

Interprétation des stries valvaires pour l'évaluation de la croissance de *Ruditapes decussatus* L.

Palourde européenne
Stries d'accroissement
Modèle de von Bertalanffy
Microscopie optique et électronique
Méditerranée

European carpet clam
Growth rings
von Bertalanffy's growth model
Optic and electronic microscopy
Mediterranean Sea

Fabrice GARCIA

Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille.

Reçu le 22/10/92, révisé le 22/02/93, accepté le 25/02/93.

RÉSUMÉ

La détermination de l'âge des bivalves intertidaux repose généralement sur l'identification et le comptage des stries d'arrêt hivernal de croissance. Cependant, dans les régions où la météorologie est très perturbée d'une année sur l'autre, voire au sein d'une même année, l'interprétation et l'attribution du type hivernal restent très délicates. En effet, des processus physiologiques du cycle biologique aussi importants que la gamétogénèse par exemple peuvent induire des stries pseudo-hivernales difficilement discernables des véritables stries hivernales recherchées. Grâce à l'utilisation du Microscope Électronique à Balayage, la mise au point d'un schéma d'interprétation des différents types de stries, applicable en microscopie optique, permet l'observation d'échantillons plus nombreux utiles pour établir les paramètres du modèle de croissance de von Bertalanffy pour la palourde *Ruditapes decussatus* L. du golfe de Fos.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 2, 199-203.

ABSTRACT

Interpretation of shell marks for the estimation of growth of the European carpet clam *Ruditapes decussatus* L. of the Bay of Fos (Mediterranean Sea)

Counting annual rings on shells, under favourable climatological conditions, usually permits determination of the age of many bivalves. But the application of this method becomes impossible when meteorological conditions are highly variable, as in the Bay of Fos. Annual winter rings are, in fact, often merged with other rings induced by important physiological processes like gametogenesis. When, therefore, annual rings and pseudoannual rings occur, it is impossible to distinguish between them. SEM offers a good solution to this problem, through the establishment of a scheme of interpretation. This method would also be suitable to identify the two main types of rings that could be confused in *Ruditapes decussatus* L. of the Bay of Fos, using optic microscopy on large samples. The results lead to reliable estimates of the parameters of von Bertalanffy's growth model widely used by many authors for this species.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 2, 199-203.

INTRODUCTION

De nombreux travaux démontrent l'intérêt considérable que représente l'étude des structures calcifiées de multiples animaux marins [vertèbres ou dents des mammifères (Klevezal et Kleinenberg, 1967), massifs de coraux hermatypiques (Guillaume, 1988, otolithes des poissons (Campana et Neilson, 1985 ; Troadec, 1991), tests des bivalves (Hénocque, 1977), opercules des gastéropodes (Santarelli, 1985)...]. Des informations très précieuses sur l'environnement et la biologie sont enregistrées dans les matrices calcaires, fournissant par là-même des représentations très précises de l'écologie, la climatologie, la composition du milieu des espèces fossiles et actuelles. Une synthèse des principaux résultats est fournie par Rhoads et Lutz (1980).

L'évaluation de la croissance repose généralement sur l'identification et le comptage des marques de croissance de période annuelle par l'intermédiaire de techniques de coupe ou de pelliculage de la surface des tests. Cependant, si l'attribution d'un âge par ces méthodes est relativement aisée pour certaines espèces sous certaines conditions environnementales caractérisées par l'alternance de saisons bien contrastées, il en est tout autrement pour l'espèce *Ruditapes decussatus* du golfe de Fos. En effet, la succession aléatoire d'hivers doux et rigoureux dans cette région se traduit sur les tests des bivalves par la formation de marques d'arrêt hivernal de croissance plus ou moins nettes, facilement confondues avec d'autres marques issues de processus physiologiques importants telle que la gamétogénèse par exemple. De plus, la présence de coups de vent froids et violents (Mistral) provoque durant l'été des chutes de températures très brutales (Morchid, 1987), induisant temporairement des conditions quasi-hivernales et l'apparition de marques pseudo-hivernales qui compliquent davantage l'interprétation des stries annuelles pour l'attribution de l'âge des palourdes.

