

Mémoire de fin d'études
Institut Supérieur des Productions Animales
35042 Rennes Cedex

EFFETS DE LA SURCHARGE EN SESTON MINERAL
SUR LES PALOURDES JAPONAISES ADULTES RUDITAPES PHILIPPINARUM.

par

Rafik DAOU

Mai 1988

Stage de deuxième année effectué
au Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles
IFREMER, B.P. 133, 17390 LA TREMBLADE

Jury : M. HERAL, J.C. LE GUEN, J. COLLIGNON, G. FONTENELLE.

The logo for IFREMER, featuring the word "IFREMER" in a bold, italicized, sans-serif font. The letters are white with a black outline, set against a yellow background. To the left of the text is a stylized graphic element consisting of a series of horizontal lines of varying lengths, resembling a staircase or a wave.

Mémoire de fin d'études
Institut Supérieur des Productions Animales
35042 Rennes Cedex

EFFETS DE LA SURCHARGE EN SESTON MINERAL
SUR LES PALOURDES JAPONAISES ADULTES RUDITAPES PHILIPPINARUM.

par

Rafik DAOU

Mai 1988

Stage de deuxième année effectué
au Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles
IFREMER, B.P. 133, 17390 LA TREMBLADE

Jury : M. HERAL, J.C. LE GUEN, J. COLLIGNON, G. FONTENELLE.

SOMMAIRE

Pages

REMERCIEMENTS	
RESUME	
INTRODUCTION.....	1
MATERIEL ET METHODES.....	3
1. Dispositif expérimental.....	3
2. Déroulement de l'expérimentation.....	5
2.1. Protocole d'échantillonnage.....	5
2.1.1. Paramètres abiotiques.....	6
2.1.2. Paramètres biotiques.....	7
2.2. Croissance et qualité des palourdes.....	9
2.2.1. Paramètres biométriques.....	9
2.2.2. Paramètres biochimiques.....	9
2.3. Indices.....	11
2.4. Valeur énergétique.....	13
2.5. Mortalités - pathologie.....	14
RESULTATS.....	15
1. Facteurs abiotiques.....	15

2. Facteurs biotiques du milieu.....	17
3. Croissance et qualité des palourdes.....	20
a) Biométrie.....	20
b) Allométrie.....	23
c) Paramètres biochimiques.....	25
d) Indices de condition.....	29
e) Animal standard.....	31
f) Comportement in situ - mortalité.....	35
DISCUSSION.....	38
CONCLUSION.....	45
BIBLIOGRAPHIE.....	46

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier Monsieur Maurice HERAL, pour m'avoir accueilli au sein de son laboratoire et d'avoir accepté la direction de ce travail.

Je remercie Monsieur Philippe GOULLETQUER pour m'avoir encadré tout au long de ce stage.

Je remercie Monsieur Daniel RAZET pour les analyses hydrobiologiques qu'il a effectuées.

Je remercie Monsieur Olivier RAILLARD pour les traitements statistiques qu'il a réalisés.

Je remercie particulièrement Mademoiselle Sylvie TAILLADE pour la dactylographie de ce rapport.

Je remercie enfin tout le personnel du laboratoire IFREMER à La Tremblade.

RESUME :

Les effets négatifs des fortes turbidités, fréquemment enregistrées en période hivernale dans le bassin de Marennes-Oléron, sur les populations de palourdes japonaises Ruditapes philippinarum sont étudiés expérimentalement sur deux lots identiques en période de gamétogenèse active de mai à septembre 1987.

Les palourdes soumises à une surcharge minérale en suspension (178 mg/l) présentent des performances de croissance en longueur moindres (32 %).

L'effort de reproduction estimé par l'indice pondéral gaméto-somatique est réduit de 40 % suite à la forte turbidité. Par ailleurs celle-ci est responsable d'un taux de mortalité deux fois plus important.

Mots-clés : Turbidité, Ruditapes philippinarum, composition biochimique, effort de reproduction, mortalité.

ABSTRACT :

Negative effects of high turbidity, frequently seen at Marennes-Oleron bay in winter, on Manila clam Ruditapes philippinarum are experimentally studied with two samples during gametogenetic period may september 1987.

The clams reared at high level of silt (178 mg/l) reduce their growth to about 32 %, the reproductive effort estimated by gameto-somatic weight index is reduced to 40 %. The high turbidity is responsible of a twice mortality rate.

Key-words : Turbidity, Ruditapes philippinarum, biochemical evolution, reproductive effort, mortality.

INTRODUCTION

Depuis quelques années, la monoproduction conchylicole montre la nécessité de diversifier les productions, faisant ainsi ressortir l'intérêt des programmes de recherches dans ce domaine. Dès 1980, la vénériculture, jadis pratiquée exclusivement dans les claires ostréicoles comme activité annexe de l'ostréiculture (Robert, 1984) connaît un grand essor dans la région de Marennes-Oléron (principal bassin conchylicole français avec 90 000 tonnes en stocks et 45 000 tonnes commercialisées annuellement). L'élevage de la palourde est pratiqué selon les techniques définies sur estran (Flassch, 1979) ou en claires ostréicoles (Peyre et al., 1980 ; Zanette et al., 1981). Parallèlement, le choix des espèces à cultiver s'oriente sur la palourde japonaise Ruditapes philippinarum par rapport à la palourde indigène Ruditapes decussatus (Latrouite, 1979 ; Maître-Allain, 1979) ou même par rapport à l'huître traditionnelle Crassostrea gigas. En effet Zanette et Garnier (1981) travaillant dans les claires ostréicoles envisagent de hauts rendements de Ruditapes philippinarum (1 kg/m²/an) comparativement à Crassostrea gigas (350 g/m²/an). Dans la perspective du développement des cultures de Ruditapes philippinarum, il apparaît important de proposer une sélection de facteurs régissant la production de ce bivalve. Une étude bibliographique préalable montre les effets négatifs des fortes charges en seston minéral sur la croissance et l'énergétique de différents bivalves : Deslous-Paoli et al. (1981) et Héral (1983) sur Crassostrea gigas, Kiorboe et al. (1981) et Jorgensen (1981) sur Mytilus edulis, Newell (1983) sur Crassostrea virginica, Bricelj et Malouf (1984) sur Mercenaria mercenaria. D'autres travaux montrent l'influence de la granulométrie du sédiment sur la croissance et la répartition des espèces de bivalves : Mann (1977) sur Tapes japonica, Bodoy (1980) sur Venus gallina, Newell et Hidu (1982) et Jaques et al. (1984) sur Mya arenaria.

En effet, le complexe estuarien de Marennes-Oléron est caractérisé par de fortes turbidités hivernales supérieures à 100 NTU (Héral, 1983). Par ailleurs, le niveau sestonique est lié à la granulométrie du substrat du fait des remises en suspension fréquentes du sédiment par l'activité hydrodynamique. Très peu de travaux s'intéressent aux réponses des bivalves face à une turbidité élevée (Bricelj et al., 1984) et les études

n'isolent pas l'influence de ce facteur des autres paramètres du milieu naturel (Cahn, 1951 ; Pratt et Campbell, 1956 ; Vahl, 1981 ; Cloern, 1982). Par ailleurs la définition d'une stratégie aquacole intensive pour Ruditapes philippinarum nécessite la détermination des sites optimaux d'élevage. Ainsi Gouletquer (1988) enregistre, en périodes hivernales marquées par de fortes turbidités des mortalités importantes. De même, il apparait des différences de croissance marquées chez les populations élevées sur estran. Il semble donc important d'étudier dans des conditions les plus proches du milieu naturel, l'effet de la turbidité sur la régulation de la croissance, l'effort de reproduction, la composition biochimique et les mortalités de Ruditapes philippinarum.

MATERIEL ET METHODES

1. Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental (fig. 1) permet de tester l'effet combiné de la charge sestonique minérale et de la granulométrie du sédiment sur le comportement de Ruditapes philippinarum.

Deux types de sédiments (tableau 1) dont les fractions granulométriques sont déterminées par tamisage, sont préalablement traités à l'hypochlorite de sodium pendant deux jours afin de détruire la matière organique, puis rincés à l'eau douce et stabilisés à l'eau de mer pendant deux jours. Les sédiments à granulométrie fine (taux de pelites = 93,59 %) et à granulométrie grossière (sable fin = 85,95 %) sont utilisés comme substrats d'élevage respectivement des raceways "VV" et "SB" de 2,7 m X 0,5 m X 0,45 m chacun.

Tableau 1 : Teneurs fractionnelles (%) des 2 sédiments.

Fraction	Nature	
	Bac SB	Bac VV
Graviers (> 2 000 um)	2,8	0,15
Sables grossiers (2 000 > x > 500 um)	9,93	0,48
Sables fins (500 um > x > 63 um)	85,95	5,78
Pelites (< 63 um)	1,32	93,59

Un échantillon de 500 palourdes japonaises est collecté à partir d'un élevage prélevé un an en claires ostréicoles. Ces bivalves ont une taille moyenne de 31,37 mm pour un poids moyen de 7,80 g. Les palourdes sont marquées et mesurées dans leur plus grande longueur, pour permettre un suivi individuel des paramètres biométriques. Deux lots homogènes sont constitués aléatoirement et répartis à raison de 250 individus/m² dans

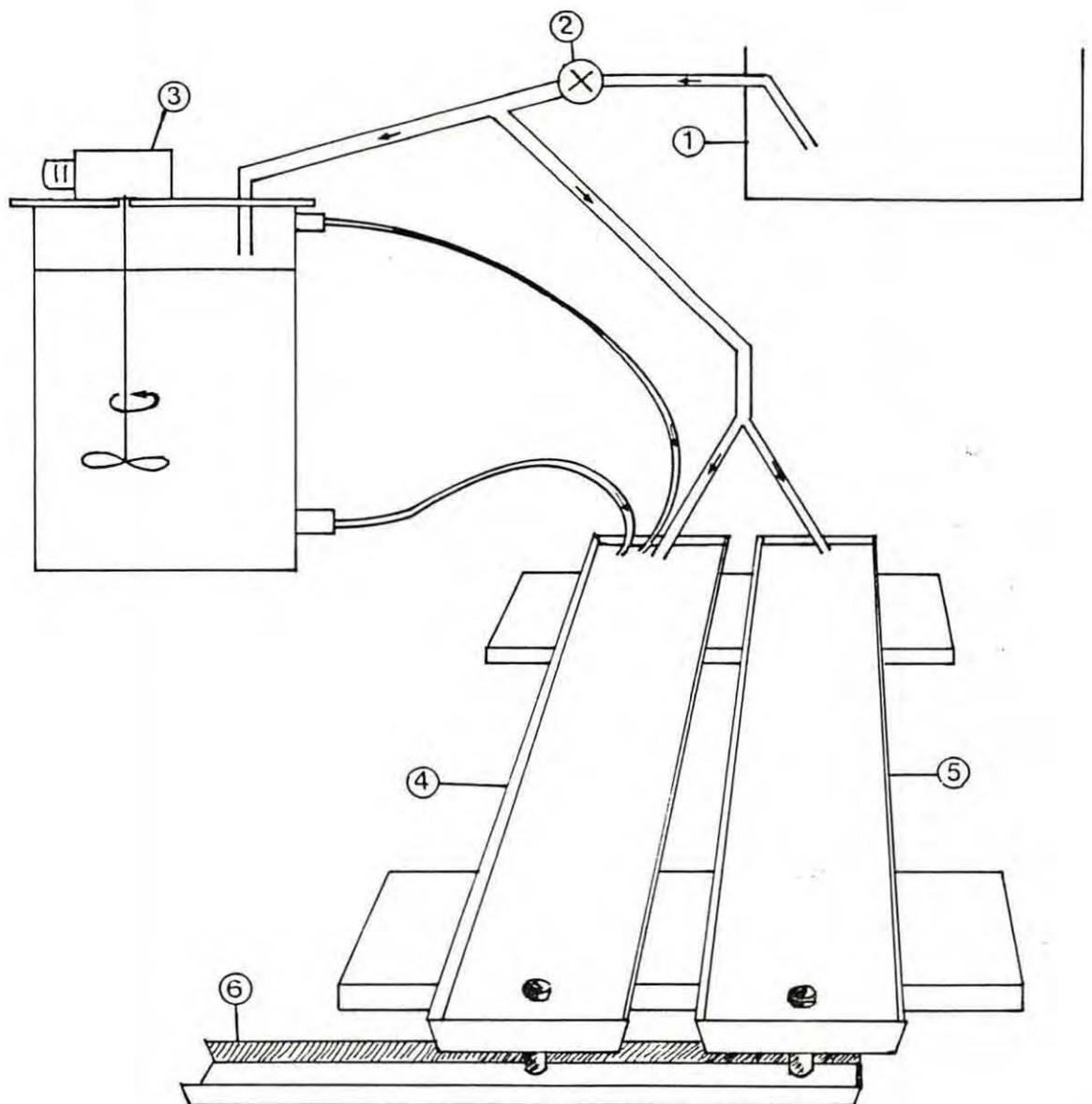


Figure 1 : Dispositif expérimental pour la mesure des effets combinés de la granulométrie et la charge sestonique sur Ruditapes philippinarum : ① bassin de 300 m³ ; ② pompe de 100 m³/h ; ③ moteur muni d'une hélice pour homogénéiser la solution riche en silt ; ④ raceway VV à substrat vaseux et forte turbidité ; ⑤ raceway SB à substrat sableux ; ⑥ gouttière.

les raceways "VV" et "SB" à partir du 20 mai 1987. Les bacs sont alimentés par de l'eau fraîchement pompée dans le milieu naturel et stockée dans un bassin extérieur de 300 m³. Le taux de renouvellement dans les raceways est supérieur à la capacité de filtration moyenne de 3 l/g de chair sèche/h (Deslous-Paoli et al., 1987 1a) pour reproduire les conditions naturelles d'abondance nutritionnelle. En d'autres termes, l'hypothèse de conditions trophiques non limitantes est respectée. Les palourdes sont ainsi acclimatées pendant un mois. L'élevage se déroule en circuit ouvert sans supplément nutritif. A l'image des claires ostréicoles, les palourdes subissent une immersion continue.

L'alimentation du raceway "SB" n'est pas modifiée tout au long de l'expérimentation. A l'inverse, une cuve annexe de 3 m³ remplie d'eau fortement chargée en suspensions minérales ayant subi le même traitement que le substrat d'élevage, assure par gravitation, l'élévation de la turbidité du raceway "VV" dès le 19 juin 1987. L'évacuation des biodépôts accumulés en surface des raceways se fait tous les 15 jours.

2. Déroulement de l'expérimentation

2.1. Protocole d'échantillonnage

La collecte d'informations représentatives des interactions palourdes-milieu est réalisée par :

- des mesures et ajustements quotidiens de la turbidité et du débit au niveau des raceways,
- des mesures bimensuelles en vives eaux et mortes eaux successives des facteurs abiotiques et biotiques du milieu naturel, au niveau du site de pompage de l'eau qui alimente les raceways.
- des échantillonnages bimensuels de 10 individus par bac. L'appréciation des paramètres de croissance et la composition biochimique, se fait après dégorgement des palourdes pendant 24 heures, pour vider le tractus digestif et avoir des mesures représentatives de la composition biochimique,
- des mesures biométriques sur les individus morts dès leur apparition,
- des observations in situ de comportement.

2.1.1. Paramètres abiotiques

- Température

Les fluctuations thermiques sont mesurées en degrés celcius au 1/10ème près au moyen d'un thermomètre à mercure.

- Salinité

La salinité est mesurée selon la méthode de Knudsen (Jacobsen et Knudsen, 1940) automatisée (Razet, comm. pers.) selon une technique électrochimique. Un mémotitrateur Mettler OL 40R muni d'une électrode en argent détecte le point équivalent de fin de titrage et affiche la salinité en g/kg. L'appareil est étalonné avec une solution d'eau de mer standard IAPSO de chlorinité = 19,3760 ‰.

- Oxygène dissous

L'oxygène dissous est dosé selon la méthode de Winckler (1888) et optimisée par Carrit et Carpentier (1966), et automatisée (Razet, comm. pers.) selon la technique électrochimique. Le même mémotitrateur muni d'une électrode d'oxydo-réduction en platine détecte le point d'équivalence et affiche la teneur en oxygène dissous en mg/l. L'étalonnage de l'appareil utilise le titre précis du thiosulfate employé comme réactif. Une équation incluant la température et la salinité (Weiss, 1970) permet de calculer le taux de saturation de l'oxygène dissous.

- Turbidité

La turbidité est mesurée au néphélomètre type Hach 2100A sensible entre 0,1 et 1000 NTU (Nephelometric turbidity unit). La précision de la mesure est de 5 à 9 %. L'appareil est calibré avant chaque mesure avec des étalons fournis par le fabricant.

