

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA CROISSANCE
RELATIVE CHEZ *MYTILUS PERNA L.*

ERRATA

- Page 21, en note inframarginale, ajouter: * Il nous est agréable de remercier le Professeur J. H. WELSH qui nous a aimablement dirigés vers le "Museum of Comparative Zoology" pour la détermination de nos échantillons.
- Page 25, 13e ligne, après: à la longueur, ajouter: L (Graphique I).
- Page 25, 20e ligne, supprimer: L (Graphique I).
- Page 26, 16e ligne, après: rapport à la, ajouter: longueur L (Graphique II).
- Page 26, 24e ligne, supprimer: longueur L (Graphique II).

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA CROISSANCE
RELATIVE CHEZ *MYTILUS PERNA L.*

par *Roger Lavallard, Greta Balas*
et *Renate Schlenz.*

Institut de Biologie Marine de São Sebastião et
Département de Physiologie Générale et Animale de
la Faculté de Philosophie, des Sciences et des Let-
tres. Université de São Paulo - Brésil.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA CROISSANCE RELATIVE CHEZ
MYTILUS PERNA L.

RESUMO — Apresentam-se os resultados numéricos e grá-
ficos sôbre o crescimento relativo das três dimensões prin-
cipais das conchas de uma populaçãc de *Mytilus perna*
localizada na Ilha das Palmas na baía de Santos.

O exame do crescimento da altura e da espessura em
relação ao comprimento, mostra a existência de duas eta-
pas de crescimento, com um estágio crítico ao nível da
classe que agrupa os animais de 26 a 29 milímetros de
comprimento. O crescimento relativo da altura segue duas
leis sucessivas de alometria negativa, a segunda sendo for-
temente diminuída. O crescimento relativo da espessura
obedece, durante a primeira etapa, a uma lei de alometria
negativa, e durante a segunda, a uma lei de isometria. O
estágio é interpretado como uma repercussão da matu-
ração sexual sôbre o crescimento da concha.

RESUMÉ — Ce travail présente les résultats numériques
et graphiques obtenus par une étude de la croissance rela-

tive des trois principales dimensions des coquilles d'une population de *Mytilus perna* localisée sur une petite île de la baie de Santos.

L'examen de la croissance de la hauteur et de l'épaisseur par rapport à la longueur met en évidence l'existence de deux étapes de croissance avec un stade critique au niveau de la classe qui groupe les animaux de 26 à 29 millimètres de longueur. La croissance relative de la hauteur suit deux lois successives d'allométrie négative, la seconde étant plus fortement minorante. La croissance relative de l'épaisseur obéit au cours de la première étape, à une loi d'allométrie négative et au cours de la seconde, à une loi d'isométrie. Le stade critique est interprété comme un retentissement de la maturation sexuelle sur la croissance de la coquille.

INTRODUCTION

Les lois de croissance du genre *Mytilus* et l'influence des facteurs externes sur ces lois ont déjà fait l'objet d'un assez grand nombre de publications. Cependant la mise au point bibliographique de DEHNEL (3) et les travaux ultérieurs (4,6,11,14) montrent que les recherches ont surtout porté sur des espèces de mers tempérées ou froides dans l'Hémisphère Nord, telles que *Mytilus edulis L.*, *Mytilus galloprovincialis Lmk.* ou *Mytilus californianus Conrad.* Il semble souhaitable d'obtenir maintenant des données concernant les espèces de mers chaudes.

Cette constatation est à l'origine du présent travail qui se limite à des observations biométriques sur la croissance relative d'une espèce formant des bancs naturels très développés en certains endroits du littoral de l'Etat de São Paulo. Pour éviter des objections éventuelles de systématique ou d'écologie sur l'existence, selon les régions, soit de plusieurs espèces, soit de variations de formes d'une même espèce, une seule population bien délimitée et étroitement localisée a été retenue pour cette étude, les rares individus douteux ayant été éliminés des mesures. Un certain nombre d'exemplaires de cette population ont été déterminés comme appartenant à l'espèce *Mytilus perna L.* par le Musée de Zoologie Comparée de l'Université de Harvard*. Une étude de cette espèce fait partie d'une publication de VON IHERING (8) sur les Mollusques marins du Brésil.

