

CROISSANCE SAISONNIERE DU BIVALVE *DONAX TRUNCULUS* (L.)
EN MEDITERRANEE NORD-OCCIDENTALE (FRANCE)

A. Bodoy

Station Marine d'Endoume F-13007 Marseille, France

RESUME

L'examen de la courbe de croissance d'une cohorte représentative d'une population de *Donax trunculus* permet de mettre en évidence le phénomène de croissance saisonnière. La technique employée pour prendre en compte ce facteur, dans l'équation de von Bertalanffy, consiste à calculer un coefficient de croissance saisonnière, en reportant sur le diagramme de Ford-Walford une succession d'accroissements correspondant chacun à un temps assez court (50 jours dans les cas présent). Les variations du coefficient de croissance saisonnière suivant un cycle assez semblable à celui de la température, une relation a pu être établie entre ces deux facteurs. En utilisant un modèle des fluctuations de la température en fonction du temps, il est alors possible de tenir compte des variations du coefficient de croissance (K) dans l'équation de von Bertalanffy, selon la formule: $K = 0,8945 + 0,4575 \sin(360t + 240,48)$, t étant exprimé en année.

La généralisation de ce type d'équations de croissance sera particulièrement utile pour les espèces à courte durée de vie, et dont le biotope est soumis à des fluctuations de grande amplitude de la température, à l'échelle annuelle.

ABSTRACT

The growth curve of a cohort selected from a *Donax trunculus* population was analysed in order to exhibit the importance of seasonal growth fluctuations.

To take into account these fluctuations in the von Bertalanffy equation, we computed a seasonal growth coefficient of plotting on the Ford-Walford diagram a succession of length increments, each of them corresponding to rather short time intervals (50 days). A relationship between fluctuations of the seasonal growth coefficient and temperature was established, both exhibiting a similar pattern. When using a sinusoidal model of temperature fluctuations of growth coefficient (K) in the von Bertalanffy equation, according to the relationship:

$$K = 0.8925 + 0.4575 \sin(360 t + 240.48) \quad (t \text{ in year})$$

Generalization of growth equations may be quite useful for short-lived species living in environments which exhibit large seasonal fluctuations of temperature.

INTRODUCTION

Les facteurs susceptibles d'influer sur la croissance de mollusques bivalves sont relativement peu étudiés. Cependant, parmi les paramètres du milieu dont on peut invoquer l'action, la température et les facteurs nutritionnels jouent certainement un très grand rôle. Si leur influence a pu être démontrée de manière expérimentale, il convient aussi de la quantifier afin d'établir la part respective que prennent chacun de ces facteurs dans le mécanisme de la croissance.

L'action du facteur thermique est la plus aisée à prendre en compte. En effet, ce paramètre, qui suit généralement un cycle annuel marqué, tout au moins sous les latitudes tempérées, peut être facilement modélisé.

Le fait de disposer de données suffisamment resserrées dans le temps et portant à la fois sur la température du milieu et la croissance d'une espèce de mollusque bivalve a permis d'élaborer un

essai de modélisation qui tienne compte de l'influence du facteur thermique sur l'équation de croissance de von Bertalanffy.

L'évaluation ainsi réalisée du phénomène de croissance saisonnière sera particulièrement importante pour les animaux à courte durée de vie, et dont le biotope normal se situe dans les eaux tempérées ou froides. Ces espèces sont susceptibles de présenter des variations annuelles marquées de leur vitesse de croissance, ce qui est le cas pour la majorité des espèces de bivalves d'intérêt commercial.

La relation définie pour cela est d'un emploi suffisamment large pour que ce modèle, dans une étape ultérieure, puisse prendre en compte l'action simultanée du facteur thermique et du facteur nutritionnel sur la croissance.

I. MATERIELS ET METHODES

Le matériel biologique a été prélevé le long du They de la Gracieuse, (côtes de Camargue, Méditerranée nord-occidentale) dans la zone de déferlement des vagues qui constitue le biotope de *Donax trunculus*. La population étudiée a été échantillonnée avec une fréquence approximativement mensuelle, de janvier 1977 à juillet 1980. Les prélèvements ont été réalisés avec un tamis de maille 1,5 mm, qui ne permet pas de retenir les plus jeunes individus. L'ensemble des prélèvements a fait alors l'objet de mesures selon l'axe antéro-postérieur (paramètre que nous appellerons la longueur), avec une précision de 0,1 mm. Les individus ont été regroupés par classes de taille de 1 mm. La taille moyenne des échantillons est de 294 individus.

