

Bases biologiques de l'aquaculture. Montpellier. 1983  
IFREMER. Actes de Colloques n. 1, pages 45 à 62

ETUDE ECOPHYSIOLOGIQUE DE QUELQUES MOLLUSQUES BIVALVES

A. RIVA (1) , H. MASSE (2)

R E S U M E

En utilisant un dispositif expérimental à flux continu, le taux de filtration de Mytilus galloprovincialis, Ostrea edulis, Ruditapes decussatus et Ruditapes aureus a été mesuré par une méthode indirecte, pour des conditions thermiques méditerranéennes côtières de mer ouverte. Les taux de consommation d'oxygène et d'excrétion d'azote ammoniacal ont été évalués en fonction de la température et de la salinité pour M. galloprovincialis. Les résultats sont discutés par rapport aux données de la littérature.

A B S T R A C T

Using an experimental flowing system, the filtration rate of Mytilus galloprovincialis, Ostrea edulis, Ruditapes decussatus and Ruditapes aureus has been measured by an indirect technique under Mediterranean thermal conditions in coastal open sea. The oxygen consumption and excretion rate of ammonia have been estimated and influence of temperature and salinity tested for M. galloprovincialis. The results are discussed and compared to literature data.

M O T S - C L E S : Bivalves, Filtration, respiration, excrétion, Méditerranée.

K E Y - W O R D S : mediterranean Bivalve, filtration, respiration, excretion.

---

(1) Fondation Océanographique Ricard, Ile des Embiez, 83140 Six-Fours-les-Plages et Laboratoire Biologie Marine, Faculté Sciences St-Jérôme 13394 Marseille Cedex 4

(2) Centre d'Océanologie de Marseille. Station Marine d'Endoume 13007 Marseille.

## INTRODUCTION

Dans le cadre des études sur les transferts d'énergie dans une chaîne trophique simple composée de microphytes et de bivalves filtreurs, il est essentiel d'évaluer les différents éléments du bilan énergétique. De telles études connaissent depuis longtemps un grand développement dans les pays anglo-saxons d'Europe notamment : Kruger (1960), Jorgensen (1966), Widdows et Bayne (1971), Vahl (1972, 1973), Forster-Smith (1975), Bayne et al. (1976 a et b), Winter (1976), Hildreth et Crisp (1976), Møhlenberg et Riisgard (1978), Kjørboe, Møhlenberg et Møhr (1980), etc ...

En France, peu d'équipes travaillent sur ces problèmes de manière soutenue: Lubet et Chappuis (1966), Fiala-Medioni (1973, 1979), Amouroux (1980), Shafee (1982), Shafee et Lucas (1982), Fiala-Medioni et Copello (1984).

Il s'ensuit que les espèces cultivées et adaptées aux conditions des eaux méditerranéennes sont peu étudiées et peu connues. Ainsi, alors qu'il existe une littérature considérable sur la moule commune Mytilus edulis (Bayne, 1976), il existe relativement peu de données sur Mytilus galloprovincialis qui fait l'objet d'une culture importante en Méditerranée (Lubet, 1973). C'est pourquoi nous avons proposé de commencer à combler cette lacune à partir d'une étude écophysiological, en conditions expérimentales contrôlées, portant sur quelques espèces communes d'intérêt commercial exploitées en Méditerranée. Dans un premier temps, le but est de roder des méthodes permettant d'obtenir des données sur le taux de filtration, la consommation d'oxygène et l'excrétion azotée.

## MATERIEL ET METHODES

Deux espèces de mollusques bivalves endogés Ruditapes aureus (Gmelin) et Ruditapes decussatus (Linné) ainsi que deux espèces épigées sessiles de substrats durs Mytilus galloprovincialis Lamarck et Ostrea edulis var. lamellosa Linné ont été testées. Elles proviennent des fonds infralittoraux situés entre le Golfe de Fos et celui de Marseille, ou de l'étang de Thau.

Les expériences ont été menées sur des individus en dehors des périodes de maturation et de ponte.

Avant d'être placés dans les conditions expérimentales, les individus sont nourris *ad libitum* pendant quelques jours avec un mélange d'algues monocellulaires (Pavlova lutheri et Tetraselmis suecica). Ensuite, ils sont soumis à une acclimatation préalable ; pour cela, ils sont placés dans un bac thermostaté annexe, à la température de l'expérience sans apport de nourriture.

Le nettoyage des bacs ainsi que le renouvellement de l'eau de mer filtrée sont réalisés tous les jours. Les premières mesures sont effectuées une semaine après ce traitement. On peut donc considérer que, pour la consommation d'oxygène et l'excrétion, les mesures correspondent au niveau du métabolisme standard selon Fry (1947).

Lors des mesures du métabolisme de routine, les animaux sont continuellement nourris.

### Etude sur la filtration

Parmi les différentes méthodes directes ou indirectes, en circuits fermé ou ouvert, nous avons choisi une méthode indirecte avec un circuit à flux continu. L'appareillage est dérivé de celui conçu par Bayne et al. (1977).

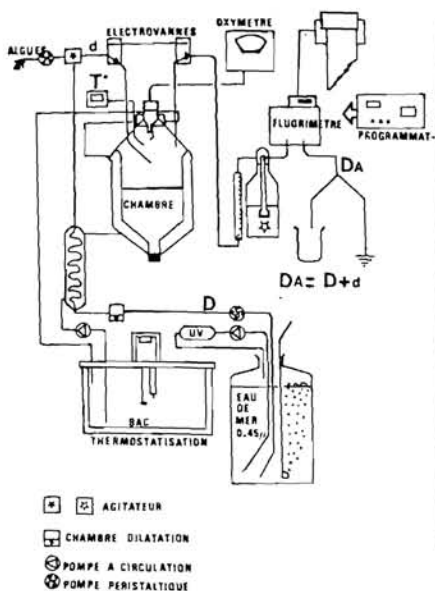


FIGURE 1: Dispositif expérimental

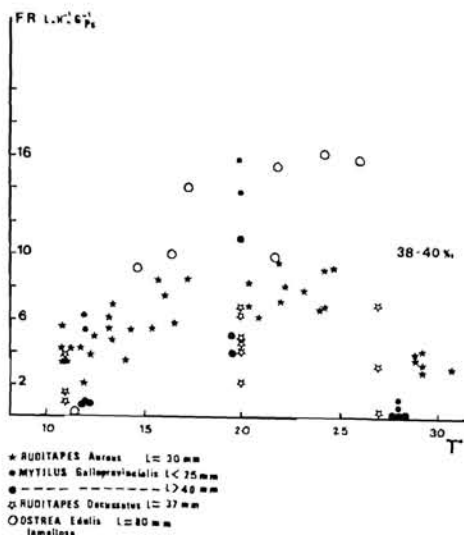


FIGURE 2: Evolution du taux de filtration en 1.h-1.G-1 de poids sec pour quelques espèces méditerranéennes en fonction de la température.

