

Respiration
Pétoncle noir
Chlamys varia (L.)
Bivalve

Respiration
Black scallop
Chlamys varia (L.)
Bivalve

Variations saisonnières de la consommation d'oxygène chez le pétoncle noir *Chlamys varia* (L.) de Lanvéoc (rade de Brest)

M.S. Shafee

Laboratoire de Zoologie, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, BP no 704,
Rabat-Agdal, Maroc.

Reçu le 19/8/81, révisé le 6/11/81, accepté le 25/11/81.

RÉSUMÉ

Les variations saisonnières de la consommation d'oxygène chez le pétoncle noir *Chlamys varia* (L.) de Lanvéoc (rade de Brest) ont été étudiées pendant les années 1976-1978, en relation avec la température du milieu et la quantité de nourriture disponible. Une transformation logarithmique des valeurs a permis de calculer des régressions allométriques reliant la consommation d'oxygène ($\mu\text{l/h}$) de *C. varia* adulte au poids sec de tissu (g) de pétoncle. Une pente commune de 0,72 pour les taux de consommation d'oxygène de base et de routine pendant toutes les saisons caractérise ces relations. Les taux d'activité ont montré des pentes et des ordonnées à l'origine significativement supérieures aux autres. Les valeurs de Q_{10} calculées à partir des taux de consommation d'oxygène ont montré que les taux de base et de routine dépendent de la température, tandis que les taux d'activité sont relativement indépendants de ce paramètre. Les juvéniles ont présenté un taux de consommation d'oxygène dépendant de la température pour leurs activités métaboliques de base et de routine. Des modèles empiriques ont été développés pour déterminer les taux de consommation d'oxygène de *C. varia* adulte et juvénile pendant n'importe quelle période de l'année, en utilisant comme valeurs explicatives : la température du milieu, la quantité de nourriture disponible, et pour les adultes l'index gonadique, ou pour les juvéniles le poids sec total des tissus.

Oceanol. Acta, 1982, 5, 2, 189-197.

ABSTRACT

Seasonal variation in oxygen consumption rates of the black scallop *Chlamys varia* (L.) from Lanvéoc (Bay of Brest)

Seasonal variation in oxygen consumption rates of the black scallop, *Chlamys varia* (L.) from Lanvéoc, Bay of Brest, was studied during the period 1976 to 1978, in relation to environmental temperature and food supply. Logarithmic transformation of the allometric regressions relating oxygen consumption ($\mu\text{l/h}$) of adult *C. varia* to its dry body weight (g) yielded a common slope of 0.72 for standard and routine rates of respiration during all the seasons. Active rates showed significantly higher values of slopes and intercepts for those relationships. Q_{10} values calculated from oxygen consumption rates showed that the standard and routine rates were temperature dependent, while the active rates were relatively independent. Immature scallops showed temperature dependent respiration rates during their standard and routine metabolic activities. Empirical models were developed to determine the oxygen consumption rates of both mature and immature *C. varia* during any time period of a year, utilizing environmental temperature, food supply and gonad index or dry body weight as independent variables.

Oceanol. Acta, 1982, 5, 2, 189-197.

INTRODUCTION

Les études portant sur les populations d'un écosystème et sur l'énergie qui le traverse demandent la connaissance du taux de consommation d'oxygène de l'ensemble des populations; ceci afin d'évaluer les pertes de chaleur métabolique (R), c'est-à-dire la quantité d'énergie assimilée, transformée en chaleur par un organisme ou une population (Crisp, 1971; Bayne, 1976). En général, les mesures de la consommation d'oxygène des invertébrés marins benthiques sont effectuées en laboratoire, et les résultats sont ensuite extrapolés aux conditions connues ou soupçonnées dans le milieu naturel. Ce handicap, ajouté à celui des variations métaboliques individuelles, induit des approximations considérables de l'estimation des pertes de chaleur métabolique (R) des populations naturelles. Malgré ces restrictions, l'écophysiologie actuelle sous-entend que des résultats significatifs peuvent être tirés des études en laboratoire.

Les estimations d'énergie respiratoire des bivalves marins sont faites en fonction de deux paramètres indépendants : la taille et la température, variant dans l'intervalle des valeurs trouvées dans la nature (Pamatmat, 1969; Hughes, 1970; Dame, 1972; Ansell, 1973; Ansell, Sivadas, 1973; Vahl, 1978). Lorsqu'il n'est pas possible d'appuyer l'étude écologique sur un programme expérimental plus élaboré, les études mentionnées ci-dessus représentent le minimum nécessaire pour estimer avec une précision raisonnable les pertes de chaleur métaboliques. Mais de toute façon, dans la nature, les organismes sont soumis à de multiples facteurs environnementaux agissant de manière combinée, et répondent à un stimulus global et non à des facteurs agissant individuellement.

Certains bivalves, comme beaucoup d'autres animaux poikilothermes, seraient capables, dans certaines limites, d'une régulation de leur activité respiratoire et de leur consommation de nourriture. Cette régulation les rendrait ainsi relativement indépendants de la température du milieu (Scholander *et al.*, 1953; Widdows, Bayne, 1971; Vernberg, Vernberg, 1972). Cette adaptation dépend de la disponibilité en nourriture et de la condition physiologique de chaque animal. Même quand les effets de la température, de la taille ou de la disponibilité en nourriture peuvent être supprimés expérimentalement, un phénomène de fluctuations saisonnières du métabolisme persiste souvent (Bruce, 1926; Kruger, 1960; Bayne, Thompson, 1970; Widdows, Bayne, 1971; Bayne 1973 *a, b, c*). Ainsi les observations expérimentales tenant compte de divers facteurs

de l'environnement naturel, donnent une connaissance plus précise des aspects quantitatifs de la respiration des populations sauvages.

