

COMPARAISON DE LA RESPIRATION CHEZ *RUDITAPES DECUSSATUS* (L.) ET *R. PHILIPPINARUM* (ADAMS & REEVE) EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE

*A comparison of oxygen consumption in the carpet-shell clam,
Ruditapes decussatus (L.) and the Manila clam,
R. philippinarum as a function of temperature*

A. BODOY (1), A. RIVA (2) et Th. MAITRE-ALLAIN (3)

(1) Ifremer, Station de la Tremblade, B.P. 133, F-17390 La Tremblade

(2) Fondation océanographique Ricard, Ile des Embiez,
F-83140 Six Fours les Plages

(3) 30, rue Paul-Valéry, F-34200 Sète

R. DECUSSATUS
R. PHILIPPINARUM
CONSOMMATION D'OXYGÈNE
TEMPÉRATURE

RÉSUMÉ. — Les consommations d'oxygène de deux espèces de Palourdes, *Ruditapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum*, ont été mesurées sur de jeunes individus nés en éclosure et prégressés en conditions contrôlées, pour une gamme de température allant de 10 à 30 °C. Les relations linéaires entre les logarithmes du poids sec des tissus et ceux de la consommation d'oxygène ont été établies pour chaque espèce. Il s'est révélé possible de recalculer ces relations en prenant une valeur commune de 0,8 pour le coefficient de régression b , ceci pour les deux espèces et à chaque température. Cette technique permet de comparer les résultats obtenus sans que les différences de poids individuels interviennent dans l'expression des mesures. Pour la gamme de températures considérées, la consommation d'oxygène de *R. philippinarum* suit la même évolution que celle de *R. decussatus* avec un maximum à 25 °C. Toutefois, le métabolisme de routine de la première espèce est deux fois plus élevé que celui de la seconde. Ces résultats confirment la plus grande sensibilité thermique de l'espèce indo-pacifique.

R. DECUSSATUS
R. PHILIPPINARUM
OXYGEN CONSUMPTION
TEMPERATURE

ABSTRACT. — Measurements of oxygen consumption in the two species *Ruditapes decussatus* and *Ruditapes philippinarum* were performed using hatchery-reared juveniles, grown under controlled conditions. The temperature range varied from 10 to 30 °C. The linear relations between the logarithms of the dry weight and of the oxygen consumption were calculated for each species. Rates were compared in terms of standardized clam tissue weight calculated from the regression of respiration on tissue weight. Such a technique allows to make comparisons between the species by avoiding any interference from the variations in individual weight. Within this range of temperature, oxygen consumption of *R. philippinarum* and of *R. decussatus* exhibit the same variations, with a maximum at 25 °C. However, the routine metabolic rate of *R. philippinarum* is two times higher than that of *R. decussatus*. These results confirm the higher thermal sensitivity of the Manila clam.

INTRODUCTION

La production de la Palourde est une activité en plein développement, qui, en Europe, concerne actuellement deux espèces. La première est la Palourde européenne, *R. decussatus*, qui fait l'objet d'élevages expérimentaux, en Italie notamment (Breber, 1985). La seconde est la Palourde japonaise, *R. philippinarum*, originaire de l'Océan Indien et du Pacifique Ouest. Au Japon, cette espèce est récoltée sur des gisements naturels, tandis qu'en Europe et en Amérique du Nord, la production de naissain en éclosérie a permis le démarrage d'élevages qui atteignent maintenant la dimension commerciale (Saint-Félix *et al.*, 1984).

La vitesse de croissance en milieu contrôlé et l'aptitude à utiliser la nourriture disponible semblent supérieures chez *R. philippinarum* (Bodoy *et al.*, 1980; de Kergariou *et al.*, 1981). Cette espèce présenterait donc un plus grand intérêt pour l'aquaculture. Cependant, des expériences préliminaires, non publiées, ont montré que le naissain de *R. decussatus* possède une plus grande tolérance thermique : les températures létales supérieures sont plus élevées de 2 °C en moyenne que celles de *R. philippinarum*. La croissance rapide de cette espèce pourrait ainsi être compensée par une certaine sensibilité aux fortes températures. Ce dernier point s'avère important à considérer, car les élevages de Palourdes se situent dans des fonds couverts par très peu d'eau et donc susceptibles d'être fortement réchauffés en saison estivale, notamment dans la région méditerranéenne.