Afin de lever les ambiguïtés introduites par la présence des marques pseudo-annuelles, le recours au Microscope Électronique à Balayage (MEB) permet dans un premier temps de définir un critère de différenciation des divers types de stries pour quelques individus, de façon à observer, en microscopie optique, un plus grand nombre d'échantillons utiles pour obtenir une évaluation fiable des paramètres du modèle de croissance.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Microscopie

Un lot de dix palourdes a été sélectionné pour l'examen au MEB. Le choix a porté sur des individus présentant probablement des stries de différentes natures (hivernales, gamétogénétiques ...), mais *a priori* indifférenciables en microscopie optique. Pour chacune d'entre elles, l'une des valves a été soigneusement nettoyée à l'eau douce de façon à éliminer les accumulations de sel à l'intérieur des stries, sans toutefois altérer la fine couche protidique la plus externe (periostracum). Après métallisation par dépôt d'une fine couche d'or (préparation pour le MEB), toutes les valves ainsi préparées ont été observées et photographiées au MEB au niveau des stries à analyser.

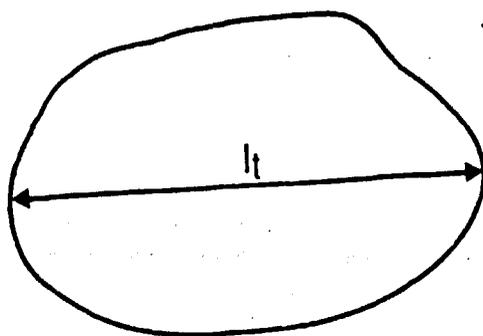
Après la mise au point d'un critère d'identification accessible en microscopie optique, 216 palourdes ont été analysées sous un grossissement (x 200) et, pour chaque individu, le comptage des stries considérées de type hivernal et donc annuelles a permis de constituer un fichier de données associant un âge à une longueur totale mesurée selon le plus grand axe (fig. 1). C'est généralement cette dimension, considérée comme la longueur standard dans les études de biométrie (Gallois, 1976 ; Nielsen, 1988), qui est préconisée pour garantir une mesure qui soit la plus précise possible.

Modèle de croissance

Le modèle de croissance le plus largement employé par les divers auteurs pour l'étude des bivalves est celui de von Bertalanffy (1938) [Antoine, 1979 ; Bachelet, 1980 ; Bodoy, 1982 ...]. Pour la palourde, et en particulier pour la population du golfe de Fos, les premières mesures avant ajustement indiquent une croissance de type exponentielle avec une tendance asymptotique (tableau), ce qui confirme ici le choix de ce modèle.

Figure 1

Longueur standard.
Standard length.



Tableau

Longueur moyenne standard (L. moy. std.) en millimètres aux différents âges.

Standard mean length (L. moy. std.) in millimetres at the different ages.

	AGES							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Effectif	29	34	64	64	17	5	2	1
L. moy. std.	17,71	32,14	40,22	46,10	50,76	55,46	62,05	70,70
Écart-type	6,22	4,87	3,24	2,53	3,32	6,86	0,96	**

La forme générale de l'équation du modèle est :

$$l_t = L_{\infty} [1 - e^{-K(t - t_0)}]$$

avec :

l_t : longueur à l'âge t (ici en millimètres)

L_{∞} : longueur théorique atteinte par un individu qui aurait atteint un âge infini

K : coefficient de Brody

t_0 : âge théorique pour lequel la longueur est nulle

t : âge (ici en années)

Les couples taille-âge obtenus sont traités par le programme B.G.C. 3 (Tomlinson, *in* Abramson, 1971) pour l'estimation des paramètres de croissance de ce modèle (K , L_{∞} , t_0) assortis de leur variance.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Définition d'un critère d'identification

Si l'on se réfère aux travaux de Davanzo (1988), appuyés sur les résultats de Kennish (1980), on trouve une approche pertinente qui consiste à s'intéresser à la vitesse de croissance avant et après la formation d'une marque afin d'en définir l'origine. Sachant qu'une diminution de la vitesse de croissance se traduit par un resserrement des stries