La présente étude sur le pétoncle noir *Chlamys varia* (L.) s'est attachée à quantifier les effets combinés de la taille, de la température et de la saison sur l'activité métabolique. Cette recherche a pour principal objectif l'estimation des pertes d'énergie liées au métabolisme de la population de *C. varia* de la zone de Lanvéoc (rade de Brest) au cours des années 1976 à 1978. Elle contribue à l'estimation du flux d'énergie qui traverse cette population.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

La consommation d'oxygène du pétoncle noir a été déterminée en mettant les animaux en vase clos et en calculant la différence de concentration d'oxygène dissous dans l'eau de mer avant et après l'expérience. La quantité d'oxygène dissous a été déterminée par la méthode de titration de Winkler (Strickland, Parsons, 1972). La date de récolte, la température de l'eau du milieu naturel, la température de l'eau pendant l'expérience sont données dans le tableau 1. Les pétoncles ont été capturés par dragage à Lanvéoc (fig. 1) et apportés au laboratoire. Les coquilles ont été délicatement brossées afin d'éliminer les salissures. Les pétoncles qui portaient peu ou pas d'organismes épibiontes ont été choisis pour les estimations de consommation d'oxygène, afin d'éviter dans la mesure du possible aux animaux le stress du brossage. Une trentaine d'animaux de taille diverse (20 à 55 mm) a été sélectionnée pour chaque

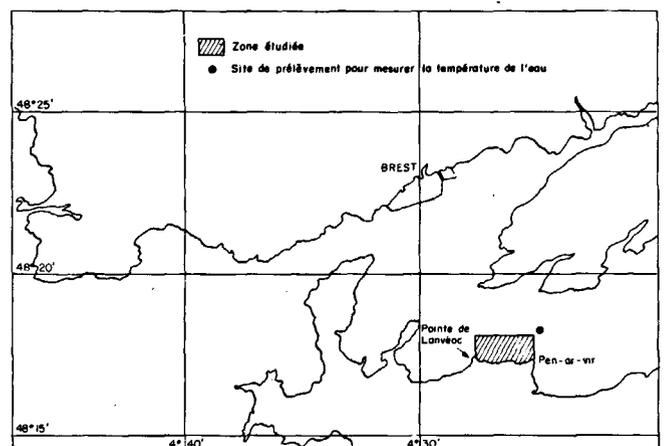


Figure 1
Localisation de la population étudiée.
Geographical location of the population studied.

Tableau 1

Températures naturelles et expérimentales utilisées pour cette étude durant plusieurs saisons.
Environmental and experimental temperatures used in the present study covering several seasons.

Année	1976				1977	1978			
	20 Février	3 Mai	25 Août	1 Octobre	19 Décembre	15 Avril	3 Juillet	20 Octobre	15 Décembre
Température de l'environnement (°C)	9,0	11,40	17,30	15,40	10,50	9,40	15,0	14,70	10,20
Température d'expérience (°C)	9,0	11,0	17,0	15,0	10,0	10,0	15,0	15,0	10,0

expérience. Le protocole expérimental a évolué au cours des années.

Pour les expériences réalisées au cours de l'année 1976, les pétoncles ont été mis dans des aquariums d'eau de mer filtrée, à la température du lieu de récolte, sans nourriture jusqu'à la fin de l'expérience. L'aquarium était aéré et l'eau changée tous les jours. La consommation d'oxygène était mesurée dans les trois jours suivant la récolte. Un tel laps de temps ne permet pas aux bivalves de s'acclimater aux conditions du laboratoire, et on peut considérer que la condition physiologique des animaux diffère peu de celle qu'ils auraient manifestée dans la nature (Bayne, Thompson, 1970; Bayne 1971 *a, b*). La consommation d'oxygène a été mesurée dans des chambres respiratoires en verre de volumes 50, 100, 200, 500, 1 000 et 2 000 ml. Les pétoncles ont été délicatement et individuellement placés dans les enceintes respiratoires contenant l'eau de mer maintenue à température constante. Le volume des enceintes était adapté à la taille des coquilles, de façon que la concentration d'oxygène ne diminue pas de plus de 20 % pendant la durée de l'expérience (1 à 3 heures). Van Dam (1954) a démontré que la consommation d'oxygène des pectinidés était indépendante de la concentration du milieu en oxygène tant que le taux de saturation par rapport à l'air restait supérieur à 60 %. Dans tous les cas en outre, la concentration initiale en oxygène était celle de l'eau de mer équilibrée à l'air à la même température. Des enceintes-témoin (sans *C. varia*) de même dimension ont été utilisées pour chaque expérience.

Avant le début de l'expérience, on laissait les pétoncles s'habituer aux conditions expérimentales pendant 30 minutes, tout en changeant régulièrement l'eau de cette enceinte. Puis les enceintes étaient fermées avec une couche d'huile de paraffine. A la fin de l'expérience, après leur homogénéisation, les échantillons d'eau étaient prélevés pour la détermination de la consommation d'oxygène en $\mu\text{l/h}$. La concentration en oxygène de l'enceinte-témoin était utilisée comme valeur de la concentration en oxygène initiale. La concentration finale en oxygène dans le récipient d'expérience était retranchée des valeurs initiales, et la différence multipliée par le volume d'eau utilisé, pour calculer la quantité totale d'oxygène consommée par l'animal. Le résultat obtenu était divisé par le temps en heures, et corrigé pour exprimer la quantité d'oxygène en microlitres STPD. Après les expériences, les tissus des pétoncles étaient séparés de leur coquille et séchés à 60 °C jusqu'à l'obtention d'un poids constant.

Dans le but d'étudier différents niveaux de métabolisme pendant la période 1977-1978, les animaux, de taille comprise entre 18 et 55 mm, ont été séparés en 3 lots. Les lots 1 et 3 ont été maintenus à jeûn en étant conservés dans une eau de mer filtrée (pores de 45 μ); le lot n° 2 a été maintenu en eau de mer naturelle et régulièrement alimentée, à raison de 5 à 10 ml par minute, d'une suspension à 2×10^4 cellules/ml de phytoplancton *Tetraselmis* sp. et *Phaeodactylum* sp.

Le lot n° 1, à jeûn, a été étudié en maintenant les conditions de jeûn pendant toute l'expérience. Ces animaux présentent une activité métabolique faible que nous

désignerons sous le terme « taux de base » (« standard rate »; Bayne, 1976).

Les animaux du lot n° 2 ont été alimentés avant et pendant la mesure de consommation d'oxygène. Ils présentent une activité métabolique plus élevée que ceux du lot n° 1 à cause de leur alimentation, et nous parlerons ici de « taux de routine » (« routine rate »; Bayne, 1976).

Les animaux du lot n° 3 n'ont été alimentés que dans les enceintes expérimentales. Ils respirent beaucoup plus que ceux des deux lots précédents en raison de la stimulation due à l'alimentation suivant une période de jeûne. Ce type de métabolisme sera appelé « taux d'activité » (« active rate »; Bayne, 1976).