2.1.2. Paramètres biotiques

Les relations trophiques mollusques-milieu, sont abordées par l'analyse du matériel particulaire (Kiorboe et al., 1980 ; Deslous-Paoli et al., 1981 ; Héral et al., 1983 la ; Silvester et Sleight, 1984 ; Jorgensen et al., 1984). Le matériel particulaire en suspension ou seston est composé d'une partie organique composée de phytoplancton, zooplancton, détritus organique, bactéries et de particules minérales.

- Seston

La mesure du seston se fait sur 50 à 150 cc d'eau selon la turbidité. La récupération des particules en suspension, précédée d'un tamisage à 250 μm , se fait par filtration des échantillons sur filtre Whatman GF/C 0,45 μm . Le seston total libéré du résidu salin par rinçage à l'eau distillée est la quantité en mg/l de matière retenue sur le filtre après dessiccation à l'étuve à 60°C pendant 48 heures. Le seston minéral est le résidu après crémation à 450°C du seston total dans un four à moufles pendant une demi-heure. Le seston organique est estimé par différence entre les deux pesées..

- Phytoplancton

La biomasse phytoplanctonique est estimée par la méthode fluorimétrique de Yentsch et Menzel (1963), Neveux (1976) sur les pigments photosynthétiques : chlorophylle a et les phéopigments. Un extrait acétonique est préparé sur un échantillon d'eau. La fluorescence mesurée avant et après acidification (Hcl 1N) permet de quantifier la partie due à la biomasse phytoplanctonique active représentée par la chlorophylle et la fraction dues aux substances phytoplanctoniques en voie de dégradation exprimée par les phéopigments (Moed et Hallegraeff, 1978). Les équations (Lorenzen, 1966), simplifiées (Razet, comm. pers.) permettent d'évaluer la chlorophylle a et la phéophytine a en $\mu\text{g.l}^{-1}$. L'étalonnage du fluorimètre Turner passe par la lecture au spectrophotomètre Perkin-Elmer à 665 nm (pic d'absorption) d'un extrait acétonique riche en chlorophylle dans les mêmes conditions d'acidité. Le passage à 750 nm en déduira la part due à la turbidité. Les équations de Lorenzen permettent d'estimer la chlorophylle a et la phéophytine a en $\mu\text{g/l}$.

- Protéines, lipides et glucides particulières - Energie potentielle

Plusieurs auteurs estiment la nourriture potentielle d'un écosystème aquatique par la somme des protéines, lipides et glucides de la matière en suspension (Widdows et al., 1979 ; Héral et al., 1983). L'analyse des "P.L.G." (protéines, lipides, glucides) exige une calcination préalable des filtres Whatman GF/C retenant la matière en suspension pour éliminer tout apport organique exogène aux prélèvements.

Les protéines particulières sont dosées selon le protocole de Malara et Charra (1972) et Razet et Garnier (1976) interprétés à partir de la méthode de Lowry et al. (1951) spécifique des liaisons amides et acides aminés tyrosine et tryptophane.

L'estimation des lipides particuliers se fait après extraction (Razet, comm. per.) suivant la technique de Marsh et Weinstein (1966).

L'évaluation des glucides particuliers est réalisée selon la procédure (Malara et Charra, 1972) basée sur la méthode de Dubois et al. (1956).

Il est nécessaire de mesurer le zéro des gammes étalons en appliquant le même protocole expérimental sur un filtre vierge. Dans un but comparatif, l'expression des résultats est standardisée. Les protéines, lipides, glucides sont successivement ramenés en équivalent albumine de boeuf, acide tripalmitique et glucose. On exprime les PLG en mg/l. Ainsi la nourriture potentielle exprimée selon les techniques décrites ci-dessus ne représente pas la totalité de la matière organique particulière. Toutefois les éléments organiques de structure non pris en compte selon cette évaluation ne semblent pas utilisés par les organismes filtreurs (Menzel et Ryther, 1970 ; Strickland, 1972 ; Widdows et al., 1979 ; Héral, 1985). L'énergie potentielle peut être mesurée à partir de la matière organique particulière (Héral et al., 1983) en appliquant les coefficients de conversion énergétique de Brody (1945) de 23,65 J/mg pour les protéines, 39,56 J/mg pour les lipides et 17,16 J/mg pour les glucides sur la nourriture potentielle. D'où l'équation :

$$\text{Ener. pot.} = 23,65 \times \text{Prot} + 39,56 \times \text{Lip} + 17,16 \times \text{Glu}$$

(J/l) mg/l mg/l mg/l

2.2. Croissance et qualité des palourdes

2.2.1. Paramètres biométriques

La croissance des palourdes est suivie par mensurations linéaires et pondérales. La longueur, la largeur et l'épaisseur (tableau) de la coquille sont mesurées en millimètre au 1/10ème près avec un pied à coulisse à affichage digital. Les accroissements individuels sont calculés bimensuellement selon la formule : $A = \text{Log} (L_i/L_o) \times 1/(T_i-T_o) \times 100$ (Bricelj et al., 1984).

Le poids total et le poids de coquille sont évalués en grammes au 1/100ème près avec une balance Sartorius type 1409.

Le poids de chair fraîche égouttée et le poids de chair préalablement congelée à - 20°C puis déshydratée au lyophilisateur modèle Virtis pendant 36 heures selon Deslous-Paoli (1980) sont estimés en milligrammes au 1/100ème près avec une balance Sartorius type 1712.

2.2.2. Paramètres biochimiques

- Techniques d'estimation

L'étude de la composition biochimique de la chair est représentative des processus physiologiques chez les mollusques.

La teneur en eau est estimée par soustraction de la chair séchée à la chair fraîche égouttée.

La teneur organique des tissus définit le poids sec libéré de cendres alors que la teneur minérale mesure les cendres lorsque la chair est calcinée dans un four à moufles à 450°C pendant 24 heures.

$$\text{Poids sec libre de cendres} = \text{poids sec} - \text{poids de cendres}$$

Les analyses biochimiques se font sur de la chair lyophilisée réduite en poudre au moyen d'un broyeur à billes modèle FRITSCH type 502.

Les protéines sont extraites dans une solution normale de soude et dosées selon la méthode de Lowry et al. (1951).

Les lipides sont extraits puis purifiés suivant le protocole de Bligh et Dyer (1959) puis mesurés en appliquant la technique de Marsh et Weinstein (1966).

Les glucides sont extraits à l'acide trichloroacétique (5 %) sur de la chair délipidée selon le protocole de Bligh et Dyer (1959). La distinction entre sucres libres et glycogène est réalisée en précipitant ce dernier par l'éthanol absolu. L'estimation des sucres est basée sur la procédure de Dubois et al. (1956).

Tous ces dosages sont effectués en colorimétrie monochromatique au spectrophotomètre Perkin Elmer 550, à 750 nm pour les protéines et 360 nm et 490 nm respectivement pour les lipides et les glucides. L'expression des résultats est standardisée. Il convient de ramener les protéines, les lipides et les glucides successivement en équivalents albumine de boeuf, acide tripalmitique et glucose. Deux modes d'expression des paramètres biochimiques sont proposés, la teneur relative mesurant la quantité du constituant dans 100 mg de chair et la teneur absolue mesurant la quantité du composant rapportée à l'individu.

- Animal standard

Caulton et Bursell (1977) et Read et Caulton (1980) démontrent que les proportions des constituants biochimiques varient avec la taille des organismes. L'étude des composés biochimiques d'un animal standard défini selon Beninger et Lucas (1984) permet de surmonter les inadéquations occasionnées par l'interférence de la croissance sur la teneur biochimique des animaux.

Il s'agit d'étudier l'évolution de la teneur absolue des composés biochimiques sur une population ayant un poids de coquille moyen de 6,1 g, représentant le poids moyen de tous les échantillons. Pour chaque

prélèvement, une relation poids de chair sèche en fonction du poids de coquille est établie par régression linéaire. L'équation permet de calculer le poids de chair de l'animal standard en remplaçant la variable indépendante par le poids coquille moyen.

Les teneurs en valeur absolue des composés biochimiques sont fournies par la formule :

$$\text{teneur en val. abs. (mg)} = \frac{1}{100} \times \text{teneur relative (\%)} \times \text{chair sèche animal standard (mg)}$$

2.3. Indices

- Allométrie

Les conditions d'élevage déterminent le mode de croissance chez les bivalves (Farrow, 1971 ; Moraga, 1979 ; Héral et al., 1981 ; Boromthanasarat, 1986) et leur croissance relative dans différentes directions (Rosenberg, 1972 ; Brown et al., 1976). L'influence des particularités sédimentaires sur l'allométrie des Vénéridés est étudiée par Newell et Hidu, 1982 ; Eagar et al., 1982 ; Jacques et al., 1984 ; Moss Lane, 1986).

Les relations d'allométrie renseignent sur les tendances morphométriques ou pondérales des populations. Les équations d'allométrie sont du mode $Y = a X^b$; X et Y sont choisis arbitrairement. Lorsque les variables sont de même dimension, l'allométrie est positive si $b > 1$, l'allométrie est négative si $b < 1$. Dans le cas où $b = 1$, on parle d'isométrie. Les applications peuvent être dans le sens longueur - largeur, longueur - épaisseur, largeur - épaisseur ou poids total - poids de coquille, poids sec - poids de coquille...

Les utilisations des relations allométriques peuvent s'étendre à des variables de dimensions différentes. Dans le cas de corrélations dans le sens mensurations pondérales - mensurations linéaires, on parle d'isométrie lorsque l'exposant est égal à 3 (Brown et al., 1976) d'après Le Cren (1951). Il est possible de traduire plusieurs paramètres

pondéraux par des mesures linéaires (Wilbur et Owen, 1964), notamment le poids total, le poids sec, le poids de coquille en fonction de la longueur de la largeur ou de l'épaisseur.

- Indices de condition

L'état physiologique d'un bivalve peut être apprécié par des indices de condition calculés à partir de combinaisons des données biochimiques et biométriques (Beukema et de Bruin, 1977 ; Mann et Glomb, 1978 ; Bodoy et Massé, 1979 ; Beninger et Lucas, 1984). La littérature fournit plusieurs indices de condition. Certains par leur expression mathématique peuvent avoir un pouvoir explicatif similaire. L'indice de condition I_1 est formulé par Walne et Mann (1975) et recommandé par Lucas et Beninger (1985) pour renseigner sur l'état physiologique du bivalve et caractériser son cycle sexuel. Il s'écrit :

$$I_1 = \frac{\text{Poids sec libre de cendres}}{\text{Poids de coquille}}$$

L'indice de condition I_2 mesure le niveau et la qualité des réserves disponibles dans l'animal (Bayne et Thompson, 1970 ; Hawkins et al., 1985 ; Boromthanasarat, 1986).

$$I_2 = \frac{\text{Glycogène}}{\text{protéines}}$$

L'indice de condition I_3 mesure le niveau de réplétion des gonades :

$$I_3 = \frac{\text{Lipides}}{\text{protéines}}$$

- Effort de reproduction

L'effort de reproduction est estimé par l'indice pondéral gaméto-somatique (I.P.G.S.), en pourcentage (Lucas et al., 1978)

$$IPGS_i = \frac{(\text{Poids sec max})_i - (\text{Poids sec post ponte})_i}{(\text{Poids sec post ponte})}$$

On peut apprécier l'effort de reproduction par la fécondité qui se calcule par différence entre le maximum et le minimum du poids sec au moment de la ponte.

2.4. Valeur énergétique

Les productions somatique et gonadique sont représentées par la valeur énergétique de la chair des palourdes. La méthode adaptée dans cette étude est la méthode indirecte. Cette technique se base sur les résultats des dosages biochimiques. La conversion de la production organique en équivalent énergétique est effectuée en appliquant les coefficients de Brody (1945) pour les protéines et les glucides respectivement de 23,65 et 17,16 J/mg et le coefficient de Deslous-Paoli (1987 1b) pour les lipides de 34,42 J/mg. Ainsi l'équation donnant la valeur énergétique de la chair s'écrit :

$$\begin{array}{ccccccc} EI & = & 23,65 & \times & (\text{Prot}) & + & 34,42 & \times & (\text{Lip}) & + & 17,16 & (\text{Glu}) & & (1) \\ & & (\text{J}) & & (\text{mg}) & & (\text{mg}) & & (\text{mg}) & & & & & \end{array}$$

La méthode de Lowry (1951) pour le dosage des protéines détecte les protéines facilement extractibles. A priori une sous évaluation de la valeur énergétique est occasionnée par l'omission des protéines de structure (Héral et Deslous-Paoli, 1982). Selon Kim (1980) la chair sèche libre de cendres peut être totalement expliquée par les dosages biochimiques des protéines, lipides et glucides. Les protéines totales peuvent donc s'écrire :

$$(\text{Prot.tot}) = (\text{P.S.L.C.*}) - ((\text{glu}) + (\text{Lip})) \quad (2)$$

* Poids sec libre de cendres

en reportant 2 dans 1, on obtient :

$$E2 = 23,65 \times \text{P.S.L.G.} - 10,77 \times \text{Lip} + 6,49 \times \text{Glu}$$

(J) (mg) (mg) (mg)

La teneur énergétique de la chair est exprimée en Joule/mg de P.S.L.C.. Pour comparer les teneurs énergétiques des gamètes, dans les deux bacs, un indice calculé selon

$$IE = \frac{\text{Quantité énergie émise}}{\text{Quantité d'énergie avant ponte}} \times 100 \text{ est utilisé}$$

2.5. Mortalités - pathologie

Des relevés systématiques de coquilles vides sont effectués au cours de l'expérimentation afin de chiffrer l'évolution de la mortalité. La mesure de leur axe antéro-postérieur permet d'estimer l'accroissement en taille depuis le semis. Parallèlement, des échantillons de palourdes vivantes sont analysés au LPGIM** à la Tremblade afin d'établir une surveillance zoosanitaire des palourdes en élevage.

** Laboratoire de Pathologie et Génétique des Invertébrés Marins.

RESULTATS

1. Facteurs abiotiques

- La température

Les variations thermiques (tableau 2) sont irrégulières de mai à septembre. L'évolution de la température présente deux pics, le premier au début du mois de juillet et le second vers la mi-août. La température moyenne durant l'expérimentation est de 21,9°C.

- La salinité

La salinité (fig. 2A) est croissante au cours de l'expérimentation. Elle reste toujours dans la zone tolérable par R. philippinarum, la salinité moyenne est de 33 ‰ et reste dans un intervalle de 31 à 34 ‰.

- L'oxygène dissous

L'oxygène dissous (fig. 2B) dans l'eau de mer baisse en quantité et en pourcentage par rapport à la saturation pour atteindre un minimum de 4,4 mg/l avec un pourcentage par rapport à la saturation de 88 % à la mi-août ; taux très courant lorsque les eaux se réchauffent.

