

# Variations saisonnières du bilan énergétique chez les individus d'une population de *Chlamys varia* (L.) : Bivalvia, Pectinidae

*Chlamys varia*  
Pétoncle noir  
Pectinidae  
Bilan énergétique  
Rendement de production

*Chlamys varia*  
Black scallop  
Pectinidae  
Bioenergetics  
Net-growth efficiency

M. S. Shafee <sup>a</sup>, A. Lucas <sup>b</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire de Zoologie, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, BP n° 704, Rabat-Agdal, Maroc.

<sup>b</sup> Laboratoire de Zoologie, Aquaculture et Pollutions marines, Faculté des Sciences et Techniques, 6, avenue Le Gorgeu, 29283 Brest Cedex, France.

Reçu le 4/12/81, révisé le 11/2/82, accepté le 25/2/82.

## RÉSUMÉ

Les quantités d'énergie assimilées par les individus de cinq groupes d'âge d'une population de pétoncles noirs, *Chlamys varia* (L.), du banc de Lanvéoc en rade de Brest, ont été établies chaque mois pendant la période 1976-1978. Les pétoncles ont assimilé plus d'énergie au printemps, en été et en automne que pendant l'hiver. Les valeurs mensuelles du rendement de production, qui peut être considéré comme un indice de condition, ont été maximales au printemps et en automne, tandis qu'elles ont été, pour la plupart des groupes d'âge, faiblement négatives en été et fortement négatives en hiver. Les causes des valeurs négatives sont supposées différentes pour les deux saisons concernées. Les valeurs annuelles du rendement de production décroissent en fonction de l'âge des individus. Au contraire, l'effort de reproduction est d'autant plus élevé que les individus sont plus âgés.

*Oceanol. Acta*, 1982, 5, 3, 331-338

## ABSTRACT

Seasonal variation of the energy budget in individual animals from a population of *Chlamys varia* (L.): Bivalvia, Pectinidae.

The amount of energy assimilated during each month by individual scallops of five different age groups was calculated for a population of *Chlamys varia* (L.) in the Bay of Brest, France, during the period 1976-1978. The scallops were found to assimilate more energy during the spring, summer and autumn than during the winter. Monthly values of net-growth efficiency, which may be considered as an index of condition, were at their maximum during the spring and autumn. In most age groups, negative values of net-growth efficiency were observed during both summer and winter, and were most pronounced during the winter months. It is postulated that the negative values during these two seasons may well have different causes. During the two years covered by the study, the annual net-growth efficiencies of individual scallops were found to decrease, and their reproduction efficiency to increase, with age.

*Oceanol. Acta*, 1982, 5, 3, 331-338

## INTRODUCTION

Selon Slobodkin (1962), un des moyens de connaître le rôle d'une population spécifique dans un écosystème donné, est d'évaluer le flux d'énergie qui passe à travers cette population au cours d'une année, en tenant compte

des fluctuations saisonnières. En effet, tous les échanges entre les organismes d'une biocénose et le milieu, peuvent s'interpréter en termes de pertes ou de gains d'énergie en fonction du temps.

D'après les travaux de pionniers comme Lindman (1942) et Brody (1945), et les synthèses de Phillipson (1966), Mann (1969), Crisp (1971) et Lamotte (1973), les bilans énergétiques (au niveau de l'individu ou au niveau de la population) ont été formulés selon une codification internationale :

$$C = NA + A \quad (1)$$

où C correspond à l'énergie consommée, NA à l'énergie non-assimilée.

$$A = P + R \quad (2)$$

où P est l'énergie produite (croissance, reproduction, sécrétions), R l'énergie dissipée par le catabolisme qui est évalué par la respiration (il va de soi que cette mesure inclue les mouvements, en réalité peu fréquents chez cette espèce quasi sédentaire).

Dans la présente étude, consacrée à une population subtidale du mollusque bivalve *Chlamys varia* (L.), l'évaluation de C et NA n'a pas été possible. En conséquence, seule la formule (2) a été utilisée. Dans celle-ci, pour exprimer la production P, les éléments suivants ont été retenus :

$P_b$ , énergie nécessaire à la croissance des tissus (biomasse);

$P_c$ , énergie nécessaire à la croissance de la matière organique de la coquille;

$P_r$ , énergie nécessaire à la reproduction (gamètes émis);

$P_{by}$ , énergie nécessaire à la sécrétion de byssus.

Une autre sécrétion, celle de mucus, existe aussi chez ce mollusque, mais dans cette étude elle a été considérée comme énergie non-assimilée (selon Crisp, 1971). En définitive, la formule suivante a été adoptée :

$$A = P_b + P_c + P_r + P_{by} + R \quad (3)$$

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

La population de *Chlamys varia* (L.) étudiée se localisait dans le banc de Lanvéoc en rade de Brest, où les prélèvements ont été limités à une aire d'environ 360 000 m<sup>2</sup>. Ils ont eu lieu, mensuellement, d'avril 1976 à mars 1978, par dragages. Cette population est constamment immergée (de 6 à 9 m aux plus basses mers, le marnage étant de 8 m). Les animaux ont été classés en 5 groupes définis par le nombre d'anneaux d'arrêt de croissance, du groupe 0 (pétoncles sans anneau) au groupe 4 (pétoncles avec 4 anneaux et plus). Shafee (1980) a déjà étudié la croissance absolue des pétoncles de la population considérée, pour chaque groupe et pour chaque mois pendant la période de cette étude, en prenant pour référence la hauteur H de la coquille. Ces valeurs établies mensuellement apparaissent dans les formules générales sous la forme  $H_{(t)}$  et  $H_{(t+1)}$ . Dans la présente étude, pour calculer les paramètres énergétiques, on a utilisé les relations unissant les valeurs de H aux différents poids secs et consommations d'oxygène, relations qui ont été établies dans deux publications précédentes (Shafee, 1981; 1982).