Ce travail correspond à un résumé (10) remis à la Société Brésilienne pour le Progrès de la Science lors de sa douzième réunion annuelle. Il présente, après une courte description des principaux caractères du local où se rencontre la population étudiée et un exposé des techniques utilisées,

les résultats numériques et graphiques sur la croissance relative de la hauteur et de l'épaisseur par rapport à la longueur pour une gamme de tailles représentatives de la population. Dans la discussion, l'ensemble de ces données est confronté avec les résultats obtenus par divers auteurs chez d'autres espèces du genre *Mytilus*.

MATERIEL ET MÉTHODES

Les animaux examinés ont été prélevés dans un banc naturel de *Mytilus perna*, très développé sur la rive Sud d'une petite île nommée «Ilha das Palmas» et située à l'Est dans l'entrée de la Baie de Santos. Les coordonnées géographiques de cette île sont: Long 46° 19' 40" Ouest; Lat. 24° 0' 30" Sud. La moulière recouvre un substrat de roches granitiques formant d'énormes blocs fortement inclinés et recevant, à marée haute, un déferlement violent de vagues venant directement de l'océan. Selon la nomenclature de PERES et PICARD (13), la population étudiée se rencontre en mode agité. Du point de vue de l'étagement, elle se situe dans le médiolittoral inférieur et dans l'infra-littoral supérieur. A propos du problème discuté par NONATO et PERES (12) sur la distribution des tailles des individus de *Mytilus* en fonction de l'étagement, il se confirme ici que les exemplaires de très grande taille sont seulement découverts par les marées exceptionnellement basses, tandis que de petites moules remontent très haut dans le médio-littoral, se mélangeant aux *Brachydontes* et même parfois aux *Chthmalus* par les fissures des rochers. Cependant, une bonne représentation de la plupart des tailles utilisées dans ce travail se rencontre dans le médiolittoral inférieur.

L'étude de la croissance relative porte sur un ensemble de 1215 animaux obtenus au hasard dans la moulière et représentant une gamme de longueurs variant de 1 à 110 millimètres. Les très petits individus étaient facilement récoltés parmi les filaments du byssus des moules adultes. Pour chaque exemplaire, nous avons mesuré la longueur, la hau-

teur et l'épaisseur. Selon les auteurs, la dénomination de ces paramètres est variable, mais leur définition reste la même. La terminologie adoptée ici est celle de GENOVESE (6) et de LUBET (11) :

- longueur L = plus grande distance entre les extrémités antérieure et postérieure des valves;
- hauteur H = plus grande distance entre les bords dorsal et ventral des valves;
- épaisseur E = plus grande distance entre les faces externes des deux valves maintenues jointives par l'action du muscle adducteur.

Chez les petits individus inférieurs à 10 millimètres, nous avons mesuré ces dimensions optiquement avec un micromètre oculaire. Au dessus de 10 millimètres, les mesures furent effectuées au pied à coulisse.

Nous avons réparti les animaux examinés en un certain nombre de classes. Nous avons choisi quatre valeurs différentes de l'intervalle des classes en fonction de la longueur L des animaux, de la façon suivante :

- intervalle de 2 millimètres pour L allant des plus petites tailles jusqu'à 20 millimètres.
- intervalle de 3 millimètres pour L variant de 20 à 50 millimètres.
- intervalle de 5 millimètres pour L compris entre 50 et 90 millimètres.
- intervalle de 10 millimètres pour L supérieur à 90 millimètres.

Nous avons obtenu ainsi une répartition des animaux suivant 30 classes dont les intervalles sont indiqués dans la première colonne du tableau des résultats numériques, la seconde colonne rapportant le nombre d'animaux considérés dans chaque classe.