Le principe en est simple : il s'agit de mesurer la densité des particules inertes ou vivantes à l'entrée et à la sortie d'une chambre où sont placés les animaux à tester. Cette méthode pallie aux inconvénients du confinement et permet des expériences d'assez longue durée, d'où une meilleure adaptation avant une mesure ponctuelle.

#### Description de l'appareillage (Fig. 1)

La chambre de mesure thermostatée est traversée par de l'eau de mer filtrée à 0,45 µm à la même température et à la même salinité que celle du bac de maintenance des animaux avant l'expérience.

La température est régulée grâce à un circuit secondaire de thermostatisation. L'oxygénation est maintenue à un taux de saturation supérieur à 95 % par bullage permanent dans la cuve de réserve d'eau de mer vieillie, stabilisée bactériologiquement (Mengus, 1978). A ce système est adjoint une pompe de circulation qui fait passer continuellement l'eau de la réserve devant une lampe à ultra-violet.

Sur le couvercle de la chambre est adaptée une sonde à oxygène Orbisphère couplée à un agitateur rotatif qui assure le renouvellement de l'eau devant la membrane et homogénéise l'ensemble du volume de la chambre. L'efficacité de cette agitation a été vérifiée à l'aide d'un colorant, ainsi l'animal se trouve dans un milieu homogène quelle que soit sa position dans la chambre.

Une suspension algale, obtenue par dilution d'une culture en phase de croissance, est prélevée grâce à une pompe péristaltique et injectée dans le flux entrant. Les flux entrant et sortant sont homogénéisés par brassage à l'aide d'agitateurs magnétiques (Fig. 1). On estime la concentration cellulaire dans

le courant d'eau à l'aide d'un fluorimètre Turner en flux continu. Celui-ci est étalonné grâce à un compteur de particules "Coulter Counter" permettant de calculer le nombre de cellules par ml.

Cet étalonnage permet d'obtenir un enregistrement graphique continu, la hauteur du tracé donné par le fluorimètre étant proportionnelle au nombre de cellules algales. La concentration cellulaire dans le flux entrant est constante et le système atteint un état d'équilibre marqué par un plateau du graphique.

Deux électrovannes permettent soit de faire circuler l'eau de la chambre, soit d'isoler celle-ci, le flux est alors direct. Lorsque le courant d'eau passe par la chambre en l'absence de bivalve, la concentration cellulaire du flux sortant atteint un nouvel état d'équilibre dont le plateau est identique à celui observé en flux direct.

En présence d'organismes filtreurs, si la rétention des cellules est constante dans le temps, le plateau reflétant la concentration cellulaire se situe à un niveau inférieur à celui du flux direct. La différence entre ces deux états d'équilibre fournit une estimation du nombre de cellules algales retenues par les organismes filtreurs.

#### Protocole expérimental

De manière à aborder une étude comparative du taux de filtration à différentes températures, il était indispensable de fixer certaines caractéristiques du système, afin d'expérimenter à chaque fois dans les mêmes conditions. Ainsi, le débit théorique du flux entrant d'eau de mer a été fixé à  $40 \pm 2 \text{ ml.m}^{-1}$ . Cette valeur tient compte des taux de filtration mesurés par d'autres auteurs de façon à rester légèrement supérieur aux taux de filtration moyens.

La souche algale sélectionnée est le Tetraselmis suecica dont les tailles des cellules sont comprises entre 6,5 et 11,5  $\mu\text{m}$  avec un mode de 8-9  $\mu\text{m}$ . Ceci garantit, d'après les observations faites sur M. edulis, une rétention pratiquement à 100 % si l'on se réfère aux travaux de Vahl (1972) et de Møhlenberg et Riisgard (1978).

Au départ, en fonction des données de la littérature, nous avons souhaité avoir, dans la chambre expérimentale, autour du bivalve testé, une concentration algale comprise entre 10 et  $13,5 \times 10^6$  cellules par litre.

En fonction du volume de la chambre de mesure et en partant d'une concentration cellulaire  $C^t$  dans la culture, il s'agit de connaître le rapport de dilution  $C^t/C_0$  pour obtenir  $C_1$  la concentration souhaitée à l'entrée de la chambre de mesure. La quantité d'algues à injecter dans le circuit est déterminée d'une manière théorique par la relation suivante  $C_0 = DA.C_1/d$ , avec  $DA = D + d$ ,  $D$  est le débit d'eau de mer,  $d$  celui de la culture algale diluée,  $C_1$  est fixé entre 1,2 et  $1,5.10^4$  cellules.ml<sup>-1</sup>.

A signaler que toutes les expériences se sont déroulées dans la même marge horaire afin d'éliminer l'influence d'éventuels rythmes circadiens dans les valeurs du taux de filtration. A noter que de telles fluctuations connues chez certains bivalves n'ont pas été mises en évidence chez M. galloprovincialis.

#### Etude de la consommation d'oxygène

Le dispositif expérimental tel qu'il est décrit permet la mesure de la consommation d'oxygène en isolant la chambre de mesure pendant un certain temps par le jeu des électrovannes. Ceci a été réalisé pour Ruditapes aureus et permet

de mesurer le métabolisme de routine. Cependant, ce système ne fournit que des mesures individuelles. Aussi, dans le but d'obtenir un grand nombre de valeurs sur une gamme de tailles aussi large que possible, la majeure partie des études sur la respiration et l'excrétion ont été entreprises par la méthode classique en flacon D.B.O. (Ansell, 1973). Chaque individu est placé dans un flacon rempli d'eau de mer filtrée saturée en oxygène et portée à la température expérimentale. Seuls sont pris en compte les animaux dont les valves sont bien ouvertes car de nombreux bivalves peuvent avoir un métabolisme anaérobie (de Zwaan et Wijsman, 1976) en maintenant leurs valves closes. Ce phénomène ne peut pas être pris en compte dans nos mesures de consommation d'oxygène et peut induire de fortes différences (McLusky et Stirling, 1975).