### Énergie utilisée pour la croissance des tissus ( $P_b$ )

L'énergie utilisée pour la croissance des tissus a été calculée chez les animaux de chaque groupe lors de chaque prélèvement mensuel, de la façon suivante :

$$\Delta W_b = W_{b(t+1)} - W_{b(t)} \quad (4a)$$

$$P_b = K \Delta W_b \quad (4b)$$

où :  $\Delta W_b$  est le changement de poids sec de tissu au cours de la période allant de  $t$  à  $t+1$ ;  $W_{b(t)}$  le poids sec au temps ( $t$ ) et  $W_{b(t+1)}$  le poids sec au temps ( $t+1$ ).

$W_{b(t+1)}$  et  $W_{b(t)}$  ont été calculés à partir de  $H_{(t)}$  et  $H_{(t+1)}$  en utilisant les relations taille-poids secs établies par Shafee (1981). K est la valeur calorifique du poids sec de tissu pendant le mois d'observation (Shafee, 1981).

### Énergie utilisée pour la formation de la coquille ( $P_c$ )

L'augmentation de matière organique dans la coquille, entre deux prélèvements, a été calculée comme suit :

$$\Delta W_c = W_{c(t+1)} - W_{c(t)} \quad (5a)$$

$$P_c = \Delta W_c \times C_0 \times 5,5 \quad (5b)$$

où :  $\Delta W_c$  est le changement de poids sec total de la coquille, en grammes, pendant la période allant de ( $t$ ) à ( $t+1$ );

$W_{c(t)}$  le poids total de la coquille au temps ( $t$ ) et  $W_{c(t+1)}$  le poids total de la coquille au temps ( $t+1$ ).

$W_{c(t)}$  et  $W_{c(t+1)}$  ont été déterminés à partir de  $H_{(t)}$  et  $H_{(t+1)}$  en utilisant la relation taille-poids de la coquille (Shafee, 1981).

$C_0$  est la proportion de matière organique dans la coquille (cf. Résultats), laquelle a été calculée en brûlant des coquilles au four (Shafee, 1979). On a pris 5,5 kcal/g comme valeur calorifique de la matière organique de la coquille, conformément aux indications de Morrowitz (1968).

### Énergie utilisée pour la production de byssus ( $P_{by}$ )

Le coût énergétique pour la production de byssus a été calculé à l'aide des équations suivantes :

$$\Delta W_{by} = W_{by(t+1)} - W_{by(t)} \quad (6a)$$

$$P_{by} = \Delta W_{by} \times B_0 \times 5,5 \quad (6b)$$

où :  $\Delta W_{by}$  est l'augmentation de poids du byssus pendant la période allant de ( $t$ ) à ( $t+1$ );

$W_{by(t)}$  est le poids du byssus au temps ( $t$ ) et  $W_{by(t+1)}$  est le poids du byssus au temps ( $t+1$ ).

$W_{by(t+1)}$  et  $W_{by(t)}$  ont été calculés à partir de  $H_{(t)}$  et  $H_{(t+1)}$  en utilisant la relation entre la taille et le poids du byssus (cf. Résultats);  $B_0$  est la proportion de matière organique du byssus (cf. Résultats), et 5,5 est l'estimation de l'équivalent calorifique en kilocalories/gramme de la matière organique (Morrowitz, 1968). La relation taille-poids du byssus et la proportion de matière organique dans le byssus ont été déterminées en se référant à l'étude de Shafee (1979) sur *Perna viridis*.

### Énergie utilisée pour la reproduction (P)

Le coût énergétique pour les émissions de gamètes de *C. varia*, pendant la période d'étude (1976-1978) a déjà été calculé (Shafee, Lucas, 1980). Les résultats de l'étude citée ci-dessus ont été utilisés ici.

### La perte d'énergie par la respiration (R)

L'énergie dissipée par la respiration a été calculée comme suit :

$$R = 0,00483 \times \dot{M}_{O_2} \times 24 \times J \quad (7)$$

où : 0,00483 est le nombre de kilocalories dissipées par millilitre de  $O_2$  consommé (Dame, 1972);  $\dot{M}_{O_2}$  est la consommation d'oxygène, exprimée en millilitres/heure; 24 est le nombre d'heures par jour pendant lesquelles un pétoncle est submergé; J est le nombre de jours entre deux observations successives.

$\dot{M}_{O_2}$  a été calculé en millilitres à partir des équations suivantes (Shafee, 1982) :

— pour les adultes :

$$\dot{M}_{O_2} = (-89,92 + 23,37 T + 1183,76 G + 134,40 F) W_{bm}^{0,718} \quad (8a)$$

— pour les juvéniles :

$$\dot{M}_{O_2} = -22,94 + 309,40 W_{bm} + 3,55 T + 10,25 F \quad (8b)$$

Dans ces équations, T est la température du milieu lors du prélèvement; G est l'indice gonadique des animaux, F est la quantité de nourriture (égale à 1 pendant l'automne, l'été et le printemps, et égale à 0 pendant l'hiver);  $W_{bm}$  est le poids sec des tissus.

Pour chaque groupe d'âge, le poids moyen ( $W_{bm}$ ), entre deux observations aux temps (t) et (t+1), a été calculé de la façon suivante :

$$W_{bm} = \frac{W_{b(t)} + W_{b(t+1)}}{2}$$

## RÉSULTATS

### Calcul de $C_0$

Le pourcentage de matière organique,  $C_0 \times 100$ , par gramme de coquille, varie irrégulièrement entre 2,21 et 3,05 sans qu'il y ait influence de la saison ou de l'âge de l'individu. Aussi les résultats des 300 exemplaires examinés ont été regroupés : la moyenne obtenue est de 2,79 % avec 0,016 comme intervalle de confiance à 95 %.

