

MODELISATION DE LA CROISSANCE DE *RUDITAPES PHILIPPINARUM* DANS UN SYSTEME EXPERIMENTAL

BENSCH A., BACHER C., BAUD J.P. et MARTIN J.L.

IFREMER, BP 133, 17390 LA TREMBLADE

RESUME : Un modèle de bilan énergétique a été appliqué à des suivis expérimentaux de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* prégrossie dans des unités expérimentales alimentées par une production primaire de *Skeletonema costatum*. Les fonctions de filtration et de respiration dépendent de la température et du poids sec individuel. L'effort de ponte a été représenté par une loi allométrique estimée sur les observations expérimentales. Le modèle simule des croissances individuelles en poids sec et en poids de coquille convertis en énergie pendant les six mois du suivi expérimental. Les prédictions du modèle sont correctes jusqu'après la ponte mais surestiment la croissance ensuite. L'hypothèse d'une seconde ponte, non décelable par le plan d'échantillonnage adopté, est avancée. Ce modèle est apparu suffisamment robuste pour justifier la prise en compte de la variabilité spatiale de la distribution de nourriture par un modèle de transport dans une étude ultérieure.

Mots clés : modèle énergétique, *Ruditapes philippinarum*, analyse de sensibilité, ponte, élevage intensif

MODELING THE GROWTH OF *RUDITAPES PHILIPPINARUM* IN AN EXPERIMENTAL SYSTEM

ABSTRACT : The growth of *Ruditapes philippinarum* was modeled with an energetic budget equation. Clams were fed with *Skeletonema costatum* in experimental units during 6 months. The filtration and respiration terms of the budget were depending on the temperature and the dry weight. The spawning effort was represented by an allometric relation derived from the experimental data. The model simulated the individual growth of the dry weight and of the shell converted into energy during the 6 months of the experiment. The results fitted well with the observations until the loss of energy due to the spawning. After that period the model overestimated the growth which was explained by another spawning loss not taken into account in the model and not noticeable with the sampling design. The model appeared precise enough to be coupled to a transport model explaining the spatial variability of food and growth in a further study.

Keys words : energetic modeling, *Ruditapes philippinarum*, sensitivity analysis, spawning, intensive rearing

INTRODUCTION

Depuis 1988, le laboratoire IFREMER de Bouin (Vendée) étudie les possibilités d'élevage intensif de la palourde Ruditapes philippinarum en vue d'un transfert technologique vers le milieu professionnel. L'objectif est de mettre au point une méthode d'élevage permettant d'obtenir en huit mois, à partir de juvéniles d'une taille d'environ 25 mm des palourdes de taille commerciale (supérieure à 35 mm) avec un rendement plus important que celui possible en milieu naturel (50 individus / m²). Ces contraintes impliquent un apport nutritif supérieur à celui présent dans l'eau de mer naturelle (culture phytoplanctonique).

Les expériences de 1988 réalisées en circuit ouvert ont permis d'évaluer la densité de palourdes, la ration alimentaire et la vitesse de l'eau d'élevage représentant le meilleur compromis entre rendement biologique et rentabilité économique. Sur ces bases, un système expérimental en circuit semi-fermé a été mis en place en 1989. Les résultats montrent une forte hétérogénéité de croissance des palourdes, liée à des problèmes de distribution de nourriture (Sévérin, 1990). En effet, l'action conjuguée du transport de particules alimentaires et de leur consommation par les bivalves peut créer un appauvrissement de la colonne d'eau en éléments nutritifs.

Ce phénomène de déplétion du milieu a été mis en évidence par Doering et Oviat (1986a) dans un mésocosme. De même, Wildish et Kristmanson (1984) montrent comment une population de moules peut épuiser la réserve de nourriture du milieu sous certaines conditions hydrodynamiques. Ils utilisent pour cela un modèle mathématique intégrant la consommation de nourriture par les mollusques et le transport particulaire. Ce type de modèle couplant un compartiment biologique et un modèle de transport a été appliqué à l'échelle d'écosystèmes naturels, notamment par Verhagen (1982), Smaal et al. (1986) ou Bacher (1989).

Afin de mieux comprendre le fonctionnement du système expérimental en circuit semi-fermé et d'interpréter la variabilité de croissance observée, on propose d'élaborer un modèle mathématique simulant les transferts d'énergie entre le milieu et les palourdes et basé sur les résultats de l'étude sur l'écophysiologie de la palourde menée par Gouletquer et al. (1989).

MATERIEL ET METHODE

1) Système expérimental

Le système expérimental est constitué d'une claire divisée en huit bassins de 32 m². La hauteur d'eau est limitée à 45 cm (Sévérin, 1990). L'espèce phytoplanctonique utilisée est la diatomée Skeletonema costatum. La concentration de phytoplancton distribuée à l'entrée des bacs et la vitesse de transit de l'eau dans les bassins sont les deux facteurs contrôlés. Les niveaux de ces deux facteurs ont été choisis de manière à obtenir une quantité de nourriture distribuée par individu et par jour de l'ordre de 10⁸ à 5.10⁸ cellules (Baud et al., 1990). Les deux niveaux de vitesse V1 = 0,11 cm/sec et V2 = 0,14 cm/sec, quoique apparemment proches, sont très différents quant au coût de leur mise en oeuvre à une échelle de bacs d'élevage professionnels. Les deux niveaux de concentration C1 et C2 choisis correspondent respectivement à des quantités de 10⁸ et 5.10⁸ cellules/palourde/24h (soit 2 à 10.10⁵ Joules/palourde/jour).