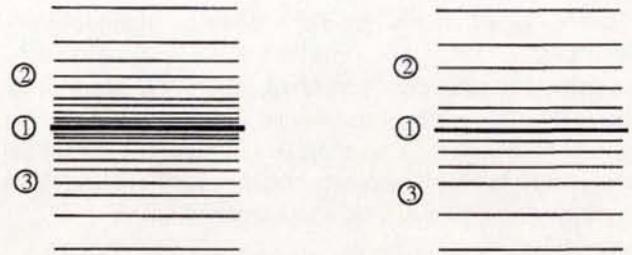


Figure 2

a : Strie d'hiver : ② zone de stries de plus en plus resserrées ; ① arrêt de croissance hivernal ; ③ zone de stries très resserrées s'espacant lentement. ; b : Strie de reproduction : ② zone de stries espacées ; ① arrêt de croissance (gamétogénèse) ; ③ zone de stries s'espacant assez vite.

a : Winter ring: ② area of rings increasingly close; ① winter growth break; ③ area of very close rings slowly separating ; b : Gametogenesis ring : ② area of widely spaced rings; ① gametogenesis break; ③ area of rings separating quite rapidly.

d'accroissement et inversement, on peut proposer un schéma général (fig. 2) d'interprétation d'une strie de type hivernal et d'une strie du type reproduction pour la palourde du golfe de Fos.

Une «strie d'hiver» profonde est précédée par une zone de stries resserrées liées aux conditions de plus en plus défavo-

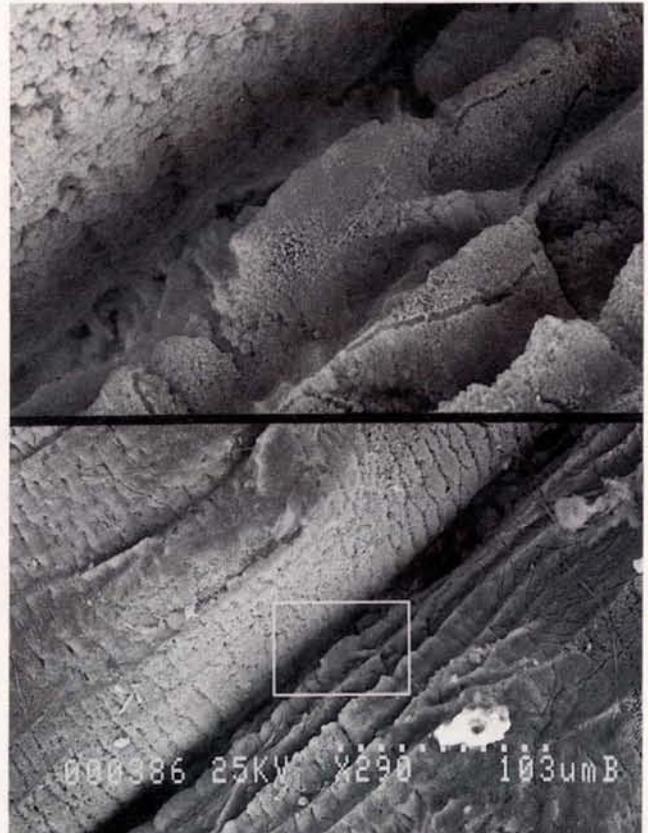
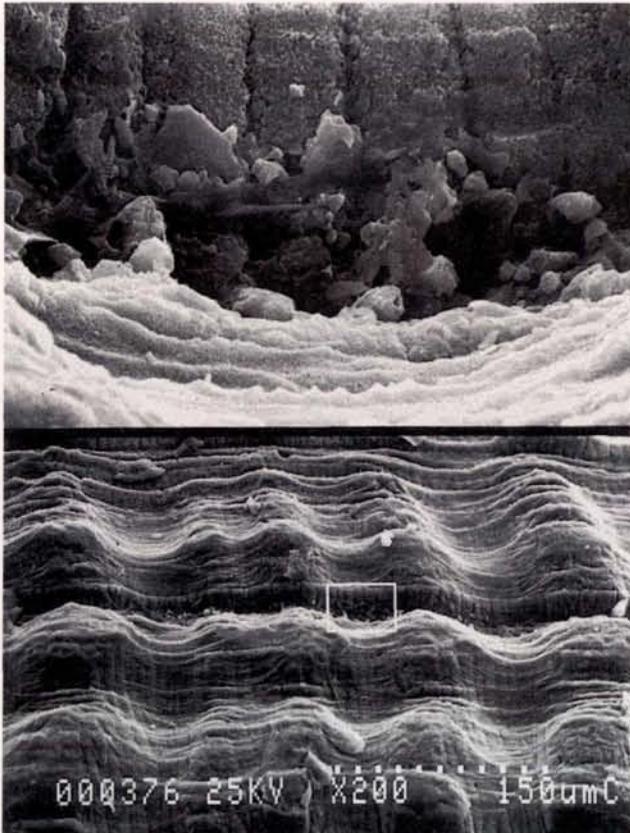