### Calcul de $W_{by}$

Les données obtenues aux différentes saisons pour le poids sec du byssus ( $W_{by}$ ) et la hauteur de la coquille (H) ont été comparées selon la méthode d'analyse de covariance (Snedecor, Cochran, 1967), de façon à voir s'il existe des variations saisonnières dans la relation

d'allométrie  $W_{by} = a H^b$ . Aucune différence significative n'ayant été trouvée entre les quatre saisons, l'ensemble de 100 paires de données ont été regroupées et ont permis d'établir la relation suivante :

$$\text{Log } W_{by} = -13,8620 + 2,0562 \text{ Log } H$$

avec un intervalle de confiance à 95 % de 2,0425 pour l'ordonnée à l'origine, de 0,4201 pour la pente, et un coefficient de corrélation de 0,75.

### Calcul de $B_0$

A partir de 25 échantillons, la proportion de matière organique dans le byssus a été  $B_0 = 0,8125$ , avec un intervalle de confiance à 95 % de 0,1068.

### Calcul de l'énergie assimilée

Les éléments pour le calcul de l'énergie assimilée ont été portés sur un tableau consacré à chaque groupe d'âge. Il y a donc 5 tableaux (de 1 à 5) concernant successivement les groupes 0, 1, 2, 3 et 4. Sur chaque tableau, on trouve les valeurs mensuelles pendant deux années consécutives d'observation à partir d'avril (1976-1977 et 1977-1978).

En se référant à l'équation (3), on trouve successivement sur chaque tableau, les valeurs détaillées de la production P, de la respiration R et de l'assimilation A calculées comme indiqué dans la rubrique « Matériel et Méthodes », et que l'on peut résumer comme suit :

Les valeurs de  $P_b$  ont été obtenues à partir des équations (4a et b) et des données originales de Shafee (1981); celles de P à partir des équations (5a et b), en utilisant, d'une part, les données de Shafee (1981) et, d'autre part, les valeurs de  $C_0$  comme établi ci-dessus; celles de  $P_{by}$  à partir des équations (6a et b) et des valeurs de  $W_{by}$  et  $B_0$  comme établi ci-dessus; celles de R, à partir des résultats de Shafee et Lucas (1980); celles de A à partir des équations (8a) pour le groupe 0 et (8b) pour les autres groupes d'âges et, dans les deux cas, à partir des données originales de Shafee (1982).

La colonne de droite (% P/A) des tableaux 1 à 5 indique, pour chaque mois, le « rendement de production » (Lamotte, 1973), c'est-à-dire le pourcentage d'énergie assimilée utilisée pour la croissance somatique et gonadique. Enfin, pour chaque année, les valeurs annuelles du rendement de production de chaque groupe d'âge ont été calculées par addition des valeurs mensuelles.

Les valeurs mensuelles de l'énergie assimilée, A, sont représentées, pour chaque groupe d'âge, sur la figure 1.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

En utilisant des unités identiques pour la respiration et la croissance, comme l'a proposé Brody (1945), il est possible de les additionner pour déterminer la quantité d'énergie A, assimilée par les animaux (voir tableaux 1 à 5). Or, une des méthodes pour comprendre où se répartit l'énergie assimilée dans l'animal, est de calculer

Tableau 1

Bilan énergétique saisonnier, exprimé en kilocalories, chez *Chlamys varia* du groupe 0.

Seasonal variation in different energy parameters (kcal.) of *Chlamys varia* belonging to group 0.

1976-1977								
Mois	P <sub>b</sub>	P <sub>r</sub>	P <sub>by</sub>	P <sub>r</sub>	P	R	A	% P/A
Avril	0,006 5	0,001 0	-	-	0,007 5	0,032	0,039 5	18,99
Mai	0,008 0	0,002 0	0,000 1	-	0,010 1	0,055	0,065 1	15,52
Juin	0,020 0	0,008 0	0,000 2	-	0,028 1	0,105	0,133 1	21,11
Juillet	0,028 2	0,047 0	0,000 9	-	0,076 1	0,157	0,233 1	32,65
Août	0,008 0	0,031 0	0,000 5	-	0,039 5	0,369	0,409	9,66
Septembre	0,273 5	0,045 0	0,000 6	0,017 1	0,336 2	0,277	0,613 2	54,83
Octobre	0,322 6	0,089 0	0,001 1	-	0,412 7	0,449	0,861 7	47,89
Novembre	0,071 1	0,088 0	0,001 0	-	0,160 1	0,442	0,602 1	26,59
Décembre	0,095 2	0,026 0	0,000 3	-	0,121 5	0,157	0,278 5	43,66
Janvier	0,248 3	0,016 0	0,000 2	-	0,264 5	0,270	0,534 5	49,49
Février	-0,073 9	0,007 0	-	-	-0,066 9	0,155	0,088 1	-75,94
Mars	-0,118 1	0,001 0	-	-	-0,119 1	0,150	0,030 9	-385,44
TOTAL	0,889 4	0,361	0,004 9	0,017 1	1,272 4	2,618	3,890 4	