La réponse à ce problème nécessite de connaître les dépendances physiologiques de ces espèces vis-à-vis de la température. Or les possibilités de croissance des Bivalves sont fonction des différents éléments de leur budget énergétique (Bayne et Newell, 1983) et notamment du métabolisme respiratoire, qui est propre à chaque espèce, et qui représente une part importante de ce budget. Celui-ci s'évalue habituellement par la mesure des consommations d'oxygène (Crisp, 1972). La comparaison des respirations de ces deux espèces permettra donc de les mettre en relation avec les résultats obtenus pour les vitesses de croissance (Bodoy *et al.*, 1980). De plus, ces mesures, effectuées à différentes températures, peuvent permettre de déterminer un seuil au-delà duquel la respiration se trouve perturbée (Shumway, 1982). La connaissance de cette limite sera donc un paramètre à considérer au moment du choix de l'espèce à élever dans un milieu donné.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Le naissain d'environ 7 mm de longueur et 20 mg de poids sec, provient de l'éclosérie de la SATMAR (Barfleur) pour la Palourde japonaise (*R. philippinarum*) et de Guernsey Sea Farm, pour la Palourde européenne (*R. decussatus*). Il est maintenu pendant l'hiver en bac, avec un apport d'eau de mer. Au moment de l'expérimentation, la température ambiante atteint 13 à 15 °C. Selon les recommandations de Fry (1947), les Palourdes sont mises dans des bacs à température constante à 15 °C sans apport nutritif, pendant une semaine. Le taux métabolique ainsi mesuré correspond à un métabolisme de routine (Bayne et Newell, 1983). Pour éviter les développements phytoplanctoniques, les bacs sont maintenus dans la pénombre. Le protocole expérimental mis en œuvre est le suivant : les animaux sont d'abord placés pendant deux jours dans une série de bacs expérimentaux maintenus aux températures de 10, 15, 20, 25 et 30 °C. Puis chaque individu est placé dans un flacon rempli d'eau de mer préalablement filtrée à 0.45 µm, de salinité 38 ‰, déjà portée à la température d'expérience et saturée d'oxygène. Pendant la durée de l'expérience, les animaux sont maintenus dans la pénombre. Les flacons utilisés sont en verre clair et le comportement respiratoire peut ainsi être observé (Famme, 1980), afin de ne pas tenir compte des individus gardant leurs valves closes.

La durée des expériences, appelée durée d'incubation, est fonction de la température. Elle est choisie de manière à ce que les animaux ne consomment pas plus de 30 ‰ de l'oxygène initialement présent, ceci afin d'éviter l'apparition d'un métabolisme anaérobie, qui ne pourrait être pris en compte par des mesures de consommation d'oxygène (de Zwaan et Wijsman, 1976). La détermination des teneurs en oxygène est effectuée selon une méthode polarographique (oxymètre Orbisphere, modèle 2603). L'évaluation de la consommation d'oxygène de chaque individu est obtenue par différence entre la teneur en oxygène avant et après l'incubation. Pendant chaque série expérimentale, trois flacons témoins, dépourvus d'animaux, sont placés dans les mêmes conditions. Les variations des teneurs en oxygène entre le début et la fin des expériences ne dépassaient qu'exceptionnellement 0,1 p.p.m. dans les flacons témoins. Le cas échéant, une correction a été effectuée sur la consommation d'oxygène des expériences concernées. La consommation d'oxygène est rapportée au poids sec sans cendres, ou poids net, des chairs.

Il est important de vérifier que l'influence des conditions d'élevage et celle de l'acclimatation préalable se sont exercées de manière identique sur les deux espèces et que les deux populations sont

dans le même état physiologique. Ceci a été fait en utilisant un indice de condition dont les valeurs sont d'autant plus élevées que l'animal est en bonne condition, notamment sur le plan de la quantité des tissus de réserve. L'indice utilisé est le « condition factor » de Beukéma et de Bruin (1977), qui s'obtient en calculant le rapport du poids sec sans cendre, ou poids net, exprimé en mg, sur le cube de la longueur, mesurée selon l'axe antéro-postérieur et exprimée en centimètre.