La température et la concentration phytoplanctonique ont été suivies entre les mois d'avril et de novembre 1989. La température a été mesurée de façon journalière grâce à un thermomètre mini-maxi. Le phytoplancton constitue la partie nutritionnelle prépondérante du milieu d'élevage. La chlorophylle a représenté un bon indice de quantification de la biomasse

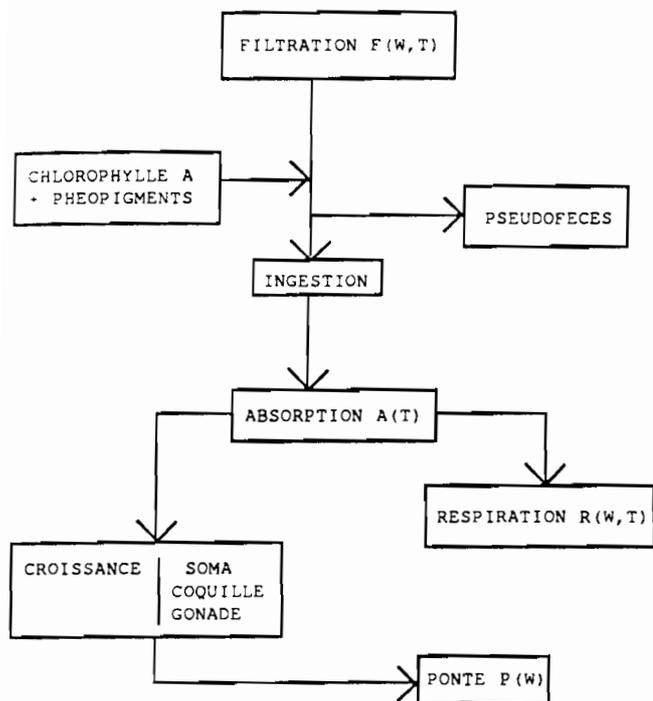


Figure 1. Modélisation des différentes fonctions intervenant dans le bilan énergétique individuel d'un mollusque filtreur. Le bilan de croissance résulte de la différence entre le terme d'absorption et le terme de respiration et dépend de deux variables environnementales: nourriture (chlorophylle a + phéopigments) et température T, et du poids sec W.

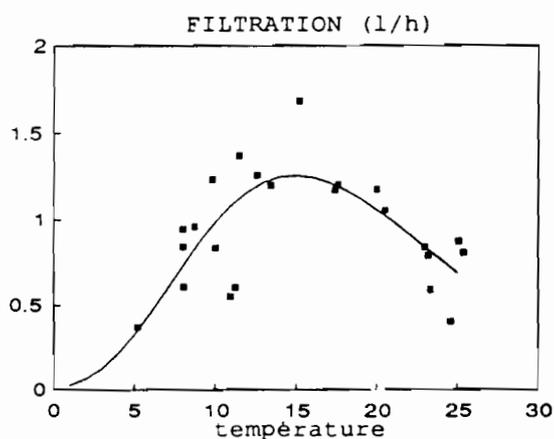


Figure 2. Relation entre la filtration (l/h) et la température pour un animal standard de 1g observée et modélisée par Gouletquer *et al.* (1989).

phytoplanctonique. Cependant, lors de son extraction, elle est très instable et se dégrade en partie en phéopigments (Suzuki et Fujita, 1986). La concentration phytoplanctonique a donc été mesurée par l'indice chlorophylle a et phéopigments. Les prélèvements ont été effectués de façon bihebdomadaire à mi-hauteur d'eau au milieu des bassins B3 et B8 correspondant aux conditions d'élevage les plus et les moins favorables (vitesse V2, resp. V1, concentration C2, resp. C1).

La densité du semis de palourdes est de 300 individus par m². Le suivi de croissance s'est fait de façon bimensuelle de Juin à Octobre 1989 au milieu des bassins afin de déterminer les périodes de ponte. En Avril et Mai, seul un prélèvement a été effectué. Dans les 2 bassins et à chaque prélèvement, 10 individus ont été mesurés et pesés. Dans chaque lot et sur 4 palourdes tirées au hasard, le poids de coquille, le poids sec sans cendre et la composition de la chair (protéines, lipides et glucides) ont été mesurés.

2) Modèle biologique

a) principe

Le modèle est basé sur une équation de bilan énergétique individuel. La croissance par unité de temps (dW/dt) convertie en équivalent énergétique est définie comme la différence entre les gains et les pertes d'énergie de l'individu pendant cet intervalle de temps. Majkowski et Waiwood (1981) estiment ainsi la biomasse consommée par une

population de poissons. Ce type de modèle est utilisé pour l'étude du fonctionnement et des capacités trophiques d'un milieu d'élevage (Bayne, 1976 ; Verhagen, 1982 ; Bacher, 1989). On s'intéresse alors à l'estimation de la quantité de nourriture consommée et l'évolution de croissance des individus (fig. 1).

