

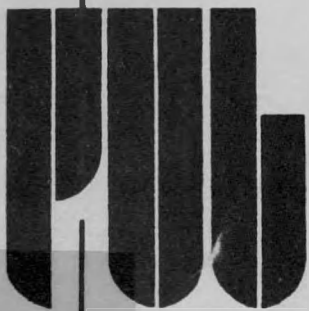
XI-14

BIOMAR

Comptes rendus des Séminaires de Biologie Marine

Editeurs responsables: Michel JANGOUX -

Gysèle VAN DE VYVER



PRESSES
UNIVERSITAIRES
DE
BRUXELLES

ANNÉE 1980 - 1981

UNIVERSITE LIBRE DE BRUXELLES

Centre Universitaire de Documentation
pour l'enseignement des Sciences
C.U.D.E.S.
et

Département de Biologie Animale

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

66893

B I O M A R

Comptes rendus des Séminaires de Biologie Marine

Année 1980-1981

Editeurs responsables :

Michel JANGOUX
Gysèle VAN DE VYVER

Les P.U.B. appartiennent à la Communauté Universitaire (Etudiants, U.L.B., Union des Anciens de l'U.L.B.) et sont gérées par celle-ci. Elles ont publié ce cours et sont conscientes de l'importance de ce travail pour les étudiants comme pour les professeurs.

En vue de les aider le mieux possible et d'améliorer encore le service qu'elles leur donnent, elles seront heureuses de recevoir d'eux leurs critiques, remarques ou suggestions.

Au cas où des ouvrages de références sont cités par les professeurs, rappelons qu'ils peuvent être obtenus à la librairie des P.U.B.



Presses Universitaires de Bruxelles
Universitaire Publicaties Brussel
Brussels University Press

Av. Paul Héger 42

1050 Bruxelles

Téléphone :

02/649.97.80

Toute reproduction, toute citation,
même partielle, est formellement
interdite sans l'accord de l'auteur.

Toute demande d'autorisation doit
être adressée exclusivement aux
Presses Universitaires de Bruxelles.

AVANT-PROPOS

Les séminaires de Biologie marine sont organisés conjointement par le "Centre Universitaire de Documentation pour l'Enseignement des Sciences (CUDES)" et le Département de Biologie animale de la Faculté des Sciences de l'U.L.B. Ils s'adressent à un public très varié. Les thèmes abordés ont trait à la Biologie marine considérée dans le sens le plus large de la discipline; ils sont traités de façon synthétique et quelque peu vulgarisatrice.

Le public amateur d'histoire naturelle marine trouve dans le commerce bon nombre d'ouvrages superbement illustrés. Malheureusement ces ouvrages évitent rarement le travers de l'"anecdote naturaliste" et ne sont que très partiellement le reflet de l'activité des scientifiques travaillant dans le domaine de la biologie marine. Comme en outre il existe peu de compte rendus synthétiques portant sur la recherche faite en biologie marine, il nous a paru à la fois utile et intéressant de demander aux conférenciers invités dans le cadre des séminaires de nous confier un texte général se rapportant aux thèmes scientifiques qu'ils étudient. Cette première brochure BIOMAR reprend l'ensemble des thèmes abordés lors du cycle 1980-1981 des séminaires de biologie marine.

Michel JANGOUX
Laboratoire de Zoologie.

Gysèle VAN DE VYVER
Laboratoire de Biologie
animale et cellulaire.

TABLE DES MATIERES

BAQUET, F. Biologie des poissons lumineux.	1	
FENAU, R. Cycle vital et biologie des Appendiculaires (genre Oikopleura).	19	
GLEMAREC, M. Les perturbations de l'écosystème littoral à la suite de la catastrophe de l'"Amoco-Cadiz".	33°	
GUILLE, A. Recherches de biologie marine dans les terres australes et antarctiques françaises.	42	— A
LUBET, P. La reproduction chez les lamellibranches : action des facteurs externes.	53	— M
MATHIEU, M. Action des facteurs internes sur la gaméto- génèse de la moule adulte.	78	— M
REDANT, F. Dynamique de la crevette grise le long du littoral belge.	86	
VACELET, J. Rôle écologique des éponges marines.	100	

66894

BIOLOGIE DES POISSONS LUMINEUX.

Fernand BAGUET

Unité de Physiologie animale - Université Catholique
de Louvain - R 1348 Louvain la Neuve.

Tous les poissons lumineux connus à ce jour sont des organismes marins que l'on classe en deux catégories selon la nature de leurs organes lumineux.

La première catégorie comprend les poissons à lumière bactérienne : ceux-ci possèdent des poches contenant des bactéries émettant de la lumière de manière continue. Ces organes lumineux sont généralement situés soit sous les yeux de l'animal comme dans le cas de l'Anomalops, poisson de la mer Rouge (figure 1a), soit à l'extrémité d'un appendice que le poisson laisse pendre à hauteur de l'orifice buccal. La deuxième catégorie regroupe les poissons à photocytes : ces cellules, dotées d'un système chimique capable de transformer l'énergie chimique en lumière, sont enfermées dans de petits organes appelés photophores répartis sur les flancs et la face ventrale du poisson (figure 1b).

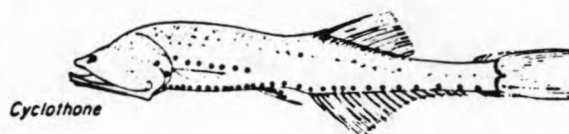
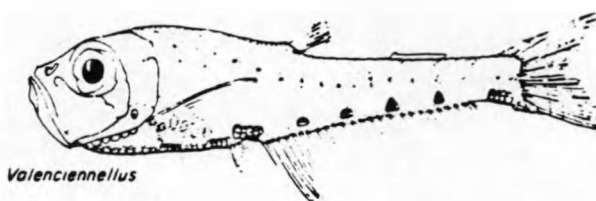
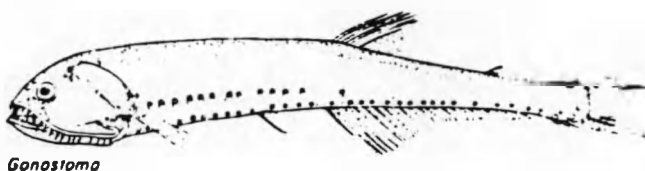
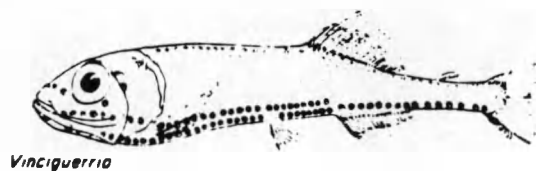
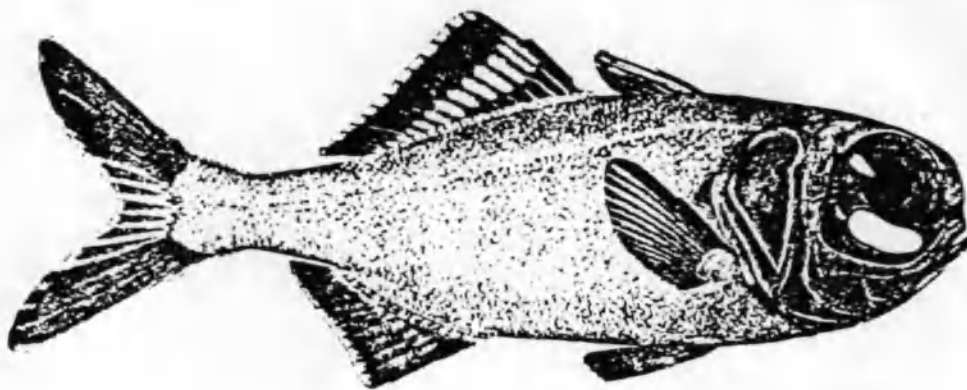


Figure 1. (a) Anomalops katoptron, poisson possédant sous chaque oeil une poche blanchâtre remplie de bactéries lumineuses.

(b) Distribution des photophores sur le corps de quelques espèces de poissons lumineux.

1. DISTRIBUTION DES POISSONS LUMINEUX.

Quelques espèces vivent en permanence dans les eaux de surface : les Anomalopidés se retrouvent depuis l'Indonésie jusqu'à la mer Rouge où ils fréquentent les côtes et les récifs après le crépuscule. Les Porichthys vivent pendant la période d'octobre à avril vers 500 mètres de profondeur et pendant les autres mois de l'année reviennent en surface pour se reproduire dans les eaux baignant les côtes de la Californie.

La plupart des poissons lumineux sont bathypélagiques ou abyssaux, c'est à dire habitant des niveaux allant de 500 à environ 7000 mètres de profondeur. La majorité de ces poissons, à l'âge adulte, ont moins de 15 cm de long, ce qui explique qu'on les a qualifiés de faune "lilliputienne". Il est possible que les trois quarts des quelque mille espèces de poissons de la zone bathypélagique supérieure aient des organes lumineux, à en juger d'après les pêches des grands filets en zone bathypélagique. La majorité de ces espèces et de ces individus lumineux sont des poissons-lanternes et des stomiatoïdes.

Plus bas, bien au-delà d'une profondeur de 1000 mètres, ils sont remplacés par les poissons-pêcheurs cératioïdes. Leur centaine d'espèces portent un appât lumineux formé de bactéries lumineuses en forme de bulbe fixé à une baguette tendue devant la tête et les mâchoires énormes du poisson.

Il existe un endroit privilégié, le détroit de Messine, où l'on peut périodiquement admirer en surface l'extraordinaire richesse et la grande diversité des poissons lumineux abyssaux. Le détroit de Messine, qui a environ 3 kilomètres de largeur et 100 mètres de profondeur dans sa partie la plus étroite, s'ouvre au Nord dans la mer Tyrrhénienne et au Sud dans la mer Ionienne dont le fond atteint par endroits une profondeur de 3000 à 4000 mètres. En raison de la topographie particulière du fond du détroit, il se crée un courant qui ramène en surface les eaux des régions abyssales et avec elles toute la faune locale.

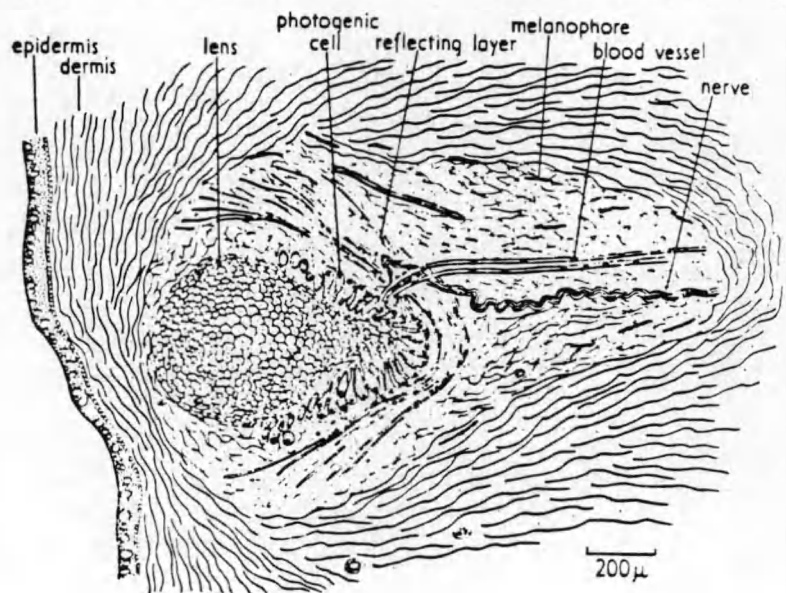


Figure 2. Coupe longitudinale au travers d'un photophore de Porichthys myriaster, montrant les couches successives des tissus qui le composent (d'après J.A.C. Nicol, 1957).

Pendant la période qui s'étend de novembre à mai, au moment de la nouvelle lune et de la pleine lune, ce courant devient très puissant et très violent, donnant naissance à des tourbillons dont le plus dangereux est celui de Charybde, qui reste encore aujourd'hui un obstacle redouté des navigateurs. Si le Sirocco souffle dans le détroit à ce moment, les poissons lumineux qui jaillissent en surface, peuvent s'échouer par centaines, voire par milliers (Zahl, 1953) sur la plage de sable qui s'étend sur une dizaine de kilomètres au Nord de Messine. Cette remontée des créatures abyssales, avec leurs yeux immenses et leurs organes lumineux, est un des spectacles les plus extraordinaires et les moins connus du monde de la mer. Le biologiste dispose à cet endroit d'une source naturelle de poissons abyssaux vivants, qui n'a été exploitée que tout récemment (Baguet, 1975).

2. LES PHOTOPHORES.

Plus de 90 % des poissons lumineux connus à ce jour sont pourvus de photophores ayant généralement l'aspect de petites perles, de un à deux millimètres de diamètre.

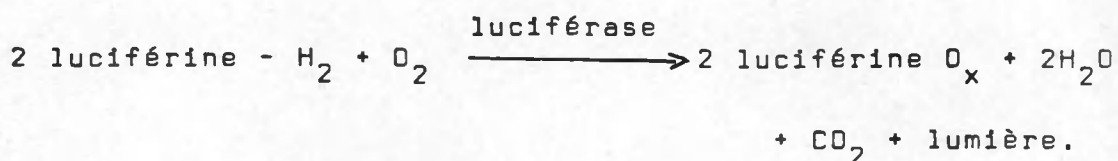
2.1. Structure.

La structure la plus usuelle d'un photophore est celle schématisée à la figure 2 : l'organe est composé de trois tissus différents formant une lentille recouverte partiellement d'une masse de photocytes (ph), le tout étant entouré d'un réflecteur protégé d'une couche de mélanocytes. Le réflecteur est formé de plusieurs couches de cellules renfermant des cristaux de guanine et réfléchit la lumière émise par les photocytes : celle-ci traverse la lentille et une couche de cellules épidermiques transparentes avant de se projeter dans le milieu extérieur.

2.2. Nature de la réaction lumineuse.

L'étude biochimique d'extraits de photophores isolés de Porichthys a mis en évidence la présence de deux substances, à savoir la luciférine et la luciférase, qui sont capables de

réagir entre elles in vitro et de produire de la lumière en présence d'oxygène selon le schéma suivant :



La réaction se résume à une transformation catalytique de la luciférine réduite en luciférine oxydée, avec comme conséquence une production de lumière. La couleur de la lumière émise est bleue, le spectre de lumière présentant un maximum vers 480 nanomètres. Il est possible de suivre l'évolution de cette réaction in vivo, grâce à la propriété de fluorescence de la luciférine.

Un photophore fraîchement isolé présente une fluorescence verdâtre lorsqu'il est soumis à un rayonnement ultraviolet d'une longueur d'onde de 365 nanomètres. L'analyse du spectre de fluorescence révèle que celle-ci est maximale à la longueur d'onde de 510 nanomètres. Il est vraisemblable que la fluorescence du photophore est liée à la présence de luciférine : en effet, la gelée présente dans la poche sous-oculaire du poisson contient presque exclusivement de la luciférine et montre un spectre de fluorescence dont les caractéristiques sont identiques à celles du spectre du photophore.

D'autre part on sait que les Porichthys qui vivent dans les eaux de la région du Puget Sound (Etat de Washington) ne sont pas fluorescents et leurs photophores n'émettent pas de lumière (Barnes, Case et Tsuji, 1973). Par contre, si on leur injecte par voie orale ou intrapéritonéale de la luciférine purifiée, on observe qu'à partir du quatrième jour qui suit le traitement, les photophores isolés deviennent fluorescents et simultanément deviennent capables d'émettre de la lumière.

Le niveau de fluorescence, qui est très variable d'un photophore à l'autre, est un excellent indicateur qui permet de prédire les performances lumineuses dont est capable le photophore. En effet, il existe une relation significative entre le niveau de fluorescence des photophores et la quantité totale de lumière

qu'ils produisent : plus un photophore est fluorescent, plus grande sera sa production de lumière. Si on suit l'évolution du niveau de fluorescence tout au long de la réponse lumineuse, on remarque une diminution du niveau de fluorescence dont la cinétique est différente selon que le photophore produit beaucoup ou peu de lumière (Baguet and Ziets-Nicolas, 1979).

Ce type d'approche expérimentale suggère que dans le photophore de Porichthys, la luciférine à l'état réduit est fluorescente alors qu'à l'état oxydé elle ne l'est plus.

2.3. Localisation de la luciférine.

Le photocyte du photophore de Porichthys est une cellule ayant une forme se rapprochant d'une poire d'environ 20 microns de hauteur. L'examen de cette cellule au microscope électronique révèle la présence d'une grande quantité de vésicules, si le photocyte est fluorescent les vésicules sont remplies d'un matériel floconneux, tandis que les vésicules paraissent vides si le photocyte n'est pas fluorescent, par exemple après avoir émis de la lumière. Il semblerait que ce matériel floconneux intravésiculaire témoignerait de la présence de luciférine réduite. Comme les enzymes sont généralement localisés sur des sites membranaires, il est plausible d'imaginer que la luciférase soit accrochée à la membrane de la vésicule où se trouve stockée la luciférine.

3. CONTROLE DE LA LUMINESCENCE.

3.1. Les photophores in situ.

L'étude du contrôle de la luminescence des poissons date de la fin du 19e siècle, lorsque Green (1899) essaya sans grand succès de provoquer l'émission lumineuse des photophores de Porichthys par stimulation électrique et mécanique de l'animal. A la même époque, Burckhardt (1900) signale que les photophores d'un élaémobranché (Spinax) de la baie de Naples, deviennent lumineux lors de la stimulation électrique. Plus tard, Greene et Greene (1924) découvrent que les photophores de Porichthys produisent une intense lumière après injection d'épinéphrine.

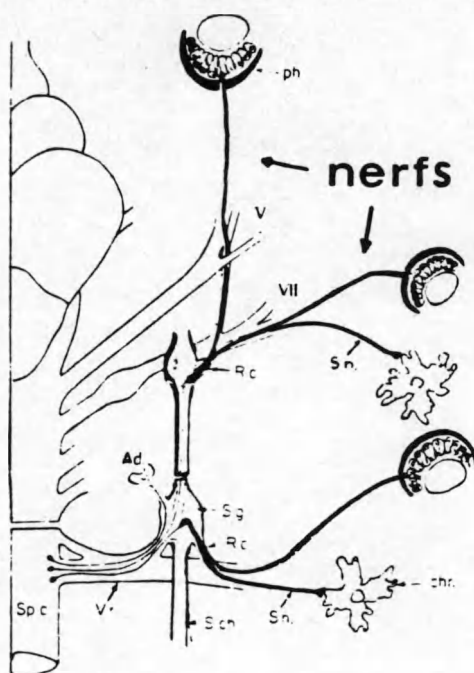


Figure 3. Représentation schématique de l'innervation par le système nerveux sympathique des photophores et des chromatophores d'un poisson téléostéen.

chr., chromatophore; ph., photophore; R.c., rameau communicant;
S.ch., tronc sympathique; S.G., ganglion sympathique; S.n., fibre
sympathique; Sp.c., moëlle épinière; V.r., racine ventrale.
V. VII, nerfs craniens. (d'après J.A.C. Nicol, 1957).

Cette observation conduit les auteurs à imaginer que la luminescence est sous contrôle hormonal : l'épinéphrine libérée par les glandes surrénales du poisson irait, par voie sanguine, stimuler les photophores et déclencher la photogénèse. Toutefois l'hypothèse du contrôle hormonal perdit de son importance lorsque Nicol (1957) montra que la stimulation électrique de la moëlle épinière provoque la luminescence des photophores de la tête et du tronc de l'animal après une période de latence de 7 secondes. L'auteur montra que ces mêmes régions répondent à la stimulation électrique après arrêt de la circulation par ligature des artères à la sortie de cœur et cela même après section de la région de la moëlle épinière située en amont des électrodes de stimulation. Dans ce cas, la seule voie possible vers la partie antérieure du corps est celle de la chaîne nerveuse sympathique qui, chez le poisson, se connecte aux nerfs crâniens (fig. 3).

L'hypothèse du contrôle nerveux sympathique des photophores de Porichthys fut confirmée par l'étude anatomique de l'animal, qui révéla que les rangées de photophores reçoivent une innervation en provenance de la chaîne nerveuse sympathique. Une très belle étude de Handrick (1901) consacrée au système nerveux du poisson lumineux bathypélagique Argyroteleus hemigymnus, montre que les éléments nerveux que l'on retrouve au niveau des photophores proviennent du système nerveux central.

Il est évident que des expériences réalisées uniquement sur l'animal vivant ne peuvent résoudre ni le problème de la nature, ni le problème du mécanisme de contrôle de la luminescence : en effet, non seulement les photophores in situ subissent l'influence de multiples facteurs qui peuvent modifier leur sensibilité au médiateur chimique mais en plus, il n'est pas possible de vérifier si ces substances agissent directement sur l'organe lumineux ou indirectement en passant par une structure intermédiaire.

Dès lors l'étude du photophore isolé de l'animal s'avère indispensable pour comprendre quelle est la nature du signal exogène qui engendre l'émission de lumière; de plus, cette voie d'approche est la seule qui puisse nous éclairer sur la nature des mécanismes qui conduiront au déclenchement des réactions lumineuses au sein du photophore.

3.2. Le photophore isolé.

Un photophore isolé de l'animal, maintenu dans une solution physiologique, produit de la lumière lorsqu'il est soumis à une stimulation électrique (Baguet, 1975); le phénomène s'observe aussi bien sur le photophore du poisson épipélagique Porichthys (Baguet et Case, 1971) que sur celui des poissons bathypélagiques tels que Argyropelecus et Chauliodus (Christophe, Baguet et Maréchal, 1979; Baguet, Christophe et Maréchal, 1980).

Cette excitabilité électrique s'explique soit par une action directe du courant sur la membrane du photocyte, soit par une action indirecte, via des éléments nerveux présents dans le photophore isolé. Dans ce dernier cas, l'excitation électrique de terminaisons nerveuses libérerait un médiateur chimique qui déclencherait l'activité lumineuse des photocytes.

Le problème de l'excitabilité électrique a été bien étudié dans le cas du photophore de Porichthys : la réponse lumineuse de l'organe est inhibée par des substances qui bloquent l'accès des médiateurs tels que l'épinéphrine et la norépinéphrine aux récepteurs adrénergiques de la membrane cellulaire du photocyte. De plus, les photocytes isolés sont électriquement inexcitables. La libération d'un neuromédiateur adrénergique engendré par l'application d'un courant électrique serait responsable de la réponse lumineuse observée sur le photophore isolé. Quelle est la nature du neuromédiateur et comment celui-ci déclenche-t-il les réactions lumineuses intracellulaires?

3.2.1. Etude pharmacologique du photocyte de Porichthys.

Les seuls neuromédiateurs capables de déclencher la luminescence du photophore isolé sont l'épinéphrine et la norépinéphrine. Afin de s'assurer que ces substances peuvent directement

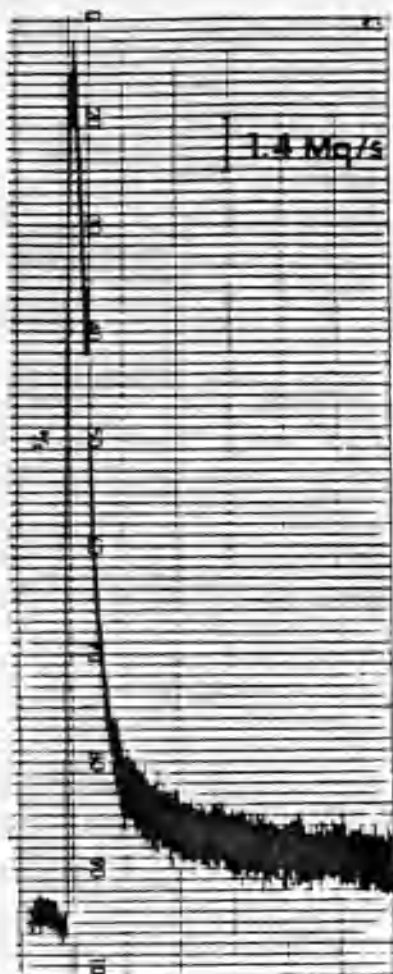
activer les photocytes, ceux-ci ont été isolés du photophore et soumis à l'action de ces neuromédiateurs potentiels.

Si la sensibilité des photocytes à l'épinéphrine et la norépinéphrine n'est pas différente, la cinétique de la réponse lumineuse l'est très nettement. La figure 4 compare l'évolution temporelle des deux types de réponses lumineuses de photocytes isolés : la réponse à la norépinéphrine 10^{-4} M est rapide, l'amplitude maximale de la réponse est atteinte après environ 10 secondes et l'extinction est achevée à plus de 90 % après environ 60 secondes. La réponse à l'épinéphrine présente une réponse rapide, d'amplitude semblable, suivie d'une émission lumineuse plus lente et de moindre amplitude. La réponse est achevée après environ 20 minutes. La phényléphrine (10^{-4} M), un agoniste α -adrénergique, provoque une réponse rapide, comme la norépinéphrine, tandis que l'isoprotérénol (10^{-4} M), un agoniste β -adrénergique, n'engendre qu'une réponse lente correspondant à la réponse lente provoquée par l'épinéphrine. La phentolamine (10^{-4} M), un antagoniste α -adrénergique, bloque spécifiquement la réponse rapide évoquée par l'épinéphrine et la norépinéphrine. Le propranolol, un antagoniste β -adrénergique, déprime la réponse lente à l'épinéphrine.

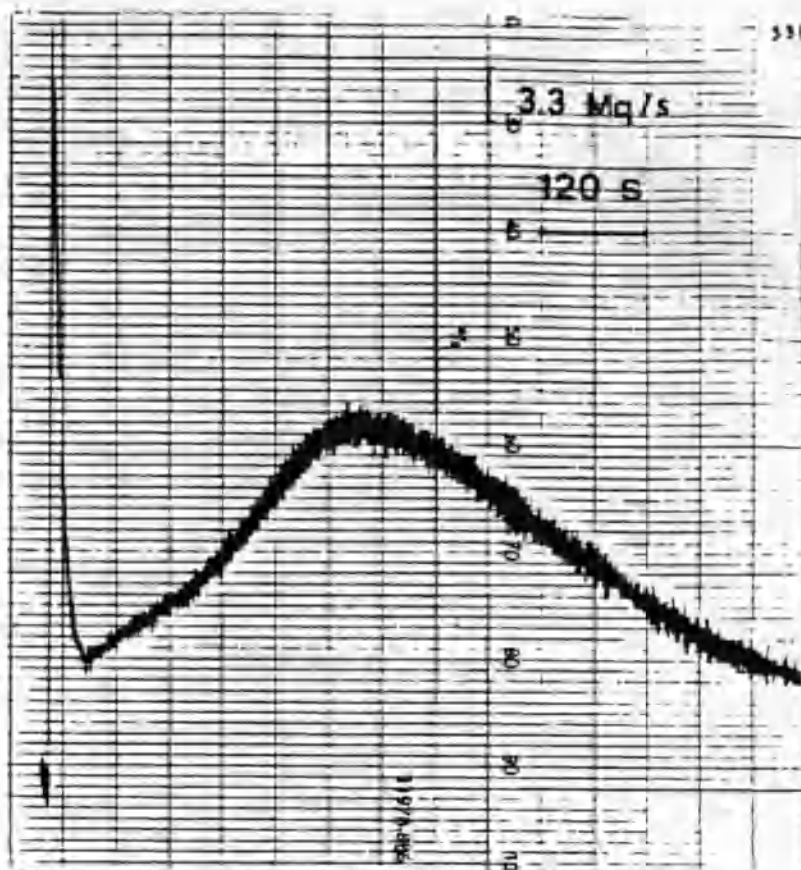
Ces résultats suggèrent que la réponse rapide du photocyte est médiée par les récepteurs α -adrénergiques activés par l'épinéphrine et la norépinéphrine; la réponse lente évoquée par l'épinéphrine serait due à l'activation des récepteurs de type β -adrénergique.

3.2.2. Etude pharmacologique des photophores des poissons abyssaux.

Les seuls photophores ayant fait l'objet d'une étude pharmacologique sont ceux de Argyropelecus hemigymnus, Chauliodus sloanei et Maurollicus muelleri. Les observations recueillies jusqu'à ce jour semblent indiquer que, comme dans le cas du Porichthys, l'épinéphrine et la norépinéphrine seraient les deux médiateurs capables de déclencher la luminescence des photophores isolés de ces trois poissons. Chez Argyropelecus, la sensibilité du photophore à l'épinéphrine est bien plus importante



Norepinephrine 10^{-4} M



Epinephrine 10^{-4} M

Figure 4. Evolution temporelle de la luminescence de photocytes isolés de photophores de *Porichthys* évoquée par addition à la solution physiologique de Norépinéphrine et Epinéphrine 10^{-4} M . La sensibilité est indiquée par la barre verticale en Mégaquanta/seconde (Mq/s) ou 10^6 quanta/seconde. L'échelle de temps est exprimée en secondes (120 s).

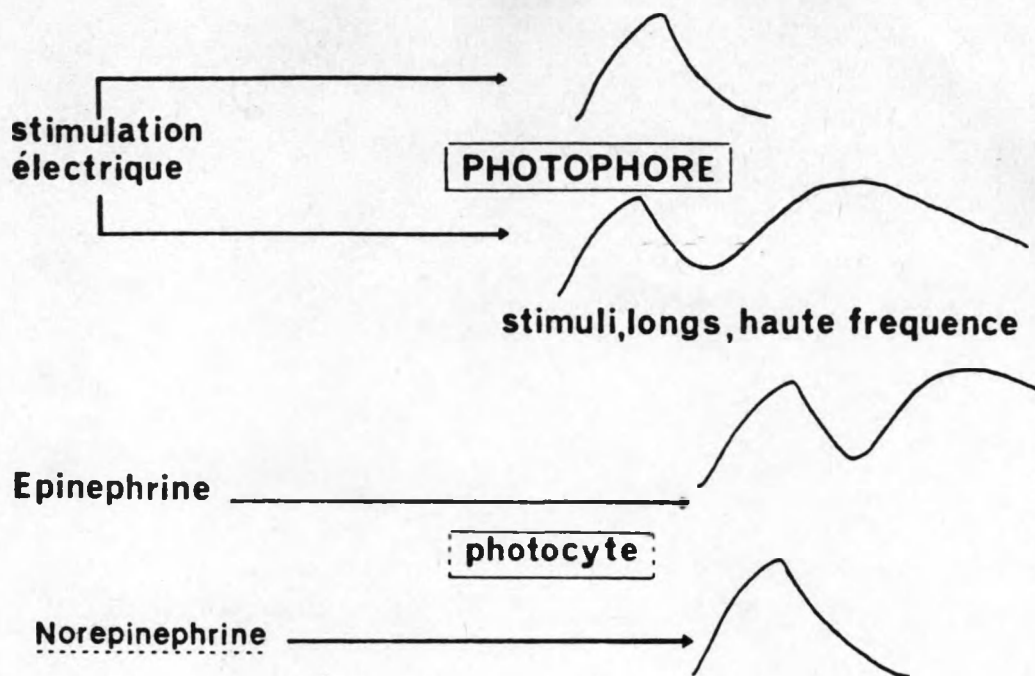
que celle à la norépinéphrine alors que l'amplitude et la cinétique des deux réponses sont semblables : le photophore émet déjà de la lumière en présence d'épinéphrine 10^{-9} M alors qu'il faut atteindre une concentration de norépinéphrine de l'ordre de 10^{-5} M pour observer le même phénomène.