Rendement de production annuel = 32,71 %

1977-1978								
Mois	P <sub>b</sub>	P <sub>r</sub>	P <sub>by</sub>	P <sub>r</sub>	P	R	A	% P/A
Avril	0,003 0	0,003 0	0,000 1	-	0,006 1	0,035	0,041 1	14,84
Mai	0,099 5	0,009 0	0,000 2	-	0,108 7	0,106	0,214 7	50,63
Juin	0,033 6	0,030 0	0,000 6	-	0,064 2	0,177	0,241 2	20,62
Juillet	0,314 1	0,019 0	0,000 3	-	0,333 4	0,235	0,568 4	58,66
Août	0,259 0	0,029 0	0,000 5	-	0,288 5	0,242	0,530 5	54,38
Septembre	0,050 6	0,049 0	0,000 7	0,011 8	0,112 1	0,480	0,592 1	18,93
Octobre	0,463 4	0,131 0	0,001 6	-	0,596	0,417	1,013	58,84
Novembre	-	0,072 0	0,000 8	-	0,072 8	0,720	0,792 8	9,18
Décembre	0,030 6	0,014 0	0,000 1	-	0,044 7	0,177	0,221 7	20,16
Janvier	-0,052 4	0,013 0	0,000 1	-	-0,039 3	0,269	0,229 7	-17,11
Février	0,008 6	0,007 0	0,000 1	-	0,015 7	0,137	0,152 7	10,28
Mars	-0,005 5	0,004 0	-	-	-0,001 5	0,213	0,211 5	-0,71
TOTAL	1,204 5	0,380 0	0,005 1	0,011 8	1,601 4	3,208 0	4,809 4	

Rendement de production annuel = 33,30 %

Tableau 2

Bilan énergétique saisonnier, exprimé en kilocalories, chez *Chlamys varia* du groupe 1.

Seasonal variation in different energy parameters (kcal.) of *Chlamys varia* belonging to group 1.

1976-1977								
Mois	P <sub>b</sub>	P <sub>r</sub>	P <sub>by</sub>	P <sub>r</sub>	P	R	A	% P/A
Avril	0,499 1	0,023 0	0,000 3	-	0,522 4	0,376 5	0,898 9	58,12
Mai	0,679 0	0,043 0	0,000 5	-	0,722 5	0,674 0	1,396 5	51,74
Juin	-0,305 9	0,043 0	0,000 4	0,106 5	-0,246 0	1,022 2	0,776 2	-31,69
Juillet	0,407 3	0,037 0	0,000 3	-	0,444 6	1,077 8	1,522 4	29,20
Août	-0,056 1	0,032 0	0,000 7	-	-0,023 4	2,259 9	2,236 5	-1,05
Septembre	0,253 8	0,069 0	0,000 4	0,094 7	0,417 9	0,978 9	1,396 8	29,92
Octobre	0,420 8	0,045 0	0,000 8	-	0,466 6	1,200 1	1,666 7	28,01
Novembre	-0,328 7	0,094 0	0,000 2	-	-0,234 5	1,008 3	0,773 8	-30,31
Décembre	-0,163 6	0,029 0	-	-	-0,134 6	0,318 3	0,183 7	-73,27
Janvier	0,126 4	0,006 0	-	-	0,132 4	0,319 1	0,451 5	29,32
Février	-0,120 7	0,002 0	-	-	-0,118 7	0,282 2	0,163 5	-72,60
Mars	-0,090 1	0,003 0	-	-	-0,087 1	0,208 5	0,121 4	-71,75
TOTAL	1,321 3	0,426	0,003 6	0,111 2	1,862 1	9,725 8	11,587 9	

Rendement de production annuel = 16,07 %

1977-1978								
Mois	P <sub>b</sub>	P <sub>r</sub>	P <sub>by</sub>	P <sub>r</sub>	P	R	A	% P/A
Avril	-0,011 8	0,028 0	0,000 3	-	0,016 5	0,340 3	0,356 8	4,62
Mai	1,208 0	0,066 0	0,000 6	-	1,274 6	1,111 9	2,386 5	53,41
Juin	-0,053 3	0,040 0	0,000 4	0,064 2	0,051 3	1,309 0	1,360 3	3,77
Juillet	0,567 1	0,028 0	0,000 3	-	0,595 4	1,115 6	1,711 0	34,80
Août	0,019 5	0,020 0	0,000 2	-	0,039 7	1,294 3	1,334 0	2,98
Septembre	0,007 3	0,037 0	0,000 3	0,140 7	0,188 4	1,264 9	1,453 3	12,96
Octobre	0,052 8	0,054 0	0,000 5	-	0,107 3	0,959 5	1,066 8	10,06
Novembre	-0,301 2	0,038 0	0,000 3	-	-0,262 9	0,763 8	0,500 9	-52,49
Décembre	-0,127 3	0,012 0	0,000 1	-	-0,145 2	0,614 3	0,469 1	-30,95
Janvier	-0,093 6	0,011 0	0,000 1	-	-0,082 5	0,466 7	0,384 2	-21,47
Février	-0,040 7	0,002 0	-	-	-0,038 7	0,230 8	0,192 1	-0,15
Mars	-0,000 5	0,005 0	-	-	0,004 5	0,348 7	0,353 2	1,27
TOTAL	1,196 3	0,341 0	0,003 1	0,204 9	1,745 3	9,819 8	11,565 1	

Rendement de production annuel = 15,09 %

Tableau 3  
Bilan énergétique saisonnier, exprimé en kilocalories, chez *Chlamys varia* du groupe 2.  
*Seasonal variation in different energy parameters (kcal.) of Chlamys varia belonging to group 2.*

1976-1977								
Mois	P <sub>b</sub>	P <sub>s</sub>	P <sub>by</sub>	P <sub>r</sub>	P	R	A	% P/A
Avril	0,811 3	0,028 0	0,000 2	-	0,839 5	0,665 4	1,504 9	55,78
Mai	1,482 9	0,028 0	0,000 1	-	1,511 0	1,163 6	2,674 6	57,79
Juin	-0,719 8	0,069 0	0,000 3	0,031 8	-0,618 7	1,760 5	1,144 8	-54,04
Juillet	0,191 7	0,037 0	0,000 2	-	0,228 9	1,767 2	1,996 1	11,47
Août	-0,024 8	0,029 0	0,000 2	-	0,004 4	3,499 4	3,503 8	0,13
Septembre	-0,153 3	0,023 0	0,000 1	0,149 5	0,019 3	1,433 5	1,452 0	1,33
Octobre	0,276 6	0,008 0	0,000 4	-	0,285 0	1,630 6	1,915 6	14,88
Novembre	-0,393 0	0,046 0	-	-	-0,347 0	1,343 1	0,996 1	-34,84
Décembre	-0,398 4	0,006 0	-	-	-0,392 4	0,421 9	0,029 5	-1 330
Janvier	-0,007 9	0,003 0	-	-	-0,004 9	0,416 3	0,411 4	-1,19
Février	-0,120 1	0,003 0	-	-	-0,117 1	0,366 4	0,249 3	-46,97
Mars	-0,032 6	-	-	-	-0,032 6	0,270 2	0,237 6	-13,72
TOTAL	0,912 6	0,281 0	0,001 5	0,181 3	1,376 4	14,738 1	16,114 5	