A partir des valeurs individuelles X de L, H et E déterminées par mesures, nous avons effectué les calculs biométriques usuels. Nous avons porté les moyennes du tableau des

résultats numériques en coordonnées logarithmiques sur les graphiques I et II qui représentent la relation de croissance entre la longueur L d'une part, la hauteur H et l'épaisseur E d'autre part. Quand l'alignement des points n'était pas satisfaisant pour faire une interpolation graphique, la direction des droites fut déterminée selon le procédé des points moyens indiqué dans le manuel de LAMOTTE (9).

R É S U L T A T S

a) — *Résultats numériques*

Les résultats des calculs des moyennes des trois paramètres L, H et E sont donnés pour chaque classe dans le tableau suivant :

TABLEAU DES RÉSULTATS NUMÉRIQUES

Classe em mm.	n	\bar{L}	\bar{H}	\bar{E}	Classe em mm.	n	\bar{L}	\bar{H}	\bar{E}
0-2	10	1,62	1,16	0,74	35-38	41	36,45	18,85	12,98
2-4	93	3,00	2,01	1,32	38-41	41	39,64	19,20	14,50
4-6	78	4,82	3,12	2,00	41-44	23	42,26	20,44	15,29
6-8	71	7,05	4,45	2,87	44-47	43	45,54	21,05	16,54
8-10	59	9,14	5,68	3,61	47-50	25	48,33	21,62	17,74
10-12	53	10,87	6,47	4,26	50-55	50	52,36	23,26	18,98
12-14	56	13,00	7,51	5,00	55-60	53	57,78	24,27	21,53
14-16	28	14,95	8,20	5,66	60-65	45	62,95	25,66	22,47
16-18	41	17,12	9,66	6,36	65-70	21	66,85	26,45	23,75
18-20	35	19,01	10,69	7,09	70-75	13	72,87	28,98	25,49
20-23	52	21,64	12,18	7,88	75-80	29	77,79	30,45	28,62
23-26	41	24,40	13,45	9,02	80-85	31	83,12	31,75	30,69
26-29	29	27,53	15,01	10,15	85-90	25	87,55	33,25	32,92
29-32	40	30,74	16,29	11,29	90-100	39	94,54	35,33	35,06
32-35	29	33,57	17,28	12,17	110-110	21	103,60	38,33	37,40

b) — *Résultats graphiques*

Pour la description de la croissance relative chez *Mytilus perna*, nous utilisons la terminologie de HUXLEY et TEISSIER (7) qui désignent par allométrie positive, le cas où le taux de croissance de l'organe étudié est plus grand que celui

de l'organe de référence, par allométrie négative, le cas contraire et par isométrie, lorsque les deux taux de croissance sont équivalents.

La loi d'allométrie simple est exprimée par une relation de la forme $y = bx^\alpha$ où x est la dimension de référence, c'est-à-dire L dans le cas présent, et y la dimension étudiée, c'est-à-dire ici respectivement H et E ; b et α sont des constantes. En coordonnées logarithmiques, cette relation, représentée par une droite de pente α , indique une allométrie positive si $\alpha > 1$, négative si $\alpha < 1$ ou une isométrie quand $\alpha = 1$. b est la moyenne du rapport de x à y ou rapport caractéristique.

1.^o) — *Croissance de la hauteur H par rapport à la longueur*

La courbe représentative de la croissance de la hauteur H par rapport à la longueur L montre sur le graphique I, que les points s'alignent selon deux tronçons de droite de pentes différentes. Ces derniers se recoupent en un point indiqué par la flèche, dont l'abscisse, située aux environs de 28 millimètres, correspond à des animaux qui appartiennent à la classe 26 à 29 millimètres de longueur. La croissance de la hauteur H se fait donc suivant deux phases caractéristiques, la première comprenant des animaux d'une longueur allant des plus petites dimensions examinées jusqu'à ceux de la classe 26 à 29 millimètres, la deuxième concernant les animaux des classes de longueurs supérieures. Dans la première étape, la pente de la droite α est égale à 0,89; dans la seconde étape elle est de 0,69. La croissance de la hauteur H par rapport à la longueur L se fait donc suivant deux lois d'allométrie négative bien distinctes.