Pour les mesures de consommation d'oxygène, on a utilisé dans les enceintes expérimentales les milieux suivants : eau de mer filtrée pour le taux de base, eau de mer avec 1 à 10 ml de suspension de phytoplancton (2×10^4 cellules/ml) pour le taux de routine et le taux d'activité. Pour éviter les interférences entre le métabolisme des pétoncles et celui du phytoplancton, les cellules nutritives ont été tuées par choc thermique juste avant d'être introduites dans les enceintes respiratoires. Parallèlement aux études effectuées sur les pétoncles adultes, les taux de respiration de base et de routine du naissain ont été estimés à chaque saison pendant la période 1977-1978, à la température du milieu. Des groupes de 5 à 6 juvéniles de 10 à 15 mm ont été placés pendant 2 ou 3 heures dans des chambres respiratoires fermées de 50 ou 100 ml. Les réactifs de la méthode de Winkler étaient directement ajoutés dans les chambres en fin d'expérience, et une partie de la solution était prélevée pour la titration. La consommation totale du groupe de juvéniles était calculée comme précédemment, puis divisée par le nombre d'individus, afin d'obtenir la consommation d'oxygène individuelle moyenne.

RÉSULTATS

Les valeurs de consommation d'oxygène (en $\mu\text{l}_{STPD}/\text{h}$) correspondant à diverses valeurs de poids sec (en grammes) de tissu obtenues chez *C. varia* adulte, sont présentées pour chaque groupe d'animaux étudiés à diverses saisons, sous la forme de la relation allométrique :

$$\text{Mo}_2 = a W_d^b, \quad (1)$$

où Mo_2 est l'oxygène consommé et W_d le poids sec de tissus.

Après transformation logarithmique de l'équation 1,

$$\text{Ln Mo}_2 = b \times \text{Ln } W_d + \text{Ln } a. \quad (2)$$

Il est possible de déterminer b et $\text{Ln } a$ (donc a) par un calcul de régression linéaire. Les valeurs obtenues pour b et $\text{Ln } a$ sont reportées dans le tableau 2, ainsi que les coefficients de corrélation r^2 correspondants.

Pour tenter de savoir si deux types de régressions sont significativement différentes, un test d'analyse de la variance a été pratiqué. Ce calcul a montré que, les

Tableau 2

Caractéristiques de la droite de régression relative aux données de consommation d'oxygène (Mo_2) en $\mu\text{l/h}$ de *Chlamys varia* (L.) adulte en fonction du poids sec d'animal (W_a) en grammes. $\text{Ln } a$ et b sont des coefficients d'équation, $\text{Ln } Mo_2 = \text{Ln } a + b \cdot \text{Ln } W$.

Regression curve relating oxygen consumption rates (Mo_2 in $\mu\text{l/h}$ to dry body weight (W) in grams for adult *Chlamys varia* (L.) $\text{Ln } a$ and b are parameters in the equation, $\text{Ln } Mo_2 = \text{Ln } a + b \cdot \text{Ln } W$.

Période d'expérience	Niveaux des activités métaboliques	Ordonnées à l'origine ($\text{Ln } a \pm$ intervalle de confiance à 95 %)	Pentes $b \pm$ intervalle de confiance à 95 %)	N	r^2	Ordonnées à l'origine (a) recalculées*
Février 1976	Base	5,32 \pm 0,06	0,74 \pm 0,06	28	0,96	201,7
Mai 1976	Base	5,68 \pm 0,10	0,68 \pm 0,09	15	0,96	297,4
Août 1976	Base	6,20 \pm 0,14	0,71 \pm 0,13	18	0,84	498,2
Octobre 1976	Base	5,96 \pm 0,12	0,75 \pm 0,15	18	0,86	384,3
Décembre 1977	Base	5,10 \pm 0,12	0,76 \pm 0,14	20	0,86	159,4
	Routine	5,81 \pm 0,12	0,70 \pm 0,11	13	0,90	339,2
	Active	6,31 \pm 0,02	0,90 \pm 0,03	15	0,95	—
Avril 1978	Base	5,46 \pm 0,08	0,72 \pm 0,12	23	0,86	236,7
	Routine	5,90 \pm 0,14	0,70 \pm 0,12	12	0,96	368,1
	Active	6,49 \pm 0,04	0,96 \pm 0,06	10	0,92	—
Juillet 1978	Base	5,90 \pm 0,09	0,62 \pm 0,11	18	0,88	385,9
	Routine	6,33 \pm 0,04	0,70 \pm 0,72	14	0,96	559,8
	Active	6,53 \pm 0,05	1,20 \pm 0,08	15	0,98	—
Octobre 1978	Base	5,47 \pm 0,12	0,69 \pm 0,10	25	0,86	243,1
	Routine	5,84 \pm 0,18	0,77 \pm 0,33	10	0,75	337,1
	Active	6,52 \pm 0,02	1,00 \pm 0,03	10	0,82	—
Décembre 1978	Base	5,08 \pm 0,11	0,69 \pm 0,15	15	0,88	164,5
	Routine	5,56 \pm 0,21	0,85 \pm 0,34	10	0,71	239,5
	Active	6,29 \pm 0,12	0,91 \pm 0,16	10	0,94	—

(*) Les ordonnées à l'origine sont calculées en présumant une pente commune de 0,72 pour les taux métaboliques de base et de routine.

(*) *Intercepts were calculated by fixing the slopes to 0.72 for standard and routine rates.*

variances résiduelles n'étant pas toujours homogènes, il n'était pas possible de comparer les 19 régressions du tableau 2 dans un même temps. La non-homogénéité provenant des mesures faites aux conditions d'activité maximale, seules les régressions correspondant aux conditions de base et aux conditions de routine ont été comparées. Les résultats de cette comparaison, reportés dans le tableau 3, ne font apparaître aucune différence significative dans les pentes. Ceci nous a permis de

regrouper l'ensemble des résultats pour définir une pente moyenne correspondant au métabolisme de base et au métabolisme de routine.

A partir de cette pente moyenne ($b = 0,72$) imposée, les valeurs d'ordonnée à l'origine « a » ont été recalculées pour chaque régression, portées dans le tableau 2 et présentées graphiquement dans la figure 2, qui traduit ainsi la valeur de consommation d'oxygène de 1 g de poids sec de *C. varia*.

Tableau 3

Résultats de l'analyse de covariance pour les différentes droites de régression reliant la consommation d'oxygène du *C. varia* au poids sec de l'animal.

+ Les pentes et les ordonnées à l'origine ne peuvent pas être comparées.

+++ Les ordonnées à l'origine sont significativement différentes.