RÉSULTATS

En ce qui concerne l'état physiologique des individus, une analyse de la variance a montré qu'il n'existe pas de différence significative, au seuil de 5 %, entre les indices de condition de chaque espèce. On peut donc penser qu'on est en présence de lots homogènes d'individus et que les deux espèces sont dans un état comparable sur le plan écophysiologique.

Dans la gamme de poids analysée, d'amplitude restreinte par suite de l'emploi d'individus de même taille, on constate que pour toutes les températures, *R. philippinarum* présente des consommations d'oxygène supérieures à celles de l'espèce européenne *R. decussatus* (Fig. 1).

La relation existant entre la consommation d'oxygène et le poids de l'animal, pour une température donnée, s'exprime généralement selon la formule : $R = a W^b$ (1) ou encore $\text{Log } R = b \text{ Log } W + \text{Log } a$ (2) dans lesquelles R représente la valeur de la consommation d'oxygène, exprimée en microgramme par heure et par animal, tandis que W correspond, dans le cas présent, au poids net de l'animal exprimé en milligramme.

Le Tableau I regroupe les valeurs des coefficients a et b calculées pour chaque espèce et à chaque température. Tous les coefficients de corrélation correspondant à la relation poids net/consommation d'oxygène sont significativement différents de zéro au seuil de 1 %.

Une analyse de covariance (Snedecor et Cochran, 1956) a permis de comparer les pentes (b) des droites de régression de l'équation (2). Elle montre que pour

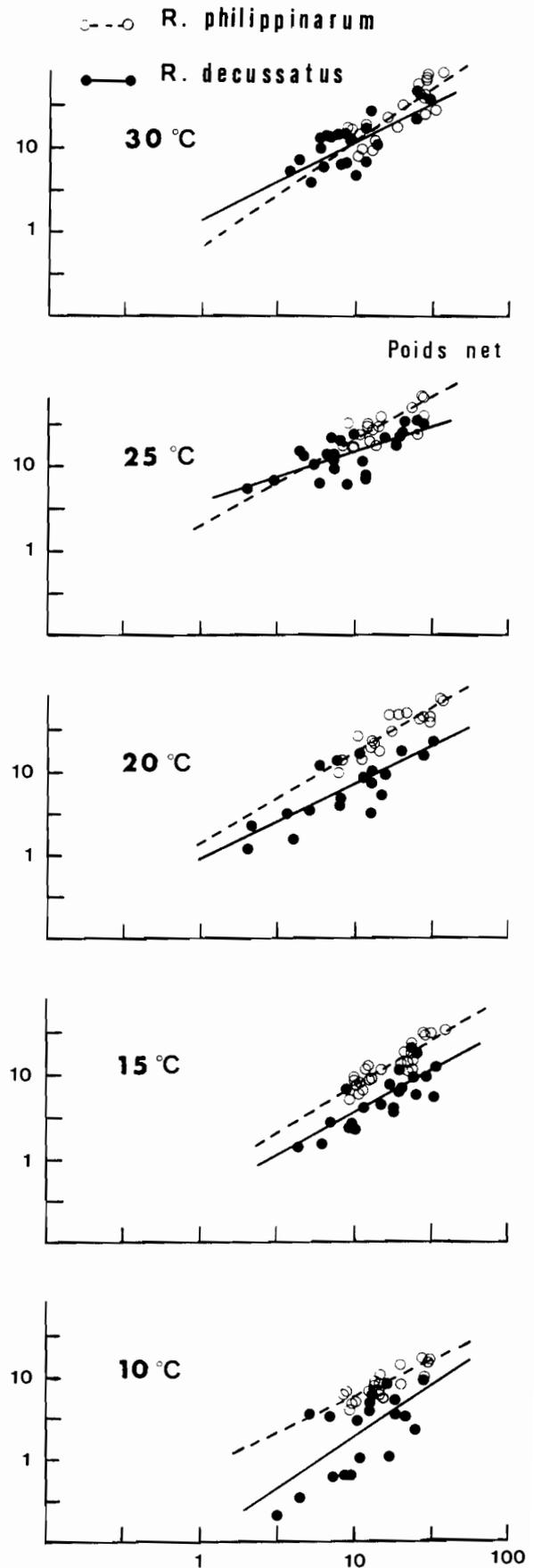


Fig. 1. — Consommation d'oxygène de *Ruditapes decussatus* et de *R. philippinarum* exprimée en microgrammes d'oxygène par heure, en fonction du poids sec libre de cendres (poids net) exprimé en milligrammes. Les droites représentées sur la figure correspondent à la relation de régression existant entre ces deux paramètres.

