



L'incidence de l'alimentation sur les microstructures de la coquille des spécimens de *Trochus maculatus* d'élevage (Trochidés : *Trochus maculatus*, Linnaeus, 1758)

Suraphol Chunhabundit^{1*}, Panjit Chunhabundit²,
Porcham Aranyakananda¹ et Nudol Moree¹

Résumé

Les spécimens de *Trochus maculatus* placés dans des bacs contenant des poissons et nourris de restes d'aliments et de déchets de poissons ont grandi rapidement. Au cours de cette période, le régime alimentaire des trocas, riche en protéines, a provoqué l'apparition d'une bande rouge sur leur coquille. À l'inverse, lorsque l'on a soumis les trocas à un régime alimentaire pauvre en nutriments, une bande mauve est apparue sur la surface externe de leur coquille. Dans les deux cas, nous avons étudié et décrit la microstructure des coquilles, à l'aide d'un microscope électronique à balayage. Nous avons constaté des différences sensibles entre les structures de la coquille des trocas qui ont bénéficié d'une alimentation riche et celle des trocas victimes de carences nutritionnelles.

Introduction

Les différentes étapes de la vie d'un individu, ou ontogénèse, sont souvent gravées dans les structures minéralisées réfractaires de son corps. Chez les mollusques dotés d'une coquille, c'est cette dernière qui porte la trace des changements survenus dans l'environnement de l'animal. Stries de croissance, discontinuités, variations allométriques, minéralogie et composition chimique de la coquille : autant d'indices, visibles à l'œil nu ou après traitement spécial de la coquille, qui témoignent de l'évolution de l'animal. Parmi les facteurs écologiques qui influencent la formation de la coquille, citons la température (Phillips *et al.*, 1973), la salinité, le taux d'oxygène dissous dans l'eau, la nature du substrat, la turbidité de l'eau (Rhoads et Lutz, 1980) et la concentration de nourriture (Ino, 1949, 1953).

À ce jour, on a recensé environ 40 000 espèces vivantes de gastéropodes (Brusca et Brusca, 1990), soit à peu près trois quarts des espèces appartenant à l'embranchement des mollusques. Les gastéropodes possèdent un manteau, formé en réalité par un repli de la paroi dorsale qui délimite la cavité palléale. Cette dernière contient généralement les cténidies (organes respiratoires), l'anus et les orifices des appareils excréteur et reproducteur. Juste en dessous de l'épithélium du manteau se situent les glandes coquillaires qui assurent la biominéralisation et la formation de la coquille.

Trochus maculatus est l'une des trois espèces de trocas présentes en Thaïlande. Avant que la surpêche et sans doute la pollution ne provoquent un appauvrissement des stocks, cette espèce revêtait une grande importance économique pour les insulaires de la partie septentrionale du golfe de Thaïlande (Chunhabundit et Thapanand, 1994). La surface externe de la coquille présente des stries radiales vert clair qui confèrent à l'animal son apparence maculée (Thapanand et Chunhabundit, 1993).

La présente étude visait à rassembler des données sur les variations survenant dans les microstructures de la coquille du troca en fonction du régime alimentaire de l'animal et des éléments nutritifs disponibles. Ces travaux s'inscrivent dans un programme de recherche plus vaste visant à élaborer des méthodes adaptées de propagation en vue de reconstituer les stocks de trocas.

Ressources et méthodes

Types d'aliments

Des trocas de 14,5 à 45,0 mm de diamètre, mesuré à la base de la coquille, ont été prélevés dans leur habitat naturel et placés dans des bacs d'acclimatation pendant une semaine, à la Station de formation et de recherche en sciences de la mer de Sichang (SMaRT), sur l'île de Sichang. Après cette période d'acclimatation, on a transféré deux lots de 35 et 36 trocas dans deux bacs d'élevage de vivaneaux des mangroves (*Lutjanus argentimaculatus*) (les "bac 2" et "bac 3", respectivement), pour une densité de 35 spécimens de troca par mètre carré. On a nourri les deux lots de déchets organiques de poissons (en majorité des excréments) et de granulés non consommés par les poissons et tombés au fond des bacs. Un troisième lot de quatre-vingts trocas a été placé dans un autre bac (appelé "bac 1"), caractérisé par une forte densité de population, et n'a reçu qu'une alimentation à base d'algues (*Enteromorpha* sp. et des diatomées). L'eau de mer, d'une salinité de 32 ppm et d'une température de 29° C, circulait de façon continue dans tous les bacs d'élevage. Après une semaine, on a mesuré le diamètre et la longueur des coquilles et évalué le poids corporel total des animaux à l'aide de l'équation suivante (Thapanand et Chunhabundit, 1993) : $P = 9,5 \times 10^3 L^3$, P étant le poids corporel total de l'animal (en grammes) et L le diamètre de la coquille (en millimètres). Les bandes de couleur apparues sur la surface de la coquille ont également été mesurées.