Rendement de production annuel = 8,54 %

1977-1978								
Mois	P <sub>b</sub>	P <sub>s</sub>	P <sub>by</sub>	P <sub>r</sub>	P	R	A	% P/A
Avril	0,055 5	0,028 0	0,000 2	-	0,083 7	0,624 4	0,708 1	11,82
Mai	1,454 7	0,074 0	0,000 2	-	1,528 9	1,809 4	3,338 3	45,80
Juin	0,344 4	0,035 0	0,000 3	0,219 5	0,599 2	2,051 4	2,650 6	22,61
Juillet	0,128 8	0,029 0	0,000 2	-	0,158 0	1,685 1	1,843 1	8,57
Août	-0,267 1	0,011 0	0,000 1	-	-0,256 0	1,792 0	1,536 0	-16,67
Septembre	0,039 2	0,018 0	0,000 1	0,288 9	0,346 2	1,725 0	2,071 2	16,71
Octobre	0,162 8	0,043 0	0,000 4	-	0,206 2	1,226 8	1,433 0	14,39
Novembre	-0,454 9	0,018 0	0,000 1	-	-0,436 8	1,783 8	1,347 0	-32,43
Décembre	-0,424 0	0,006 0	-	-	-0,418	0,518	0,100	-418
Janvier	-0,132 3	0,003 0	-	-	-0,129 3	0,635 1	0,505 8	-25,56
Février	0,001 5	0,003 0	-	-	0,004 5	0,315 9	0,320 4	1,40
Mars	0,001 5	0,003 0	-	-	0,004 5	0,469 9	0,474 4	0,95
TOTAL	0,910 1	0,271 0	0,001 6	0,508 4	1,691 1	14,636 8	16,327 9	

Rendement de production annuel = 10,36 %

Tableau 4  
Bilan énergétique saisonnier, exprimé en kilocalories, chez *Chlamys varia* du groupe 3.  
*Seasonal variation in different energy parameters (kcal.) of Chlamys varia belonging to group 3.*

1976-1977								
Mois	P <sub>b</sub>	P <sub>s</sub>	P <sub>by</sub>	P <sub>r</sub>	P	R	A	% P/A
Avril	0,003 5	0,004 0	-	-	0,007 5	0,007 5	1,805 4	55,25
Mai	1,680 7	0,004 0	0,000 3	-	1,685 0	1,685 0	3,070 3	54,88
Juin	-1,075 3	0,017 0	0,000 1	0,087 1	-0,971 1	-0,971 1	1,081 5	-89,79
Juillet	-0,011 6	0,015 0	0,000 1	-	0,003 5	0,003 5	2,010 4	0,17
Août	-0,164 2	0,005 0	0,000 2	-	-0,159 0	-0,159 0	3,780 1	-4,21
Septembre	-0,246 7	0,014 0	0,000 1	0,224 8	-0,007 8	-0,007 8	1,609 6	-4,85
Octobre	0,345 4	0,048 0	0,000 4	-	0,393 0	0,393 0	2,227 1	17,65
Novembre	-0,281 8	0,005 0	0,000 1	-	-0,276 7	-0,276 7	1,254 0	-22,07
Décembre	-0,462 8	0,003 0	-	-	-0,459 8	-0,459 8	0,030 0	-1 532
Janvier	-0,120 7	0,005 0	-	-	-0,115 7	-0,115 7	0,350 1	-33,05
Février	-0,110 9	0,003 0	-	-	-0,107 9	-0,107 9	0,301 3	-35,81
Mars	0,027 5	0,002 0	-	-	0,029 5	0,029 5	0,337 2	8,75
TOTAL	0,573 1	0,125 0	0,001 3	0,311 9	1,011 3	1,011 3	17,852 5	

Rendement de production annuel = 5,67 %

1977-1978								
Mois	P <sub>b</sub>	P <sub>s</sub>	P <sub>by</sub>	P <sub>r</sub>	P	R	A	% P/A
Avril	0,072 4	0,008 0	-	-	0,080 4	0,809 3	0,889 7	9,04
Mai	1,278 0	0,011 0	0,000 4	-	1,289 4	2,207 1	3,496 5	36,88
Juin	0,568 4	0,012 0	0,000 1	0,399 0	0,979 5	2,420 3	3,399 8	-28,81
Juillet	-0,276 3	0,017 0	0,000 1	-	0,259 2	1,952 2	1,693 0	-15,31
Août	-0,412 9	0,011 0	0,000 1	-	-0,401 8	1,991 7	1,589 9	-25,27
Septembre	0,145 2	0,017 0	0,000 1	0,451 9	0,614 2	1,930 2	2,544 4	24,14
Octobre	0,274 8	0,045 0	0,000 3	-	0,320 1	1,388 1	1,708 2	18,74
Novembre	-0,467 7	0,017 0	0,000 1	-	-0,450 6	2,037 4	1,586 8	-28,40
Décembre	-0,599 5	0,003 0	-	-	-0,596 5	0,676 0	0,079 5	-750,31
Janvier	-0,136 3	0,005 0	-	-	-0,131 3	0,727 3	0,596 0	-22,03
Février	-0,037 7	-	-	-	-0,037 7	0,362 9	0,325 2	-11,59
Mars	0,009 1	0,003 0	-	-	0,012 1	0,536 0	0,548 1	2,21
TOTAL	0,417 5	0,149 0	0,001 3	0,850 9	1,418 7	17,038 5	18,457 2	

Rendement de production annuel = 7,69 %

Tableau 5

Bilan énergétique saisonnier, exprimé en kilocalories, chez *Chlamys varia* du groupe 4.  
Seasonal variation in different energy parameters (kcal.) of *Chlamys varia* belonging to group 4.