L (Graphique I)

Les valeurs de α ont été déterminées graphiquement, avec une approximation de 0,02. Nous avons également cal-

culé les valeurs du rapport caractéristique $b = \frac{H}{L}$ pour chaque groupe de points obéissant à l'une des deux lois. Cela a permis d'avoir en même temps une estimation de leur variabilité V et de calculer l'écart type σ . Pour le premier tronçon de droite:

$b=0,603 \pm 0,021$; $\sigma=0,088$; $V=14,71$. Pour la seconde étape: $b=0,441 \pm 0,017$; $\sigma=0,058$; $V=13,15$. La variabilité du rapport caractéristique est donc peu différente pour les deux stades de croissance.

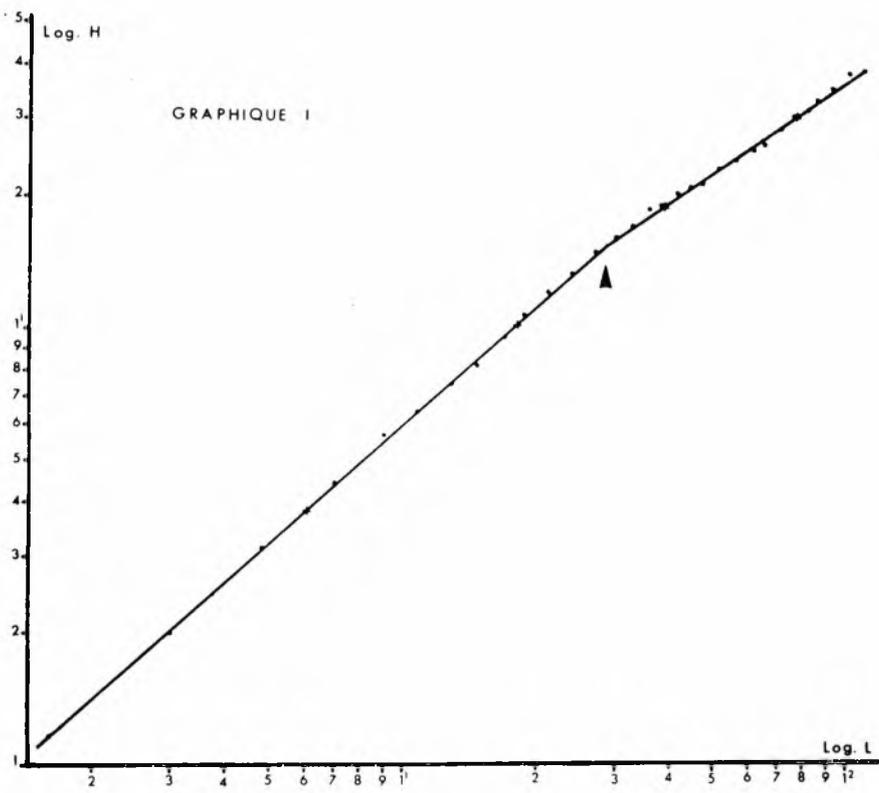
Il y a donc un state critique dans la croissance relative de la hauteur H qui se produit chez animaux de la classe 26-29 millimètres de longueur. La pente de la seconde loi de croissance indique une allométrie plus fortement minorante que celle de la première loi, c'est-à-dire qu'au dessus de 28 millimètres, la longueur L ébauche un ralentissement.