Figure 3

a : Strie d'hiver. On note sur le grossissement supérieur (x 2000) le facies de microfissures et d'accumulation de débris.; b : Strie de reproduction. On note sur le grossissement supérieur (x 1450) l'absence de débris et de microfissures.

a : Winter ring. The upper magnification (x 2000) shows the facies of microcracks and fragments; b : Gametogenesis ring. The upper magnification (x 1450) shows the absence of microcracks and fragments.

rables de température et de nourriture à cette période de l'année. Après l'arrêt hivernal de croissance durant les jours les plus froids de l'année, le retour à de meilleures conditions environnementales étant progressif, on observe une zone de stries de plus en plus espacées au fur-et-à-mesure que la vitesse de croissance s'accroît de nouveau. Ces considérations sont à la base des résultats exposés par Kennish (1980) à propos de l'espèce *Mercenaria mercenaria*.

Une «strie de reproduction» peu profonde est précédée par une zone de stries espacées traduisant des conditions de croissance favorables après l'arrêt dû à la ponte, la croissance redémarre assez vite avec de nouveau une zone de stries espacées.

Microscopie électronique

La figure 3 a montre une marque de type hivernal où l'on peut reconnaître aisément les trois zones caractéristiques proposées par le schéma général d'interprétation.

La figure 3 b illustre une marque du type reproduction également conforme au schéma et à la structure attendus.

Un indice supplémentaire de validation a également été mis en lumière par le MEB. Lors de la formation d'une marque d'hiver, le bivalve se trouve dans une phase d'arrêt ou de

ralentissement très fort de sa croissance. En conséquence, le bord distal des valves reste durant cette période longtemps en contact avec le sédiment, qui joue alors le rôle d'un abrasif. Cette abrasion provoque au niveau de la strie hivernale des faciès de microfissures, de rayures, ainsi que l'accumulation de nombreux débris dans les interstices et les cavités produites. Ces dépôts sont ensuite «emprisonnés» dans le periostracum qui les fixe efficacement (fig. 3 a : grossissement x 2000). Par opposition, quand on s'adresse à une marque de reproduction, donc au printemps ou à l'automne, le bivalve se trouve dans une phase de croissance plutôt rapide et, sitôt la ponte effectuée, la croissance redémarre assez vite. En conséquence, le bord distal des coquilles n'est que très peu abîmé du fait qu'il n'est resté que peu de temps sous l'action érosive du sédiment (fig. 3 b : grossissement x 1450).

Il était important de vérifier que, sous l'influence du microclimat perturbé du golfe de Fos, la palourde locale présentait bien cette typologie de configuration des marques de croissance. Tevez et al., in Rhoads et Lutz (1980) trouvent des résultats tout à fait similaires, dans lesquels les différentes marques annuelles et pseudo-annuelles sont distinguées à partir de coupes fines réalisées dans le plan umbo-palléal.

La figure 4 montre à un grossissement plus faible (x 102), accessible en microscopie optique, l'apparence générale des deux types de stries juxtaposées (en haut : strie de reproduction, en dessous : strie d'hiver) ; on distingue assez nettement, pour ce cas particulièrement favorable, les diverses zones caractéristiques d'identification de part et d'autre des arrêts de croissance.