Dans tous les cas examinés, la production de lumière du photophore isolé est plus lente et dure plus longtemps que celle du photophore isolé de Porichthys. Chez Argyropelecus par exemple, le photophore stimulé à l'épinéphrine peut émettre de la lumière pendant 6 heures; chez Porichthys, la réponse à l'épinéphrine ne dure que 20 minutes.

3.2.3. Contrôle nerveux du photocyte.

La figure 5a représente de façon schématique comment pourrait se concevoir le contrôle de la lumière des photocytes, cellules génératrices de lumière de photophore du poisson Porichthys. Deux types de terminaisons nerveuses pourraient coexister au niveau du photocytes, les unes libérant de l'épinéphrine, les autres de la norépinéphrine. En effet, il y a une grande similitude d'une part entre la réponse du photophore stimulé par des chocs électriques brefs et de basse fréquence et la réponse du photocyte à la norépinéphrine, et d'autre part entre la réponse du photophore stimulé par des chocs électriques longs de haute fréquence et la réponse du photocyte à l'épinéphrine (fig. 5b). Pour émettre des signaux lumineux brefs, le poisson utiliserait un système de nerfs à norépinéphrine, tandis que pour maintenir le photophore allumé pendant plusieurs minutes, un autre système nerveux libérerait de l'épinéphrine. Dans les deux cas, le neuromédiateur se fixerait à l'un des deux types de récepteurs adrénergiques (α ou β) déclenchant au niveau membranaire un mécanisme de couplage encore inconnu aboutissant au niveau des vésicules intraphotocytaires à une réaction photogène entre la luciférase (Lase), la luciférine (Line) et l'oxygène.

Dans le cas des photophores des poissons bathypélagiques, le schéma ne devrait pas être fondamentalement différent.



CONTRÔLE NERVEUX du PHOTOCYTE

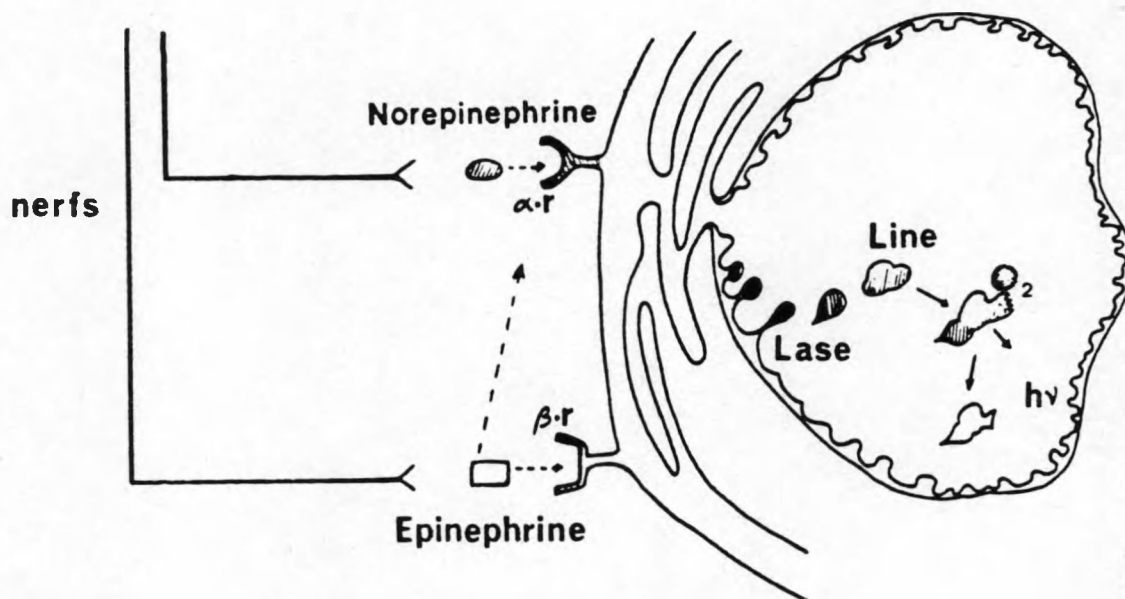


Figure 5a. Comparaison des réponses lumineuses du photophore de *Porichthys* stimulé de deux manières différentes (1, 2) et des réponses des photocytes isolés stimulés directement par application des deux neuromédiateurs, épinéphrine et norépinéphrine.

5b. Schéma du contrôle nerveux hypothétique du photocyte. α -r, récepteur α -adrénergique; β -r, récepteur β -adrénergique. La luciférine (Line) et la Luciférase (Lase) sont représentées à l'intérieur d'une vésicule intraphotocytaire. $h\nu$, lumière émise.

4. LE ROLE DE LA LUMINESCENCE.

Il existe quatre hypothèses pour expliquer le rôle de la luminescence chez les poissons :

- (1) Hypothèse du leurre : l'animal produit de la lumière pour attirer les organismes dont il se nourrit.
- (2) Hypothèse de l'éclairage : les organes lumineux suboculaires peuvent servir de torches pour illuminer les eaux environnantes. Un Anomalops à qui on a ôté les organes suboculaires ne peut plus repérer sa nourriture.
- (3) Hypothèse de communication intraspécifique : les Poissons-lanternes semblent former de petits bancs . Il est possible que les membres de la même espèce se reconnaissent entre eux grâce au déplacement de leur constellation lumineuse individuelle. Il est possible que les mâles et les femelles communiquent entre eux par des signaux lumineux en période de reproduction.
- (4) Hypothèse du camouflage (fig. 6) : selon cette hypothèse, un poisson lumineux émettrait de la lumière non pas pour se rendre visible, mais au contraire, pour passer inaperçu. Cette hypothèse est basée uniquement sur un argument anatomique, à savoir la prépondérance des photophores sur la face ventrale des poissons lumineux. En émettant de la lumière, le poisson supprime l'ombre formée par sa silhouette en couvrant sa surface ventrale d'une lumière dont l'intensité est égale à l'intensité lumineuse solaire résiduelle du milieu environnant.

Pour pouvoir garder un niveau de lumière équivalent à celui qui l'environne, le poisson doit pouvoir, à tout moment, comparer la lumière qu'il produit et la lumière du milieu. Or tous les poissons lumineux possèdent un ou plusieurs photophores oculaires dont la lumière émise est dirigée vers l'oeil (fig. 6). Selon Clark (1963), l'oeil du poisson lumineux comparerait à tout moment la lumière du photophore oculaire et du milieu qui l'entoure. Le poisson resterait camouflé tant que la différence entre les deux intensités lumineuses serait nulle. **15**

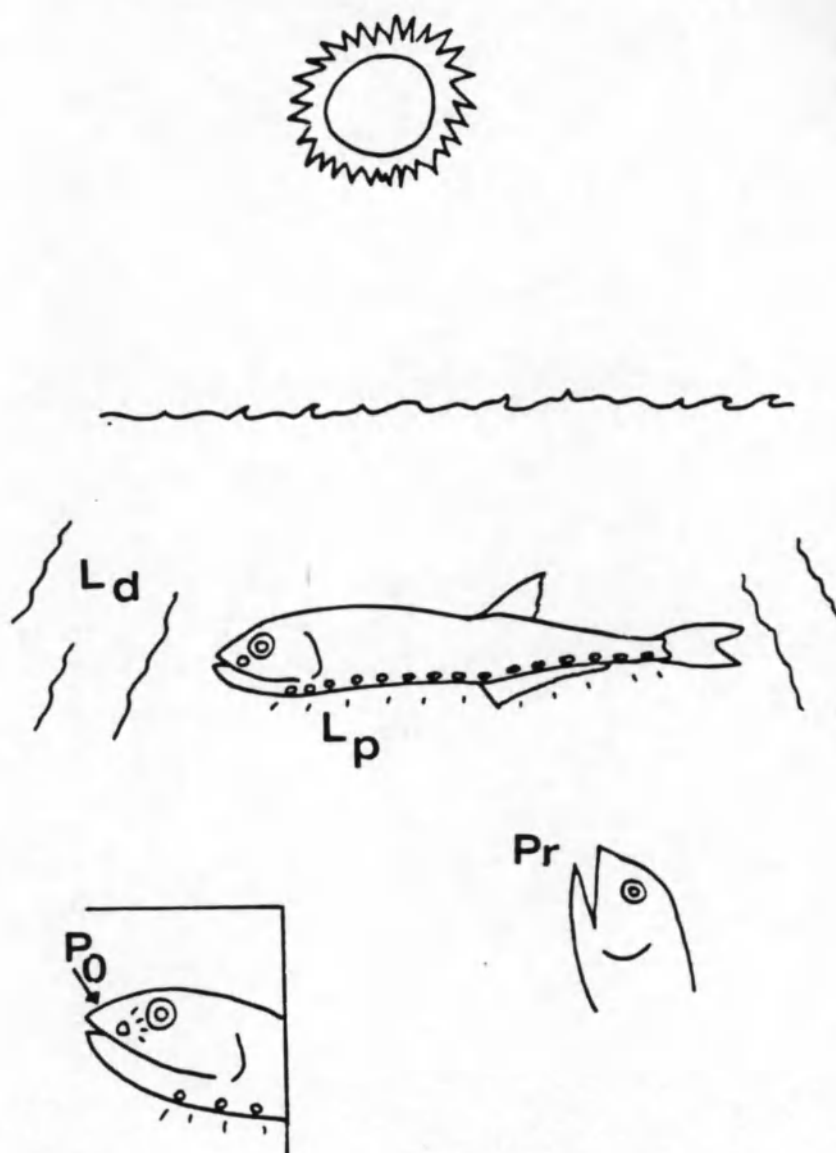


Figure 6. Dessin illustrant l'hypothèse du camouflage.

L_d , lumière solaire diffusée par l'eau; L_p , lumière émise par les photophores ventraux d'un poisson lumineux; P_o , photophore oculaire; P_r , prédateur.

Il n'existe actuellement aucun argument expérimental sérieux, non équivoque, qui puisse confirmer ou infirmer cette hypothèse. L'étude physiologique comparée des photophores oculaires et ventraux des poissons lumineux est une voie d'approche qui permettra de tester cette hypothèse.

5. CONCLUSIONS.

Si nous commençons à connaître le mode de fonctionnement des photophores des poissons lumineux grâce aux observations faites en laboratoire, nous ignorons encore les conditions dans lesquelles les poissons font usage de cette luminescence. L'exploration des couches profondes des eaux océaniques, ouverte par le voyage du bateau océanographique "Challenger" de 1873 à 1876, permit pour la première fois aux hommes de sciences de mesurer toute l'ampleur de la vie dans les zones aphotiques des océans en découvrant la présence d'innombrables espèces de poissons lumineux. C'est en continuant l'exploration des océans et l'observation directe de la luminescence à bord de vaisseaux des profondeurs, bathyscaphes ou mésoscaphes, que nous parviendrons à comprendre les raisons de l'existence de cette luminescence sous-marine.

6. REFERENCES.

- BAGUET, F.- Excitation and control of isolated photophores of luminous fishes. *Prog. Neurobiol.*, 5, 97-125, 1975.
- BAGUET, F. and CASE, J.F.- Luminescence control in Porichthys (Teleostei) : excitation of isolated photophores. *Biol. Bull. mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 140, 15-27, 1971.
- BAGUET, F., CHRISTOPHE, B. and MARECHAL, G.- Luminescence of Argyrops photophores electrically stimulated. *Comp. Biochem. Physiol.*, 67A, 375-381, 1980.
- BAGUET, F. and ZIETS-NICOLAS, A.M.- Fluorescence and luminescence of isolated photophores of Porichthys. *J. exp. Biol.*, 78, 47-57, 1979.
- BARNES, A.T., CASE, J.F. and TSUJI, F.I.- Induction of bioluminescence in a luciferin deficient form of the marine teleost Porichthys, in response to exogenous luciferin. *Comp. Biochem. Physiol.*, 46A, 709-723, 1973.

- BURCKHARDT, C.R.- On the luminous organs of selachian fishes. Ann. Mag. Nat. Hist., 6, 558-569, 1900.
- CHRISTOPHE, B., BAGUET, F. and MARECHAL, G.- Luminescence of Chauliodus photophores by electrical stimulation. Comp. Biochem. Physiol., 64A, 367-372, 1979.
- CLARKE, W.D.- Function of bioluminescence in mesopelagic organisms. Nature Lond., 198, 1244-1246, 1963.
- GREENE, C.W.- The phosphorescent organs in the toadfish, Porichthys notatus Girard. J. Morph., 15, 667-696, 1899.
- GREENE, C.W. and GREENE, H.H.- Phosphorescence of Porichthys notatus, the California singing fish. Am. J. Physiol., 70, 500-506, 1924.
- HANDRICK, K.- Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane des Argyropelecus hemigymnus, Zoologica, 32, 1-69, 1901.
- NICOL, J.A.C.- Observations on photophores and luminescence in the teleost Porichthys. Q.J. microsc. Sci., 98, 179-188, 1957.
- ZAHL, A.- The National geographic Magazine, 104, 579-618, Washington, D.C. : National geographic Society, 1953.

CYCLE VITAL ET BIOLOGIE DES APPENDICULAIRES
(GENRE DIKOPLEURA)

Robert FENAUX

Station zoologique, 06230 VILLEFRANCHE SUR MER

Les Appendiculaires sont des Tuniciers pélagiques perennicordes c'est à dire qui conservent leur corde à l'état adulte. Ils diffèrent également des autres Tuniciers par le fait qu'ils n'ont pas de cavité branchiale ni de cloaque. Leur corps est constitué de trois parties (pharyngo-branchiale, digestive et génitale) et est tout à fait conforme au type général des Tuniciers.

Les Appendiculaires ressemblent aux larves d'Ascidies et il est classique de considérer qu'ils en dérivent probablement par néoténie.

1. ANATOMIE (fig. 1)

Un Appendiculaire est formé d'un tronc dont la taille varie généralement de 1 à 4 mm et d'une queue, plusieurs fois plus longue que le tronc. Chez un adulte, par exemple Oikopleura dioica Fol 1982, le tronc est ovoïde. A son extrémité antérieure une bouche rigide, pourvue d'une lèvre inférieure proéminente, donne accès à une cavité pharyngienne en forme de prisme. Sur la face ventrale se trouve un endostyle accompagné, de chaque côté, par une glande prébuccale. Derrière l'endostyle se trouvent latéralement deux spiracles qui sont des ouvertures mettant en communication la partie postérieure de la cavité pharyngienne avec

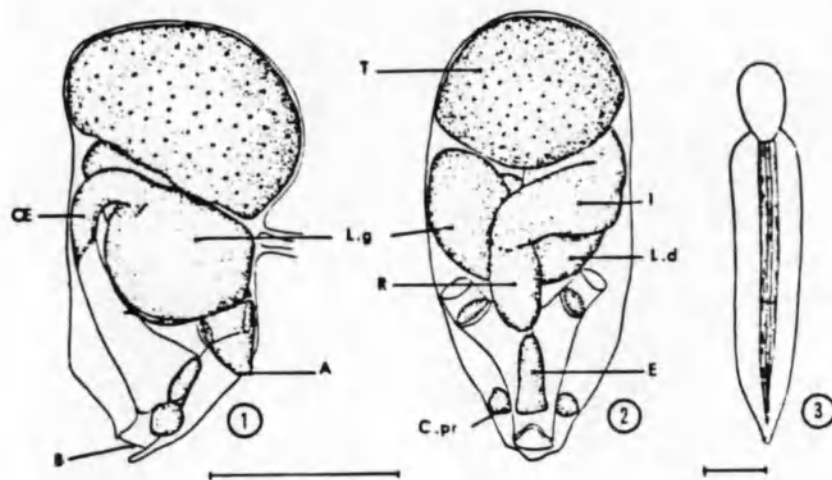


Figure 1. *Dikopleura dioica* Fol 1872. 1 Vue latérale gauche du tronc, 2 vue ventrale, 3 animal entier, B bouche, G pr glandes péribucales, E endostyle, I intestin, L.d. lobe droit de l'estomac, L.g. lobe gauche de l'estomac, OE oesophage, R rectum, T testicule ou ovaire

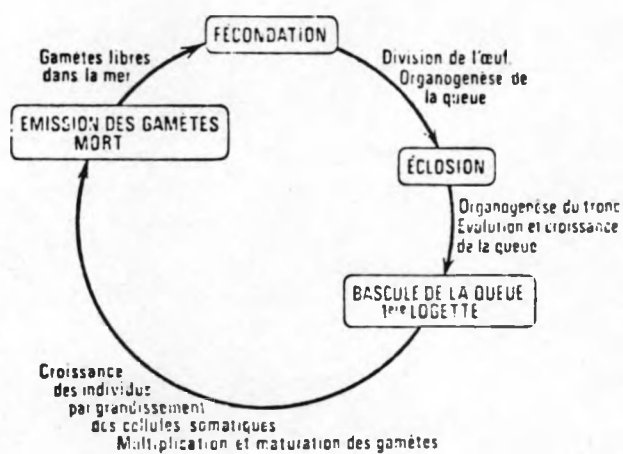


Figure 2. Cycle vital d'un Dikopleuridae.

l'extérieur. Ces spiracles sont munis d'un anneau cilié dont les cils peuvent être animés d'un battement rotatoire déterminant la circulation de l'eau. Deux arcs péricoronnaires ciliés partent symétriquement de l'extrémité antérieure de l'endostyle pour se rejoindre sur la ligne médio-dorsale, un peu avant l'oesophage. Ce dernier aboutit dans la partie supérieure du lobe gauche de l'estomac dont le lobe droit est en communication avec l'intestin qui se prolonge par un rectum aboutissant à l'anus situé entre les deux spiracles.

Chez O. dioica, les sexes sont séparés et on trouve un ovaire ou un testicule. Le coeur est situé sous le lobe gauche de l'estomac, il a la forme d'une vésicule dont seule la paroi externe est musculaire. Le système circulatoire est formé d'un réseau de sinus. Il n'y a pas d'éléments figurés. Le système nerveux consiste en un cordon médio-ventral allant de l'extrémité antérieure du tronc jusqu'au bout de la queue. Le long de ce cordon sont différenciés des ganglions d'où partent des nerfs sensitifs et moteurs; les plus importants d'entre eux sont le ganglion cérébroïde (accompagné d'un organe d'équilibration : le statocyste) et le premier ganglion caudal.

La queue est formée d'un axe médian, la notocorde, de deux bandes musculaires et d'une couche cuticulaire formant des "nageoires" sur les côtés. La corde et les bandes musculaires sont plongées dans l'hémocèle qui est creusé par deux sinus sanguins et qui contient, dans la partie gauche, la chaîne nerveuse

2. DEVELOPPEMENT

Après la fécondation, le développement conduit à une forme larvaire qui présente déjà deux parties, le tronc et la queue. A l'éclosion, la queue montre pratiquement tous les éléments que l'on retrouve, plus ou moins modifiés, chez l'adulte. Par contre, dans le tronc on peut seulement distinguer une esquisse du ganglion cérébroïde et du statocyste. L'organisation du tronc et les modifications de la queue continuent jusqu'à la bascule de la queue. Cet événement qui se produit de façon soudaine est suivi par la fabrication de la première logette. A ce stade, la plupart des cellules somatiques ont atteint leur nombre définitif

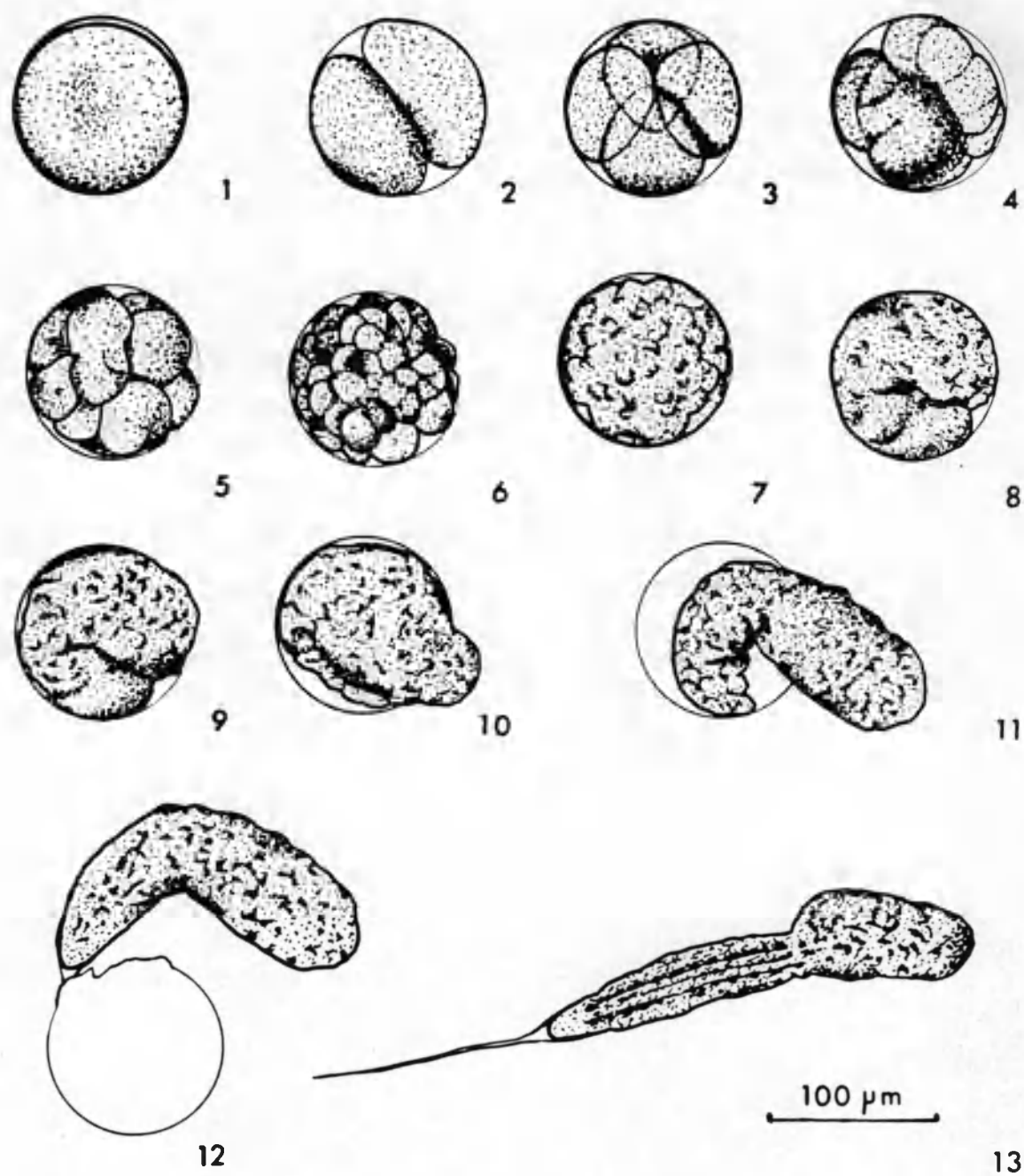


Figure 3. Segmentation de l'oeuf et éclosion chez *Dikopleura dioica*

La croissance va consister en un accroissement du volume des cellules somatiques associé à une polyploidie qui peut atteindre 1024 , accompagnée par la multiplication et la maturation des gamètes (fig. 2).

2.1. Déroulement du développement

A une température de 22°, la première division se produit environ 15 minutes après la fécondation. Elle donne naissance à 2 cellules de tailles égales. La deuxième division est également méridienne mais perpendiculaire à la première; elle donne cinq minutes après 4 cellules. La troisième division, parallèle au plan équatorial, donne 2 groupes de 4 cellules de tailles différentes. Après une heure vingt on est en présence d'une gastrula et 40 minutes plus tard, soit 2 heures après la fécondation, la différenciation du tronc et de la queue est visible.

Une demi-heure plus tard a lieu l'éclosion donnant naissance à une larve dont le tronc et la queue mesurent 90 μ m chacun (fig.3) Après une heure, le tronc a peu varié de taille alors que la queue a grandi de plus de 200%. Par la suite, on peut distinguer un certain nombre de stades définis à la fois par l'état de l'organogénèse du tronc et le comportement de nage de la larve. Le dernier stade larvaire se situe environ 8 heures après la fécondation (à 22°). Le tronc comporte alors tous les organes de l'adulte et la queue a une longueur d'environ 370 μ m. La bouche se trouve à l'opposé de l'extrémité distale de la queue. C'est alors qu'à la suite d'une période d'agitation fébrile, qui dure quelques secondes la queue bascule subitement si bien que son extrémité distale se trouve alors dans la même direction que la bouche

2.2. Formation de la logette

Peu de temps après (quelques secondes ou quelques minutes) intervient le deuxième évènement important de la vie des Appendiculaires : la sécrétion de la première logette. En effet, l'animal que nous avons décrit jusqu'ici est incomplet. Dans la mer, les Appendiculaires oikopleuridae vivent dans une logette sécrétée par les cellules oikoplastiques qui couvrent la partie pharyngienne et digestive du tronc. Cet épithélium sécréteur est formé de cellules

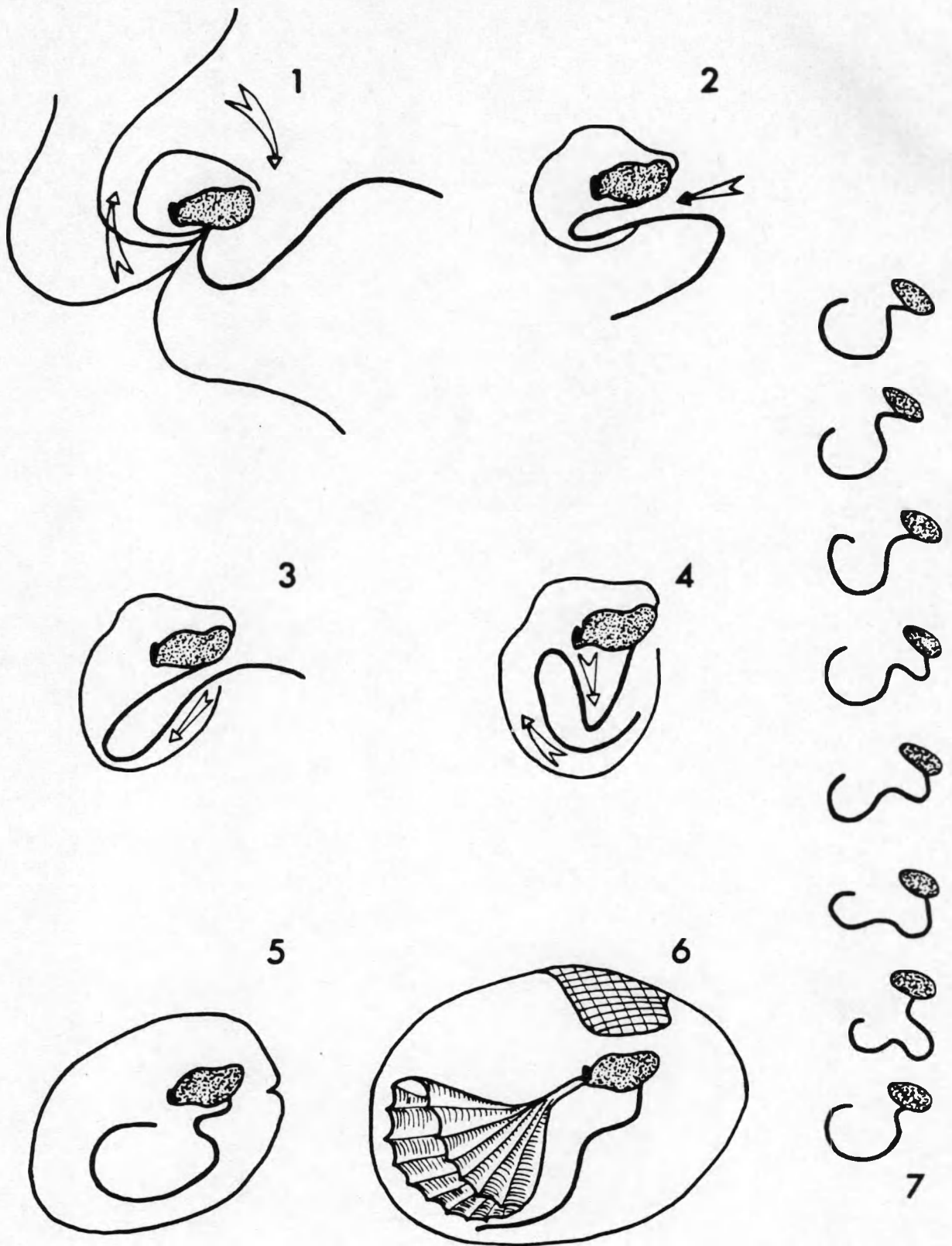


Figure 4. Phases du déploiement de la logette [1 à 6] et cycle des ondulations de la queue [7].

glandulaires ayant des allures de mosaïque. Après la bascule de la queue, il n'y a plus de division cellulaire dans cette couche et la croissance dépend seulement de l'accroissement en taille des cellules dont le nombre demeure constant.