Oxygen consumption for *Ruditapes decussatus* and *R. philippinarum* in micrograms oxygen per hour. « Poids net » is the ash free dry weight. The lines correspond to the regression equation between the two parameters.

Tabl. I. — Paramètres de l'équation exponentielle $R = aW^b$ représentant la respiration, R , en fonction du poids W , pour *Ruditapes decussatus* et *R. philippinarum* : n = nombre d'individus en expérience; $SD(b)$ = erreur standard du coefficient b ; r = coefficient de corrélation. Sur la dernière ligne sont regroupés les résultats concernant la pente pondérée commune, calculée pour toutes les températures.

Constants in the exponential equation $R = aW^b$, linking the respiration R , to the weight, W , for *Ruditapes decussatus* and *R. philippinarum* : n , number of animals for each experiment; $SD(b)$ = standard deviation for b ; r , correlation coefficient. On the last line, constants for the common slope, back-calculated for all the temperatures.

<i>Ruditapes decussatus</i>							<i>Ruditapes philippinarum</i>					
T°	n	Log a	a	b	Sd(b)	r	n	Log a	a	b	Sd(b)	r
10	20	- 3.967	1.079x10 ⁻⁴	1.239	0.330	0.661**	20	- 3.124	7.516x10 ⁻⁴	0.862	0.120	0.861**
15	24	- 3.485	3.273x10 ⁻⁴	0.977	0.178	0.774**	25	- 3.258	5.521x10 ⁻⁴	1.063	0.125	0.871**
20	19	- 3.042	9.078x10 ⁻⁴	0.877	0.160	0.795**	18	- 2.864	1.368x10 ⁻⁴	1.052	0.127	0.901**
25	26	- 2.444	3.597x10 ⁻³	0.583	0.120	0.705**	23	- 2.716	1.923x10 ⁻³	1.002	0.126	0.866**
30	22	- 2.807	1.559x10 ⁻³	0.891	0.183	0.735**	23	- 3.171	6.745x10 ⁻⁴	1.253	0.172	0.848**
	111			0.870	0.085	0.707**	109			1.058	0.162	0.860**

chacune des espèces, celles-ci ne diffèrent pas significativement entre elles au seuil de 5 %, quelle que soit la température : $F(4,105) = 3,22$ pour *R. decussatus*, $F(4,103) = 1,05$ pour *R. philippinarum*. Il est donc possible de calculer, pour l'ensemble des températures, une pente moyenne commune correspondant au coefficient b , propre à chaque espèce. Ces valeurs moyennes de b sont respectivement de 0,870 pour *R. decussatus* et 1,058 pour *R. philippinarum*.

Pour comparer la consommation d'oxygène de différentes espèces, il est nécessaire d'employer une expression où le poids de l'animal n'intervient pas. Il existe plusieurs possibilités selon que l'on considère la consommation d'oxygène par mg de tissu de l'animal considéré (Mc Lursky et Stirling, 1975) ou bien, en partant de l'équation (1), le rapport $R/W^b = a$ (Ansell, 1973). Nous avons choisi le second mode d'expression.

La valeur du coefficient b a été considérée par de nombreux auteurs comme étant voisine de 0,8 (Winberg, 1956; Ansell, 1973; Widdows, 1973; Macé, 1980), certains d'entre eux se basant parfois sur des considérations théoriques (Hemmingsen, 1960; Chassé, 1972). Compte tenu des données de la littérature et du fait que les valeurs de b obtenues pour *R. decussatus* et *R. philippinarum* (respectivement 0,87 et 1,058) ne sont pas significativement différentes de 0,8 au seuil de 5 %, cette dernière valeur a pu être retenue pour b . Le rapport : $R/W^{0,8} = a$, a alors été recalculé pour chaque individu, à chaque température. Les valeurs moyennes obtenues et leur intervalle de confiance sont représentées sur la Figure 2.

On peut constater que la respiration des deux Palourdes croît de 10 à 25 °C, puis décroît nettement à 30 °C. L'optimum de température pour le métabolisme respiratoire se situe donc vers 25 °C pour les deux espèces. A noter toutefois que la décroissance est plus forte à 30 °C chez *R. philippinarum* que chez *R. decussatus*, ce qui souligne sans doute la plus grande sensibilité thermique de la Palourde japonaise aux fortes températures.