- Turbidité

L'évolution de la turbidité est corrélée à la charge minérale en suspension ($r = 0,97$). L'équation de régression exprimant la charge sestonique s'écrit :

$$Q = 1,74 \times (\text{turbidité}) - 0,23$$

La figure 2C montre les variations des charges sestoniques enregistrées au cours du suivi. Dans le "raceway SB", le seston minéral est proche des fluctuations dans le milieu naturel tout en restant inférieur, la valeur moyenne est de 32,2 mg/l (9,7). L'évolution dans le raceway "VV" est plus irrégulière mais reste toujours plus importante que

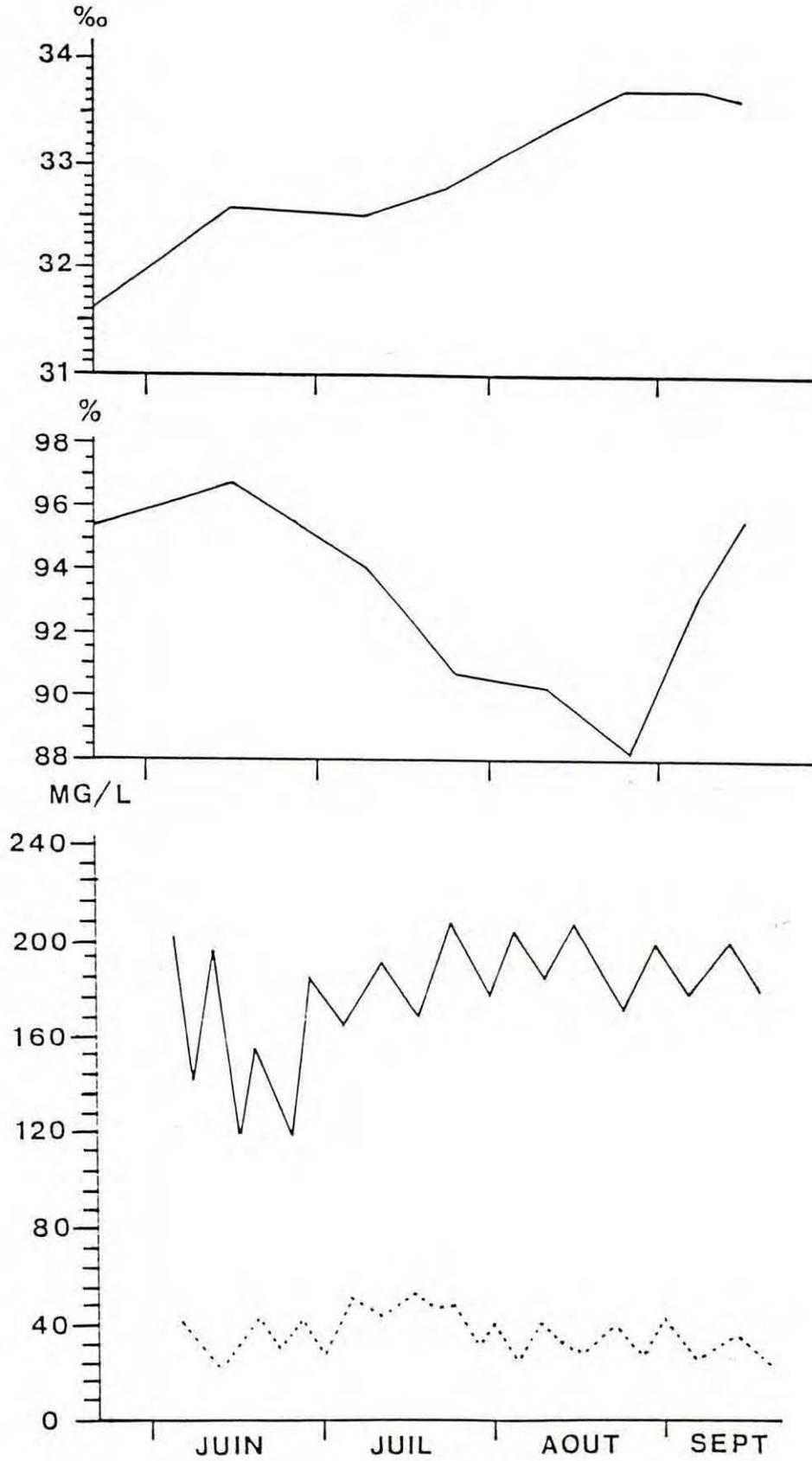


Figure 2 : Evolution des paramètres abiotiques pendant la période expérimentale : A = salinité ; B = pourcentage par rapport à la saturation en oxygène dissous ; C = charge en seston minéral (— raceway SB ; raceway VV).

la charge sestonique du milieu naturel, la valeur du seston moyen est de 178,1 mg/l (22,1) soit 6 fois plus que "SB" en moyenne.

2. Facteurs biotiques du milieu

- Seston organique

Le seston organique (fig. 3A) suit l'évolution de la turbidité dans le milieu naturel. En effet le niveau de la matière organique en suspension atteint la moitié de sa valeur initiale pour se stabiliser à 4,5 mg/l à partir du mois de juillet.

- Phytoplancton

La biomasse phytoplanctonique active représentée par la chlorophylle a (fig. 3B) est deux fois plus abondante que le phytoplancton en cours de dégradation représenté par les phéopigments (fig. 3C). Parallèlement à la chute en matière organique, les pigments photosynthétiques baissent de trois fois plus que le niveau initial. Ils atteignent dès le début du mois de juillet 2 µg/l et 1,2 µg/l pour le phytoplancton actif et le phytoplancton en dégradation, restant stationnaire jusqu'à la fin de l'expérimentation.

- Nourriture potentielle - Energie potentielle

Un apport organique important marque la période printanière qui se prolonge jusqu'à la fin du mois de juin. Par ailleurs, les glucides et les protéines particulaires (fig. 4A, B) reproduisent l'évolution du seston organique avec une augmentation à partir du mois de mai pour atteindre le maximum en juin à un niveau de 0,64 mg/l pour les protéines et 0,50 mg/l pour les glucides. A l'inverse, l'évolution des lipides particulaires (fig. 4C) est similaire à celle du phytoplancton qui décroît progressivement depuis le début de l'expérimentation pour atteindre un niveau trois fois moindre dès la fin du mois de juin avec 0,12 mg/l. La nourriture potentielle représentée par l'ensemble des PLG suit l'évolution des protéines et glucides particulaires. Le niveau alimentaire de 1,3 mg/l en mai-juin atteint un niveau stable de 0,6 mg/l dès le début du mois de juillet. De même l'énergie potentielle (fig. 4D)

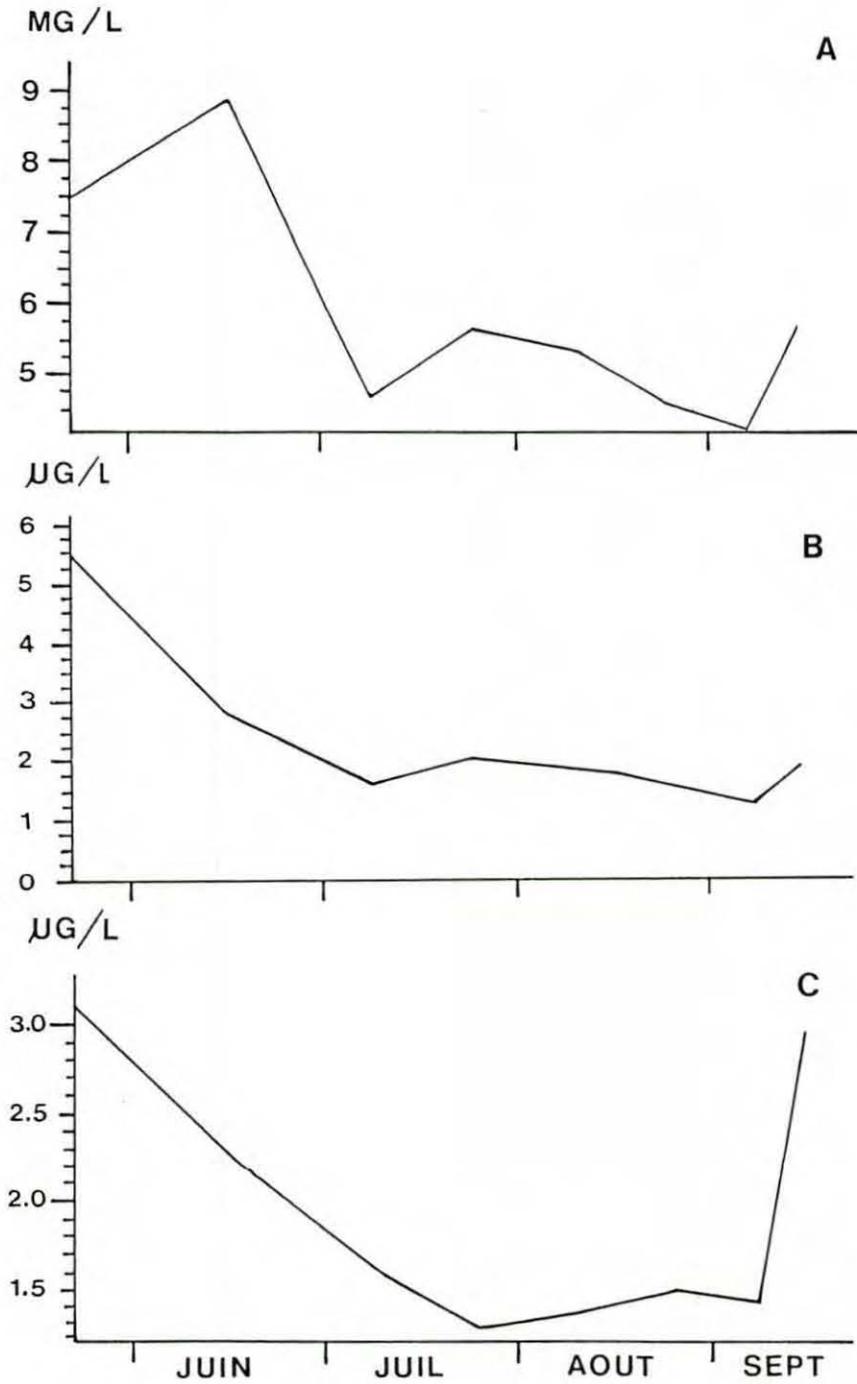


Figure 3 : Evolution du seston organique (A) et des pigments photosynthétiques : chlorophylle a (B) et phéopigments (C) dans les deux raceways.

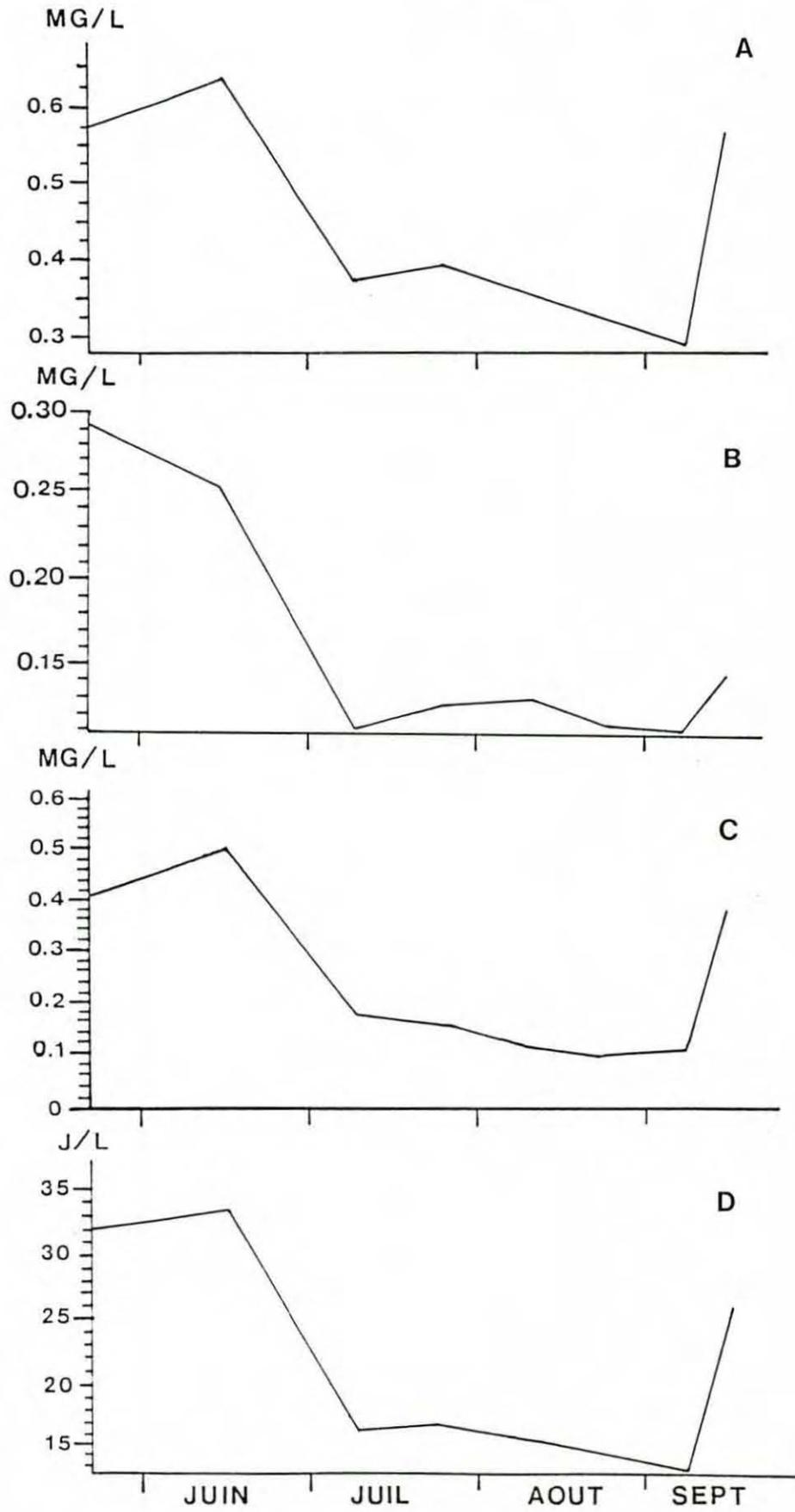


Figure 4 : Evolution des protéines (A), lipides (B) et glucides particuliers (C) et de l'énergie potentielle (D) dans les deux raceways.

d'une valeur de 33 J/l en fin de printemps chute à 15 J/l dès le début du mois de juillet.

3. Croissance et qualité des palourdes

a) Biométrie

Les résultats présentés dans le tableau 2 montrent l'évolution des paramètres biométriques au cours du suivi. L'évolution de la croissance est parallèle dans les deux modalités. Néanmoins, les analyses de variance permettent de distinguer deux lots distincts significativement au seuil de 5 % pour tous les paramètres biométriques. Les palourdes présentent une croissance ralentie dans le bac turbide. Les comparaisons de moyenne sur la totalité des palourdes vivantes en fin de suivi confirment ces analyses où la longueur et le poids moyens sont de 35,31 mm (1,4), 10,60 g (1,25) pour le raceway "SB" contre 34,39 mm (1,76), 10,32 g (1,73) pour le raceway "VV".

- Croissance linéaire

La croissance linéaire (tableau 2) est importante jusqu'à la fin du mois de juin correspondant à une abondance de la ration alimentaire disponible et à cette période à une dominance de la croissance somatique par rapport à la croissance gonadique. Les palourdes s'allongent de 3 mm en longueur, de 2 mm en largeur et 1 mm en épaisseur en un mois et demi. Le ralentissement de la croissance est noté dès le mois de juillet. La croissance en longueur s'arrête dans le raceway "VV" un mois avant le raceway "SB" dès la deuxième semaine de juillet. A cette date, la longueur est de 35,26 mm (0,41) contre 34,12 (0,53). L'accroissement journalier moyen en longueur est présenté dans le tableau 3. Les valeurs pour les palourdes "SB" sont toujours supérieures. L'écart entre les deux lots est maximal vers la fin du mois de juillet 0,188 (0,04) pour "SB" contre 0,129 (0,07) pour "VV". Les analyses de variance effectuées sur la totalité des accroissements, montrent une différence significative au seuil de 5 % entre les deux bacs. Les écarts entre les deux modalités sont confirmés par les mesures effectuées en fin d'expérimentation sur la totalité des palourdes vivantes avec des valeurs de 0,107 (0,04) pour le bac "SB" et 0,087 (0,03) pour le bac "VV".

Tableau 2 : Evolution de la température et des paramètres biométriques des 2 modalités expérimentales ("SB" : bac à sédiment sableux, "VV" : bac à sédiment vaseux à forte turbidité).

Paramètre Date	T°C	Longueur mm	Largeur mm	Epaisseur mm	Poids total g	Poids coq. g	Poids sec mg
21.05.87	19,0	31,37 (0,43)	23,54 (0,28)	15,94 (0,29)	7,80 (0,46)	4,29 (0,17)	285,23 (11,07)
15.06.87	19,0	SB 33,97 (0,55)	24,96 (0,33)	16,84 (0,28)	9,61 (0,41)	4,98 (0,24)	588,01 (33,3)
		VV 32,87 (0,31)	24,53 (0,22)	15,82 (0,18)	8,70 (0,23)	4,60 (0,17)	534,29 (22,7)
8.07.87	24,2	SB 34,59 (0,42)	25,55 (0,34)	16,84 (0,23)	9,84 (0,30)	5,08 (0,13)	585,78 (32,7)
		VV 33,12 (0,56)	24,85 (0,34)	16,81 (0,25)	9,11 (0,33)	4,69 (0,16)	407,54 (26,4)
24.07.87	21,5	SB 35,24 (0,62)	25,90 (0,45)	17,23 (0,47)	10,46 (0,66)	5,36 (0,36)	403,65 (23,7)
		VV 34,51 (0,39)	25,59 (0,32)	17,46 (0,46)	10,36 (0,49)	5,40 (0,31)	399,41 (28,4)
10.08.87	22,0	SB 35,26 (0,41)	26,18 (0,41)	17,74 (0,28)	10,52 (0,37)	5,51 (0,26)	486,7 (33,4)
		VV 34,12 (0,53)	25,55 (0,20)	17,14 (0,27)	10,11 (0,40)	5,34 (0,24)	412,06 (22,6)
24.08.87	23,1	SB 35,37 (0,57)	26,04 (0,44)	17,66 (0,34)	10,32 (0,43)	5,58 (0,23)	292,34 (12,88)
		VV 33,89 (0,41)	25,20 (0,31)	17,30 (0,36)	9,85 (0,45)	5,17 (0,28)	283,0 (14,69)
7.09.87	21,5	SB 35,21 (0,47)	25,89 (0,33)	17,55 (0,30)	10,37 (0,40)	5,45 (0,26)	237,69 (13,44)
		VV 34,08 (0,59)	25,12 (0,42)	17,08 (0,35)	9,84 (0,52)	5,18 (0,31)	281,33 (19,33)
14.09.87	22,5	SB 34,75 (0,29)	26,07 (0,20)	17,76 (0,16)	10,43 (0,22)	5,65 (0,12)	220,27 (9,84)
		VV 34,47 (0,37)	25,55 (0,23)	17,24 (0,21)	10,02 (0,26)	5,34 (0,16)	224,94 (8,72)

Tableau 3 : Evolution de l'accroissement journalier moyen.