Cette couche oïkoplastique peut être divisée en un certain nombre de zones dont les cellules ont une allure semblable. Ces différents secteurs sécrètent chacun une partie bien déterminée de la logette. Par exemple, les oïkoplastes de Eisen sécrètent les filtres d'entrée alors que les oïkoplastes de Fol sécrètent les filtres internes. La quantité de DNA qui est présente dans les noyaux de ces cellules s'accroît avec l'âge des cellules. Les différents secteurs contiennent un taux de DNA particulier. Ainsi, le noyau des cellules géantes de Fol, chez un individu mature, contiennent 1024 n alors qu'il y a seulement 128 n dans les petites cellules de la zone antéro-pharyngienne. Ce sont les cellules les plus actives qui contiennent le plus de DNA.

Peu après la bascule de la queue, la sécrétion des oïkoplastes apparaît comme une couche muqueuse recouvrant les parties antérieure et médiane du tronc. Cette couche se gonfle et l'animal entame une sorte de danse bien réglée, consistant en une agitation violente de la queue qui fait tourner l'animal sur lui-même, le tronc servant en quelque sorte de pivot. La sécrétion qui forme une bulle atteint alors un volume nettement supérieur à celui du tronc. L'animal a ce moment introduit une petite courbure de la partie proximale de sa queue entre la sécrétion et le tronc, puis fait glisser cette queue le long de la paroi interne inférieure du manchon. En même temps, la partie proximale de la queue forme une boucle à l'inverse de la précédente. Ce mouvement, qui permet à l'animal de se retrouver complètement à l'intérieur de l'ensemble mucilagineux, ne dure que 6/10 de seconde. La suite consiste en une suite d'ondulations de la queue qui va étirer et gonfler la logette. Le volume final de la logette a été calculé en l'assimilant à un ovoïde, il est d'environ 300 fois le volume du tronc (fig. 4).

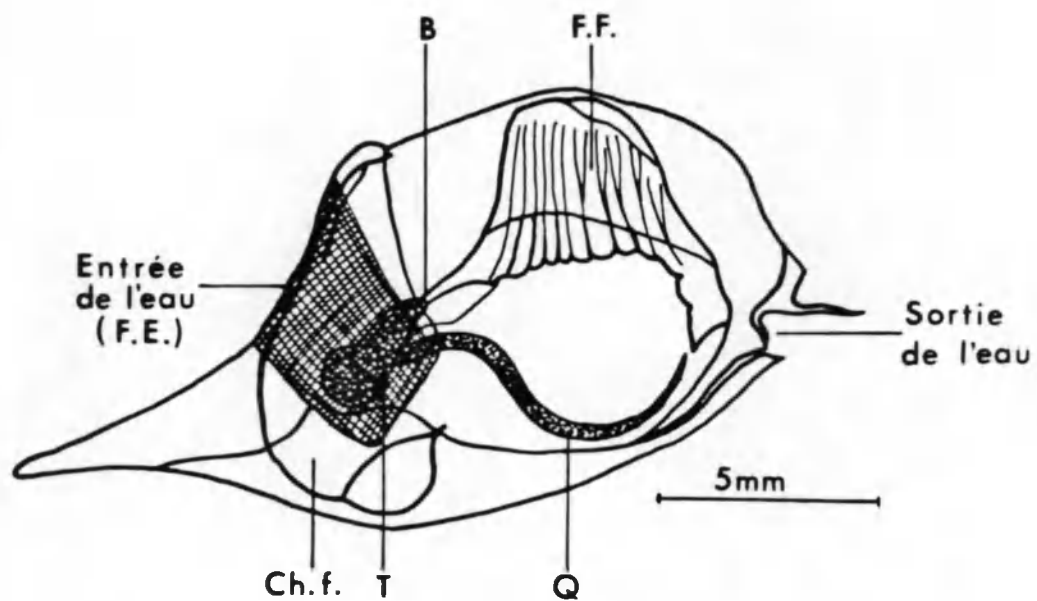


Figure 5. Dikoppleure dans sa logette. Vue latérale montrant les deux séries de filtres. B bouche, Ch.f. chambre de fuite, F.E. filtre de Eisen, F.F. filtre de Fol, Q queue, T tronc de l'animal.

3. ALIMENTATION DES APPENDICULAIRES

3.1. Fonctionnement de la logette

Les détails de la structure et du fonctionnement de la logette sont encore mal connus mais les traits principaux sont les suivants : l'intérieur de la logette consiste en un certain nombre de chambres communicantes partiellement séparées par des cloisons. L'animal est situé dans deux chambres contigües, une pour le tronc et l'autre pour la queue : Devant le tronc se trouvent les filtres internes dont les mailles sont de l'ordre de $0,1\text{ }\mu\text{m}$ et qui se terminent par un tube aboutissant à la bouche de l'animal. L'eau entre dans la logette par deux ouvertures situées au-dessus du tronc et munis de filtres plus grossiers et sort par un siphon postérieur. Les mouvements de la queue servent à créer un courant entrant qui attire l'eau et les particules en suspension dans la logette. Une première sélection est effectuée par le filtre externe qui arrête les particules trop grosses, puis l'eau pénètre dans les filtres internes qui retient les fines particules du nanoplancton et du seston. L'eau filtrée passe ensuite dans la chambre dorsale puis est expulsée à l'arrière. Les particules retenues dans le filtre sont attirées de temps en temps dans la bouche par le courant créé par les mouvements des cils des spiracles. Dans la cavité pharyngienne les particules se collent sur le film muqueux sécrété par l'endostyle et sont transportées par les cils des arcs pericoronaux. Ils parviennent ainsi à l'oesophage puis dans l'estomac (fig. 5).

Après un certain temps de fonctionnement, l'animal quitte sa logette en passant à travers le mur qui se trouve devant le tronc. Il y a peu de temps encore il était admis que l'animal quittait sa logette lorsque le piège interne était encrassé, donc inutilisable, pour en sécréter une autre. On a montré récemment que même dans une eau filtrée à $0,22\text{ }\mu\text{m}$, les Appendiculaires changent de logette alors que celle-ci n'est pas, et pour cause, encrassée. La sécrétion de la logette est un phénomène biologique continu au même titre que la respiration ou l'excrétion.

TABLEAU 1. — Chronologie de la croissance et des principaux événements de la vie chez *Oikopleura dioica*.

Temps		Longueur de la queue μ = = écart-type		Événements importants	
Jours	Heures	14°	22°	14°	22°
	0			Fécondation.	Fécondation.
	1				
	2				
	3		90 \pm 3		Éclosion.
	4		195 \pm 10		
	5		250 \pm 7		
	6	90 \pm 3	290 \pm 8	Éclosion.	
	7	150 \pm 6	345 \pm 11		
	8	180 \pm 8	370 \pm 6		Bascule queue + 1 ^{re} logette.
	9	220 \pm 17			
	10	260 \pm 9			
	11	310 \pm 12			
	18	370 \pm 7		Bascule queue + 1 ^{re} logette.	
1	24	410 \pm 15	620 \pm 80		
2		630 \pm 60	1 000 \pm 140		
3		1 040 \pm 70	1 610 \pm 370		1 ^{re} pontes.
4		1 500 \pm 85	2 300 \pm 115		Pontes.
5		1 800 \pm 40			Tous les individus ont pondu.
6		2 000 \pm 140			
7		2 100 \pm 70			
8		2 200 \pm 10			
9		2 260 \pm 30			
10		2 310 \pm 30		1 ^{re} pontes.	
11		2 350 \pm 55		Pontes.	
12				Tous les individus ont pondu.	

3.2. La nutrition

Les analyses du contenu intestinal des Appendiculaires ont permis de reconnaître des éléments appartenant à différents Coccolithorporides, Diatomées, Péridiniens, Silicoflagellés, mais de nombreux Flagellés et Ciliés nus qui sont consommés ne laissent pas de trace reconnaissable. Lorsqu'elles sont abondantes, les bactéries sont également un composant important de la ration alimentaire des Appendiculaires.

Les taux de filtration ont été calculés par différents auteurs et les résultats sont assez peu concordants du fait de la disparité des conditions expérimentales. A Villefranche, pour une température de 17°C et une concentration en particules de $2,5 \times 10^5 \mu\text{m}^3 \text{ml}^{-1}$, le nombre de millilitres d'eau filtrée par individu et par jour a varié de 0,96 pour un individu ayant un tronc de 300 μm à 50,40 pour un tronc de 940 μm . Seule une partie des particules filtrées par la logette est ingérée par l'animal, l'autre reste prisonnière des filtres. On a montré récemment qu'environ 28% des particules filtrées restent piégées.

Une fraction seulement de la nourriture ingérée est assimilée par l'Appendiculaire, le reste est rejeté sous la forme de fèces. Le taux de l'assimilation est variable avec la qualité de la nourriture proposée pendant l'expérimentation. Les études faites sur l'eau de mer naturelle ont montré qu'au moment des expériences l'assimilation était proche de 80%. Par contre des cultures du flagellé Isochrysis galbana ne sont presque pas assimilées.

Les études sur la respiration et l'excrétion sont encore fragmentaires et un bilan énergétique sérieux ne peut être établi actuellement. Les quelques données publiées permettent une estimation qui semble montrer que le carbone disponible pour la croissance d'un animal de taille moyenne se situerait aux environs de 1 μg par jour.

4. CROISSANCE

Nous avons vu que la longueur de la queue signale, lorsqu'elle atteint 370 μm environ, que l'individu a atteint un développement morphologique et physiologique suffisant pour que se produise la bascule de la queue et la formation de la première logette. Si on

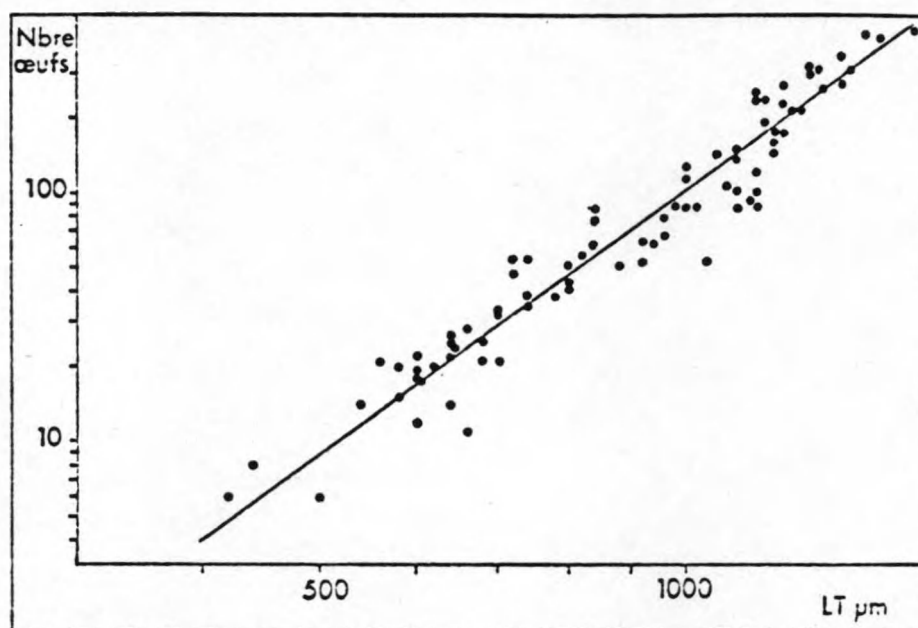


Figure 6. Relation linéaire liant la longueur du tronc et le nombre d'œufs chez Dikopleura dioica.

continue d'utiliser la longueur de la queue comme référence pour la croissance des individus, on s'aperçoit que le développement n'est pas synchrone pour tous les individus provenant d'une même ponte. Les individus d'un même âge acquièrent des tailles différentes et la libération des gamètes ne se produit pas à une taille uniforme pour tous les spécimens. On trouvera sur le tableau I la chronologie de la croissance et les principaux événements de la vie chez O. dioica.

5. FECONDITE

Le diamètre des oeufs se situe entre 97 μm et 107 μm . Il ne semble pas présenter de variations saisonnières marquées. Le nombre d'oeufs peut être très variable pour des femelles issues d'une même ponte et élevées dans un même milieu. D'autre part, pendant la saison chaude il y a un raccourcissement de la durée du cycle vital qui est généralement associé à une réduction du nombre d'oeufs. Si on porte sur un graphique les valeurs transformées : Log de la longueur du tronc en abscisse et Log du nombre d'oeufs en ordonnée, il apparaît qu'il existe une relation linéaire liant les deux variables. Le tracé de la droite de régression (A.M.R.) pour 82 individus donne les paramètres suivants : coefficient de corrélation $r = 0.9673$; pente $c = 3.5399$; ordonnée à l'origine $a = -8.6120$ (fig. 6).

6. CONCLUSION

Les Appendiculaires sont connus depuis 160 ans mais il y a moins de 10 ans que les premiers élevages ont été réalisés. Cette possibilité d'élevage pendant de nombreuses générations a permis enfin d'aborder l'étude de la biologie et de la physiologie de ces planctontes. Ces travaux se poursuivent et la maîtrise d'élevages en grand volume pourrait conduire à l'utilisation de ces animaux dans l'aquaculture.

On sait que les Appendiculaires forment parfois des "blooms" impressionnant durant lesquels leur nombre dépasse 20.000 individus au m^3 . Il a également été établi qu'ils constituent un aliment pour de nombreux poissons et surtout qu'ils forment la partie essentielle du régime de la larve de certains poissons plats dans la mer du Nord. D'autre part, les logettes abandonnées constituent de petites

enceintes contenant un concentré de nourriture dans lequel se développent rapidement ciliés et bactéries. Elles sont la proie de prédateurs, en particulier de copépodes qui viennent manger le nanoplancton prisonnier des filtres. Enfin, en sédimentant, les logettes apportent également aux animaux benthiques, une nourriture condensée facilement accessible.

66896

LES PERTURBATIONS DE L'ECOSYTEME LITTORAL A
LA SUITE DE LA CATASTROPHE DE L' "AMOCO-CADIZ".

Michel GLEMAREC

Laboratoire d'Océanographie Biologique - Institut
d'Etudes Marines - Université de Bretagne Occidentale -
F 29283 Brest.

Cette catastrophe a touché une côte de 350 kms de long aux faciès extrêmement variés, saillants rocheux qui ont fait obstacle à la progression des nappes vers l'Est, baies et rias où le pétrole s'est accumulé. Tout ce secteur s'enorgueillit de posséder une des faunes les plus riches et diversifiées qui soient, et a fait l'objet de descriptions remarquables par des précurseurs (Pruvot 1897, De Beauchamp 1914, Meheut 1924). Rien d'étonnant à ce que l'ensemble de la communauté des biologistes marins, sentimentalement très attachés à ces sites prestigieux, ait été touchée par cet événement. Nombre d'états de référence établis antérieurement à la catastrophe, seront ainsi utilisés dans le futur pour apprécier le rétablissement des structures existant au préalable.

L'impact écologique de cette pollution par hydrocarbure se traduit par trois grands types de phénomènes :

- régression des peuplements (mortalité, dégénérescence...)
- mise en place d'une succession secondaire à la suite de l'apparition d'espaces non occupés et de la modification de certains paramètres écologiques
- perturbation de paramètres biologiques (taux de fécondité, croissance...).

Ces trois phénomènes ne se mettent pas en place simultanément mais apparaissent successivement dans le temps. Cette échelle temporelle peut se doubler d'une échelle spatiale, encore faut-il distinguer le type d'organismes auxquels on a affaire.

Si les exemples choisis pour illustrer ces perturbations appartiennent à la zone intertidale, il est indéniable qu'ils sont généralisables à la zone subtidale, et peut-être à d'autres types de pollution. Ces aspects dynamiques doivent permettre d'ébaucher les scénarios de retour à des conditions normales, mais c'est encore difficile car ils sont évidemment liés à l'importance de la destruction initiale qui est fonction de paramètres complexes.

1. REGRESSION DES PEUPEMENTS.

En zone intertidale, et de part et d'autre de l'épave, est apparue une mortalité importante dès les premiers jours. C'est la partie la plus volatile de ces hydrocarbures qui est responsable de ces premières mortalités par intoxication aigue. Elles ont atteint notamment les populations sédentaires dans les sédiments ou vivant dans les anfractuosités des immenses champs de bloc, tandis que certaines populations d'animaux vagiles ont fui, c'est ce qui explique qu'aucun lieu (Pollachius pollachius) n'ait été retrouvé mort.

Par la suite, dans la plupart des sites, aucune espèce n'ayant vraiment disparu, l'analyse quantitative (biomasse) s'est avérée indispensable pour suivre l'évolution de ces cas de mortalité. Un modèle méthodologique a été mis en place à partir des Mollusques des fonds intertidaux rocheux. Après avoir tenu

compte des fluctuations saisonnières sur 20 mois, la perte initiale totale de biomasse, tant sur fonds rocheux que sur fonds meubles, est évaluée à 260.000 tonnes de poids humide. Le long de la côte touchée, ce sont 45 sites étudiés en détail qui ont permis d'évaluer la régression des peuplements plage par plage, grève par grève. La mise en place de ce modèle méthodologique est tout à fait originale. Elle met en évidence la responsabilité primordiale de la dissolution des hydrocarbures les plus légers et de l'émulsion des hydrocarbures en fines gouttellettes. Quant à l'émulsion visqueuse brune dont la répartition géographique est beaucoup moins importante, elle perd rapidement de sa toxicité et elle n'agit que par engluement.

Le vieillissement de cette émulsion avant de toucher le littoral (temps de flottation), la durée de contact avec les organismes, sont autant de facteurs à prendre en compte. Tout ceci explique que les secteurs sont touchés très différemment, de plus la sensibilité des diverses espèces aux hydrocarbures est variée. Certaines espèces ont bien résisté, c'est le cas de l'ensemble des populations adaptées aux fortes fluctuations dans les milieux saumâtres, comme dans le fond des rias. D'autres espèces sont presque intégralement détruites. La monographie de la lieue de Grève en St Eflam offre le meilleur exemple de ces mortalités massives. Certaines espèces, après avoir bien résisté, périront par la suite, c'est le cas dans les aires sédimentaires où les animaux déjà affaiblis doivent supporter des conditions déficitaires en oxygène qui leur sont fatales. Ce sont en effet dans les secteurs où la contamination du sédiment par les hydrocarbures est rémanente que les matières organiques en excès viennent se déposer.

Au niveau des peuplements algaux, c'est le facteur contact avec l'émulsion visqueuse qui semble le plus important. Par le niveau qu'elles occupent sur l'estran, ce sont en effet les algues brunes, Pelvetia canaliculata et Fucus spiralis, qui ont été les plus touchées, ceci en zone abritée où le temps de

contact est plus important qu'en zone battue. La dégradation de ces espèces n'a commencé qu'à t_3 (+) pour atteindre son maximum à t_8 . La sensibilité aux hydrocarbures est plus importante chez les algues rouges comme Catenella opuntia, Rhodothamniella floridula qui régressent dès t_1 ; les algues vertes montrent des dégénérescences à t_3 . Quant aux algues brunes des bas de l'estran, comme les Fucus serratus et les Laminaires, elles sont très peu touchées. Apparaîtront par contre la friabilité de leur thalle et l'affaiblissement de la fixation des thalles des Gigartina stellata et Chondrus crispus, qui provoqueront la perte de 50 % d'entre eux sur certains sites très localisés. Malgré cela, l'impact sur les peuplements algaux reste très modéré.

Tout en haut de l'estran, les Lichens, malgré le niveau auquel ils vivent, ont été touchés en certaines stations. Si l'investigation de ces organismes a peu retenu l'attention, on note avec intérêt la lenteur de réaction de ces organismes qui sont les résultantes d'échanges glucidiques harmonieux entre deux composantes symbiotiques; en effet, leur dégénérescence n'est apparue qu'à t_{18} .

2. MISE EN PLACE ET DEVELOPPEMENT D'UNE SUCCESSION SECONDAIRE.

Dans bien des secteurs sédimentaires, les principales espèces ayant disparu, les espaces devenus libres sont occupés peu à peu par une faune de remplacement qui n'existait qu'à l'état latent dans les conditions normales. En effet, à la suite de la première phase, il y a abondance de matière organique détritique, celle-ci ne peut être dégradée que lentement, tant les milieux sédimentaires sont saturés d'hydrocarbures (1 à 10 g/kg de sédiment). Ces dernières subissent une lente biodégradation. S'installe alors une faune tolérant parfaitement les conditions anoxiques (c'est celle qui vit à proximité des émissaires urbains). Ces petites

(+) L'échelle temporelle des modifications apportées à l'écosystème est chiffrée en nombre de mois après la date de l'échouement de l' "Amoco-Cadiz". Le 17 mars 1978 correspondant à t_0 , t_{20} par exemple correspondra à 20 mois après la catastrophe.

espèces (Polychètes Capitellidés essentiellement) sont très prolifiques et de caractère opportuniste. Elles se développent à t_8 et définissent une succession temporelle, car plusieurs espèces intérimaires sont tour à tour dominantes, ce sont : Heterocirrus bioculatus et Chaetozone setosa qui apparaissent les premières, elles sont relayées à partir de t_{14} par Capitomastus minimus qui sera dominante à t_{17} , tandis que sur des plages encore polluées (Kerdénial en Portsall) ou dans les chenaux subtidiaux des Abers ce sont Capitella capitata et Scolalepis fuliginosa qui dominent. Cette succession décrite sur les plages de l'entrée des Abers se double d'une séquence spatiale : les espèces apparaissent au bas de plage à t_8 et occupent toute la plage à t_{11} ... Cette succession secondaire se retrouve aussi dans les chenaux subtidiaux. Les premières espèces "normales" réapparaissent à t_{14} (Spio martiensis), à t_{17} (Bathyporeia spp.). Plus d'un an et demi après la catastrophe, les deux types de faune sont en présence : la faune de remplacement, témoin d'une surcharge en matière organique et la faune autochtone, qui rencontre deux difficultés : d'une part, le milieu est déjà occupé, d'autre part, les conditions du milieu ont changé. Nombre de naissains ont ainsi été recrutés durant tout l'été 1979 (t_{16} - t_{19}) avec peu de chance de survie. Un mois après dans bien des cas ils ont échoué. C'est ce que montrent les observations en milieu rocheux et sur les juvéniles de la macrofaune des sédiments. Cette succession secondaire a pour "devenir" le rétablissement d'un fac similé du peuplement existant au préalable, mais il n'est pas dit que cette reconstitution aboutisse au rétablissement de l'organisation structurale originelle. Les deux contingents sont actuellement en présence et il est difficile de prédire la structure finale. L'occupation spatiale du milieu est importante, mais nous sommes encore loin des biomasses originales, car la faune de remplacement est faite d'une multitude de petites formes.

Sur le plan général, ces successions secondaires permettent la prolifération d'espèces de type banal et la meilleure illustration en est le Crabe vert (Carcinus moenas) dont le naissain pullule et qui est ainsi amené à remplacer des espèces plus

nobles comme l'Etrille (Portunus puber) ou le Tourteau (Cancer pagurus). Malgré cela, les conditions du milieu n'ayant guère changé en milieu rocheux, on n'assiste pas à la mise en place d'une succession secondaire comme elle est décrite en milieu meuble.

Une attention toute particulière est consacrée, dans les milieux rocheux, aux dessous des blocs où la pollution est encore très visible 20 mois après la catastrophe. C'est là que vivent bon nombre de juvéniles d'espèces de Crustacés exploitables.

2.1. Cas particulier de la méiofaune :

La méiofaune des plages semble avoir été peu touchée au premier abord, encore faut-il préciser que celle-ci est composée en quasi totalité de Nématodes, organismes particulièrement résistants. Le nombre de ces Nématodes double 15 jours après la catastrophe, ils explosent entre t_3 et t_5 pour décroître ensuite. La faune des Copépodes Harpacticoïdes montre entre t_3 et t_5 des changements qualitatifs importants avec une poussée anarchique de certaines espèces, dont la plupart ne peuvent se maintenir par la suite. Cette reprise rapide en 1978, suivie d'un déclin en 1979 n'est donc pas le gage d'un maintien à longue échéance. La faune mésopsammique typique et son évolution prouvent clairement qu'il y a instabilité et que les rapports normaux de dominance entre espèces et entre groupes ne peuvent s'établir.

Les variations saisonnières des Nématodes sont plus marquées en milieu stable, où la pollution est rémanente, qu'en milieu instable fortement soumis au régime des tempêtes. La distribution des pigments chlorophylliens à l'intérieur même du sédiment reste un très bon indice de l'instabilité du milieu. Les liens trophiques avec la méiofaune sont ténus ou difficile à mettre en évidence; il est intéressant de noter cependant, parmi les Harpacticoïdes, la présence d'espèces eurytopes et sabulicoles parallèlement à la distribution de la chlorophylle A, tandis que les espèces phytophiles apparaissent avec deux mois de retard en milieu abrité où les phéopigments sont relativement élevés. La faune des périodes de calme n'est d'ailleurs pas la même qu'après les tempêtes.

En milieu rocheux et intertidal, la prolifération tout à fait anormale de Copépodes Harpacticoïdes, très tôt après la catastrophe, a pu expliquer la présence abondante de crevettes "bouquets" qui ont trouvé là une nourriture adéquate.

Ces modifications de la méiofaune sont donc transférables au deuxième type de phénomène, elles sont réalisées bien évidemment sur une échelle de temps beaucoup plus réduite que pour la macrofaune, ce qui s'explique par la très faible longueur de vie des organismes.

2.2. Cas particulier des marais maritimes :

Il n'y a pas eu d'étude de l'ensemble des marais touchés et l'effort a été porté sur les marais de l'Ile Grande, où sont regroupées nombre d'observations. Le couvert végétal a été doublement altéré par les hydrocarbures et par les opérations de nettoyage. L'agression a été très variable, mais dans la plupart des cas, l'atteinte est réelle et la régénération des populations survivantes reste partielle à t_{20} . C'est le seul scénario encore visible, car le schéma classique de développement d'une succession secondaire, à la suite de l'apparition d'espaces non occupés, avec notamment homogénéisation de la végétation et dominance d'espèces intérimaires, ne s'applique pas encore. La compaction secondaire due au piétinement et au passage d'engins sur le schorre reste un facteur important du retard dans ce phénomène de rétablissement. Dans le cas de cette flore des marais, l'impact se réfère encore aux deux premiers phénomènes cités.

Les peuplements bactériens sont suivis sur la slikke, à la surface du schorre et dans la rhizosphère. Leur analyse reste complexe, mais nous pouvons déjà dire que la présence d'hydrocarbures en surface ne modifie en rien l'évolution annuelle des peuplements, les germes hétérotrophes sont moins nombreux qu'en condition normale sur la slikke, deux à trois fois plus nombreux sur le schorre. Les genres dégradant les hydrocarbures sont partout et leur nombre n'est vraiment lié à la teneur en hydrocarbures que lorsque la pollution est très importante. Cette microflore ne peut dégrader les hydrocarbures que dans des conditions

de bonne oxygénation; si elle a commencé, cela ne signifie pas qu'elle sera totale; la lenteur de dégradation s'expliquant partiellement par le rôle inhibiteur du pétrole sur la vitesse de croissance et sur l'activité enzymatique de cette microflore adéquate.

3. LA PERTURBATION DE PARAMETRES BIOLOGIQUES.

Il n'est guère possible de développer ce troisième grand phénomène. En effet, il n'a guère été étudié chez les Invertébrés, ces analyses ayant essentiellement été faites chez les Poissons. Cet aspect est abordé indirectement pour les recrutements nuls ou faibles qu'ont présentés certaines espèces en 1979. L'ensemble du milieu affecté a encore énormément de difficultés à recruter normalement.

Il est possible d'évoquer ici, dans les modifications des paramètres biologiques, le fait que certains organismes aient pu développer, en réponse à ce stress, une stratégie de compensation. Il a été noté chez les Fucales une stimulation de la production de pentadécane biogène, ainsi que les taux de croissance les plus élevés dans les stations les plus polluées. Les Phanérogames des marais touchés ont également produit une quantité importante de graines en 1979. Dans le même ordre d'idées, est apparue une croissance plus rapide des juvéniles d'Eurydice spp. (Isopodes) dans les premiers mois qui ont suivi la catastrophe. Mais peut-être ne s'agit-il là que d'une accélération de croissance due à l'excès de nourriture disponible?

4. CONCLUSION.

La catastrophe de l' "Amoco Cadiz" est responsable d'une lourde perte initiale au niveau des peuplements animaux. Les phénomènes de succession secondaire, témoins des déséquilibres importants, se sont mis d'autant plus rapidement en place que l'on a affaire à de petits organismes à cycle de vie court.

Au contraire, les peuplements algaux ont relativement peu souffert et un seul phénomène de compétition interspécifique a été observé à Porstall : la descente sur l'estran rocheux de Fucus

serratus venant occuper la place de Gigartina stellata disparue. La situation est en cela très différente de celle d'après le "Torrey-Canyon", qui était dominée par la prolifération des algues vertes. Ces dernières avaient alors occupé les espaces laissés disponibles à la suite de la destruction des algues brunes par les hydrocarbures et par les dispersants utilisés en 1967.

Quant aux Phanérogames des marais, seule leur régénération est apparue et les phénomènes de succession secondaire sont encore peu sensibles 20 mois après la catastrophe. Ils sont beaucoup plus développés au niveau des peuplements animaux vivant dans les zones où la pollution est rémanente. Dans ces secteurs particuliers, il n'y a encore que de faibles indices d'un retour à une situation normale, comme elle peut l'être ailleurs.

66897

RECHERCHES DE BIOLOGIE MARINE DANS LES TERRES
AUSTRALES ET ANTARCTIQUES FRANCAISES.

Alain GUILLE

Muséum national d'Histoire naturelle - 55, rue Buffon -
75005 Paris.

Le titre de cette conférence était ambitieux; l'exposé résumé ici aborde surtout les recherches menées dans le domaine littoral. Ces recherches sont conçues à partir des quatre bases permanentes qu'entretient la France dans l'Antarctique : la base de Dumont d'Urville en Terre-Adélie, celles de Port-aux-Français aux îles Kerguelen, d'Alfred Faure dans l'île de la Possession (îles Crozet) et enfin de Martin de Vivies dans l'île Amsterdam. Le volet océanographique est assuré par le navire "Marion-Dufresne", de 115 mètres de long, qui est également le navire de relève des bases antarctiques.

Les buts de la biologie marine dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) sont de deux ordres :

- l'inventaire, qualitatif et quantitatif (densités et biomasses) de la faune et de la flore; la reconnaissance des communautés (ou biocoenoses), leur structure, leur place dans l'écosystème marin antarctique.