Pour une gamme de température où le métabolisme respiratoire ne semble pas perturbé (entre 10 et 25 °C), la valeur moyenne du rapport entre le taux respiratoire de *R. philippinarum* et celui de *R. decussatus* est de 2,25 : l'intensité du métabolisme des jeunes individus de *R. philippinarum* est donc plus du double de ce que l'on peut mesurer pour les jeunes de *R. decussatus*.

L'action de la température sur le métabolisme respiratoire s'évalue souvent au moyen du Q_{10} . Celui-ci a été calculé en utilisant les rapports $R/W^{0,8}$, selon la formule proposée par Macé (1980), et pour un animal de 20 mg de poids sec (Tabl. II). Les valeurs sont comprises entre 1,17 et 3,77 pour *R. decussatus* et entre 0,55 et 5,70 pour *R. philippinarum*. Pour les deux espèces, on observe que la plus forte valeur de Q_{10} est obtenue pour l'intervalle 15-20 °C. Les valeurs semblent en général décroissantes avec l'augmentation de la température. Elles suivent en cela la relation linéaire établie par Ansell (1973) entre le Q_{10} et la température.

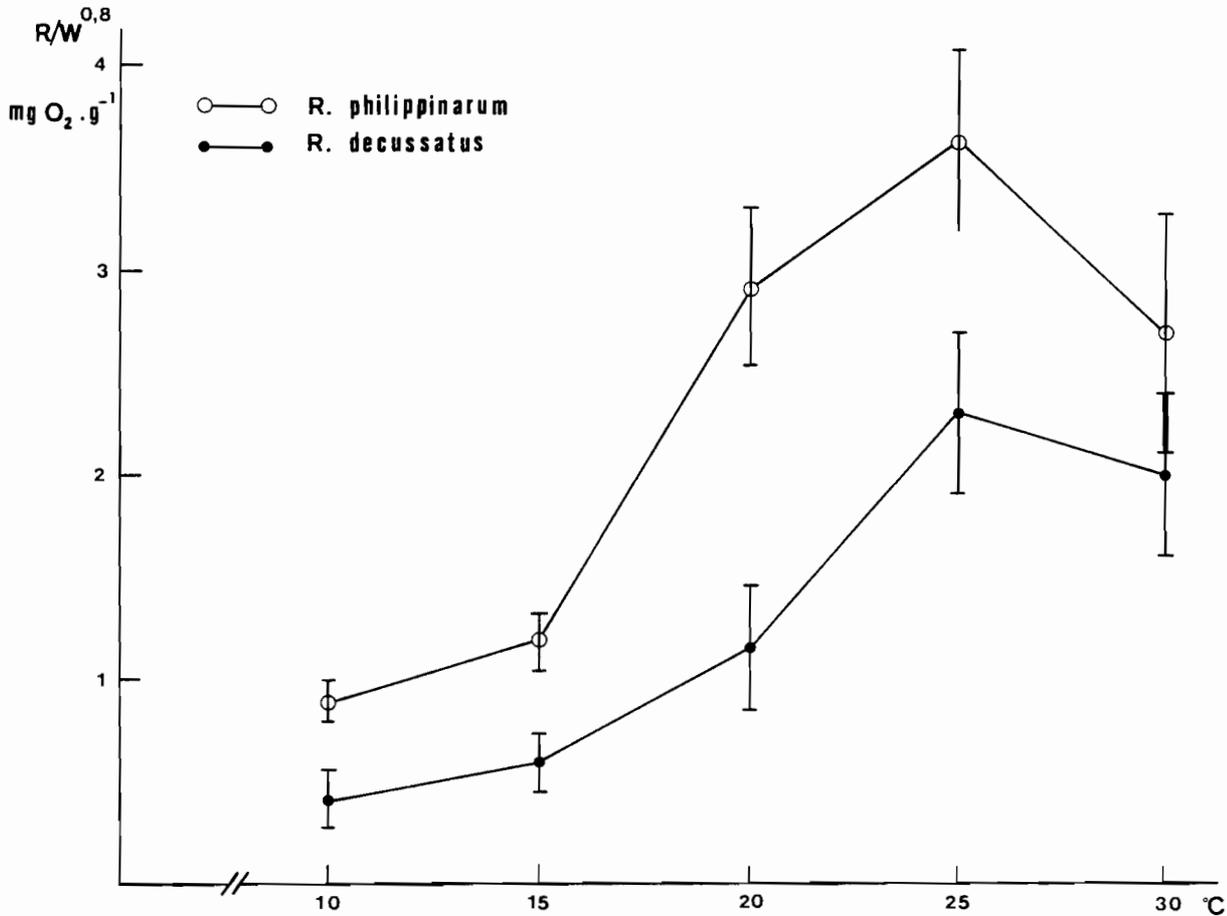


Fig. 2. — Valeurs moyennes du rapport $R/W^{0.8}$ calculé pour chaque individu aux différentes températures. Les traits verticaux représentent les intervalles de confiance à 95 %.

Average values for the weight-specific oxygen consumption, $R/W^{0.8}$ at different temperatures. Vertical bars correspond to the confidence intervals (95 %).

Tabl. II. — Valeurs de Q_{10} , calculées au moyen du rapport $R/W^{0.8}$ pour de jeunes individus de *Ruditapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum* entre 10 et 30 °C.

Q_{10} values obtained using the ratio $R/W^{0.8}$ for juveniles of *Ruditapes decussatus* and *R. philippinarum* between 10 and 30 °C.

Espèces	Intervalle de température			
	10°-15°	15°-20°	20°-25°	25°-30°
<i>Ruditapes decussatus</i>	1.93	3.77	3.01	1.17
<i>Ruditapes philippinarum</i>	1.81	5.70	1.46	0.55

DISCUSSION

La relation allométrique existant entre la consommation d'oxygène et le poids a été établie par de nombreux auteurs parmi lesquels Brody (1945),