P : Probabilité; la ligne (—) signifie que la probabilité est de moins de 0,0001.

Covariance analysis of the different regression curves relating oxygen consumption rates of C. varia to its dry body weight.

+ *Slopes and intercepts cannot be compared.*

+++ *Intercepts are significantly different.*

P : *Probability; the line (—) signifies that the probability is less than 0.0001.*

		Métabolisme de base, de routine et d'activité	Métabolisme de base et de routine	Métabolisme d'activité
Variances résiduelles	X^2 ou F bilatéral	108,32	10,362	25,64
	Degré de liberté	18 +	13	4
	P	—	0,08	—
Pentes	F unilatéral	3,35	0,40	13,46
	Degré de liberté	18/261	13/211	4/50
	P	—	0,98	—
Ordonnées à l'origine	F unilatéral	98,76	86,06	7,94
	Degré de liberté	18/279	13/224 + + +	4/54
	P	—	—	—

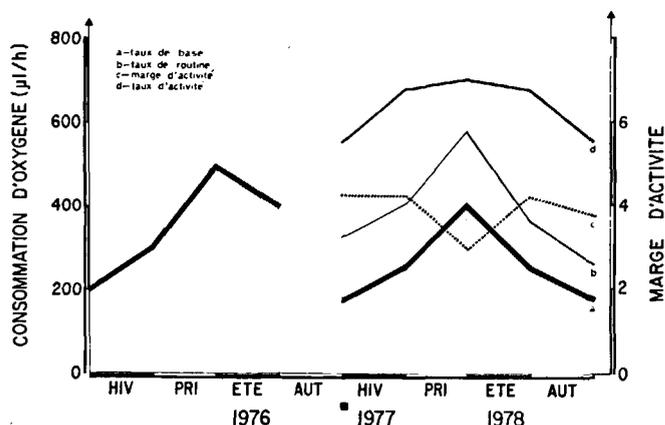


Figure 2

Différents niveaux de métabolisme étudiés au cours de différentes saisons pour un pétoncle d'1 g (poids sec sans coquille).

Different metabolic rates exhibited by the black scallop of 1 g dry body weight during different seasons.

Tableau 4

Valeurs de Q_{10} calculées à partir de taux de la consommation de *C. varia* (pour 1 g poids sec de tissu) à différentes températures saisonnières. Mo_1 et Mo_2 sont les quantités d'oxygène consommées respectivement aux températures t_1 et t_2 ; elles ont été calculées à partir des valeurs de $\ln a$ exposées au tableau 2.

Q_{10} values calculated from oxygen consumption rates of *C. varia* (1 g dry body weight) at different seasonal temperatures. Mo_1 and Mo_2 are the amounts of oxygen consumed at temperatures t_1 and t_2 respectively; these values were calculated from the $\ln a$ values shown in Table 2.

Niveaux de métabolisme	Période	Température		Taux		Q_{10}
		t_1	t_2	Mo_1	Mo_2	
Base	1976					
	Hiver-printemps	9,0	11,0	204,4	293,0	6,05
	Printemps-été	11,0	17,0	293,0	492,8	2,38
	Automne-été	15,0	17,0	387,6	492,8	3,32
	Hiver-été	9,0	17,0	204,4	492,8	3,00
	1977-1978					
	Hiver-été	10,0	15,0	164,0	365,0	5,00
	1978					
	Printemps-été	10,0	15,0	235,1	365,0	2,41
	Hiver-été	10,0	15,0	160,8	365,0	5,15
Hiver-automne	10,0	15,0	160,8	237,5	2,19	
Routine	1977-1978					
	Hiver-été	10,0	15,0	333,6	561,2	2,83
	1978					
	Printemps-été	10,0	15,0	365,0	561,2	2,36
	Hiver-été	10,0	15,0	259,8	561,2	4,67
Hiver-automne	10,0	15,0	259,8	343,8	1,75	
Actif	1977-1978					
	Hiver-été	10,0	15,0	550,0	685,4	1,56
	1978					
	Printemps-été	10,0	15,0	658,5	685,4	1,08
	Hiver-été	10,0	15,0	539,2	685,4	1,62
Hiver-automne	10,0	15,0	539,2	678,58	1,58	

Bien qu'en toute rigueur les pentes correspondant aux taux d'activité ne puissent être ajustées à 0,72 (tab. 3), la figure 2 présente une courbe de ce type à titre indicatif, et uniquement dans le but de situer les valeurs de consommation d'oxygène obtenues en activité par rapport aux taux de base et de routine.

La différence entre métabolisme d'activité et métabolisme de base a été calculée pour évaluer la quantité d'énergie à la disposition des animaux en cas de nécessité (Widdows, 1973 a, b). Cette différence, qui représente la « marge d'activité » (« scope for activity »); Fry, 1957) est représentée graphiquement dans la figure 2.

Les variations des taux de consommation d'oxygène sont en relation avec la température : les valeurs les plus élevées étant observées en été, et les plus basses pendant les mois d'hiver (fig. 2). L'effet de la température sur les taux de consommation d'oxygène peut être analysé en suivant les valeurs Q_{10} définies par la relation :

$$Q_{10} = \frac{Mo_2}{Mo_1} \frac{10}{t_2 - t_1}, \quad (3)$$

où Mo_1 et Mo_2 sont les taux de consommation d'oxygène aux températures t_1 et t_2 , respectivement. Les valeurs de Q_{10} , calculées pour un animal de 1 g de poids sec de tissu, sont représentées dans le tableau 4. Étant donné que les régressions concernant les taux de routine et les taux de base de toutes les saisons sont parallèles, les valeurs de Q_{10} pour ces deux niveaux de métabolisme sont indépendantes de la taille. Les taux de base et de routine relevés à toutes les températures des expé-

riences ont conduit à des valeurs de Q_{10} supérieures à 2, valeurs classiquement obtenues pour les processus biologiques dépendant de la température.

Les régressions se rapportant aux taux d'activité présentant des pentes significativement différentes entre elles, il en résulte que les valeurs de Q_{10} dépendent de la taille. Les valeurs de Q_{10} pour le taux d'activité varient entre 1 et 1,7 (tab. 4). Les valeurs plus basses, correspondant aux mois de printemps et d'été, sont voisines de 1, ce qui indique qu'à ce moment-là le métabolisme ne dépend pas de la température. Étant donné que les valeurs de Q_{10} sont inférieures à 2, les taux de consommation d'oxygène en activité ne peuvent être

Tableau 5

Consommation d'oxygène de *C. varia* juvéniles au cours de différentes saisons. + les juvéniles sont acclimatés pendant 10 jours à la température de l'expérience; ++ les juvéniles sont nourris un jour sur deux et jeûnent pendant trois jours avant l'expérience.