- le fonctionnement de cet écosystème, fonctionnement particulier en raison des caractères de l'environnement. Il s'agit en fait de mettre en évidence les adaptations écophysiologiques à cet environnement froid et surtout homotherme par l'étude de l'action des facteurs physico-chimiques sur le cycle biologique : reproduction, croissance, longévité, nutrition, métabolisme... L'intérêt particulier de la biologie marine dans l'Antarctique, outre celui d'une biologie comparée à différentes latitudes, réside dans la vérification d'une idée "reçue" - l'exceptionnelle richesse de la chaîne alimentaire marine dans l'Antarctique - idée, nous le verrons, sinon fausse du moins à moduler.

Quelques-unes seulement des études réalisées seront présentées, à titre illustratif, en suivant la succession des niveaux trophiques de la chaîne alimentaire.

1. HYDROLOGIE, PRODUCTION PRIMAIRE PELAGIQUE.

Prenant modèle sur les mers tempérées et tropicales où l'approvisionnement en sels nutritifs fixe le niveau de la photosynthèse du phytoplancton, certains auteurs ont hâtivement assimilé l'Antarctique à une région de haute production; en effet, au pourtour du continent, vers 65° S, les eaux profondes remontent vers la surface, le flux d'eau mis en jeu étant sans commune mesure avec les résurgences côtières intertropicales de surface, très limitées. Quelques mesures directes de production effectuées très près des continents antarctique et sud-américain, l'abondance des baleines avant que l'homme ne les extermine, et la présence d'essaims de crustacés pélagiques (krill) qui leur servaient de nourriture ont ancré cette hypothèse.

Spécialisé dans l'étude de la dynamique de la production planctonique des régions d'upwelling, le groupe "Médiprod" du CNRS ne pouvait pas ne pas s'intéresser à la région antarctique d'ailleurs fort peu connue. Elle offre en effet un type d'écosystème opposé à ceux généralement étudiés : à priori les facteurs limitants à ces latitudes élevées ne sont pas les sels nutritifs mais la température et, du moins de façon saisonnière, la lumière. Deux campagnes baptisées "Antiprod" ont eu lieu suivant

un axe N-S, à une longitude proche des Kerguelen, des 40° aux limites du pack (62°) et ont mis en évidence deux résultats importants allant à l'encontre des idées reçues.

1.1. Distribution des masses d'eau et disposition des fronts hydrologiques.

Rappelons tout d'abord la structure classique de l'océan antarctique, auquel la rareté des terres émergées confère une grande homogénéité. Ce vaste domaine comprend deux régions concentriques séparées par la convergence antarctique ou front polaire : au Sud, la région antarctique et au Nord la région subantarctique, zone de transition vers l'univers tropical. Les vents sont commandés par le champ de pression : ceinture de basses pressions entre 60° S et 70° S, hautes pressions sur le plateau antarctique d'une part et en zone subtropicale d'autre part. Il en résulte un double système du continent, et plus au Nord, vers 35° S, le régime permanent des vents d'Ouest (quarantièmes rugissants des navigateurs). Le flux moyen d'eau de la couche d'entraînement du vent est, en raison de la rotation de la terre et du gradient méridien de densité, orienté à 90° à gauche de la direction du vent. Les eaux superficielles proches du continent ont ainsi une composante dirigée vers le Sud alors que c'est une dérive vers le Nord qui affecte la plus grande partie des eaux antarctiques. A la limite de ces deux systèmes, les eaux de surface s'écartent provoquant un mouvement de remontée de l'eau profonde qui constitue la divergence antarctique.

Les campagnes Antiprod ont montré que la structure des fronts hydrologiques au niveau de Kerguelen n'était pas celle décrite classiquement. Il y a un passage très rapide de la région antarctique à la région subtropicale ce qui escamote le domaine subantarctique normalement caractérisé dans l'océan Indien par une eau superficielle de faible salinité (31,7 à 34‰). Cette transition s'effectue en moins de 3° de latitude et une étude fine permet de montrer qu'il y a en fait accollement des deux fronts, convergence antarctique et convergence tropicale.

1.2. Production primaire pélagique.

L'activité des producteurs primaires dépend, outre de l'hydrologie, de la disponibilité de nutriments minéraux et de celle d'une quantité suffisante d'énergie lumineuse.

La distribution des éléments minéraux dans l'Antarctique, et plus spécialement au niveau des Kerguelen, est caractérisée par l'énorme réservoir minéral des eaux superficielles enrichies par les remontées d'eau profonde. La richesse en phosphates et en nitrates est donc corrélée avec l'eau de fond antarctique qui remonte vers le Nord. La convergence représente une barrière entre les eaux subtropicales chaudes et oligotrophes et les eaux antarctiques froides et fertiles. Il y a en revanche un problème de silice : au niveau des Kerguelen le taux des silicates est faible en surface, il augmente considérablement avec la profondeur et remonte vers la surface à l'approche du continent antarctique.

En dépit de l'énorme réservoir nutritif et des bonnes conditions d'éclairement en fin d'été austral (énergie en surface équivalente à celle du mois de mars en Méditerranée) la production phytoplanctonique est très basse : entre $0,1$ et $0,5 \text{ gC.m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Une illustration spectaculaire de la rareté du phytoplancton est fournie par la grande transparence des eaux : très basse près du continent antarctique, elle s'élève rapidement en région océanique; le 1 % d'énergie de surface se situe entre 70 et 100 mètres de profondeur, valeurs à rapprocher de la Méditerranée.

Il apparaît que si la lumière, la turbulence des eaux, la température n'ont pas de valeurs optimales tout au long de l'année, la faible teneur de la floraison phytoplanctonique reste à expliquer. Un déficit en substances traces tels certains métaux ou vitamines est évoqué. Celles-ci seraient présentes au voisinages des terres émergées où la production primaire est forte. Ces substances traces seraient apportées par les rivières des îles subantarctique et les glaces du continent antarctique.

2. PRODUCTION PRIMAIRE BENTHIQUE.

Nous nous limiterons à la production primaire macrobenthique, c'est à dire les algues pluricellulaires en n'évoquant que les grandes directions de recherche. Les algues prennent un développement considérable le long du littoral subantarctique et antarctique, représentant des biomasses énormes, principalement avec les Macrocystis et les Durvillea. Trois directions de recherche caractérisent l'activité des TAAF en ce domaine :

- les relations algues/environnement; recherches écophysiologiques destinées, comme pour les autres niveaux trophiques, à comprendre les particularités de la chaîne marine antarctique, notamment les raisons du gigantisme. L'effort est donc porté sur les mesures des paramètres physico-chimiques de la zone littorale et leurs influences sur le cycle biologique.

- l'estimation du stock d'algues d'intérêt économique : estimation spatiale (photographie aérienne, utilisation de données satellites), estimation pondérale par analyses chimiques de la production d'alginate et carragheénanes.

- enfin biosystématique et biogéographie des algues australes faisant appel à l'écophysiologie de chaque étape des cycles biologiques et à l'ultrastructure.

3. BENTHOS.

Ici aussi nous nous limiterons à quelques exemples de recherches sur le macrobenthos. Celui-ci est caractérisé par une grande richesse pondérale, généralement une faible diversité spécifique compensée soit par un gigantisme des espèces soit par une abondante représentation numérique.

	Biomasses (poids sec décalcifié)
Régions antarctique et subantarct.	50 g / m ²
arctique	20 g / m ²
tropicale	10 g / m ²
Méditerranée	5 g / m ²
	(valeurs moyennes sur les plateaux continentaux).

Le benthos antarctique présente de nombreuses particularités adaptatives, nous en soulignerons trois ici classiquement admises mais sujettes, comme nous le verrons, à discussion!

3.1. Le gigantisme et le nanisme.

Les anomalies dimensionnelles du benthos antarctique sont liées aux conditions du milieu.

Les nombreux cas de gigantisme s'expliquent essentiellement par les températures basses qui entraînent une maturité sexuelle tardive et donc une croissance prolongée. Inversement les espèces tropicales tendent à avoir une croissance accélérée et à atteindre rapidement leur maturité sexuelle, donc à être de taille relativement petite. A cet effet thermique dans la croissance juvénile s'ajoute dans de nombreux cas une exceptionnelle longévité des adultes. On constate par ailleurs un pourcentage important de formes géantes correspondant à des organismes à squelette siliceux (par ex. les Eponges Hexactinellides) favorisés par le taux élevé de silice disponible dans l'eau de mer.

Les espèces atteintes de nanisme appartiennent par contre pour la plupart à des groupes zoologiques ayant de grands besoins en carbonate de calcium pour l'élaboration de leur squelette. A la difficulté de précipitation en eau froide du CO_3Ca à partir du SO_4Ca s'ajoute, dans l'Antarctique, l'absence d'apports calcaires par les eaux des cours d'eau des terres émergées; par contre celles-ci déversent des concentrations énormes de silice.

3.2. Le développement direct.

L'accroissement du nombre des espèces à développement direct et corrélativement la rareté des larves d'Invertébrés benthiques dans le plancton est un phénomène bipolaire. Cependant dans les régions arctiques, le développement direct résulte généralement de la ponte de gros oeufs riches en vitellus alors que dans l'Antarctique celui-ci se produit par incubation.

Ce phénomène peut être expliqué selon Thorson comme une adaptation à la brièveté du cycle planctonique dans les régions polaires. Les larves pélagiques ne peuvent se nourrir qu'à condi-

tion que leur libération et leur développement soient suffisamment synchrones avec la poussée phytoplanctonique annuelle brève, comme nous l'avons vu. Le développement direct a l'avantage de soustraire le benthos aux problèmes trophiques de la vie pélagique.

3.3. La nécrophagie.

On constate également une plus grande proportion d'espèces nécrophages dans l'Antarctique, parmi lesquelles on peut distinguer :

- les nécrophages permanents interprétés comme une adaptation à un type de nourriture toujours présent et comme un régime plus économique du point de vue énergétique que la prédation.

- les nécrophages saisonniers qui traduisent une adaptation remarquables aux conditions trophiques saisonnièrement défavorables : oligotrophie hivernale, cycles zoo- et phytoplanctoniques discontinus et brefs.

Dans les dix dernières années, les recherches sur le benthos ont été menées principalement à Kerguelen. L'inventaire faunistique du plateau continental a été mené de manière intensive, à l'aide d'une petite vedette, "La Japonaise", pour les deux principaux golfes intérieurs, le Golfe du Morbihan et le Golfe des Baleiniers, où plus de 350 stations de prélèvements ont été réalisées entre le littoral et les profondeurs plus grandes (200 m). Le "Marion Dufresne" a permis la prospection, en mer ouverte, tout autour de l'archipel, à l'aide de près de 300 prélèvements. Les collections rassemblées sont étudiées par une vingtaine de spécialistes des différents groupes zoologiques. Outre des données bionomiques et quantitatives, le programme synécologique a donné lieu à d'autres recherches relatives à la structure et à l'évolution des peuplements soit considérés dans leur ensemble soit en isolant un groupe zoologique particulier.

Par exemple pendant deux années, l'évolution des populations d'Annélides Polychètes et d'Echinodermes a été suivie dans une station du golfe du Morbihan, par 50 m de profondeur, dans le peuplement des "vases à Amphicteis gunneri". Les données recueillies, traitées par l'analyse générale (distance euclidienne et coefficient de corrélation de rang), ont mis en évidence une répartition en mosaïque de la faune liée à la présence de concen-

trations de spicules d'éponges dans le substrat, et également une évolution brusque des peuplements à la suite d'entrées d'eau océanique dans le Golfe (tempêtes).

La seconde direction de recherches, écophysiological, se poursuit actuellement et consiste à rassembler le maximum de données biologiques sur le maximum de benthontes de manière à arriver à une approche aussi précise que possible des adaptations et de la dynamique de la faune benthique subantarctique.

Quelques exemples résumés :

- L'étude du cycle biologique du crabe Halicarcinus planatus. Le milieu antarctique et subantarctique est très pauvre en Crustacés Décapodes et à Kerguelen on ne connaît qu'une seule espèce de crabe, à carapace molle, très peu calcifiée. Ce caractère est lié, bien évidemment, à la pauvreté en CO_3Ca des eaux de Kerguelen et au métabolisme particulier du calcium chez ce crabe.

- L'étude des populations de 2 espèces de Polychètes, l'une géante, l'autre naine. Amphicteis gunneri, espèce leader de la principale communauté benthique du Golfe du Morbihan, a une densité pouvant atteindre 2.000 ex./m². C'est une espèce cosmopolite : présente en abondance des côtes de Norvège à la Floride et jusqu'à l'Antarctique où toutefois elle se présente sous une forme naine. L'étude d'une espèce cosmopolite, la biologie comparée d'une espèce dans les divers districts de son aire de répartition, sous différentes latitudes et climats, conduit à mieux comprendre comment agissent les facteurs limitant la répartition des espèces marines. Le nanisme de la forme kerguéleenne d'Amphicteis gunneri est dû sinon à l'arrêt du moins à un ralentissement très important de l'alimentation au cours de l'hiver austral. Le facteur limitant, dans le cas de cette espèce limivore microphage, est lié à la réduction des apports phytoplanctoniques au niveau du fond, et non à la température. La croissance pondérale, nulle pendant l'hiver, peut reprendre brusquement à la suite d'entrées d'eaux océaniques dans le Golfe, aussi froides sinon plus froides que les eaux ambiantes, mais chargées de particules nutritives matérialisées par de hautes teneurs en phosphates et en nitrates. La longévité moyenne d'Amphicteis gunneri est de l'ordre de trois ans à Kerguelen, longévité très comparable à celle des formes

tempérées ou tropicales. En revanche la maturité sexuelle intervient dès la première année et se maintient au cours des trois années de vie permettant ainsi de compenser le nanisme de l'espèce par une reproduction quasi-continue et de grandes densités de populations.

Exemple inverse, l'espèce géante Aglaophamus ornatus a une croissance très lente et par contre une extraordinaire longévité, en moyenne 20 ans, mise en évidence par l'étude des stries de croissance des mâchoires, trois à sept fois supérieure à la longévité des espèces tempérées ou tropicales du même genre. Seule donc celle-ci permet d'expliquer le gigantisme.

- L'étude de l'incubation a été abordée chez un oursin de la zone intertidale à Kerguelen, Abatus cordatus, et à cette occasion une nouvelle direction de recherche a été suivie, l'évolution de la constitution biochimique des différents organes en fonction du cycle biologique. Cet oursin présente en permanence, comme les espèces à cycle reproducteur court, tous les stades de la spermatogénèse et de la croissance ovocytaire. Cette faculté compense l'incapacité des mâles et des femelles à stocker des substances nutritives dans les gonades. Abatus cordatus incube ses oeufs dans les pétales ou ambulacres dorsaux et les modalités de cette incubation sont totalement différentes de celles d'un autre oursin incubant tropical, Cassidulus caribbearum. Aussi la signification adaptative de l'incubation, dans des milieux aussi différents que les Caraïbes et Kerguelen, reste à apprécier.

Les recherches les plus récentes menées sur le benthos des îles Kerguelen concernent deux nouvelles directions : le métabolisme respiratoire et la nutrition.

Le métabolisme respiratoire est envisagé essentiellement dans le but de mieux appréhender la structure de l'écosystème benthique. Les rapports entre ses divers constituants peuvent être approchés par différentes voies : en terme de rapports de densité et de biomasse, en terme de rapports trophiques, ou enfin en terme de bilan énergétique. L'écosystème est envisagé comme une collection de séquences métaboliques utilisant et restituant plus ou moins d'énergie. Il s'agit donc de déterminer l'importance relative

des groupes floristiques et faunistiques en utilisant des unités communes faisant intervenir la masse et le métabolisme. Des mesures sont donc en cours d'estimation, in situ et au laboratoire, de la consommation d'oxygène de la microflore et des bactéries, du méiobenthos, et des espèces dominantes du macrobenthos.

Parallèlement une étude de la composition biochimique des espèces les plus abondantes des communautés benthiques a pour but, par une comparaison de résultats similaires sous d'autres latitudes (Pacifique tropical, Floride, Méditerranée, Golfe de Gascogne) sur des espèces à large répartition ou plus simplement congénériques, d'établir une relation composition biochimique/ environnement/ position taxonomique, de traiter le problème des caractéristiques biologiques antarctiques au niveau biochimique, exprimer la valeur énergétique de ces espèces au sein de leurs communautés.

Au niveau de la nutrition, deux thèmes de recherche ont été récemment abordés : l'un d'histologie-cytologie comparée, l'étude des structures et enzymes digestives chez des Holothuries et Actinies antarctiques et tempérées, l'autre l'étude des sites d'absorption des sucres, la localisation et le dosage du glycogène chez les deux mêmes groupes, et également chez les Eponges. L'étude histologique de quelques espèces d'Eponges et d'Actinies antarctiques actuellement en cours permet de penser qu'il existe des adaptations tissulaires aux eaux constamment froides. Ces adaptations concernent essentiellement le métabolisme et ont pour conséquence une modification des comportements tissulaires, notamment en ce qui concerne le stockage et l'utilisation des substances de réserve comme le glycogène, source usuelle d'énergie dans tous les processus métaboliques et morphogénétiques du règne animal.

Cette rapide revue, très incomplète, des recherches menées en biologie marine dans les Terres Australes et Antarctiques Françaises, ne peut donner qu'une image déformée de celles-ci. On trouvera dans la bibliographie, également très sommaire, ci-jointe des données complémentaires. Ces recherches font et ont fait appel à de nombreux chercheurs français et étrangers. Elles

sont réalisées grâce au soutien logistique et financier de la Mission de Recherche des TAAF.

4. BIBLIOGRAPHIE.

- ARNAUD, P.M.- Contribution à la bionomie marine benthique des régions antarctiques et subantarctiques. *Téthys*, 6 (3), 465-656, 1974.
- DESBROYERES, D.- Cycle biologique de quelques Annélides Polychètes en milieu subantarctique. Thèse spécialité Univ. P. & M. Curie, 65 p., 1976.
- GUILLE, A. et SOYER, J. (éditeurs).- Le benthos du plateau continental des îles Kerguelen. CNFRA, 42, 327 p. (ouvrage collectif), 1977.
- HUREAU, J.C. (éditeur).- Prospections en océanographie biologique et bionomie benthique aux abords des îles Kerguelen et Crozet. CNFRA, 39, 160 p. (ouvrage collectif), 1976.
- MAGNIEZ, P.- Le cycle sexuel d'Abatus cordatus (Echinoidea, Spatangoida) : Modalités d'incubation et évolution histologique et biochimique des gonades. Thèse spécialité Univ. P. & M. Curie, 82 p., 1980.
- RICHER DE FORGES, B.- Etude du crabe des îles Kerguelen : Halicarcinus planatus (Fabricius). Thèse spécialité Univ. P. & M. Curie, 67 p., 1976.

66898

LA REPRODUCTION CHEZ LES LAMELLIBRANCHES :
ACTION DES FACTEURS EXTERNES.

Pierre E. LUBET

Laboratoire de Zoologie, Université de Caen
14032 Caen.

Les Lamellibranches offrent un intérêt biologique exceptionnel car ils présentent tous les comportements sexuels : gonochorisme, hermaphrodisme synchrone ou asynchrone avec un seul ou plusieurs changements de sexe. Leur intérêt économique est évident, soit par la présence de stocks importants exploités par dragages (coquilles St-Jacques, praires, huîtres, moules, etc...), soit par la pratique de la mytiliculture, de l'ostreiculture ou de nouvelles cultures (palourdes, clams). Il est donc important de connaître l'action des facteurs internes et externes qui contrôlent la reproduction : départ du cycle sexuel, gamétogenèse, ponte ou spermiation, vie larvaire et métamorphose des véligères.

Nous limiterons cet exposé à quelques espèces d'intérêt commercial : huîtres, moules, coques. L'action des facteurs externes sera envisagée sous deux aspects complémentaires : biogéographique et expérimental.



Figure 1 : Limites thermiques théoriques d'un Mollusque marin
 Ti = Température létale inférieure, Tg = Température d'initiation de la gamétogenèse (Gam), Tp = Température de ponte, Ts = Température sublétale, TL 50 = Température correspondant à la mortalité de 50 % de la population, TS = Limite létale supérieure (100 % de mortalité de la population).

1. ETUDE BIOGEOGRAPHIQUE.

L'amplitude des cycles sexuels d'espèces à vaste répartition géographique latitudinale varie suivant une cline thermique encore que d'autres facteurs puissent intervenir comme la photopériode, la productivité primaire, la salinité, etc...

L'action de la température peut être schématisée pour chaque espèce suivant la Fig. n° 1. Il convient de distinguer (Fry, 1955) une température létale maximum et minimum limitant l'expansion géographique de l'espèce. Les travaux de Bodoy et Massé (1977), Massé et Ansell (1978), Massé et Guérin (1978), Ansell et al. (1979) ont montré qu'il existe chez les Lamellibranches une plage limite inférieure nécessaire à la ponte et une plage limite supérieure correspondant à la température létale définie par le T.L. 50 et le T.E. 50 (températures respectivement compatibles à la survie ou à l'enfouissement de 50 % de la population). Cette plage correspond à une zone de stress thermique aigu où la population est directement en danger de disparition. Avant cette limite, on peut définir une zone thermique sublétale où, dans l'ordre croissant des températures, on observe le blocage de la gamétogenèse, l'absence d'émissions de gamètes, le blocage de l'embryogenèse et l'absence d'éclosion.

Les travaux de ces auteurs, effectués sur des espèces vicariantes (Venus gallina et Venus striatula) ou sur des populations de la même espèce vivant dans les régions septentrionales (Ecosse) ou méridionales (Méditerranée) de leur aire de répartition ont permis d'établir que les espèces intertidales sont plus résistantes aux écarts thermiques que celles qui sont constamment immergées. "Il existe un effet saisonnier d'acclimatation thermique modifiant les valeurs T.L. 50. Toutefois ce dernier est moins marqué ou presque absent chez les espèces à faible taux métabolique (V. gallina, V. striatula, Corbula gibba). Cette faible sensibilité aux écarts thermiques, traduite par le faible effet d'acclimatation, s'accompagnerait d'une tolérance thermique supérieure à celle que l'on pourrait prédire d'après la position bathymétrique de l'espèce". (Ansell, Bodoy et Massé, 1979). Il existe donc, pour les espèces à vaste répartition géographique,

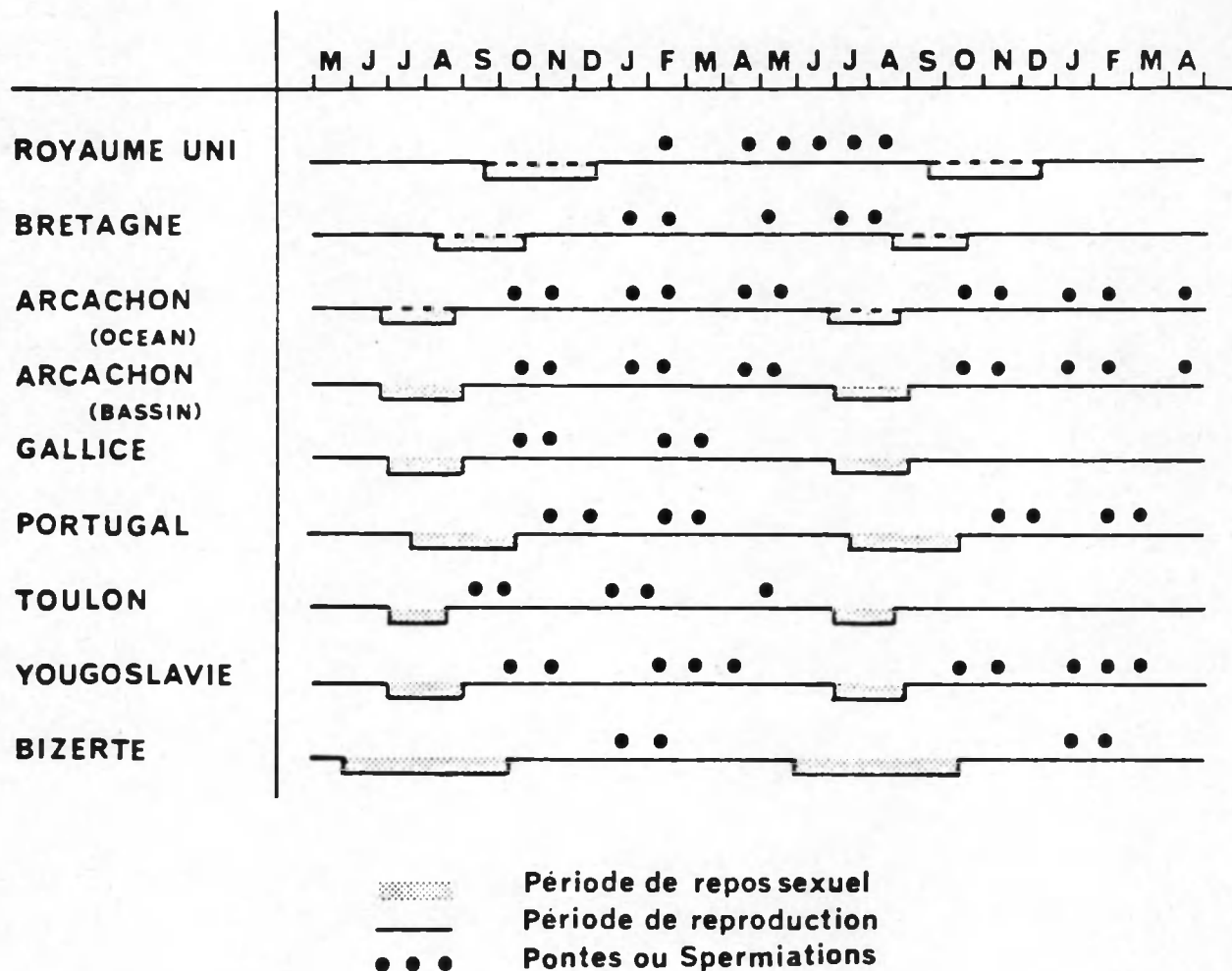


Figure 2 : Durée du cycle de reproduction et de la période de repos sexuel de Mytilus galloprovincialis, en différentes stations de son aire de répartition. Royaume-Uni : Seed 1971; Bretagne Nord : Lubet, 1970; Arcachon : Lubet, 1959; Galice : Andreu, 1958 et Lubet, 1959; Portugal : Lubet; Toulon : Bourcart et Lubet, 1963; Yougoslavie : Brenko, 1972.

une tolérance thermique, relativement élevée (eurythermie). On trouve, par exemple, Mytilus edulis au voisinage du Cap Nord où la température estivale de l'eau ne dépasse guère 4 - 5° C, alors qu'elle est très abondante dans le Bassin d'Arcachon qui semble être la limite sud dans des eaux atteignant 22 à 23° C en été. La même observation pourrait être faite pour l'huître plate (Mer du Nord, Atlantique, Méditerranée), pour l'huître japonaise, etc...

Un problème se pose alors pour ces espèces, la tolérance thermique ne pouvant tout expliquer. Loosanoff (1951) a été le premier à émettre l'hypothèse de l'existence, dans l'aire de répartition géographique de l'espèce, de "races physiologiques" distinctes par leur preferendum thermique (température minimale de ponte). En d'autres termes, existe-t-il une sélection des génotypes en fonction d'une cline thermique?

1.1. Variations de la durée du cycle sexuel dans l'aire de répartition géographique.

L'étude d'un cycle sexuel doit se fonder sur des recherches histologiques et statistiques permettant de déterminer les événements suivants :

- la reprise de l'activité génitale après la période de repos sexuel,
- la maturité et l'émission des gamètes (ou des larves),
- la restauration des gonades -quand elle existe - et l'acquisition d'une nouvelle maturité, etc...
- l'arrêt des phénomènes sexuels.

1.1.1. Mytilus edulis (L.) et M. galloprovincialis (Lmk.) (Fig. 2).

M. edulis se reproduit en juillet-août dans la région la plus septentrionale de son aire ($t^{\circ} = 4 - 5^{\circ} \text{ C}$); cette période s'allonge en mer du Nord (mai-août) et, sur les côtes de France, la reproduction s'effectue en hiver et au printemps. Même en tenant compte d'une sélection possible des génotypes en fonction de la température ("races physiologiques"), il est clair que cette

espèce, peut-être d'origine boréale, a une préférence marquée pour les basses températures. Au-dessus de 17-18° C, le cycle sexuel s'arrête et le tissu de réserve commence à se développer et à accumuler des réserves qui seront utilisées pour le prochain effort de reproduction (Lubet 1959, 1976).

M. galloprovincialis, sympatrique de la précédente sur les côtes de la Manche occidentale (Irlande, Royaume-Uni, France), de l'Atlantique (France) est présente sur les côtes d'Espagne, du Portugal, du Maroc, en Méditerranée, en Adriatique et en Mer Noire. On la rencontre sur les côtes de l'Afrique du Nord (Algérie, Tunisie septentrionale), mais elle ne dépasse pas vers l'Est le Cap Bon. Comme pour l'espèce précédente, le cycle sexuel printanier et estival dans la région septentrionale de son aire de répartition devient hivernal dans le Sud (Portugal, Tunisie). Au-dessus d'une température de 17-18° C le cycle sexuel s'arrête progressivement, alors qu'une température de 7 à 8° C est nécessaire pour observer des pontes ou spermiations.

1.1.2. Cerastoderma glaucum (Brug.)

Le cas de la Coque (C. glaucum) est particulièrement instructif; il a été bien étudié par Boyden (1970), Gimazane (1970), Zaouali (1974) et Ivell (1979). Cette espèce euryhaline se rencontre depuis la mer du Nord jusqu'en Méditerranée où les lagunes tunisiennes semblent constituer la limite sud de son aire de répartition. Après une période de repos sexuel hivernale, la maturité sexuelle est atteinte en juin-juillet dans les régions septentrionales alors qu'à l'inverse, en Tunisie, la reproduction est surtout hivernale ou printanière avec un cycle sexuel plus étalé, la période de repos sexuel ayant lieu en été, période catastrophique pour les populations de coques, car les températures dans les lagunes atteignent des valeurs proches du T.L. 50 et du T.E. 50. Néanmoins, les mortalités massives estivales sont compensées par un très fort recrutement hivernal et printanier, ce qui permet à la densité de la population de se maintenir.