La méthode de Harding (1949) a été utilisée pour mettre en évidence la composition modale de la population. Le calcul des paramètres de chaque mode se fait de manière graphique (Cassie, 1954; Bodoy et Massé, 1979). Si l'on reporte les modes obtenus pour chaque prélèvement en fonction du temps, il est possible de mettre en évidence l'existence de cohortes, et de définir leur évolution dans le temps. Les différentes cohortes recrutées pendant la même année sont composées d'effectifs très inégaux. Aussi, la plus représentative de la population en vue d'une étude de la croissance de la population a été considérée comme étant celle qui regroupe le plus grand nombre d'individus.

Pour ce groupe, les paramètres du modèle de von Bertalanffy ont été calculés selon la méthode de Ford-Walford, aussi bien pour exprimer de manière classique l'équation de croissance, avec l'année comme unité de temps, que pour mettre en évidence les variations saisonnières du coefficient de croissance K , la durée unitaire de l'échelle de temps étant alors de 50 jours (0,137 année).

Les données de température proviennent de deux sources. Ce paramètre a tout d'abord été mesuré mensuellement au niveau du biotope, lors de chaque prélèvement, avec une précision de 0,1°C. Par ailleurs, les données beaucoup plus resserrées dans le temps et plus précises, provenant des campagnes du Réseau National d'Observation de la qualité du Milieu Marin ont pu être utilisées. Les stations 1 et 2 du point d'appui n°5 (Golfe de Fos) de ce réseau de mesures sont en effet situées à une distance d'environ 1,5 milles nautiques du lieu de prélèvement. Cependant, l'influence des eaux transitant par le canal de Caronte sera plus grande sur ces stations qu'au niveau du biotope de *D. trunculus*.

II. RESULTATS

La courbe de croissance de la cohorte choisie comme étant représentative de la population est présentée sur la figure 1. On peut constater que la vitesse d'accroissement dimensionnel varie selon un rythme saisonnier nettement marqué, ce qui est fréquemment observé dans les eaux tempérées et froides. L'ajustement au modèle de von Bertalanffy:

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t - t_0)}) \quad (1)$$

selon la méthode de Ford-Walford, conduit à proposer pour cette cohorte l'équation de croissance suivante:

$$L_t = 35,99(1 - e^{-0,956(t - 0,699)}) \quad (2)$$

Cette fonction, exprimée sous cette forme, ne peut représenter les fluctuations saisonnières de la croissance. Or, l'examen de la figure 1 suggère que ces fluctuations suivent un cycle annuel com-

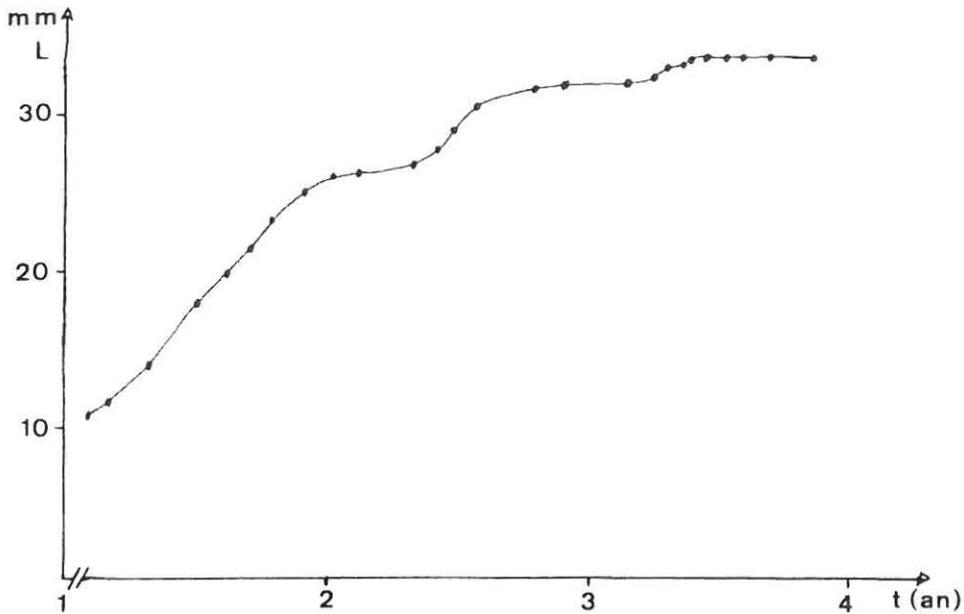


FIG. 1. Courbe de croissance de la cohorte choisie comme représentative de la population de *Donax trunculus*.