La durée des incubations est fonction de la température, mais dépend également de la tension en oxygène dissous. En effet, dans des conditions hypoxiques, certaines espèces modifient leur métabolisme respiratoire pour s'adapter aux faibles teneurs d'oxygène. Ces espèces sont définies comme des organismes oxy-régulateurs Van Winkle et Mangum (1975), McMahon et Wilson (1981), Shumway (1982).

Pour pallier à cet inconvénient, la durée de l'expérience est choisie de manière à ce que la consommation ne dépasse pas 30 % de l'oxygène initialement présent.

Les concentrations en oxygène dissous sont déterminées selon la méthode polarographique à l'aide d'une électrode de Clarke pourvue d'un agitateur (Sonde orbisphère modèle oxygenindicator 2603). L'étalonnage en fonction de la pression atmosphérique est réalisé avant chaque série de mesures. L'évaluation de la consommation d'oxygène de chaque individu est obtenue par comparaison entre trois flacons témoins placés dans les mêmes conditions de température et la diminution de la teneur en oxygène pendant la durée de l'incubation du bivalve.

#### Etude de l'excrétion

D'une manière générale, on considère que l'essentiel de l'excrétion azotée se fait sous forme d'azote ammoniacale ( $N-NH_4$ ) chez ces bivalves immergés en permanence.

Nous n'avons donc pris en compte que cette forme d'excrétion azotée.

Le protocole expérimental est le même que celui utilisé pour les mesures de la consommation d'oxygène. Une attention particulière est portée au rinçage des flacons lors de séries de mesures successives.

Les dosages sont réalisés selon la technique de Treguer et Le Corre (1975) sur une chaîne d'analyse Technicon.

## R E S U L T A T S

#### Taux de filtration

Dans cette première démarche, compte tenu des résultats disponibles dans la littérature, nous avons fixé le débit de l'eau circulant dans la chambre d'expérience et la concentration en cellules algales. Nous avons ensuite considéré comme taux de filtration la quantité d'eau épurée en totalité de ses cellules en suspension, par unité de temps.

Les mesures ont été réalisées sur 4 espèces et, pour M. galloprovincialis,

sur deux lots de tailles différentes respectivement inférieures à 25 mm et supérieures à 40 mm.

Dans un dispositif expérimental à flux continu, le taux de filtration FR peut être calculé selon diverses formules. Nous avons retenu celle proposée par Hildreth et Crisp (1976):

$$FR = DA (C_1 - C_2) / C_2$$

dans laquelle DA exprimé en  $l.h^{-1}$  correspond au débit total du flux traversant le système,  $C_1$  à la concentration initiale en particules du flux entrant et  $C_2$  à celle du flux à la sortie.

Ceci suppose que l'animal testé baigne dans un milieu où la concentration en particules est homogène.

Les résultats individuels sont exprimés en litre par heure et par gramme de poids de tissus secs ; ils sont regroupés dans la figure 2.

Dans l'ensemble, les valeurs obtenues sont du même ordre de grandeur que celles disponibles dans la littérature sauf pour M. galloprovincialis et Ostrea edulis qui présentent des taux de filtration au-dessus des valeurs moyennes généralement observées sur M. edulis. Cependant, Winter (1976) donne des valeurs comparables et même plus élevées pour de très jeunes moules de 5 à 50 mg.

Il convient de signaler qu'il existe une grande variabilité dans les réponses individuelles des bivalves. Notamment l'influence du bruit et de l'éclairage sur le comportement des huîtres et des moules est importante au point d'obtenir une fermeture complète des valves pendant plusieurs heures chez O. edulis.

Chez M. galloprovincialis, les petits individus ont un taux de filtration plus important que celui des grands individus.

L'influence de la température est assez bien marquée avec un optimum du taux de filtration très net à 20°C de  $12,72 \pm 3,76 l.h^{-1}.g^{-1}$ . A 28°C, on observe pratiquement un arrêt de la filtration.

A 12°C, le taux de filtration varie de  $7,21 \pm 2,17 l.h^{-1}.g^{-1}$  chez les jeunes individus à  $1,09 l.h^{-1}.g^{-1}$  chez les grands individus.

Chez O. edulis, nous avons obtenu peu de points car cette espèce présente quelques difficultés à être manipulée compte tenu de sa tendance à fermer ses valves à la moindre perturbation. Ceci fait qu'aux basses températures entre 10 et 12°C, l'activité valvaire est pratiquement nulle.

Par contre, entre 20 et 28°C, la filtration est importante avec un taux de  $14,38 \pm 3,06 l.h^{-1}.g^{-1}$ .

Chez R. aureus, le taux de filtration augmente régulièrement de 10°C ( $4,79 l.h^{-1}.g^{-1}$ ) jusqu'à un plateau situé entre 20 et 25°C avec respectivement des valeurs de  $7,42 \pm 0,66$  et  $8,31 \pm 2,51 l.h^{-1}.g^{-1}$  pour redescendre à 30°C à une valeur de  $3,43 l.h^{-1}.g^{-1}$ .

Chez R. decussatus, la filtration est nettement moins importante avec des taux de filtration variant de  $2,12 \pm 1,55$  à 12°C,  $3,8 \pm 1,49$  à 20°C et  $3,54 \pm 2,88 l.h^{-1}.g^{-1}$  à 27°C. La différence d'activité de filtration entre les deux espèces est dans un rapport de 2 pour les températures inférieures à 25°C. R. aureus paraît plus eurytherme que R. decussatus.

TABLEAU I

Relations entre la Respiration et le Poids sec (ml/h<sup>-1</sup> et g en métabolisme standard)

Espèces	Gamme de poids	n	S ‰	T°	R = aw <sup>b</sup>	r	p > 0.01	Auteurs
<i>Ruditapes decussatus</i>	0.005-0.32	30	39	25	0.208 w <sup>0.593</sup>	0.82	*	
<i>Ruditapes aureus</i>	0.06 -0.15	12	39	10	0.219 w <sup>1.204</sup>	0.88	*	
<i>Ruditapes aureus</i>	0.07 -0.17	25	39	15	0.109 w <sup>0.623</sup>	0.70	*	
<i>Ruditapes aureus</i>	0.07 -0.18	14	39	20	0.225 w <sup>0.740</sup>	0.87	*	
<i>Ruditapes aureus</i>	0.07 -0.12	17	39	25	0.538 w <sup>0.819</sup>	0.78	*	
<i>Ruditapes aureus</i>	0.07 -0.14	16	39	30	0.692 w <sup>0.805</sup>	0.91	*	
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	0.08 -1.4	20	39	17	0.205 w <sup>0.407</sup>	0.78	*	
-----								
<i>Mytilus edulis</i>	0.11-1.68	24	16	16	0.698 w <sup>0.660</sup>			Rotthauwe (1958)
<i>Mytilus edulis</i>	0.20-4.00	25	16	12	0.559 w <sup>0.595</sup>			Read (1962)
<i>Mytilus edulis</i>	0.07-3.00	44	16	15	0.263 w <sup>0.724</sup>	(hiver)		Bayne et al. (1973)
<i>Mytilus edulis</i>	0.07-3.00	42	16	15	0.164 w <sup>0.670</sup>	(été)		Bayne et al. (1973)