Cette espèce a donc un preferendum thermique beaucoup plus élevé que la moule, le cycle sexuel s'arrêtant pour des tempé-

ratures de 24-25° C, mais son comportement sexuel est assez superposable dans la mesure où nous observons une période de reproduction estivale dans les régions septentrionales de son aire de répartition, alors que dans sa limite méridionale (Tunisie) elle est beaucoup plus étalée : allant de l'automne à la fin du printemps suivant.

1.1.3. Ostrea edulis (L.) et Crassostrea gigas (Thbg).

Dans le domaine septentrional de son aire de répartition, O. edulis présente un cycle de reproduction estival avec une seule émission de larves. Dans le domaine méridional (Arcachon - France, Galice - Espagne) il peut y avoir deux émissions, l'une à la fin du printemps, l'autre en automne, séparées par une restauration de la gonade. Toutefois, la température d'émission des larves (O. edulis) et de ponte ou spermiation (C. gigas) est beaucoup plus élevée que pour la moule ou la coque. Nous aborderons ce problème ultérieurement. Enfin, les recherches de Marteil (1960) sur Ostrea edulis et de Le Dantec (1968) sur Crassostrea angulata ont montré que l'élévation des température de l'hiver et du début du printemps conduisait à des maturités plus précoces. Les mêmes observations ont été faites chez Cerastoderma par Gimazane (1971). La température agirait donc ici en augmentant la vitesse de la gamétogenèse.

1.1.4. Conclusion.

Les espèces que nous avons étudiées montrent, en fonction d'une cline thermique, des variations importantes des séquences du cycle sexuel. On peut alors parler d'espèces à *preferendum* "froid", "tempéré" ou "chaud", en définissant pour chacune d'entre elles une température minimale de reprise de gamétogenèse, de maturité, de ponte ou spermiation et de la vie larvaire.

La température ne semble agir de façon significative pour augmenter la vitesse de la gamétogenèse que chez les espèces à *preferendum* "tempéré" (huîtres, coques) alors que celles à *preferendum* "froid" ne semblent pas présenter un tel phénomène. Les espèces "tropicales" que nous avons étudiées, Perna perna, Saxostrea forskali, montrent un cycle sexuel à peu près continu, avec toutefois des périodes de ralentissement.

Enfin, il est vraisemblable que, pour toutes ces espèces, il existe une sélection de génotypes en fonction d'une cline thermique qui conduirait à l'existence de races physiologiques ayant des préférences thermiques caractéristiques.

1.2. Le problème des "races physiologiques" et de la température minimale de la ponte.

Orton (1920) émet l'hypothèse de l'existence d'une température critique minimale de ponte caractérisant chaque espèce. De nombreux travaux dûs à Korringa (1955) sur Ostrea edulis, Loosanoff (1951-1952) sur Crassostrea virginica, Lubet (1959) sur Mytilus edulis et M. galloprovincialis, Sastry (1963-1968) sur Aequipecten irradians, ont permis de préciser cette notion.

Orton (1920) situe pour Ostrea edulis la température minimale d'émission des larves entre 15 et 17° C. Pour Korringa (1958), il existerait des populations distinctes d'Ostrea edulis présentant entre elles des différences significatives de la température minimale d'émission des larves (14-15° C, domaine de la mer du Nord; 17-18° C, domaine atlantique; 20° C, domaine méditerranéen).

Loosanoff et Nomenjko (1951) ont établi que les populations de Crassostrea virginica des baies de la côte atlantique des U.S.A. présentaient également le même phénomène, la température minimale de ponte étant plus basse (14-15° C) pour les populations septentrionales que pour celles des stations méridionales (17-18° C). Cet auteur conclut à l'existence de "races physiologiques". Cette hypothèse a reçu un début de confirmation. Les recherches de Numachi (1962), Hillman (1967) et de Li et al. (1967) ont permis d'établir l'existence de génotypes différents (biochimie et sérologie) entre diverses populations de Crassostrea gigas. Quant à Ostrea edulis, les travaux de Wilkins et Mathers (1973), Wilkins (1975) et Pouvreau (1977) sur le polymorphisme enzymatique de diverses populations ont permis de distinguer différentes races : Norvège, Mer du Nord, Atlantique et Manche, Méditerranée. Il est donc possible que ces différents phénotypes correspondent à des "races physiologiques" caractérisées par des températures minimales d'émission des larves qui leur sont propres.

En conclusion, deux phénomènes peuvent exister simultanément ou séparément chez les espèces à vaste répartition géographique : une adaptation thermique (température minimale de ponte ou d'émission des larves) et l'existence de races "physiologiques" provenant de la sélection des génotypes en fonction d'une cline thermique.

1.3. Température et résistance des stades larvaires.

Nous n'avons guère ici que quelques données dues à Massé et Guérin (1979) et Massé et Bodoy (1979) concernant les larves de Gastéropodes. Ces auteurs ont montré que la phase pélagique libre des larves ou la phase abritée dans des capsules ovigères n'est pas le point le plus sensible du cycle vital et que la T.L. 50 est peu différente de celle des adultes. Par contre, les premiers stades de l'embryogenèse : segmentation et gastrulation, seraient les plus sensibles.

Toutefois, il a maintenant été démontré qu'une élévation de température augmente la vitesse de croissance des larves et rapproche la phase de métamorphose. Ce procédé est largement utilisé en éclosérie pour raccourcir la durée de la vie larvaire des huîtres, des palourdes ou des clams. A l'inverse, Bayne (1965) a montré que les larves produites en hiver (moules) avaient une vie larvaire très allongée et des métamorphoses différées, ce qui diminue les chances de survie et rend aléatoires les recrutements hivernaux (Mytilus edulis, Pecten maximus, Chlamys opercularis).

2. RECHERCHES ECOPHYSIOLOGIQUES.

Les études expérimentales entreprises jusqu'ici pour étudier l'action des facteurs externes sur la reproduction des Lamelli-branches se sont pratiquement limitées au facteur thermique.

2.1. Température.

2.1.1. Reprise de l'activité sexuelle.

L'étude expérimentale de l'action de la température sur le cycle sexuel de pélécy-podes ou d'invertébrés marins a été réalisée par Loosanoff et Davies (1950-1952), Crisp (1957), Patel et

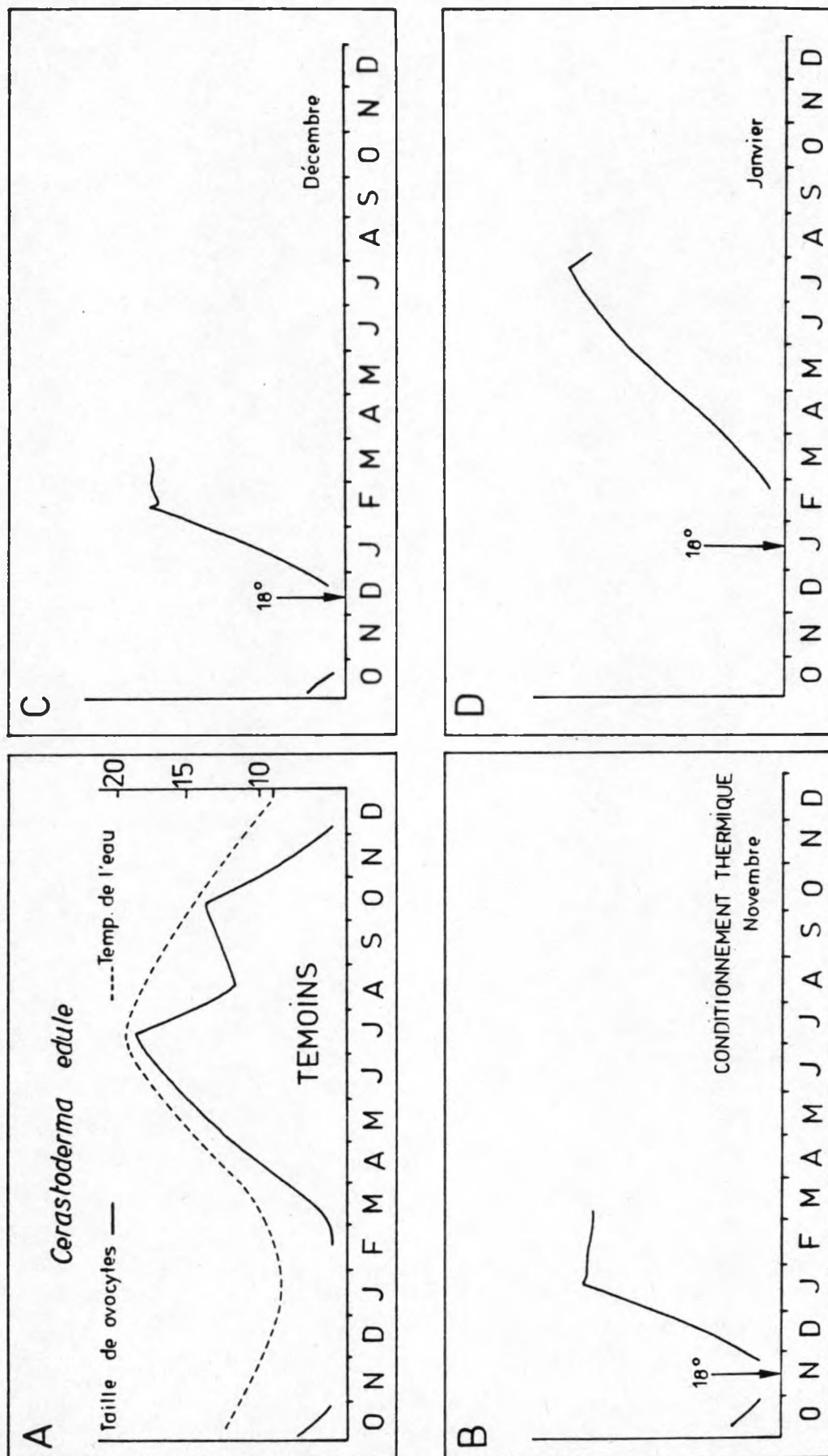


Figure 3 : Experiences de conditionnement de *Cerastoderma edule* (d'après Gimazane, 1971). A. Cycle sexuel dans la nature (Luc-sur-Mer, Calvados); B. Conditionnement en novembre (passage à 18° C maintenus constants pendant la durée de l'expérience); C. Même expérience en décembre; D. Même expérience en janvier.

et Crisp (1960) et Sastry (1963-1968), qui ont apporté la preuve de l'action de la température sur la durée de la gamétogenèse. La ponte de quelques invertébrés marins a pu être ainsi obtenue en dehors de leur période de reproduction, en les maintenant à des températures élevées et en leur assurant une nutrition couvrant leurs besoins énergétiques. Le prolongement pratique de ces recherches est le conditionnement thermique des géniteurs en écloserie.

2.1.1.1. Mytilus edulis : Les recherches d'Illanes (1979) sur Mytilus edulis des côtes de la Manche ont montré qu'une élévation thermique n'a aucune incidence sur la date de la reprise de l'activité sexuelle. En fait, il semblerait plutôt, d'après les observations effectuées sur les populations des gisements naturels, que celle-ci coïncide avec un abaissement thermique, au moins dans les régions les plus méridionales de son aire de répartition géographique.

2.1.1.2. Cerastoderma glaucum : Gimazane (1971), Gimazane et Lubet (1972) ont soumis des coques du même âge (Cerastoderma glaucum), élevées en bacs de 45 l. à une température constante de 18° C. Des séries expérimentales furent lancées chaque mois depuis la fin octobre (début de la période de repos sexuel) jusqu'en février. Des élevages témoins restés à la température des gisements naturels ont été menés parallèlement et soumis à la même nourriture.

Nous avons pu montrer, dans les séries expérimentales réalisées entre la fin octobre et la fin décembre, une reprise beaucoup plus précoce de l'activité génitale (un ou deux mois d'avance sur les témoins). Par contre, les animaux stimulés thermiquement en janvier et février ne présentent pas d'avance significative de la reprise de l'activité sexuelle par rapport aux témoins (fig. 3).

On peut émettre l'hypothèse que la reprise de l'activité génitale serait sous la dépendance d'une horloge interne neuroendocrinienne qui déterminerait la reprise et l'amplitude du cycle sexuel. Ce rythme interne pourrait être modifié par des "synchronisateurs", facteurs externes parmi lesquels la température

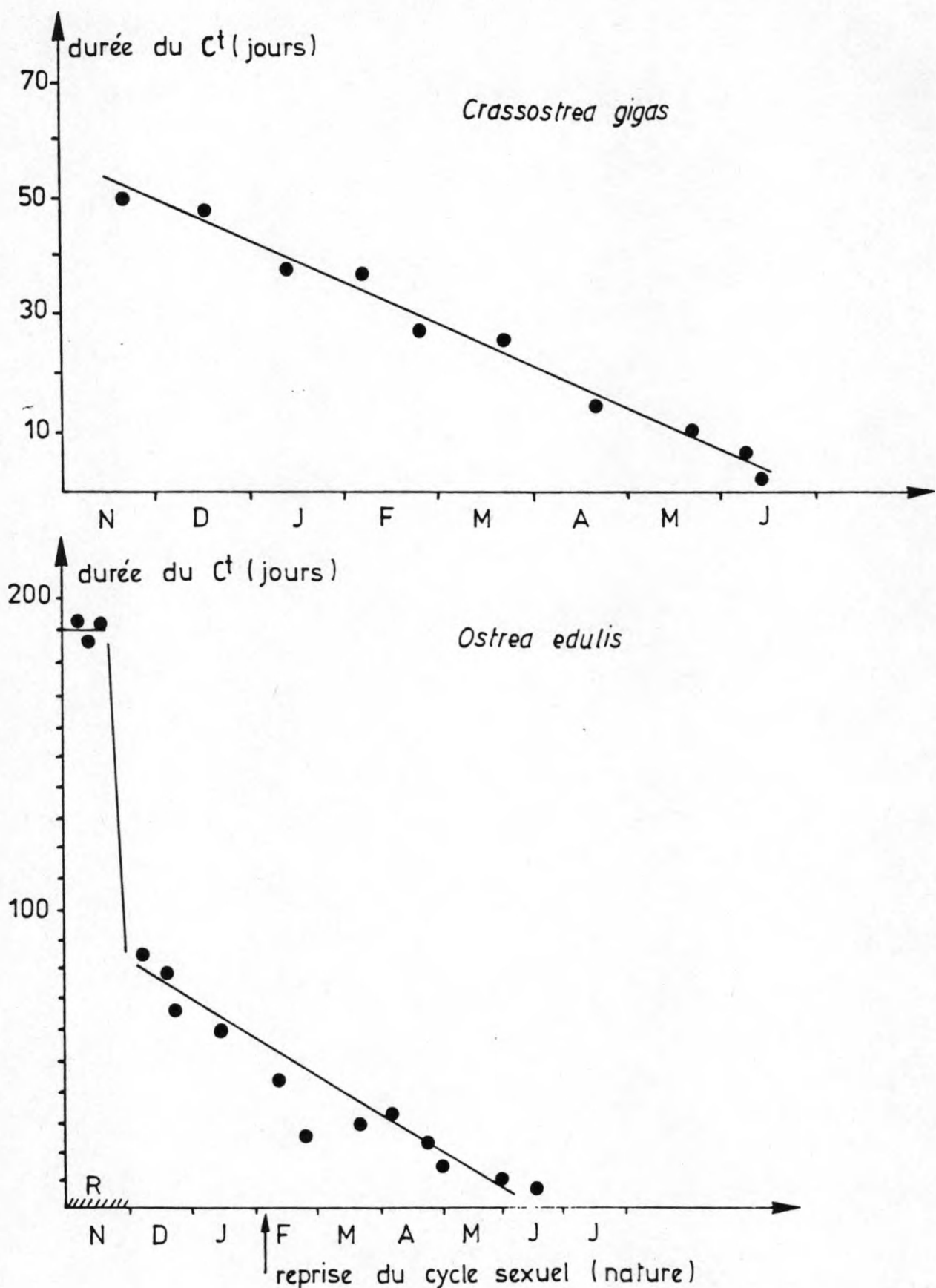


Figure 4 : Durée du conditionnement d'huîtres plates (*Ostrea edulis*) et d'huîtres japonaise (*C. gigas*) en éclosion (délai entre le début de l'expérience et l'émission des gamètes ou des larves). Les animaux sont maintenus à 22° C. R: Période de repos sexuel.

jouerait le rôle essentiel. L'action de la température pendant la période de repos sexuel modifierait la date de la reprise de l'activité génitale qui serait plus précoce si l'automne est doux. Cette action de la température diminuerait à mesure que l'on se rapproche de la date probable de reprise du cycle sexuel; elle serait déterminante de la fin octobre à la fin décembre chez la coque, puis pratiquement nulle en janvier et février, ce qui expliquerait pourquoi, dans la nature, les dates de reprise de l'activité génitale sont indépendantes des conditions thermiques qui règnent pendant cette période, mais semblent liées aux températures de l'automne précédent.

2.1.1.3. Ostréidés : Les travaux récents de Desvergée* sur Ostrea edulis montrent un comportement très voisin de celui de la coque (fig. 4). On peut mettre en évidence, là aussi, une "période réfractaire" à l'action de la température (novembre, début décembre), plus précoce que chez la coque.

Par contre, les recherches de cet auteur sur Crassostrea gigas montrent qu'il n'existe pas chez l'huître japonaise de période réfractaire : elle peut être conditionnée toute l'année et, en particulier, pendant la phase hivernale.

2.1.2. Durée du cycle hivernal.

2.1.2.1. Mytilus edulis : Illanes (1979) a élevé des moules soumises constamment à une température de 16° C et des moules témoins dans des bacs alimentés par de l'eau à la température de la mer. Il n'a pas noté de différences entre ces deux lots sur la séquence et les modalités du cycle sexuel. L'expérience, commencée en octobre - début de la reprise de l'activité génitale - s'est terminée après un an. Il n'a jamais été constaté de différences significatives entre les deux lots au niveau de la durée de la

* Je remercie Mlle A. Desvergée de nous avoir autorisé à faire état des résultats originaux obtenus à l'Eclosérie de M. Helie (St-Vaast la Hougue, Manche, France).

gamétogenèse, des dates de maturité sexuelle, de pontes et de spermations.

Ces expériences peuvent être rapprochées des observations effectuées chez les populations naturelles; elles suggèrent les hypothèses suivantes : la température minimale pour un déroulement normal du cycle sexuel, chez les moules des côtes de France, semble se situer aux environs de 8-9° C (Lubet, 1959). Au dessus de cette température, une élévation thermique ne semble pas modifier de façon significative le déroulement de la gamétogenèse et du cycle sexuel jusqu'aux températures de l'ordre de 17-18° C qui l'inhibent et provoquent l'arrêt de la période de reproduction. Ce dernier phénomène est plus net pour les moulières de la zone intertidale qui émergent et où les stress thermiques sont plus importants que pour celles de l'infralittoral, constamment immergées et où les écarts thermiques sont faibles : l'activité sexuelle se ralentit, sans s'arrêter totalement (Lubet, 1959).

2.1.2.2. Coques et huîtres : Loosanoff et Davis (1950) montrent sur Crassostrea gigas que des températures de 10° C sont incapables d'assurer une gamétogenèse normale. A 15° C, les animaux montrent une ovogenèse plus lente que la spermatogenèse, les pontes ou éjaculations n'ayant lieu qu'au bout de deux mois. Cette durée est raccourcie de 15 à 20 jours lorsque les animaux sont élevés à 20-25° C. Des résultats similaires ont été obtenus par ces auteurs sur le clam Mercenaria mercenaria et par Sastry (1968) sur Aequipecten irradians. Sur ce dernier matériel, les animaux ont été exposés à une photopériode constante et la maturation ou la fécondation n'a lieu qu'au-dessous de 20° C.

Ces expériences ont été reprises par Gimazane (1970) et Gimazane et Lubet (1977) sur Cerastoderma glaucum. Là aussi, une augmentation de la température peut provoquer la maturité sexuelle avec une avance considérable par rapport aux animaux témoins ou des stations naturelles. Par ailleurs, une fois que la reprise de l'activité génitale s'est effectuée, un abaissement brusque de température est incapable d'arrêter le cycle sexuel mais allonge alors sa durée. Des résultats similaires ont été obtenus par Desvergée chez Crassostrea gigas et Ostrea edulis (Fig. 3).

La durée du conditionnement - période qui sépare le début de l'expérience de la ponte (huître japonaise) ou de l'émission des larves (huître plate) - est raccourcie par rapport à l'évolution dans les conditions naturelles; elle est d'autant plus brève que la date normale de l'émission des gamètes et des larves est plus proche du début de l'expérience.

En conclusion, la période de ponte est fonction, pour ces espèces, des conditions thermiques du milieu. Un hiver doux, un printemps précoce, avanceraient les dates des premières émissions de gamètes. Toutefois, l'exposition constante à de hautes températures (rejets de centrales thermiques), si elles hâtent le cycle sexuel et la croissance, n'ont pas toujours une influence bénéfique sur la fertilité des animaux. Ruddy et al. (1975) ont étudié ce phénomène chez Crassostrea gigas et montré qu'une température de 27-28° C inhibait ou retardait la ponte. L'adaptation aux élévations de température a donc des limites qu'il conviendrait de préciser.

2.1.3. Température et ponte

Une fois la maturité sexuelle atteinte, la ponte ou l'éjaculation peuvent être déclenchées par un choc thermique (Lubet, 1959). Ce procédé est aujourd'hui largement employé pour la ponte des géniteurs en écloserie. Un abaissement ou une élévation brusque de la température avec retour à la température initiale est alors efficace pour obtenir l'émission des gamètes.

2.2. La salinité.

Il convient de distinguer, comme pour la température, des limites létales salines supérieures ou inférieures. En fait, c'est cette dernière qui conditionne la répartition des populations. On peut ainsi définir des espèces euryhalines (moules, coques, scrobiculaires, Macoma, huîtres portugaises, etc...) très tolérantes, et des espèces de moins en moins tolérantes : palourdes, huîtres japonaises, plates, coquilles St-Jacques, etc...

2.2.1. Etudes in situ.

2.2.1.1. Mytilidés : Lubet (1959) avait remarqué que les basses

salinités automnales et hivernales retardaient de façon significative la gamétogenèse des jeunes Mytilus edulis. Toutefois, cette action est difficile à dissocier de celles de la température et de la nutrition car les basses salinités comme les basses températures ralentissent la vitesse de filtration, donc la prise de nourriture.

2.2.1.2. Ostréidés : Crassostrea angulata(huître portugaise) : Martell (1960) notait que les huîtres du Morbihan présentaient, pour des températures identiques, un développement de la gonade plus important lors de légères dessalures intervenant à la fin de l'hiver et au printemps. Les travaux effectués par Le Dantec (1968) à Arcachon confirment et précisent les résultats précédents. La durée de la gamétogenèse de Crassostrea angulata est fonction des températures et salinités des mois d'hiver et de début de printemps. Cette durée est raccourcie par de basses salinités (toutefois supérieures à 25 ‰) et de hautes températures hivernales (moyenne thermique).

Là aussi, la salinité pourrait ne pas agir directement sur la reproduction de ces animaux euryhalins. En effet, les basses salinités hivernales dues à de fortes chutes de pluies enrichissent le milieu en sels nutritifs. Si cet état coïncide avec des températures favorables (hiver doux et printemps précoce), le "bloom" phytoplanctonique printanier est avancé, ce qui permet un apport nutritionnel plus précoce et important.

Par ailleurs, les basses salinités coïncident avec des apports d'eau douce importants qui enrichissent le milieu en matières organiques dissoutes ou figurées qui constituent également un apport essentiel pour la nourriture des Lamellibranches.

Mais il est vraisemblable que la salinité agit directement et non par l'intermédiaire de la nutrition dans le cas de l'huître portugaise. En effet, les essais d'élevage d'huîtres portugaises effectués dans des zones où les conditions thermiques sont favorables (Méditerranée) n'ont jamais permis d'observer de phénomènes de reproduction sauf dans le cas où ces animaux avaient été soumis à des chutes de salinité en hiver et au printemps et pendant la période de reproduction.

La salinité n'agit pas seulement pour permettre la maturation des gonades. Elle a certainement pour cette espèce un rôle important dans la vie larvaire. La survie des larves véligères et les taux de fixations observés sur les collecteurs sont maximaux lorsque sont à la fois réalisées de bonnes conditions thermiques ($t^{\circ} = 20^{\circ} \text{ C}$) et de légères dessalures ($S = 25$ à 30%) (Le Dantec, 1968).

2.2.1.3. Ostréidés : Crassostrea gigas et Ostrea edulis : Le comportement vis-à-vis de la salinité des autres Ostréidés cultivés actuellement en France est différent de celui de l'huître portugaise. A la suite de la destruction par maladie de cette dernière, l'élevage porte maintenant sur l'huître creuse ou japonaise qui présente pratiquement les mêmes caractères morphologiques et organoleptiques. Toutefois, bien que les mêmes types de culture aient été appliqués avec succès, l'huître japonaise n'a pas le même comportement vis-à-vis de la salinité. Si la ponte s'effectue pour une température presque voisine (légèrement supérieure) de celle de l'huître portugaise ($20-22^{\circ} \text{ C}$), les basses salinités hivernales ou printanières ont un effet néfaste sur la maturation et les chutes de salinité pendant la période larvaire, un effet catastrophique sur les véligères. L'optimum de la reproduction est réalisé pour de fortes températures et salinités. Introduite en Méditerranée et en Adriatique, cette huître s'est mise à proliférer de façon spontanée en Adriatique Nord (Yougoslavie).

2.2.2. Etude expérimentale.

Très peu de travaux ont été effectués et de nouvelles recherches sont souhaitables.

Gimazane (1971) et Gimazane et Lubet (1972) ont étudié l'incidence de la salinité sur le départ du cycle sexuel et la vitesse de la gamétogenèse chez la coque Cerastoderma edule. Des élevages ont été réalisés à différentes salinités échelonnées entre 15% et 32% , la température restant constante (15° C) et la nutrition suffisante pour couvrir les besoins énergétiques. Il n'a pu être observé de modifications significatives du cycle sexuel en fonction de la salinité. Ces expériences mériteraient toutefois d'être reprises à une plus grande échelle, sur de nombreuses

espèces. Quoiqu'il en soit, cette espèce euryhaline montre une certaine indifférence à la salinité, dans la mesure où celle-ci est située entre les limites létales.

Des expériences sur la durée de la vie larvaire (Loosanoff, 1951) de l'huître de Virginie (Crassostrea virginica), très proche par son comportement vis-à-vis de la salinité de l'huître portugaise, ont montré qu'à température optimale égale, un abaissement de salinité accélérerait la croissance et rapprochait la date de la métamorphose.

En conclusion, certaines espèces euryhalines (coques, moules) ne semblent guère subir de changements de comportement sexuel en fonction des variations de salinité. D'autres espèces sont réputées abusivement euryhalines, car leur élevage peut se faire dans une gamme assez vaste de salinités (Ostréidés). Toutefois, chez ces dernières, il existe des préférences salins stricts. L'huître portugaise ne présente une bonne reproduction qu'en présence de faibles dessalures, alors que l'huître plate ou l'huître japonaise requièrent des salinités élevées. Enfin, un certain nombre d'espèces commerciales semblent plus exigeantes encore, aussi bien pour la vie des jeunes et des adultes que pour la reproduction (Pecten maximus, Chlamys opercularis, Venus verrucosa, etc...).

2.3. La Nutrition.

L'action directe de la nutrition sur la reproduction des Lamellibranches a été étudiée de façon précise. En effet il est difficile de donner aux élevages des rations alimentaires aussi complètes que celles des animaux des gisements naturels. De nombreuses "recettes" plus ou moins empiriques de régimes alimentaires à base d'algues unicellulaires de culture ont été mises au point et sont utilisées dans les écloséries pendant le conditionnement thermique des géniteurs et la vie larvaire. Ces régimes sont empiriques et souvent les "recettes" sont jalousement gardées par les utilisateurs, ce qui empêche une étude comparative sérieuse.

Les recherches ont surtout porté sur les phénomènes de filtration et de capture d'une part et d'autre part, sur l'estimation des besoins énergétiques des animaux (voir Gabbott, 1976; Winter, 1976).

2.3.1. Etudes in situ.

Différents auteurs ont essayé d'établir une corrélation entre la qualité et la quantité de phytoplancton d'une part, et les différentes séquences du cycle sexuel, d'autre part (Fox, 1936; Coe et Fox, 1942; Verwey, 1952; Fraga, 1956; Lubet, 1959). Il n'a pas été possible jusqu'ici d'établir de relations de ce type. En effet, le début de la gamétogenèse a lieu souvent à une période où la quantité de plancton est très faible (huîtres, coques, clams) et si le "bloom" printanier coïncide souvent avec une forte activité gamétogénétique, il peut chez certaines espèces (Mytilidés) ne pas en être ainsi.

Par ailleurs, d'autres éléments difficiles à apprécier peuvent intervenir dans la nutrition des Lamellibranches, en dehors du phytoplancton. Les matières organiques dissoutes ou en suspension et les bactéries jouent certainement un rôle important dans la nutrition, surtout lorsqu'en hiver la quantité de phytoplancton est faible, ou dans des milieux où la quantité de phytoplancton reste faible.

2.3.2. Etudes expérimentales.

Récemment, Lucas et al. (1978) ont étudié l'effort de reproduction dans la stratégie démographique de quelques espèces de Lamellibranches. L'effort de reproduction mesuré à l'aide de techniques bioénergétiques est plus important chez les espèces à cycles longs (*Mytilidae*, *Chlamys opercularis*); il est moins important chez les espèces à cycles courts et larvipares (*Ostrea edulis*, *Ostrea puelchana*). Par ailleurs, à l'intérieur d'une même espèce, les femelles sembleraient requérir un apport énergétique plus important que les mâles du fait de la valeur calorifique plus élevée des larves et des oeufs.