parable à celui de la température du milieu. Si l'on désire incorporer l'évolution de la température dans le modèle, il conviendra d'établir la relation existant entre le coefficient de croissance (K) de Brody (Ricker, 1980) et la température du milieu. C'est en effet le seul paramètre susceptible d'être influencé par le cycle annuel de la température du milieu. Le paramètre L_{∞} correspondant à la limite asymptotique de l'équation (1) est en relation avec la température moyenne annuelle du milieu, tandis que le paramètre t_0 , calculé pour $L = 0$, ne sera influencé que par les conditions thermiques existant au moment de la reproduction et de la métamorphose de cette espèce. Les variations ultérieures de la température ne seront plus susceptibles de le modifier. Par contre, les valeurs que peut prendre ce paramètre peuvent modifier de manière importante l'allure de la courbe de croissance pendant la première année de vie benthique (Cloern et Nichols, 1978).

Afin de pouvoir exprimer les variations de la température en fonction du temps, l'équation proposée par Dame (1972) et reprise par Shafee (1980) a été légèrement modifiée: la date à laquelle la courbe de température passe par un minimum est soustraite de la variable temps, exprimée en années. Un facteur de conversion de 360 est utilisé pour transformer cette variable en degrés angulaires. De plus, il est nécessaire d'ajuster la phase, en ajoutant 270° , de manière à ce que la fonction sinus passe par un minimum lorsque la température est elle-même minimale. On obtient ainsi l'équation:

$$T = a + b \sin (360(t - t_m) + 270), \quad (3)$$

dans laquelle le paramètre "a" représente la température moyenne annuelle du milieu, "b" est égal à la demi-amplitude moyenne des variations annuelles de la température, et t_m est le temps correspondant à la période de température minimale.

L'ajustement de cette équation aux données de température conduit à proposer un modèle correspondant au biotope:

$$T^\circ = 15,45 + 5,089 \sin (360 t + 240,48) \quad (4)$$

avec $t_m = 0,082$ an. Le coefficient de corrélation relatif aux valeurs fournies par ce modèle et aux données recueillies sur le terrain est de 0,8724 (significativement différent de 0 au seuil de 5%). 76,1% de la variance des données sont expliquées par ce modèle.

Pour déterminer la nature de la relation existant entre le coefficient de croissance K et la température, j'ai été amené à tracer un nouveau diagramme de Ford-Walford en changeant l'unité de temps, de manière à ce que l'intervalle $(t + 1) - t$ soit petit et ne corresponde pas à d'importantes variations de température. L'unité de temps choisie est de 50 jours (0,137 année). Les valeurs successives des pentes obtenues pour chaque intervalle (figure 2) permettent de calculer un paramètre K' , appelé

coefficient de croissance saisonnière, de la même manière que pour le coefficient de croissance de Brody. L'évolution de ce nouveau paramètre est reportée sur la figure 3.

On peut constater que le facteur K' est soumis à des fluctuations selon un rythme annuel, présentant beaucoup d'analogie avec celui de la température.

La relation entre le coefficient de croissance K et le paramètre K' a été établie de manière