Oxygen consumption rates of spats of *C. varia* during different seasons. + spats were acclimatized for 10 days at experimental temperatures; ++ the spats were fed on alternate days during the three days preceding the experiment.

Date	Température de l'environnement (°C)	Température de l'expérience	Niveau de métabolisme	Poids sec moyen \pm 95 % intervalle de confiance	N	O ₂ μ l/h
Décembre 1977	10,5	10	Base	0,012 \pm 0,006	5	6,7
			Routine	0,014 \pm 0,007	5	15,1
Avril 1978	9,4	10	Base	0,012 \pm 0,006	6	10,4
			Routine	0,010 \pm 0,006	5	15,7
Mai 1978	11,6	13 +	Base	0,025 \pm 0,008	5	15,6
			Routine	0,023 \pm 0,10	5	29,7
Juillet 1978	15,0	15	Base	0,034 \pm 0,010	6	15,5
			Routine	0,030 \pm 0,011	5	40,1
Juillet 1978	15,0	18 +	Base ++	0,038 \pm 0,015	6	35,5
			Routine	0,033 \pm 0,012	6	55,6
Octobre 1978	14,7	15	Base	0,020 \pm 0,007	6	22,9
			Routine	0,018 \pm 0,008	5	37,1
Décembre 1978	10,2	10	Base	0,013 \pm 0,007	5	7,5
			Routine	0,012 \pm 0,006	6	14,7

considérés comme peu dépendants de la température. Cette différence d'influence de la température selon les saisons se traduit par une diminution de la marge d'activité pendant l'été (fig. 2). Pendant les autres saisons, la marge d'activité demeure stable (4 à 4,25).

En ce qui concerne les juvéniles, les régressions reliant la consommation d'oxygène au poids sec de tissu n'ont pas pu être développées au cours de cette étude, car la consommation d'oxygène des juvéniles n'a pas été mesurée individuellement. Le tableau 5 indique les mois où les expériences ont été effectuées, et les résultats des mesures de consommation d'oxygène. Le taux de routine atteint des valeurs plus élevées que les taux de base à toutes les températures. Les valeurs de Q_{10} des deux niveaux de métabolisme (de base et de routine) sont supérieures à 3 pour toutes les gammes de température, ce qui indique que le taux de métabolisme des juvéniles dépend fortement de la température.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Il est bien établi que la consommation d'oxygène est une fonction puissance (b) du poids sec (Prosser, Brown, 1961) de l'exposant b et la signification biologique de la valeur de l'exposant b a été discutée par plusieurs auteurs (Zeuthen, 1947; 1953; Von Bertalanffy, 1957; Hemmingsen, 1960). Chez les bivalves, il existe de grandes variations intraspécifiques et interspécifiques dans l'exposant b , puisque les valeurs rencontrées varient de 0,16 à 1,02 avec une majorité de valeurs se situant entre 0,4 et 0,9 (Bayne *et al.*, 1976). Chez les bivalves, Pamatmat (1969) et Widdows (1978) considèrent que la consommation d'oxygène n'est proportionnelle ni à la surface ($b = 0,67$) ni au poids de tissu ($b = 1,00$). Les travaux de Kruger (1960) et Newell et Roy (1973) suggèrent que des facteurs comme la température et la saison peuvent influencer considérablement sur la valeur de b .

La présente étude montre une valeur de b commune ($b = 0,72$) pour les taux de respiration de base et de routine. Cela peut signifier que ni la nourriture, ni la température, donc la saison, n'ont d'impact sur les valeurs de l'exposant b chez *Chlamys varia* (L.). Ce résultat, en désaccord avec ceux de Kruger (1960) et Newell et Roy (1973), est en revanche en accord avec les autres études effectuées sur plusieurs bivalves (e.g. Read, 1962 pour *Mytilus edulis* et *Modiolus demissus*; Pamatmat, 1969 pour *Tranzenella tantilla*; Ansell, 1973 pour *Donax vittatus* et Bayne, Widdows, 1978 pour *Mytilus edulis*). Widdows (1978) a cependant remarqué que chez *Mytilus edulis*, 4 régressions sur 24 indiquaient des valeurs pour b différentes. De plus, Vahl (1978) a observé que les régressions reliant la consommation d'oxygène au poids sec de tissu chez *Chlamys islandica* présentaient des pentes différentes au cours de ses expériences faites de mars à mai, et des pentes identiques pendant les autres saisons. Le présent travail met en évidence un phénomène comparable. Si on considère le métabolisme en activité, pour lequel les valeurs de b évoluent au cours des saisons de la même année, plus les températures sont élevées plus les valeurs de b le sont. L'élévation de la température correspond également à la poussée des gonades.

La forte valeur de la pente à ce moment-là indique que les grands animaux consomment, proportionnellement à leur poids sec, beaucoup plus d'oxygène que les petits.

Les valeurs de Q_{10} , qui sont indépendantes de la taille chez *C. varia* pour les taux de respiration de routine et de base, confirment les résultats de Pamatmat (1969) chez *Tranzenella tantilla*, de Kennedy et Mihursky (1972) chez *Mya arenaria*, et d'Ansell (1973) chez *Donax vittatus*. Cependant, Dame (1971) a remarqué que les valeurs de Q_{10} dépendaient de la taille chez *Crasostrea virginica*, les valeurs diminuant avec l'augmentation de la taille et avec l'augmentation de la tempéra-

ture. En revanche Kennedy et Mihursky (1972) ont montré chez *Macoma balthica* et *Mulina lateralis* que les valeurs de Q_{10} augmentaient en même temps que la taille et la température.

Dans la présente étude, les valeurs de Q_{10} relatives aux taux d'activité et comprises entre 1 et 2, témoignent d'une relative indépendance de la consommation d'oxygène en activité, vis-à-vis de la température. La valeur de Q_{10} égale à 1 représente une indépendance absolue; les valeurs de Q_{10} de 2 représentent les valeurs classiquement obtenues pour les processus biologiques dépendant de la température. Ce phénomène induit une diminution de la marge d'activité pendant les périodes chaudes de l'année (fig. 2). Ceci peut être interprété en faisant appel à l'hypothèse selon laquelle *C. varia* aurait besoin de relativement plus d'énergie pour sa maintenance pendant les périodes de température de l'environnement et d'activités reproductrices maximales.