	15/6	8/7	24/7	10/8	24/8	7/9	14/9
Bac "VV"	0,227 (0,08)	0,174 (0,05)	0,129 (0,07)	0,129 (0,06)	0,068 (0,01)	0,084 (0,04)	0,09 (0,03)
Bac "SB"	0,252 (0,07)	0,211 (0,02)	0,188 (0,04)	0,163 (0,05)	0,130 (0,03)	0,105 (0,04)	0,10 (0,02)

- Croissance pondérale

. Coquille

Le poids de coquille est corrélé aux paramètres linéaires ($r = 0,9$). La coquille présente deux phases d'accroissement. Une augmentation rapide (tableau 2) durant le premier mois de 0,8 g pour les palourdes "SB", 0,5 g dans le raceway "VV". Dès la deuxième quinzaine du mois de juin, la croissance coquillière est freinée. Dans le raceway "VV", la croissance s'arrête à 5 g à partir du mois de juillet tandis qu'une croissance ralentie quasi-continue est notée dans le raceway "SB" où le poids coquiller final est de 5,7 g.

. Chair - Effort de reproduction

L'évolution du poids sec (tableau 2) montre une croissance rapide en début d'expérimentation en particulier dans le raceway "SB". Un gain de 300 mg dans "SB" contre 250 mg dans "VV" en 3 semaines. Cette augmentation observée durant l'acclimatation correspond à un niveau trophique élevé. Une baisse du poids sec de 126,75 mg est enregistrée dans le raceway "VV" dès l'accroissement de la turbidité. Cette chute est attribuée à une première émission de gamètes due au stress de turbidité. La première ponte dans le bac "SB" n'intervient qu'à la fin du mois de juillet c'est à dire trois semaines plus tard lorsque la température passe par un maximum de 24°C et la ration alimentaire par son niveau minimum. L'effort de reproduction et la fécondité (tableau 4) sont plus importants d'environ 1/3 dans le bac "SB" par rapport au bac "VV".

Tableau 4 : Tableau récapitulatif des efforts de reproduction, des fécondités et des dépenses énergétiques pour la reproduction de deux lots de palourdes ("VV" : lot du bac à sédiment vaseux et forte turbidité et "SB" : lot du bac à sédiment sableux).

	1ère ponte			2ème ponte			Effort de reproduction global		
	IPGS (%)	Fécondité (mg)	Valeur énergétique (J)	IPGS (%)	Fécondité (mg)	Valeur énergétique (J)	IPGS (%)	Fécondité (mg)	Valeur énergétique (J)
SB	62,30	182,13	3 971,37	66,48	194,36	4 346,67	128,78	376,49	8 318,04
VV	44,79	126,75	2 840,84	45,60	129,06	2 868,29	90,39	255,81	5 709,13
Ecart	17,51	53,38	1 130,53 39,80 %	20,88	65,3	1 478,38 51,54 %	38,39	120,68	2 608,91 45,67 %

La reprise en poids sec consécutive à la première émission n'est observable que dans le raceway "SB" (+ 83,05 mg). Cela confirme le fait que les conditions trophiques sont non limitantes. Au moment du second pic de température, en fin août, des pertes de poids sec sont enregistrées, simultanément dans les deux raceways représentant une seconde émission. L'effort de reproduction et la fécondité restent inchangés pour chacun des raceways. L'investissement global dans la reproduction est de 376,49 mg pour le bac "SB" contre 255,81 mg pour le raceway "VV" soit une différence significative au seuil de 1 % d'effort de reproduction de 38,39 %. Ainsi, les palourdes "SB" investissent jusqu'à 129 % de leur poids somatique dans la reproduction alors que les palourdes "VV" produisent une quantité de gamètes de 90 % de leur poids somatique.

Bien qu'il soit observé une croissance de la coquille au cours de l'expérimentation, le gain en poids sec est entièrement investi dans la reproduction, le niveau de poids sec en fin de suivi n'est pas significativement différent du poids de départ dans les deux raceways.

b) Allométrie

Les comparaisons des coefficients d'allométrie cumulatif et inter-raceway sont présents dans le tableau 5. La turbidité importante

Tableau 5 : Coefficients d'allométrie intra-raceways et cumulatifs calculés par régressions linéaires entre les paramètres de la coquille ou par corrélations linéaires entre le poids total et ces mêmes mensurations linéaires ("VV" : raceway vaseux à forte turbidité ; "SB" : raceway sableux).

Y = AX ^B	Lon = F (Lar)			Lon = F (Epa)			Lar = F (Epa)		
	VV	SB	Σ	VV	SB	Σ	VV	SB	Σ
B	0,991 (0,0525)	0,950 (0,0551)	0,980 (0,0372)	0,570 (0,0652)	0,586 (0,0651)	0,594 (0,0456)	0,550 (0,0553)	0,582 (0,0558)	0,576 (0,0387)
A	1,383 (0,1690)	1,586 (0,1786)	1,435 (0,1203)	6,713 (0,1842)	6,495 (0,1855)	6,309 (0,1293)	5,291 (0,1561)	4,874 (0,1590)	4,933 (0,1098)
Coefficient de corrélation	0,896**	0,878**	0,892**	0,682**	0,693**	0,699**	0,728**	0,743**	0,745**

Y = AX ^B	Ptot = F (Lon)			Ptot = F (Lar)			Ptot = F (Epa)		
	VV	SB	Σ	VV	SB	Σ	VV	SB	Σ
B	2,502 (0,1480)	2,221 (0,1496)	2,343 (0,1026)	2,788 (0,1599)	2,497 (0,1446)	2,630 (0,1054)	2,106 (0,1211)	2,021 (0,0990)	2,068 (0,0767)
A	1,430 (0,5202)	3,818 (0,5297)	2,489 (0,3618)	1,192 (0,5149)	3,037 (0,4688)	1,975 (0,3404)	24,625 (0,3419)	31,398 (0,2820)	27,433 (0,2176)
Coefficient de corrélation	0,874**	0,845**	0,864**	0,881**	0,879**	0,882**	0,880**	0,909**	0,896**

n'affecte pas l'allométrie des coquilles. En effet, aucune différence significative au seuil de 5 % n'est observée en comparant les différentes relations $Lon = F(Lar)$, $Lon = F(Epa)$, $Lar = F(Epa)$, $Ptot = F(Lon)$, $Ptot = F(Lar)$, $Ptot = F(Epa)$ entre les deux lots malgré des corrélations intra-raceway hautement significatives. L'allométrie est positive pour toutes les relations ainsi étudiées.

c) Paramètres biochimiques

- Evolution en valeur absolue

L'état physiologique des palourdes est exprimé par l'évolution des constituants biochimiques, dans la chair qui est présentée dans le tableau 6. Des remaniements profonds de la composition biochimique des animaux sont enregistrés en fonction des bacs. Après transformation logarithmique des variables protéines, lipides et glucides, des différences significatives au seuil de 5 % sont observées entre les raceways pour les prélèvements précédant les pontes sauf pour le métabolisme glucidique qui ne semble pas affecté par le facteur turbidité. Cependant, il faut préciser que l'expérimentation a débuté en cours de gamétogenèse au moment où les glucides atteignent leur niveau maximum dans les populations d'élevage ; en outre pendant la gamétogenèse, il se produit un transfert permanent des sucres vers les lipides.

La période d'acclimatation est marquée par une augmentation globale des constituants biochimiques. Les lipides et les protéines doublent en passant de 20 à 40 mg et de 100 à 200 mg respectivement. Une phase de stockage importante de sucres est observée qui passe de 20 à 80 mg pendant l'acclimatation. Le catabolisme des sucres se produit juste au moment où la température atteint son niveau le plus haut et se poursuit jusqu'à l'épuisement total en fin d'expérimentation. Le glycogène reconnu comme réserve énergétique majeure des bivalves (Giese, 1969) pendant la formation de gamètes (Gabott, 1975) suit la même évolution que les sucres totaux.

Les réserves en lipides forment la composante principale des gamètes (Holland, 1978 ; Gabott, 1983) avant les protéines (Beninger, 1982). Les lipides indispensables à l'élaboration des gamètes sont syn-

Paramètre Date	PSLC (mg)	Prot (mg)	Lip (mg)	S. Tx (mg)	Gly (mg)	S. libres (mg)	E ₁ (Joule/mg)	E ₂ (Joule/mg)
21.05.87	256,33 (13,62)	105,53 (6,57)	18,97 (1,24)	19,14 (1,76)	16,30 (1,62)	2,84 (0,43)	13,56 (0,285)	23,96 (0,029)
25.06.87	VV 487,41 (21,19)	185,64 (7,66)	44,70 (2,57)	67,39 (3,92)	62,87 (4,41)	4,52 (0,87)	14,54 (0,286)	23,74 (0,077)
	SB 529,07 (30,73)	206,52 (13,38)	47,61 (2,97)	75,66 (5,51)	72,01 (5,42)	3,64 (0,34)	14,78 (0,172)	23,69 (0,041)
08.07.87	VV 370,85 (24,25)	155,89 (9,98)	25,35 (1,44)	48,28 (4,54)	46,38 (4,51)	1,90 (0,33)	14,53 (0,148)	23,54 (0,037)
	SB 536,53 (31,41)	229,30 (13,06)	53,93 (6,24)	54,56 (4,46)	50,93 (4,67)	3,63 (0,76)	15,31 (0,256)	24,07 (0,086)
24.07.87	VV 365,52 (26,41)	162,99 (10,82)	28,08 (1,37)	31,92 (5,73)	28,12 (5,92)	3,81 (0,52)	14,69 (0,088)	23,91 (0,095)
	SB 375,00 (22,08)	167,72 (9,95)	28,24 (1,52)	35,22 (3,46)	30,32 (3,22)	4,90 (0,61)	14,78 (0,114)	23,85 (0,055)
10.08.87	VV 366,62 (21,01)	148,31 (7,31)	32,33 (3,77)	21,87 (4,32)	11,89 (3,70)	9,98 (0,85)	13,63 (0,390)	24,21 (0,106)
	SB 434,26 (29,81)	177,83 (12,57)	41,06 (5,36)	27,46 (3,13)	16,25 (2,28)	11,21 (1,26)	14,02 (0,406)	24,26 (0,119)
24.08.87	VV 248,73 (13,22)	112,95 (6,17)	18,17 (1,23)	10,71 (1,87)	5,95 (1,57)	4,76 (0,53)	13,99 (0,375)	24,16 (0,058)
	SB 256,40 (11,13)	114,18 (4,17)	18,82 (1,31)	12,16 (1,52)	6,90 (1,37)	5,26 (0,73)	13,87 (0,220)	24,13 (0,051)
07.09.87	VV 249,30 (17,90)	113,01 (7,13)	20,05 (1,20)	10,05 (2,47)	3,87 (1,80)	6,18 (0,79)	14,18 (0,156)	24,25 (0,069)
	SB 208,39 (12,06)	95,71 (6,12)	16,50 (0,94)	6,17 (1,21)	1,47 (0,40)	4,70 (0,84)	14,96 (0,192)	24,31 (0,037)
14.09.87	VV 195,96 (7,70)	94,80 (4,33)	16,72 (1,04)	3,58 (0,40)	0,38 (0,12)	3,21 (0,34)	13,64 (0,354)	24,39 (0,020)
	SB 189,73 (8,94)	83,25 (5,49)	15,15 (0,89)	3,09 (0,66)	0,50 (0,30)	2,59 (0,38)	13,72 (0,330)	24,42 (0,033)
Moyenne	VV 317,04	135,33	25,44	26,61	22,01	4,60	14,15	24,02
	SB 348,76	147,06	30,14	29,19	24,29	4,90	14,22	24,09

thétisés à partir des produits de la glycolyse (Voogt, 1983). Compte tenu de ce mécanisme de la reproduction qui transforme les réserves glucidiques en lipides indispensables à la maturation des produits génitaux, l'effort de reproduction global (tableau 4) n'apparaît pas comme fonction unique de ces accumulations glucidiques printanières. En période de gamétogenèse active, l'évolution des lipides est parallèle à l'évolution du diamètre ovocytaire et la teneur en eau des tissus. Les pics des lipides et des protéines interviennent simultanément dans les deux raceways juste avant les pontes. L'anabolisme des lipides et protéines nécessaires au développement d'autres lignées germinales est limité dans le bac "VV". Les palourdes "SB" produisent 13 mg de lipides alors que les palourdes "VV" n'en produisent que 4 mg.

Le second pic de lipide, 32,3 mg dans "VV" pour 41,1 mg dans "SB", synchrone dans les deux bacs est enregistré avant la deuxième émission. Le second pic des protéines (177 mg dans "SB" pour 163 mg dans "VV") est observé fin juillet. Il est plus précoce de 2 semaines dans "VV". Contrairement aux carbohydrates, les niveaux des lipides et protéines en fin septembre sont très proches de leurs valeurs initiales de début d'acclimatation à mi-mai. En regroupant les individus selon les modalités pré-ponte et post-ponte, tous les constituants biochimiques sont affectés (seuil 5 %) par le cycle de reproduction à l'exception des sucres libres dont l'évolution semble indépendante des phénomènes de reproduction.

- Evolution en valeur relative

L'évolution biochimique exprimée en valeur relative (fig 5) par rapport à la chair sèche montre que hormis les protéines qui chutent d'environ 9 % de leur valeur initiale de 35 %, tous les autres composants augmentent par rapport à leur valeur initiale en période d'acclimatation : + 30 % en lipides dans le bac "VV", + 40 % dans le raceway "SB" et les glucides doublent de taux. Les progressions des teneurs en protéines (fig. 5A) au cours de gamétogenèse active sont synchrones dans les deux bacs. Les valeurs minimales (35 %) sont toujours observées après la ponte. Le taux maximum de protéines (41 %) est atteint à la fin du mois d'août dans les deux raceways.

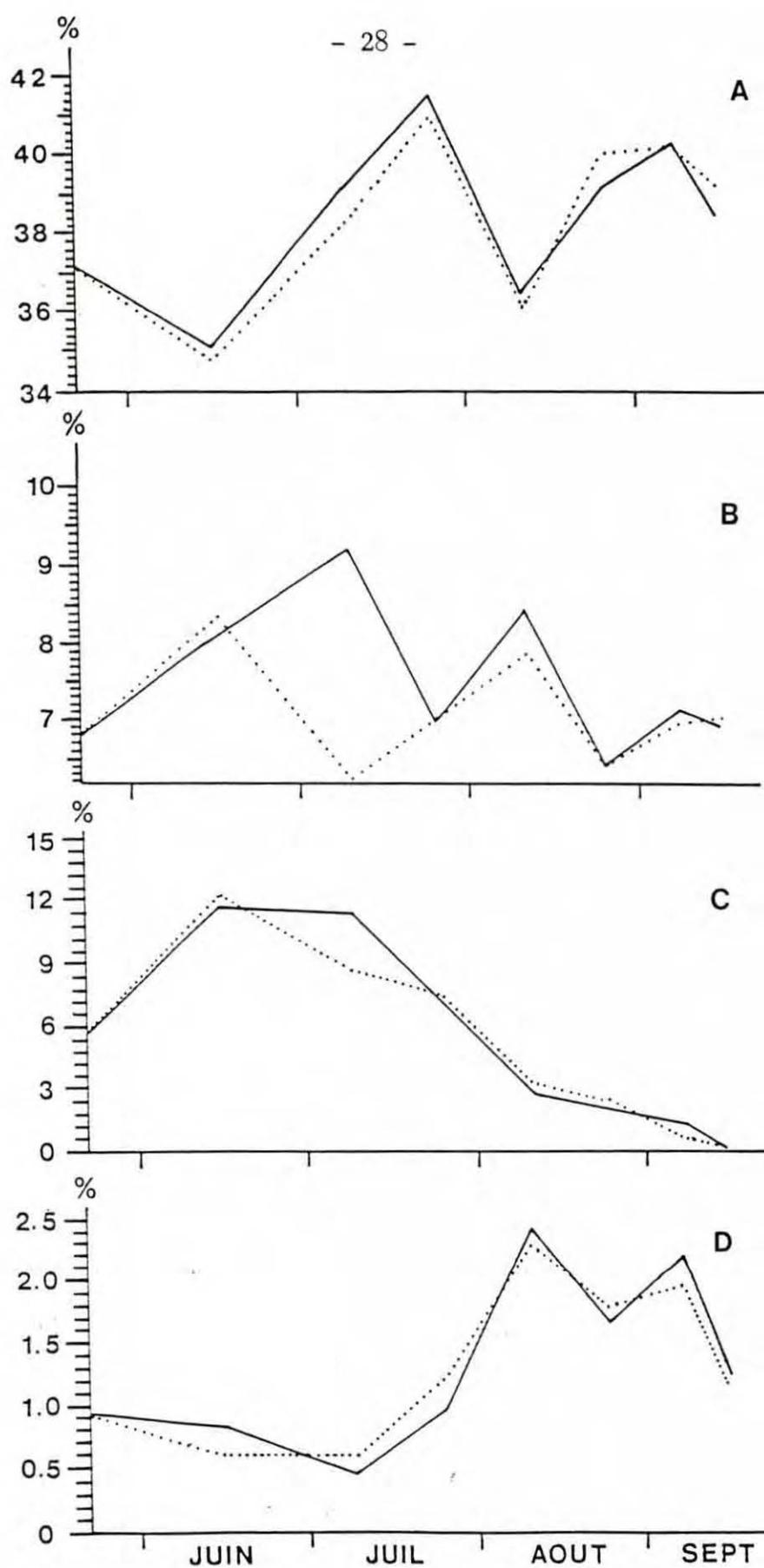


Figure 5 : Evolution des teneurs relatives de la chair en protéines (A), lipides (B), glycogène (C) et sucres libres (D) (.... raceway VV à substrat vaseux et forte turbidité, — raceway SB à substrat sableux).