2.^o) — *Croissance de l'épaisseur E par rapport à la*

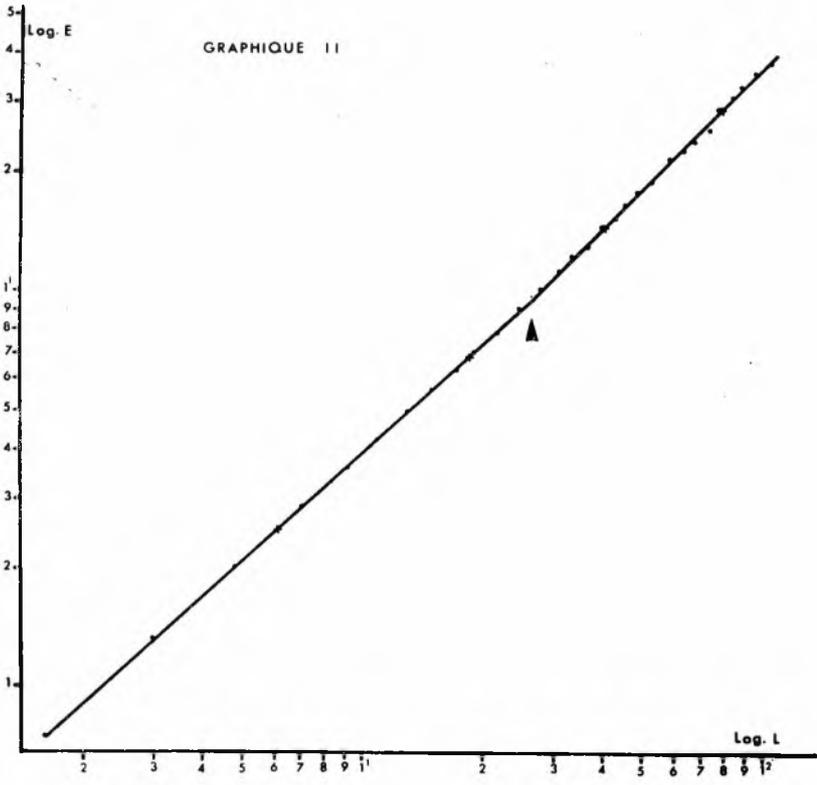
La courbe représentative de la croissance de l'épaisseur E par rapport à la longueur L est tracée sur le graphique II. Comme dans le cas de la croissance relative de la hauteur H , elle est formée de deux tronçons de droite de pentes différentes. La rencontre de ces deux droites se fait au point indiqué par la flèche sur le graphique II, dont l'abscisse est aux environs de 27 millimètres.

longueur L (Graphique II).

La croissance relative de l'épaisseur E obéit donc à deux lois de croissance distinctes, chaque loi intéressant les mêmes séries de classes d'animaux que dans le cas de la croissance de la hauteur H par rapport à la longueur L , avec un stade critique semblable concernant des animaux qui appartiennent à la même classe d'intervalle 26 à 29 millimètres. Cependant la détermination des pentes de ces deux segments de droite montre qu'il ne s'agit plus de deux lois d'allométrie négative



GRAPHIQUE 11



successives, mais d'une loi d'allométrie négative suivie d'une loi d'isométrie. En effet, pour la première étape, $\alpha = 0,92$, ce qui correspond à une allométrie négative du même ordre de grandeur que celle de la première étape de la croissance relative de la hauteur H. On peut donc considérer que pendant la première phase de la croissance, pour les classes allant des plus petites dimensions jusqu'à l'intervalle 26 à 29 millimètres, la hauteur H et l'épaisseur E ont une croissance équivalente par rapport à la longueur L. Au contraire, pour la seconde étape de croissance de l'épaisseur E, α est égal à 1,02. Les pentes étant déterminées à 0,02 près, la loi de croissance qui correspond au deuxième tronçon de droite peut être regardée comme une loi d'isométrie. Après le stade critique, alors que la croissance relative de la hauteur H montre un ralentissement, la croissance relative de l'épaisseur E devient équivalente à celle de la longueur L. Pour la première loi, les calculs concernant le rapport caractéristique $b = \frac{E}{L}$

ont donné les résultats suivants:

$b=0,397 \pm 0,018$; $\sigma=0,036$; $V=9,06$. Pour la seconde loi:
 $b=0,363 \pm 0,016$; $\sigma=0,050$; $V=10,77$. Comme dans le cas de la croissance relative de la hauteur H, la variabilité du rapport caractéristique de la croissance relative de l'épaisseur E est peu différente pour les deux étapes de cette croissance.