1976-1977								
Mois	P <sub>b</sub>	P <sub>r</sub>	P <sub>by</sub>	P <sub>r</sub>	P	R	A	% P/A
Avril	1,289 3	0,012 0	0,000 1	-	1,301 4	0,996 3	2,297 7	56,64
Mai	2,168 6	0,031 0	0,000 3	-	2,199 9	1,698 9	3,898 8	56,43
Juin	-1,351 2	0,008 0	0,000 1	0,181 3	-1,161 8	2,518 8	1,357 0	-85,62
Juillet	-0,351 8	0,009 0	-	-	-0,342 8	2,432 6	2,089 8	-16,40
Août	0,005 4	0,014 0	0,000 1	-	0,019 5	4,753 8	4,773 3	0,41
Septembre	-0,473 3	0,023 0	0,000 2	0,393 7	-0,056 4	1,955 7	1,899 3	-2,97
Octobre	0,512 8	0,011 0	0,000 4	-	0,524 2	2,209 4	2,733 6	19,18
Novembre	-0,065 0	0,015 0	0,000 1	-	-0,049 9	1,874 8	1,824 9	-2,73
Décembre	-0,920 5	0,005 0	-	-	-0,915 5	0,999 1	0,083 6	-1095
Janvier	-0,377 6	0,003 0	-	-	-0,374 6	0,578 0	0,203 4	-184
Février	-0,090 6	0,002 0	-	-	-0,088 6	0,489 4	0,400 8	-22,11
Mars	0,150 0	0,002 0	-	-	0,152 0	0,374 6	0,526 6	28,86
TOTAL	0,496 1	0,135 0	0,001 3	0,575 0	1,207 4	20,881 4	22,088 8	

Rendement de production annuel = 5,47 %

1977-1978								
Mois	P <sub>b</sub>	P <sub>r</sub>	P <sub>by</sub>	P <sub>r</sub>	P	R	A	% P/A
Avril	0,204 7	0,015 0	0,000 1	-	0,219 8	0,933 8	1,153 6	19,05
Mai	1,180 2	0,038 0	0,000 3	-	1,208 5	2,508 6	3,717 1	32,51
Juin	0,900 9	0,011 0	-	0,603 1	1,515 0	2,730 6	4,245 6	35,68
Juillet	-0,681 6	0,009 0	0,000 1	-	-0,672 5	2,116 9	1,444 4	-46,56
Août	-0,551 7	0,009 0	-	-	-0,542 7	2,115 1	1,572 4	-34,51
Septembre	-0,288 2	0,022 0	0,000 2	0,787 9	1,098 3	2,114 8	3,213 1	34,19
Octobre	0,403 8	0,054 0	0,000 4	-	0,458 2	1,541 1	1,999 3	22,92
Novembre	-0,468 8	0,015 0	0,000 1	-	-0,453 7	2,284 9	1,831 2	-24,78
Décembre	-0,778 1	0,003 0	-	-	-0,775 1	0,833 9	0,058 8	-13,18
Janvier	-0,130 8	0,003 0	-	-	-0,127 8	0,819 6	0,691 8	-18,47
Février	-0,075 5	0,002 0	-	-	-0,073 5	0,410 5	0,337 0	-21,81
Mars	0,018 1	0,003 0	-	-	0,021 1	0,600 9	0,622 0	3,39
TOTAL	0,299 4	0,184 0	0,001 2	1,391 0	1,875 6	19,010 7	20,886 3	

Rendement de production annuel = 8,98 %

les rapports des différents composants du bilan énergétique à l'énergie assimilée. Ces rapports, exprimés en pourcentages, figurent dans le tableau 6. On constate que les jeunes pétoncles ont utilisé plus d'énergie assimilée pour la croissance des tissus que ceux des autres groupes d'âge. Au contraire, le rapport entre l'énergie de reproduction et l'énergie assimilée augmente avec l'âge. Ceci est en accord avec les résultats de Shafee et Lucas (1980) qui ont montré, par une autre méthode, que l'effort de reproduction augmente avec l'âge. Chez d'autres Pectinidés, ce phénomène a été mis en évidence pour *Chlamys opercularis* et *C. tehuelcha*

(Lucas *et al.*, 1978) et *Chlamys islandica* (Vahl, 1981). D'une façon plus générale, selon Browne et Russell-Hunter (1978) qui ont étudié 19 espèces de gastropodes et de bivalves, l'effort de reproduction augmente avec l'âge chez une espèce donnée.

En calculant, comme l'ont proposé Browne et Russell-Hunter (1978), la proportion d'énergie assimilée non-respirée (NRA) utilisée pour la reproduction, on obtient une autre expression de l'effort de reproduction. Le tableau 7 donne ces pourcentages qui montrent, mieux que précédemment, d'une part que l'effort de reproduction augmente avec l'âge, d'autre part que cet effort a été nettement plus intense en 1977 qu'en 1976. Les deux valeurs moyennes calculées pour le pétoncle noir de la rade de Brest sont comparables à celles signalées par Browne et Russell-Hunter (1978).

