-	-	-
<u>CORALLIOPHILLIDAE</u>											
Coralliophilla meyendorffi (Calcara)	J	-	J	J	J	-	-	-	-	-	A
<u>PYRENIDAE</u>											
Mitrella species (1)	J	-	J	-	-	-	-	-	-	-	A
Columbella rustica (Linné)	J	-	-	-	-	-	J	-	-	-	A
<u>BUCCINIDAE</u>											
Chauvetia species	A	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-
Euthria cornea L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A

(1) Mitrella scripta ou M. gervillei

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<u>FASCIOLARIIDAE</u>											
Fusinus rostratus pulchellus (Phil.)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
Fusinus syracusanus (L.)	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
Fusinus species	J	-	J	-	-	-	-	J	-	-	J
Fasciolaria lignaria	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<u>MITRIDAE</u>											
Pusia tricolor (Gmelin)	A	-	-	A	J	-	-	-	-	-	A
Mitra zonata Marryat	-	-	-	-	-	-	-	-	D	-	-
Mitra species	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
<u>MARGINELLIDAE</u>											
Gibberula miliaria (Linné)	A	-	-	-	-	J	-	-	-	-	A
Gibberula philippii (Monterosato)	A	A	A	-	-	-	-	A	-	-	A
Gibberulina clandestina (Brocchi)	A	A	A	A	J	-	-	A	-	-	A
Gibberulina occulta (Monterosato)	-	-	-	-	-	-	A	J	A	-	-
Marginella species	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-
Hyalina secalina (Philippi)	-	-	-	-	-	-	-	D	-	-	-
Marginella species (1)	J	-	-	-	J	-	J	-	J	-	-

(1) Mélange d'espèces, toutes juvéniles

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<u>TURRIDAE</u>											
Mitrolumna olivoidea (Cantraine)	A	-	-	-	-	J	-	A	-	-	A
Cythara rugulosa (Philippi)	A	A	A	-	-	-	-	A	-	-	A
Cythara stossiciana (Brusina)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A
Cythara species (1)	J	J	J	-	-	-	-	-	-	-	J
Leufroyia concinna (Scacchi)	-	-	-	-	-	-	-	J	-	-	-
Taranis conatotropis (Dall)	-	-	A	-	-	-	-	-	-	-	-
Raphitoma linearis (Montagu)	A	-	J	-	-	-	-	J	-	-	-
Raphitoma species 1	-	-	A	-	-	-	-	-	-	-	-
Raphitoma species 2	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	J
Raphitoma species (2)	J	J	-	J	-	-	-	J	-	-	J
Turris species (2)	-	-	-	-	D	-	-	-	D	-	-
Teretia anceps (Eichwald)	-	-	-	-	-	-	-	J	A	J	-
<u>PYRAMIDELLIDAE</u>											
Chrysallida doliolum (Philippi)	A	A	A	A	A	-	-	-	-	-	-
Chrysallida interstincta (Montagu)	-	-	A	-	-	-	-	-	-	-	-
Chrysallida excavata (Philippi)	A	A	A	A	A	A	-	A	-	-	-
Chrysallida species (2)	J	J	-	J	-	-	-	J	-	-	-

(1) Mélange d'espèces, toutes juvéniles

(2) Espèces représentées par un seul individu, par des restes juvéniles ou érodés, presque impossible à déterminer avec précision au moyen de la littérature dont nous disposions

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<i>Kleinella bulinea</i> (Lowe)	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Evalea scandens</i> (Monterosato)	A	-	A	-	A	-	-	-	-	-	-
<i>Evalea</i> species (1)	-	A	-	-	-	-	-	A	-	-	-
<i>Odostomia acuta</i> Jeffreys	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-
<i>Odostomia</i> species 1	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-
<i>Odostomia</i> species 2	-	-	A	-	-	-	-	A	-	-	-
<i>Eulimella acicula</i> (Philippi)	A	A	A	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eulimella</i> species (1)	-	-	A	-	-	-	-	-	A	-	-
<i>Ebalea pointeli</i> (De Folin)	-	A	-	-	-	-	A	-	-	-	-
<i>Turbonilla scalaris</i> (Philippi)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Turbonilla striatula</i> (Linné)	-	-	J	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Turbonilla</i> species 1	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	J
<i>Turbonilla</i> species 2	A	A	A	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Turbonilla</i> species 3	-	A	A	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Turbonilla</i> species (1)	-	J	J	-	-	-	J	J	-	-	-
<u>PHILINIDAE</u>											
<i>Philine scabra</i> (O.F. Müller)	J	-	J	-	-	-	-	-	-	-	J

(1) Espèces représentées par un seul individu, par des restes juvéniles ou érodés, presque impossible à déterminer avec précision au moyen de la littérature dont nous disposions

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<u>ATYIDAE</u>											
<i>Atyis globulinus</i> Nordsieck	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-
<i>Weinkauffia semistriata</i> (Réquien)	-	-	-	-	-	-	J	J	-	-	-
<i>Haminaea hydatis</i> (Linné)	-	J	-	-	-	-	J	J	-	-	A
<u>RETUSIDAE</u>											
<i>Retusa semisulcata</i> (Philippi)	A	A	A	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cylichnina subcylindrica</i> (Brown)	-	A	A	-	-	-	A	-	-	-	-
<i>Mamilloretusa mamillata</i> (Philippi)	-	A	-	A	A	A	-	A	-	-	-
<i>Rhizorus acuminatus</i> (Bruguière)	-	A	A	-	-	-	A	-	-	-	-
<u>AKERIDAE</u>											
<i>Akera bullata</i> C.F. Müller	-	-	-	-	-	-	J	-	-	-	-
<u>SPIRATELLIDAE</u>											
<i>Spiratella</i> species	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-
<u>CAVOLINIDAE</u>											
<i>Cavolina inflexa</i> (Lesueur)	-	A	-	-	A	-	A	A	A	-	-
<i>Creseis</i> species	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
SCAPHOPODES =====											
<u>DENTALIIDAE</u>											
Dentalium vulgare Da Costa	-	-	J	-	-	-	-	-	-	-	-
Dentalium panormum	-	-	-	-	-	-	-	-	A	A	-
<u>SIPHONODENTALIIDAE</u>											
Pulsellum lofotense (M. Sars)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-
Cadulus politus (S. Wood)	-	A	A	-	-	-	A	-	-	-	-
Cadulus jeffreysi (Monterosato)	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-
Entalina tetragona (Brocchi)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-
SCAPHOPODA species (fragments, détermination impossible)	D	D	D	D	-	D	D	D	D	D	-

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<u>BIVALVES</u>											
=====											
<u>NUCULIDAE</u>											
Lionucula tenuis (Montagu)	-	-	-	-	-	-	J	-	-	-	-
Nucula sulcata (Bronn)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-
<u>NUCULANIDAE</u>											
Ledella messanensis (Seguenza)	-	-	-	-	-	-	-	-	A	A	-
Nuculana pella (Linné)	-	J	J	-	-	-	-	-	-	-	-
Yoldiella lenticula philippiana (Nyst)	-	-	-	-	-	-	-	-	A	A	-
<u>ARCIDAE</u>											
Tetrarca tetragona (Poli)	-	-	-	-	-	-	-	J	-	-	-
Barbatia barbata (Linné)	J	-	-	-	-	-	-	J	-	-	-
Arca nodulosa scabra (Poli)	-	-	-	-	-	-	-	J	-	A	-
Bathyarca philippiana (Nyst)	-	-	-	-	-	-	-	-	A	A	-
Bathyarca frielei (Jeffreys)	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-
Striarca lactea (Linné)	J	A	A	-	J	J	-	J	-	-	-
<u>GLYCYMERIDAE</u>											
Glycymeris species	J	J	-	J	J	J	-	J	-	-	-

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<u>LIMIDAE</u>											
Notolimea crassa sarsi (Loven)	-	-	-	-	-	-	-	-	A	J	-
Limatula subauriculata (Montagu)	A	-	-	A	-	-	A	-	A	-	-
Lima lima (Linné)	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Limea loscombei (Sowerby)	-	-	-	-	-	-	J	J	-	-	-
<u>ANOMIIDAE</u>											
Anomia species	-	-	-	-	-	-	J	A	-	-	-
<u>OSTREIDAE</u>											
Ostrea species	-	-	-	-	-	-	J	-	-	-	-
<u>ASTARTIDAE</u>											
Astarte fusca (Poli)	-	-	-	-	-	J	A	A	J	-	-
Gonilia calliglypta (Dall)	-	-	-	-	-	-	-	J	-	-	-
Goodallia triangularis (Montagu)	A	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-
<u>CARDITIDAE</u>											
Venericardia antiquata (Linné)	J	J	J	-	-	-	-	-	-	-	-
Cardita trapezia (Linné)	A	-	-	-	-	-	J	-	-	-	-

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<u>UNGULINIDAE</u>											
Diplodonta rotundata (Montagu)	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-	-
<u>THYASIRIDAE</u>											
Axinulus ferruginosus (Forbes)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-
Leptaxinus incrassatus (Jeffreys)	-	-	-	-	-	-	-	-	A	-	-
<u>LUCINIDAE</u>											
Myrtea spinifera (Montagu)	-	J	J	-	-	-	J	-	-	-	-
Lucinella divaricata (Linné)	-	A	A	-	-	-	-	-	-	-	-
Loripes lacteus (Linné)	-	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ctena decussata (O.G. Costa)	A	J	J	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>KELLIINAE</u>											
Bornia sebetia (O.G. Costa)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Kellia suborbicularis (Montagu)	-	-	-	-	-	-	A	A	A	A	-
<u>MONTACUTIDAE</u>											
Montacuta substriata (Montagu)	-	-	-	-	-	-	J	J	-	-	-
Montacuta ferruginosa (Montagu)	-	-	-	A	A	-	-	-	-	-	-