2.4. La lumière.

On ne sait actuellement pratiquement rien de l'action de la lumière (photopériode, qualité ou intensité) sur le cycle sexuel des Lamellibranches. Gimazane (1971) a soumis plusieurs lots de coques élevées à 16° C, à différentes conditions d'éclairage (photopériode, éclairage permanent supérieur à 2000 lux, obscurité permanente). Au début de l'expérience, tous les animaux étaient en période de repos sexuel. Ces lots ont été suivis plusieurs mois jusqu'à la maturité sexuelle. Aucune différence significative n'a pu être relevée entre eux, tant pour la reprise de l'activité génitale que pour la durée de la gamétogenèse, les animaux présentant de façon synchrone la maturité génitale. Chez cette espèce, la lumière n'aurait pas d'effet direct sur le cycle sexuel. Toutefois, la lumière agit indirectement en permettant le "bloom" phytoplanctonique printanier dont l'intensité influe par l'apport nutritionnel sur le déroulement de la gamétogenèse.

Un point particulièrement important est l'action de la lumière sur la périodicité des émissions de gamètes et de larves. Korringa (1955), après une dizaine d'années de recherches sur Ostrea edulis des côtes d'Europe, a pu réunir suffisamment de résultats pour pouvoir mettre en évidence un rythme très net d'expulsion des larves par les huîtres mères. Ce rythme dépend des marées, le nombre maximum de larves émises pouvant être observé dix jours après la pleine ou la nouvelle lune. Toutefois, des recherches récentes de Desvergée (non publié) ont bien montré que les géniteurs d'Ostrea edulis élevés en éclosérie à température constante et affranchie du rythme des marées, continuent à émettre leurs larves à l'entour de la pleine ou de la nouvelle lune. Mason (1958) avait également noté pour les populations de Pecten maximus de l'île de Man une périodicité sélénienne des émissions, mais est revenu récemment sur ses premières constatations.

Chez les huîtres portugaise (Le Dantec, 1968), la ponte ne semble pas suivre une périodicité de ce type. Le nombre moyen des pontes observé au cours de l'été est plus grand que le rythme individuel des émissions. Toutes les huîtres d'une même station ne réagissent pas en même temps aux stimuli de ponte bien qu'elles aient sensiblement atteint à la même période le stade de

maturité. Chez les moules (Lubet, 1959), la périodicité de la ponte peut être mise en corrélation avec les marées de vives eaux et avec l'intensité des vents pendant des marées.

Enfin, un problème important est celui du phototropisme des larves véligères. Les larves de moules semblent être indifférentes à l'action de la lumière au moment de la fixation des pédi-véligères; les juvéniles ont le même comportement et envahissent aussi bien les canalisations où règne une obscurité totale que des substrats bien éclairés. Les larves d'huîtres (Ostrea edulis) (Filic, 1975) présentent un phototropisme négatif et se fixent de préférence sur les zones les moins éclairées des collecteurs. Le même comportement a été observé pour l'huître portugaise ou japonaise.

3. CONCLUSIONS.

Cette étude a mis en lumière tous les problèmes qui restent encore à étudier pour arriver à cerner l'action des facteurs externes sur la reproduction des Lamellibranches.

La vitesse de la gamétogenèse, la maturité et l'éventualité de la libération des gamètes ou des larves semblent être essentiellement conditionnées par les préférences thermiques des espèces, ainsi que la durée de vie larvaire.

La ponte, la spermiation ou l'émission des larves dépend vraisemblablement de la synergie de facteurs externes. Pour beaucoup d'espèces de la zone intercotidale, les stimuli mécaniques, thermiques, sont plus importants au moment des marées de vives eaux : différences importantes de la pression hydrostatique, de la température de l'eau et de l'air. Il a pu être également montré que des conditions atmosphériques particulières, amplifiant la hauteur d'eau, avaient une influence favorable sur le déclenchement des pontes ou spermiations.

Lubet (1959), en expérimentant sur Mytilus edulis, a pu montrer que tout brusque changement des facteurs externes est efficace, entre certaines limites, pour déclencher l'émission des gamètes. Il ne semble pas y avoir de stimulus électif et l'action de chacun d'entre eux pris isolément est moins efficace que leur action simultanée.

Enfin, il ne faut pas oublier la notion de ponte compensatrice. Dans la nature, il arrive que, lorsque les conditions externes ne sont pas favorables, une ponte soit faible ou absente. Les ovocytes se lysent et sont remplacés par une nouvelle génération d'ovocytes. En général, la ponte qui suit cette maturation est très importante : c'est une ponte compensatrice, mais son importance pour le recrutement n'est réelle que dans la mesure où les conditions du milieu coïncident avec les possibilités d'une bonne survie des larves.

4. BIBLIOGRAPHIE.

- ANSELL A.D., BODOY A. & MASSE M., 1979.- Incidence de la répartition géographique à l'échelle européenne sur la tolérance thermique de Mollusques marins.- *Ile Journée de Thermoécologie, Colloque E.D.F., Nantes, 14 nov. 1979* : 1-14.
- BAYNE B.L., 1965.- Growth and delay of metamorphosis of the larva of *Mytilus edulis* L.- *Ophelia*, 2 (1) : 1-47.
- BAYNE B.L., 1973a.- Physiological changes in *Mytilus edulis* induced by temperature and nutritive stress.- *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 53 : 39-58.
- BAYNE B.L., 1973b.- Aspects of the metabolism of *Mytilus edulis* during starvation.- *Neth. J. Sea Res.*, 7 : 339-410.
- BAYNE B.L., 1973c.- The responses of three species of bivalve molluscs to declining oxygen tension at reduced salinity.- *Comp. Biochem. Physiol.*, 45A : 793-806.
- BAYNE B.L., 1974.- Reproduction in bivalve molluscs under stress, in *The Ecophysiology of estuarine organism*, J. Vernberg ed.
- BAYNE B.L., 1976.- Marine mussels, their ecology and physiology.- Cambridge Univ. Press.
- BAYNE B.L., GABBOTT P.A. & WIDDOWS J., 1975.- Some aspects of the effect of stress in adult on the eggs and larvae of *Mytilus edulis* L. in *Effect of temperature on ectothermic organisms*, edited by Wiesser.- Berlin : Springer Verlag, 181-193.

- BAYNE B.L., THOMPSON R.J. & WIDDOWS J., 1976.- Physiology, Part I & II in *Marine mussels, their ecology and physiology*, B.L. BAYNE ed.:122-206 & 207-260.- Cambridge Univ. Press.
- BODOY A. & MASSE H., 1978.- Etude expérimentale de l'influence de la température sur la survie et la biologie de quelques mollusques bivalves marins endogés.- *Haliotis*, 7 (1976) : 131-132.
- BOYDEN C.R., 1971.- A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edula* et *C. glaucum*.- *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51 (3) : 605-622.
- COE W.E. & FOX D.L., 1942.- Biology of California sea mussel *Mytilus californianus*.- *J. exp. Zool.*, 90 : 1-30.
- CRISP D.J. & PATEL B.S., 1960.- The moulting cycle in *Balanus balanoides*.- *L. Biol. Bull. mar. Biol.*, Lab. Woods Hole, 118 : 31-47.
- FILIC Z., 1975.- Quelques résultats expérimentaux sur la technologie de l'Ostréiculture dans l'Adriatique septentrional.- *Haliotis*, 5 : 195-205.
- FOX D.L., 1936.- The habit and food of the California sea mussel *M. californianus*.- *Bull. Scripps Ocean. Inst.*, 4 : 1-64.
- FRAGA F., 1956.- Variacion estacional de la composicion quimica del mejillon (*Mytilus edulis* L.).- *Invest. Pesqueras Barcelona*, 4 : 109.
- FRANC M., 1960.- Bivalves in *Traité de Zoologie* sous la dir. de P.P. GRASSE.- Paris : Masson.
- FRY F.E.S., 1957.- The lethal temperatures as a tool in taxonomy.- *Annr. Biol.*, 33 (5-6) : 205-219.
- GABBOTT P.A., 1975.- Storage cycles in marine bivalve molluscs : a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis in *Ninth Europ. Symp.*, ed. by H. BARNES.- *Mar. Biol.* : 191-212. Aberdeen Univ. Press.
- GABBOTT P.A., 1976.- Energy metabolism in *Marine mussels, their ecology and physiology* edited by B.L. BAYNE : 293-356.- Cambridge Univ. Press.
- GALTSOFF P.S., 1938.- Physiology of reproduction of *Ostrea virginica*, Part I, *Biol. Bull. mar. Lab. Woods Hole*, 74 (3) : 461-486 ; Part II, *Ibid.*, 75 (2) : 286-307.
- GALTSOFF P.S., 1940.- Physiology and reproduction of *Ostrea virginica*, part III.- *Ibid.*, 78 (1) 117-135.
- GIMAZANE J.P., 1971.- Introduction à l'étude expérimentale du cycle sexuel d'un mollusque bivalve, *Cardium edule* L.- Thèse Doct. Océanogr., Univ. Caen, 1970.
- GIMAZANE J.P. & LUBET P.E., 1972.- Etude expérimentale de l'action de nutrition, de la température et de la lumière sur le cycle sexuel de *Cardium edule* (Mollusque bivalve).- *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 103 : 137-146.
- HERLIN-HOUTTEVILLE P. & LUBET P.E., 1975.- The sexualité of Pelecypods Molluscs in *Intersexuality in the Animal Kingdom*, ed. by REYNBATH.- Springer Verlag : 179-187.
- HILLMAN R.E., 1964.- Chromatographic evidence of intraspecific genetic differences in Eastern oyster *Crassostrea virginica*.- *Syst. Zool.*, 13 : 12-18.

- HOUTTEVILLE P., 1974.- Contribution à l'étude cytologique et expérimentale du cycle annuel du tissu de réserve du manteau de *Mytilus edulis* L.- Thèse doct. biol. anim. Univ. Caen : 1-98.
- ILLANES J.E., 1979.- Recherches cytologiques et expérimentales sur la neuro-sécrétion de la moule *Mytilus edulis* L. - Thèse 3e cycle, Univ. Caen : 135 p., 7 pl.
- IVELL R., The biology and ecology of a brackish lagoon bivalve, *Cerastoderma glaucum* Brug, in Lago Lungo, Italy.- *J. Mollusc. St. London*, 45 (3) : 364-382.
- IVELL R., 1979.- The biology and ecology of a brackish lagoon bivalve, *C. glaucum* in an English lagoon.- *Ibid.*, 383-400.
- KORRINGA P., 1951.- Le *Mytilicola intestinalis* (copépode) menace l'industrie mytilicole en Zélande.- *Rev. Trav. off. Sci. Pêches mar.*, 17 (2) : 9-13.
- KORRINGA P., 1955.- Water temperature and breeding throughout the geographical range of *Ostrea edulis* L.- *Ann. Biol. Paris*, 33 : 1-17.
- LE DANTEC J., 1968.- Ecologie et reproduction de l'huître portugaise *Crassostrea angulata* Lmk. dans le Bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde.- *Rev. Trav. Inst. Pêches mar. Paris*, 32 : 1-126.
- LI M.F., FLEMMING C.F. & STEWAR J.E., 1967.- Serological differences between two populations of oysters (*Crassostrea virginica*) from the Atlantic coast of Canada.- *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 24 : 443-445.
- LOOSANOFF V.L. & DAVIS H.C., 1950. Conditioning *Venus mercenaria* for spawning and breeding larvae in the laboratory.- *Biol. Bull. Mar. Lab. Woods Hole*, 98 : 60-65.
- LOOSANOFF V.L. & DAVIS H.C., 1952.- Temperature requirement of gonads in northern oysters.- *Ibid.*, 103 : 83-96.
- LOOSANOFF V.L. & NOMENJKO C.A., 1951.- Existence of physiologically different races of oysters, *Crassostrea virginica*.- *Ibid.*, 101 (2) : 151-156.
- LUCAS A., CALVO J. & FRANCAERT M., 1978.- L'effort de reproduction dans la stratégie démographique de six bivalves de l'Atlantique.- *Halictis*, 9 (2) : 107-116.
- LUBET P., 1959.- Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (Moll. bivalves).- *Rev. Trav. Inst. Pêches mar. Paris*, 23 (3) : 387-548.
- LUBET P., 1973.- Exposé synoptique des données biologiques sur la moule *Mytilus galloprovincialis* Lmk.- *Synop. FAO*, 88 : 1-85.
- LUBET P. & CHOQUET C., 1971.- Cycles et rythmes sexuels chez les mollusques bivalves et gastéropodes.- *Halictis*, 1 (2) : 129-149.
- LUBET P., 1976.- Ecophysiologie de la reproduction chez les Mollusques Lamellibranches.- *Halictis*, 7 : 49-55.
- MARTEIL L., 1960.- Ecologie des huîtres du Morbihan *Ostrea edulis* et *Gryphaea angulata* Lmk.- *Rev. Trav. Inst. Pêches mar. Paris*, 24 (3) : 329-446.
- MASSE H. & GUERIN J.P., 1979.- Etude expérimentale de la résistance de larves d'invertébrés marins benthiques à des températures élevées.- Journées Thermo-écologie, Colloque E.D.F., Nantes, 14-15.XI.79 : 1-9.

- MASSE H. & ANSELL A.D., 1978.- Comparaison de quelques effets de la température sur des *Nassarius reticulatus* L. provenant de populations nord-atlantiques et méditerranéennes.- *Haliotis*, 9 (2) : 73-79.
- MASON J., 1958.- A possible lunar periodicity in the breeding of the Scallop *Pecten maximus* L.- *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 13 (1) : 601.
- ORTON J.H., 1920.- Sea temperature, breeding and distribution in marine animals.- *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 12 : 339-366.
- PATEL B. & CRISP D.J., 1960.- The influence of temperature on the breeding and moulting activities of some warm operculate barnacles.- *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 39:667-680.
- POUVREAU B., 1977.- L'huître plate, *Ostrea edulis* L. : maturité sexuelle, élevage larvaire, croissance et mortalité, variabilité génétique.- Thèse doct. 3e cycle, Caen : 115 p., 18 pl.
- RUDDY F.M., FENG S.Y. & CAMPBELL G.S., 1975.- The effect of prolonged exposure to elevated temperatures on the biochemical constituents, gonadal development and shell deposition on the American oyster *Crassostrea virginica*.- *Comp. Biochem. Physiol.*, 51 (2B) : 157-164.
- SASTRY A.N., 1963.- Reproduction of the Bay Scallop *Aequipecten irradians* Lmk. Influence of the temperature on maturation and spawning.- *Biol. Bull. mar. Biol. Lab. Woods Hole*, 125 (1) : 146-153.
- SASTRY A.N., 1968.- The relationships among food and gonadal development of the Bay Scallop *Aequipecten irradians* Lmk.- *Physiol. Zool.*, 41 (1) : 44-53.
- VERWEY J., 1952.- On the ecology of distribution of cockle and mussels in the Dutch Waddensea.- *Arch. Neerl. Zool. Leyde*, 10 : 170-239.
- WILKINS N., 1975.- Genetic variability in marine Bivalvia : Implication and application in molluscan mariculture.- *Proc. 11th Eur. Mar. Biol. Symp. Ostende* (sous presse).
- WINTER J.E. & LANGTON R.W., 1976.- Feeding experiments with *Mytilus edulis* at small laboratory scale.- *Proc. 11th Eur. Mar. Biol. Symp. Ostende*.- Universa Press, 1 : 583-600.
- ZAOUALI J., 1974.- Les peuplements malacologiques dans les biocoenoses lagunaires de Tunisie. Etude de la biologie de l'espèce pionnière *Cerastoderma glaucum*.- Thèse doct. Etat Sc. Nat., Univ. Caen, 130 p.

66899

ACTION DES FACTEURS INTERNES SUR LA GAMETOGENESE
DE LA MOULE ADULTE.

Michel MATHIEU

Laboratoire de Zoologie, Université de Caen
14032 Caen.

L'hypothèse d'un contrôle neuroendocrinien de la gamétogenèse exercé par les ganglions cérébroïdes a été proposée par Lubet (1955-1959) après des expériences d'ablation de ces ganglions. Chez Mytilus edulis l'extirpation bilatérale des ganglions cérébro-pleuraux produisait un léger retard dans l'évolution de la gamétogenèse, le cycle sexuel normal reprenait par la suite avec des perturbations d'ordre cytologique au niveau de la vitello-genèse.

Les techniques de cultures organotypiques sur milieu gélosé ont permis de confirmer cette hypothèse et de préciser les modalités du contrôle neuroendocrinien. La plupart des résultats obtenus concernent Mytilus edulis (Houteville et Lubet, 1974; Lubet et Mathieu, 1978; Mathieu, 1979), Crassostrea gigas (Lubet et coll., 1976; Lubet et Hervé, 1980) et Chlamys opercularis (Lubet et coll., 1976).

1. METHODES.

Les explants du manteau de moules adultes sont cultivés en salières sur le milieu solide gelosé mis au point par Streiff et S. Le Gall en 1974 :

(50 ml eau de mer stérile glucosée à 3 %.)	7 gouttes
(+ 0,5 g gelose bactoagar)	

(250 ml eau de mer stérile glucosée à 3 %.)	
(+ 1000000 UI Penicilline)	6 gouttes
(+ 25 mg Auréomycine)	

(Albumine d'oeuf frais)	4 gouttes
(+ eau de mer stérile glucosée à 3 %, v/v)	

Ce milieu est coulé dans des salières fermées par des couvercles en verre après dépôt des explants et lutées à la paraffine. Les cultures sont maintenues 3 semaines avant leur exploitation histologique.

Des séries de cultures ont été effectuées à chacun des stades d'activité sexuelle de la moule :

Stade 0	: repos sexuel
Stade I	: multiplication des gonies
Stade II	: gamétogenèse
Stade III _A	: maturité sexuelle
III _B	: ponte ou spermiation
III _C	: restauration de la gonade
III _D	: fin de l'activité sexuelle (Lubet, 1959)

Des explants prélevés chez des animaux de l'un et l'autre sexes ont été cultivés: isolément

associés aux ganglions cérébroïdes
associés aux ganglions viscéraux.

2. RESULTATS.

L'examen histologique des explants cultivés a permis la mise en évidence de quatre actions neuroendocriniennes exercées sur la gonade.

2.1. Action mitogène.

Elle s'exerce au niveau de la multiplication des gonies (ovogonies ou spermatogonies). Cette action est due aux ganglions cérébroïdes et, dans une moindre mesure, aux ganglions viscéraux. Elle agit durant la période d'activité sexuelle et cesse pendant le Stade 0 de repos sexuel. L'action mitogène s'exerce de la même façon sur la lignée mâle et sur la lignée femelle. Il est possible de relier le cycle de l'activité mitogène des ganglions cérébroïdes à celui des cellules neurosécrétrices de type a_1 mis en évidence par Lubet (1959) et décrit par Illanes (1979). L'action mitogène ne semble pas sexualisée puisque des ganglions cérébroïdes prélevés sur des animaux de sexe mâle permettent l'évolution de la lignée femelle et inversement.

Cette action n'est pas spécifique, des ganglions de moule (Mytilus edulis) maintiennent la gamétogenèse dans des explants d'huître (Crassostrea gigas) (Lubet et coll., 1976; Lubet et Mathieu, 1978). D'autre part, Le Gall (1978) a montré que les ganglions cérébroïdes de moule, greffés sur une crépidule (Crepidula fornicata) décérébrée, assuraient la régénération du tentacule. Cette action mitogène s'exerce donc également sur le tissu somatique. Le problème reste posé de savoir si les ganglions nerveux agissent directement sur les cellules cibles (gonies) ou par une action en relais avec intervention d'un intermédiaire.

Dans le but de préciser les modalités de l'action mitogène, nous avons mis au point un test biochimique de l'activité gamétogénétique. Notre choix s'est porté sur l'aspartate transcاربامylase (ATC_{ase}). Cette enzyme catalyse une étape de la voie de synthèse des bases puriques et pyrimidiques. La synthèse d'acides nucléiques au moment de la mitose se traduit par une augmentation de l'activité ATC_{ase} et cette enzyme constitue un bon test biologique.

La mesure de l'activité ATC_{ase} par des techniques utilisant un précurseur marqué au carbone¹⁴ a été effectuée au cours d'un cycle sexuel de la moule. Les résultats obtenus (fig. n° 1) confirment la corrélation entre cette activité ATC_{ase} et l'activité sexuelle de l'animal.

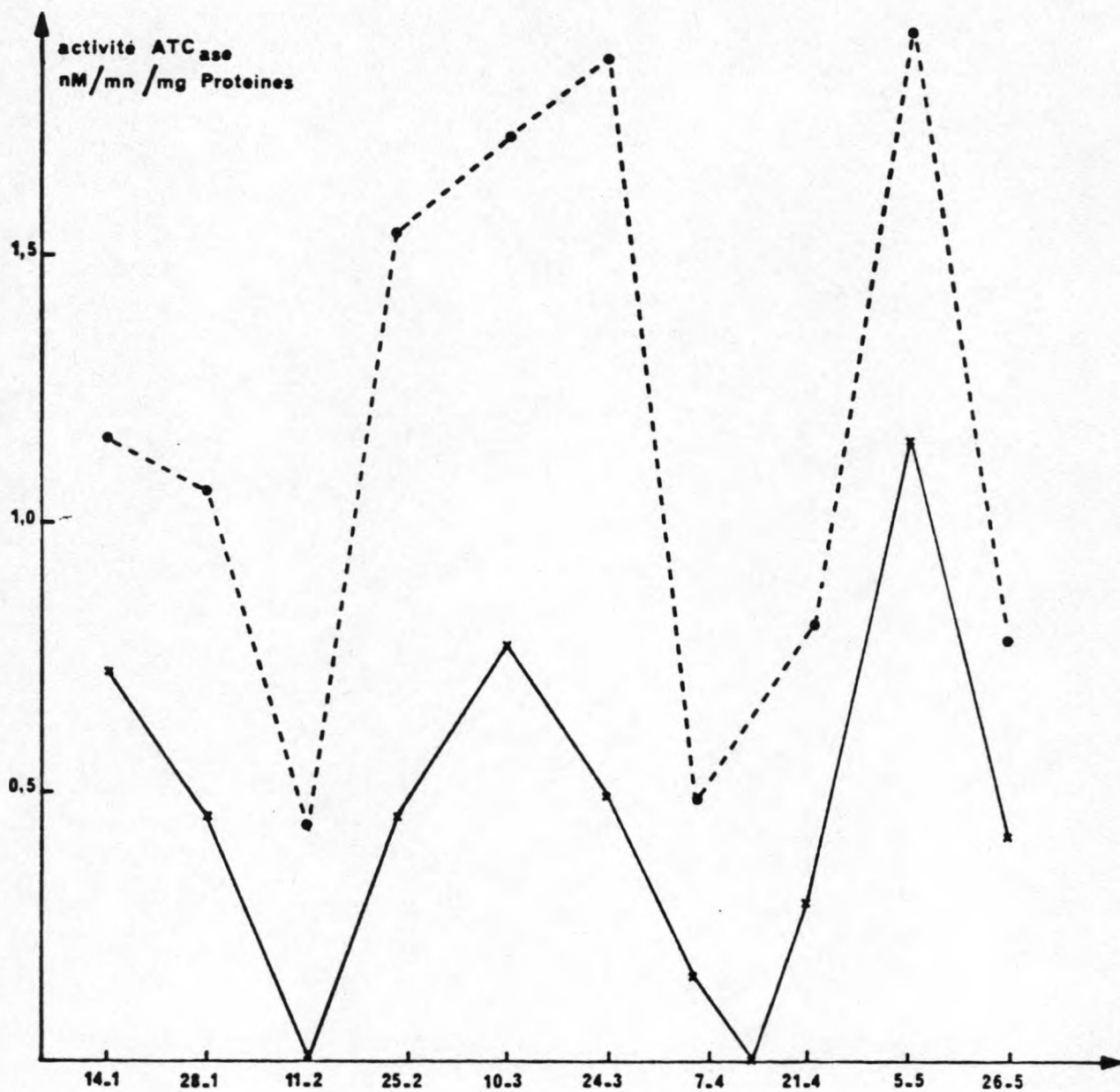


Figure 1 : Variations de l'activité de l'aspartate transcarbamylase au cours du cycle sexuel chez la moule adulte Mytilus edulis.

— mâles
- - - femelles

Nous utiliserons ultérieurement ce test biochimique en cultures organotypiques afin de quantifier l'action des différents ganglions nerveux et de quelques facteurs hormonaux dont nous pouvons disposer.

2.2. Action méiotique.

Elle agit, chez les mâles, au niveau de la première division de la méiose (mitose hétérotypique) et permet la formation des spermatocytes de deuxième ordre. En absence de ganglions cérébroïdes, les spermatocytes de premier ordre restent bloqués au stade pachytène de la mitose hétérotypique, et dégénèrent en formant des amas nécrotiques caractéristiques. Les ganglions cérébroïdes sont responsables de cette action, ainsi que les ganglions viscéraux, dans une moindre mesure.

Cette action n'est ni sexualisée, ni spécifique.

2.3. Action prévitellogénétique.

En absence de facteurs neuroendocriniens, les ovocytes sont capables d'effectuer le début de la prophase hétérotypique : leptotène-pachytène où la méiose est bloquée. Mais dans ce cas, la prévitellogenèse n'a jamais lieu et les ovocytes finissent par dégénérer.

Pour obtenir une évolution normale en culture organotypique, il est nécessaire d'associer aux explants des ganglions cérébroïdes.

L'action prévitellogénétique est due aux ganglions cérébroïdes ainsi qu'aux ganglions viscéraux de façon plus atténuée.

Cette action n'est ni sexualisée, ni spécifique, mais il est impossible de préciser si elle est directe ou s'exerce en plusieurs étapes.

2.4. Action vitellogénétique.

Dans les cultures organotypiques effectuées avec des explants femelles associés aux ganglions cérébroïdes autologues, nous n'avons jamais obtenu de vitellogenèse normale, bien que les ovocytes s'accroissent et semblent se charger en réserve (ce qui n'est pas le cas dans les explants cultivés seuls).

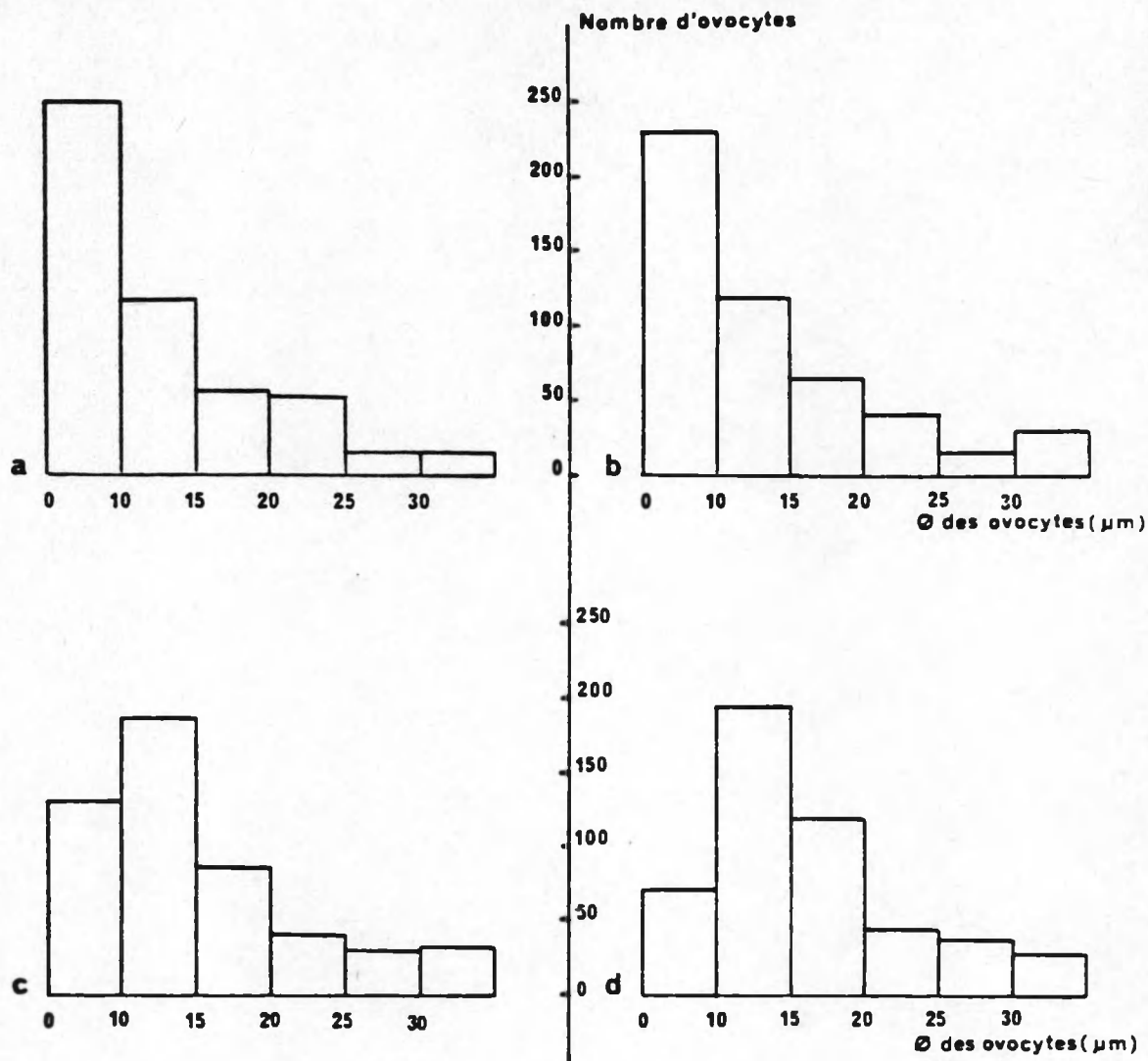


Figure 2 : Répartition des ovocytes par classes de taille (diamètre en μm).

a. témoins non cultivés; b. explants cultivés 3 semaines en milieu an hormonal; c. explants cultivés en association avec les ganglions cérébroïdes autologues; d. explants cultivés isolément sur milieu enrichi en hFSH.

Ces anomalies observées dans les processus de la vitellogenèse sont peut-être dues à l'absence d'un métabolite essentiel dans notre milieu de cultures in vitro.