TABLEAU II

Relations entre le taux d'excrétion d'azote ammoniacal et le Poids sec (mg.h<sup>-1</sup> et g en métabolisme standard)

Espèces	Gamme de poids	n	S ‰	T°	E = aw <sup>b</sup>	r	p > 0.05	
<i>Ruditapes decussatus</i>	0.005-0.32	22	39	25	0.011 w <sup>0.761</sup>	0.71	*	
<i>Ruditapes aureus</i>	0.06 -0.15	13	39	10	0.005 w <sup>1.196</sup>	0.74	*	
<i>Ruditapes aureus</i>	0.07 -0.17	23	39	15	0.012 w <sup>0.841</sup>	0.50	*	
<i>Ruditapes aureus</i>	0.07 -0.18	13	39	20	0.020 w <sup>1.068</sup>	0.30	-	
<i>Ruditapes aureus</i>	0.07 -0.12	15	39	25	0.046 w <sup>0.909</sup>	0.77	*	
<i>Ruditapes aureus</i>	0.07 -0.14	14	39	30	0.056 w <sup>0.685</sup>	0.88	*	
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	0.08 -1.4	15	39	17	0.058 w <sup>1.091</sup>	0.84	*	

## Consommation d'oxygène

Les mesures sur la consommation d'oxygène ont été faites de préférence le matin pour éviter l'interférence de variations circadiennes. En effet, quelques essais de mesures réalisées en continu pendant des cycles de 24 heures sur le dispositif expérimental ont montré, chez R. decussatus, un cycle dans la consommation d'oxygène. Ce cycle se caractérise par un maximum de consommation entre 10 et 15 heures et un minimum nocturne, ceci aussi bien à 12°C qu'à 20°C.

La consommation d'oxygène a été mesurée successivement en fonction de la taille des individus, de la température et de la salinité.

Le tableau I regroupe un certain nombre de résultats obtenus chez R. decussatus, R. aureus et M. galloprovincialis. A titre de comparaison sont reportées des valeurs tirées de la littérature et concernant M. edulis.

Nous avons choisi, à la suite de nombreux auteurs, de présenter les résultats sous la forme de la relation allométrique existant entre la consommation d'oxygène (R) et le poids sec des tissus (W). Les termes de cette relation ont été largement revus et discutés par Ansell (1973) et Bayne et al. (1976 a).

Les valeurs du coefficient b sont dans la gamme de celles connues pour les bivalves.

Tous les coefficients de corrélation correspondant à la régression poids sec en g. sur consommation d'oxygène en ml.h<sup>-1</sup> sont significativement différents de zéro au seuil de 1 %.

Il convient de signaler, pour R. aureus, un coefficient de corrélation faible malgré un nombre d'expériences et d'individus testés important, à 15°C.

Chez cette espèce, la consommation la plus élevée par unité de poids est située entre 15 et 20°C correspondant aux plus petits coefficients b.

La figure 3 présente la consommation d'oxygène par unité de poids. Nous avons regroupé toutes les mesures faites à chaque température. D'autre part, une analyse de covariance (Snedecor et Cochran, 1977) effectuée sur les logarithmes des données permet de dire que les valeurs du coefficient b ne sont pas significativement différentes de 0,8 au seuil de 5 % quelles que soient l'espèce et les températures, dans la gamme expérimentale considérée. Ceci permet de présenter les résultats sous la forme  $R/W^{0,8} = a$ .

La figure 3 regroupe donc les valeurs moyennes et les intervalles de confiance correspondants aux différentes espèces et aux différentes températures. La respiration est exprimée en  $\mu\text{g.h}^{-1}$  et le poids en mg de poids sec libre de cendre.

Pour M. galloprovincialis, deux lots d'individus de tailles respectivement inférieures à 25 mm et supérieures à 40 mm ont été testés. Les valeurs obtenues n'étant pas significativement différentes, elles ont été regroupées et la moyenne correspond à l'ensemble des données.

Il ressort que le métabolisme de M. galloprovincialis est plus élevé que celui des palourdes. Le métabolisme de ces dernières évolue parallèlement avec un avantage à R. aureus. Cette espèce semble mieux adaptée aux températures élevées puisqu'à 30°C la consommation d'oxygène augmente encore alors qu'elle fléchit nettement pour R. decussatus. Le même phénomène a été observé avec une



ampleur encore plus grande chez R. philippinarum (Bodoy et Riva, résultats non publiés).

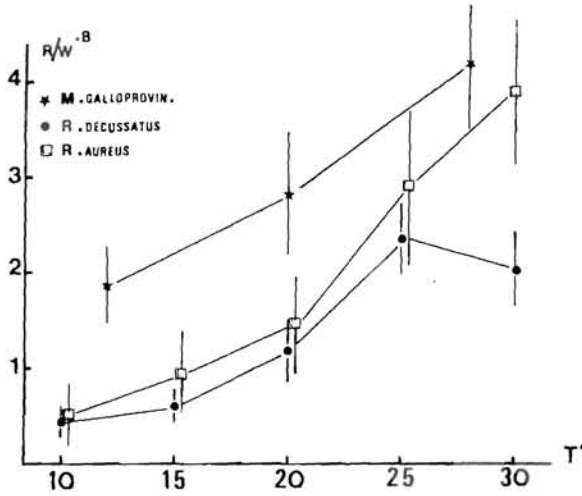


FIGURE 3: Evolution du rapport R/W.8 en fonction de la température.

Pour l'espèce R. aureus, la consommation d'oxygène en métabolisme de routine a été suivie dans la chambre de mesure du dispositif expérimental en présence d'algues en suspension. L'évolution des rapports  $R/W_{0.8}$  en métabolisme standard et en métabolisme de routine est donnée dans la figure 4.