Le modèle s'écrit:

$$(1) \quad dW/dt = \text{Abs} - \text{Resp} - \text{Excr}$$

, avec:

Abs : part d'énergie ingérée non rejetée sous forme de fèces (énergie traversant la paroi du tube digestif vers le milieu intérieur),

Resp : perte d'énergie due à la respiration, Excr : énergie perdue par excrétion,

où l'absorption, la respiration et l'excrétion sont des fonctions de facteurs environnementaux et de l'état physiologique de l'individu caractérisé par des paramètres comme la taille ou le poids.

b) gain d'énergie

De nombreuses études sur les bivalves filtreurs montrent que la filtration est une fonction puissance du poids sec (Mohlenberg et Riisgard, 1979 ; Bayne et Newell, 1983). Elle est aussi très influencée par la température. Laing *et al.* (1987) observent une baisse de croissance chez la palourde juvénile pour des températures supérieures à 25°C liée à une diminution de l'activité de filtration. Ces deux variables sont les 2 facteurs expliquant le mieux les fluctuations du taux de filtration (Doering *et al.*, 1986b). Le modèle que nous avons utilisé est issu des travaux de Gouletquer *et al.* (1989) effectués sur des palourdes élevées en milieu naturel. La filtration est une fonction allométrique du poids sec sans cendre W avec un optimum pour des températures de 15 à 20°C (Fig. 2):

$$\text{Filtration} = W^{\text{Allof}} \cdot \text{pf1} \cdot (T - \text{pf2})^{\text{pf3}} \cdot \exp(-\text{pf4} \cdot (T - \text{pf2}))$$

où T désigne la température (Tableau 1).

La quantité de matière ingérée est le produit de la concentration de nourriture multipliée par le volume d'eau filtrée jusqu'à un certain seuil au-delà duquel il y a rejet de nourriture (pseudofèces). D'après Sauriau (1990), l'émission de pseudofèces chez la palourde nourrie par *Skeletonema costatum* intervient à des concentra-

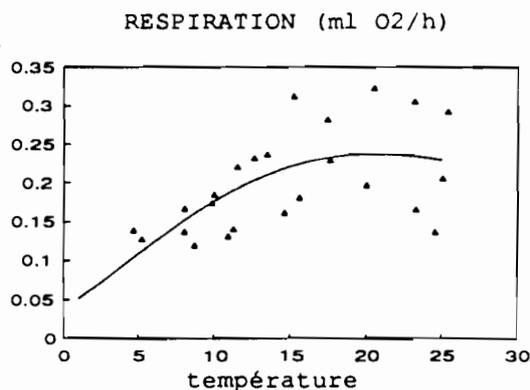


Figure 3. Relation entre la respiration (ml O₂/h) et la température pour un animal standard de 1g observée et modélisée par Gouletquer *et al.* (1989).

Paramètres	Valeur	Nature
Allof	0,321	Exposant allométrique de la filtration
Pf1	0,000112	Coefficients de la loi décrivant la filtration (l/h) d'un individu standard de 1 gr
Pf2	-2,564	
Pf3	5,008	
Pf4	0,286	de poids sec en fonction de la température
Allor	0,507	Exposant allométrique de la respiration
Pr1	0,0001065	Coefficients de la loi décrivant la respiration d'un individu (ml O ₂ /h) standard de 1 gr de poids sec en fonction de la température
Pr2	-8,099	
Pr3	3,274	
Pr4	0,11435	
Pabs	0,635	Coefficient d'absorption
Pratio	0,08	Pourcentage d'énergie de croissance affecté à la coquille
Pt1	-0,19	Coefficients allométriques de la ponte
Pt2	-1,90	
Dpt1	221 Jour	date de ponte
Cvenerch	19,2 J/mg	Coefficient de conversion énergétique de la chair
Cvenercoq	173,72 J/g	Coefficient de conversion énergétique de la coquille
Cvchla	2859 J/μg	Coefficient de conversion énergétique de la chlorophylle
CvenerO ₂	20,08 J/ml	Coefficient de conversion énergétique de l'oxygène

Tableau 1. Paramètres du modèle de croissance.

tions de 200 à 400 cellules/ml, seuil qui n'est atteint à aucun moment dans les différents bacs d'élevage de cette expérience.

L'efficacité d'absorption varie en fonction du régime alimentaire. La digestibilité est plus forte en présence d'une culture algale qu'en milieu naturel (Bayne et Newell, 1983). Cette différence peut être attribuée à une plus forte proportion de seston minéral en milieu naturel et à une digestibilité variable d'un type de nutriment à l'autre. En accord avec cette hypothèse, on trouve dans la littérature des modèles décrivant l'efficacité d'absorption comme une fonction du pourcentage de matière organique contenue dans le seston, chez la moule *Mytilus edulis* (Berry et Schleyer, 1983) ou chez la palourde (Gouletquer *et al.*, 1989). Ce dernier modèle donne pour la valeur moyenne de 45 % de seston organique

rencontrée dans les données expérimentales un rendement d'absorption de 70 %. En raison de la spécificité de ce coefficient par rapport au type d'alimentation, ce paramètre a été calibré à partir des données. Le terme d'absorption de l'équation (1) s'écrit donc comme le produit du taux de filtration, de la teneur énergétique du milieu et du coefficient d'absorption.

L'alimentation est ici contrôlée et issue d'une culture phytoplanctonique monospécifique. En conséquence, seule la source phytoplanctonique a été prise en compte dans l'évaluation de cette teneur énergétique, estimée par la somme (chlorophylle a + phéopigments) convertie en équivalent carbone par la relation (Strickland, 1960) :

1 carbone organique = 60 chlorophylle a ,

puis en énergie en appliquant le coefficient de 11.4 calories/mg de carbone (Platt et Irwin, 1973). La source de nourriture sous forme dissoute, considérée comme négligeable, n'est pas prise en compte.

c) pertes d'énergie

Les pertes énergétiques liées à l'excrétion dissoute se font principalement sous forme d'acides aminés. Le dosage des acides aminés en milieu expérimental permet de mesurer le bilan entre l'excrétion et l'absorption dissoute. Un suivi saisonnier chez la palourde (Gouletquer *et al.*, 1989) montre qu'en moyenne, ce bilan est nul et n'a donc pas été pris en compte dans cette étude.