Hughes (1970) chez *Scrobicularia plana* et Dame (1972) chez *Crassostrea virginica*, ont observé que les ordonnées à l'origine (a) des régressions reliant la consommation d'oxygène au poids sec de tissu des animaux, augmentent avec la température. Ils ont proposé, en utilisant une valeur commune pour l'exposant b , des équations rectifiées servant à calculer a à n'importe quel moment d'un cycle annuel. Nous avons suivi, dans le présent travail, la même méthode d'exploitation des résultats. Ainsi chez *C. varia*, ce calcul permet de relier la valeur de l'ordonnée à l'origine a à la valeur de température. Nous avons ainsi abouti à la relation suivante, concernant le métabolisme de base :

$$a = - 121,18 + 33,28 T. \quad (4)$$

Cette équation correspond à 73 % de variabilité totale ($r^2 \times 100$) avec 7 degrés de liberté. La validité du présent modèle est cependant très limitée, car la consommation d'oxygène des animaux a été déterminée uniquement dans la gamme de température 9 – 17 °C. Ce modèle ne peut être utilisé hors de ces limites sans nouvelles données. En remplaçant dans l'équation 1 la valeur de a obtenue dans l'équation 4, et en présumant la pente commune (0,72), la relation globale peut s'écrire :

$$Mo_2 = (- 121,18 + 33,28 T) W_a^{0,72}. \quad (5)$$

Il n'est pas possible d'établir un modèle de même type pour les taux de respiration de routine, du fait de l'insuffisance des données disponibles. De plus, les taux de routine ne peuvent être considérés comme dépendants de la température, car les valeurs de Q_{10} sont basses pendant les mois d'automne et d'hiver (tab. 3).

On peut se demander jusqu'à quel point les variations de la consommation d'oxygène chez *Chlamys varia* peuvent être attribuées à la température. Le modèle linéaire représenté par l'équation (5) n'explique pas toutes les variations saisonnières du taux de consommation d'oxygène. Même quand la température et la disponibilité en nourriture sont contrôlées expérimentalement, pendant l'été et l'automne de l'année 1978, on peut observer une fluctuation saisonnière dans la consommation d'oxygène (fig. 2). Il semble, comme chez d'autres bivalves de régions tempérées (Widdows, Bayne, 1971; Bayne, 1973 *a, b, c*; 1976; Widdows, 1978; Vahl, 1978), que le cycle saisonnier de la gamétogenèse de *C. varia* puisse avoir une influence majeure sur le stockage et l'utilisation des réserves, donc sur la consommation d'oxygène. Lucas (1965) a observé que les gonades de *C. varia* sont au stade de repos de novembre à février, que la gamétogenèse commence en mars pour aboutir à l'état de maturation de mai à septembre. En plus de quelques émissions intermittentes en été, deux périodes importantes d'émissions ont été observées, l'une en juin et l'autre en septembre (Shafee, Lucas, 1980). Pendant les mois d'été, les individus présentent des gonades à différents stades (mûres, en développement ou vides), ce qui signifie que l'émission et la constitution des gamètes peuvent se dérouler de manière ininterrompue. De telles successions de phases de développement des gonades pendant les périodes où la température est élevée entraînent une demande métabolique plus élevée. Ceci pourrait expliquer pourquoi les valeurs maximales de consommation d'oxygène de base et de routine sont observées en été (fig. 2). En automne, il n'y a presque plus d'activité gonadique et, malgré la température élevée et la disponibilité de nourriture (conditions au laboratoire identiques à celles d'été), les pectinidés montrent des taux de métabolisme plus faibles (fig. 2). En hiver, quand la température et

Tableau 6

Résultats des régressions multiples reliant la consommation d'oxygène (Mo_2), les ordonnées à l'origine (a), le poids sec de tissu (W_a), la température (T), l'indice gonadique (G) et la nourriture (F). *Hs* : très significative; *S* : significative.

Results of multiple linear regression curves relating oxygen consumption (Mo_2), intercepts (a), dry body weight (W_a), temperature (T), gonad index (G) and food supply (F). *Hs*: highly significant; *S*: significant.

<i>Équation 4 :</i>	$a = 23,37 T$	$+ 1 183,76 G$	$+ 134,47 F - 89,92$
Valeur du t des coefficients de régression partielle	11,4 (HS)	4,8 (HS)	2,8 (S)
Coefficient de corrélation partielle	0,72	0,61	0,54
Coefficient de corrélations multiples	$r^2 = 0,81$	$= 24,2$ (HS)	$df = 3$ et 8
<i>Équation 6 :</i>	$O_2 = 309,40 W_a$	$+ 3,55 T$	$+ 10,25 F - 22,94$
Valeurs du t du coefficient de régression partielle	14,10 (HS)	15,32 (HS)	3,12 (S)
Coefficient de corrélation partielle	0,83	0,93	0,34
Coefficient de corrélation multiple	$r^2 = 0,96$	$F \text{ ratio} = 164$ (HS)	$df = 3$ et 10

Valeurs d'indice gonadique pour l'année 1978 :

Avril 0,093

Juillet 0,105

Octobre 0,030

Décembre 0,020

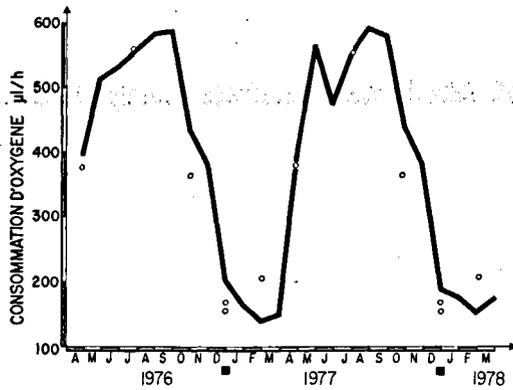


Figure 3

Variation saisonnière de la consommation d'oxygène calculée à partir du modèle empirique (équation 7) pour un animal standard de 1 g (poids sec sans coquille). Les cercles représentent les taux de consommation d'oxygène calculés à partir des régressions au tableau 2.