Chassé (1972), Paloheimo et Dickie (1966) et Zeuthen (1953). La valeur de l'exposant b a donné lieu à de nombreuses discussions relatives à sa signification physiologique. Selon Brody (*op. cit.*), la valeur théorique de ce coefficient sera de 0,66 en application de la loi des surfaces. Mais de nombreux écarts ont pu être constatés par rapport à cette valeur. Kennedy et Mihursky (1972) citent des chiffres allant de 0,31 à 0,95 pour les différentes valeurs que peut prendre ce coefficient. De plus, l'exposant b est susceptible de varier en fonction de différents paramètres, tels que la taille des individus (Chassé, 1972), l'état du cycle de reproduction (Ansell, 1973), leur activité ou les conditions d'acclimatation (Dye, 1979).

Les valeurs élevées de ce coefficient pour *R. decussatus* et *R. philippinarum* sont à mettre en rapport avec une gamme de taille très restreinte, ne comprenant que des individus n'ayant atteint que le cinquième de leur taille maximale (Ansell, 1973; Chassé, 1982). Le fait que des individus de petite taille présentent des valeurs du coefficient b supé-

rieures à la moyenne peut être dû à la raison suivante : Chassé (1972) a remarqué que le caractère linéaire de la relation de régression entre les logarithmes de la consommation d'oxygène et du poids ne se vérifiait pas pour la totalité de la gamme de taille; en effet, les individus les plus âgés montrent une consommation d'oxygène inférieure à ce que laisse prévoir une telle relation.

En ce qui concerne l'effet de la température, d'une manière générale, chez les Mollusques la consommation d'oxygène croît avec l'augmentation de température jusqu'à un seuil à partir duquel les fonctions physiologiques sont perturbées et où l'on entre dans un domaine sublétal précédant les températures létales. Toutefois, chaque espèce peut présenter une sensibilité particulière aux conditions thermiques et avoir une adaptation correspondante de son métabolisme. Ainsi, Mc Lursky et Stirling (1975) ont montré que des espèces du genre *Donax* présentent une sensibilité plus grande que celle du genre *Mytilus* chez lesquelles il existe des mécanismes de compensation permettant une adaptation thermique particulièrement efficace (Widdows et Bayne, 1972).