Comme la filtration, la respiration chez les bivalves est une fonction allométrique de l'individu et dépend de la température. Mesurée de façon indirecte par le volume d'oxygène consommé, son expression énergétique nécessite l'utilisation d'un coefficient de conversion soit : 20.08 J/ml O₂ (Bayne et Newell, 1983). Le modèle retenu (Gouletquer *et al.*, 1989) est fonction de la température T et du poids sec sans cendre W avec un maximum pour des températures de l'ordre de 20 °C (Fig. 3) :

$$\text{Respiration} = W^{\text{Allor}} \cdot pr1 \cdot (T - pr2)^{pr3} \cdot \exp(-pr4 \cdot (T - pr2))$$

d) croissance

L'énergie disponible pour la croissance est partagée entre les deux compartiments chair et coquille selon un rapport fixe au cours du temps. La valeur de ce rapport (paramètre Pratio), difficile à déterminer a été calibrée par rapport aux données. Les coefficients de conversion énergétique permettant de transformer l'énergie de croissance en gain de poids sont de 173.72 J/g pour la coquille (Gouletquer et Wolowicz, 1989) et de 19.2 J/mg pour la chair sèche sans cendre (Gouletquer *et al.*, 1989).

e) ponte

La ponte se caractérise par un amaigrissement dû au largage des gamètes. La quantité d'énergie perdue (effort de reproduction) ainsi que la date de ponte varient d'une espèce à l'autre et entre individus de la même espèce. Bayne (1976) pour la moule, Bacher (1989) pour

l'huître utilisent une fonction allométrique du poids de chair sèche pour quantifier l'effort de ponte. Mann (1979) montre l'importance de la température sur le déclenchement de la gamétogénèse (température seuil) et sur son déroulement (quantité de chaleur reçue). La mesure directe de l'effort de reproduction est difficilement réalisable. Elle nécessite le déclenchement artificiel de la ponte.

Cependant, une mesure indirecte reste possible par comparaison de la relation poids sec:longueur de coquille chez les palourdes matures et les palourdes ayant pondue. Yap (1977) met en évidence une différence significative de cette relation entre les deux catégories d'individus. Le poids sec (W) s'exprime comme une fonction allométrique de

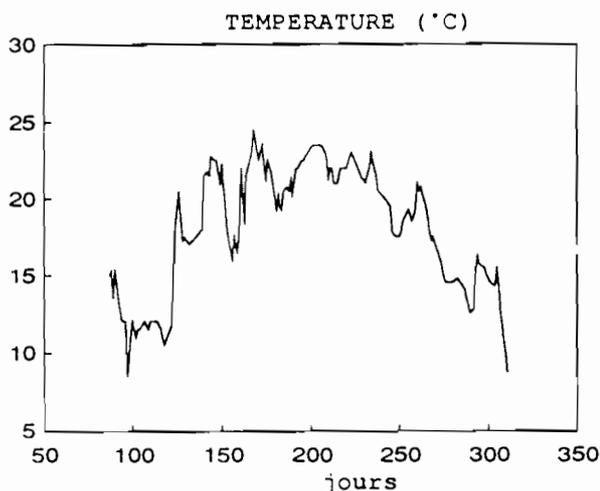


Figure 4. Suivi annuel de température de l'eau d'élevage (date 100: 10 avril 1989).

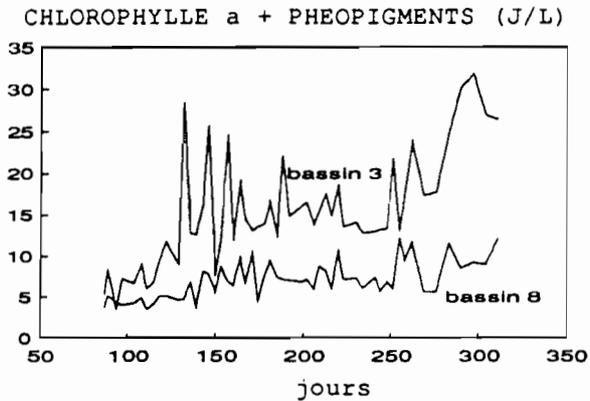


Figure 5. Suivi de la concentration en chlorophylle a + phéopigments convertie en énergie au milieu des bassins B3 et B8. Les séries annuelles sont reconstituées par interpolation linéaire entre les observations bi-hebdomadaires.

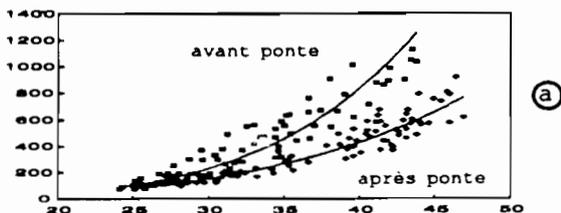
tions importantes à court terme (quelques jours). Aussi, le pas de temps choisi est de 1 jour. Une interpolation linéaire est réalisée entre deux dates d'échantillonnage. Les conditions initiales sont le poids moyen de chair sèche sans cendre (89 mg) et de coquille (1706 mg) calculés sur un échantillon de 30 individus du lot de palourdes constituant le semi en début d'expérience. Les variables de sortie du modèle sont le poids de chair sèche sans cendre et le poids de coquille, calculés à chaque pas de temps.

4) Analyse de sensibilité

Le modèle biologique proposé prend en compte différents mécanismes physiologiques. L'analyse de sensibilité a ici pour but de déterminer l'importance relative de ces divers «compartiments» et la justesse de leur formulation. Pour cela, la contribution relative de l'incertitude des divers paramètres sur l'incertitude de sortie du modèle a été estimée.