Seasonal variation in the oxygen consumption rates of a standard animal (1 g dry body weight), calculated from the empirical model (Equation 7). Circles represent oxygen consumption rates calculated from the regressions explained in Table 2.

les activités saisonnières sont très basses, les taux de consommation d'oxygène présentent des valeurs minimales. C'est pourquoi il semble que les variations saisonnières dans les taux de respiration des adultes de *C. varia* soient corrélées avec les événements du cycle de reproduction, et ne puissent pas uniquement être imputées aux variations de température.

Une formule empirique a été développée pour prendre en compte les variations saisonnières de a en fonction de la température (T) exprimée en °C, de l'indice gonadique (G) et de l'alimentation (F). Pour les valeurs de l'indice gonadique au cours de la période allant de février 1976 à février 1978, on peut consulter le travail de Shafee et Lucas (1980), et pour les autres périodes, on se rapportera au tableau 6. Les valeurs de F (facteur d'alimentation) peuvent être considérées comme nulles pour les taux de respiration de base, et égales à 1 pour les études de métabolisme de routine. Ces trois valeurs indépendantes (T , G et F) permettent de calculer la valeur de a selon l'équation :

$$a = -89,92 + 23,73 T + 1183,76 G + 134,47 F. \quad (6)$$

La variabilité totale de données (r^2), le coefficient de corrélation (r) de chaque variable indépendante avec la valeur a et le degré de liberté utilisé sont reportés dans le tableau 6. En remplaçant dans l'équation 1 la valeur a obtenue dans l'équation 6, le modèle définitif peut s'écrire :

$$Mo_2 = (-89,92 + 23,37 T + 1183,76 G + 134,47 F)W_d^{0,72}. \quad (7)$$

Étant donné que la nourriture des animaux est suffisante au cours du printemps, de l'été et de l'automne (Shafee, 1980), la consommation d'oxygène de *C. varia* dans la population sauvage peut être considérée comme égale aux taux de routine estimés en laboratoire durant

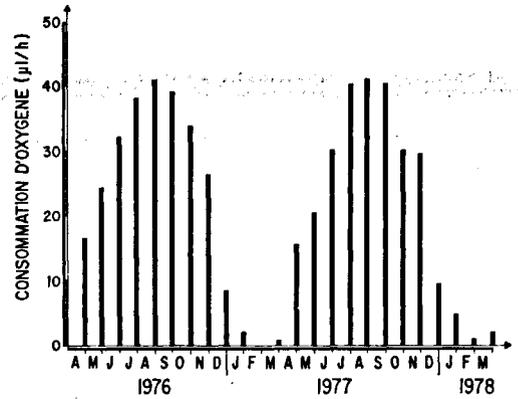


Figure 4

Variation saisonnière de la consommation d'oxygène calculée à partir du modèle empirique (équation 8), pour un juvénile standard de 0,01 g (poids sec sans coquille).

Seasonal variation in the oxygen consumption rates of a standard spat (0,01 g dry body weight), calculated from the empirical model (Equation 8).

les mêmes périodes avec $F = 1$. Par contre, en hiver, la nourriture est très limitée (Shafee, 1980) et les animaux doivent avoir dans la nature des activités métaboliques minimales de survie, assimilables à la consommation d'oxygène de base estimée pendant les expériences faites en hiver, avec $F = 0$. Si l'on considère que cette généralisation peut donner une bonne approximation des activités métaboliques de la population sauvage pendant une année, l'équation 7 peut être utilisée pour estimer la consommation d'oxygène de *C. varia* à n'importe quelle période de l'année, étant donné que la température et l'indice gonadique sont connus.

On peut développer un modèle identique pour les variations saisonnières de la consommation d'oxygène de juvéniles, ceci en reliant le poids sec (W_d) en g, la température (T) en °C et l'alimentation (F) où $F = 0$ pour les taux de base et $F = 1$ pour les taux de routine. Le modèle ainsi obtenu répond à l'équation :

$$Mo_2 = -22,94 + 309,40 W_d + 3,55 T + 10,25 F \quad (8)$$

Le tableau 6 montre la variabilité totale (r^2) de ce modèle, le degré de liberté correspondant et le coefficient de corrélation partiel (r) entre chaque variable indépendante et les taux de consommation d'oxygène.

Pour la période 1976-1978, les taux de consommation d'oxygène d'un adulte standard (1 g de poids sec de tissu) et d'un juvénile standard (0,01 g de poids sec de tissu), calculés sur la base des modèles empiriques ci-dessus (équations 7 et 8 respectivement), sont donnés dans les figures 3 et 4. L'adulte et le juvénile montrent des activités métaboliques beaucoup plus élevées pendant les mois chauds. Ceci est en accord avec les travaux de Ansell et Sivadas (1973) chez *Donax vittatus*. Par contre, Bayne *et al.* (1976) ont observé que *Mytilus edulis* est capable de modérer sa demande métabolique lorsque la température de l'environnement augmente.

Remerciements

Je suis extrêmement reconnaissant au Professeur C. Peyraud, du Laboratoire de Physiologie animale de l'Université de Bretagne Occidentale, d'avoir bien voulu m'accueillir dans son laboratoire. Je tiens à remercier les Drs A. Belaud, J. Widdows, A.D. Ansell

et le Professeur A. Lucas, pour avoir relu et critiqué le manuscrit, et Melle Touria Mahmoudi pour avoir assuré la frappe de cet article en prenant sur son temps personnel.