L'augmentation de la teneur en protéine intra-raceways est parallèle à l'évolution de la température. Les taux de protéines après les deux pontes se stabilisent à leurs valeurs initiales de début d'expérimentation.

La teneur en lipide (fig. 5B) semble représenter le meilleur indicateur de la ponte. Le taux de lipide varie beaucoup au cours de cette expérimentation : les minima de 6 à 7 % selon le raceway signalent toujours une émission de gamètes, les maxima de 8 à 9 % coïncident toujours avec le diamètre maximum des ovocytes (105,56 μ). Le premier pic de lipide plus important de 1 % dans "SB" est asynchrone entre les bacs. Toutefois une baisse de la teneur lipidique de même importance (2 %) est notée dans les deux raceways lors de la première émission. On démontre que les gamètes sont deux fois plus riches en lipides que le soma. Le second pic de lipides, synchrone dans les deux modalités est plus important dans le bac "SB", 8,5 % contre 7,8 % dans le bac "VV". L'investissement en lipide dans la seconde émission, est plus faible de 1/3 dans "VV" par rapport à "SB". Cette deuxième ponte ramène le taux des lipides à égalité à 6,4 % dans les deux raceways.

La teneur en sucre constitué essentiellement de glycogène (fig. 5C), varie inversement à l'évolution des protéines et des lipides. En effet, la réaction favorisée en période de ponte est le catabolisme continu et progressif de l'intégralité des réserves glucidiques. En période de pré-maturation gonadique, les palourdes accumulent des réserves glucidiques. La première émission précoce dans le raceway "VV", provoquée par la turbidité, entraîne une dépense 12 fois moindre en glycogène que les palourdes "SB" ; les taux de glycogène passent de 11,8 et 12,2 à 11,4 et 7,5 après la ponte respectivement dans "VV" et "SB". La seconde émission étant synchronisée, les palourdes du lot "W" utilisent deux fois plus de carbohydrates dans l'élaboration des produits génitaux. La fin de la seconde émission est marquée par un taux de glycogène nul dans les deux raceways.

d) Indices de condition

L'état physiologique, l'état des réserves et le cycle sexuel des palourdes sont caractérisés par les indices I_1 , I_2 , I_3 dont l'évolution

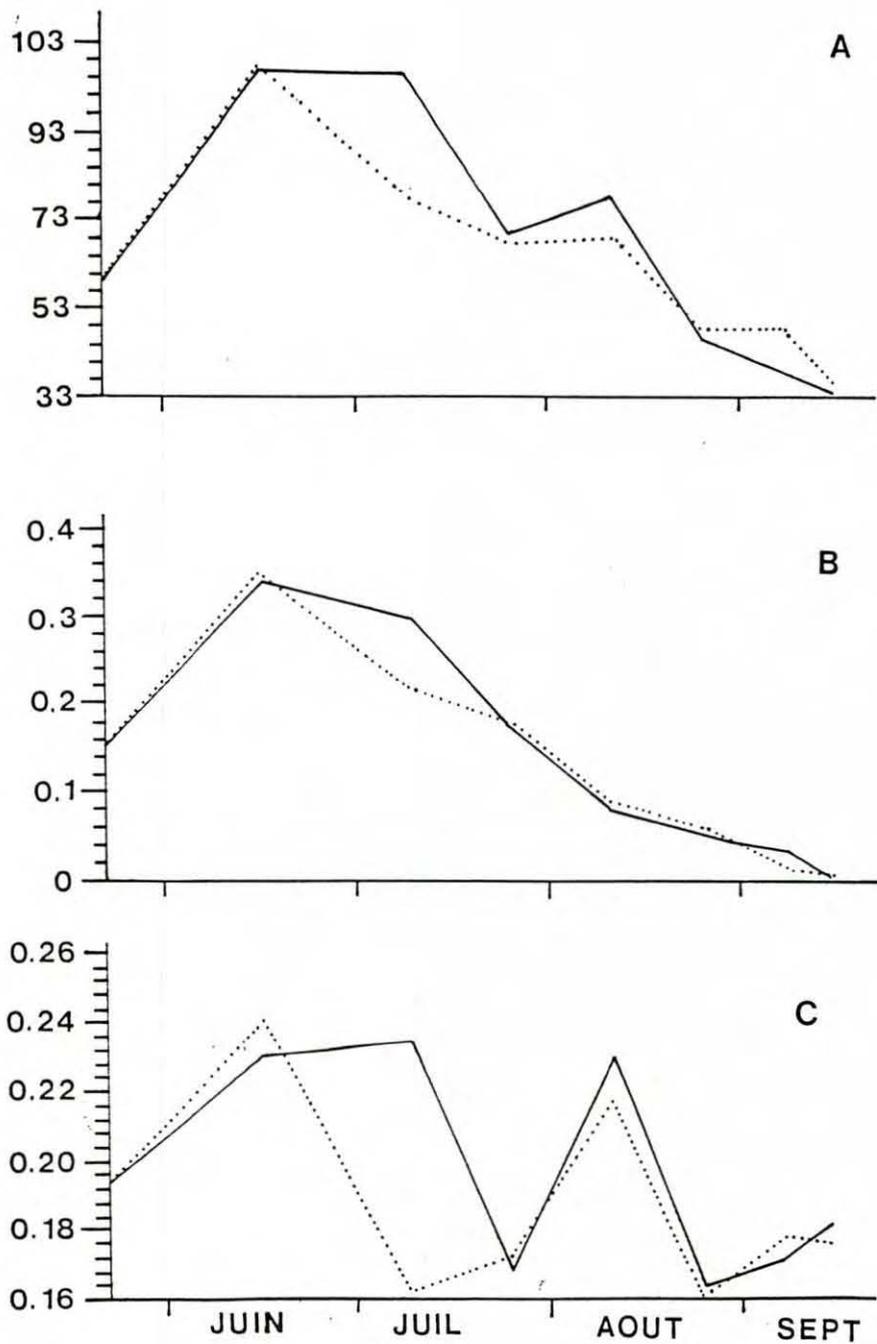


Figure 6 : Evolution des indices de condition I_1 (A), I_2 (B) et I_3 (C) selon les modalités (.... raceway VV à substrat vaseux et forte turbidité ; — raceway SB à substrat sableux).

est présentée dans la figure 6. L'acclimatation des palourdes s'est déroulée sans perturbations physiologiques. Aucun symptôme de stress n'est décelé par suite du changement d'un milieu stagnant à un milieu à circulation courante. En effet durant cette période tous les indices de condition ont doublé.

Les périodes de forte réplétion des gonades sont aisément identifiables correspondant aux pics sur la fig. 6A. La ponte influe nettement sur les différents indices. Seul le lot "SB" peut rehausser son indice de condition consécutivement à la première déplétion des gonades. Toutefois l'état des réserves énergétiques (fig. 6C) est en déficit continu après la période d'acclimatation. Ce processus s'accélère au moment de la ponte.

e) Animal standard

L'analyse de la variation des composés biochimiques en valeur absolue de l'animal standard (fig. 7) d'un poids de coquille de 6,1 g permet d'enlever la tendance "croissance" au cours de l'expérimentation.

Au cours du cycle de reproduction, ce sont les protéines qui varient le moins, suivies des lipides et des glucides. Les lipides évoluent parallèlement aux protéines et inversement aux sucres. Le maximum de protéines de 145 mg est toujours enregistré une à deux semaines avant la ponte ; les lipides sont à leur plus bas niveau de 22 mg après l'émission. Les différences entre les deux lots sont nettes concernant les lipides et les dates de ponte.

Toute la période de reproduction est marquée par l'utilisation des glucides qui correspondent à la plus importante ressource pour l'élaboration des produits génitaux.

- Valeur énergétique

L'état physiologique des palourdes peut être estimé en terme énergétique (tableau 6). Les deux modes de calcul de la valeur énergétique E1 et E2 en Kjoules ont une évolution similaire à l'évolution du poids sec et permettent d'expliquer le cycle reproducteur. L'estima-

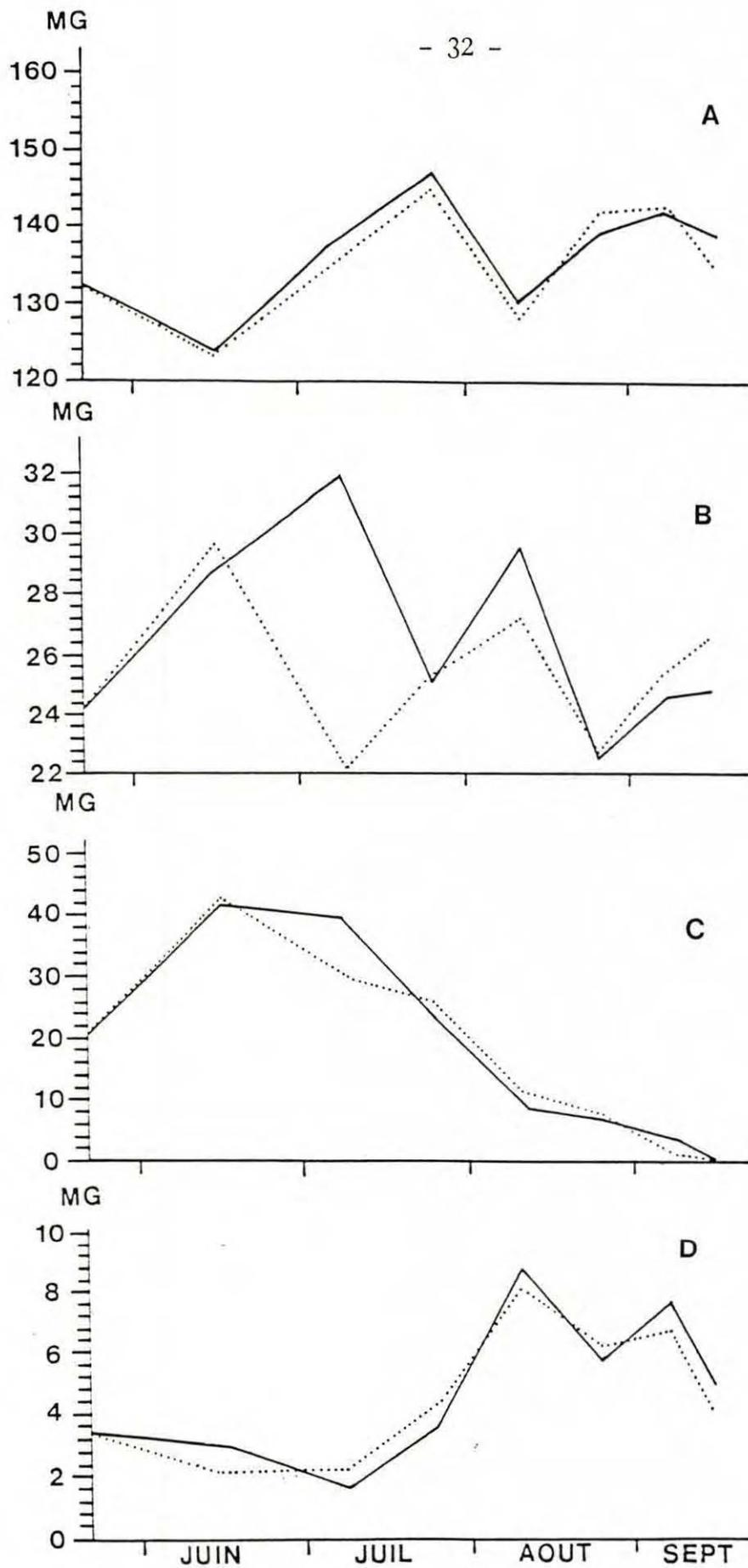


Figure 7 : Evolution de la biochimie d'un animal standard en valeur absolue : protéines (A), lipides (B), sucres totaux (C) et sucres libres (D) (.... raceway VV à substrat vaseux et forte turbidité ; — raceway SB à substrat sableux).

tion E2 semble plus satisfaisante que E1 malgré l'extrapolation de la quantité (P.S.L.C* - (lipides + glucides)) aux protéines totales et des valeurs plus élevées de 40 %. Par ailleurs, les teneurs énergétiques en J/mg de P.S.L.C.* estimées selon E2 reproduisent les phénomènes observés sur les palourdes et sont proches (24,09 J/mg selon E₂ pour 14,2 J/mg selon E₁) des valeurs moyennes rencontrées dans la littérature (tableau 7) pour les mollusques lamellibranches.

Tableau 7 : Teneur énergétique du poids sec libre de cendres de quelques bivalves.

Espèces	Teneur énergétique du P.S.L.C. (Joules/mg)	Auteurs
<u>Mercenaria mercenaria</u>	21,882	Thayer et al. (1973)
<u>Ruditapes philippinarum</u>	21,090	Daou (1988)
<u>Macoma balthica</u>	22,864	Beukema et De Bruin (1979)
<u>Mytilus edulis</u>	21,102	Dare et Edwards (1975)
<u>Mytilus galloprovincialis</u>	22,484	Machado (1979)
<u>Ostrea edulis</u>	21,761	Rodhouse (1978)
<u>Crassostrea gigas</u>	20,273	Héral et Deslous-Paoli (1983)

La quantité d'énergie double en période d'acclimatation et passe de 6,2 KJ à 11,6 et 12,5 KJ pour les lots "VV" et "SB" respectivement. Parallèlement une légère chute de la teneur énergétique (fig. 8A) est observée dans les deux raceways. Cette baisse se poursuit jusqu'à la première ponte dans le raceway "VV". Par contre dans "SB", la première émission est précédée d'une augmentation de la teneur énergétique. Les comparaisons de la teneur énergétique avant et après la ponte montrent une teneur énergétique moyenne pour les gamètes de 29 J/mg de P.S.L.C soit 5 % de plus que le soma. Les gamètes émises par les palourdes "SB" sont plus énergétiques de 6 à 9 % que les gamètes produits dans le bac "VV" respectivement pour la première et seconde ponte (tableau 8). Les périodes pré-ponte sont toujours marquées par un niveau énergétique élevé (fig. 8B) dû à la production massive de produits génitaux.