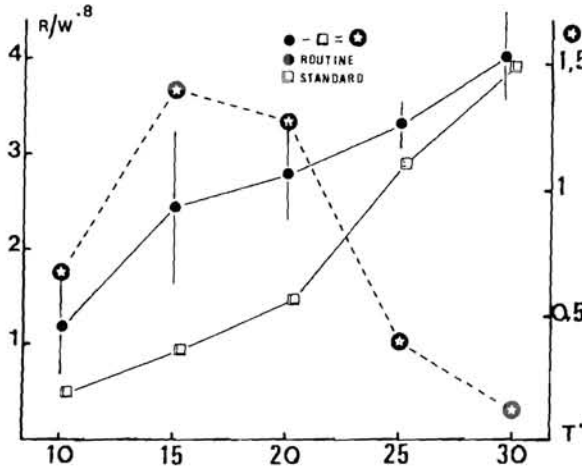


FIGURE 4: Rapport R/W.8 en fonction de la température pour R. aureus en métabolisme standard et de routine. (champ d'activité = routine - standard)

La différence entre ces deux types de métabolisme permet de définir le "champ d'activité" (Scope for activity, selon Fry, 1947). Cet indice permet de se faire une idée de l'énergie disponible pour le déroulement des processus physiologiques liés à la production.

La courbe obtenue montre une augmentation du champ d'activité jusqu'à un plateau entre 15-20°C, puis une chute rapide avec l'augmentation de la température.

Selon Fry, le point le plus haut marquerait l'optimum physiologique de l'espèce en fonction de la température du milieu. Pour *R. aureus*, il se situerait donc entre 15 et 20°C.

Chez *M. galloprovincialis*, l'influence combinée de la température et de la salinité sur la consommation d'oxygène ont été expérimentées en utilisant trois températures (12, 20 et 28°C) et trois salinités (20, 30 et 38 ‰). Deux lots de moules de tailles différentes respectivement de tailles inférieures à 25 mm et de tailles supérieures à 40 mm ont été testés. Toutefois, devant la cohésion des résultats, les moyennes des mesures n'étant pas significativement différentes, l'ensemble des résultats a été regroupé. Ils sont présentés dans le tableau III.

TABLEAU III - Evolution du rapport  $R/W^{0,8}$  en  $\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$ , en fonction de la température et de la salinité (S‰) chez *M. galloprovincialis*.

S ‰	12°			20°			28°		
	$\bar{x}$	$\pm$ SD	n	$\bar{x}$	$\pm$ SD	n	$\bar{x}$	$\pm$ SD	n
38 ‰	1.89	0.38	21	2.84	1.21	14	4.19	1.22	21
30 ‰	1.66	0.67	17	4.93	0.68	14	4.28	1.56	12
20 ‰	1.48	0.45	14	4.84	1.35	23	3.34	1.33	21

Des analyses de corrélation ont été établies entre l'ensemble des valeurs pour chaque salinité à une température donnée et, pour chaque température, à une salinité donnée (Tableau IV).

TABLEAU IV - Analyse des corrélations entre le rapport  $R/W^{0,8}$  et la salinité en fonction de la température (A) et la température en fonction de la salinité (B) chez *M. galloprovincialis*. n nombre de mesures, r coefficient de corrélation, N.S. non significatif, \* significatif, t°C température, S‰ salinité.

A	t°C	r	n	P>0,05
	12	- 0,218	52	N.S.
	20	- 0,416	52	*
	28	- 0,151	46	N.S.
B	S‰	r	n	P>0,05
	20	0,304	55	*
	30	0,420	47	*
	38	0,612	51	*

L'influence de la salinité sur la respiration ne se fait sentir de façon significative qu'à 20°C. Elle se traduit par une augmentation de la consommation d'oxygène en fonction de l'abaissement de la salinité. L'effet de la température est significatif quelle que soit la salinité, l'accroissement de la température entraînant une augmentation de la consommation d'oxygène dans la gamme de température considérée.

#### Excrétion d'azote ammoniacale

Les résultats sont présentés de la même manière que pour la consommation d'oxygène en partant de la relation allométrique  $E = aW^b$  dans laquelle E représente l'excrétion en  $mg \cdot h^{-1}$  et W le poids sec des tissus en g (Tableau II).

Les coefficients de corrélation sont significativement différents de zéro au seuil de 5 % excepté pour *R. aureus* à la température de 20°C.

Au niveau de l'excrétion d'azote ammoniacale, la réponse physiologique à une élévation de la température est sensiblement différente de celle de la consommation d'oxygène. Il semble que, pour une espèce donnée, la réponse physiologique lors d'une mesure du métabolisme standard, en condition de jeûne, dépende de l'état du cycle biologique et de la nature des réserves biochimiques disponibles. Ceci implique une grande influence du passé nutritionnel récent de l'individu sur la réponse physiologique et l'excrétion en particulier (Baghdiguan et Riva, 1984).

Pour *M. galloprovincialis*, l'évolution du rapport  $E/W^{0,8}$  a été suivie en fonction de la température et de la salinité. Ces expériences ont été conduites en parallèle avec celles sur la consommation d'oxygène.

Les résultats du Tableau V regroupe les données obtenues sur les deux lots de tailles.

TABLEAU V - Evolution du rapport  $E/W^{0,8}$  en  $\mu g \cdot h^{-1} \cdot mg^{-1}$ , en fonction de la température et de la salinité (S‰) chez *M. galloprovincialis*.

S ‰	12°			20°			28°		
	$\bar{x}$	$\pm$ SD	n	$\bar{x}$	$\pm$ SD	n	$\bar{x}$	$\pm$ SD	n
38 ‰	0.38	0.14	21	0.37	0.18	14	1.07	0.33	21
30 ‰	0.39	0.14	17	0.86	0.33	14	0.81	0.24	12
20 ‰	0.49	0.13	14	1.61	0.33	23	0.86	0.39	21

Les analyses de corrélation en fonction des deux paramètres ont donné les résultats regroupés dans le tableau VI.

Il apparaît qu'à une température élevée de 28°C la corrélation n'est plus significative quelle que soit la salinité, alors qu'à 12 et 20°C, une dessalure entraîne une augmentation du taux d'excrétion. De même, à une salinité de 20‰, l'effet de la température n'est plus corrélé avec l'excrétion, alors qu'à 30 et 38‰ l'augmentation de la température entraîne une élévation du taux d'excrétion.