1. Institut de recherche sur les ressources aquatiques, Université de Chulalongkorn, Phyathai Road, Phthumwan, Bangkok, 10330, Thaïlande.

2. Faculté d'anatomie, Faculté de dentisterie, Université de Mahidol, Yothee Road, Rajatheevee, Bangkok 10400, Thaïlande.

* adresse électronique de l'auteur : csuraph1@chula.ac.th

Analyses au microscope électronique à balayage

On a prélevé 5 trocas du bac caractérisé par une forte densité de population (bac 1) et des deux bacs d'élevage de vivaneaux des mangroves (bacs 2 et 3) situés au SMaRT. On a ensuite extrait les animaux vivants de leur coquille, avant de rincer soigneusement ces dernières à trois reprises avec de l'eau distillée. Chaque coquille a été coupée selon un axe vertical à l'aide d'un disque coupant. Tous les échantillons ont à nouveau été lavés avec de l'eau distillée et entreposés pendant une nuit dans une armoire parfaitement propre afin qu'ils y sèchent. On les a ensuite montés sur des tiges en métal, recouvertes d'une fine pellicule d'or, pour les examiner à l'aide d'un microscope électronique à balayage (JEOL JSM-5410LV) d'un voltage accélérateur de 20 kV.

Résultats

Expériences menées sur l'alimentation des trocas

Après une semaine, la taille des trocas placés dans les bacs d'élevage des poissons a augmenté de façon substantielle. La taille moyenne des spécimens est passée de 28,4 à 29,2 mm dans le bac 2 et de 26,8 à 28,4 mm dans le bac 3 (voir tableau 1). Parallèlement, leur poids corporel moyen a augmenté de 2,32 à 2,55 grammes dans le bac 2 et de 2,14 à 2,45 grammes dans le bac 3.

Une bande rouge est apparue sur la coquille des trocas placés dans les bacs d'élevage de poissons, à partir du bord labial de l'ouverture de la coquille. La superficie moyenne de la bande rouge s'élevait à 18,8 mm² chez les spécimens du bac 2, soit 5,4 pour cent de la surface extérieure de la coquille, contre 19,0 mm², soit 8,5 pour cent de la coquille des trocas du bac 3. Parallèlement, la taille des trocas nourris d'algues (bac 1) a augmenté (voir tableau 1) alors que leur poids corporel a diminué pendant les 17 jours qu'a duré l'expérience, passant de 3,5 à 2,7 grammes. On a observé l'apparition d'une bande mauve, partant de l'apex de la coquille des trocas vers sa partie médiane, d'une superficie moyenne de 477 mm², soit 56 pour cent de la coquille.

Microstructures d'une coquille normale

La coquille de *T. maculatus* est normalement formée de plusieurs couches de carbonate de calcium cristallin séparées par de fines feuilles de protéine (figure 1). La quasi-totalité de la surface externe de la coquille est recouverte de périostracum, une fine couche organique composée principalement de protéines sclérisées. Le périostracum protège la coquille de la corrosion et de l'érosion, fournit un premier substrat propice au dépôt d'éléments minéraux sur le bord de la coquille, scelle la cavité palléale, protège la coquille contre l'infestation d'organismes et contribue sans doute au camouflage de l'animal (figure 2).

Une coquille de *T. maculatus* se compose normalement de quatre microstructures (tableau 2) :

La première consiste en un ensemble de structures sphérolitiques et prismatiques (figures 3 et 4), elles-mêmes

constituées de sphérolites, petites masses constituées d'éléments orientés dans les trois dimensions à partir d'une zone de nucléation unique vers la surface de dépôt. Cette première microstructure est composée d'aragonite et de calcite.

La deuxième microstructure est formée de cristaux nacrés disposés en lamelles et en colonnes (figure 5), qui se déposent près du bord de la coquille. Les éléments qui composent cette microstructure sont empilés en colonnes dont les centres coïncident. Cet agencement n'a été observé que chez certains gastéropodes et céphalopodes. La microstructure est formée d'aragonite.

La troisième microstructure est fibreuse et prismatique (figure 5). Les prismes sont simples mais présentent un rapport longueur/largeur élevé. Cette microstructure est formée d'aragonite et contient des prismes fibreux en calcite, aux contours nets, qui ne sont généralement pas imbriqués les uns dans les autres.