L'intérêt de la présente étude réside essentiellement dans les variations saisonnières du rendement de production. Les valeurs de ce rendement sont représentées mois par mois sur la figure 2. On constate que, pendant les périodes de croissance, les Pétoncles noirs sont capables d'avoir un rendement de production atteignant 59%. Cette valeur est légèrement supérieure à celle rapportée aussi bien pour les moules (40 à 50%) par Jorgensen (1976) et Bayne et Widdows (1978), que pour les larves d'invertébrés marins par Calow (1977), mais elle est en accord avec Winberg (1971) qui estime que le rendement de production des invertébrés marins non-cultivés oscille entre 20 et 60% pendant la saison de croissance.

La figure 2 montre aussi, pour chaque année, deux périodes où les rendements de production ont été

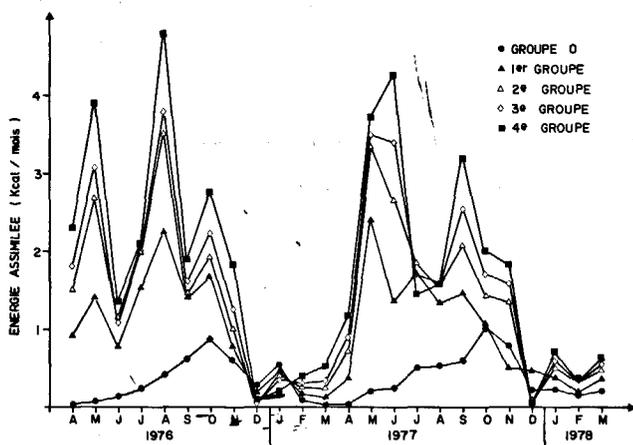


Figure 1

Variations mensuelles de l'énergie assimilée par les différents groupes d'âge de *Chlamys varia* (L.) en rade de Brest.

Seasonal variation in the assimilated energies of *Chlamys varia* (L.) of different age groups.

négatifs. C'est tout d'abord le cas en décembre (et parfois janvier-février), où le bilan mensuel a été fortement négatif. Comme à cette période les conditions de milieu ont été défavorables tant pour la nourriture (chlorophylle :  $1 \text{ mg/m}^3$ ) que pour la température ( $9^\circ\text{C}$ ) (Shafee, 1980), on peut supposer que les pétoncles ont vécu sur leurs réserves pendant les mois d'hiver et notamment en décembre, parce qu'ils ne disposaient pas d'une nourriture suffisante. Pour *Mytilus edulis*, vivant à Plymouth, donc sous un même climat, Bayne et Widdows (1978) ont montré qu'une première population montrait des valeurs négatives du rendement de production pendant tous les mois d'hiver, tandis qu'une seconde population n'avait de valeurs négatives qu'au mois de mai. Chez *Chlamys islandica* en Norvège, des valeurs négatives ont été régulièrement observées en hiver (Vahl, 1981).

En été, on constate encore un rendement de production négatif, certes plus faible, mais cependant marqué lors des deux années d'observation. Or, en cette période, la température est favorable ( $15^\circ\text{C}$ ) et la nourriture abondante (chlorophylle :  $9 \text{ mg/m}^3$ ) (Shafee, 1980), mais c'est le moment de la reproduction. Il est vraisemblable que la forte activité des gonades provoque un transfert de substance des parties somatiques vers la gonade, et que cela nécessite une respiration intense qui utilise les réserves somatiques (voir tableaux 1 à 5 et Shafee, 1982). Le bilan négatif aurait donc ici une toute autre signification physiologique qu'en hiver. Cette interprétation est renforcée par le fait que le groupe 0 (non sexué) ne montre pas ces valeurs négatives en été. Vahl (1981) a aussi constaté que les jeunes *Chlamys islandica* ne montraient pas de valeurs négatives du rendement de production en été, contrairement aux individus âgés.

La présente discussion ne se réfère qu'aux travaux réalisés sur le métabolisme des individus d'une population et non sur les transferts énergétiques dans l'ensemble d'une population. Ce problème d'écologie quantitative sera traité ultérieurement par M. Shafee. Au terme de cette étude, il paraît opportun de faire deux remarques d'ordre général.

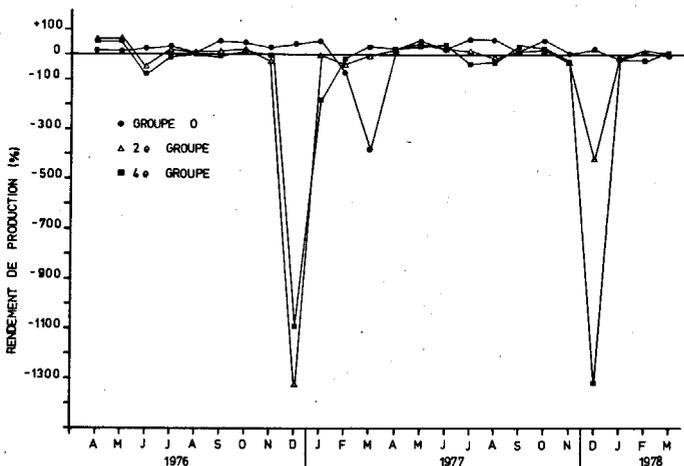


Figure 2  
Variations mensuelles du rendement de production dans les divers groupes d'âge de *Chlamys varia* (L.) en rade de Brest.  
Seasonal variation in the net growth efficiency of *Chlamys varia* (L.) of different age groups.

Tableau 6

Utilisation annuelle de l'énergie assimilée par : la croissance somatique des tissus ( $P_b$ ), la matière organique de la coquille ( $P_c$ ), la formation de byssus ( $P_{by}$ ), la reproduction ( $P_r$ ).

Percentage efficiency of different production parameters (body growth ( $P_b$ ), shell growth ( $P_c$ ), byssus production ( $P_{by}$ ), reproduction ( $P_r$ ), in relation to assimilation energy as measured for individual scallops.