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<u>CHAMIDAE</u>											
Chama gryphoides Linné	A	J	J	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>CARDIIDAE</u>											
Parvicardium nodosum (Turton)	-	-	-	J	-	-	-	A	-	-	-
Parvicardium ovale (Sowerby)	A	-	-	-	-	J	-	A	-	-	-
Papillicardium papillosum (Poli)	A	J	A	-	-	-	A	A	-	-	-
<u>VENERIDAE</u>											
Gouldia minima (Montagu)	A	J	A	J	-	J	-	A	-	-	-
Venus verrucosa Linné	A	-	-	-	-	-	-	J	-	-	-
Chione ovata (Pennant)	-	-	J	-	-	-	A	-	-	-	-
Veneridae - species - (1)	-	-	-	J	J	-	J	J	-	-	-
<u>PAPHIIDAE</u>											
Venerupis species	-	-	-	J	-	-	-	-	-	-	-
Irus irus (Linné)	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

(1) Spécimen juvénile appartenant au genre Clausinella ou Chamelea

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
<u>SANGUINOLARIIDAE</u>											
Gari fervensis (Gmelin)	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Psammocola costulata (Turton)	-	-	-	-	-	-	J	J (?)	-	-	-
<u>TELLINIDAE</u>											
Arcopagia balaustina (Linné)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Moerella pusilla (Philippi)	-	J	-	J	J	-	-	J	-	-	-
Tellina species (1)	-	J	J	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>HIATELLIDAE</u>											
Hiatella species	J	J	J	A	J	-	J	J	-	-	-
<u>CORBULIDAE</u>											
Corbula gibba (Olivi)	-	-	-	J	-	-	A	-	-	-	-
<u>THRACIIDAE</u>											
Thracia papyracea (Poli)	-	-	-	J	J	-	-	-	-	-	-
Thracia species	-	J	-	-	-	-	-	J	-	-	-

(1) Spécimen juvénile appartenant au complexe Tellinella distorta/pulchella/Moerella donacina

	SI ₁	SI ₂	SI ₃	SGCF ₁	SGCF ₂	DC	FMI	DC pral.	DL	VB	Cy
POLYPLACOPHORES											
=====											
<u>LEPIDOPLEURIDAE</u>											
Leptochiton algesirensis (Capellini)	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Leptochiton africanus (Nierstrasz)	-	-	-	-	-	-	-	D	-	-	-
Lepidopleurus cajetanus (Poli)	A	J	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>HANLEYIDAE</u>											
Hanleya hanleyi (Bean in Thorpe)	-	-	-	-	-	-	-	J	-	-	-
<u>ISCHNOCHITONIDAE</u>											
Lepidochitona furtiva (Di Monterosato)	A	A	-	-	-	A	-	-	-	-	-
Lepidochitona corrugata (Reeve)	A	J	-	-	J	-	-	-	-	-	-
Callochiton septemvalvis euplaea (O.G. Costa)	A	J	-	-	-	-	-	A	-	-	-
<u>CHITONIDAE</u>											
Chiton corallinus (Risso)	A	A	J	J	A	D	-	D	-	-	-
Chiton olivaceus Spengler	A	-	-	-	-	-	-	D	-	-	-
<u>ACANTHOCHITONIDAE</u>											
Acanthochitona communis (Risso)	A	J	J	J	-	J	-	D	-	-	-

ANNEXE 4

ESPECES DE MOLLUSQUES RECUEILLIS AU NIVEAU DE LA BIOCENOSE
DU DETRITIQUE COTIER EN BAIE DE CALVI, TOUS FACIES CONFONDUS

- Nous avons regroupé ici les espèces trouvées au cours de 9 dragages, 4 prélèvements au grappin Shipek, 2 chalutages et 2 plongées entre 47 et 130 mètres de profondeur, en divers endroits de la baie de Calvi.
- Les espèces déjà signalées dans les colonnes DC, DC pra1 et FMI de l'Annexe 3 ne sont pas reprises ci-dessous.

GASTEROPODES

Emarginula fissura L.	X	
Emarginula huzardi (Payr.)		
Gibbula magus (L.)		X
Jujubinus exasperatus (Pennant)		
Putilla granulatum (Brugnone)		
Skeneopsis pellucida (Mont.)		
Turbona sp. 4		
Rissoa ventricosa Desmarest		
Goniostoma auriscalpium (L.)		
Turboella sp.		
Turritella mediterranea Mont.		X
Archimediella triplicata (Brocchi)		X
Philippia sp.	X	X
Cerithiopsis metaxae (D. Chiaje)	X	
Eulima polita L.		
Lamellaria perspicua (L.)	X	X
Erato laevis Donovan	X	
Simnia spelta (L.)	X	
Cymatium cutaceum (L.)		X
Cymatium corrugatum (Lck.)		X
Ocinebrina aciculata (Lck.)		
Trophonopsis carinatum (Bivona)	X	X
Mitra zonata Marryat	X	X
Comarmondia gracilis (Montagu)		X
Turris undatirunga (Bivona)	X	X
Raphitoma hystrix (Jan)		
Raphitoma reticulata (Renieri)	X	X
Raphitoma sp. 2		X
Cythara sp.		
Odostomia sp. 3		
Pyramidellidae sp.		
Scaphander lignarius (L.)		X

- (1) Indique une espèce réputée rare ou très rare (D'ANGELO et GARGIULLO, 1979)
- (2) Indique une espèce de grande taille (supérieure à 25 mm) (NORDSIECK, 1968)

?!

LISTE DES DETAILLANTS ET GROSSISTES EN COQUILLAGES CONTACTES

- J. CREMER
Univers Sous-Marin - Koninklijkebaan, 88 - 8460 Koksijde -
Belgique
- J. HEMMEN
Conchylien Cabinet - Grillparzerstrasse, 22 - D-6220 Wies-
baden - Western Germany
- Dr C. SKØGLUND
Panamic Specimen Shells - 3846 East Highland - Phoenix -
Arizona 85018 - U.S.A.
- R.M. KURZ
Specimen Shells - 1575 N° 118 Street - Wauwatosa -
Wisconsin 53226 - U.S.A.
- B. JANOWSKI
Mal de Mer Enterprises - 946 Ralph Avenue - Brooklyn -
New-York 11236 - U.S.A.
- D.J. HARRIS
World Shells - P.O.Box 397 - Caloundra 4551 - Queensland -
Australia
- SOUTH AUSTRALIAN MARINE SPECIMENS
P.O.Box 362 - Blackwood 5051 - Australia
- DOV. PELED
Hazalafim Street, 6 - Haifa - Israël
- C. LEOBRERA
Carfel Shell Export - 1786 Mabini St. - Malate - Manila -
Philippines
- C. MEYER
Marine Fauna Reference Library - P.O.Box 20085 - Durban Nth
Natal 4016 - South Africa.

BIBLIOGRAPHIE

ABOLINS - KROGIS, A., 1958

The morphological and chemical characteristics of organic crystals in the regenerating shell of Helix pomatia (L.).
Acta zool., Stockh., 39, pp 19-38.

ADELSECK, C.G., 1978

Dissolution of deep sea carbonate : preliminary calibration of preservational and morphologic aspects.
Deep. Sea Res., 25, pp 1167-1185.

ALEXANDERSSON, E.T., 1972

Intragranular growth of marine aragonite and Mg-calcite : evidence of precipitation from supersaturated seawater.
J. Sed.Petrol, 42, pp 441-460.

ALEXANDERSSON, E.T., 1976

Actual and anticipated petrographic effects of carbonate undersaturation in shallow seawater.
Nature, 262, pp 653-656.

ARNOULD, Ch. et BOUCHEZ-DECLoux, N., 1978

Méthodes histoenzymologiques pour la détection de cellulase, de chitinase et de laminarinase. Application au bouclier gastrique du mollusque bivalve Scrobicularia plana.
Histochemistry, 56, pp 45-54.

BANDEL, K., 1977

Die Herausbildung der Schraubenschicht der Pteropoden.
Biomineralisation, 9, pp 73-86.

BATHURST, R.G.C., 1966

Boring algae, micrite envelopes and lithification of molluscan biosparites.
Geol. J., 5 (1), pp 15-32.

- BATTEN, R.L., 1975
The Scissurellidae - are they neotenuously derived Fissurellids ? (Archeogastropoda).
Amer. Mus. Novitates, n° 2567, pp 1-29.
- BATTEN, R.L. et DUMONT, M.P., 1976
Shell ultrastructure of the Atlantidae (Heteropoda, Mesogastropoda) Oxygyrus and Protatlanta, with comments on Atlanta inclinata.
Bull. Americ. Mus. Nat. Hist., 157 (4), pp 263-310.
- BE, A.W.H.; Mac CLINTOCK, C. et CURRIE, D.C., 1972
Helical shell structure and growth of the pteropod Cuvierina columella (Rang.) (Mollusca, Gastropoda).
Biomineralisation, 4, pp 47-49.
- BEEDHAM, G.E. et TRUEMAN, E.R., 1968
The cuticle of the Aplacophora and its evolutionary significance in the Mollusca.
J. Zool., 154, pp 443-451.
- BEEDHAM, G.E. et TRUEMAN, E.R., 1967
The relationship of the mantle and shell of the Polyplacophora in comparison with that of other Mollusca.
J. Zool., 151, pp 215-231.
- BEN-YAAKOW, S. et GOLDHABER, M.B., 1973
The influence of sea water composition on the apparent constants of the carbonate system.
Deep. Sea Res., 20, pp 87-99.
- BERGER, W.H., 1973
Deep sea carbonates : evidence for a coccolith lysocline
Deep Sea Res., 20, pp 917-921 .
- BERGER, W.H., 1978
Deep sea carbonate : pteropod distribution and the aragonite compensation depth.
Deep. Sea Res., 25, pp 447-452 .
- BERNER, R.A., 1969
Chemical changes affecting dissolved calcium during the bacterial decomposition of fish and clams in seawater.
Marine Geol., 7, pp 253-274.