La quatrième microstructure est un complexe irrégulier de feuilles croisées. On trouve couramment cette microstructure dans la couche intérieure de la coquille. Elle compose la partie de la coquille située au niveau du point de fixation du muscle palléale de l'animal (figure 5). Cette microstructure jouxte des agrégats de nombreux sous-éléments parallèles et allongés, principalement orientés selon trois directions de pendage. Ces sous-éléments sont formés de feuilles ou de couches de calcite.

Microstructures d'une coquille anormale

Les anomalies observées sur certaines coquilles sont dues à une densité d'élevage trop élevée et à des carences alimentaires. Parmi ces anomalies, citons l'apparition d'une bande mauve sur la partie extérieure de la coquille, la dissolution de la coquille (figure 6) et une variation de l'épaisseur du périostracum (figure 7). En outre, on a pu observer sur certaines coquilles le dépôt d'une couche sphérolitique épaisse, associée à une matrice organique, et une augmentation de l'épaisseur de la structure nacrée composée de cristaux en colonnes. Parallèlement, l'épaisseur de la structure fibreuse et prismatique et de la structure complexe et irrégulière disposée en lamelles a diminué (figures 8 et 9).

Les prismes situés au bord de la structure sphérolitique et prismatique ne sont pas clairement délimités et ne présentent pas d'interdigitation. Le rapport longueur/hauteur des prismes est plus aléatoire. Les éléments de la structure nacrée en colonnes présentent quant à eux une interdigitation qui augmente l'épaisseur de la structure. Les feuilles formant la structure irrégulière et complexe sont elle aussi imbriquées les unes dans les autres mais l'épaisseur de la couche ainsi formée diminue (figure 9).

On note une différence évidente entre les zones de transition reliant les parties normales d'une coquille mal formée à la région présentant des anomalies (bande mauve) (figures 10 et 11) et une coquille normale (figure 2). La figure 12, qui représente une coupe transversale de la bande mauve, illustre la nature de ces zones de transition.

Tableau 1. Dimensions moyennes des coquilles et poids corporel total des spécimens de *Trochus maculatus* nourris à base d'algues (bac 1) et élevés dans deux bacs d'élevage de poissons (bacs 2 et 3). On a mesuré et évalué la surface des "bandes rouges" et des "bandes mauves" apparues sur les coquilles. PL = longueur de la bande mauve, PW = largeur de la bande mauve, RL = longueur de la bande rouge, RW = largeur de la bande rouge. Les chiffres entre parenthèses représentent les écarts type.

Bacs	Diam. coquille (mm)	Haut. coquille (mm)	Poids total (g)	Surface coquille (mm ²)	PL (mm)	PW (mm)	RL (mm)	RW (mm)	Surface bande (mm ²)	Surface bande (%)	N
Bac 1 Jour 0	29,5 (5,5)	26,2 (6,1)	3,48 (1,69)	875 (332)	-	-	-	-	-	-	79
Bac 1 Jour 17	32,2 (5,7)	27,5 (5,1)	2,68 (1,39)	836 (290)	20,9 (10,2)	18,5 (9,2)	-	-	477 (326)	56,1 (27,5)	80
Bac 2 Jour 0	28,4 (5,5)	20,1 (4,3)	2,32 (1,11)	595 (211)	-	-	-	-	-	-	35
Bac 2 Jour 7	29,2 (5,0)	22,4 (4,3)	2,55 (1,21)	664 (230)	-	-	18,8 (3,6)	1,9 (2,2)	40 (54)	5,4 (5,2)	31
Bac 3 Jour 0	26,8 (6,4)	19,2 (5,4)	2,14 (1,42)	546 (274)	-	-	-	-	-	-	36
Bac 3 Jour 7	28,4 (5,9)	21,8 (5,4)	2,45 (1,43)	648 (287)	-	-	19,0 (4,7)	2,4 (2,1)	49 (53)	8,5 (9,7)	36

Tableau 2. Informations relatives aux microstructures entrant dans la composition de la coquille de *Trochus maculatus*, Linnaeus, 1758.