Dans ce travail, compte tenu des conditions identiques de maintien des animaux testés (acclimatation thermique, nourriture en conditions contrôlées), on peut considérer que les deux lots de Palourdes sont tout à fait comparables, comme le montre l'évolution de leur indice de condition. Il en résulte que l'on doit conclure à une grande similitude dans la réponse métabolique en fonction de la température. Dans les deux cas, le seuil correspondant à l'optimum de la consommation d'oxygène se situe à 25 °C. Cependant, de nombreux facteurs peuvent modifier la température pour laquelle est atteint le maximum respiratoire d'une espèce. Il est possible de mettre en avant la quantité de nourriture disponible (Widdows, 1973), l'état physiologique de l'animal ou l'action de l'acclimatation saisonnière (Bayne, 1973; Bayne et Thompson, 1970). Kennedy et Mihursky (1973) ont montré pour *Mya arenaria*, *Macoma balthica* et *Mulinia lateralis*, que la température à laquelle se situe le maximum respiratoire était fonction non seulement de l'âge des individus mais aussi et surtout de la température d'acclimatation.

Certains auteurs (Koehn et Shumway, 1982) ont proposé d'évaluer les potentialités de production d'une espèce au moyen de l'intensité du métabolisme de base. En effet pour un animal en état de jeûne, l'équation du bilan énergétique se réduit aux termes suivants : $P = - (U + R)$ dans laquelle P représente la production organique, U l'excrétion et R la respiration. Le taux de filtration C, est nul en raison de l'absence de nourriture. La part d'énergie disponible pour la production organique, P, devient alors nulle et même négative, ce qui se traduit par une combustion des réserves énergétiques. Les potentialités de production d'une espèce sont donc

d'autant plus faibles que le métabolisme de base, mesuré par la respiration, est élevé.

Ceci semble en contradiction avec nos résultats, puisque *R. philippinarum*, espèce au métabolisme de base élevé, est également celle qui présente les plus grandes vitesses de croissance, et donc de production organique.

Pour tenter d'expliquer cette apparente contradiction, il faut d'abord souligner que l'intensité du métabolisme, dans le présent travail, n'a été mesurée que sur de jeunes individus, de 7 mm de longueur moyenne, et qu'il est donc hasardeux d'extrapoler ces résultats à des individus adultes, chez lesquels l'énergie disponible est utilisée préférentiellement pour la reproduction. D'autre part, l'état physiologique des individus fluctue au cours du jeûne en fonction de la qualité et de la quantité des réserves énergétiques et selon les paramètres d'environnement qui régissent les fonctions métaboliques. Enfin, les capacités de consommation et d'assimilation de la nourriture sont, comme la respiration, susceptibles de varier d'une espèce à l'autre, et ce, dans des proportions comparables.

Or, si les possibilités de croissance ne sont qu'indirectement fonction du métabolisme respiratoire, par la perte d'énergie que celui-ci représente, elles sont pas contre directement reliées à la capacité d'assimilation de la nourriture et au gain d'énergie correspondant. Contrairement à ce qu'avaient avancé Koehn et Shumway (1982), l'évaluation des termes négatifs d'un bilan énergétique, et en particulier de la respiration et de l'excrétion chez un animal en état de jeûne, ne saurait donc suffire à établir les potentialités de croissance d'une espèce ou à se livrer à des comparaisons interspécifiques sur les taux de croissance supposés.

BIBLIOGRAPHIE

- ANSELL A.D., 1973. Oxygen consumption by the bivalve *Donax vittatus* (Da Costa). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **2** : 311-328.
- BAYNE B.L., 1973. Physiological changes in *Mytilus edulis* induced by temperature and nutritive stress. *J. mar. Biol. Assoc. U.K.*, **53** : 39-58.
- BAYNE B.L., R.L. NEWELL, 1983. Physiological energetics of marine Molluscs. In the Mollusca, Vol. 4 : Physiology. Edited by K.M. Wilbur, A.S.M. Saleaddin. Academic Press, London : 407-515.
- BAYNE B.L., R.J. THOMSON, 1970. Some physiological consequences of keeping *Mytilus edulis* in the laboratory. *Helgolander Wiss. Meeresunter.* **20** : 526-552.
- BEUKEMA J.J., W. BRUIN (de), 1977. Seasonal changes in dry weight and chemical composition of the soft part of the Tellinid bivalve, *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **2** : 42-55.