Groupe	1976-1977				1977-1978			
	% $P_b$	% $P_c$	% $P_{by}$	% $P_r$	% $P_b$	% $P_c$	% $P_{by}$	% $P_r$
0	22,86	9,28	0,17	0,44	25,36	8,00	0,11	0,25
1	11,40	3,68	0,03	0,96	10,34	2,95	0,03	1,77
2	5,66	1,74	0,01	1,13	5,57	1,66	0,01	3,11
3	3,21	0,70	0,01	1,75	2,26	0,81	0,01	4,61
4	2,25	0,61	0,01	2,60	1,43	0,88	0,01	6,66
Moyenne	9,08	3,20	0,05	1,38	8,99	2,86	0,34	3,28

Tableau 7

Rapports (%) entre l'énergie de reproduction et l'énergie non-respirée assimilée (NRA), en fonction des groupes d'âge.

Reproduction energy (%) in relation to non-respired assimilated energy, as calculated for individual scallops of different age groups.

Groupe	1976	1977
0	1,34	0,74
1	5,97	11,74
2	13,17	30,06
3	30,84	59,97
4	47,62	74,16
Moyenne	19,79	35,33

La première concerne la relativité des résultats fournis. En effet, les valeurs qui ont été avancées pour chaque activité métabolique ne s'appliquent qu'à une seule population de *Chlamys varia*, et, même dans ce cadre, ne représentent qu'une approximation en raison de la variabilité de l'échantillonnage et des imperfections des méthodes de calcul. Rappelons aussi que le mucus, résultat d'une sécrétion et donc d'une assimilation préliminaire, n'a pas été pris en compte. Par contre, les valeurs de la dépense énergétique pour la formation du byssus sont constamment très faibles : aussi peut-on suggérer que ce paramètre soit négligé, tout au moins pour l'espèce considérée, dans des études ultérieures.

La seconde remarque concerne l'intérêt des bilans énergétiques complets et détaillés, qui, en particulier, prennent en compte les dépenses de respiration. En effet, même si, comme dans la présente étude, les valeurs de la respiration ne sont que très approximatives, elles sont essentielles pour comprendre les principaux échanges énergétiques à l'intérieur de l'animal, ainsi qu'entre l'animal et le milieu. Quant au rendement de production mensuel, qui intègre les valeurs de la croissance et de la respiration, il apparaît comme un indice de condition qui mériterait d'être plus souvent utilisé en écologie et en aquaculture.

#### Remerciements

Les auteurs remercient sincèrement le Professeur Lamotte, qui a bien voulu revoir le manuscrit, pour ses critiques et ses suggestions.

## RÉFÉRENCES

- Bayne B. L., Widdows J., 1978. The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis*, *Oecologia*, **37**, 137-162.
- Brody S., 1945. *Bioenergetics and growth*, Reinhold ed., New-York, 1023 p.
- Browne R. A., Russell-Hunter W. D., 1978. Reproductive effort in molluscs, *Oecologia*, **37**, 23-27.
- Calow P., 1977. Conversion efficiencies in heterotrophic organisms, *Biol. Rev.*, **52**, 385-409.
- Crisp D. J., 1971. Energy flow measurements, in: *Methods for the study of marine benthos*, IBP handbook n° 16, edited by N. A. Holme and A. D. McIntyre, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 197-279.
- Jørgensen C. B., 1976. Growth efficiencies and factors controlling size in some Mytilid bivalves, especially *Mytilus edulis* L.; a review and interpretation, *Ophelia*, **15**, 175-192.
- Lamotte M., 1973. Bilan énergétique et production à l'échelle des individus et à l'échelle des populations, *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, **103**, 21-36.
- Lindeman R. L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology, *Ecology*, **23**, 399-418.
- Lucas A., Calvo J., Trancart M., 1978. L'effort de reproduction dans la stratégie démographique de six Bivalves de l'Atlantique, *Haliotis*, **9**, 2, 153-162.
- Mann K. H., 1969. The dynamics of aquatic ecosystems, *Adv. Ecol. Res.*, **6**, 1-81.
- Morrowitz H. S., 1968. *Energy flow in biology*, New Academic Press, 179 p.
- Phillipson J., 1966. *Ecological energetics*, Arnold éd., London, 57 p.
- Shafee M. S., 1979. Ecological energy requirements of the green mussel, *Perna viridis* Linnaeus from Ennore estuary, Madras, *Oceanol. Acta*, **2**, 1, 69-74.
- Shafee M. S., 1980. Application of some growth models to the black scallop, *Chlamys varia* (L.) from Lanveoc, Bay of Brest, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **43**, 237-250.
- Shafee M. S., 1981. Seasonal variation in the biochemical composition and calorific value of the black scallop, *Chlamys varia* (L.) from Lanveoc, Bay of Brest, *Oceanol. Acta*, **4**, 3, 331-341.
- Shafee M. S., 1982. Variations saisonnières de la consommation d'oxygène chez le Pétoncle noir, *Chlamys varia* (L.), de Lanvéoc, rade de Brest, *Oceanol. Acta*, **5**, 1, 189-197.
- Shafee M. S., Lucas A., 1980. Quantitative studies on the reproduction of black scallop, *Chlamys varia* (L.) from Lanveoc area (Bay of Brest), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **42**, 171-186.
- Slobodkin L. B., 1962. Energy in animal ecology, *Adv. Ecol. Res.*, **1**, 69-101.
- Snedecor G. W., Cochran W. G., 1967. *Statistical methods*, Iowa State University Press, Iowa, USA, 6<sup>e</sup> éd., 593 p.
- Vahl O., 1981. Energy transformation by the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O. F. Müller), from 70°N. I. The age-specific energy budget and net growth efficiency, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **53**, 281-296.
- Winberg G. G., 1971. *Methods for the estimation of production of aquatic animals*, Academic Press, London and New York, 175 p.