Une méthode d'analyse de sensibilité globale est utilisée selon le principe évoqué par Majkowski (1982). On fait varier simultanément des paramètres autour de leur valeur nominale de façon aléatoire. Un critère (C) correspondant à la somme des écarts d'une variable de sortie (calculée à chaque pas de temps) par rapport à la simulation nominale, mesure l'influence d'un jeu de paramètres sur le modèle. La distribution des erreurs sur chaque paramètre (P_i) est choisie normale de moyenne la valeur nominale du paramètre (P_{i0}) et d'écart-type un pourcentage de cette moyenne. Si ces erreurs sont suffisamment faibles, la réponse du modèle est alors linéaire par rapport aux paramètres d'entrée :

REGRESSION POIDS SEC (mg)/LONGUEUR DE COQUILLE



la longueur de coquille (X) :

$$W = a X^b \quad \text{avant la ponte}$$

$$W' = a' X^{b'} \quad \text{après la ponte}$$

Si l'on suppose que la différence de poids ($W-W'$) entre individus de même longueur est entièrement due à la perte des gamètes, l'estimation des paramètres a, b, a' et b' permet de modéliser la perte de poids due à la ponte comme une fonction allométrique du poids de chair sèche avant ponte :

$$\text{taux de perte} = 1 - P_{t1} \times W^{P_{t2}}$$

Les paramètres P_{t1} et P_{t2} ont été calibrés sur les données expérimentales.

3) Simulation

Les variables forçantes sont la température (moyenne journalière entre le maximum et le minimum observé) et la concentration de la colonne d'eau en chlorophylle a + phéopigments convertie en unité énergétique (Joules/litre). Comme le montrent les figures 4 et 5, ces 2 variables présentent des fluctuations

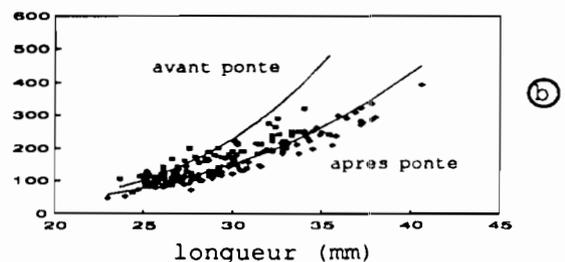


Figure 6. Relations allométriques entre le poids sec et la longueur de coquille avant et après ponte estimées sur les mesures des bassins B3 (6a) et appliquées aux données du bac B8 (6b). Ces relations permettent d'estimer l'énergie perdue par la ponte.

$$C = Y - Y_0 = \sum_{i=1}^n a_i \cdot (P_i - P_{i0})$$

Y = cumul de la variable de sortie calculée à chaque pas de temps pour le jeu de paramètres P_1, P_2, \dots, P_n .

Y_0 = cumul de la variable de sortie calculée à chaque pas de temps pour le jeu de paramètres $P_{10}, P_{20}, \dots, P_{n0}$.

a_i = coefficient de régression affecté au paramètre P_i .

Le critère C est ainsi mesuré pour nombre N de simulations. On estime alors les coefficients de régression a_i . Un coefficient de sensibilité normalisé R_i permet de comparer l'influence des différents paramètres sur le modèle.

RESULTATS

1) ponte

En utilisant les données du bassin B3, les relations allométriques suivantes ont été obtenues (Fig. 6a) :

$$\ln(W) = -9.73 + 4.49 \ln(X), \quad r = 0.88, \quad n = 95$$

$$\ln(W') = -7.25 + 3.64 \ln(X), \quad r = 0.93, \quad n = 90$$

Les deux modèles ont été validés sur les données du bassin B8 (Fig. 6b) correspondant aux conditions de croissances les plus défavorables. On en déduit l'expression du taux de perte (P) :

$$P = 1 - 1.91 W^{-0.19}$$

Une date de ponte unique au jour 221 (9 août) a été choisie pour l'application du modèle. Cette date correspond au dernier échantillon de palourdes pris en compte pour le calage du modèle $W = f(X)$ avant ponte.

2) Croissance

Les données de chlorophylle et le suivi biométrique des palourdes au milieu des bassins B3 et B8 ont été utilisés. La calibration concerne deux paramètres :

- pourcentage d'énergie disponible pour la croissance affecté à la coquille (Pratio),
- taux d'absorption (Pabs),

et a été effectuée par une méthode d'essai-erreur d'ajustement de la courbe de croissance simulée par rapport à la courbe observée.

Les travaux de suivi de croissance réalisés par Gouletquer *et al.* (1989), permettent de donner une première estimation

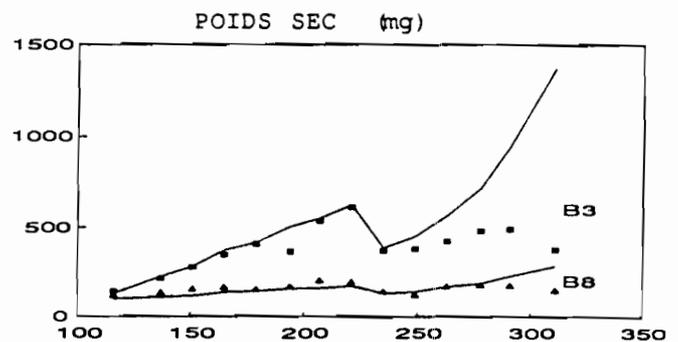


Figure 7. Croissance du poids de chair sèche individuel observée et simulée (-) au milieu des bassins B3 et B8. Le modèle est calibré sur le premier bassin et appliqué au deuxième bassin sans changement des paramètres. Les simulations sont correctement ajustées aux données jusqu'à la ponte incluse.