- BERNER, R.A., 1975
The role of magnesium in the crystal growth of calcite and aragonite from seawater.
Geochim. Cosmochim. Acta, 39, pp 489-504
- BERNER, R.A., 1976
The solubility of calcite and aragonite in seawater at atmospheric pressure and 34,5 ‰ salinity.
Am. J. Sci., 276, pp 713-730.
- BERNER, R.A. et MORSE, J.W., 1974
Dissolution kinetics of calcium carbonate in sea-water. 4-Theory of calcite dissolution.
Am. J. Sci., 274, pp 108-134.
- BERNER, R.A. et WILDE, P., 1972
Dissolution kinetics of calcium carbonate in seawater. 1-Saturation state parameters for kinetic calculations.
Am. J. Sci., 272, pp 826-839.
- BEVELANDER, G. et NAKAHARA, H., 1969
An electron microscope study of the formation of the nacreous layer in the shell of certain bivalve molluscs.
Calc. Tissue Res., 3, pp 84-92.
- BEVELANDER, G. et NAKAHARA, H., 1980
Compartment and envelope formation in the process of biological mineralisation.
Proceedings of the IIIrd Inter. Biomin. Symp. on the "Mechanisms of Biomineralisation in Animals and Plants", (OMORI, M. et WATABE, N. ed., Tokai Univ. Press, Tokyo) pp 19-27.
- BILLY, C., 1975
Isolement des constituants d'une association bactérienne productrice de calcite.
C.R. Acad. Sci. (Paris), 281, D, pp. 621-623.
- BISCHOFF, J.L., 1968
Kinetics of calcite nucleation : magnesium ion inhibition and ionic strength catalysis.
Jour. Geophys. Res., 73 (10), pp 3315-3322.

- BISCHOFF, J.L. et FYFE, W.S., 1968
Catalysis, inhibition, and the calcite-aragonite problem, I : the aragonite-calcite transformation.
Am. J. Sci., 266, pp 65-79.
- de BOER, R.B., 1977
Influence of seed crystals on the precipitation of calcite and aragonite.
Am. J. Sci., 277, pp 38-60.
- BØGGILD, O.B., 1930
The shell structure of the mollusks.
K. Dansk. Vidensk. Selsk. Skr. Naturvidensk. Math. Afd., 9, Raekke, 2, pp 231-326.
- BORNET, E. et FLAHAUT, Ch., 1889
Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des Mollusques.
Bull. Soc. Bot. France, 36, pp 147-176 + planches 6 à 12.
- BOTTJER, D.J. et CARTER, J.G., 1980
Functional and phylogenetic significance of projecting periostracal structures in the Bivalvia (Mollusca).
J. Paleontol., 54 (1), pp 200-216.
- BOUTIQUE, R., 1978
Contribution à l'étude de la biomasse et de la production de chitine dans diverses biocénoses benthiques marines.
Mémoire de Lic. en Sc. Zool., 59 p., (non publié).
- BRISOU, J.; TYSSET, C.; de RAULIN de LA ROY, Y.; CURCIER, R. et MOREAU, R., 1964
Etude sur la chitinolyse en milieu marin.
Ann. Inst. Pasteur, 106 (3), pp 469-478.
- CAMPBELL, F.L., 1929
The detection and estimation of insect chitin and the irrelation of "chitinization" to hardness and pigmentation of the cuticle of the american cockroach Periplaneta americana L.
Ann. Ent. Soc. Amer., 22, pp 401-426.
- CAPROTTI, E., 1979
Scafopodi neogenici et recenti del bacino mediterraneo.
Boll. malacologico, settembre-ottobre, 1979

- CARPENTER, W.B., 1844
On the microscopic structure of shells.
Br. Assoc. Adv. Sci. Rep., 1844, pp 1-24.
- CARRIKER, M.R. et SMITH, E.H., 1969
Comparative calcibiocavitology : summary and conclusions.
Am. Zool., 9, pp 1011-1020.
- CARTER, J.G., 1976
The structural evolution of the bivalve shell, with notes on the phylogenetic significance of crossed-lamellar structures.
Thèse de doctorat, Yale University (New Haven), 255 p.
(non publié).
- CARTER, J.G., 1979a
Comparative shell microstructure of the Mollusca, Brachiopoda and Bryozoa.
in "Scanning Electron Microscopy / 1979" (O. JOHARI dir., Chicago Press Corp., Chicago), Vol. II, pp 439-446 et p. 456
- CARTER, J.G., 1979b
Crossed lamellar signatures : potentially useful sources of information for assessing bivalve systematics.
Geol. Soc. Americ. Abstr., 11 (7), pp 399.
- CARTER, J.G., 1980
Environmental and biological controls of Bivalve shell mineralogy and microstructure.
in "Skeletal Growth of Aquatic Organisms - Biological records of environmental change", (D.C. Rhoads et R.A. Lutz ed., Plenum Press, N.Y.), Chap. 2, pp 69-114.
- CARTER, J.G. et ALLER, R.C., 1975
Calcification in the bivalve periostracum.
Lethaia, 8, pp 315-320.
- CARTER, J.G. et TEVESZ, M.J.S., 1978
The shell structure of Ptychodesma (Cyrtodontidae, Bivalvia) and its bearing on the evolution of the Pteriomorpha.
Phil. Trans. R. Soc. London, B., 284, pp 367-374.
- CAVALIERE, A.R. et ALBERTE, P.S., 1970
Fungi in animal shell fragments.
J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 86, pp 203-206.

- CHAVE, K.E., 1960
Carbonate skeletons to limestones : problems.
Trans., N.Y., Acad. Sci., Ser II, 23, pp 14-24.
- CHAVE, K.E., 1964
Skeletal durability and preservation.
in "Approaches to Paleoecology (J. Imbrie et N.D. Newell
ed., J. Wiley Inc., N.Y.), pp 377-387.
- CHAVE, K.E.; DEFFEYES, K.S.; WEYL, P.K.; GARRELS, R.M. et
THOMPSON, M.E., 1962
Observations on the solubility of skeletal carbonates
in aqueous solutions.
Science, 137, pp 33-34.
- CHAVE, K.E. et SCHMALZ, 1966
Carbonate seawater interaction.
Geochm. Cosmochim. Acta, 30, pp 1037-1048.
- CHAVE, K.E. et SUESS, E., 1967
Suspended minerals in seawater.
Trans. N.Y. Acad. Sci., 29, pp 991-1000.
- CHEN, C.T.A., 1968
Pleistocene pteropods in pelagic sediments.
Nature, 219, pp 1145-1149
- CHEN, C.T.A., 1978
Decomposition of calcium carbonate and organic carbon
in the deep oceans.
Science, 201, pp 735-736.
- CLAPP, W.F. et KENK, R., 1963
Marine borers, an annotated bibliography.
Office of Naval Research, Dept. Navy (Washington D.C.,
U.S. Gov. Printing Off), 1136 p.
- Mac CLINTOCK, C., 1967
Shell structure of patelloid and bellerophontoid gas-
tropods (Mollusca).
Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ. Bull., 22, pp 1-140.
- CLOUD, P.E., 1962
Behaviour of calcium carbonate in seawater
Geochim. Cosmochim. Acta, 26, pp 867-884.

COHEN, A.L., 1979

Critical point drying. Principles and procedures.
Scanning Electron Microscopy / 1979 / II, (Sem. Inc.,
AMF O'Hare, IL 60666, U.S.A.), pp 303-323.

CRENSHAW, M.A., 1972

The soluble matrix from Mercenaria mercenaria shell.
Biom mineralisation, 6, pp 6-11.

CRENSHAW, M.A., 1980

Mechanisms of shell formation and dissolution.
in "Skeletal Growth of Aquatic Organisms" (D.C. Rhoads
et R.A. Lutz ed., Plenum Press, N.Y.), 2, pp 115-132.

CRENSHAW, M.A. et RISTEDT, H., 1975

Histochemical and structural study of nautiloid septal
nacre.

Biom mineralisation, 8, pp 1-8.

Mac CUNN, H.J., 1973

Discussion. Intragranular growth of marine aragonite
and Mg-calcite : evidence of precipitation from super-
saturated seawater by T. Alexandersson.

J. Sed. Petrol, 43, pp 573.

CURREY, J.D., 1975

A comparison of the strenght of echinoderm spines and
mollusc shells.

J. Mar. Biol. Ass. U.K., 55, pp 419-424.

CURREY, J.D., 1976

Further studies on the mechanical properties of mollusc
shell material.

J. Zool., 180, pp 445-453.

CURREY, J.D., 1977

Mechanical properties of mother of pearl in tension.

Proc. R. Soc. Lond., B. 196, pp 443-463.

CURREY, J.D. et KOHN, A.J., 1976

Fracture in the crossed-lamellar layer in Conus shells.