Estimation du modèle de croissance

Les paramètres K , L_{∞} , t_0 et leurs écarts-types (indiqués entre parenthèses), obtenus après ajustement, sont :

$$K = 0,30 (0,037)$$

$$L_{\infty} = 65,93 (3,43)$$

$$t_0 = -0,09 (0,011)$$

soit pour le modèle :

$$l_t = 65,93 [1 - e^{-0,30(t+0,09)}]$$

L'adéquation des données au modèle est confirmée par l'analyse des résidus (longueur observée - longueur prédite), qui montre de faibles valeurs des résidus associées à une distribution aléatoire (fig. 5). Les valeurs plus élevées des résidus pour les tailles supérieures, correspondant aux âges terminaux de six à huit ans, s'expliquent par le fait que les stries de toutes natures sont de plus en plus proches et deviennent de ce fait difficilement discernables les unes des autres, induisant des erreurs plus fortes sur l'interprétation de ces âges proches de la longévité de l'espèce.

Une étude comparative de ces résultats avec d'autres méthodes d'évaluation de la croissance, comme le marquage (Garcia et Plante, 1992) et l'analyse des fréquences de taille, fera l'objet d'une note qui sera soumise prochainement.

Les bivalves intertidaux étant connus pour la variabilité de leur croissance en fonction des conditions environnementales (Menesguen et Dreves, 1987), et donc du site auquel on s'adresse (Tanabe et Oba, 1988), il était nécessaire d'établir les paramètres de ce modèle. Ces résultats sont

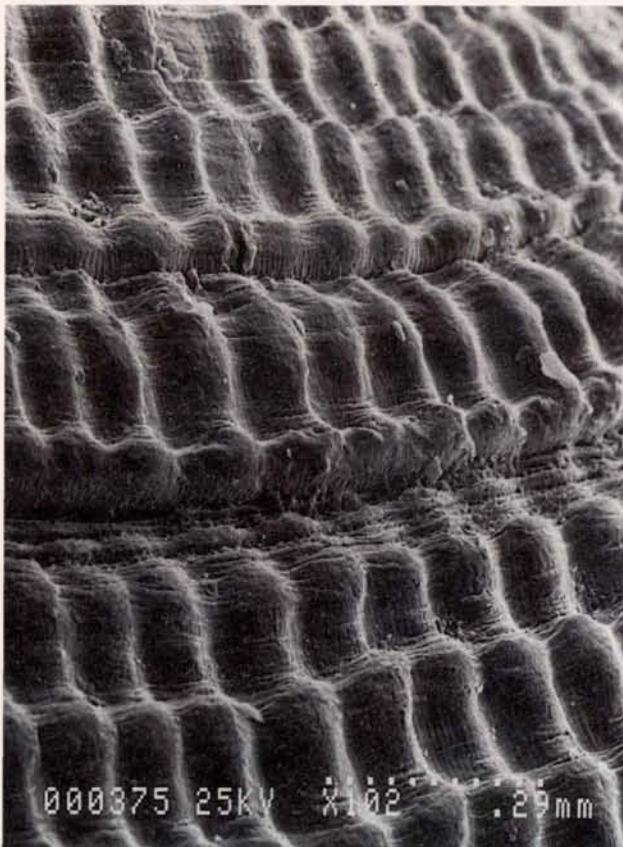


Figure 4

Juxtaposition de deux stries de types différents : a : Strie de reproduction suivie d'une reprise rapide de la croissance; b : Strie d'hiver suivie d'une zone de reprise lente de la croissance.

Juxtaposition of two different types of rings: a : gametogenesis ring followed by a sudden new beginning of the growth; b : winter ring followed by a slow new beginning of the growth.

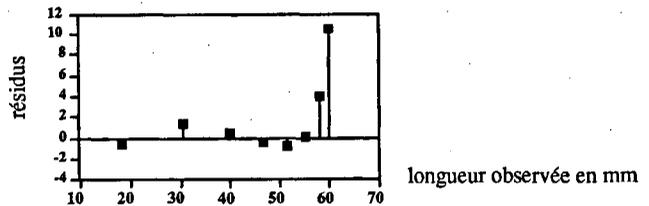
d'autant plus importants que la palourde du golfe de Fos fait l'objet d'une pêche artisanale active, et que le modèle de croissance de von Bertalanffy représente le sous-modèle requis pour les modèles plus complexes de gestion des

stocks. Une étude démographique de la population de palourdes et de l'impact de la pêche sur celle-ci est actuellement en cours sur la base des premiers résultats de croissance exposés dans le présent travail.