Microstructures et figures correspondantes	Types de microstructure	Minéralogie
1. Prismatique Figures 3 et 4	Sp – Structure sphérolitique prismatique. Les prismes sont constitués d'éléments allongés, disposés de manière radiale et orientés dans les trois dimensions à partir d'une zone de nucléation unique de la sphérolite vers la surface de dépôt.	Aragonite et calcite
Figure 5	Lc – Structure fibreuse prismatique. Les prismes ne sont pas composés d'éléments allongés, disposés de manière radiale et orientés vers la surface de dépôt. Les arêtes des prismes sont nettes et ne présentent généralement pas d'interdigitation. Les prismes ont un rapport longueur/largeur élevé.	Aragonite et calcite
2. Laminaire Figure 5	Lr – structure nacrée. Les lamelles sont constituées de petites plaques dont la forme varie de polygonale à arrondie, généralement parallèles à la surface générale de dépôt. La croissance en spirale des plaques perturbe parfois la disposition en lamelles. Structure nacrée en colonnes. Dépôt près du bord de la coquille. Les blocs présentent un empilement vertical dans toutes les sections verticales.	Aragonite
3. Croisé Figure 5	Ic – structure de feuilles croisées irrégulière et complexe. Cette structure est un type particulier de structure laminaire croisée (située à côté d'agrégats d'éléments allongés présentant trois directions de pendage, parfois plus) composée de calcite en lames ou en feuilles allongées.	Calcite

Discussion

Au cours de nos expériences, les trocas se sont nourris normalement et ont grandi à un rythme soutenu, grâce aux déchets de poissons et aux aliments non consommés par les vivaneaux des mangroves. Cette alimentation, riche en protéines et en nutriments, a provoqué l'apparition d'une bande rouge partant du bord labial de l'ouverture de la coquille et s'étendant jusqu'à la surface extérieure de la coquille. Une bande mauve s'est formée sur les spécimens nourris d'algues, signe de carence alimentaire chez ces animaux. Cette bande partait du sommet de la coquille et se poursuivait sur la zone médiane de la coquille. Ces bandes rouge et mauve forment un contraste avec la coloration naturelle verdâtre et maculée des trocas sauvages. Dans leur habitat naturel, les trocas se nourrissent de végétaux, d'animaux et de détritus.

La plupart des études consacrées à la croissance des gastéropodes ont permis de rassembler des données sur la taille et la forme des coquilles. Thapanand et Chunhabundit (1993) ont observé chez *T. maculatus* une croissance isométrique, c'est-à-dire un maintien des proportions initiales de la coquille pendant toute la durée de vie de l'animal. Le poids corporel de l'animal est directement proportionnel au volume interne de sa coquille. La coquille peut croître même en période de pénurie alimentaire (Rhoads et Lutz, 1980). Elle reflète plus ou moins complètement l'ontogénie post-larvaire des gastéropodes et les conditions environnementales dans lesquelles ils évoluent. Elles constituent par conséquent des indicateurs précieux des changements survenus dans un environnement donné. Les paramètres environnementaux tels que la température et la nourriture disponible ont des effets profonds sur la forme, le rythme de croissance et l'agencement de la coquille des gastéropodes (Phillips *et al.*, 1973).

Figure 1

Photographie prise au microscope électronique à balayage d'un spécimen de *Trochus maculatus* normal élevé parmi une population de faible densité. La longueur de la coquille est de 35 mm. Le cliché montre la partie de la coquille proche de l'apex. La surface extérieure de la coquille est protégée par une couche de périostracum. Trait blanc = 0,5 mm.

Figure 2

Photographie prise au microscope électronique à balayage de la partie intermédiaire d'un spécimen de *Trochus maculatus*. La couche extérieure de périostracum organique protège la coquille contre la corrosion et constitue un premier substrat propice à la décomposition minérale au bord de la coquille. Trait blanc = 20 µm.

Figure 3

Photographie prise au microscope électronique à balayage d'une coupe transversale d'une coquille de *Trochus maculatus* montrant les couches successives entrant dans sa composition : Sp = couche prismatique simple; Lc = couche nacrée constituée de lamelles et de colonnes; Lr = couche constituée d'une superposition régulière de lamelles et Ic = couche irrégulière et complexe formée de lamelles entrecroisées. La couche la plus externe est le périostracum (non indiqué sur la photographie). Trait blanc = 20 µm.

Figure 4

Détail à fort grossissement de la figure 3 montrant la couche prismatique simple (Sp) et la couche nacrée constituée de lamelles et de colonnes (Lc). Trait blanc = 10 µm.

Figure 5

Détail à fort grossissement de la figure 3 montrant la couche intermédiaire, la couche nacrée constituée de lamelles et de colonnes (Lc); la couche constituée d'une superposition régulière de lamelles et la couche interne, irrégulière et complexe, formée de lamelles entrecroisées (Ic). Trait blanc = 10 µm

Figure 6

Photographie prise au microscope électronique à balayage d'une coquille anormale (région de l'apex) de *Trochus maculatus*. La malformation est due à un élevage en bac de trop forte densité et à une carence alimentaire. Le périostracum est moins épais et la structure de la coquille s'est dissoute et a été remplacée par des salissures.