TABLEAU VI - Analyse des corrélations entre le rapport  $E/W^{0,8}$  et la salinité en fonction de la température (A) et de la température en fonction de la salinité (B) chez *M. galloprovincialis*. n nombre de mesures, r coefficient de corrélation, N.S. non significatif, \* significatif, t°C température, S‰ salinité.

A	t°C	r	n	P>0,05
	12	- 0,346	52	*
	20	- 0,866	52	*
	28	- 0,007	46	N.S.
B	S‰	r	n	P>0,05
	20	0,143	55	N.S.
	30	0,680	47	*
	38	0,615	51	*

## DISCUSSION

Il convient de rappeler que nous n'avons pas recherché, dans cette démarche écophysiological, l'étude fondamentale des phénomènes. C'est pourquoi nous avons considéré des températures et des salinités dans une gamme correspondant à celle du milieu marin côtier, sans aborder ce qui se passe dans des conditions extrêmes. Il s'agissait avant tout de tester des techniques permettant de se faire une idée de la part d'énergie liée au métabolisme, dans le but de dresser des bilans énergétiques au niveau de populations de bivalves.

En ce qui concerne le taux de filtration, il apparaît que les espèces sessiles épigées telles *M. galloprovincialis* et *O. edulis* sont beaucoup plus actives que les espèces endogées telles *R. aureus* et *R. decussatus*. Ces résultats sont en désaccord avec ceux de Forster-Smith (1975) dans sa comparaison entre *M. edulis* et *Venerupis pullastra*.

On peut penser que les premières filtrant en pleine eau traitent une eau beaucoup moins chargée en matériel particulaire que les secondes qui filtrent l'eau à l'interface eau/sédiment. Rappelons à ce sujet que la part du microphytobenthos dans l'alimentation des palourdes a été montrée par Plante-Cuny (1981). Il est certain que la charge particulaire peut compenser un faible taux de filtration, au niveau de la ration alimentaire.

Si l'on considère les fortes valeurs du taux de filtration de *M. galloprovincialis* et de *O. edulis*, on peut se demander si le dispositif expérimental intervient pour une part. Il serait souhaitable d'établir une intercalibration avec d'autres dispositifs expérimentaux. Il paraît plus vraisemblable d'invoquer un léger artéfact lié au fait que notre méthode surévalue légèrement la détermination du taux de filtration, en ce sens que les animaux sont à jeun pendant la phase d'acclimatation à la température expérimentale. Toutefois, il convient de rappeler que les mesures des taux de filtration ne sont faites qu'après un certain temps, lorsque l'on observe une stabilisation des valeurs de la concentration  $C_2$  à la sortie du dispositif.

Par ailleurs, comme le signalent Bayne et al. (1976a), il faut considérer que de nombreuses méthodes directes ou méthodes indirectes en milieu statique sous-estiment les taux de pompage et les taux de filtration, par rapport à la méthode indirecte en système ouvert à flux continu. Seuls les systèmes clos à circulation entretenue par une pompe, dans lesquels la concentration particulaire est maintenue constante par un apport de particules (Winter, 1973 ; Riisgard et Møhlenberg, 1979 ; Fiala-Médioni, 1973) donnent des résultats comparables à ceux obtenus avec un circuit ouvert.

Il faut rester prudent dans la comparaison des résultats en raison de nombreux facteurs intervenant au niveau des conditions d'expérience. Nous ne citerons

que la vitesse d'écoulement de l'eau, la quantité de cellules ou de matériel particulaire par litre, Widdows et Bayne (1971), Forster-Smith (1975), Riisgard et Randløv (1981), et enfin la taille des cellules, comme le souligne Fiala-Médioni (1979).

Compte tenu du fait qu'il est admis, d'après les travaux de Rao (1953), que pour une espèce donnée le taux de filtration est d'autant plus élevé que la latitude de la population est grande, il serait intéressant de comparer le taux de filtration des M. galloprovincialis de la côte atlantique à celui des populations méditerranéennes.

En ce qui concerne M. galloprovincialis, on observe une différence sensible entre le taux de filtration des jeunes individus de moins de 25 mm et ceux d'une taille supérieure à 40 mm. Nos résultats sont en accord avec ceux de Lubet et Chappuis (1966) qui constatent une diminution du taux de filtration chez les individus d'une taille supérieure à 30 mm.

Si l'on considère l'influence des conditions du milieu sur le taux de filtration de M. galloprovincialis, il convient de souligner deux faits. D'une part, la température de 28°C semble constituer une limite pour l'activité de filtration. Ceci est en accord avec les observations de Massé et Parache (1984) sur la tolérance thermique de cette espèce. Ces auteurs ont déterminé une température létale moyenne comprise entre 29 et 31°C et une température limite moyenne comprise entre 28 et 29,5°C pour la sécrétion du byssus.

Ces différentes valeurs sont légèrement supérieures (environ 2°C) de celles données pour M. edulis.

D'autre part, pour une salinité de 20 ‰, il semble également que l'on observe des perturbations au niveau de la filtration, de la respiration et de l'excrétion. Ces observations sont en accord avec celles de Bouxin (1931), Mars (1960), Lubet et Chappuis (1966). On peut considérer que M. galloprovincialis est moins euryhaline que M. edulis surtout pour les faibles valeurs de la salinité.

En ce qui concerne la respiration, il existe dans la littérature de très nombreuses données sur les bivalves. Il faut considérer que le fonctionnement du système de renouvellement de l'eau qui assure à la fois l'approvisionnement en oxygène et la ration alimentaire consomme une grande partie de l'oxygène disponible. Il existe donc pour chaque espèce un équilibre et une limite correspondant à son adaptation physiologique en fonction des conditions du milieu.

Parmi les facteurs les plus étudiés jouant un rôle important dans la consommation d'oxygène, on peut citer la taille des individus, la température, la salinité, mais également la tension partielle de l'oxygène dissous dans l'eau, la quantité de nourriture disponible dans l'eau qui influence directement le taux de pompage et de filtration, et enfin, d'une manière générale, tous les stress environnementaux liés ou non à la pollution qui peuvent entraîner, à la limite, une fermeture des valves et le passage à un métabolisme anaérobie.