Figure 5

Résidus obtenus après ajustement au modèle de von Bertalanffy.

Residuals after fitting von Bertalanffy's growth model.



REFERENCES

- Abramson N.J. (1971). Computer programs for fish stock assessment. *FAO Fish. tech. Pap.*, **101**, 144 pp.
- Antoine L. (1979). La croissance de la coquille St. Jacques *Pecten maximus* L. et ses variations en Mer Celtique et en Manche. *Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France*, 148 pp.
- Bachelet G. (1980). Growth and recruitment of the Tellinid Bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde estuary (SW France). *Mar. Biol.*, **59**, 105-117.
- von Bertalanffy L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquires on growth law II). *Human Biol.*, **10**, 2, 181 - 213.
- Bodoy A. (1982). Croissance saisonnière du bivalve *Donax trunculus* L. en Méditerranée nord-occidentale (France). *Malacologia*, **22**, 1-2, 353-358.
- Campana S.E. et J.D. Neilson (1985). Microstructure of fish otoliths. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **42**, 1014-1032.
- Davanzo F. (1988). Les stries de croissance de la coquille des bivalves : comparaison dans différents types d'environnements littoraux. *Thèse d'État, Université Claude Bernard Lyon I, France*, 260 pp.
- Gallois D. (1976). Biométrie des palourdes *Venerupis decussata* L. et des clovises *Venerupis aurea* Gmelin de l'étang de Thau (Hérault). *Annls Soc. Linn. Bordeaux*, **6**, 1-6, 11-24.
- García F. et R. Plante (1992). Utilisation d'un marquage naturel par la bauxite pour l'évaluation de la croissance de *Ruditapes decussatus* L. du golfe de Fos. *C.r. Acad. Sci., Paris*, **3**, 157 (sous presse).
- Guillaume M. (1988). La croissance du squelette de *Porites lutea* sclérectiniaire hermatypique, sur le récif frangeant de la saline île de la Réunion, Océan Indien. *Thèse d'État, Université Aix-Marseille II Station Marine d'Endoume, France*.
- Hénocque Y. (1977). Étude de la croissance des mollusques bivalves par examen des stries d'accroissement de leur coquille *Tridacna maxima Tapes decussatus*. *Thèse, École Pratique des Hautes Études, Paris V, France*.
- Kennish M.J. (1980). Shell microgrowth analysis, *Mercenaria mercenaria* as a type of example for research in population dynamics. in: *Skeletal growth of aquatic organisms*, D.C. Rhoads and R.A. Lutz, éditeurs. Plenum Press, 1, 41-64.
- Klevezal G.A. et S.E. Kleinenberg (1967). Age determination of mammals from annual layers in teeth and bones. *Trans. Rus., Israel Prog. Sci. Transl., Jerusalem, 1969, IPST Cat. N° 5433*, 128 pp.
- Menesguen A. et L. Dreves (1987). Sea-temperature anomalies and population dynamics variations: effects on growth and density of three bivalves. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **36**, 11-21.
- Morchid A. (1987). La reproduction des moules *Mytilus galloprovincialis* Lmk. en élevage dans le golfe de Fos. *Thèse de 3^{ème} cycle, Université Aix-Marseille II*.
- Nielsen M.V. (1988). The effect of temperature on the shell-length growth of juvenile *Mytilus edulis* L. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **123**, 227-234.
- Rhoads D.C. et R.A. Lutz (1980). *Skeletal growth of aquatic organisms. Biological Records of Environmental Change*. Plenum Press, New York and London, 750 pp.
- Santarelli L. (1985). Détermination de l'âge et de la croissance de *Buccinum undatum* L. (Gasteropoda: Prosobanchia) à l'aide des isotopes stables de la coquille et de l'ornementation operculaire. *Oceanologica Acta*, **8**, 2, 221-229.
- Tanabe K. et T. Oba (1988). Latitudinal variation in shell growth patterns of *Phacosoma japonicum* (Bivalvia: Veneridae) from the Japanese coast. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **47**, 75-82.
- Troadec H. (1991). Reconnaissance de structures sur des pièces calcifiées par imagerie numérique dans un but de suivi d'un stock halieutique. *Thèse de Doctorat de Biomathématiques, Université Paris VII*, 185 pp.