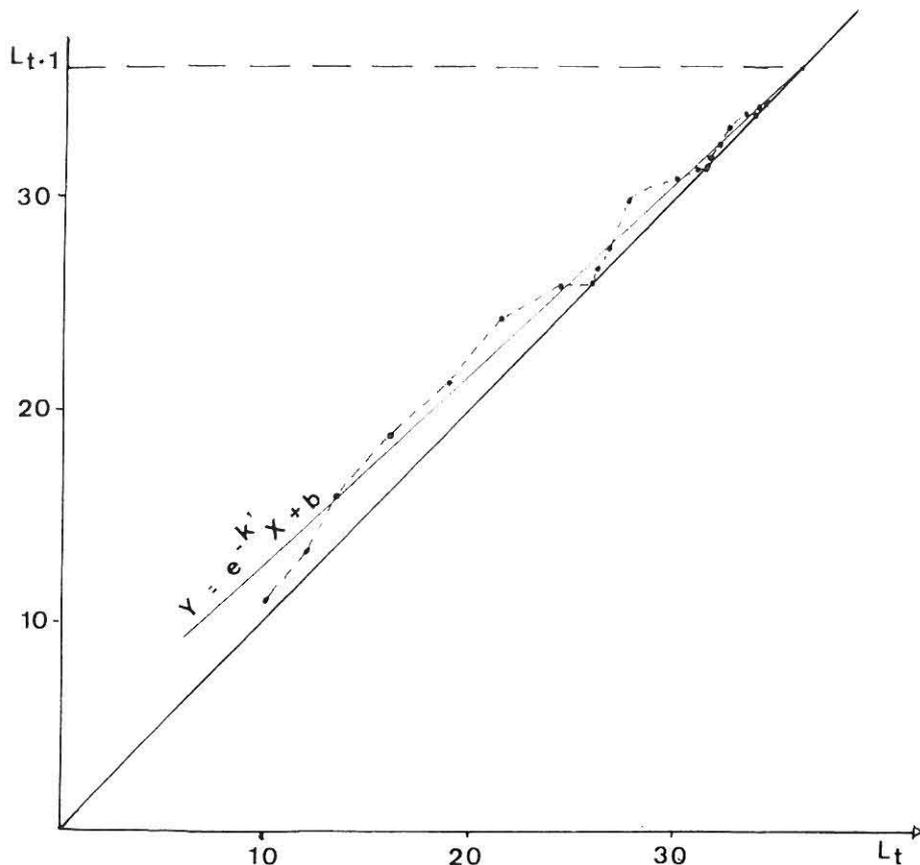


FIG. 2. Calcul du coefficient de croissance saisonnière K' . Le diagramme de Ford-Walford est utilisé avec une unité de temps égale à 50 jours. Les valeurs de L_t et L_{t+1} sont lues sur la courbe de croissance (figure 1). La pente de la droite de Walford, calculée pour chaque intervalle, permet d'obtenir les valeurs du coefficient de croissance saisonnière K' .

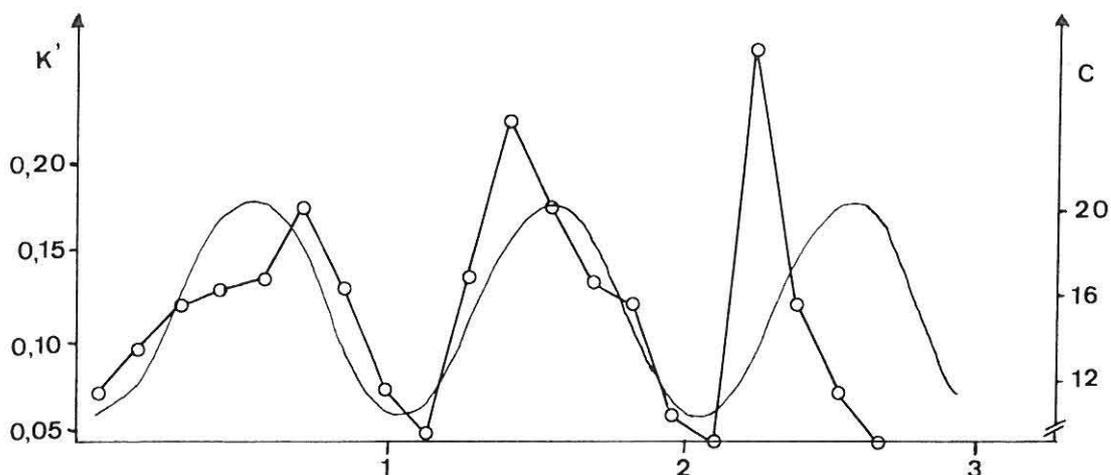


FIG. 3. Evolution dans le temps du coefficient de croissance saisonnière K' . La courbe sinusoïde représente le modèle de variation de la température (équation 4).

empirique, en faisant le rapport entre K et la moyenne des K' correspondants. Le résultat suivant, $K = 7,46 K'$ (4) est peu différent du rapport existant entre les unités de temps, qui est de 7,3. Cependant, l'égalité de ces deux relations n'ayant pas été établie, nous utiliserons la conversion de K en K' , telle qu'elle est exprimée plus haut. Ces résultats nous permettent de proposer une relation linéaire entre le modèle de température (3) et les variations du coefficient de croissance mises en évidence selon la méthode exposée plus haut. Cette relation, basée sur la méthode des moindres carrés, peut s'écrire:

$$K = 0,0899 T - 0,4965 \quad (5)$$

avec $r = 0,7946$, significativement différent de 0 au risque de 5%. Le pourcentage de variance expliquée est de 60,3%, pour $n = 15$.