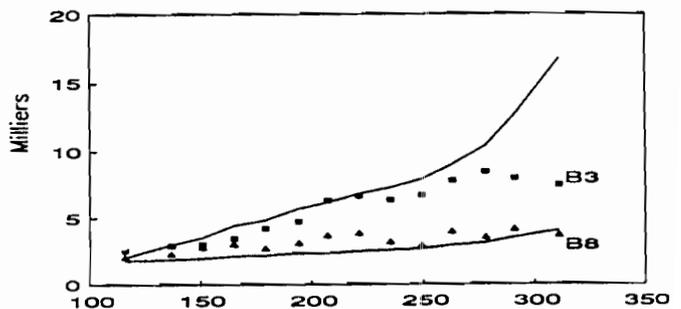


Figure 8. Simulations et observations du poids de coquille individuel dans les bassins B3 et B8.

des paramètres Pratio et Pabs, soit respectivement 12 % et 70 %. Une première simulation montre une incapacité du modèle à prédire la croissance des palourdes après la date de ponte (Fig. 7). Seules les données pré-ponte ont été utilisées dans le critère d'ajustement. Les valeurs optimisées sont relativement proches de la première estimation (Pratio = 8 % et Pabs = 64 %).

La validation du modèle biologique est effectuée sur le bassin B8 où les conditions de croissance sont peu favorables. Les résultats valident le modèle de croissance du poids de chair entre la date de mise en élevage et la période de ponte (Fig. 7) où la croissance atteint alors 200 mg. Après la ponte, l'arrêt de croissance est observé plus tardivement qu'au milieu du bassin B3.

Le poids de coquille simulé est inférieur aux observations tout au long de l'expérience (Fig. 8). Le manque de données ne nous permet cependant pas de reconsidérer les hypothèses de départ, notamment l'attribution d'un ratio fixe d'énergie de croissance attribué à la coquille au cours du temps. Le comportement général du modèle reste satisfaisant pour l'optique de ce travail, c'est à dire l'estimation de la biomasse consommée par les palourdes. Le tableau 1 donne la valeur nominale des différents paramètres du modèle.

3) Analyse de sensibilité

Deux études de sensibilité basées sur 100 simulations sont proposées en utilisant respectivement le poids sec sans cendre et le poids de coquille dans le calcul du critère (Tableau 2).

Critère calculé sur poids sec sans cendre			Critère calculé sur poids de coquille		
Paramètres	Coefficient de sensibilité	Fonction de référence	Paramètres	Coefficient de sensibilité	Fonction de référence
Pf3	22,5	F	Pf3	20,8	F
Pf4	8,9	F	Pf4	8,3	F
Pr3	7,0	R	Pr3	6,3	R
Pr4	2,0	R	Pr4	1,8	R
Pa	1,5	A	Pa	1,4	A
Pf1	1,1	F	Pf1	1,1	F
Pr1	0,7	F	Pratio	0,7	G
Allof	0,6	F	Allof	0,6	F
Pt2	0,5	P	Pr1	0,6	R
Pt1	0,4	P	Allor	0,4	R
Allor	0,4	R	Pf2	0,1	F
Pf2	0,1	F	Pt1	0,06	P
Pratio	0,1	G	Pt2	0,04	P
Pr2	0,02	R	Pr2	0,01	R

Tableau 2. Analyse de sensibilité des deux variables poids sec et poids de coquille. Les coefficients de sensibilité aux paramètres du modèle biologique sont obtenus par une méthode de Monte-Carlo à partir de 100 simulations. Pour les deux variables, on retrouve l'influence prépondérante des paramètres liés à la régulation de la filtration et de la respiration par la température. Le poids de coquille est bien plus sensible que le poids sec au paramètre décrivant le partage de l'énergie de croissance entre la chair et la coquille. Fonctions de référence: F=filtration, R=respiration, A=absorption, P=ponte, G=croissance

Dans les deux cas, on observe une influence marquée des fonctions physiologiques de filtration et de respiration sur le modèle. La valeur des coefficients de sensibilité des paramètres intervenant dans la modélisation de ces deux fonctions montre que le modèle est beaucoup plus sensible à la régulation allométrique (paramètres Allof et Allor) qu'aux fluctuations de température. Ainsi, si la forme de la relation liant filtration ou respiration à la température est une composante importante (paramètres Pf3, Pf4, Pr3 et Pr4) la faible variation du taux de ces deux fonctions entre 10 et 20°C entraîne pour les valeurs de température rencontrées, une faible sensibilité du modèle (paramètres Pf2 et Pr2).

Le coefficient de sensibilité élevé lié au taux d'absorption (Pabs) laisse suggérer qu'une

étude des facteurs environnementaux susceptibles d'intervenir dans la régulation de cette fonction pourrait améliorer la valeur prédictive du modèle, notamment la prise en compte de la fonction physiologique d'excrétion qui permettrait de différencier absorption et assimilation (assimilation = absorption - excrétion).

Contrairement au poids de coquille, l'évolution de la croissance du poids sec simulé est peu sensible au paramètre fixant le partage de l'énergie de croissance entre ces deux compartiments (paramètre Pratio). Une variation de 10% autour de sa valeur nominale a une répercussion 4 fois plus importante sur la croissance de la coquille que sur celle du poids sec. L'hypothèse formulée pour l'élaboration du modèle selon laquelle ce paramètre ne subit pas de fluctuation saisonnière, bien que discutable d'un point de vue biologique, n'a que peu d'effet sur l'évolution de la croissance du poids sec.