Au niveau de l'influence de la taille, il existe une littérature considérable et les résultats sont souvent présentés selon la relation d'allométrie  $R = a W^b$ . Pour les moules, Bayne et al. (1976 b) ont regroupé un grand nombre de mesures d'où il ressort qu'il existe peu de variations dans les valeurs du coefficient b. On peut considérer que la valeur moyenne de 0,8 est une bonne estimation (Krüger, 1960). Il devient ainsi commode d'exprimer, à des fins de comparaison, les taux de respiration sous la forme  $R/W^{0,8}$ , W correspondant au poids sec du tissu.

Si l'on considère les bivalves appartenant à différentes familles, la valeur de 0,7 a été avancée par Ansell (1973).

Les valeurs de la constante a sont beaucoup plus variables. Elles correspondent à une réponse aussi bien spécifique qu'individuelle aux conditions écologiques du milieu ou aux conditions expérimentales.

Nous ne reprendrons pas ici les discussions sur les différentes valeurs des constantes a et b ; nous renvoyons à Ansell (1973) et Bayne et al. (1976 b). Il est intéressant de noter les valeurs relativement élevées du taux de consommation d'oxygène de M. galloprovincialis par rapport à M. edulis. Ceci ajouté au taux de filtration élevé de M. galloprovincialis semble indiquer un métabolisme supérieur à celui de M. edulis chez les individus de cette espèce provenant d'une population méditerranéenne. Ces deux espèces sont très proches et souvent les individus des populations septentrionales ont un métabolisme comparativement plus élevé que ceux des populations méridionales comme l'ont montré Macé et Ansell (1982) pour le taux de consommation d'oxygène du gastéropode Polinices alderi. Il semble donc intéressant de voir, lors de l'établissement de bilans énergétiques chez M. galloprovincialis, si ce taux de filtration et de respiration élevé constitue un avantage au niveau de l'énergie disponible pour la production de tissus et de gamètes.

En ce qui concerne l'influence de la température et de la salinité sur la consommation d'oxygène, il convient de souligner qu'à 28°C il n'existe pas de relation entre la consommation d'oxygène et la salinité. Ceci ne semble pas surprenant dans la mesure où la température de 28°C peut être considérée, à long terme, comme sub-léthale (Massé et Parache, 1984). Par contre, la température de 12°C est couramment supportée en hiver dans les conditions de mer ouverte qui sont celles du site d'où proviennent les M. galloprovincialis testées. Par ailleurs, dans les étangs méditerranéens, l'espèce supporte chaque hiver des conditions proches des conditions septentrionales avec des températures pouvant atteindre 5°C (Hamon, 1983). Il est donc plus surprenant de ne pas obtenir de corrélation entre la salinité et le taux de consommation d'oxygène de M. galloprovincialis à 12°C.

En ce qui concerne l'excrétion, il existe moins d'informations sur l'excrétion azotée que sur la respiration. Dans cette approche préliminaire, nous avons considéré seulement l'azote ammoniacal considéré comme le mode d'excrétion principal chez les bivalves subtidiaux par rapport à l'azote lié à l'urée ou à l'acide urique.

Toutefois, il apparaît que l'importance de l'azote lié aux acides aminés est loin d'être négligeable puisqu'il peut représenter entre 5 et 55 % de l'azote total excrété selon Bayne et al. (1976 b). Il conviendra donc de prendre en compte cette forme de l'excrétion dans un bilan énergétique.

Il est connu que le taux d'excrétion peut varier de manière importante en fonction des conditions saisonnières du milieu et spécialement sous l'effet de stress (température, salinité, jeûne, etc ...).

D'une manière générale, le taux d'excrétion de l'azote ammoniacal augmente avec la température et avec l'abaissement de la salinité chez M. edulis (Bayne et al., 1976 b).

Les résultats obtenus chez M. galloprovincialis confirment ces données ; toutefois, à 28°C, l'influence des variations de salinité n'est pas significative et de même, à la salinité de 20 ‰, l'influence des variations de la température ne montre pas de corrélation significative. Ceci confirme ce que nous avons constaté au niveau du taux de filtration et de celui de la consommation d'oxygène. La température de 28°C et la salinité de 20 ‰ constituent des limites écologiques ultimes pour M. galloprovincialis.

## REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier MM. A. Bodoy, R. Bador, M. Sacher et S. Baghdiguian pour leur participation à la mise au point du dispositif expérimental et à l'acquisition des données, ainsi que Mesdames A.M. Macé et B. Tanguy. Ce travail a été réalisé dans le cadre des contrats de la D.E.S.T.I. N° 82/P0037 et 82/P0038, au titre de son Action en Conchyliculture .

- 
- Amouroux J.M., 1982 - Utilisation d'une suspension monospécifique d'algues par Venus verrucosa (Bivalve) en milieu confiné. Malacologia, 22, p.659-666.
- Ansell A.D., 1973 - Oxygen consumption by the bivalve Donax vittatus (Da Costa). J. exp. mar. Biol. Ecol., 11, p. 311-328.
- Baghdiguian S., Riva A., 1983 - Etude écophysiological chez la palourde Venerupis decussata au cours d'un jeûne prolongé. Haliotis, 14 (sous presse).
- Bayne B.L., 1976 - Ed. Marine mussels their ecology and physiology. Cambridge University Press 506 p.
- Bayne B.L., Thompson R.J., Widdows J., 1976<sup>a</sup> - Physiology I p. 121-206. In : Marine Mussels, their ecology and physiology. Bayne B.L. (Ed.) Cambridge University Press 506 p.
- Bayne B.L., Widdows J., Thompson R.J., 1976<sup>b</sup> - Physiology II p. 207-260. In : Marine Mussels, their ecology and physiology. Bayne B.L. (Ed.) Cambridge University Press 506 p.
- Bayne B.L., Widdows J., NEWELL R.I.E., 1977 - Physiological measurements on estuarine bivalve Molluscs in the field, p. 57-68. In : Biology of benthic organisms (ed. B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden). Pergamon Press, Oxford 630 p.
- Bouxin H., 1931 - Influence des variations rapides de la salinité sur la consommation d'oxygène chez Mytilus edulis var. galloprovincialis (Lmk). Bull. Inst. Oceanogr. Paris, 565, p. 1-11.
- Fiala-Medioni A., 1973 - Ethologie alimentaire d'Invertébrés benthiques filtreurs (Ascidies). I. Dispositif expérimental. Taux de filtration et de digestion chez Phallusia mammillata. Mar. Biol., 45, p. 137-145.
- Fiala-Medioni A., 1979 - Influence de la concentration algale du milieu sur le pompage, la filtration et l'absorption de Phallusia mammillata (Cuvier, 1815) (Ascidie simple). Ann. Inst. Oceanogr., 55 (2), p. 155-162.
- Fiala-Medioni A., Copello M., 1984 - Relations trophiques entre huître et milieu, influence de la concentration de la taille et de la nature des particules. (Ce volume).
- Forster-Smith, R.L., 1975 - The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for Mytilus edulis L., Cerastoderma edule (L) and Venerupis pullastra (Montagu). J. exp. mar. Biol. Ecol., 17, p. 1-22.