L'incorporation de ces données dans le modèle de von Bertalanffy nous conduit à proposer un modèle susceptible de représenter les variations saisonnières de la croissance. Si les paramètres L_∞ et t_0 ne sont pas modifiés, le coefficient de croissance K sera une fonction de la température et donc une fonction du temps qui s'écrira, après combinaison des équations (3) et (5):

$$K = 0,8925 + 0,4575 \sin(360 t + 240,48) \quad (6)$$

le temps "t" étant exprimé en année.

Ce modèle peut présenter des variations négatives de la longueur de l'animal, ce qui n'a pas de sens biologique pour cette espèce au test dur et peu susceptible de se briser. Aussi, les valeurs de l'équation de von Bertalanffy calculées à partir de ces paramètres et reportées sur la figure 4 ne concernent-elles que des longueurs croissantes ou constantes.

Le coefficient de corrélation traduisant la relation entre la croissance de *Donax trunculus* et le modèle ainsi modifié est de 0,958 (significativement différent de 0 au seuil de 1%). Cette relation explique 91% de la variabilité des données.

III. DISCUSSION

Le modèle de von Bertalanffy, sous ses différentes formes, est basé sur des hypothèses qui sont en relation avec les deux aspects du métabolisme de l'espèce (Taylor, 1962). Lorsqu'il ne s'agit pas de

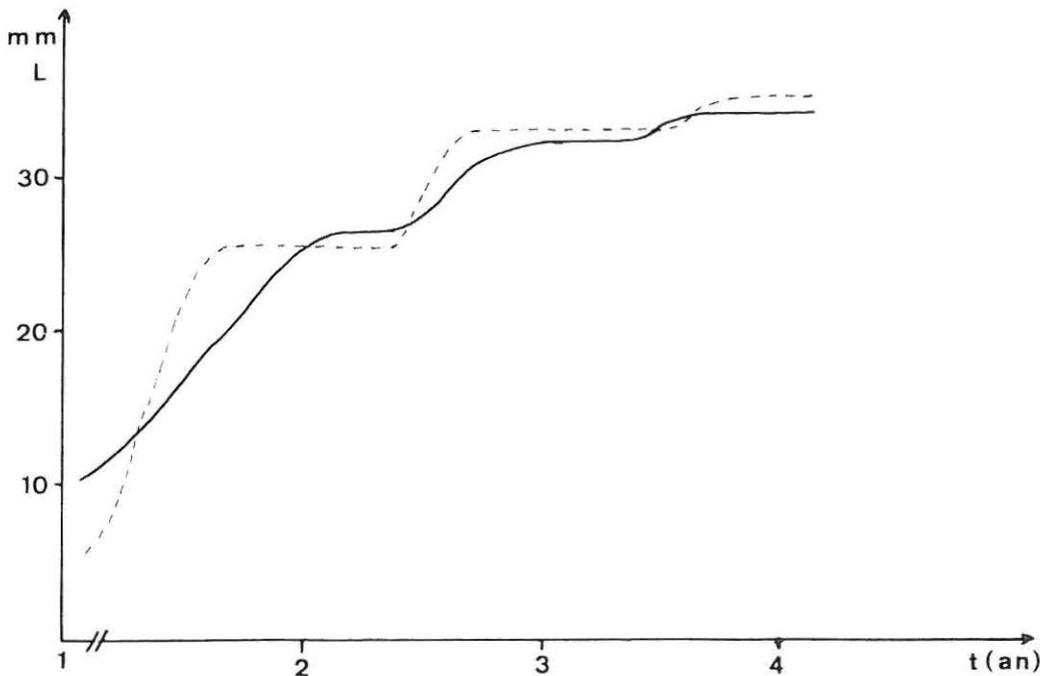


FIG. 4. Comparaison de la courbe de croissance de la cohorte (traits pleins) et du modèle de von Bertalanffy tenant compte des variations saisonnières de la croissance (traits pointillés). Seules les variations positives ou nulles de L_t sont prises en compte.

décrire la croissance des jeunes individus, la simplicité de sa formulation est à l'origine de son succès dans le domaine de la dynamique des populations exploitées.