Figure 7

Agrandissement de la "bande mauve" apparue sur une coquille anormale de *Trochus maculatus*. La surface de la coquille a subi une forte dissolution.

Figure 8

Photographie au microscope électronique à balayage d'une coupe transversale de la coquille anormale et des couches qui la composent. La partie la plus externe présente des dépôts de salissures et la couche interne a perdu de l'épaisseur.

Figure 9

Agrandissement montrant les couches constitutives d'une coquille anormale de *Trochus maculatus*.

Figure 10

Photographie au microscope électronique à balayage de la zone de transition entre la partie normale de la coquille (N) et la partie comportant "la bande mauve" (P) d'une coquille anormale.

Figure 11

Détail de la figure 10. Des diatomées benthiques (*Cocconeis* sp.) sont fixées à la surface de la coquille.

Figure 12

Vue à fort grossissement d'une coupe transversale de la couche prismatique simple d'une coquille anormale de *Trochus maculatus* dans la zone d'apparition de la "bande mauve". La couche prismatique simple de la coquille a changé de forme. Les contours ne sont plus nets, et les prismes présentent généralement une interdigitation.



Figure 1

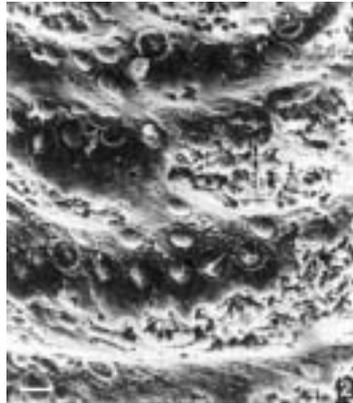


Figure 2

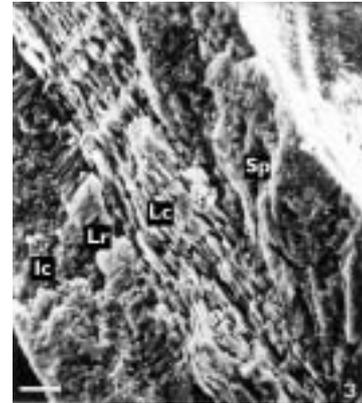


Figure 3

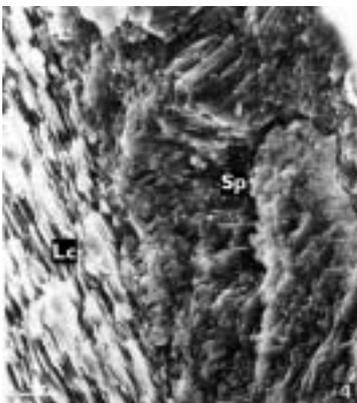


Figure 4

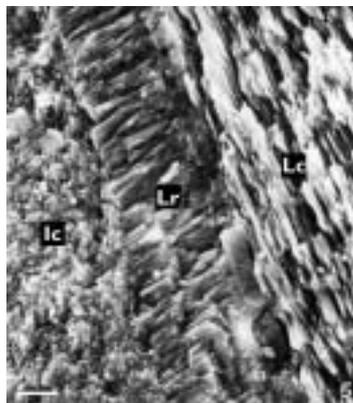


Figure 5



Figure 6

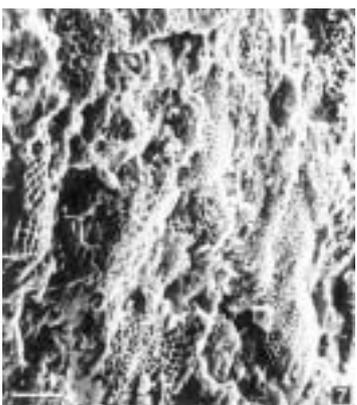


Figure 7

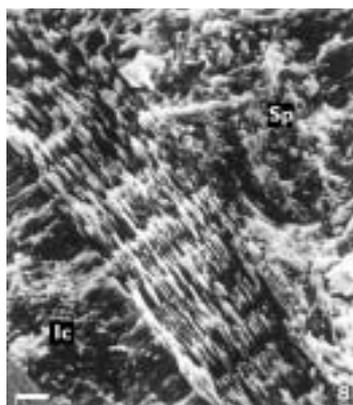


Figure 8

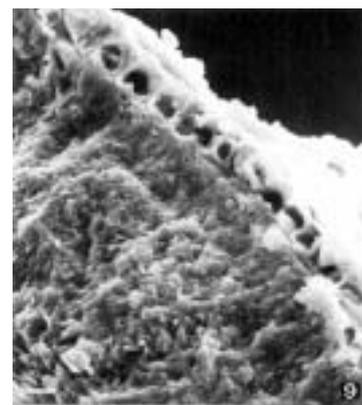


Figure 9

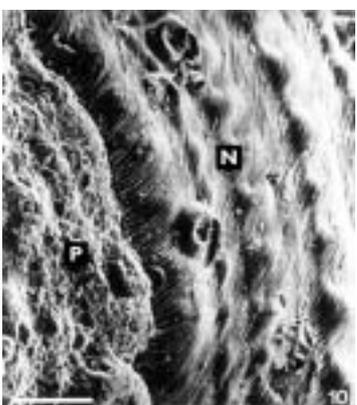


Figure 10



Figure 11

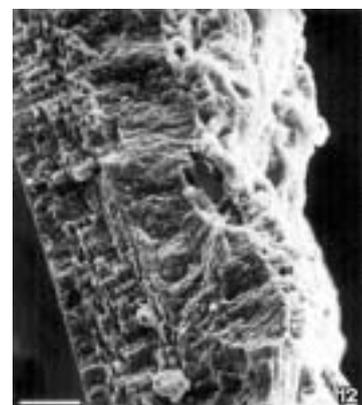


Figure 12

Chez les archéogastéropodes, et peut-être chez d'autres gastéropodes, la pigmentation de la coquille varie en fonction de l'alimentation. Lorsque l'on nourrit des turbos à corne (*Turbo cornatus*) d'algues brunes (*Eisenia bicyclis*), leur coquille blanchit, alors que les individus nourris d'algues rouges (*Cheilosporum maximum* et *Corallina pilulifera*) conservent leur couleur verdâtre à brune caractéristique des spécimens prélevés en milieu naturel (Ino, 1949, 1953). La coquille de l'ormeau du Pacifique (*Haliotis rufescens*) présent en Californie prend une couleur blanche lorsque l'animal ingère des crampons de varech brun (*Macrocystis pyrifera*) mais devient rouge brique foncé lorsqu'il est nourri d'algues rouges (Leighton, 1961). Chez les trocas (*Trochus maculatus*) nourris d'aliments fabriqués pour les ormeaux d'élevage, nous avons décelé lors d'études préalables une coloration rouge de la coquille à partir de la lèvre extérieure, et une coloration verte lorsque l'animal absorbe des algues vertes (*Enteromorpha* sp.) (Chunhabundit et Thapanand, 1995). Dans la présente étude consacrée à *Trochus maculatus*, la bande rouge est apparue sur la partie la plus externe de la coquille chez les spécimens élevés en association avec les vivaneaux des mangroves et nourris de déchets de poissons et des restes d'aliments pour poissons.