Dans cette optique, nous avons testé plusieurs substances hormonales agissant chez les vertébrés au niveau des cellules germinales. Les résultats obtenus avec FSH se sont révélés positifs. L'hormone (hFSH) est ajoutée au milieu gelosé et les explants sont cultivés isolément sur ce milieu "enrichi"; des témoins prélevés sur les mêmes animaux sont cultivés sur milieu normal, soit isolément, soit en association avec les ganglions cérébroïdes autologues. Les résultats exprimés sous forme d'histogrammes (fig. 2) montrent que l'hormone de vertébré est susceptible d'assurer la vitellogenèse dans des explants de moule. Les explants cultivés sur milieu enrichi en FSH présentent un accroissement des ovocytes légèrement supérieur à celui des explants cultivés avec les ganglions cérébroïdes; de plus FSH ne provoque pas d'anomalies cytologiques au niveau des ovocytes. Des expériences analogues effectuées avec hLH et HCG ont donné des résultats négatifs.

Ces résultats obtenus sur la lignée femelle appellent de nouveaux travaux, en particulier dans le but de préciser les processus de l'élaboration des réserves dans les ovocytes; il est d'autre part nécessaire d'étudier le rôle exact du tissu de réserve, les protocoles de transfert de métabolites de ce tissu vers les ovocytes en vitellogenèse, et enfin les contrôles exercés sur ce tissu de réserve, dont le métabolisme présente au cours du cycle sexuel des phases de stockage (été) et de vidange (automne-hiver) mettant en jeu des processus enzymatiques complètement opposés.

3. BIBLIOGRAPHIE.

- LUBET P., 1955.- Le déterminisme de la ponte chez les Lamellibranches.
C.R. Hebd. Séances Acad.Sci., 241(2) : 254-256.
- LUBET, P., 1959.- Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes
chez les Mytilidés et les Pectinidés.
Rev.Trav. Inst.Sci.Pêches Marit., 23 (3) : 387-548.
- HOUTTEVILLE P. et P. LUBET, 1974.- Analyse expérimentale en cultures organotypiques de l'action des ganglions cérébropleuraux et viscéraux sur le manteau de la moule mâle Mytilus edulis L.
C.r. hebd.Séances Acad.Sci., 278 : 2469-2472.
- LUBET P. et M. MATHIEU, 1978 : Experimental studies on the control of
annual reproductive cycle in Pelecypod Molluscs.
Gen.Comp.Endocrin., 34 : 109.
- MATHIEU M., 1979.- Etude expérimentale du contrôle neuroendocrinien des cycles
de développement de la gonade et du tissu de réserve chez
la Moule adulte, Mytilus edulis. Thèse 3ème cycle, Univ.
de Caen, 141 p.
- LUBET P., P. HERLIN, M. MATHIEU et F. COLLIN, 1976.- Tissu de réserve
et cycle sexuel chez Lamellibranches. Haliotis, 6 : 123-142.
- LUBET P et J.Y. HERVE, 1980.- Etude in vitro du contrôle de gamétogenèse par
les ganglions nerveux chez l'huître japonaise (Crassostrea
gigas Thbj) , Mollusque Lamellibranche. Malacologia(Ss presse
- LE GALL P., 1978.- Etude expérimentale de l'activité mitogène des ganglions
cérébroïdes chez Crepidula fornicata.
Bull. Soc.Zool. Fr., 103(3) : 395-403.

66900

DYNAMIQUE DE LA CREVETTE GRISE
LE LONG DU LITTORAL BELGE.

Frank REDANT

Station de Pêches maritimes, Ankerstraat 1,
8400 Oostende.

La crevette grise (Grangon crangon) est un Décapode nageur d'assez petite taille (longueur maximale 95 mm) qui habite les fonds sableux et vaseux des régions côtières et des estuaires de l'Europe (fig. 1). Sa répartition géographique s'étend de la Mer Blanche et de la Mer Baltique jusqu'en Méditerranée. Elle est particulièrement abondante dans les eaux côtières danoises, allemandes, néerlandaises et belges et dans les estuaires le long des côtes françaises et anglaises (Manche, Mer d'Irlande et côte atlantique). Les populations de crevettes y sont d'ailleurs exploitées commercialement et contribuent largement aux revenus de la pêche côtière.

La pêche crevetteière dépend fortement des fluctuations saisonnières et annuelles de la densité des populations de crevettes, par suite des interactions entre la natalité, le recrutement, la mortalité et les migrations. Afin d'éclaircir certains aspects quantitatifs de ces interactions et fournir une base scientifique à la gestion des stocks de crevettes, nous avons commencé une étude sur la dynamique de la crevette grise au large de la côte belge.

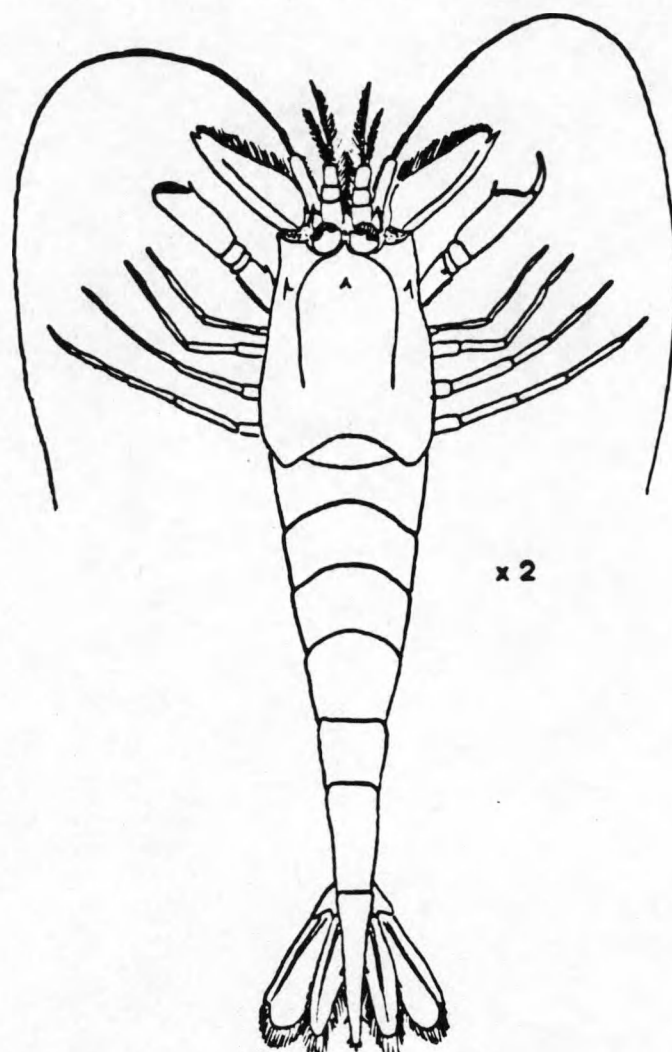


Figure 1 : Physionomie générale de la crevette grise (Crangon crangon). D'après Holthuis (1950).

1. HISTOIRE NATURELLE ET IMPORTANCE ECONOMIQUE DE LA CREVETTE GRISE.

1.1. Consommation.

La population crevetteière fait partie du système benthique. La crevette grise est un omnivore qui se nourrit de meiobenthos (faune interstitielle, taille : 0,1 à 1 mm), de macrobenthos (faune benthique, taille : > 1 mm), d'épibenthos (faune benthique errant sur le fond), d'hypoplancton (faune planctonique résidant près du fond) et de détritus. L'ensemble de la nourriture ingérée par la population est sa consommation (C, fig. 2).

La composition de la nourriture varie selon la taille des crevettes et selon la saison. La nutrition s'effectue principalement pendant la nuit. De jour, les crevettes s'enfouissent superficiellement dans les sédiments. La nuit, ou par temps couvert, elles quittent leurs abris et se déplacent activement sur ou immédiatement au-dessus du sol. Les variations d'intensité de la lumière semblent responsables de ce phénomène.

1.2. Production.

La fraction non digestible de la nourriture est recyclée dans l'écosystème par suite de la défécation (F). Le reste est assimilé par l'appareil digestif et sert finalement à la respiration (R), l'excrétion (U) et la production de matières organiques spécifiques (tissus et gamètes, P) (fig. 2).

La croissance des crevettes résulte d'un cycle de mues. A chaque mue, la taille des crevettes augmente de 2 à 3 mm. La durée de l'intervalle entre deux mues consécutives, et, par conséquent, la vitesse de croissance, dépendent de la température, du sexe, de l'âge, de l'état physique et physiologique des animaux. Les vitesses de croissance des mâles et des femelles sont à peu près égales durant les premières mues post-larvaires. La croissance ralentit brusquement lorsque les crevettes ont atteint leur maturité sexuelle. Ce phénomène se produit chez les mâles à une taille nettement inférieure à celle des femelles. Il s'ensuit que le taux de croissance est plus élevé chez les crevettes immatures que chez les adultes, et plus élevé chez les femelles

que chez les mâles. Une partie de la production crevettière est donc recyclée dans l'écosystème sous forme de carapaces rejetées à chaque mue (P_{ex}) tandis que la transformation des composants organiques, provenant de la nourriture, en "tissus durables" (organes, muscles,...) nous donne la croissance en poids (P_g) des crevettes (fig. 2).

Finalement, une partie de la production sert à la gamétogenèse (P_e). En Mer du Nord, les crevettes mâles atteignent leur maturité sexuelle à une longueur d'environ 20 mm, les femelles à une longueur de 35 à 45 mm. La copulation (durée 4 à 5 secondes) est suivie d'une oviposition et d'une fertilisation externe des oeufs. L'incubation prend de 15 à 90 jours, selon la température du milieu. Les femelles ovigères portent les oeufs sous l'abdomen, jusqu'à l'éclosion des larves. Pendant tout ce temps, le sort des oeufs est strictement lié à celui des femelles. En effet, la prédation et la pêche des femelles ovigères causent une perte immédiate d'une partie des oeufs (P_{em}) (fig. 2).

Les larves (P_{e1}) passent par cinq stades planctoniques (stades zoéa) avant de se métamorphoser et d'adopter leur apparence benthique (premier stade post-larvaire). Les crevettes grises n'ont ni aire, ni période bien définies de ponte : la reproduction se poursuit l'année entière bien qu'elle atteigne un sommet pendant l'été. L'absence presque complète de femelles ovigères en septembre-novembre est liée à la transformation des mâles, dits "guais", en femelles secondaires pendant ces mois-là. Conséquence de la disparition d'un grand nombre de mâles fertiles, l'activité reproductive descend alors à un niveau relativement bas.

1.3. Mortalité.

La population crevettière est une source de nourriture importante pour une gamme variée de prédateurs démersaux (P_{dp}), invertébrés et vertébrés (fig. 2). La crevette grise (stade post-larvaire) est rencontrée fréquemment dans les contenus d'estomacs du crabe nageur (Macropipus holsatus), de la raie bouclée (Raja clavata), du cabillaud (Gadus morhua), du tacaud (Trisopterus luscus), du merlan (Odontogadus merlangus), de la mustèle à

cinq barbillons (Ciliata mustela), de la gobie (Pomatoschistus species), du grondin (Trigla species), du scorpion de mer (Myoxocephalus scorpius), de l'aspidophore (Agonus cataphractus) et de la limace de mer (Liparis liparis). Certaines années, une prédation anormalement intense par le cabillaud ou le merlan cause une telle diminution du stock crevettier que la pêche en ressent les conséquences. A part ces prédateurs "importants", il y a encore une vingtaine d'espèces de poissons démersaux, peuplant les côtes, qui se nourrissent moins fréquemment de crevettes grises.

Des études quantitatives dans les eaux côtières allemandes ont démontré que la mortalité due à la prédation par les poissons démersaux est 2 à 13 fois plus grande que la mortalité due à la pêche. Les chercheurs allemands ont également établi une corrélation négative entre l'intensité de la prédation et la quantité de crevettes débarquées l'année suivante. La prédation se concentre sur les petites crevettes, de taille non commerciale. L'effet de la prédation se manifestera donc dans les apports de crevettes au moment où les classes d'âge de crevettes décimées atteignent une longueur commerciale. Ce décalage prend environ un an.

La crevette grise est le seul invertébré d'importance commerciale pour la pêche côtière belge (P_{fi}). De 1969 à 1978, l'apport moyen de crevettes a été de 1207 tonnes, représentant environ 30 % des revenus de la pêche côtière et environ 5,7 % des revenus de la pêche marine belge (tableau 1). Ainsi, elle occupe une quatrième place dans la hiérarchie des espèces marines, suivant leur valeur économique, derrière la sole (Solea solea), le cabillaud (Gadus morhua) et la plie (Pleuronectes platessa). Les apports mensuels et le rendement de la pêche crevettière (kg de crevettes par heure de pêche) montrent un minimum en février-mai et un maximum en septembre-novembre.

Les prises belges de crevettes sont intégralement destinées à la consommation humaine. La pêche crevettière est exercée par des bateaux de tonnage et de puissance moyens (150 à 350 CV).

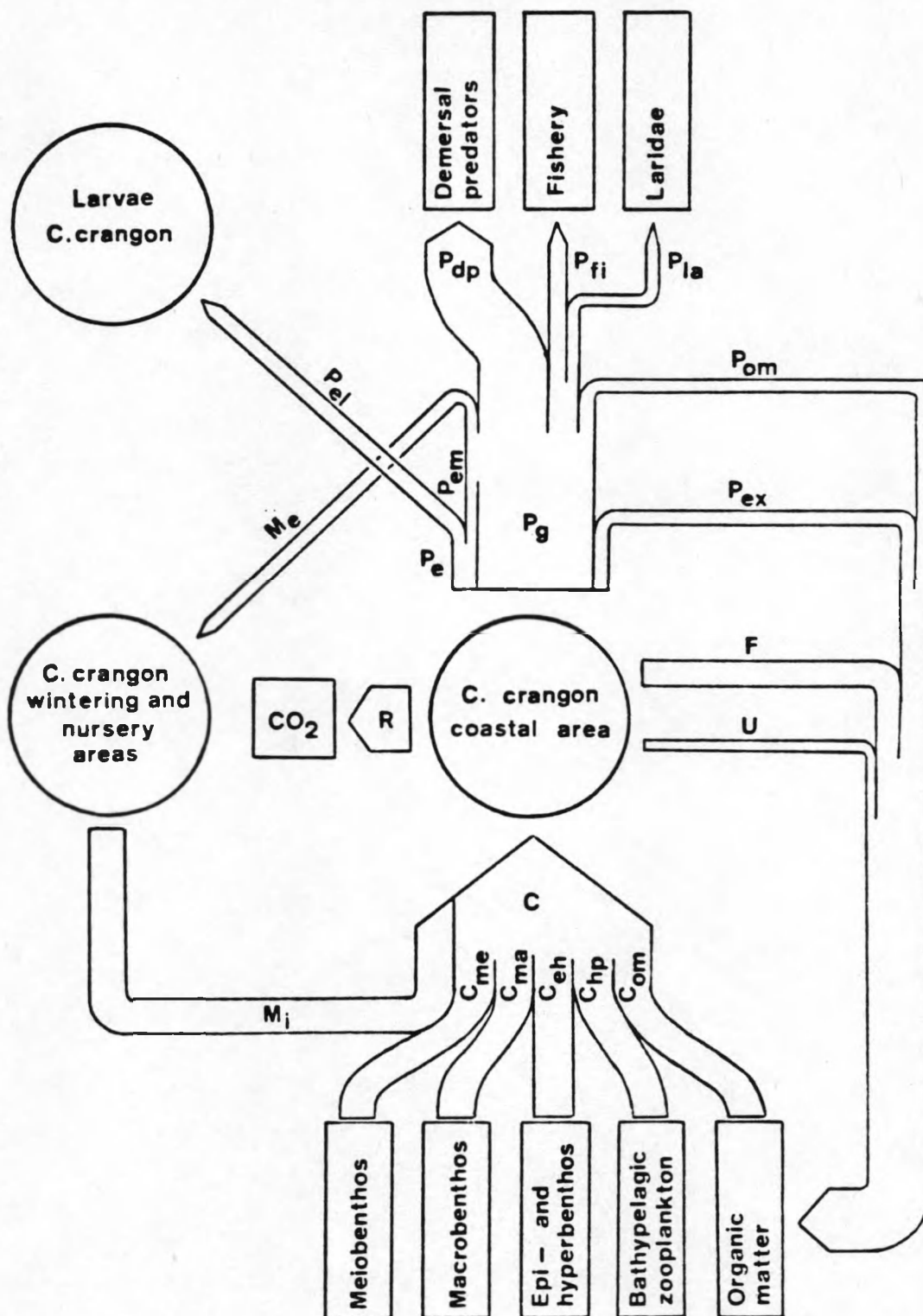


Figure 2 : Relations écologiques de la population crevette dans les eaux côtières - modèle qualitatif.

Les crevettes sont capturées à l'aide de chaluts de fond, à panneaux ou à perches. Le maillage des chaluts est assez petit (20 à 24 mm). La sélectivité du filet est faible et de grandes quantités de crevettes immatures, de jeunes poissons et d'invertébrés non-comestibles sont prises dans le chalut. Le tri est fait à bord des crevettiers à l'aide d'un tamis battant ou d'un tamis cylindrique rotatif et les jeunes crevettes sont rejetées à la mer. Ceci n'évite pourtant pas que 15 à 20 % d'entre elles ne survivent pas à cette manipulation à bord des bateaux. En plus, les goélands dévorent une partie des organismes qui sont rejetés à la mer, entre autres des crevettes immatures (P_{1a}) (fig. 2).

Nos connaissances sur la mortalité naturelle non-prédatrice (P_{om}) des crevettes sont plutôt restreintes. En aquarium, une mue sur mille tourne mal et cause la mort de la crevette. Toujours en aquarium, le cannibalisme sur des congénères qui viennent de muer cause une mort sur 85 mues. Une maladie (la "black spot disease") a été décrite pour la crevette grise, mais elle ne semble pas être fatale aux animaux atteints.

1.4. Migrations.

Les migrations (M) des crevettes grises interfèrent peu avec l'ensemble du processus physiologique de consommation et de production. Elles peuvent néanmoins causer de grandes variations dans l'abondance et la biomasse de la population dans une région limitée. En automne, les crevettes se déplacent vers le large et au printemps, elles regagnent les eaux moins profondes, près de la côte (fig. 2). La durée de la migration, la distance parcourue et l'importance numérique des migrants peuvent varier très fortement.

2. MODELE QUALITATIF DE CONSOMMATION ET DE PRODUCTION.

La synthèse des relations entre la population de crevettes post-larvaires et les autres compartiments de l'écosystème des eaux côtières, nous donne un modèle qualitatif de consommation

et de production (fig. 2). Dans ce modèle, la population crevette est considérée comme une "boîte noire". Ceci implique que les relations intraspécifiques entre les crevettes appartenant à la même population ne sont pas prises en considération. Seules les relations entre cette population et les autres compartiments du système (proies, prédateurs,...) font l'objet d'une étude quantitative.

2.1. Abondance et biomasse.

L'abondance (le nombre d'individus) et la biomasse de la population crevette sont estimées à partir d'observations directes sur la densité des crevettes dans la zone côtière, en tenant compte de la représentativité des sites et des périodes échantillonnées, et de l'efficacité du matériel d'échantillonnage. L'abondance de la population est en moyenne $7,11 \pm 3,78$ crevettes/m² et sa biomasse 106 ± 63 mg C/m² (tous les chiffres se réfèrent à la période 1973-1976) (fig. 3).

2.2. Consommation.

La ration journalière de nourriture des crevettes, à savoir 0,032 mg C de nourriture/mg C de crevette, est calculée à partir des données suivantes : les résultats d'expériences en aquarium sur l'ingestion cumulative chez des crevettes post-larvaires, la corrélation taille-poids des crevettes, la distribution des classes de taille dans la population et le sex-ratio des différentes classes de taille.

La consommation annuelle (C) de la population s'élève à 1238 ± 736 mg C/m² (fig. 3). Il est impossible de subdiviser ce chiffre selon les sources alimentaires (meiobenthos, macrobenthos, ...) puisque la composition quantitative de la nutrition des crevettes est inconnue. Les proies vivantes étant plus attractives que les détritus, cela suggère que les détritus ne sont pas la source principale de nourriture pour les crevettes. Les ressources vivantes les plus importantes sont probablement le macrobenthos, l'épibenthos et l'hypoplancton. Le meiobenthos est en fait considéré comme une source alimentaire plutôt complémentaire.

2.3. Production.

Le taux de croissance brut (K_1 de Ivlev) est calculé par analogie avec les calculs de la ration journalière de nourriture. Ce paramètre donne l'efficacité de la transformation des matières organiques ingérées (consommation) en matières organiques spécifiques (croissance). La valeur du taux de croissance brut pour la crevette grise est 51,2 %. Ce chiffre semble assez élevé en comparaison avec les valeurs K_1 pour d'autres organismes benthiques. Ceci est probablement dû au type de nourriture, notamment l'Artemia, administrée aux crevettes pendant les expériences en aquarium. L'Artemia est, en effet, extrêmement riche en protéines et en énergie. Il est donc vraisemblable que le taux de croissance in vivo est plus bas que celui in vitro et que la consommation totale, nécessaire pour réaliser une certaine augmentation de la biomasse, est plus élevée que la valeur estimée dans le chapitre précédent.

La production par croissance (P_g) est calculée à partir de la consommation totale et du taux de croissance brut et s'élève à 633 ± 376 mg C/m²/an (fig. 3). Le turnover (production par croissance/biomasse) est de 6,0/an, ce qui correspond très bien avec les valeurs observées pour d'autres espèces benthiques (turnover variant de 0,5 à 20/an).

La production d'oeufs (P_e) est estimée à partir de la densité moyenne de femelles matures, le nombre moyen d'oeufs par oviposition, le nombre moyen d'ovipositions par femelle par an et la composition chimique des oeufs. Cette production s'élève à 2015 oeufs/m²/an ou $6,7 \pm 4,2$ mg C/m²/an (fig. 3). La production de larves (P_{el}) est calculée de manière semblable et atteint 560 larves/m²/an. A peine 28 % des oeufs se développent donc en larves tandis que les autres 72 % périssent durant le stade embryonnaire, situation probablement due à la prédation et à la pêche sur les femelles ovigères.

La production totale, à l'exception des carapaces rejetées, s'élève à 640 ± 376 mg C/m²/an, dont 638 ± 376 mg C/m²/an sont disponibles pour les niveaux trophiques supérieurs (prédateurs, pêche).

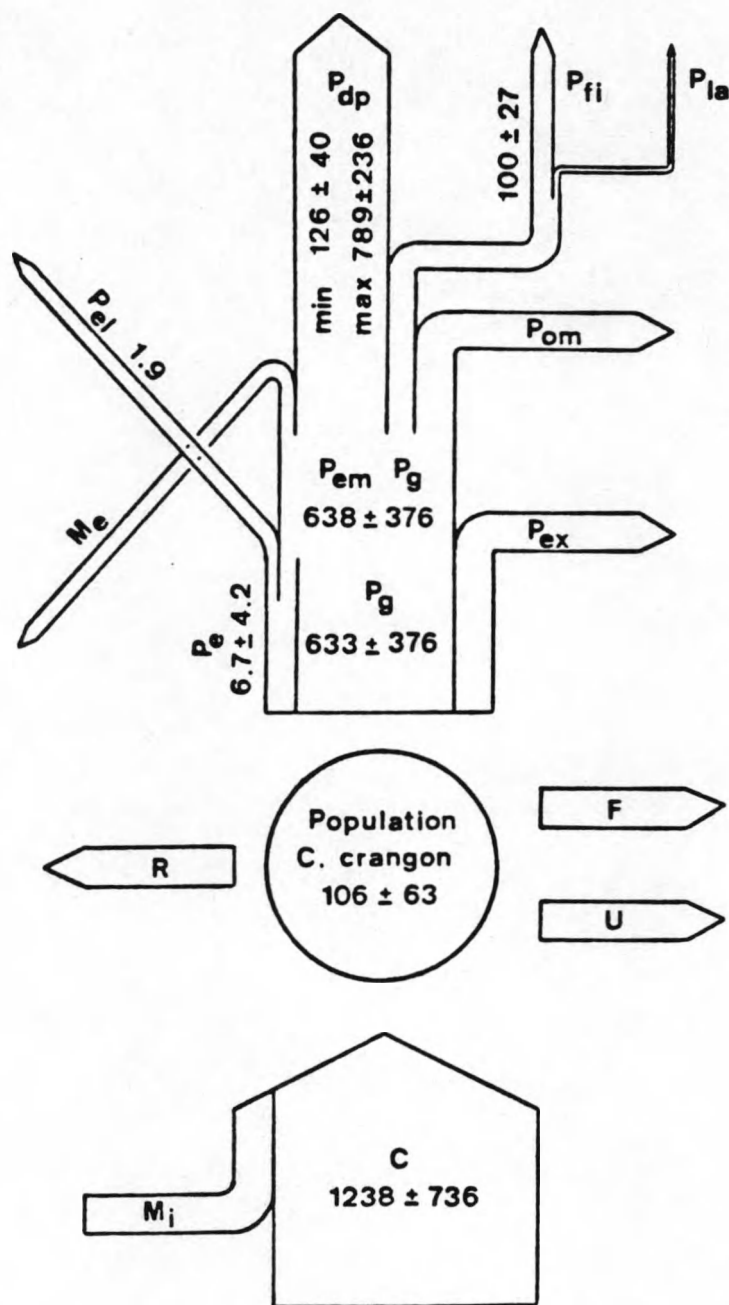


Figure 3 : Relations écologiques de la population crevette dans les eaux côtières - modèle quantitatif.
Biomasse en mg C/m^2 , flux en $\text{mg C/m}^2/\text{an}$.

2.4. Mortalité.

La faune ichthyologique des eaux côtières belges comprend à peu près 60 espèces. Une étude détaillée de la littérature sur la nutrition de ces poissons démontre que la moitié d'entre eux se nourrissent plus ou moins fréquemment de crevettes post-larvaires. L'importance d'un prédateur donné est déterminée d'un côté par son abondance, de l'autre par son affinité pour la crevette grise. Seules les espèces de poissons relativement abondantes dans les eaux côtières et se nourrissant fréquemment de crevettes peuvent être considérées comme prédateurs "importants". La pression prédatrice, exercée par des espèces qui sont relativement rares (quelle que soit leur affinité pour la crevette) ou qui ne se nourrissent qu'occasionnellement de crevettes (quelle que soit leur abondance), peut être considérée comme peu significative.

Pour mettre en évidence les prédateurs "importants", les espèces de poissons sont rangées suivant leur abondance et suivant leur affinité alimentaire pour la crevette. Le résultat donne un diagramme abondance/affinité qui renseigne clairement les prédateurs "importants" : le cabillaud (Gadus morhua), le tacaud (Irisopterus luscus), le merlan (Odontogadus merlangus), la mustèle à cinq barbillons (Ciliata mustela), la gobie (Pomatoschistus species), le grondin (Trigla species), l'aspidophore (Agonus cataphractus) et la limace de mer (Liparis liparis).

La mortalité des crevettes grises, causée par chacun de ces prédateurs, peut être calculée à partir des données sur la densité des poissons (en nombre d'individus et en poids) et sur la quantité de crevettes ingérée par unité de temps. Les abondances et les biomasses des prédateurs sont estimées d'après des observations directes sur la densité de leurs populations dans les eaux côtières. Les quantités de crevettes ingérées par unité de temps sont calculées à partir des résultats d'analyses sur les contenus d'estomacs des différentes espèces (environ 6000 analyses) et d'une étude bibliographique sur la durée de la digestion, la vitesse du transit digestif, l'influence du milieu et des paramètres physiologiques sur la vitesse de digestion, les besoins d'énergie des poissons et leurs rations journalières de nourriture.

Tableau 1 : Répartition des quantités et valeurs d'espèces marines débarquées dans les ports de pêche belges. *

Espèce		Valeur	Quantité
1. Sole	351	31,9	3.084
2. Cabillaud	248	22,5	12.413
3. Plie	71	6,5	4.176
4. <u>Crevette grise</u>	67	6,2	1.207
5. Raies	42	3,8	1.677
6. Sébaste	39	3,5	1.938
7. Merlan	39	3,5	2.750
8. Aiglefin	37	3,4	2.528
9. Langoustine	31	2,8	426
10. Colin	30	2,7	2.165
11. Sole limande	23	2,1	704
12. Lingue	21	1,9	963
13. Turbot	21	1,9	188
14. Emissole et aiguillat	18	1,6	1.096
15. Baudroie	17	1,5	239
16. Barbue	14	1,3	206
17. Grondin et perlon	10	0,9	570
18. Hareng	9	0,8	935
19. Merlu	7	0,6	207
20. Sardine	7	0,6	372
Total	1.102	100 %	41.656

* Moyennes pour la période 1969-1978. Valeur en millions de F.B./an.
Quantité en tonnes/an.

La mortalité totale par prédation (P_{dp}) atteint en moyenne $14,12 \pm 5,66$ crevettes/m²/an, correspondant à un poids entre 126 ± 40 et 789 ± 236 mg C/m²/an (fig. 3). La valeur réelle est probablement un peu plus élevée puisque cette estimation ne tient compte que des prédateurs les plus importants.

La valeur de la mortalité par pêche (P_{fi}) peut être déduite quasi directement des données statistiques sur les débarquements de crevettes dans les ports belges. Cette mortalité est $1,14 \pm 0,30$ crevettes/m²/an ou 100 ± 27 mg C/m²/an (fig. 3). Une comparaison de cette valeur avec celle de la production annuelle de larves (560 larves/m²) nous montre que seulement 0,2 % des nouveaux-nés arrivent à une taille commerciale. Les autres périssent durant le stade planctonique (93,3%) ou sont mangés par les prédateurs (2,5 %).

3. MODELE QUANTITATIF DE CONSOMMATION ET DE PRODUCTION.

Les estimations de la biomasse, de la consommation, de la production par croissance, de la production d'oeufs et de larves et de la mortalité par prédation et par pêche font partie du modèle quantitatif (fig. 3). Les flux de carbone, correspondant à la défécation, la respiration, l'excrétion, la production de carapaces, la mortalité naturelle non-prédatrice, la mortalité due aux goélands et les migrations restent inconnus. Il s'agit pour la plupart de processus physiologiques de la crevette grise, sur lesquels nos connaissances sont encore très fragmentaires.

La somme de mortalité par prédation et par pêche, à savoir 226 ± 48 à 889 ± 238 mg C/m²/an, est d'un même ordre de grandeur que l'estimation de la production disponible pour les niveaux trophiques supérieurs, à savoir 638 ± 376 mg C/m²/an. Ceci prouve que les estimations des flux de "production" de la population crevette sont fiables.