DISCUSSION

L'existence de lois d'allométrie dans la croissance des principales dimensions de la coquille est contenue implicitement dans plusieurs travaux sur *Mytilus*, notamment chez COE et FOOX (2) et chez GENOVESE (6), mais l'utilisation des résultats numériques n'est pas en général orientée vers la mise en évidence des paramètres qui définissent de telles lois. LUBET (11) au contraire a bien montré, par la détermination des pentes des courbes de croissance en coordonnées logarithmiques que chez *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis*, la croissance relative de la hauteur et de l'épaisseur

suivaient des lois d'allométrie négative et que les courbes apportaient des indications précieuses pour comparer les deux espèces différentes et les populations de différents biotopes. Il a remarqué, avec ces deux espèces que la variation de la croissance relative est plus grande dans le cas de la hauteur que dans celui de l'épaisseur. En comparant dans le tableau suivant les valeurs des rapports $\frac{H}{L}$ et $\frac{E}{L}$ données par différents auteurs ou calculées d'après leurs résultats, il est frappant de voir que cette remarque de LUBET s'applique aussi, soit plus largement aux cas de différentes espèces du genre *Mytilus*, soit au cas d'une même espèce (*Mytilus galloprovincialis*) en différents milieux. En effet dans ce tableau, l'amplitude des variations du rapport $\frac{E}{L}$ est faible et égale

ESPECES	$\frac{H}{L}$	$\frac{E}{L}$
<i>M. edulis</i> (LUBET)	0,66	0,33
<i>M. galloprovincialis</i> (LUBET)	0,70	0,40
<i>M. galloprovincialis</i> (calculé d'après GENOVESE)	{jeunes }adultes	{0,54 }0,38
<i>M. galloprovincialis</i> (calculé d'après RICCI)		0,52 0,32
<i>M. californianus</i> (COE et FOX)	{petites }grandes	{0,50 }0,36
<i>M. perna</i> (LAVALLARD, BALAS & SCHLENZ)	{1 ^è étape }2 ^è étape	{0,60 }0,39
		0,44 0,36

à 0,07 tandis que celle des variations du rapport $\frac{H}{L}$ est beaucoup plus forte, égale à 0,30. A cet égard, nous avons aussi observé que la hauteur chez *Mytilus perna* est variable avec les conditions du milieu où vivent les animaux, les po-

pulations développées en milieu abrité et surtout celles fixées sur des substrats flottants possédant des coquilles beaucoup plus hautes. L'étude statistique de ces populations pourrait faire l'objet d'un autre travail comparatif.

La principale contribution de cette étude de la croissance de *Mytilus perna* réside dans la mise en évidence d'un stade critique qui divise la croissance de la population considérée en deux étapes distinctes. La notion fondamentale d'étape de croissance, établie chez les Invertébrés par TEISSIER (15) avec des Crustacés, n'a pas été appliquée à notre connaissance, aux espèces de *Mytilus*. COE et FOX (2), chez *Mytilus californianus*, signalent seulement que le rapport de la hauteur à la longueur décroît progressivement quand l'animal grandit, étant approximativement de l'ordre de 0,5 pour les petites tailles et de 0,4 pour les individus plus grands. Cette donnée ne montre donc pas de stade critique puisqu'il s'agit d'un phénomène progressif. Cela peut provenir du fait que la croissance relative de la hauteur et de l'épaisseur des autres espèces de *Mytilus* ne présente pas de stade critique. Cela pourrait aussi s'attribuer au fait que dans certains cas, les auteurs n'auraient pas utilisé des animaux de taille suffisamment petite dans leurs mesures. Toute la première étape de croissance qui correspond à des classes inférieures à celle d'intervalle 26 à 29 millimètres, aurait échappé à l'observation parce que les courbes ne seraient pas assez prolongées vers les tailles inférieures. Quant à l'interprétation du stade critique apparaissant dans l'étude de la croissance relative de la hauteur et de l'épaisseur chez *Mytilus perna*, il est très probable qu'il corresponde à la maturation sexuelle, comme semble le suggérer l'examen des gonades d'un certain nombre d'animaux de longueur située entre 20 et 30 millimètres. Une étude mettant systématiquement en relation les croissances relatives et l'état de maturation des gonades est à souhaiter pour voir si cette hypothèse se confirme. FOX et COE (5) remarquent avec *Mytilus californianus* que pour les moules vivant sur les rochers battus, la maturité sexuelle se produit chez des indivi-