J. Mater. Sci., 11, pp 1615-1623.

- CURREY, J.D. et TAYLOR, J.D., 1974
The mechanical behaviour of some molluscan hard tissues.
J. Zool., 1973, pp 395-406.
- D'ANGELO, G. et GARGIULLO, S., 1979
Guida alle conchiglie mediterranee.
(Fabbri ed., Milan), 223 p.
- DAOUST, R., 1957
Localisation of desoxyribonuclease in tissue section.
A new approach to the histochemistry of enzymes.
Exp. Cell. Res., 12, pp 203-211.
- DAOUST, R., 1959
The substrate film method in enzyme histochemistry
Exp. Cell. Res., Suppl. 7, pp 40-49.
- DEGENS, E.T., 1979
Carbonate, phosphate and silica deposition in the living cell.
Topics in Current Chemistry, 64, pp 1-112.
- DEGENS, E.T. et PARKER, R.H., 1965
Significance of shell protein variation to environment and molluscan phylogeny.
Bull. Geol. Soc. Am. (Abstr. Meeting Kansas City),
Spec. Pap., 87, pp 43.
- DEGENS, E.T. et SPENCER, D.W., 1966
Data file on amino acid distribution in calcified and uncalcified tissues of shell-forming organisms.
Technical Report Woods Hole Oceanog. Inst., N° 66,
27, 32 p + 120 tableaux (non publié).
- DEGENS, E.T.; SPENCER, D.W. et PARKER, R.H., 1967
Paleobiochemistry of molluscan shell proteins.
Comp. Biochem. Physiol., 20, pp 553-579.
- DEVENYI, T., 1968
Single column procedure for the automatic analysis of amino acids.
Acta Bioch. et Biophys. Acad. Sci. Hung., 3 (4),
pp 429-432.

- DEVEZE, L.; LE PETIT, J. et MATHERON, R., 1966
Note préliminaire sur la présence dans les eaux et les sédiments marins de bactéries solubilisant certains sels minéraux insolubles (carbonates, phosphates et silicates).
Bull. Inst. Oceanog. Monaco, 66, n° 1370, 8 p.
- DODD, J.R., 1966
The influence of salinity on mollusk shell mineralogy : a discussion.
J. Geol., 74, pp 85-89.
- DOUVILLE, M., 1913
Classification des lamellibranches.
Bull. Soc. Géol. Fr., Sér. 4, 12, pp 419-467.
- DREW, K.M., 1954
Studies in the Bangioideae III The life-history of Porphyra umbilicalis (L.) Kütz. var. laciniata (Lightf.)
J. Ag. A) The Conchocelis-phase in culture.
Annls. of Botany, 18 (70), pp 184-210 + planches 9 à 12.
- DRISCOL, E.G., 1967
Experimental field study of shell abrasion.
J. Sed. Petrol, 37, pp 1117-1123.
- EDMOND, J.M., 1974
On the dissolution of carbonate and silicate in the deep ocean.
Deep Sea Res., 21, pp 455-480.
- EDMOND, J.M. et GIESKES, J.M.T.M., 1970
On the calculation of the degree of saturation of seawater with respect to calcium carbonate under in situ conditions.
Geochim. Cosmochim. Acta, 34, pp 1261-1291.
- EDWARDS, B.D. et PERKINS, R.D., 1974
Distribution of microborings within continental margin sediments of the southeastern United States.
Jour. Sed. Petrol, 44 (4), pp 1122-1135.
- EHRENBAUM, E., 1885
Untersuchungen über der Struktur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln.
Z. Wiss. Zool., 41, pp 1-47.

- EISMA, D., 1966
The influence of salinity on mollusk shell mineralogy :
a discussion.
J. Geol., 74, pp 89-94.
- ERBEN, H.K., 1972
Über die Bildung und das Wachstum von Perlmutter.
Biomineralisation, 4, pp 15-46.
- ERBEN, H.K., 1974
On the structure and growth of the nacreous tablets
in gastropods.
Biomineralisation, 7, pp 14-27.
- ERBEN, H.K. et KRAMPITZ, G., 1970
Ultrastruktur und Aminosäuren - Verhältnisse in den
Schalen der rezenten Pleurotomariidae (Gastropoda).
Biomineralisation, 6, pp 12-31.
- ERBEN, H.K. et WATABE, N., 1974
Crystal formation and growth in bivalve nacre.
Nature, 248, pp 128-130.
- ERBEN, H.K.; FLAJS, G. et SIEHL, A., 1968
Über die Schalenstruktur von Monoplacophoren.
Abh. Math. Naturwissenschaftlichen Klasse, 1, pp 1-24
+ 17 planches.
- FALCONETTI, C., 1980
Bionomie benthique des fonds situés à la limite du
plateau continental du Banc de Magaud (Iles d'Hyères)
et de la région de Calvi (Corse).
Thèse de Doctorat es Sciences, Université de Nice,
287 p. (non publié).
- FARROW, G.E. et CLOKIE, J., 1979
Molluscan grazing of sublittoral algal-bored shells and
the production of carbonate mud in the Firth of Clyde,
Scotland.
Trans. Royal Soc. Edinburgh, 70, pp 139-148.
- FISCHER, F.P.; MAILE, W. et RENNER, M., 1980
Die Mantelpapillen und Stacheln von Acanthochiton
fascicularis L. (Mollusca, Polyplacophora).
Zoomorphologie, 94, pp 121-131.

- FISCHER, P. et BERNARDI, A.C., 1856
Description d'un pleurotomaire vivant.
Jour. Conchyl., Vol. 5, pp 160-166 + 5 planches.
- FISCHER-PIETTE, E. et FRANC, A., 1960a
Classe des Aplacophores.
in "Traité de Zoologie" P.P. Grassé (Masson et Cie ed.,
Paris), V, 2, pp 1655-1700.
- FISCHER-PIETTE, E. et FRANC, A., 1960b
Classe des Polyplacophores.
in "Traité de Zoologie" P.P. Grassé (Masson et Cie ed.,
Paris), V, (2), pp 1701-1784.
- FLORKIN, M., 1966
Aspects moléculaires de l'adaptation et de la phylogénie.
(Masson et Cie ed., Paris), 258 p.
- FORCE, L.M., 1969
Calcium carbonate size distribution on the West Florida
shelf, and experimental studies on the microarchitectural
control of skeletal breakdown.
Jour. Sed. Petrol., 30 (3), pp 902-934.
- FOURNIE, J., 1979
Formation de la coquille des Mollusques : les problèmes
posés par la présence et le comportement de cellules li-
bres dans la coquille normale et régénérée chez Agrioli-
max reticulatus (Gastropode, Pulmoné).
Malacologie, 18, pp 543-548.
- FOURNIE, J., 1980
Etude des cellules libres présentes à la surface interne
de la coquille d'Agriolimax reticulatus (Gastropode, Pul-
moné).
Malacologia, 18, pp 543-548.
- FREDJ, G. et FALCONETTI, C., 1977
Sur la présence d'algues filamenteuses perforantes dans
le test des Gryphus vitreus (Born) (Brachiopodes, Tere-
bratulidae) de la limite inférieure du plateau continen-
tal méditerranéen.
C.R. Acad. Sci. (Paris), 284, pp 1167-1170.

- FREMY, E., 1855
Recherches chimiques sur les os.
Annls Chim. Phys., Sér. 3, 43, pp 93.
- FREMY, P., 1945
Contribution à la physiologie des Thallophytes marines perforant et cariant les roches calcaires et les coquilles.
Ann. Inst. Oceanog., 22, pp 107-144
- FRETTER, V. et GRAHAM, A., 1962
British Prosobranch Molluscs.
(Ray Society, Londres), 755 p.
- FUTTERER, D.K., 1974
Significance of the boring sponge Cliona for the origin of fine grained material of carbonate sediments.
Journ. Sed. Petrol., 44 (1), pp 79-84
- GABE, M., 1968
Techniques histologiques.
(Masson et Cie ed, Paris), 1113 p.
- GAINNEY, L.F. et WISE, Sh., 1975
Archaeogastropod shell : functional morphology of the oblique prismatic layer.
Trans. Americ. Microsc. Soc., 94 (3), pp 411-413.
- GHISELIN, M.T.; DEGENS, E.T.; SPENCER, D.W. et PARKER, R.M., 1967
A phylogenetic survey of molluscan shell matrix proteins.
Breviora (Mus. Comp. Zool.), 262, pp 1-35.
- GIERMANN, G., 1969
Morphologie et tectonique du plateau continental entre le Cap Cavallo et Saint-Florent (Corse).
Bull. Inst. Oceanog. Monaco, 69, n° 1397, 6 p. + 4 fig.
- GINSBURG, R.N. et LOWENSTAM, H., 1958
Influence of marine bottom communities on the depositional environment of sediments.
Jour. Geology, 66, pp 310-318.
- GOFFINET, G., 1965
Conchyoline, nacroïne et chitine dans la coquille des mollusques.
Mém. Lic. Sci. Zool., Univ. Liège, 100 p. (non publié).

- GOFFINET, G., 1969
Etude au microscope électronique de structures organisées des constituants de la conchyoline de nacre de Nautilus macromphalus Sowerby.
Comp. Biochem. Physiol., 29, pp 835-839.
- GOFFINET, G.; GREGOIRE, Ch. et VOSS-FOUCART, M.F., 1977
On ultrastructure of the trabeculae in the interlamellar membranes of nacre conchiolin of the Nautilus shell.
Archs. Int. Physiol. Biochim., 85, pp 849-863.
- GOFFINET, G. et JEUNIAUX, Ch., 1969
Composition chimique de la fraction "nacroïne" de la conchyoline de nacre de Nautilus pompilius Lck.
Comp. Biochem. Physiol., 29, pp 277-282.
- GOFFINET, G. et JEUNIAUX, Ch., 1979
Distribution et importance quantitative de la chitine dans les coquilles de Mollusques.
Cah. Biol. Mar., XX, pp 341-349.
- GOLUBIC, S.; BRENT, G. et LE CAMPION, T., 1970
Scanning electron microscopy of endolithic algae and fungi using a multipurpose casting-embedding technique.
Lethaia, 3, pp 203-209.
- GOLUBIC, S.; PERKINS, R.D. et LUKAS, K.J., 1975
Boring microorganisms and microborings in carbonate substrates.
in "The study of trace fossils" (R.W. FREY ed., Springer Verlag, N.Y.), Chap. 12, pp 229-259.
- GORDON, J. et CARRIKER, M.R., 1980
Sclerotized protein in the shell matrix of a bivalve mollusc.
Marine Biology, 57, pp 251-260.
- GOTTSCHALK, A.; MURPHY, W.H. et GRAHAM, E.R.B., 1962
Carbohydrate-peptide linkages in glycoproteins and methods for their elucidation.
Nature, 194, pp 1051-1053.
- GREGOIRE, Ch., 1957
Topography of the organic components in mother-of-pearl.
J. Biophys. Biochem. Gytol., 3, pp 797-808.