* Poids sec libre de cendres

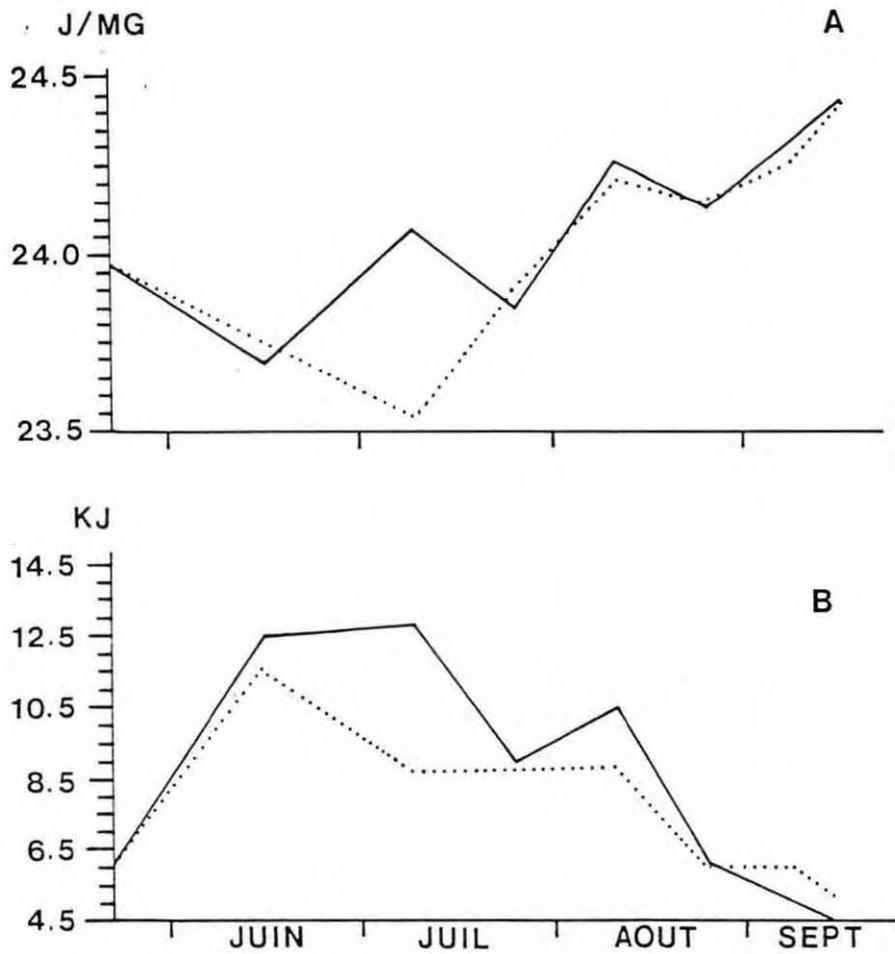


Figure 8 : Evolution de la teneur énergétique (A) et de la valeur énergétique (B) de la chair de palourdes (.... raceway VV à substrat vaseux et forte turbidité ; — raceway SB à substrat sableux).

Tableau 8 : Comparaison des indices énergétiques estimateurs de la teneur énergétique des gamètes des palourdes selon les pontes et les modalités d'élevage ("VV" : raceway à sédiment vaseux et forte turbidité, "SB" : raceway à sédiment sableux).

	Raceway	1ère ponte	2ème ponte	Reproduction globale
I E (%)	VV	24,55	32,31	28,43
	SB	30,75	41,26	36,01
Ecart		6,20	8,95	7,58

La déplétion gonadique intervient lorsque les minima de la teneur énergétique et de la valeur énergétique coïncident. L'investissement énergétique (tableau 4) dans la reproduction est plus important de 45 % dans le raceway "SB" que dans le raceway "VV".

f) Comportement in situ - mortalité

Les palourdes introduites dans les raceways effectuent des déplacements en surface de faible amplitude (50 cm) en quête de leur habitat définitif. L'enfouissement des palourdes est total trois jours après le semis. La période d'acclimatation, caractérisée par une alimentation en eau identique dans les deux bacs se déroule sans anomalie apparente. L'accroissement de la charge minérale dans le raceway "VV" entraîne des modifications de comportement très nettes. Les palourdes refoulent constamment des agrégats de particules sous forme de panaches de pseudofèces produits uniformément dans tout le bac "VV" à une fréquence élevée.

En fait l'eau est pompée au niveau du siphon inhalant. Arrivées au contact des filaments branchiaux, les particules subissent un tri grâce aux mécanismes ciliaires branchiaux et s'enrobent de mucus (Mac Ginitie, 1945 in Franc, 1960). La partie retenue par le bivalve passe dans la cavité suprabranchiale et sera convoyée vers la bouche par les palpes labiaux. De fortes concentrations de matière en suspension colmatent les fentes branchiales qui se rétrécissent (Kellogg, 1915) ; les particules

agglutinées par le mucus sont entraînées vers le bord inférieur de la cavité palléale et s'accumulent sous forme de pseudofécès dans la région postérieure de la cavité palléale avant d'être expulsées énergiquement par le siphon inhalant à la suite de contractions brusques des valves. De par les courants exhalants puissants, les emplacements des siphons dans le sédiment sont constamment élargis, contrairement aux habitats des palourdes "SB" qui sont peu marqués.

Les biodépôts sont très visibles dans le bac "SB" ; frais ils sont de couleur marron claire - verdâtre. Dans le raceway "VV", les biodépôts forment avec les dépôts sestoniques une phase plus épaisse et plus sombre. Les palourdes, enfouies plus profondément que dans le raceway "SB" allongent plus le siphon exhalant évacuateur de fèces à la surface du sédiment.

Dès le début du mois de juillet, les panaches se réduisent notablement ; la première ponte s'accompagne d'une réduction de l'égestion de fèces. Cette observation est confirmée par l'absence de biodépôts dans les bacs de stockage. L'affaiblissement occasionné par la turbidité et la ponte conduit à une fermeture plus prolongée des valves du bac "VV". En période de reproduction, la grande vulnérabilité des palourdes, l'amenuisement des aptitudes d'adaptation au stress dû à une turbidité élevée et l'épuisement des réserves énergétiques provoquent chez cette espèce de fortes mortalités. 44 % du lot "VV" sont décimés contre 24 % dans le raceway "SB" sur la période d'expérimentation. Les individus morts "SB" remontent en surface. Alors que les palourdes mortes "VV" restent enfouies et sont identifiées après arrêt momentané de la turbidité en observant la face interne de la coquille dans les trous. Le sédiment devient noir sur une auréole de 10 cm de diamètre. Cette réduction productrice d'hydrogène sulfuré est le résultat de la dégradation de la chair des palourdes. La comparaison entre les accroissements des individus vivants en cours d'expérimentation (tableau 3) avec les accroissements des animaux morts (tableau 9) selon la formule $\text{Log} (L_t/L_o) \times 100$, ne permet pas de conclure à une période précise de mortalité importante compte tenu des écarts types élevés sur les moyennes. Toutefois les observations chronologiques montrent que les mortalités "VV" sont intervenues dès l'accroissement sestonique, elles s'intensifient au moment des pontes, par contre les mortalités "SB" sont

surtout consécutives à la deuxième déplétion des gonades. La longueur moyenne des individus morts "VV" est de 33,76 mm (1,79) contre 34,97 mm (1,72) dans le bac à faible turbidité.

Tableau 9 : Comparaison des accroissements moyens des individus morts/prélèvement.

Date	VV	SB
15.06	5,46 (1,9)	6,06 (1,7)
8.07	8,18 (2,1)	9,92 (1,1)
24.07	8,13 (4,5)	11,85 (2,4)
10.08	10,21 (4,6)	12,89 (4,3)
24.08	6,32 (1,2)	12,05 (2,5)
7.09	8,94 (4,5)	11,08 (3,9)
14.09	10,20 (3,7)	11,2 (2,8)
Mortalité	7,2 (3,8)	11,8 (5,2)

Pathologie

Des coupes histologiques, systématiquement effectuées en période de forte mortalité sur des palourdes vivantes permettent de dépister les éventuelles anomalies et maladies infectieuses, touchant les siphons, le manteau, les branchies, le muscle, les glandes digestives, la gonade...

Tous ces organes présentent un aspect apparent non lésé. Aucun agent pathogène du type microbien, bactérien ou fongique n'est décelé (Chagot, com. pers.) sur les deux lots.

DISCUSSION

- Environnement

Hormis la charge sestonique minérale, dans le raceway "VV", les paramètres hydrobiologiques présentent une évolution comparable aux observations de Robert (1982), Héral et al. (1982), Héral et al. (1984), Gouletquer (1988), qui remarquent que les poussées phytoplanctoniques associées aux réchauffements des eaux et l'augmentation de la salinité en mai-juin sont suivies d'un déclin de la nourriture potentielle en période estivale. Toutefois, les températures et salinités élevées de 24°C et de 34 ‰ respectivement restent compatibles avec la "plage fonctionnelle" de Ruditapes philippinarum définie par Bernard (1983). La turbidité maintenue élevée dans le bac "VV" rappelle les observations de Héral et al. (1980), Gouletquer (1988), Daou (1988) qui notent des valeurs fréquentes de 100 NTU en période hivernale dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron ou celles de Robert (1984) en Baie de Bourgneuf.

- Biométrie

. Allométrie

L'absence d'un effet combiné de la turbidité et de la nature du sédiment sur l'allométrie de la palourde japonaise est à relier à la durée brève d'expérimentation. L'étude de l'influence de chacun de ces facteurs, pourtant très liés dans le milieu intertidal estuarien de Marennes-Oléron, sur la morphométrie des Vénéridés est souvent dissociée dans la littérature. Dès l'augmentation de la teneur en silt dans le bac à substrat vaseux, la croissance en épaisseur de la coquille est favorisée (tableau 2). Ce résultat est à rapprocher des mêmes réponses chez Rangia cuneata soumise à des conditions de jeûne prolongé (Moss Lane, 1986). Par ailleurs et Eagar (1984) travaillant sur Venerupis rhomboïdes montre que la turbidité élevée, par son action irritante sur le manteau et les siphons, pourrait affecter leur degré d'extension et induire comme le prouvent Pratt (1953) et Pratt et Campbell (1956) un retard dans la croissance en longueur de la coquille chez Mercenaria mercenaria.

En ce qui concerne l'effet du substrat, cette étude confirme les résultats de Mann (1977) sur les juvéniles de Tapes japonica qui n'observe pas d'effet de la présence d'un substrat ou de son absence sur l'allométrie mais ne prouve pas l'isométrie de la longueur en fonction de l'épaisseur comme l'a montré Gouletquer (1983) sur Ruditapes philippinarum élevée en substrat sablo-vaseux dans les claires ostréicoles. Toutefois Holme (1961) et Eagar (1978) mettent en évidence l'effet de la pression hydrostatique dépendant de la nature du sédiment sur l'allométrie de Venerupis rhomboïdes. De même Rosenberg (1972) constate que les populations de Chione undetella s'allongent en longueur sur les substrats sableux alors qu'elles sont arrondies sur les fonds vaseux. Toutes ces observations confortent les résultats de Noshio et Chew (1972) s'opposant aux conclusions de Ohba (1959) qui suggère de distinguer des classes d'âge dans les populations sauvages de Tapes japonica par les relations d'allométrie.

. Croissance - fécondité

Au cours de l'expérimentation, l'effet de l'accroissement sestonique bien que n'influençant pas la croissance somatique, apparaît significatif sur les autres paramètres de croissance. En effet la vitesse de croissance des palourdes est plus élevée dans le raceway SB que dans le raceway VV notamment en mai-juin où on enregistre des accroissements en longueur de 0,1 mm/j pour 0,07 mm/j respectivement. Ces performances de croissance sont supérieures à celles observées sur la même espèce par Nedhif (1984), 0,05 mm/j dans les claires ostréicoles ou sur Ruditapes decussatus par Bodoy et Plante-Cuny (1984), 0,05 mm/j en période estivale. Ce résultat peut être relié à une réponse du mollusque suite à un changement brusque du milieu. Toutefois la croissance moyenne, bien que sensiblement ralentie dès le mois de juillet parallèlement à un appauvrissement nutritif de l'eau d'alimentation générale, reste statistiquement supérieure dans le raceway SB. Pratt (1953), Pratt et Campbell (1956) attribuent les retards de croissance observés chez des individus de Mercenaria mercenaria élevés sur certains sites à une forte charge silt-argile. Par ailleurs, Mann (1977) travaillant sur Tapes japonica et Swan (1952), Dow et Wallace (1961) sur Mya arenaria démontrent que les valeurs de croissance sont plus importantes dans le sable que dans les substrats plus riches en pélites. Ainsi la charge en

seston minéral combinée avec la granulométrie du sédiment semblent responsables des différences de croissance en chair pendant la gamétogenèse et apparaissent comme un facteur externe majeur pour les relations trophiques chez cette espèce (Bernard, 1983). Les palourdes soumises à une forte charge sestonique voient leur effort de reproduction diminuer. Cependant, les fécondités restent globalement supérieures à celles observées par Gouletquer et al. (1986) sur estran. Ceci tient en partie à l'alimentation continue pendant l'expérimentation. Les mêmes résultats sont observés sur des palourdes élevées à des temps d'immersion différents (Gouletquer et al., 1987) qui présentent une croissance somatique identique et un effort de reproduction proportionnel à la durée totale d'immersion.

Deux pontes successives d'intensité similaire dans chacun des bacs sont observées malgré le stress prolongé du seston minéral dans le raceway VV. L'effort de reproduction apparaît dépendant des conditions environnementales pendant la gamétogenèse, l'état initial des palourdes étant équivalent pour les deux lots.

- Biochimie

Les changements de la composition biochimique sont à relier à la gamétogenèse, principalement commandée par la température (Gimazane et Lubet, 1972 ; Bayne, 1976 ; Mann, 1979 1a ; Deslous-Paoli et al., 1988, Le Gall et Raillard, 1988) chez les mollusques filtreurs. L'orientation du métabolisme vers un stockage important des réserves glucidiques tel que le signalent Gabbott (1975) ; Mann (1979 1b) Lubet et Mann (1987), chez plusieurs espèces de bivalves en début d'expérimentation montre que la gamétogenèse est initialisée. La mobilisation constante du glycogène à partir de la deuxième semaine du mois de juin traduit une demande énergétique croissante due à l'investissement dans le développement gonadique. Il importe de remarquer que les teneurs en glucides de la chair sont très élevées au cours de l'expérimentation 12,9 % du poids sec en sucres totaux, valeur très supérieure aux 5 % observés par Beninger et Lucas (1984) sur la même espèce et les 9,3 % chez une population élevée sur estran (Gouletquer, 1987) ou les 9,8 % pour une population en claires ostréicoles (Gouletquer et al., 1986). Ce stockage important en glucides est favorisé grâce à l'absence d'anaérobiose occasionnée par les

émersions sur estran qui utilise principalement ces composés (Zwaan et Wijsman, 1976, ; Ebberink et Zwaan, 1980 ; Gäde, 1983) et aux conditions trophiques non limitantes. D'autre part, le métabolisme du glycogène ne semble pas affecté par le facteur turbidité mais plutôt influencé par le stade de maturation gonadique. Les écarts significatifs inter-raceways observés dans la composition biochimique concernent essentiellement les lipides et les protéines, paramètres liés à la fonction de reproduction. Les lipides jouent un rôle important dans la reproduction (Swift et al., 1980) en particulier au niveau de la vitellogenèse ovocytaire. L'accroissement rapide de la teneur lipidique peut être attribué à une transformation importante du glycogène de réserve en matériel lipidique nécessaire à la maturation des gonades (Goldart et Martin, 1966 ; Lubet et Le Feron de Longcamp, 1969 ; Gabbott, 1983 ; Beninger et Lucas, 1984).

Toutefois la synthèse lipidique pour la deuxième ponte dans le raceway SB ne passe pas par la voie de stockage des glucides, compte tenu de la décroissance en sucres totaux comme en glycogène. Les valeurs maximales en lipides et protéines précèdent toujours la ponte (Beninger et Lucas, 1984). En effet les protéines constituent la deuxième composante principale des ovocytes après les lipides (Holland, 1978 ; Beninger, 1982). Les pics de protéines avant la ponte sont observés sur Abra abra (Ansell, 1974), Macoma balthica (Beukema et de Bruin, 1977), Ruditapes philippinarum et Ruditapes decussatus (Beninger, 1982). Après la ponte, les protéines et les lipides subviennent aux besoins énergétiques des animaux (Beninger, 1982) qui chutent parallèlement comme le démontrent Gabbott et Bayne (1973) et Bayne et Widdows (1978) sur Mytilus edulis.

- Ecophysiologie

L'accroissement de la turbidité dans le bac VV peut provoquer chez les palourdes des changements comportementaux majeurs.