Des modifications de ce modèle ont été proposées, afin de faire intervenir un coefficient variant saisonnièrement (Buestel et Laurec, 1975; Cloern et Nichols, 1978). La formulation de ce coefficient a pour but de traduire la fluctuation du taux de croissance, mais la relation entre ce coefficient et les paramètres susceptibles d'influer sur la croissance, c'est-à-dire essentiellement la température et la nourriture disponible, n'est pas établie. Ursin (1963) a proposé d'incorporer la température dans la forme simplifiée de l'équation de von Bertalanffy. Cependant, si la dépendance de l'anabolisme et du catabolisme vis-à-vis de ce facteur ont pu être ainsi exposées, l'établissement de la relation existant entre le coefficient de croissance et la température (ce travail) permet l'utilisation de cette équation sous sa forme habituelle.

Il n'est guère possible de mettre en parallèle croissance et température autrement que d'une manière empirique. En effet, si la relation est approximativement linéaire dans une certaine gamme de température, la vitesse de croissance ne peut augmenter indéfiniment. D'autre part, selon la position géographique de la population au sein de sa distribution latitudinale, l'intervalle de température dans lequel se situe l'optimum de croissance de cette espèce ne correspond pas forcément à l'amplitude des variations thermiques observées dans le milieu. La relation entre K et le temps devra donc être déterminée pour chaque cas, soit par des mesures expérimentales, soit par la confrontation des taux de croissance observés avec la température du milieu.

La modélisation du facteur nutritif, bien qu'elle s'avère être plus complexe que dans le cas de la température, interviendra dans un second temps. En ce qui concerne une espèce de bivalve suspensivore, les variations cycliques de la teneur des eaux en chlorophylle a ont pu être corrélées avec la croissance (Shafee, 1980). Les conditions nutritives du milieu sont un facteur de croissance important, car elles peuvent, dans certains cas, avoir une influence sur la croissance supérieure à celle de la température (Pieters et al., 1979).

RÉFÉRENCES CITEÉS

- ANSELL, A. D., 1972, Distribution, growth and seasonal changes in biochemical composition for the bivalve *Donax vittatus* (Da Costa) from Kames Bay, Millport. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 10(2): 137-150.
- BODOY, A. & MASSE, H., 1979, Quelques paramètres permettant de suivre la production organique d'un Mollusque Bivalve au cours d'un cycle saisonnier. *Publications scientifiques et techniques du CNEXO, Actes de Colloques n°7*, p. 753-766.
- BUESTEL, D. & LAUREC, A., 1975, Croissance de la coquille St Jacques (*Pecten maximus* L.) en rade de Brest et en baie de Saint-Brieuc. *Haliotis*, 5: 173-177.
- CASSIE, R. M., 1954, Some use of the probability paper in the analysis of the size-frequency distribution. *Australian journal of marine and freshwater research*, 5: 513-522.
- CLOERN, J. E. & NICHOLS, F. H., 1978, A von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 35: 1479-1482.
- DAME, R. F., 1972, The ecological energies of growth, respiration and assimilation of the intertidal american oyster, *Crassostrea virginica*. *Marine Biology*, 17: 243-250.
- HARDING, J. P., 1949, The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *Journal of marine biological Association of the United Kingdom*, 28: 141-153.
- PIETERS, M., KLUYTMANS, J. H., ZURBURG, W. & ZANDEE, D. I., 1979, The influence of seasonal changes on energy metabolism in *Mytilus edulis* (L.). I. Growth rate and biochemical composition in relation to environmental parameters and spawning. In cyclic phenomena in marine plants and animals, E. Naylor & R. G. Hartnoll ed. (*13th European marine biology symposium*), Pergamon Press, London: 285-292.
- RICKER, W. E., 1980, Calcul et interprétation des statistiques biologiques des populations de poissons. *Bulletin of the Fisheries research Board of Canada*, 191 F: 409 p.
- SHAFEE, M. S., 1980, Applications of some growth models to the black scallops *Chlamys varia* (L.), from Lanveoc, Bay of Brest. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 43: 237-250.
- TAYLOR, C. C., 1962, Growth equations with metabolic parameters. *Journal du conseil international pour l'exploration de la mer*, 27(3): 270-286.
- URSIN, E., 1963, On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation. *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri-og Havundersogelser*, 4(1): 1-16.