GREGOIRE, Ch., 1958a

Sur la structure, étudiée au microscope électronique, des constituants organiques du calcitostracum.

Archs. int. Physiol. Biochim., 66, pp 658-661.

GREGOIRE, Ch., 1958b

Structure et topographie, étudiées au microscope électronique, des constituants organiques de la nacre chez 24 espèces (10 familles) de Gastéropodes et de Pélécypodes.

Archs. int. Physiol. Biochim., 66, pp 667-671.

GREGOIRE, Ch., 1959a

A study on the remains of organic components in fossil mother-of-pearl.

Bull. Inst. Roy. Sc. Natur. Belg., 35 (13), pp 1-14.

GREGOIRE, Ch., 1959b

Conchiolin remnants in mother-of-pearl from fossil Cephalopoda.

Nature, 184, pp 1157-1158.

GREGOIRE, Ch., 1960

Further studies on structure of the organic components in mother-of-pearl, especially in Pelecypods. Part. 1

Bull. Inst. Roy. Sc. Natur. Belg., 36 (23), pp 1-22.

GREGOIRE, Ch., 1961a

Structure of the conchiolin cases of the prisms in Mytilus edulis L.

J. Biophys. Biochem. Cytol., 9, pp 395-400.

GREGOIRE, Ch., 1961b

Sur la structure submicroscopique de la conchyoline associée aux prismes des coquilles de mollusques.

Bull. Inst. Roy. Sc. Natur. Belg., 37, pp 1-34.

GREGOIRE, Ch., 1962

On submicroscopic structure of the Nautilus shell.

Bull. Inst. Roy. Sc. Natur. Belg., 38 (49), pp 1-71.

GREGOIRE, Ch., 1967

Sur la structure des matrices organiques des coquilles de Mollusques.

Biol. Rev., 42, pp 653-688.

- GREGOIRE, Ch., 1972a
Structure of the Molluscan Shell.
in "Chemical Zoology" (M. Florkin et B.T. Scheer ed.,
Academic Press, N.Y.), Volume VII, Chap. 2, pp 45-102.
- GREGOIRE, Ch., 1972b
Ultrastructure des composants organiques des coquilles
de Mollusques.
Haliotis, 2 (2), pp 51-79.
- GREGOIRE, Ch., 1980
The Conchiolin Matrices in Nacreous Layers of Ammonoids
and Fossil Nautiloids : A Survey. Part. 1 : Shell wall
and septa.
Abh. Math. Naturwiss. Klasse, Akad. Wiss. Liter., jg. 1980,
2, 128 p.
- GREGOIRE, Ch.; DUCHATEAU, Gh. et FLORKIN, M., 1949
Examen au microscope électronique de la pellicule pré-
nacrée et de la nacre décalcifiée de l'anodonte.
Archs Int. Physiol., 57, pp 121-124.
- GREGOIRE, Ch.; DUCHATEAU, Gh. et FLORKIN, M., 1950
Structure, étudiée au microscope électronique, des na-
cres décalcifiées de mollusques.
Archs. Int. Physiol., 58, pp 117-120.
- GREGOIRE, Ch., DUCHATEAU, Gh. et FLORKIN, M., 1955
La trame protidique des nacres et des perles.
Ann. Inst. Oceanogr., 31, pp 1-36.
- GUILLAUMIN, D., 1980
La pratique du microscope électronique à balayage.
(Masson éd., Paris), 124 p.
- HAAS, F., 1935
Bivalvia.
in "Klassen und Ordnungen des Tierreichs" (H.G. Brown
ed., Akad. Verlag, Leipzig), Vol. III, n° 3, Sect. 3,
Part. 1, pp 188-409.
- HAAS, G., 1953
Preliminary report on the molluscs of the Palestine
coastal shelf.
Publi. Sea Fisheries Res. Stat., 20 p.

IWATA, K., 1975

Ultrastructure of the conchiolin matrices in molluscan nacreous layer.

Jl. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. IV, 17 (1), pp 173-229.

JACKSON, T.A. et BISCHOFF, J.L., 1971

The influence of amino acid on the kinetics of the recrystallisation of aragonite to calcite.

Jour. Geology, 79, pp 493-497.

JAMESON, L.H., 1912

Studies on pearl-oysters and pearls. I. The structure of the shell and pearls of the Ceylon pearl-oyster (Margaritifera vulgaris Schumacher) : with an examination of the cestode theory of pearl-production.

Proc. zool. Soc. Lond., pp 260-358.

JEUNIAUX, Ch., 1958

Recherches sur les chitinases - I. Dosage néphélotrique et production de chitinase par des Streptomycètes.

Arch. Int. Physiol. Biochim., 66, pp 408-427.

JEUNIAUX, Ch., 1959

Recherches sur les chitinases - II. Purification de la chitinase d'un Streptomycète et séparation électrophorétique de principes chitinolytiques distincts.

Arch. Int. Physiol. Biochim., 67, pp 597-617.

JEUNIAUX, Ch., 1963

Chitine et chitinolyse, un chapitre de la biologie moléculaire.

(Masson et Cie éd., Paris), 187 p.

JEUNIAUX, Ch., 1964

Chitine "libre" et chitine "masquée" dans les structures squelettiques d'invertébrés.

Arch. Int. Physiol. Biochim., 72 (2), pp 329.

JEUNIAUX, Ch., 1965

Chitine et phylogénie : application d'une méthode enzymatique de dosage de la chitine.

Bull. Soc. Chim. Biol., 45 (2), pp 2267-2278.

- HAAS, W., 1977
Calcification in the larvae of chitons.
Abstracts of the 3rd International Symposium on the
mechanism of biomineralization in the Invertebrates
and Plants, Abstract, pp 17.
- HACKMAN, R.H., 1960
Studies on chitin - IV. The occurrence of complexes in
which chitin and protein are covalently linked.
Aust. J. Biol. Sci., 13, pp 568-577.
- HALLAM, A., 1967
The interpretation of size-frequency distributions in
molluscan death assemblages.
Palaeontology, 10 (1), pp 25-42.
- HATCHETT, C., 1799
Experiments and observations on shell and bone.
Philos. Trans. R. Soc. London, 18, pp 554-563.
- HAUKSSON, E., 1979
Feeding biology of Stichopus tremulus, a deposit-feeding
holothurian.
Sarsia, 64, pp 155-160.
- HAWLEY, J. et PYTKOWICZ, R.M., 1969
Solubility of calcium carbonate in sea water at
high pressures and 2°C.
Geochim. Cosmochim. Acta, 33, pp 1557-1561.
- HOFFMAN, S., 1949
Studien über das Integument der Solenogastren nebst
Bemerkungen über die Verwandtschaft zwischen den Sole-
nogastren und Placophoren.
Zool. Bidr. Uppsala, 27, pp 293-427.
- HUMPHREYS, W.J. et HENK, W.G., 1979
Critical point drying of biological specimens.
Scanning Electron Microscopy / 1979 / II, SEM Inc.
AMF O'HARE, IL, 60666, U.S.A., pp 235-240.
- HYMAN, L.H., 1967
The Invertebrates. Volume VI. Mollusca I.
(Mc Graw Hill Book Cy, N.Y.), 792 p.

JEUNIAUX, Ch., 1971

On some biochemical aspects of regressive evolution in animals.

in "Biochemical Evolution and the Origin of Life" (E. Schoffeniels ed., North Holland), pp 304-413.

JEUNIAUX, Ch., 1982

"Free" and "bound" chitin.

in R. Whisther and J.N.B. Miller ed., Methods in Carbohydrate Chemistry, IX, sous-presse.

JEUNIAUX, Ch., 1982

Faunistique et écologie chimique des peuplements benthiques sur substrats durs et des sédiments de la baie de Calvi (Corse).

soumis au Bull. Soc. Roy. Sci. Liège.

JEUNIAUX, Ch., BOUTIQUE, R. et VOSS-FOUCART, M.F., 1979

Importance quantitative de la chitine dans les biocénoses benthiques et les sédiments marins.

XIth International Congress Biochemistry (Toronto), Abstracts, pp 686.

KANWISHER, J.W. et WAINWRIGHT, S.A., 1967

Oxygen balance in some reef corals.

Biol. Bull., 133, pp 378-390.

KATZ, B.J. et MAN, E.H., 1979

Effects on ultrasonic cleaning of the amino-acids geochemistry of foraminifera tests.

Geochim. Cosmochim. Acta, 43 (9), pp 1567-1570.

KENNEDY, W.J.; TAYLOR, J.D. et HALL, A., 1969

Environmental and biological controls on bivalve shell mineralogy.

Cambridge Philos. Soc. Biol. Rev., 44, pp 499-530.