La sensibilité du modèle aux fluctuations des paramètres allométriques de ponte (Pt1 et Pt2) est, pour la trajectoire de croissance du poids sec, du même ordre de grandeur que celle engendrée par les fluctuations des coefficients allométriques des fonctions de filtration et de respiration, ce qui justifie l'importance que nous avons accordée à la modélisation de ce mécanisme.

DISCUSSION

La croissance individuelle de la coquille et de la chair de la palourde Ruditapes philippinarum a été simulée sur plusieurs mois dans un système intensif expérimental. La formulation des deux termes principaux de l'équation de bilan énergétique, c'est à dire la filtration et la respiration, découle de travaux réalisés dans des conditions différentes de celle rencontrées dans cette expérience en élevage intensif. Les données ont été acquises en milieu naturel et expérimental (Gouilletquer *et al.*, 1989). Cette double approche permet de corriger certaines erreurs d'estimation liées au manque d'indépendance des données environnementales en milieu naturel. Prenant en compte l'effort de reproduction, le modèle a reproduit correctement les évolutions des 2 variables dans deux bassins alimentés avec des concentrations phytoplanctoniques différentes. Cependant la croissance de la coquille a été moins bien représentée que celle de la chair. Ces deux croissances sont en fait asynchrones chez les bivalves (Hilbish, 1986). Durant la gamétogénèse la croissance de la coquille est ralentie, une grande proportion de l'énergie de croissance étant affectée à la production des gamètes. Aussi, il n'est pas parfaitement rigoureux d'utiliser un pourcentage constant de distribution de l'énergie de croissance entre chair et coquille, d'autant que la variable coquille s'est montrée sensible aux fluctuations de ce paramètre. Malgré tout, le bilan énergétique global ne dépend que très peu du bilan énergétique calculé sur la coquille, qui est de l'ordre de 10% du bilan total. La croissance est ainsi représentée principalement par la variable poids sec et la longueur, ou le poids de la coquille, ne semble pas un bon indicateur de l'état de l'individu ni de sa croissance potentielle.

Il reste à expliquer l'arrêt de croissance observé en fin d'expérimentation. La prise en compte de toute l'énergie disponible (phytoplancton - matériel détritique - bactéries) devrait accroître les performances de prédiction du modèle. La teneur en chlorophylle et phéopigments représente, en accord avec les résultats de modèles empiriques (Gouilletquer et Bacher, 1988), un bon indice des capacités de croissance de la palourde. Cependant, sa valeur comme moyen de quantification de l'énergie disponible pour les palourdes semble remise en question. Cette estimation passe par l'évaluation du rapport carbone organique / chlorophylle chez Skeletonema costatum, fixé à 60. Ce rapport subit en réalité des fluctuations saisonnières en fonction de la luminance et de la température (Yoder, 1979). En automne, lorsque la luminosité décroît, une baisse de ce rapport serait susceptible d'expliquer en partie la surestimation de la croissance observée durant cette période. D'autre part, l'énergie calculée à partir de la chlorophylle ne tient pas compte de l'énergie détritique et bactérienne. Cette énergie, lorsque

la concentration phytoplanctonique est faible, constitue un apport nutritionnel non négligeable pour les bivalves filtreurs. Héral et Deslous-Paoli (1983), Raillard (1990) estiment ainsi la teneur énergétique du matériel organique détritique et bactérien par différence entre l'énergie totale du seston organique (mesurée par les protides, lipides et glucides) et l'énergie d'origine phytoplanctonique. La valeur du coefficient d'absorption, paramètre calibré sur les données expérimentales, est en accord avec celle déterminée par Sauriau (1990) chez Ruditapes philippinarum nourrie par Skeletonema costatum. Une modification du modèle visant à considérer l'énergie d'origine détritique accessible à la palourde devrait s'accompagner d'une réévaluation de ce coefficient d'absorption. En effet, bien que non négligeable, les capacités d'absorption du matériel détritique par les bivalves restent inférieures à celles observées pour le phytoplancton (Langton et Newell, 1990), notamment en raison de sa plus grande charge en minéral (Bayne et Newell, 1983).

Une étude écophysiological de la gamétogénèse (en relation avec les facteurs jouant sur son déclenchement et sa durée) et de ses répercussions physiologiques permettrait de mieux comprendre également l'arrêt de croissance après la ponte. L'examen des courbes de croissance sur les différents bassins a révélé l'importance de la ponte sur l'évolution du poids de chair sèche. Si les données ont permis de mettre en évidence une première ponte début août, il apparaît que les palourdes élevées dans de bonnes conditions nutritionnelles (bassin B3 par exemple), ont pondu une deuxième fois en septembre (Sévérin, 1990). La faible taille des échantillons n'a cependant pas permis d'évaluer la date de cette ponte. Outre la baisse possible de la valeur énergétique du phytoplancton et l'hypothèse d'une baisse de l'activité de filtration, un amaigrissement dû à une seconde ponte pourrait expliquer la divergence entre les courbes de croissances simulée et observée après la première ponte.

Ce modèle est apparu suffisamment valide, du moins jusqu'à la première ponte, pour représenter le compartiment biologique dans un modèle plus général expliquant le gradient de croissance, lié à la consommation de nourriture, entre le début et la fin de chaque bassin. Il est ainsi prévu de coupler au modèle précédent un modèle de transport particulaire bidimensionnel comprenant un terme d'advection horizontale et un terme vertical de sédimentation des cellules phytoplanctoniques.