La couche intérieure de la coquille de troca est constituée de nacre. Après avoir broyé ou retiré les couches prismatiques de la bande rouge, on atteint la couche de nacre. Il est possible de rehausser la brillance de la couche nacrée composée de cristaux d'aragonite disposés en colonnes ou de modifier l'orientation de ces derniers en choisissant un régime alimentaire adapté. Cela peut accroître sensiblement la valeur des produits fabriqués à partir de coquille de troca et, de manière générale, celle de la coquille non transformée. Les coquilles de troca sont utilisées dans la fabrication de boutons en nacre de grande qualité. Une fois les boutons prélevés, les coquilles sont réduites à l'état d'éclats de nacre ou de poussière qui servira ensuite dans la fabrication de peinture ou de vernis à ongles (Hahn, 1989).

La coquille de *Trochus maculatus* est une superposition de quatre microstructures. La première, formée d'aragonite, est une couche sphérolitique prismatique, sans doute commune à tous les bivalves (Taylor et al, 1973). La deuxième forme une couche nacrée dont les cristaux sont disposés en colonnes. On retrouve cette microstructure chez certains gastéropodes et céphalopodes, tels que *Haliotis cracherodi*, *Tectus pyramis* et *Perotrochus quoyanus* (Hedegaard et Wenk, 1998). Elle est composée de feuilles ou de lamelles plates d'aragonite et elle est présente chez les bivalves suivants : Pterioida, Pectinacea, Animiacea et Ostreacea (Waller, 1972, 1978). Chez les gastéropodes, Hedegaard et Wenk (1998) ont observé que les couches nacrées sont composées de "feuilles d'aragonite" formées de petites plaques polygonales à arrondies, largement disposées. La troisième microstructure, formée d'aragonite, est fibreuse et prismatique. Les prismes qui la composent ne présentent pas de cristaux allongés orientés vers la structure de dépôt. Les prismes présentent un rapport longueur-largeur élevé. La quatrième microstructure est irrégulière et complexe. Elle est formée de feuilles entrecroisées. Cette structure complexe en lamelles entrecroisées

consiste en plusieurs sous-éléments allongés constitués de feuilles ou de lames de calcite. Le tableau 2 présente sous forme synthétique un rappel des différentes microstructures entrant dans la composition de la coquille de *Trochus maculatus*. Celle-ci recèle deux couches nacrées distinctes : l'une dont les cristaux sont disposés en colonnes et l'autre, fibreuse, formée de prismes. C'est une caractéristique propre au troca, qui le distingue des autres mollusques.