KITANO, Y. et HOOD, D.W., 1965

The influence of organic material on the polymorphic crystallisation of calcium carbonate.

Geochim. Cosmochim. Acta, 29, pp 29-41.

KOBAYASHI, I., 1969

Internal microstructure of the shell of bivalve molluscs. Am. Zool., 9, pp 663-672.

- KOBAYASHI, I., 1980
Shell structure of Bentharca asperula (Dall).
Venus, 39 (3), pp 178-185.
- KOBLUK, D.R. et RISK, M.J., 1977
Rate and nature of infestation of a carbonate substratum
by a boring alga.
J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 27, pp. 107-115.
- KOHLMEYER, J., 1969
The role of marine fungi in the penetration of calca-
reous substances.
Ann. Zool., 9, pp 741-746.
- KOHLMEYER, J. et KOHLMEYER, E., 1979
Marine mycology : the higher fungi.
(Acad. Press, N.Y.), 690 p.
- KREUSCH, B., 1981
Etude comparée de la structure et de la composition
chimique des formations squelettiques chez les Mollus-
ques Polyplacophores.
Mém. Lic. Sc. Zool., Univ. Liège, 50 p. (non publié).
- LAGHI, G.F. et RUSSO, F., 1978
Struttura ed architettura delle piastre di Chiton oli-
vaceus Spengler (Polyplacophora, Mollusca).
Bull. Soc. Paleont. Italiana, 17 (2), pp 272-291.
- LALOU, C., 1957
Studies on bacterial precipitation of carbonates in
seawater.
J. Sed. Petrol., 27 (2), pp 190-195.
- LE CAMPION, T., 1975
Etude expérimentale de la colonisation d'éclats de
calcite par les Cyanophycées endolithes marines.
Cah. Biol. Mar., 16, pp 177-185.
- LE CAMPION, T., 1979
Les Cyanophycées endolithes marines. Systématique,
ultrastructure, écologie et biodestruction.
Oceanol. Acta, 2 (2), pp 143-156.

LOVEN, S., 1891

Chaetoderma, ett nyt Maskalagte.

Oefvers. Vetensk. Akad. Forhandl Stockholm (in HYMAN, 1967).

LOWENSTAM, H.A., 1954a

Environmental relations of modification compositions of certain carbonate - secreting marine invertebrates. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 40, pp 39-48.

LOWENSTAM, H.A., 1954b

Factors affecting the aragonite/calcite ratios in carbonate-secreting marine organisms. J. Geol., 62, pp 284-322.

LOWENSTAM, H.A., 1955

Aragonite needles secreted by algae and some sedimentary implications. Jour. Sed. Petrol., 25 (1), pp 270-272.

LOWENSTAM, H.A., 1964

Sr/Ca ratio of skeletal aragonites. in "Isotopic and cosmic chemistry" (North Holland Publ. Co, Amsterdam), pp 114-132.

LOWENSTAM, H.A., 1980

Bioinorganic constituents of hard parts. in "Biogeochemistry of amino acids" (P.E. Hare ed., J. Wiley and Sons Inc.), Chap. I, pp 3-16.

LOWENSTAM, H.A. et MARGULIS, L., 1980

Evolutionary prerequisites for early phanerozoic calcareous skeletons. Biosystems, 12, pp 27-41.

LUCAS, G., 1952

Etude microscopique et pétrographique de la coquille des Lamellibranches. in "Traité de Paléontologie" (J. Piveteau ed., Masson, Paris), Vol. II, pp 246-261.

LUKAS, K.J., 1979

The effects of marine microphytes on carbonate substrata. Scanning Electron Microscopy / 1979 / II, SEM Inc., AMF O'Hare, IL 60666, U.S.A., pp 447-455.

MARGOLIS, S., et REX, R.W., 1971

Endolithic algae and micrite envelope formation in Bahamian oolites as revealed by scanning electron microscopy.

Geol. Soc. America Bull., 82 (4), pp 843-852.

MAY, J.A. et PERKINS, R.D., 1979

Endolithic infestation of carbonate substrates below the sediment-water interface.

Jour. Sed. Petrol., 49 (2), pp 357-378.

MEENAKSHI, V.R.; HARE, P.E.; WATABE, N.; WILBUR, K.M. et MENZIES, R.J., 1970

Ultrastructure, histochemistry and amino acid composition of the shell of Neopilina.

Scientif. Res. Southeast Pacif. Exp., Anton Bruun Report, 2, pp 1-12.

MEENAKSHI, V.R.; MARTIN, A.W. et WILBUR, K.M., 1974

Shell repair on Nautilus macromphalus.

Mar. Biol., 27, pp 27-35.

MEENAKSHI, V.R. et SCHEER, B.T., 1970

Chemical studies of the internal shell of the slug Ariolimax columbianus (Gould) with special reference to the organic matrix.

Comp. Biochem. Physiol., 34, pp 953-957.

MESUREUR, B., 1981

Un aspect écologique de l'herbier de Posidonies dans la baie de Calvi : productions primaire et secondaire de la couverture épiphytique.

Mémoire de Lic. Sc. Zool., 57 p. (non publié).

MICHEL, C. et CHRETIEN, M., 1975

Modifications of Cunningham's method for detection of proteases in tissue section.

Annls Histochem., 20, pp 39-46.

MILLIMAN, J.D., 1974

Marine Carbonates.

(Springer Verlag., Berlin), 375 p.

MITTERER, R.M., 1966

Amino acid and protein geochemistry in Mollusk shells.

Thèse de Doctorat (Ph. D.), Univ. de Floride, 151 p.

(non publié).

- MITTERER, R.M., 1971
Influence of natural organic matter on CaCO₃ precipitation.
in "Carbonate Cements" (BRICKER O.P. ed., Baltimore, J. Hopkins Univ. Press).
- MORSE, J.W., 1974a
Dissolution kinetics of calcium carbonate in sea-water.
3 - A new method for the study of carbonate reaction kinetics.
Am. J. Sci., 274, pp 97-107.
- MORSE, J.W., 1974b
Dissolution kinetics of calcium carbonate in sea-water.
5 - Effects of natural inhibitors and the position of the chemical lysocline.
Am. J. Sci., 274, pp 638-647.
- MORSE, J.W., 1978
Dissolution kinetics of calcium carbonate in sea-water.
6 - The near-equilibrium dissolution kinetics of calcium carbonate rich deep sea sediments.
Am. J. Sci., 278, pp 344-353.
- MORSE, J.W. et BERNER, R.A., 1972
Dissolution kinetics of calcium carbonate in sea-water.
2 - A kinetic origin for the lysocline.
Am. J. Sci., 272, pp 840-851.
- MORSE, J.W.; de KANEL, J. et HARRIS, K., 1979
Dissolution kinetics of calcium carbonate in sea-water.
7 - The dissolution kinetics of synthetic aragonite and Pteropod tests.
Am. J. Sci., 279, pp 488-502.
- MORSE, J.W.; MUCCI, A. et MILLERO, F.S., 1980
The solubility of calcite and aragonite in seawater at 25°C and atmospheric pressure.
Geochim. Cosmochim. Acta, 44, pp 85-94.
- MOYNIER DE VILLEPOIX, R., 1892
Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques.
J. Anat. Physiol., Norm. Pathol. Homme Anim., 28, pp 461-518 et 582-674.

- MURRAY, J. et RENARD, A.F., 1891
Report on deep-sea deposits based on specimens collected during the voyage of H.M.S. "Challenger" in the years 1872-1876
"Challenger" Report (Londres), 525 p.
- MUTVEI, H., 1970
Ultrastructure of the mineral and organic components of molluscan nacreous layers.
Biominalisation, 2, pp 48-72.
- MUTVEI, H., 1972
Ultrastructural relationships between the prismatic and nacreous layers in Nautilus (Cephalopoda).
Biominalisation, 4, pp 80-88.
- MUTVEI, H., 1977a
The nacreous layer in molluscan shells.
"Abstract", IIIrd Int. Symp. on the mechanisms of biomin. in the invertebrates and plants, Kashikojima (Japon), octobre 1977, pp 5-6.
- MUTVEI, H., 1977b
The nacreous layer in Mytilus, Nucula and Unio (Bivalvia).
Calcif. Tissue Res., 24, pp 11-18.
- MUTVEI, H., 1979
On the internal structures of the nacreous tablets in molluscan shells.
Scanning Electron Microscopy / 1979 / II, (Sem Inc., AMF O'Hare, IL 60666), pp 457-462.
- MUZZARELLI, R.A.A., 1977
Chitin.
Pergamon Press, 309 p.
- NAKAHARA, H., 1979
An electron microscope study of the growing surface of nacre in two gastropod species, Turbo cornutus and Tegula pfeifferi.
Venus, 38 (3), pp 205-211.
- NAKAHARA, H. et BEVELANDER, G., 1971
The formation and growth of the prismatic layer of Pinctada radiata.
Calcif. Tissue Res., 7, pp 31-45.