-
- Bacher C., 1989. Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron: couplage d'un modèle de transport particulaire et d'un modèle de croissance de l'huître Crassostrea gigas. Aquat. Liv. Resour., 2, 199-214.
- Baud J.P., 1988. Mise au point d'une stratégie de prégrossissement intensif en nourricerie, de naissains de palourdes (R. philippinarum) et d'huître (C. gigas) dans la région de la baie de Bourgneuf. Rap. IFREMER, DRV-88-031-RA/Bouin, 83 p.
- Baud J.P., Haure J., Garnier J., 1990. Effets de l'apport de phytoplancton (Skeletonema costatum) sur la croissance et les variations de la composition biochimique de la palourde japonaise, Ruditapes philippinarum cultivée en marais. Océanis (sous-presse).
- Bayne B.L., 1976. (Ed.) Marine mussels : their ecology and physiology. Cambridge University Press, Cambridge, 506 pp.
- Bayne B.L., Newell R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In, The Mollusca, 4, edited by K.M. Wilbur, A.S.M. Saleuddin, Academic Press, London, 407-515.
- Berry P.F., Schleyer M.H., 1983. The brown mussel Perna perna on the Natal coast, South Africa : utilization of available food and energy budget. Mar. Ecol. Prog. Ser., 13, 201-210.
- Brody S., 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold, New York, 1023 p.
- Doering P.H., Oviatt C.A., 1986a. Application of filtration rate models to field populations of bivalves : an assessment using experimental mesocosms. Mar. Ecol. Prog. Ser., 31, 265-275.
- Doering P.H., Oviatt C.A., Kelly J.R., 1986b. The effects of the filter-feeding clam Mercenaria mercenaria on carbon cycling in experimental marine mesocosms. J. Mar. Res., 44, 839-861.

- Gouilletquer P., Bacher C., 1988. Empirical modelling of growth of Ruditapes philippinarum by means of non linear regression on factorial coordinates. Aquat. Living Resour., 1, 141-154.
- Gouilletquer P., Heral M., Deslous-Paoli J.M., Prou J., Garnier J., Razet D. et Boromthanasart W., 1989. Ecophysiologie et bilan énergétique de la palourde japonaise d'élevage Ruditapes philippinarum. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 132, 85-108.
- Gouilletquer P., Wolowicz M., 1989. The shell of Cardium edule, Cardium glaucum and Ruditapes philippinarum : organic content, composition and energy value, as determined by different methods. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 69, 563-572.
- Héral M., Deslous-Paoli J.-M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître Crassostrea gigas et la nourriture potentielle disponible dans le bassin ostréicole : premières approches. Océanis, 9, 169-194.
- Hilbish T.J., 1986. Growth trajectories of shell and soft tissue in bivalves: seasonal variation in Mytilus edulis L. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 96, 103-113.
- Laing I., Utting S.D., Kilada R.W.S., 1987. Interactive effect of diet and temperature on growth of juvenile clams. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 113, 23-38.
- Langton C.J., Newell R.I.E., 1990. Utilization of detritus and bacteria as food sources by two bivalve suspension-feeders, the oyster Crassostrea virginica and the mussel Geukensia demissa. Mar. Ecol. prog. ser., 58, 299-310.
- Majkowski J., Waidood K.G., 1981. A procedure for Evaluating the Food Biomass Consumed by a Fish Population. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38, 1199-1208.
- Majkowski J., 1982. Usefulness and Applicability of Sensitivity Analysis in a Multispecies Approach to Fisheries Management. In Pauly, D. and Murphy G.I (eds.) Theory and management of tropical fisheries. ICLARM Conference Proceedings , 9, 360 p.
- Mann R., 1979. The effect of temperature on growth, physiology, and gametogenesis in the manila clam Tapes philippinarum. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 38, 121-133.
- Mohlenberg F., Riisgard H.U., 1979. Filtration Rate, Using a New Indirect Technique, in Thirteen Species of Suspension-Feeding Bivalves. Marine Biologie, 54, 143-147.
- Platt T., Irwin B., 1973. Caloric content of phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 18, 306-309.
- Raillard O., 1990. Modélisation du comportement nutritionnel et de croissance de l'huître japonaise Crassostrea gigas. Rap. ECOCEAN, 34 p.
- Sauriau P.M., 1990. Etude de la physiologie de la palourde japonaise cultivée en Intensif avec Skeletonema Costatum. Rap. ECOCEAN, 54 p.
- Sévérin P., 1990. Optimisation de la culture intensive de la palourde japonaise Ruditapes philippinarum (Adam, Reeve) en marais. Rap. IFREMER Bouin DRV/90, 1-50.
- Smaal A.C., Verhagen J.H.G., Coosen J., Haas H.A., 1986. Interaction between seston quantity and quality and benthic suspension feeders in the Oosterschelde, the Netherlands. OPHELIA, 26, 385-399.
- Strickland J.D.H., 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. Bull. Fish. Res. Bd. Can., 122, 1-172.
- Suzuki R., Fujita. Y., 1986. Chlorophyll decomposition in Skeletonema costatum : a problem in chlorophyll determination of water samples. Mar. Ecol. Prog. Ser., 28, 81-85.
- Verhagen J.H.G., 1982. A distribution and population model of the mussel Mytilus edulis in Lake Grevelingen. 3rd International Conf. on State-of-the-Art in Ecological Modelling, Colorado State Univ., May 24-28, 11 p.
- Wildish D.J., Kristmanson D.D., 1984. Importance to mussels of the benthic boundary layer. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 41, 1618-1625.
- Yap W.G., 1977. Population Biology of the Japanese Little-neck Clam, Tapes philippinarum, in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaiian Islands. Pacific Science, 31, 223-244.
- Yoder J.A., 1979. Effect of temperature on light-limited growth and chemical composition of Skeletonema costatum. J. Phycol., 15, 362-370.