Le troca est herbivore et détritivore (Hahn, 1989) et consomme indifféremment les végétaux qu'il trouve (Thapanand et Chunhabundit, 1993). Il sait s'adapter aux pénuries alimentaires saisonnières et notamment à l'absence de ses aliments de prédilection. Lorsque la nourriture vient à manquer ou que l'environnement des trocas subit des perturbations, une bande mauve formée d'une multitude de cercles adjacents apparaît sur la coquille de l'animal, comme le montrent les figures 9 et 12. La partie externe de la coquille se dissout, alors que la couche nacrée interne gagne en épaisseur. La structure interne, fibreuse et prismatique, composée d'aragonite, s'amenuise. La couche prismatique se dissout et fait place à une matrice organique. La couche nacrée constituée d'éléments en colonnes gagne en épaisseur et ses éléments constitutifs s'imbriquent davantage. À ce stade, l'épaisseur de la couche nacrée constituée de colonnes croît plus rapidement que celle des couches nacrées en lamelles, telles que celles présentes dans les microstructures de la coquille des bivalves. La nacre constituée de colonnes verticales présente un nombre plus élevé de plaques par unité de surface de la zone de dépôt, ce qui accélère la formation de la coquille. Cette observation renforce l'hypothèse selon laquelle il existe une corrélation entre la présence de nacre "colonnaire" et le faible taux de croissance de l'ouverture de la coquille chez les gastéropodes et les céphalopodes et entre la présence de nacre "lamellaire" et le taux de croissance rapide de l'ouverture de la coquille chez les bivalves. Selon Wise (1970), la nacre colonnaire se dépose plus rapidement que la nacre lamellaire car l'empilement vertical de la première expose un nombre plus élevé de plaques par unité de surface de la zone de dépôt. Ce type de nacre est particulièrement résistant mais, au regard des faibles quantités produites, il semble que la dépense d'énergie qu'exige sa fabrication soit trop élevée, malgré les avantages qu'une telle structure représente pour l'animal.

Hedegaard et Wenk, (1998) parlent d'une éventuelle corrélation entre la texture de la coquille et les microstructures qui la composent (comme dans le cas des structures composées de feuilles croisées), mais remarquent également que des microstructures similaires peuvent produire des textures très différentes (c'est le cas de la nacre). On peut augmenter la résistance et l'épaisseur de la couche nacrée des trocas grâce à une alimentation adaptée, qui permet également de rehausser la qualité de la nacre produite. D'après nos travaux, il semble possible d'élever des trocas avec des animaux carnivores dans des bassins d'élevage (méthode de polyculture) et d'accroître ainsi la qualité et la valeur des trocas.

Trois espèces de trocas sont exploitées dans les eaux thaïlandaises. Les pêcheurs locaux consommaient régu-

lièrement la chair de *T. maculatus*, *T. niloticus* et *T. pyramis* jusqu'à ce que les stocks naturels s'appauvrissent (Thapanand et Chunhabundit, 1993; Chunhabundit et Thapanand, 1994). Le réensemencement de trocas juvéniles à des fins de reconstitution des stocks naturels offre la possibilité de faire renaître la pêcherie de trocas en Thaïlande (Chunhabundit et Thapanand, 1993a, b).

Bien que *Trochus maculatus* serve à la fabrication de bijoux, d'incrustations de sculptures et d'additifs pour peinture, sa principale utilisation reste la fabrication de boutons en nacre, pour lesquels il existe encore une forte demande dans le secteur de la mode. La reconstitution de populations sauvages grâce à la mariculture et à l'élevage en milieu marin offre un réel potentiel. Les pêcheurs locaux disposeraient ainsi d'une source de nourriture et de revenus supplémentaire, grâce à la vente des coquilles à des fins commerciales.

Remerciements

Les auteurs remercient vivement M. Arlo W. Fast, de l'Institut de biologie marine de l'Université d'Hawaï, d'avoir bien voulu relire cet article. Nous souhaitons également remercier le personnel de SMaRT, l'Institut de recherche sur les ressources aquatiques, de sa collaboration. Cette étude s'inscrit dans l'un des projets d'élevage des trocas en milieu naturel financé par la Conseil national de la recherche de Thaïlande.