- NAKAHARA, H.; KAKEI, M. et BEVELANDER, G., 1980
Fine structure and aminoacid composition of the organic envelope of the prismatic layer of some bivalve shells.
Venus, 39 (3), pp 167-177.
- NAKAHARA, H.; KAKEI, M. et BEVELANDER, G., 1981
Studies on the Formation of the Crossed Lamellar Structure in the Shell of Strombus gigas.
Veliger, 23 (3), pp 207-211.
- NEWELL, N.D.; IMBRIE, J.; PURDY, E.G. et THURBER, D.L., 1959
Organism communities and bottom facies (Great Bahama Bank).
Am. Mus. Nat. Hist. Bull., 117 (4), pp 181-228.
- NORDSIECK, F., 1968
Die europäischen Meeres-Gehäuseschnecken.
(G. Fisher Verlag, Stuttgart), 273 p.
- NORDSIECK, F., 1969
Die europäischen Meeresmuscheln.
(G. Fisher Verlag, Stuttgart), 256 p.
- NORDSIECK, F., 1972
Die europäischen Meeresschnecken.
(G. Fisher Verlag, Stuttgart), 327 p.
- OPPENHEIMER, C.H., 1960
Bacteria activity in sediments of shallow water bays.
Geochim. Cosmochim. Acta, 19, pp 244-260.
- OWEN, R., 1832
"Memoir on the Pearly Nautilus (Nautilus pompilius Linné) with illustrations of its external form and internal structure.
68 p. (Londres).
- PARENZAN, P., 1970
Carta d'identita delle conchiglie del Mediterraneo.
Vol. 1, Gastropodi, (Ed. Bios Taras, Tarente), 283 p.
- PARENZAN, P., 1974
Carta d'identita del conchiglie del Mediterraneo.
Vol. 2, Bivalvi, Prima parte, (Ed. Bios Taras, Tarente), pp 1-282.

PARENZAN, P., 1976

Carta d'identita delle conchiglie del Mediterraneo.
Vol. 2, Bivalvi, Seconda Parte, (Ed. Bios Taras, Tarante), pp 283-546.

PAYRAUDEAU, B.C., 1828

Catalogue descriptif et méthodique des Annélides et des Mollusques de l'île de Corse.
Paris.

PERES, J.M. et PICARD, J., 1964

Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée.
Rec. des Trav. de la Stat. Mar. Endoune, 31 (47),
137 p.

PERKINS, R.D. et TSENTAS, C.I., 1976

Microbial infestation of carbonate substrates planted on the St Croix shelf, West Indies.
Geol. Soc. of America Bull., 87, pp 1615-1628.

PETERS, W., 1972

Occurrence of chitin in Mollusca.
Comp. Biochem. Physiol., 41 B, pp 541-550.

PETIT, H.; DAVIS, W.L. et JONES, R.G., 1978

Morphological studies on the mantle of the fresh-water mussel Amblema Unionidae : scanning electron microscopy.
Tissue and Cell, 10 (4), pp 619-627.

PETIT, H.; DAVIS, W.L. et JONES, R., 1979

Morphological studies on the periostracum of the fresh-water mussel Amblema (Unionidae) : light microscopy, transmission electron microscopy and scanning electron microscopy.
Tissue and Cell, 11 (4), pp 633-642.

PETIT, H.; DAVIS, W.L. et JONES, R.G., 1980a

A scanning electron microscopic study of the inorganic and organic matrices composing the mature shell of Amblema, a fresh-water mollusc.
Tissue and Cell, 12 (3), pp 581-593.

- PETIT, H.; DAVIS, W.L.; JONES, R.G. et HAGLER, H.K., 1980b
Morphological studies on the calcification process
in the fresh water mussel Amblema.
Tissue and Cell, 12 (1), pp 13-28.
- PIANI, P., 1980
Catalogo dei molluschi conchiferi viventi nel Mediterraneo.
Boll. Malacolog. , maggio-giugno, 1980.
- PICARD, J., 1965
Recherches qualitatives sur les biocénoses marines des
substrats meubles dragables de la région marseillaise.
Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume, 52 (36), 160 p.
- PLATE, L.H., 1898
Die Anatomie und Philogenie der Chitonen.
Zool. Jahrb., Suppl. 4, Fauna Chilensis (1), pp 5-243
+ 12 planches.
- PLATE, L.H., 1902
Die Anatomie und Philogenie der Chitonen.
Zool. Jahrb., Suppl. 5, Fauna Chilensis (2), pp 281-600
+ 10 planches.
- PLUMMER, N.L. et Mac KENZIE, 1974
Predicting mineral solubility from rate data : appli-
cation to the dissolution of magnesian calcites.
Am. J. Sci., 274, pp 61-83.
- PLUMMER, L.N., WIGLEY, T.M.L. et PARKHURST, D.L., 1978
The kinetics of calcite dissolution in CO₂ water
systems at 5° to 60°C and 0.0 to 1.0 atm. CO₂.
Am. J. Sci., 278, pp 179-216.
- POIZAT, C., 1975
Technique de concentration des Gastéropodes Opistho-
branches mésopsammiques marins en vue d'études quan-
titatives.
Cah. Biol. Mar., 16, pp 475-481.
- POULICEK, M., 1978
Etude morphologique et chimique comparée de l'évolu-
tion régressive de la coquille dans quelques lignées
de Gastéropodes Euthyneures.
Mém. de Lic. Sc. Zool., 69 p. (non publié).

POULICEK, M., 1980

Note préliminaire : cycle saisonnier de la coquille interne des Limacidae Agriolimax reticulatus (Müller), et Limax maximus Linné.

Haliotis, 10 (2), pp 116.

POULICEK, M., 1981

Note à propos de Mitra zonata Marryat.

Rev. Fr. Aquariol, 8 (2), pp 63-64.

POULICEK, M., 1982

La matrice organique des opercules calcifiés.

Malacologia, 22 (1-2), pp 235-239.

POULICEK, M. et JASPAR-VERSALI, M.F., 1982

Essai d'interprétation d'un cycle saisonnier de la limacelle chez quelques Pulmonés Limacidae.

Malacologia, 22 (1-2), pp 241-244.

POULICEK, M. et JEUNIAUX, Ch., 1981

Matrice organique de la coquille et position phylétique de Neopilina galathea (Mollusques, Monoplacophores).

Annls Soc. R. Zool. Belg., 111 (1-4), pp 143-150.

POULICEK, M. et POPPE, G., 1982

Contribution des coquilles de Mollusques à la constitution de la fraction organodétritique des sédiments marins en baie de Calvi (Corse, Mer Méditerranée)

Bull. Soc. Roy. Sci. Liège, sous presse.

POULICEK, M. et VOSS-FOUCART, M.F., 1980

Variations saisonnières de la composition chimique de la coquille d'Agriolimax reticulatus (Müller, 1774) (Gastropode, Limacidae).

Arch. Zool. exp. gén., 121 (2), pp 77-86.

POULICEK, M.; VOSS-FOUCART, M.F. et GOFFINET, G.

Microstructure et composition chimique de la coquille des mollusques abyssaux.

Communication à présenter au IIIe Symposium Franco-anglais de Malacologie, septembre 1982, à Londres.

- POULICEK, M.; VOSS-FOUCART, M.F. et JEUNIAUX, Ch., sous presse
Distribution de la chitine dans les structures coquill-
lières des Mollusques.
Soumis à "Malacological Review".
- PRENANT, M., 1927
Les formesminéralogiques du calcaire chez les êtres vi-
vants et le problème de leur déterminisme.
Biol. Rev., 2, pp 365-393.
- PRENANT, M., 1960
Etudes écologiques sur les sables intercotidaux.
I. Questions de méthode granulométrique. Applications
à trois anses de la baie de Quiberon.
Cah. Biol. Mar., I (3), pp 295-340.
- PRUVOT, G., 1891
Sur l'organisation de quelques Néomeniens des Côtes
de France.
Arch. Zool. Exp. Gén., 2e sér., 9, pp 203-289 + 4 pl.
- PRUVOT, G., 1899
Sur deux Néomeniens nouveaux de la Méditerranée.
Arch. Zool. exp. gén., Ser. 3, 7, pp 461-509 + 3 pl.
- PURDY, E.G., 1963
Recent calcium carbonate facies of the Great Bahama
Bank.
Jour. Geology, 71 - 3 pp 334-355.
- 4 pp 472-497.
- PYTKOWICZ, R.M., 1965
Rates of inorganic calcium carbonate nucleation.
Jour. Geology, 73, pp 196-199.
- PYTKOWICZ, R.M., 1967
Carbonate cycle and the buffer mechanism of recent oceans.
Geochim. Cosmochim. Acta, 31, pp 63-75.
- PYTKOWICZ, R.M., 1969
Chemical solution of calcium carbonate in sea water.
Am. Zool. , 9, pp 673-679.
- PYTKOWICZ, R.M., 1973
Calcium carbonate retention in supersaturated seawater.
Am. J. Sci., 273, pp 515-522.

- PYTKOWICZ, R.M.; DISTECHE, A. et DISTECHE, S., 1967
Calcium carbonate solubility in seawater at in-situ pressures.
Earth and Planet Sci. Letters, 2, pp 430-432.
- REISSIG, J.L.; STROMINGER, J.L. et LELOIR, L.F., 1955
A modified colorimetric method for the estimation of N-acetyl aminosugars.
J. Biol. Chem., 217, pp 959-966.
- REQUIEN, E., 1848
Catalogue des coquilles de l'île de Corse.
Avignon.
- RUNNEGAR, B. et POJETA, J., 1974
Molluscan phylogeny : the paleontological viewpoint.
Science, 186 (4161), pp 311-317.
- SALEUDDIN et CHAN, 1969
Shell regeneration in Helix. Shell matrix composition and crystal formation.
Can. J. Zool., 47, pp 1107-1111.
- SALVINI-PLAWEN, L. von, 1972
Zur Morphologie und Phylogenie der Mollusken : die Beziehungen der Caudofoveata und der Solegastres als Aculifera, als Mollusca, und als Spiralia.
Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 184, pp 205-394.
- SALVINI-PLAWEN, L. von, 1980
A reconsideration of systematics in the Mollusca (phylogeny and higher classification).
Malacologia, 19 (2), pp 249-278.
- SALVINI-PLAWEN, L. von et NOPP, H., 1974
Chitin bei Caudofoveata und die Ableitung ihres Radulaapparates.
Z. Morph. Tiere, 77, pp 77-86.
- SCHELTEMA, A.H., 1978
Position of the class Aplacophora in the phylum Mollusca.
Malacologia, 17 (1), pp 99-109.