En effet, le taux de filtration décline (Winter, 1978 ; Widdows et al., 1979) par diminution du taux de rétention des cils conformément aux observations de Loosanoff et Engle (1947) ou par contraction des filaments branchiaux (Kellogg, 1915 ; Foster-Smith, 1975). Une baisse sensible de rétention (50 %) est signalée sur Ruditapes philippinarum par Yap (1977) et Deslous-Paoli et al. (1986) suite à un fort accroissement

de la teneur minérale en suspension, alors qu'une augmentation de consommation est observée consécutivement à un accroissement de concentration organique en suspension (Tenore et Dunstan, 1973 ; Thompson et Bayne, 1972). La circulation de l'eau a lieu aussi longtemps que les valves demeurent ouvertes quelque soit l'amplitude d'ouverture (Loosanoff et Namejko, 1946) si bien que le pompage peut se poursuivre chez Ruditapes philippinarum en présence d'une forte suspension minérale (500 mg/l) de bentonite (Chiba et Oshima, 1957). Toutefois, l'accroissement de la turbidité peut provoquer la fermeture plus prolongée de la coquille par une exposition plus réduite du manteau à la périphérie des valves (Eagar, 1984). Tous ces phénomènes sont accentués par la progression de la gamétogenèse. Par ailleurs, l'excès de matériel particulaire parvenant dans la cavité palléale peut obturer les branchies et diminuer la ventilation en eau des filaments branchiaux fixateurs de l'oxygène dissous (Verwey, 1952 ; Widdows et al., 1979) avec pour conséquence une réduction de la respiration. Il faut également plus de mucus pour expulser de telles quantités de particules sous forme de pseudofèces (Verwey, 1952 ; Deslous-Paoli et al., 1986 ; Boromthanasat, 1986), ce qui nécessite des dépenses énergétiques accrues (Jorgensen, 1981). D'autre part Boromthanasat (1986) note chez la moule une augmentation de la fraction organique non digérée dans les fèces lorsque les charges sestoniques sont élevées. Toutes ces réponses convergent vers les résultats de Héral et al. (1983 1b) qui observent des faibles valeurs des rendements d'assimilation chez Crassostrea gigas, liées à la forte charge en seston minéral. Tel que le soulignent Bricelj et Malouf (1984) sur Mercenaria mercenaria, la maximisation du gain d'énergie pour les bivalves vivant dans les milieux turbides dépend de la capacité sélective de rétention et du taux élevé de production de pseudofèces. Ainsi les espèces pouvant réguler l'ingestion par une forte production de pseudofèces sont mieux adaptées aux milieux turbides que celles régulant l'ingestion en réduisant le taux de filtration comme c'est le cas de Ruditapes philippinarum.

- Indices de condition - mortalités

Le maximum d'indice de condition correspond bien à celui de la teneur en glycogène maximale. Le déclin continu de l'indice de condition dans le raceway W est vraisemblablement lié à la forte charge en seston minéral

montrant un état physiologique particulièrement faible. Après la première ponte, l'inaptitude des palourdes "VV" à rehausser leur indice de condition contrairement aux palourdes SB (augmentation de 10 après la première émission) traduit une balance énergétique défavorable chez ces premières qui s'est vraisemblablement orientée vers une compensation très soutenue des fonctions vitales. L'utilisation des réserves glucidiques s'accroît (Widdows et Bayne, 1971 ; Bayne et Newell, 1983) dans le raceway VV alors que l'effort de reproduction pour la seconde émission n'est pas amélioré. Après la première ponte, les teneurs élevées en seston minéral mettent les palourdes VV dans un état de maintenance se traduisant par une production nulle, contrairement aux palourdes "SB", dont la production est positive. Cet effet peut être attribué à une dilution de la partie organique ingérable réduite suite à l'accroissement sestonique (Vahl, 1980 ; Deslous-Paoli et al., 1981 ; Héral et al., 1983 ; Daou et Gouletquer, 1988).

Les mortalités, jamais associées à une pathologie, sont plus précoces dans le raceway VV où elles sont observables consécutivement à la première ponte lorsque l'indice de condition $I_1 = 73$, par ailleurs très supérieur à 28 qui engendre les mortalités hivernales chez la même espèce (Gouletquer, 1988). Ces mortalités dans le raceway VV malgré un haut niveau de réserve peuvent être expliquées par le fait que les palourdes soumises au stress de turbidité peuvent fermer leurs valves et passer à un métabolisme anaérobie (Riva et Massé, 1983), la palourde demeure close en état de jeûne. Zaba et al. (1981) démontrent qu'en anaérobiose, le bivalve ne peut pas utiliser le glucose externe, de même l'utilisation du glycogène, principale source d'énergie (Ebberink et Zwaan, 1980 ; Zwaan et Wijsman, 1976 ; Gäde, 1983) est inhibé pendant l'anoxie prolongée (Fando et al., 1972). Le rythme cardiaque est perturbé (Jamieson et Rome, 1979) voire arrêté en l'absence de glycolyse et le muscle adducteur peut se relâcher faute de réserves énergétiques mobilisables (Ansell, 1974).

Les mortalités après la deuxième ponte observable dans les raceway SB ou VV présentent des similitudes avec les conditions léthales définies dans la littérature. Tous les auteurs soulignent que les mollusques deviennent plus sensibles aux facteurs externes suite à une chute brutale des indices de condition I_1 (Gouletquer, 1988) ou I_2 (Bayne et Thompson, 1970 ; Hawkins et al., 1985 ; Hummel et al., 1986). Héral et al. (1983)

et Maurer (1986) travaillant sur Crassostrea gigas, Shafee et Lucas (1982) sur Chlamys varia et Beninger et Lucas (1984) sur Ruditapes philippinarum, soulignent que cet affaiblissement physiologique peut être la résultante d'une chute de la capacité biotique du milieu d'autant plus aggravée que la turbidité est importante. L'investissement intégral des réserves glucidiques dans la reproduction occasionne également des mortalités chez Ruditapes philippinarum qui ne peut plus assurer ses fonctions physiologiques vitales tel que le rythme cardiaque ou l'ouverture et fermeture des valves par le biais des muscles adducteurs.

CONCLUSION

Au terme de cette expérimentation, proche des conditions naturelles, la turbidité apparait comme un facteur externe majeur contrôlant la dynamique des flux d'énergie de la palourde japonaise Ruditapes philippinarum. La surcharge en argile en suspension est néfaste pour cette espèce dont la capacité sélective des particules alimentaires est rudimentaire. Les conséquences directes de cet accroissement sestonique minéral sont multiples, en l'occurrence un retard de croissance, une diminution de l'effort de reproduction, une augmentation du taux de mortalité...

Il est difficile de conclure quant aux effets combinés de la granulométrie du sédiment et de la charge sestonique sur l'allométrie de la coquille de Ruditapes philippinarum qui n'apparait pas affectée sur une période d'expérimentation courte. Une étude (Daou, à paraître 1988) sur une période de 15 mois permettra de se prononcer concernant ce sujet.

Les remaniements biochimiques ne sont pas dûs à la seule fonction de reproduction compte tenu d'une période d'expérimentation en phase gamétogénétique active. En effet le stress de la turbidité engendre des baisses significatives du métabolisme protéinique et lipidique en périodes de pré-ponces mais n'affecte pas le métabolisme glucidique.

Il est difficile d'extrapoler ces résultats sur des populations sauvages dans la mesure où le facteur turbidité intervient dès la phase de recrutement pour réguler la distribution de l'espèce (Cahn, 1951 ; Cloern, 1982). Toutefois, l'impact de ce facteur apparait essentiel dans le cadre d'une activité aquacole, pour optimiser les efforts de reproduction des géniteurs en écloserie, ainsi que les croissances et le taux de survie de Ruditapes philippinarum élevée, soit en espèce monospécifique, soit associée à d'autres espèces bioturbatrices comme la crevette japonaise Penaeus japonicus en claires ostréicoles.

BIBLIOGRAPHIE

- ANSELL A.D., 1974. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve Abra alba from the Clyde Sea Area. Marine Biology 1974 25 : 13-20.
- BAYNE B.L. and R.J. THOMPSON, 1970. Some physiological consequences of keeping Mytilus edulis in the laboratory. Helgol Wiss. Meeresunters, 20 : 526-552.
- BAYNE B.L., 1976. "Marine Mussels, their Ecology and Physiology." Cambridge University Press. London (Editeur).
- BAYNE B.L. and J. WIDDOWS, 1978. The physiological ecology of two populations of Mytilus edulis L.. Oecologia 37 : 137-162.
- BAYNE B.L. and R.C. NEWELL, 1983. Physiological energetics of marine molluscs, p. 407-515. In : K.M. Winburge and A.S.M. Saleaddin (ed.). The Mollusca, vol. 4. Academic Press, London.
- BENINGER P.G., 1982. Etude biochimique comparée de deux populations de bivalves : Ruditapes decussatus (Linné) et Ruditapes philippinarum (Adams et Reeve). Thèse Doctorat de spécialité océanographie - biologie : 1-193.
- BENINGER P. and A. LUCAS, 1984. Seasonal variations in condition, reproductive activity and gross biochemical composition of two species of adults clam in a common habitat : Tapes decussatus L. (Jeffreys) and Tapes philippinarum (Adams et Reeve). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 79 : 19-37.
- BERNARD F.R., 1983. Physiology and the mariculture of some northeastern Pacific Bivalve Molluscs. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 63 : 24 p.
- BEUKEMA J. and W. DE BRUIN, 1977. Seasonal changes in dry weight and chemical composition for the soft parts of the Tellinid bivalve : Macoma balthica in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea. Res., 11 (1) : 42-55.
- BEUKEMA J. and W. DE BRUIN, 1979. Calorific values of the soft parts of the Tellinid bivalve Macoma balthica (L.) as determined by two methods. J. exp. mar. Biol. Ecol., 37 : 19-30.
- BLIGH J.G. and W.F. DYER, 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. Can. J. Biochem. Physiol., 37 : 911-917.
- BODOY A. et H. MASSE, 1979. Quelques paramètres permettant de suivre la production organique d'un Mollusque Bivalve au cours d'un cycle saisonnier. Publ. sci. tech. CNEXO Actes Colloq., 7 : 753-766.
- BODOY A. et M. R. PLANTE-CUNNY, 1984. Relations entre l'évolution saisonnière des populations de palourdes (Ruditapes philippinarum) et celles des microphytes benthiques et planctoniques (Golfe de Fos, France). Haliotis, 14 : 71-78.

- BOROMTHANARAT S., 1986. Les bouchots à Mytilus edulis Linnaeus, dans l'écosystème du bassin de Marennes-Oléron (France) : Aspects biologique et bioénergétique. Thèse Doct. Océanologie, Univ. Aix-Marseille II. Fac. Sc. Muniny, 142 p.
- BRICELJ V.M. and R.E. MALOUF, 1984. Influence of algal and suspended sediment concentrations on the feeding physiology of the hard clam Mercenaria mercenaria. Marine Biology, 84 : 155-165.
- BRICELJ V.M., R.E. MALOUF and C. DE QUILLFELDT, 1984. Growth of juvenile Mercenaria mercenaria and effect of resuspended bottom sediments. Marine Biology, 84 : 167-173.
- BRODY S., 1945. Bioenergetic and growth. Reinhold, New-York, 1023 p.
- BROWN R.A., R. SEED and R.J. O'CONNOR, 1976. A comparison of relative growth in Cerastoderma (Cardium) edule, Modiolus modiolus and Mytilus edulis (Mollusca : Bivalvia). J. Zool. Lond., 179 : 297-315.
- CAHN A.R., 1951. Clam culture in Japan. Fishery Leaflet Fish. Wilds. Serv. U.S. Fl., 399 : 103 p.
- CARRITT D.E. and J.H. CARPENTIER, 1966. Comparison and evaluation of currently employed modifications of the Winkler method for determining dissolved oxygen in sea-water ; a NASCO Report. J. Mar. Res., 24 : 286-318.
- CAULTON M.S. and E. BURSELL, 1977. The relationship between changes in condition and body composition in young Tilapia rendalli Boulenger. J. Fish. Biol., 11 : 143-150.
- CHIBA K. and Y. OHSHIMA, 1957. Effect of suspending particles on pumping and feeding of marine bivalves, especially the Japanese little neck clam. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., 23 : 348-354.
- CLOERN J.E., 1982. Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay ? Mar. Ecol. Progr. Ser., 9 : 191-202.
- DAOU R. et P. GOULLETQUER, 1988. Effets de la turbidité sur les palourdes adultes Ruditapes philippinarum (Adams et Reeve) : croissance, effort de reproduction, composition biochimique, mortalité. Journées du GABIM, Liège, Oct. 1987. Océanis : sous presse.
- DAOU R., 1988. Etude de la croissance de la palourde japonaise Ruditapes philippinarum : influence de la nature du sédiment sur les relations trophiques. Thèse Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes : sous presse.
- DARE P.J. and D.B. EDWARDS, 1975. Seasonal changes in flesh weight and biochemical composition of mussels (Mytilus edulis L.) in Conway estuary, North Wales. J. exp. mar. Biol. Ecol., 18 : 89-07.
- DESLOUS-PAOLI J.M. et M. HERAL, 1980. Valeurs caloriques de la chair de l'huître Crassostrea gigas Thunberg : estimation directe et biochimique. Note au CIEM, Comité des Mollusques et Crustacés K11.

- DESLOUS-PAOLI J.M., M. HERAL et Y. ZANETTE, 1981. Problèmes posés par les relations trophiques milieu-huîtres. Poster GABIM Brest Oct. 81 dans Actes et Colloques CNEXO, 14 : 335-340.
- DESLOUS-PAOLI J.M., M. HERAL, P. GOULLETQUER, W. BOROMTHANARAT, D. RAZET, J. GARNIER, J. PROU et L. BARILLE, 1986. Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. Journées du GABIM, L' Houmeau, 19-21 Nov. 1986. Poster Océanis : sous presse.
- DESLOUS-PAOLI J.M., M. HERAL, P. GOULLETQUER, W. BOROMTHANARAT, J. PROU, D. RAZET and J. GARNIER, 1987 1a. Efficiency of particle retention and filtration rate in intertidal bivalve molluscs : seasonal variations under natural conditions. EMBS, Barcelone, 15-22 août 1982, poster.
- DESLOUS-PAOLI J.M., M. HERAL, M. JOUSSET, S. BOROMTHARAT, P. GOULLETQUER, and P.G. SAURIAU, 1987 1b. Total lipid content and lipid energetic values of bivalve molluscs. Comp. Biochem. Physiol. : in press.
- DESLOUS-PAOLI J.M. and M. HERAL, 1988. Proximate biochemical composition and energy values of Crassostrea gigas (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oleron. Aquatic Living Ressources : in press.
- DOW R.L. and D.E. WALLACE, 1961. The soft-shell clam industry of Maine. U.S. Fish. Wildl. Ser., Circ. 110, 36 pp.
- DUBOIS M., K.A. GILLES, J.K. HAMILTON, P.A. REBECS and F. SMITH, 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Anal. Chem., 28 (3) : 350-356.
- EAGARD R.M.C., 1978. Shape and function of the shell : a comparison of some living and fossil bivalve molluscs. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 53 : 169-210.
- EAGAR R.M.C., N.M. STONE and P.A. DICKSON, 1984. Correlations between shape, weight and thickness of shell in four populations of Venerupis rhomboides. J. Moll. Stud., 19-38.
- EBBERINK R.H.M. and ZWAAN A.D., 1980. Control of glycolysis in the posterior adductor muscle of the sea mussel Mytilus edulis. J. Comp. Physiol., 137 : 165-171.
- FANDO J.J.L., M.C. GARCIA-FERNANDEZ and J.L.R. CANDELA, 1972. Glycogen metabolism in Ostrea edulis (L.) factors affecting glycogen synthesis. Comp. Biochem. Physiol., 43B : 807-814.
- FARROW G.E., 1971. Periodicity structures in the bivalve shell ; experiments to establish growth controls in Cerastoderma edule from the Thames Estuary. Palaeontology, 14 : 571-588.
- FLASSCH J.P., 1979. Essais de culture de palourdes en sol. Résumé. Journées "aquaculture extensive et repeuplement" C.O.B. : 29 p.

- FOSTER-SMITH R.L., 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudo-faecal production for Mytilus edulis (L.), Cerastoderma edule (L.) and Venerupis pullastra (Montagu). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 17 : 1-22.
- GABBOTT P.A. and B.L. BAYNE, 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on Mytilus edulis L.. J. mar. biol. Assoc. U.K., 53 : 269-286.
- GABBOTT P.A., 1983. Developmental and seasonal metabolic activities in marine molluscs, p. 165-217. In P.W. Hochachka (ed.). The molluscs, vol. 1. Academic Press, New-York.
- GADE G., 1983. Energy metabolism of Arthropods and Molluscs during Environmental and functional Anaerobiosis. The Journal of Experimental Zoology, 228 : 415-429.
- GIESE A.C., 1969. A new approach to the biochemical composition of the mollusc body. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 7 : 175-229.
- GIMAZANE J.P. et P.E. LUBET, 1972. Etude expérimentale de l'action de nutrition de la température et de la lumière sur le cycle sexuel de Cardium edulis L. (Mollusque bivalve). Bull. Soc. Limn. Normandie, 103 : 137-146.
- GODDART C.K. and A.W. MARTIN, 1966. Carbohydrate metabolism. In "Physiology of Mollusca", Wilburg et Young, Academic Press, New-York, London, 2 : 275-308.
- GOULLETQUER P., 1983. Croissance et reproduction de Ruditapes philippinarum (Adams et Reeve, 1850) en fonction des conditions d'élevage (milieu lagunaire et claire). D.E.A. Ecophysiologie, Repr. et dyn. Pop. animales, Univ. Poitiers, 1983, 21 pages.
- GOULLETQUER P., I. LOMBAS, J. PROU, 1987. Influence du temps d'immersion sur l'activité reproductrice et sur la croissance de la palourde japonaise Ruditapes philippinarum et l'huître japonaise Crassostrea gigas. Haliotis, 16 : 453-462.
- GOULLETQUER P., 1988. Mortalité hivernale chez la palourde japonaise Ruditapes philippinarum, sur le littoral atlantique : Aspects biochimique et écophysiologique. Haliotis, vol. 17 : sous presse.
- HAWKINS A.J.S., SALKED P.N., B.L. BAYNE, E. GNAIGER and D.M. LOWE, 1985. Feeding and resource allocation in the mussel Mytilus edulis : evidence for time-averaged optimization. Mar. Ecol. Progr. Ser. 20 : 273-287.
- HERAL M., D. RAZET, S.Y. MAESTRINI et J. GARNIER, 1980. Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron ; apport énergétique pour la nutrition de l'huître. Note au CIEM, Comité de l'Océanographie biologique en ref. : Comité des Mollusques et Crustacés L44.