- Fry F.E.J., 1947 - Effects of environment on animal activity. Univ. Toronto Stud. Biol. 55, p. 1-62. The University Toronto Press.
- Hamon P.Y., 1983 - Croissance de la moule Mytilus galloprovincialis (Lmk) dans l'étang de Thau. Estimation des stocks de Mollusques en élevage. Thèse d'Etat, U.S.T.L. Montpellier, 331 p.
- Hildreth D.I., Crisp D.J., 1976 - A corrected formula for calculation of filtration rate of bivalve molluscs in an experimental flowing system. J. mar. biol. Ass. U.K. 56, 111-120.
- Jorgensen L.B., 1966 - Biology of suspension feeding. Pergamon Press, Oxford, 357 p.
- Kjørboe T., Møhlenberg F. and Møhr O., 1980 - Feeding, particle selection and carbon absorption in Mytilus edulis in different mixtures of algae and resuspended bottom material. Ophelia, 19 (2), p. 193-205.
- Krüger F., 1960 - Zur Frage der Grössenabhängigkeit der Sauerstoffverbranchs von Mytilus edulis L. Helgoländer wiss. Meeresunters, 7, p. 125-148.
- Lubet P., 1973 - Exposé synoptique des données biologiques sur la moule Mytilus galloprovincialis (Lamarck 1819). Synopsis F.A.O. sur les pêches N° 88 (SAST Moule, 3 16 (10), 028 08 pag. var.) FA.O. Rome.
- Lubet P. et Chappuis J., 1966 - Etude du débit palléal et de la filtration par une méthode directe chez Mytilus edulis et M. galloprovincialis. Bull. Soc. Linnéenne Normandie, 10, p. 210-216.
- Macé A.M. and Ansell A.D., 1982 - Respiration and nitrogen excretion of Polinices alderi (Forbes) and Polinices catena (da Costa) (Gastropoda : Naticidae). J. exp. mar. Biol. Ecol., 60, p. 275-292.
- Mars P., 1950 - Euryhalinité de quelques mollusques méditerranéens. Vie Milieu, 1, p. 441-448.
- Massé H. et Parache A., 1984 - Evolution de la tolérance thermique de Mytilus galloprovincialis Lmk en fonction des températures saisonnières ; comparaison de la sensibilité thermique d'individus provenant de populations différentes. Haliotis, 14 (sous presse).
- McLusky D., Stirling A., 1975 - The oxygen consumption and feeding of Donax incarnatus and Donax spiculum from tropical beaches. Comp. Biochem. Physiol., 51A, p. 943-947.
- Mc Mahon R.F., Wilson J.G., 1981 - Seasonal respiratory responses to temperature and hypoxia in relation to burrowing depth in three intertidal bivalves. J. therm. Biol., 6, p. 267-277.
- Mengus B., 1978 - Rôle des bactéries dans l'alimentation de larves de mollusques bivalves marins en élevages expérimentaux. Thèse 3ème Cycle, Université d'Aix-Marseille II, 156 p.



- Møhlenberg F., Riisgard H.U., 1978 - Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. Ophelia, 17 (2), p. 239-246.
- Plante-Cuny M.R., 1981 - Consommation de diatomées par deux espèces de pélicypodes filtreurs vivant dans les sables fins marins. Cryptogamie Algologie, 2 (2), p. 147-148.
- Rao K.P., 1953 - Rate of water propulsion in Mytilus californianus as a function of latitude. Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole Mass. 104, p. 171-181.
- Riisgard H.U., Møhlenberg F., 1979 - An improved automatic recording apparatus for determining the filtration rate of Mytilus edulis as a function of size and algal concentration. Mar. Biol., 52, p. 61-67.
- Riisgard H.U., Randløv A., 1981 - Energy budgets, growth and filtration rates in Mytilus edulis at different algal concentrations. Mar. Biol., 61, p. 227-234.
- Shafee M.S., 1982 - Variations saisonnières de la consommation d'oxygène chez le pétoncle noir Chlamys varia (L.) de Lanvéoc (Rade de Brest). Oceanologica Acta, 5 (2), p. 189-197.
- Shafee M.S., Lucas A., 1982 - Variations saisonnières du bilan énergétique chez les individus d'une population de Chlamys varia (L.): Bivalvia, Pectinidae. Oceanologica Acta, 5 (3), p. 331-338.
- Shumway S.E., 1982 - Oxygen consumption in oysters : an overview. Mar. Biol. Letters, 3 p. 1-23.
- Snedecor G.W., Cochran W.G., 1956 - Statistical methods. The Iowa State University Press, 534 p.
- Treguer, Le Corre, 1975 - Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer, utilisation de l'autoanalyseur Technicon. Laboratoire Oceanographie Chimique, Univ. Bretagne Occidentale, Brest, 110 p.
- Vahl O., 1972 - Efficiency of particle retention in Mytilus edulis L. Ophelia, 10, p. 17-25.
- Vahl O., 1973 - Pumping and oxygen consumption rates of Mytilus edulis L. of different sizes. Ophelia, 12, p. 45-52.
- Van Winkle W., Mangum C., 1975 - Oxyconformers and oxyregulators : verification of an index. J. exp. mar. Biol. Ecol., 17, p. 103-110.
- Widdows J., Bayne B.L., 1971 - Temperature acclimation of Mytilus edulis, with reference to its energy budget. J. mar. biol. Assoc. U.K., 51, p. 827-843.
- Winter J.E., 1973 - The filtration rate of Mytilus edulis and its dependence on algal concentration measured by or continuous automatic recording apparatus. Mar. Biol., 22, p. 317-328.
- Winter J.E., 1976 - A critical review on some aspects of filter-feeding in Lamelibranchiate bivalves. Haliotis, 7, p. 71-87.
- Zwann (de) A., Wijsman T.C.M., 1976 - Anaerobic metabolism in bivalvia (Molluscs). Comp. Biochem. Physiol., 54 B, p. 313-324.