- SCHMALZ, R.F. et SWANSON, F.J., 1969
Diurnal variation in the carbonate saturation of
seawater.
Jour. Sed. Petrol., 39 (1), pp 255-267.
- SCHMIDT, W.J., 1924
Die Bausteine des Tierkörpers in polarisierten Lichte.
(Friedrich Cohen ed., Bonn), 524 p.
- SCHROEDER, J.H., 1969
Experimental dissolution of calcium, magnesium and
strontium from recent biogenic carbonates : a model
of diagenesis.
Journ. Sed. Petrol., 39 (3), pp 1057-1073.
- SHEPARD, F.P. et MOORE, D.G., 1954
Sedimentary environments differentiated by coarse-
fraction studies.
Am. Assoc. Petroleum Geol. Bull., 38 (8), pp 1792-1802.
- SMITH, S.V., 1971
Budget of calcium carbonate, southern California
continental borderland.
Jour. Sed. Petrol., 41 (3), pp 798-808.
- SPIGHT, T.M., 1975
On a snail's chances of becoming a year old.
Oikos, 26 (1), pp 9-14.
- STASEK, C.R., 1972
The molluscan framework.
in "Chemical Zoology" (Florkin M. et Scheer B.T. ed.,
Acad. Press, N.Y.), Chap. 1, pp 1-44.
- STIEGLITZ, R.D., 1972
Scanning electron microscopy of the fine fraction of
recent carbonate sediments from Bimini (Bahamas).
Jour. Sed. Petrol., 42 (1), pp 211-226.
- STOCKMAN, K.W.; GINSBURG, R.N. et SHINN, E.A., 1967
The production of lime mud by algae, in South Florida.
Jour. Sed. Petrol., 37 (2), pp 633-648.

SUESS, E., 1970

Interaction of organic compounds with calcium carbonate. Association phenomena and geochemical implication.

Geochim. Cosmochim. Acta, 34, pp 157-168.

SWINCHATT, J.P., 1965

Significance of constituent composition, texture, and skeletal breakdown in some recent carbonate sediments. Jour. Sed. Petrol., 35 (1), pp 71-90.

TAYLOR, J.D., 1973

The structural evolution of the bivalve shell. Palaeontology, 16, pp 519-534.

TAYLOR, J.D.; KENNEDY, W.J. et HALL, A., 1969

The shell-structure and mineralogy of the Bivalvia : Introduction : Nuculacea-Trigonacea. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool. Suppl., 3, pp 1-125.

TAYLOR, J.D.; KENNEDY, W.J., et HALL, A., 1973

The shell-structure and mineralogy of the Bivalvia. II. Lucinacea - Clavagellacea; Conclusions. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool. Suppl., 22, pp 253-294.

TAYLOR, J.D. et LAYMAN, M., 1972

Mechanical properties of bivalve shell structures. Palaeontology, 15, pp 73-87.

TEVESZ, M.J.S. et CARTER, J.G., 1980

Environmental Relationship of Shell Form \grave{a} s and Structure of Unionacean \grave{a} s Bivalves. in "Skeletal Growth of Aquatic Organisms" (D.C. Rhoads et R.A. Lutz ed., Plenum Press, N.Y.), Chap. 8, pp 295-322.

TOWE, K.M., 1972

Invertebrate shell structure and the organic matrix concept. Biomineralisation, 4, pp 1-14.

TRAVIS, D.F., 1968

The structure and organisation of, and the relationship between the inorganic crystals and the organic matrix of the prismatic region of Mytilus edulis. J. Ultrastruct. Res., 23, pp 183-215.

- TRAVIS, D.F.; FRANCOIS, C.J.; BONAR, L.C. et GLIMCHER, M.J., 1967
Comparative studies of the organic matrices of invertebrate mineralized tissues.
J. Ultrastruct. Res., 18, pp 519-550.
- TRAVIS, D.F. et GONSALVES, M., 1969
Comparative ultrastructure and organisation of the prismatic region of two bivalves and its possible relation to the chemical mechanism of boring.
Am. Zool., 9, pp 635-661.
- TRYON, G.W., 1880-1896
Manual of Conchology.
Philadelphie, 16 volumes (continué par PILSBRY, M.A. jusqu'en 1935).
- UOZOMI, S. et IWATA, K., 1969
Studies on calcified tissues, Pt. 1 :
Ultrastructure of the conchiolin in Mytilus coruscus Gould.
Earth Sci., Vol. 23, 1, pp 1-6.
- UOZOMI, S.; IWATA, K. et TOGO, Y., 1972
The ultrastructure of the mineral in and the construction of the crossed-lamellar layer in molluscan shell.
Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser IV (Geol. Mineral.) XV, n° 3-4, pp 447-478.
- VOSS-FOUCART, M.F., 1968
Essais de solubilisation et de fractionnement d'une conchyoline (nacre murale de Nautilus pompilius, Mollusque Céphalopode).
Comp. Biochem. Physiol., 26, pp 877-886.
- VOSS-FOUCART, M.F., 1970
Constituants organiques de la coquille des Céphalopodes et phénomènes de paléisation.
Dissertation pour le Doctorat en Sc. Zool., 210 p.
(non publié)
- VOSS-FOUCART, M.F.; BUSSERS, J.C.; TOUSSAINT, C. et JEUNIAUX, Ch., sous presse
Approche analytique de la caractérisation des biocénoses benthiques par les biomasses de chitine et d'autres polymères organiques.
Annls. Soc. R. Zool. Belg., sous presse.

- VOVELLE, J., 1972
Sclérotisation et minéralisation des structures squelettiques chez les Mollusques.
Haliotis, 2 (2), pp 133-165.
- WAINWRIGHT, S.A., 1969
Stress and design in bivalved mollusc shell.
Nature, 224, pp 777-779.
- WAITE, J.H., 1977
Evidence for the mode of sclerotization in a molluscan periostracum.
Comp. Biochem. Physiol., 58 (B), pp 157-162.
- WAITE, J.H. et ANDERSEN, S.O., 1980
3,4 - Dihydroxyphenylalanine (DOPA) and sclerotization of periostracum in Mytilus edulis.
Biol. Bull., 158, pp 164-173.
- WAITE, J.H.; SALEUDDIN, A.S.M. et ANDERSEN, S.O., 1979
Periostracin - a soluble precursor of sclerotized periostracum in Mytilus edulis.
J. Comp. Physiol., 130, pp 301-307.
- WAITE, J.H. et WILBUR, K.M., 1976
Phenoloxidase in the periostracum of the marine Bivalve Modiolus demissus.
J. Exp. Zool., 195 (3), pp 359-368.
- WATABE, N., 1963
Decalcification of thin sections for electron microscope studies of crystal-matrix relationships in mollusc shells.
J. Cell. Biol., 18, pp 701-703.
- WATABE, N., 1965
Studies in shell formation. XI Crystal-matrix relationship in the inner layers of mollusc shells.
J. Ultrastruct. Res., 12, pp 351-370.
- WATABE, N. et DUNKELBERGER, D.G., 1979
Ultrastructural studies on calcification in variables organisms.
Scanning Electron Microscopy / 1979 / II, (SEM Inc., AMF O'Hare, IL 60666), pp 403-416.

- WATABE, N. et WILBUR, K.M., 1961
Studies on shell formation. IX An electron microscope study of crystal layer formation in the oyster.
J. Cell. Biol., 9, pp 761-772.
- WEINER, S.; LOWENSTAM, H.A. et HOOD, L., 1977
Discrete molecular weight components of the organic matrices of mollusk shells.
J. exp. Mar. Biol. Ecol., 30, pp 45-51.
- WEINER, S. et TRAUB, W., 1980
X-Ray diffraction study of the insoluble organic matrix of mollusk shells.
FEBS Letters, 111 (2), pp 311-316.
- WEYL, P.K., 1966
The solution behavior of carbonate materials in sea water.
EPR, Publ. 428, Shell Development Co (Houston), 59 p.
- WILBUR, K.M., 1972
Shell formation in Mollusks.
in "Chemical Zoology" (Florkin M. et Scheer B.T. ed., Acad. Press, N.Y.), Vol. 7, Chap. 3, pp 103-146.
- WISE, S.W., 1970a
Microarchitecture and deposition of gastropod nacre.
Science, 167, pp 1486-1488.
- WISE, S.W., 1970b
Microarchitecture and mode of formation of nacre (mother of pearl) in pelecypods, gastropods and cephalopods.
Ecologiae Geol. Helv., 63, pp 775-797.
- WISE, S.W. et HAY, W.W., 1968
Scanning electron microscopy of molluscan shell ultrastructures. 1 - Techniques for polished and etched sections.
Trans. Am. Microsc. Soc., 87, pp 411-418.
- WOELKE, C.E., 1957
The flatworm Pseudostylochus ostreophagus Hyman, a predator of oysters.
Proc. Nat. Shellfisheries Assoc., 47, pp 62-67.

- WOLLAST, R.; GARRELS, R.M. et Mac KENZIE, F.T., 1980
Calcite-seawater reactions in ocean surface waters.
Am. J. Sci., 280, pp 831-848.
- ZEFF, M.L. et PERKINS, R.D., 1979
Microbial alteration of bahamian deep-sea carbonates.
Sedimentology, 26, pp 175-201.
- ZO BELL, C.E. et RITTENBERG, S.C., 1938
The occurrence and characteristics of chitinoclastic
bacteria in the sea.
J. Bact., 35, pp 275-287.