- HERAL M., J.P. BERTHOME, E. POLANCO TORRES, C. ALZIEU, J.M. DESLOUS-PAOLI, D. RAZET et J. GARNIER, 1981. Anomalies de croissance de la coquille de Crassostrea gigas dans le bassin de Marennes-Oléron. Bilan de trois années d'observation. Note au CIEM shellfish comm. K31.
- HERAL M., 1983. Qualité des eaux nécessaire en zone conchylicole. Journée d'étude de La Rochelle 4 novembre. l'eau pure n° 70 : 2 p.
- HERAL M. et J.M. DESLOUS-PAOLI, 1983. Valeurs énergétiques de la chair de l'huître Crassostrea gigas estimées par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. Oceanologica Acta 6 (2) : 193-199.
- HERAL M., D. RAZET, J.M. DESLOUS-PAOLI, J.P. BERTHOME et J. GARNIER, 1983 1a. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 46 (2) : 97-119.
- HERAL M., J.M. DESLOUS-PAOLI et J.M. SORNIN, 1983 1b. Transferts énergétiques entre l'huître Crassostrea gigas et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. Océanis, 9 (13) : 169-194.
- HERAL M., J.M. DESLOUS-PAOLI, D. RAZET et J. PROU, 1984. Essai de mise en évidence in situ de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître Crassostrea gigas. GABIM Marseille 17-18 novembre 1983. Océanis, 10 (4) : 465-475.
- HERAL M., 1985. Evaluation of the carrying capacity of the molluscan shellfish ecosystems. Shellfish culture Development and Management, Aquaculture, International Seminar in La Rochelle 4-9 mars 1985. IFREMER DRV : 297-318.
- HOLLAND D.L., 1978. Lipid reserves and energy metabolism in the larvae of benthic marine invertebrates (in Beninger, 1982). Ad. Mar. Biol., 14 : 85-123.
- HOLME N.A., 1961. Shell form in Venerupis rhomboides (Pennant). Journal of the Marine Biological Association of the U.K., 41 : 705-22.
- HUMMEL H., A. MEIJBOOM and L. DE WOLF, 1986. The effects of extended periods of drainage and submersion on condition and mortality of benthic animal. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 103 : 251-266.
- JACQUES A., J.C.F. BRETHERS et G. DESROSIERS, 1984. Croissance de Mya arenaria en relation avec les caractéristiques du sédiment et la durée d'immersion sur la batture de Rimouski. Sciences et Techniques de l'eau 17 (1) : 95-98.
- JACOBSEN J.P. and M. KNUDSEN, 1940. Urnormal 1937 or primary standard sea water 1937. Int. Union Geodesy Geophys. Assoc. Phys. Oceanogr. Publ. Sci. 7, 38 p.
- JORGENSEN C.B., 1981. Feeding and cleaning mechanisms in the suspension feeding bivalve Mytilus edulis. Marine Biology, 65 : 159-163.

- JORGENSEN C.B., T. KIORBOE, F. MOHLENBERG and H.U. RIISGARD, 1984. Ciliary and mucus net filter feeding, with special reference to fluid mechanical characteristics. Mar. Ecol. Progr. series 15 : 283-292.
- KELLOGG J.L., 1915. Ciliary mechanisms of lamellibranchs with description of anatomy. J. Morphol., 26 : 625.
- KIM Y.S., 1980. Efficiency of energy transfert by a population of farmed pacific oyster, Crassostrea gigas in geoje-Hansen Bay. Bull. Korean Fish. Soc., 13 (54) : 179-193.
- KIORBOE T., F. MOJHLENBERG and O. NOHR, 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in Mytilus edulis. Mar. Biol. 61 : 283-288.
- LATROUITE D. et D. PERODOU, 1979. Bilan des essais d'élevage de la poularde sur le littoral Morbihannais. Rapport I.S.T.P.M. La Trinité-sur-Mer, 16 p.
- LE CREN E.D., 1951. The lenght-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in perch (Perca fluviatilis). J. Anim. Ecol., 20 : 201-219.
- LE GALL J.L. et O. RAILLARD, 1988. Influence de la température sur la physiologie de l'huître Crassostrea gigas. Journées GABIM, Liège, Oct. 1987. Océanis : sous presse.
- LOOSANOFF V.L. and J.B. ENGLE, 1947. Effect of different concentrations of micro-organisms on the feeding of oysters (O. virginica). Fishery Bull., 42 : 31-57.
- LORENZEN C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheophytin : spectrophotometric equation. Limnol. Oceanogr., 12 : 343-346.
- LOWRY O.H., N.I. ROSEBROUGH, A.L. FARRAND and R.J. RANDALL, 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. J. Bio. Chem., 193 : 263-275.
- LUBET P. et D. LE FERON DE LONGCAMP, 1969. Etude des variations annuelles des constituents lipidiques chez Mytilus edulis L. de la baie de Seine (Calvados). Compte rendu des Séances de la Société de Biologie, 163 : 1110-1112.
- LUBET P. and R. MANN, 1987. Les différentes modalités de la reproduction chez les mollusques bivalves. Haliotis, 16 : 181-195.
- LUCAS A., J. CALVO et M. TRANCART, 1978. L'effort de reproduction dans la stratégie démographique de six bivalves de l'Atlantique. Haliotis, 9 : 107-116.
- LUCAS A. and P. BENINGER, 1985. The use of physiological condition indices in Marine Bivalve Aquaculture. Aquaculture, 44 : 187-200.
- MACHADO M.M.Q., 1979. Energetic value in bivalve molluscs. I. Interest as food for higher trophic level, Anals da Faculdade de Ciências de Porto, 61 (1-4) : 5-20.

- MAITRE-ALAIN T., 1979. Croissance comparée de Ruditapes decussatus et de Ruditapes philippinarum (Veneridae, Bivalvia) dans un écosystème artificiel. DEA Océanol. Biol. Université Pierre M.C., Paris VI, 31 p.
- MALARA G. et R. CHARRA, 1972. Dosage des glucides particuliers selon la méthode de Dubois. Notes de travail, S.Z.V. Villefranche-sur-Mer, 5 p.
- MANN R., 1977. The effect of substrate particle size on growth of the Manila clam Tapes japonica. Tech. Rep. Woods Hole Oceanogr. Inst., 14 p.
- MANN R. and S.J. GLOMB, 1978. The effect temperature on growth and ammonia excretion of the Manila clam Tapes japonica. Estuar. Cstl. mar. Sci., 6 : 335-339.
- MANN R., 1979 1a. The effect of temperature on growth physiology and gametogenesis in the Manila clam : Tapes philippinarum (Adams and Reeve, 1850). J. exp. mar. Biol. Ecol., 38 : 121-133.
- MANN R., 1979 1b. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in Crassostrea gigas and Ostrea edulis grown at subatmospereic elevated temperatures. J. Mar. Biol. Ass; U.K., 59 : 95-110.
- MARSH J.B. and D.B. WEINSTEIN, 1966. Simple charring method for determination of lipid. J. Lipid. Res. 7 : 574-576.
- MENZEL D.W. and J.H. RYHER, 1970. Distribution and cycling of organic matter in the oceans. In : organic matter in natural waters ed. by Hood College, Alaska : 31-54.
- MOED J.R. and G.M. HALLEGRAEFF, 1978. Some problems in the estimation of chlorophyll a and phaeopigments from pre and post-acidification spectrophotometric measurements. Int. Revue. ges. Hydrobiol., 63 (6) : 787-800.
- MOSS LANE J., 1986. Allometric and biochemical studies on starved and unstarved clams Rangia cuneata (Sowerby, 1831). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 95 : 131-143.
- NEVEUX J., 1976. Dosage de la chlorophylle a et de la phéophytine a par fluorimétrie. Ann. Inst. océanogr., 52 : 165-174.
- NEWELL C.R. and H. HIDY, 1982. The effects of sediment type on growth rate and shell allometry in the soft shelled clam Mya arenaria L. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 65 : 285-295.
- NEWELL R.I.E and S.J. JORDAN, 1983. Preferential ingestion of organic material by the American oyster Crassostrea virginica. Mar. Ecol. Prog. Ser., 13 : 47-53.
- NOSHO T.Y. and K.K. CHEW, 1972. The setting and growth of the manila clam Venerupis japonica (Deshayes), in Hood Canal, Washington. Proc. Nat. Shellfish. Ass., 62 : 50-58.

- OHBA S., 1959. Ecological studies in the natural population of a clam Tapes japonica, with special reference to seasonal variations in the size and structure of the population and to individual growth. Biol. J. Okayama Univ. 5 (1/2) : 13-43.
- PEYRE R., Y. ZANETTE et M. HERAL, 1980. Elevage de palourdes sous filets en milieu fermé. Science et Pêches, Bull. Inst. Pêches Marit., n° 307, 1980, 4 pages.
- PRATT D.M., 1953. Abundance and growth of Mercenaria mercenaria and Callocardia in relation to character of the bottom sediments. Journal of Marine Research, 12 : 60-74.
- PRATT D.M. and D.A. CAMPBELL, 1956. Environmental factors affecting growth in Venus mercenaria. Limnol. Oceanogr., 1 (1) : 2-16.
- RAZET D. et J. GARNIER, 1976. Adaptation de la méthode de Lowry aux dosages des protéines particulières dans l'eau de mer. Rapport interne I.S.T.P.M. La Tremblade.
- ROBERT J.M., 1982. Fertilité des eaux des claires ostréicoles et verdissement : utilisation de l'azote par les diatomées dominantes. Thèse Etat, Univ. Nantes, 1982.
- ROBERT J.M., 1984. Les échanges de matériels dissous et particuliers à l'interface eaux néritiques - marais littoraux atlantiques : exemple des claires ostréicoles. Océanis, 4 : 385-400.
- READ G.H.L. and M.S. CAULTON, 1980. Changes in mass and chemical composition during the moult cycle and ovarian development in immature and mature Penaeus indicus Milne Edwards. Comp. Biochem. Physiol., 66A : 431-437.
- RIVA A. et H. MASSE, 1984. Etude écophysiological de quelques mollusques bivalves. Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier 1983. IFREMER, Actes de Colloques n° 1 : 45-62.
- RODHOUSE P.G., 1978. Energy transformations by the oyster Ostrea edulis L. in a temperate estuary. J. exp. mar. Biol. Ecol., 34 : 1-22.
- ROSENBERG G.D., 1972. Patterned growth of the Bivalve Chione undetalla (Sowerby) relative to the Environment. Summary, 35-38. Ph. D. Dissertation, Department of Geology, University of California.
- SHAFEE M.S. et A. LUCAS, 1982. Variations saisonnières du bilan énergétique chez les individus d'une population de Chlamys varia (L.) (Bivalvia, Pectinidae). Oceanologica Acta, 5 (3) : 331-337.
- SHUMWAY S.E., T.L. CUCCI, R.C. NEWELL and C.M. YENTSCH, 1985. Particle selection, ingestion and absorption in filter-feeding bivalves. J. exp. mar. Biol. Ecol., 91 : 77-92.
- SILVESTER N.R. and M.A. SLEIGH, 1984. Hydrodynamic aspects of particle capture by Mytilus. J. mar. biol. Ass. U.K., 64 : 859-879.

- STRICKLAND J.D.H. and T.R. PARSONS, 1972. A practical handbook of seawater analysis, (Rev.) ed.. Bull. Fish. Res. Board. Can., 167 : 1-311.
- SWAN E.F., 1952. The growth of the clam Mya arenaria as affected by the substratum. Ecology, 33 (4) : 530-534.
- SWIFT M.L., D. WHITE and M.B. GHASSEMIEH, 1980. Distribution of neutral lipids in the tissue of the oyster Crassostrea virginica. Lipids, 15 (2) : 129-132.
- TENORE K.R. and W.M. DUNSTRAN, 1973. Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. Mar. Biol., 21 : 190-195.
- THAYER W.G., W.E. SHAAF, J.W. ANGELOVIC and LA CROIX M.W., 1973. Caloric measurement of some estuarine organisms. Fish. Bull., 71 : 289-296.
- THOMPSON R.J. and B.L. BAYNE, 1972. Active metabolism associated with feeding in the mussel, Mytilus edulis L., J. exp. mar. biol. Ecol., 9 : 111-124.
- VAHL O., 1980. Seasonal variations in seston and in the growth rate of the Iceland Scallop, Chlamys islandica (O.F. Müller) from Balsfjord, 70°N. J. Exp. mar. Biol. Ecol., 48 : 195-204.
- VAHL O., 1981. Energy transformations by the Iceland Scallop Chlamys islandica (O.F. Müller) from 70°N. The age specific energy budget and net growth efficiency. J. Exp. mar. Biol. Ecol., 53 : 281-296.
- VERWEY J., 1952. The ecology of the distribution of cockle and mussel in the Dutch Waddensea. Their role in the sedimentation and the source of their food supply with a short review of the feeding behaviour in bivalve molluscs. Arch. Neerl. Zool., 10 : 171-239.
- VOOGT P.A., 1983. Lipids : their distribution and metabolism. The Mollusca, : 329-370.
- WALNE P.R. and R. MANN, 1975. Growth and biochemical composition in Ostrea edulis and Crassostrea gigas, In : H. Barnes (editor) Proc. 9th Eur. Mar. Biol. Symp. Oban. Aberdeen University Press, Aberdeen : 587-607.
- WEISS R.F., 1970. The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and sea water. Deep sea Res. 17 : 721-735.
- WIDDOWS J. and B.L. BAYNE, 1971. Temperature acclimation of Mytilus edulis with reference to its energy budget. J. mar. biol. Ass. U.K., 51 : 827-843.
- WIDDOWS J., P. FESTH and C. WONAL, 1979. Relationship between seston, available food and feeding activity in the Common mussel Mytilus edulis. Mar. Biol., 50 : 195-207.

- WILBUR K.M. and G. OWEN, 1964. Growth. In, Physiology of Mollusca, edited by K. Wilbur and C. Yonge, Academic Press, New-York, 1 : 211-242.
- WINKLER L.W., 1888. The determination of dissolved oxygen in water. Ber, 21 : 2843.
- WINTER J.E., 1978. A review on the knowledge of suspension-feeding in Lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. Aquaculture, 13 : 1-33.
- YAP W.G., 1977. Population biology of the japanese little neck clam, Tapes philippinarum, in Keneohe bay, Oahu, Hawaiian islands. Pacific Sc., 31 : 223-244.
- YENTSCH C.S. and D.W. MENZEL, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. Deep-Sea Res. 10 : 221-231.
- ZABA B.N., P.A. GABBOTT and J.I. DAVIES, 1981. Seasonal changes in the utilization of ^{14}C and ^3H -labelled glucose in a mantle tissue slice preparation of Mytilus edulis L. Comp. Biochem. Physiol., 70B : 689-695.
- ZANETTE Y. et J. GARNIER, 1981. Etude préliminaire de l'impact des huîtres Crassostrea gigas (Thunberg) en élevage sur la biomasse des micro-organismes des claires de Marennes-Oléron. Note Cons. Inter. Explo. Mer C.M. 1981 L, 14 : 17 p.
- ZANETTE Y., R. PEYRE, M. HERAL, 1981. Prégrossissement et élevage des palourdes japonaises en marais : technique entre filets. Poster au CIEM/F : 41.
- ZWAAN A. DE, T.C.M. WIJSMAN, 1976. Anaerobic metabolism in bivalvia (Mollusca). Characteristics of anaerobic metabolism. Comp. Biochem. Physiol., 54B : 313-324.