- BREBER P., 1985. On growing of the carpet-shell clam (*Tapes decussatus* L.): two years' experience in Venice Lagoon. *Aquaculture*, **44** : 51-56.
- BODOY A., T. MAITRE-ALLAIN, A. RIVA, 1980. Croissance comparée de la palourde européenne (*Ruditapes decussatus*) et de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) dans un écosystème artificiel méditerranéen. *Vie marine*, **2** : 39-51.
- BRODY S., 1945. Bioenergetics and growth. Reinold, New-York, 1023 p.
- CHASSÉ C., 1972. Géométrie (similitude) et Histoire naturelle (écologie) des êtres vivants : les lois d'allométrie de la productivité biologique. Energétique autoécologique des espèces animales et de leur production. *Rev. Biomathem.*, **10** : 103-156.
- CRISP D.J., 1972. Energy flow measurements. In. *Methods for the study in marine benthos*, edited by H.D. HOMME & A.D. Mc INTYRE, Blackwell Scientific, Oxford : 197-279.
- DYE A.H., 1979. The effects of acute and long term temperature changes on the respiration of two sand-dwelling bivalves. *Comp. Biochem. Physiol.*, **63A** : 405-409.
- FAMME P., 1980. Effect of shell valve closure by the mussel *Mytilus edulis* L., on the rate of oxygen consumption in declining ambient oxygen tension. *Comp. Biochem. Physiol.*, **67A** : 167-170.
- FRY F.E.J., 1947. Effects of environment on animal activity. *Univ. Toronto Stud. Biol.*, **68** : 1-62.
- HEMMINGSEN A.N., 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Rep. Steno. Mem. Hosp. Nord. Insulinlab.*, **9** : 7-110.
- KENNEDY V.S., J.A. MIHURSKY, 1972. Effects of temperature on the respiratory metabolism of three Chesapeake Bay bivalves. *Chesapeake Sci.*, **13** : 1-22.
- KERGARIOU (de) G., D. LATROUITE, D. PERODOU, S. CLAUDE, 1981. Données sur la biologie de *Ruditapes philippinarum* et *Ruditapes decussatus* en élevage sur la côte Morbihannaise. *Int. Council. Exploit. Sea*, C.M. 1981/K : **34**, 12 p.
- KOEHN R.K., S.E. SHUMWAY, 1982. A genetic/physiological explanation for differential growth rate among individuals of the american oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Mar. Biol. Letters*, **3** : 35-42.
- MACÉ A.M., 1980. Etude expérimentale de l'écophysiologie d'un gastéropode perceur *Polinices alderi*. 2. Respiration et excrétion azotée. *Téthys*, **10** : 73-82.
- MC LUSKY D., A. STIRLING, 1975. The oxygen consumption and feeding of *Donax incarnatus* and *Donax spiculum* from tropical beaches. *Comp. Biochem. Physiol.*, **51A** : 943-947.
- PALOHEIMO J.E., L.M. DICKIE, 1966. Food and growth of Fishes. 1. A growth curve derived from experimental data. *J. fish. Res.*, **22** : 521-542.
- SAINT-FÉLIX C., J.P. BAUD, P. HOMMEBON, 1984. Diversification de la production conchylicole. Elevage de la palourde japonaise en baie de Bourgneuf. *Science et Pêche*, **344-345-346** : 2-22.
- SHUMWAY S.E., 1982. Oxygen consumption in Oysters : an overview. *Mar. Biol. Letters*, **3** : 1-23.
- SNEDECOR G.W., W.G. COCHRAN, 1956. Statistical methods. The Iowa State University Press, 534 p.
- WIDDOWS J., 1973. Effect of temperature and food on the heart rate, ventilation rate and oxygen consumption of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, **20** : 269-276.
- WIDDOWS J., B.L. BAYNE, 1972. Temperature acclimation of *Mytilus edulis*, with reference to its energy budget. *J. mar. Biol. Assoc. U.K.*, **51** : 827-834.
- WINBERG G.G., 1956. Rate of metabolism and food requirement of fishes. *Fish. Res. Bd Canada*, Transl. ser., **194**, 253 p.
- ZEUTHEN E., 1953. Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Quat. Rev. Biol.*, **28** : 1-12.
- ZWAAN (de) A., T.C.M. WIJSMAN, 1976. Anaerobic metabolism in Bivalvia (Molluscs). *Comp. Biochem. Physiol.*, **54B** : 313-324.

Reçu le 29 juillet 1985; received July 29, 1985
 Accepté le 12 octobre 1985; accepted October 12, 1985