La mortalité des crevettes par prédation est en moyenne 12,4 fois plus grande que la mortalité par pêche. Cette situation est complètement différente de celle des stocks de poissons exploités, où la mortalité par pêche représente environ 80 % de la mortalité totale. L'explication de cette différence est assez

évidente. Les poissons exploités occupent tous une place en haut de la chaîne trophique et n'ont pas (ou très peu) d'ennemis naturels. La pression prédatrice sur les stocks de poissons est donc très faible. La crevette grise, par contre, occupe une place nettement intermédiaire dans la chaîne trophique et subit donc une forte pression prédatrice et compétitive.

66901

ROLE ECOLOGIQUE DES EPONGES MARINES.

Jean VACELET

Station Marine d'Endoume
F-13007 Marseille.

Les Spongiaires, l'un des groupes principaux du benthos marin, sont des organismes qui ont eu, depuis au moins 500 ou 600 millions d'années, un grand succès écologique, et ceci malgré une organisation très primitive, qui est même la plus simple qui soit connue chez les animaux pluricellulaires actuels.

Depuis l'Antiquité, le terme d'Eponge évoque un objet de toilette ou de ménage. Il s'agit du squelette souple, formé d'un réseau dense de fibres de spongine (un collagène), que l'on ne trouve que chez une dizaine d'espèces seulement, alors que l'on a décrit plus de 5000 espèces différentes. Ces 5000 espèces ont presque toutes un squelette formé de spicules, petites aiguilles de silice ou de calcaire, ce qui les rend peu recommandables pour les usages domestiques. Les formes, les couleurs, les consistances des Eponges sont très diverses. Mais toutes ont une organisation similaire, très originale. Ce sont des organismes filtreurs qui possèdent d'innombrables entrées d'eau, équivalentes à des "bouches", et ce sont les seuls animaux qui aient plusieurs bouches. De l'eau est aspirée par ces ouvertures, appelées ostioles ou pores inhalants, et circule dans un système

plus ou moins complexe de canaux; la mise en circulation de l'eau est assurée par des cellules flagellées spéciales, les choanocytes. Les choanocytes, qui sont groupés le plus souvent en petites pompes, les chambres choanocytaires, assurent également une filtration de l'eau grâce à une collerette de microvillosités. Après filtration, l'eau est collectée dans des canaux exhalants et rejetée au dehors par des ouvertures plus grandes que les pores, les oscules.

Ainsi constituées, les Eponges occupent une grande variété de milieux marins benthiques, depuis la zone des marées jusqu'aux grandes fosses océaniques (les plus profondes connues vivent à 8600 m); certaines ont même colonisé les eaux douces. Dans les zones littorales, elles vivent presque toujours fixées sur des substrats durs; par contre, dans les grands fonds, la plupart sont ancrées dans le sédiment par un faisceau de longs spicules qui surélève leur corps au dessus de la vase. Dans ces milieux si divers, l'importance réelle de leur rôle écologique sera bien entendu conditionnée par leur abondance. On possède peu de données chiffrées sur la biomasse que représentent les Eponges dans les grands types de biotopes marins, mais, dans l'ensemble, ce ne sont sûrement pas les animaux les plus abondants. Ce n'est que dans certains milieux, plus ou moins répandus, que les Eponges prennent une place importante; mais il s'agit principalement de milieux littoraux, qui sont les mieux connus et les plus intéressants au point de vue économique. Comme exemple de ces milieux favorables, on peut citer tous les substrats rocheux protégés d'un ensoleillement direct et d'un envasement trop prononcé : les grottes sous-marines (où les Eponges représentent parfois jusqu'à 50 % de la biomasse totale), les microcavités des concrétionnements, particulièrement le concrétionnement corallien récifal, les falaises abruptes que l'on trouve sur beaucoup de pentes continentales, etc. On a estimé que sur la pente externe d'un récif corallien, à la Jamaïque, les Eponges représentaient un volume de 3 litres/m² à une trentaine de mètres de profondeur, soit plus que les coraux à la même profondeur. Mais la région

qui possède actuellement la plus grande quantité d'Eponges est certainement l'Antarctique : d'après des travaux soviétiques, elles constitueraient environ 75 % de la biomasse totale entre 100 et 200 m de profondeur, et ceci sur de vastes surfaces. Dans de tels peuplements, leur rôle écologique peut devenir très important.

L'intervention des Eponges dans les Ecosystèmes se fait de plusieurs façons, qui seront envisagées successivement. Tout d'abord, les Eponges participent, comme tous les autres organismes, au cycle général de la matière organique et entrent dans les chaînes alimentaires qui constituent le réseau trophique. Ensuite, elles occupent de la place, en particulier sur les substrats solides, qui ne sont pas si abondants dans les milieux marins et qui sont très recherchés par de nombreux Invertébrés et par de nombreuses algues. De plus, certaines d'entre elles contribuent par leur activité perforante à la destruction des substrats solides calcaires. En contrepartie, les Eponges offrent elles-mêmes un substrat et un abri à de nombreux organismes.

1. PLACE DES EPONGES DANS LE CYCLE DE LA MATIERE ORGANIQUE.

Les Eponges sont certainement des animaux, même si leur immobilité, leurs réactions très lentes et l'appellation de "Eponges végétales" pour certains succédanés d'usage ménager (de mauvaise qualité d'ailleurs) donnent parfois lieu à des confusions. Comme les autres animaux, elles ne prennent pas part à la production de matières organiques à partir de substances minérales comme les végétaux chlorophylliens et quelques autres organismes dits autotrophes, mais assurent simplement une transformation des matières organiques déjà synthétisées. On verra plus loin que ceci n'est, apparemment, pas toujours exact : les Eponges hébergent souvent des symbiotes végétaux. Mais, même dans ce cas, le Spongiaire se nourrit de matières organiques, puis les remet dans le circuit général soit en étant mangé par un carnivore, soit en excréant des déchets, soit en se décomposant après sa mort.

Que mangent les Eponges? Il n'y a pas très longtemps que l'on dispose de données un peu précises sur ce problème. La physiologie de la nutrition a été étudiée depuis longtemps en laboratoire, et on connaît à peu près les mécanismes par lesquels les Eponges capturent les particules contenues dans l'eau qu'elles filtrent. Les plus grosses particules sont capturées par les cellules de revêtement des canaux inhalants, peut-être aussi par les cellules de revêtement externe; elles ne dépassent pas 50 μm , dimension moyenne des pores. La plupart des "proies" sont arrêtées par les choanocytes; les microvillosités de la collerette de ces cellules, espacées de 0,1 à 0,2 μm , constituent un véritable ultrafiltre. Les particules sont phagocytées sur le côté des choanocytes. Chez les Démosponges (siliceuses), elles sont ensuite transmises pour digestion à des archéocytes, tandis que chez les Eponges Calcaires, plus simples, les choanocytes sont des cellules à tout faire qui se chargent aussi de la digestion. Tout ceci a été mis en évidence au laboratoire grâce à des absorptions de particules indigestes, telles que des grains de carmin, ou récemment (travaux de P. Willenz) des billes de latex bien calibrées et reconnaissables en microscopie électronique. Mais on ne savait pas bien, il y a quelques années, ce que mangeait réellement une Eponge dans la nature.

Les travaux de Reiswig ont permis récemment d'avoir des précisions sur ces problèmes et même de faire des estimations de bilans métaboliques chez quelques espèces. Ce dernier point demande l'évaluation de : 1) l'énergie nécessaire au pompage de l'eau, à la croissance, à la reproduction; 2) la quantité d'eau filtrée; 3) le taux de rétention et d'assimilation des aliments; 4) la quantité d'aliments présents dans l'eau filtrée. Reiswig a pu effectuer une première évaluation de tous ces paramètres chez trois Eponges des récifs coralliens de la Jamaïque et chez deux espèces d'eaux tempérées.

D'après ses résultats, il semble que les Eponges soient des pompes à très bon rendement : elles filtrent entre 19 et 23 l d'eau par ml d'oxygène consommé; c'est un rendement au moins

égal à celui trouvé chez des animaux filtreurs plus évolués, comme les Lamellibranches ou les Ascidies, qui n'assurent pourtant qu'une filtration plus grossière. 80 % des particules de tailles comprises entre 50 et 0,3 μm sont retenues; ce taux de rétention est particulièrement bon pour les bactéries, de 1 à 3 μm , qui sont retenues à 96 %. Par contre il devient plus faible (environ 35 %) pour les particules non vivantes de moins de 0,3 μm , que l'on peut considérer comme des colloïdes. Mais ces petites particules sont si nombreuses dans certains milieux, et en particulier dans les récifs coralliens de la Jamaïque, qu'elles constituent, malgré ce faible taux de rétention, l'essentiel de la nourriture particulaire dans ces conditions. Ainsi, dans ces eaux, les bactéries ne représentent que 1 % de la nourriture particulaire, les Protistes environ 18 % et le reste est constitué de colloïdes. Ceci est un résultat très intéressant, car les colloïdes, qui passent insensiblement aux matières organiques dissoutes, représentent une part considérable de la matière organique des océans, et sont relativement mal retenus par la plupart des autres animaux filtreurs, soit que leur filtre soit trop grossier, soit que leur rétention fasse appel à des sécrétions de mucus qui diminuent le rendement. Mais ce résultat intéressant ne peut pas être trop généralisé encore, et dans des eaux littorales tempérées, Reiswig a trouvé que les bactéries, beaucoup plus nombreuses dans l'eau ambiante, suffisent théoriquement à assurer tous les besoins métaboliques de deux autres espèces qu'il a étudiées.

Tout ceci conduit à distinguer trois types de bilans métaboliques chez les 5 Eponges étudiées. Chez deux espèces d'eaux littorales tempérées, les bactéries du milieu suffisent pour assurer une croissance de 50 à 60 % par an. Chez deux espèces d'eaux pures de récifs coralliens, qui ont une bonne efficacité de pompage, les particules présentes dans l'eau assurent tous les besoins métaboliques, mais à condition de tenir compte des colloïdes qui ont une très grande importance. Enfin, chez une

autre espèce récifale qui a une croissance lente et une grande longévité, mais dont l'efficacité de pompage est mauvaise, le bilan métabolique est déficitaire de près des 2/3 si l'on ne tient compte que de la nourriture particulaire; il faut, pour équilibrer ce bilan, admettre que cette espèce utilise une grande quantité de matières organiques dissoutes. Ceci pourrait se faire grâce à des bactéries symbiotiques que cette espèce héberge en grand nombre, et qui seraient aussi responsables du mauvais rendement de la filtration.

Cette question est intéressante, car on a fait beaucoup de travaux ces temps derniers sur l'utilisation directe des matières organiques dissoutes (MOD, par les invertébrés aquatiques. On estime que les MOD et les colloïdes représentent 95 % de la matière organique totale des océans; c'est donc une source considérable de nourriture potentielle. On a démontré que les MOD pouvaient être utilisées directement par divers invertébrés, par "osmotrophie"; mais l'importance réelle de ce mode d'alimentation reste discutée et est probablement faible pour la plupart de ces invertébrés, qui se nourrissent principalement par "phagotrophie", c'est à dire en capturant des proies figurées. Par contre les bactéries sont des osmotrophes exclusives; elles transforment avec un très bon rendement les MOD en matière vivante, qui devient alors accessible aux phagotrophes. Beaucoup d'Eponges, surtout celles dont le système aquifère est peu développé par rapport aux tissus, ont une quantité extraordinaire de bactéries symbiotes, qui peuvent constituer près de 40 % du volume des tissus de "l'animal", soit le double du volume des cellules animales. Mais la question qui reste posée est de savoir si ces bactéries utilisent directement les MOD contenues dans l'eau pompée par l'Eponge, ou si elles récupèrent seulement des matériaux organiques des tissus. Dans la première hypothèse, qui est rendue vraisemblable par le déficit trouvé par Reiswig, l'éponge disposerait de toute une microflore bactérienne assimilant les MOD à l'intérieur même de ses tissus, et récupérerait

ensuite ces MOD transformées en phagocytant de façon ménagée ses symbiotes. Des travaux sont encore nécessaires pour préciser ces phénomènes.

Il n'y a pas que des symbiotes bactériens chez les Eponges. Beaucoup d'entre elles contiennent des symbiotes chlorophylliens, qui sont des organismes autotrophes. Chez les Eponges d'eau douce, ces symbiotes sont des algues unicellulaires du groupe des Chlorelles; chez les Eponges marines, ce sont d'autres algues unicellulaires, des Zooxanthelles, chez quelques rares espèces, et surtout des Cyanobactéries (ou "algues bleues"). La symbiose entre Invertébrés et algues a une importance considérable dans les océans. En particulier, c'est grâce à une telle association que les coraux tropicaux construisent des récifs. Ces coraux sont associés à des Zooxanthelles qui, grâce à leur photosynthèse, facilitent la fabrication du calcaire. L'importance écologique de ces phénomènes est moins grande chez les Eponges que chez les Coraux, du moins dans les mers actuelles, et ils ont été beaucoup moins étudiés. Les Spongilles d'eau douce avec Chlorelles produisent plus d'oxygène qu'elles n'en consomment quand elles sont placées à la lumière, et on a estimé que la production de carbone de l'ensemble Eponge - Chlorelle était de $4 \text{ g de C/m}^2/\text{j}$, ce qui est une valeur voisine de celle trouvée chez les Coraux constructeurs. Les associations avec des Zooxanthelles ne sont connues, chez les Eponges, que chez très peu d'espèces et, curieusement, ce ne sont que des espèces qui détruisent le calcaire, les Cliones. Morphologiquement, ces Zooxanthelles d'Eponges sont identiques à celles trouvées chez les Coraux, les Gorgones, les Actinies, les Tridacnes, etc. Les Cliones à Zooxanthelles sont très répandues dans certains fonds, par exemple dans des lagons de récifs coralliens, et contribuent alors, sans doute de façon non négligeable, à la production primaire. Les associations avec Cyanobactéries sont beaucoup plus fréquentes. C'est un type d'association que l'on peut qualifier de primitive par rapport aux précédentes, et les rapports entre les partenaires sont beaucoup moins cordiaux. Par exemple, chez les Coraux à Zooxanthelles, l'animal stimule la sécrétion par l'algue de glycérol et d'autres

métabolites, et ne tue l'algue que très exceptionnellement. Dans le cas des Cyanobactéries, les cellules de l'Eponge phagocytent et digèrent les Cyanobactéries. Cette association avec des Cyanobactéries, si répandue chez les Eponges vivant dans des biotopes bien éclairés, est très originale dans le monde animal : on ne la connaît ailleurs que chez quelques Ascidies coloniales. Des expériences de transplantation dans des conditions de lumière variées ont montré que cette association avait réellement une influence bénéfique sur le métabolisme de l'Eponge, et il semble même que les Cyanobactéries symbiotes d'Eponges soient capables de fixer de l'azote.

Quelle est l'importance réelle de la consommation par les Eponges? D'après Reiswig, l'ensemble de la population d'Eponges d'une zone comprise entre 25 et 40 m de profondeur sur la pente externe d'un récif corallien de la Jamaïque filtrerait en 24 h. un volume d'eau équivalent à celui de la colonne d'eau susjacente, et consommerait environ $2 \text{ g de carbone/m}^2/\text{j}$. A titre de comparaison, la production globale d'un récif corallien varie, selon les régions et selon les estimations, entre 0,8 et $13,7 \text{ g/C/m}^2/\text{j}$., et les récifs coralliens sont un des biotopes les plus productifs de la planète. On voit que l'influence des Eponges ne serait pas négligeables dans de telles conditions. Mais ces évaluations sont encore très approximatives et leur caractère général est loin d'être démontré. D'autre part, il faut remarquer que cette consommation s'effectue aux dépens de matériaux que les autres organismes utilisent mal.

Ainsi, les Eponges apparaissent comme des organismes filtreurs spécialisés dans l'utilisation des très petites particules, que leur système particulier de pompe ultrafiltrante leur permet de retenir avec un bon rendement. Ceci leur donne des avantages certains sur les autres animaux filtreurs dans les eaux pauvres et claires, telles que celles des récifs coralliens, ou encore que celles des zones plus obscures des grottes sous-marines, où l'eau est mal renouvelée et où il y a très peu d'apports nutritifs venus de l'extérieur. L'inconvénient de cette solution est évidemment un colmatage de ce filtre si fin dans

les eaux turbides, riches en nourriture particulière. Aussi, dans les zones eutrophisées ou soumises à une forte sédimentation, telles que les voisinages des égouts, les ports, etc., les Eponges sont défavorisées par rapport aux Lamellibranches et aux Ascidies. Cependant, quelques espèces ont su s'adapter à de telles conditions, grâce à des mécanismes que l'on connaît très mal d'ailleurs.

Tout ceci concernait la production de matières organiques par les Eponges. Il faut maintenant envisager le devenir de cette matière organique. Une partie va être libérée par l'animal durant sa vie sous forme de déchets, de mucus, de substances solubles; on est très mal renseigné là-dessus. Une autre partie, qui est de loin la plus importante, sera remise dans le circuit par décomposition à la mort de l'Eponge; c'est une voie classique, qui n'offre pas de particularités chez les Eponges. Enfin, une partie passera dans des échelons trophiques supérieurs par prédation.

Cette dernière partie est la plus intéressante à envisager, mais elle n'est pas très importante. Les Eponges n'ont pas la réputation d'être très comestibles; de plus, quand elles entrent dans une chaîne alimentaire, c'est généralement dans des voies latérales qui ne conduisent ni aux échelons les plus élevés, ni à ceux qui sont exploités par l'homme, que l'on a tendance à considérer comme les plus intéressants. Les groupes zoologiques dans lesquels on trouve des prédateurs d'Eponges sont cependant assez nombreux; les plus importants sont des Mollusques, des Crustacés, des Echinodermes. Quelques poissons mangent des Eponges, et certains, en régions tropicales, sont même des spongiophages presque exclusifs (des Holacanthus et des Pomacanthus). Les Eponges disposent de moyens de défense assez efficaces, qui limitent cette prédation; ce sont bien entendu les spicules, mais aussi des substances toxiques. On a montré que la proportion d'espèces toxiques augmente dans les eaux tropicales, et ce mécanisme de défense se serait particulièrement développé dans les récifs coralliens. Les poissons récifaux spongiophages, peu nombreux, évitent de consommer de trop grandes quantités d'une même Eponge, mais diversifient leur nourriture en mangeant un peu de

beaucoup d'espèces. On a parfois démontré un effet de la prédation sur la répartition et sur les caractères d'un peuplement d'Eponges, mais les études quantitatives sur ce sujet sont presque inexistantes. Une seule étude assez complète a été faite, mais elle a été réalisée en Antarctique, dans un peuplement relativement simple et très stable, et ses conclusions ne sont probablement pas généralisables. Dans ces conditions, une importante population d'Eponges subit la prédation de plusieurs espèces d'Astéries et de Nudibranches; bien que la croissance annuelle des Eponges soit très faible, l'existence de ces prédateurs n'a pas empêché l'accumulation d'une biomasse d'Eponges considérable, ceci en raison de l'existence de prédateurs secondaires limitant la prolifération des prédateurs d'Eponges. Cependant, une des espèces d'Eponges présentes a une croissance assez rapide, et devrait donc devenir dominante dans le peuplement; ceci ne se produit pas grâce à l'action de ses prédateurs, ainsi qu'a pu le démontrer Dayton en la protégeant par des cages : le taux de croissance de cette espèce est de 15 % par an, mais passe à environ 50 % si elle est protégée de ses prédateurs. On a estimé que, dans ce milieu particulier, l'espèce la plus abondante (une Hexactinellide) représentait une biomasse équivalente à 2800 kilocalories/m², ce qui pourrait nourrir les prédateurs pendant 1400 ans.

2. LES EPONGES ET L'OCCUPATION DES SUBSTRATS.

Dans les milieux littoraux, les Eponges préfèrent les substrats rocheux un peu abrités de la lumière et de la sédimentation. Ce type de substrat est très recherché par les autres Invertébrés et, quand ils sont encore suffisamment éclairés, par les algues. Aussi les luttes pour leur occupation sont-elles très sévères. Dans ces batailles, les Eponges apparaissent très bien armées pour l'occupation à long terme. Ceci a été étudié à la fois sur des peuplements naturels ayant subi une longue évolution et lors des successions de peuplements qui se produisent sur des substrats vierges expérimentaux.

Lorsqu'on offre un nouveau substrat dans des conditions favorables : pas trop de pollution (la plupart des expériences ont été réalisées dans des ports en raison de l'importance économique des phénomènes de "fouling"), lumière atténuée, substrat non toxique, on s'aperçoit que les Eponges n'interviennent que très peu dans les premiers stades de la colonisation, dominés par des animaux solitaires tels que les Balanes, les Moules, les Serpules. Ceci est dû à la brièveté de leur période de reproduction, et aux faibles possibilités de dispersion larvaire : les larves d'Eponges ont une vie courte et ne se déplacent pas à de longues distances; elles sont peu disponibles quand un nouveau substrat se présente. Toutefois, certaines Eponges Calcaires, comme les Sycons, font partie du cortège des espèces pionnières; ce sont des espèces pédonculées qui se reproduisent très jeunes et durant la majeure partie de l'année. Mais au bout de quelques mois, en général environ une année, tous ces organismes opportunistes, qui sont presque tous des formes solitaires qui ne peuvent pas beaucoup s'étendre latéralement, vont subir la concurrence de formes coloniales, dont la croissance latérale est, théoriquement, illimitée. Ces organismes sont principalement des Ascidies coloniales, des Bryozoaires; les Eponges siliceuses (Démospouges), bien que n'étant pas réellement des animaux coloniaux, ont un mode de croissance analogue et se comportent comme eux. Une fois établies sur un petit espace libre, elles s'étendent en étouffant les voisins et bien des formes solitaires vont être éliminées. C'est le cas des Eponges Calcaires pionnières, qui, en plus, ont une durée de vie limitée à un an ou deux. Cette stratégie différente explique la succession des deux groupes d'Eponges. Lorsqu'un substrat reste en place assez longtemps dans des conditions favorables, la stratégie des Démospouges revêtantes et encroûtantes se révèle très efficace, et elles peuvent occuper la quasi-totalité du substrat.

Dans certains cas cependant, être recouvert par une Eponge n'est pas si défavorable. Certains Lamellibranches sont très souvent recouverts par des Eponges, et ceci semble leur offrir

une protection efficace contre les Astéries prédatrices qui n'arrivent plus à faire adhérer leurs podia sur les valves pour les ouvrir et manger le mollusque. Le recouvrement de la base morte de Coraux par des Eponges empêche l'action des organismes qui perforent le calcaire. Dans d'autres cas, c'est un camouflage ou encore l'effet répulsif vis à vis des prédateurs qui est "recherché" : beaucoup de Crabes ont des Eponges vivant sur leur dos.

3. LES EPONGES ET LA CREATION DE SUBSTRATS.

Si les Eponges sont donc des concurrents redoutables dans les luttes pour l'occupation des substrats durs, elles offrent, en contrepartie, un abri ou un substrat à d'autres organismes. De très nombreux animaux vagiles trouvent un abri dans les cavités du système aquifère, et certaines grosses espèces massives ont été qualifiées du terme "d'hôtel vivant". Dans certains cas, on a dénombré de 3 à 5 endobiotes par ml d'Eponges, ce qui représente des milliers de Polychètes, Nématodes, Crustacés, etc. vivant chez certaines Eponges. Ces animaux trouvent un abri et profitent de la circulation d'eau créée par l'Eponge, parfois pour assurer leur propre filtration, par exemple les Ophiures; il ne semble pas que beaucoup d'entre eux consomment les tissus de leur hôte, et la plupart peuvent avoir un autre habitat.

D'autres organismes s'installent sur la surface externe des Eponges. Beaucoup d'Eponges ont les orifices inhalants localisés, et le reste de la surface est recouvert d'une cuticule sur laquelle s'installent des épibiotes. Cela fait un substrat supplémentaire, et de plus il semble que certains épibiotes, les Zoanthaires en particulier, profitent des courants créés par l'Eponge. Toutefois, ces épibiotes sont généralement non spécifiques.

Un cas assez particulier de création de substrats se présente en Antarctique. Dans cette région, les Eponges siliceuses à grands spicules sont si nombreuses que les spicules libérés à leur mort forment un feutrage sur le fond, modifiant ainsi considérablement la nature du fond. Ce feutrage, qui peut atteindre

1 m d'épaisseur, a un grand rôle écologique en servant de substrat et d'abri à de nombreux organismes.

A cette exception près, le rôle des Eponges dans la création de substrat est cependant assez restreint dans la nature actuelle. En effet, les Eponges ont un squelette qui, dans la majorité des cas, se dissocie après leur mort, et ce ne sont pas des animaux constructeurs comme les Coraux, ni même comme quelques Lamellibranches ou Polychètes. Mais il n'en a pas toujours été ainsi. On connaît quelques véritables récifs fossiles construits par des Eponges siliceuses dont les spicules restent soudés, les Lithistides et des Hexactinellides, principalement dans des terrains du Jurassique. D'autres Eponges appartenant à des groupes disparus ou connus à l'état de "fossiles vivants" ont participé à la construction de récifs calcaires. On pensait que cette participation était réduite, et que les récifs construits avant l'apparition des Madréporaires constructeurs, en particulier tous ceux du Paléozoïque et du Trias, étaient l'oeuvre principale d'animaux parents des Coraux actuels, les Stromatopores, les Chaetétidés, les Favositidés. Or on a trouvé ces dernières années des Eponges qui sont pourvues d'un squelette formé non plus de spicules dissociables, mais d'une masse calcaire solide. Ces "Eponges-Coraux" (Sclérosponges) sont en fait des reliques des groupes ayant construit ces anciens récifs, et démontrent que les Eponges ont eu un rôle prépondérant dans la construction des récifs, avant d'être évincés dans ce rôle par les vrais Coraux, les Madréporaires, à croissance plus rapide.

4. LES EPONGES ET LA DESTRUCTION DU CALCAIRE.

Dans la nature actuelle, les Eponges ont en réalité un rôle plus destructeur que constructeur de substrats. En effet il existe deux groupes, la famille des Clionidés, très largement répandue, et le genre Siphonodictyon, localisé dans les mers tropicales, qui perforent activement le calcaire, qu'il s'agisse de squelettes d'animaux calcifiés, de roches calcaires ou de calcite pure; cependant certaines espèces manifestent une pré-

férence pour les substrats calcaires biologiques. L'Eponge vit à l'intérieur du substrat, dans des galeries qu'elle creuse activement, et seules des papilles inhalantes et exhalantes sont apparentes. Chez certaines espèces, l'Eponge peut se développer en une forme massive ou revêtante à partir de sa base perforante, et ce sont ces formes massives ou revêtantes de Cliones qui sont associées à des Zooxanthelles.

Le mécanisme chimique utilisé pour la dissolution du calcaire n'est pas connu; il s'agit peut-être d'un processus de chélation, car on n'a jamais réussi à mettre d'acide en évidence. Mais la quantité de calcaire réellement dissoute est minime; en effet, seuls les bords des cellules perforantes, qui sont appliquées sur le calcaire, pénètrent dans le substrat en creusant une mince fissure d'environ $1\text{ }\mu\text{m}$ d'épaisseur. Les cellules perforantes détachent ainsi des fragments arrondis de calcaire, qui sont rejetés par les oscules. Ces fragments, d'environ $50\text{ }\mu\text{m}$ de diamètre, forment un sédiment calcaire très fin qui contribue dans certains cas, et en particulier dans les milieux récifaux, à l'évolution sédimentologique. Le substrat ainsi miné par de nombreuses galeries devient très fragile et les Cliones contribuent ainsi de façon importante à la bioérosion; on a estimé qu'aux Bermudes une espèce de Clione était capable de provoquer l'enlèvement de 6 à 7 kg par m^2 et par an à faible profondeur, ce qui correspond à un recul du littoral de plus de 1 cm par an. Les Eponges perforantes ont également une grande importance biologique; elles représentent un fléau pour l'ostréiculture, en s'attaquant à la coquille des Huîtres (maladie dite du "pain d'épices"). Dans les récifs coralliens, elles affaiblissent la base des Madréporaires; une fois brisés, ces Madréporaires seront plus facilement enfouis et incorporés dans la construction. Dans le cas des Madréporaires branchus tels que les Acropores, il est possible que leur cassure, grâce aux perforations des Cliones, facilite leur multiplication asexuée, les fragments se comportant comme des "boutures".

5. CONCLUSIONS.

Les Eponges jouent donc un rôle écologique assez diversifié et assez important, surtout dans certains milieux, et ce rôle a été très probablement encore plus important à diverses époques du Paléozoïque et du Mésozoïque. C'est surtout dans le domaine du cycle de la matière organique que ce rôle apparaît original. Les quelques données disponibles montrent que les Eponges se caractérisent par rapport aux autres Invertébrés benthiques par le grand volume d'eau qu'elles exploitent et par leur possibilité d'utiliser, en plus des particules de quelques microns pour lesquelles elles ont beaucoup de concurrents, des matériaux organiques de très petite taille, les colloïdes et peut-être aussi des matières organiques dissoutes. Ceci leur donne de grands avantages sur les autres filtreurs dans les eaux pauvres en particules. Ce type d'alimentation permet de les classer dans les chaînes alimentaires basées sur les détritus, qui sont très importantes dans les milieux marins. On a estimé par exemple que seulement 10 % de la production des algues macrophytes passaient par broutage dans les chaînes alimentaires classiques; le reste est repris dans des chaînes basées sur les détritus, principalement par l'intermédiaire des bactéries. L'utilisation directe des colloïdes par les Eponges, intéressante dans la compétition alimentaire, l'est également dans le rendement de la chaîne alimentaire, car elle permettrait de sauter l'échelon bactérien. Mais cet intérêt est contrebalancé par le blocage de la matière organique produite dans des voies latérales en cul-de-sac.

6. BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE.

BERGQUIST, P.- Sponges. Hutchinson University Library, London, 268 p.

SARA, M. et VACELET, J.- Ecologie des Démosponges, in : Traité de Zoologie, III. Spongiaires. P.P. Grassé (éd.), Masson, Paris, 462-576, 1973.

VACELET, J.- La place des Spongiaires dans les systèmes trophiques marins. Coll. intern. CNRS, 291 : Biologie des Spongiaires, éd. Lévi C. et Boury-Esnault N., 259-270, 1979.