Bibliographie

- Brusca, R.C. and G.J. Brusca. 1990. Invertebrates. Sinauer Associates, Sunderland, M.A.
- Chunhabundit, S. and T. Thapanand. 1993a. Some culture techniques for top shell *Trochus maculatus* Linnaeus, 1758. Thai Fisheries Gazette. 46(2):141-149.
- Chunhabundit, S. and T. Thapanand. 1993b. A study on basic marine biology of top shell population *Trochus maculatus* Linnaeus, 1758. Phase 2: Recruitment study. ARRI Technical Report submitted to National Research Council of Thailand. 17 p.
- Chunhabundit, S. and T. Thapanand. 1994. Abundance and distribution of top shell *Trochus maculatus* Linnaeus around Khang Khao Island, Choburi. Thai Fisheries Gazette 47(4):315-320.
- Chunhabundit, S. and T. Thapanand. 1995. Top shell sea farming techniques. ARRI technical Report submitted to National Research Council of Thailand. 26 p.
- Dobson, G. and C.L. Lee. 1996. Improved method of determining the sex of the marine top shell, *Trochus niloticus* (Mollusca: Gastropoda) for spawning. Aquaculture. 139:329-331.
- Hahn, K.O. 1989. Culture of the tropical top shell *Trochus niloticus*. In: K.O. Hahn (ed). Handbook of culture of abalone and other marine Gastropods. CRC Press, Florida. 301-315.
- Hedegaard, C. and H.R. Wenk. 1998. Microstructure and texture patterns of mollusc shells. J. Moll. Stud. 64:133-136.
- Ino, T. 1949. Ecological studies of *Turbo cornatus*, Solander. J. Mar. Res. 8:1-5.
- Ino, T. 1953. Ecological studies of *Turbo cornatus*, Solander. 1. Changes of the spines on the shell due to environments. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 19:410-414.
- Leighton, D.L. 1961. Observation of the effect of diet on shell coloration in the red abalone, *Haliotis rufescens*, Swainson. Veliger 4:29-32.
- Phillips, B.F., N.A. Campbell, and B.R. Wilson. 1973. A multivariate study of geographic variation in the whelk. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 11:27-69.
- Rhoad, D.C. and R.A. Lutz (eds). 1980. Skeletal growth of aquatic organisms. biological records of environmental change. New York: Plenum Press. 750 p.
- Tantanasiwong, R. 1978. An illustrated checklist of marine shelled gastropods from Phuket Island, adjacent mainland and offshore islands, western peninsular Thailand. Phuket Marine Biological Center, Res. Bull. 21:1-21.
- Taylor, J. D. 1973. The structural evolution of the bivalve shell. Palaeontology 16:519-534.
- Taylor, J.D., W.J. Kenedy, and A. Hall. 1973. The shell structure and mineralogy of the bivalvia II. Lucinacea-Clavagellacea, Conclusions. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool. 22:253-294.
- Thapanand, T. and S. Chunhabundit. 1993. Some biological aspects of top shell (*Trochus maculatus* Linnaeus) around Khang Khao Island, Choburi. Proc. of 31st Kasetsart University Annual Conference. 389-398.
- Thapanand, T., V. Hirunchaiyapuk, and S. Chunhabundit. 1994. Oxygen consumption of top shell *Trochus maculatus* Linnaeus. Proc. of 33rd Kasetsart University Annual Conference. 10-15.
- Thapanand, T., S. Chunhabundit, and N. Aranyanak. 1995a. A preliminary survey on ecology of top shell in Sattahip Bay. Thai Fisheries Gazette. 48(2):119-129.
- Thapanand, T. and S. Chunhabundit. 1995b. Feeding habits of top shell *Trochus maculatus* Linnaeus. J. Thai Aquat. Sci. 1(2):185-193.
- Vermeij, G.J. 1973a. Morphological patterns in high intertidal gastropods: Adaptive strategies and their limitations. Mar. Biol. 20: 319-346.
- Waller, T.R. 1972. The functional significance of some shell microstructure in the Pectinacea (Mollusca: Bivalvia). Proc. Int. Geol. Congr., 24th session. Montreal, Canada 7: 48-56.
- Waller, T.R. 1978. Morphology, morphoclines and a new classification of the Pteriomorpha (Mollusca: Bivalvia). Phitos. Trans. R. Soc. London. Ser. B. 284:345-365.
- Wise, S.W. Jr. 1970. Microarchitecture and mode of formation of nacre (mother of pearl) in pelecypods, gastropods, and cephalopods. Ecologiae. Geol. helv. 63:775-797.