pus de taille inférieure à celle des animaux vivant en zone abritée. Cette observation concorde avec le fait qu dans la population de *Mytilus perna* étudiée ici, qui vit en mode agité, des animaux de 27 millimètres de longueur soignent déjà à maturité sexuelle. Il sera intéressant de rechercher avec des populations de *Mytilus perna* de mode calme, si le stade critique se produit chez les animaux d'une classe supérieure à celle de l'intervalle 26 à 29 millimètres.

R E S U M É

Ce travail présente les résultats numériques et graphiques obtenus par une étude de la croissance relative des trois principales dimensions des coquilles d'une population de *Mytilus perna* localisée sur une petite île de la baie de Santos.

L'examen de la croissance de la hauteur et de l'épaisseur par rapport à la longueur met en évidence l'existence de deux étapes de croissance avec un stade critique au niveau de la classe qui groupe les animaux de 26 à 29 millimètres de longueur. La croissance relative de la hauteur suit deux lois successives d'allométrie négative, la seconde étant plus fortement minorante. La croissance relative de l'épaisseur obéit au cours de la première étape, à une loi d'allométrie négative et au cours de la seconde, à une loi d'isométrie. Le stade critique est interprété comme un retentissement de la maturation sexuelle sur la croissance de la coquille.

Ce travail a été réalisé avec l'aide du Conseil National de la Recherche Scientifique du Brésil et de l'Université de São Paulo. Nous tenons à exprimer notre profonde gratitude à Messieurs les Administrateurs et Sociétaires du Club de Pêche de Santos, propriétaire de l'île des Palmes, pour leur grande compréhension et leur gentillesse prévenante.

BIBLIOGRAPHIE

1. COE, W.R. — *J. Exp. Zool.*, 145, **99**, 1.
2. COE, W.R. & D.L. FOX — *J. Exp. Zool.*, 1942, **90**, 1.
3. DEHNEL, P.A. — *Physiol. Zool.*, 1955, **28**, 115.
4. ——— — *Biol. Bull.*, 1956, **110**, 43.
5. FOX, D.L. & W.R. COE — *J. Exp. Zool.*, 1943, **93**, 205.
6. GENOVESE, S. — *Atti Soc. Peloritana Sc. Fis. Mat. Nat.*, 1958, **5**, 27.
7. HUXLEY, J.S. & G. TEISSIER — *C.R. Soc. Biol.*, 1936, **121**, 934.
8. IHERING, H. V. — *Revista do Museu Paulista*, 1897, **2**, 73.
9. LAMOTTE, M. — *Introduction à la Biologie quantitative*, Masson & Cie., Paris, 1948.
10. LAVALLARD, R., G. BALAS & R. SCHLENZ — *Ciência e Cultura*, 1960, **12**, 82.
11. LUBET, P. — *Rev. Trav. I.S.T. Pêches Mar.* 1959, **23**, 1.
12. NONATO, E. & J.M. PERES — *Cahiers Biol. Mar.*, 1961, **2**, 263.
13. PERES, J.M. & J. PICARD — *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 1958, **23**, 7.
14. RICCI, E. — *Ann. Stat. Ocean. Salambo*, 1957, **11**, 1.
15. TEISSIER, G. — *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 1935, **13**, 91.