RÉFÉRENCES

- Ansell A.D., 1973. Oxygen consumption by the bivalve *Donax vittatus* (da Costa), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **11**, 311-328.
- Ansell A.D., Sivadas P., 1973. Some effects of temperature and starvation on the bivalve *Donax vittatus* (da Costa) in experimental laboratory populations, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **13**, 229-262.
- Bayne B.L., 1971 a. Oxygen consumption by three species of lamellibranch mollusc in declining ambient oxygen tension, *Comp. Biochem. Physiol. A*, **40**, 955-970.
- Bayne B.L., 1971 b. Ventilation, the heart beat and oxygen uptake by *Mytilus edulis* L. in declining oxygen tension, *Comp. Biochem. Physiol. A*, **40**, 1065-1085.
- Bayne B.L. 1973 a. Physiological changes in *Mytilus edulis* L. induced by temperature and nutritive stress, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **53**, 39-58.
- Bayne B.L., 1973 b. Aspects of the metabolism of *Mytilus edulis* during starvation, *Neth. J. Sea Res.*, **7**, 399-410.
- Bayne B.L., 1973 c. The response of three species of bivalve mollusc to declining oxygen tension at reduced salinity, *Comp. Biochem. Physiol. A*, **45**, 793-806.
- Bayne B.L., 1976. *Marine mussels: their ecology and physiology*, IBP 10, Cambridge Univ. Press, 506 p.
- Bayne B.L., Thompson R.J., 1970. Some physiological consequences of keeping *Mytilus edulis* in the laboratory, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **20**, 526-552.
- Bayne B.L., Widdows J., 1978. The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L., *Oecologia*, **37**, 137-162.
- Bayne B.L., Thompson R.J., Widdows J., 1976. Physiology: 1, in: *Marine mussels. Their ecology and physiology*, édité by B.L. Bayne, IBP 10, Cambridge Univ. Press, 121-126.
- Bruce J.R., 1926. The respiratory exchange of the mussel (*Mytilus edulis* L.), *Biochem. J.*, **20**, 829-946.
- Crisp D.J., 1971. Energy flow measurements, in: *Methods for the study of marine benthos. IBP hand book n°16*, edited by N.A. Holme and A.D. Mc Intyre, Blackwell Scientific Publication, Oxford, 197-279.
- Dame R.F. 1971. The ecological energies of growth, respiration and assimilation in the intertidal American oyster, *Crassostrea virginica*, *Ph. D. Dissert., Univ. South-Carolina*, 81 p.
- Dame R.F. 1972. The ecological energies of growth, respiration and assimilation in the intertidal American oyster, *Crassostrea virginica*, *Mar. Biol.*, **17**, 243-250.
- Fry F.E.J., 1957. The aquatic respiration of fish, in: *The physiology of fishes*, edited by M.E. Brown, vol. 1, Academic Press, New York-London, 1-63.
- Hemmingsen A.M., 1960. Energy metabolism as related to body size and respiratory surface and its evolution, *Rep. Steno. Mem. Hosp. Nord. Insulinlab.*, **9**, 7-110.
- Hughes R.N. 1970. An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa), *J. Anim. Ecol.*, **39**, 357-381.
- Kennedy V.S., Mihursky J.A., 1972. Effects of temperature on the respiratory metabolism of three Chesapeake Bay bivalves, *Chesapeake-Sci.* **13**, 1-22.
- Kruger F., 1960. Zur frage des Grossenab hangigkeit des sauerstoff verbrauchs von *Mytilus edulis*, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **7**, 125-148.
- Lucas A., 1965. Recherches sur la sexualité des mollusques bivalves, *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **29**, 115-217.
- Newell R.C., Roy A., 1973. A statistical model relating the oxygen consumption of a mollusc (*Littorina littorea*) to activity, body size, and environmental condition, *Physiol. Zool.*, **46**, 253-275.
- Pamatmat M.M., 1969. Seasonal respiration of *Tranzenella tantilla* Gould, *Am. Zool.*, **9**, 418-426.
- Prosser C.L., Brown F.A., 1961. *Comparative animal physiology*, 2nd edition, W.B. Saunders, Philadelphia, 688 p.
- Read K.R.H., 1962. Respiration of the bivalve molluscs *Mytilus edulis* L. and *Brachiodontes demissus plicatulus* Lamarck as a function of size and temperature, *Comp. Biochem. Physiol.*, **7**, 89-101.
- Scholander P.F., Flagg W., Walters V., Irving L., 1953. Climatic adaptations in arctic and tropical poikilotherms, *Physiol. Zool.*, **26**, 67-92.
- Shafee M.S., 1980. Application of some growth models to the black scallop *Chlamys varia* (L.) from Lanvéoc, Bay of Brest, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **43**, 237-250.
- Shafee M.S., Lucas A., 1980. Quantitative studies on the reproduction of black scallop, *Chlamys varia* (L.) from Lanvéoc area, Bay of Brest, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **42**, 171-186.
- Strickland J.D.H., Parsons T.R., 1972. A practical handbook of sea water analysis, *Fish. Res. Board Can. Bull.*, **167**, 310 p.
- Vahl P., 1978. Seasonal changes in oxygen consumption of the Iceland scallop (*Chlamys islandica*) (O.F. Muller) from 7°N, *Ophelia*, **17**, 1, 143-154.
- Van Dam L., 1954. On the respiration in scallops (Lamellibranchiata), *Biol. Bull. Mar. Lab.*, **107**, 192-202.
- Vernberg W.R., Vernberg F.J., 1972. *Environmental physiology of marine animals*, Springer-Verlag, Berlin, 346 p.
- Von Bertalanffy L., 1957. Quantitative laws in metabolism and growth, *Quat. Rev. Biol.*, **32**, 217-231.
- Widdows J., 1973 a. Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate and oxygen uptake of *Mytilus edulis* L., *Mar. Biol.*, **20**, 269-276.
- Widdows J., 1973 b. The effects of temperature on the metabolism and activity of *Mytilus edulis* L., *Neth. J. Sea Res.*, **7**, 387-398.
- Widdows J., 1978. Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis* L., *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **52**, 109-124.
- Widdows J., Bayne B.L., 1971. Temperature acclimatation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **51**, 827-843.
- Zeuthen E., 1947. Body size and metabolic rate in the animal kingdom, *C.R. Lab. Carlsb., ser. Chim.*, **26**, 15-161.
- Zeuthen E., 1953. Oxygen uptake as related to body size in organims, *Quat. Rev. Biol.*, **28**, 1-12.

LE 17^e SYMPOSIUM EUROPÉEN DE BIOLOGIE MARINE

se tiendra à Brest, du 27 septembre au 1^{er} octobre 1982

Thème : Fluctuation et succession dans les écosystèmes marins.

● Effets des perturbations naturelles ou anthropiques sur les individus, les espèces ou les communautés.

— Est-il possible de distinguer entre les variations à court ou long terme des écosystèmes et les fluctuations anormales?

— Quelle est la stratégie d'étude d'un écosystème?

La date limite d'acceptation des communications est dépassée (1^{er} mars), mais il est encore possible jusqu'au 15 mai de s'inscrire pour participer au Symposium et présenter éventuellement un poster.

Inscriptions et informations complémentaires : Professeur M. GLÉMAREC
Institut d'Études marines
Université de Bretagne Occidentale
6, avenue Victor-Le-Gorgeu
29200 Brest

THE 17th EUROPEAN MARINE BIOLOGY SYMPOSIUM

will be held in Brest, from September 27th to October 1st 1982

Thème : Fluctuation and succession in marine ecosystems.

The effects of natural events or anthropogenic disturbance on individuals, species and communities.

— Is it possible to distinguish short term or long term variations of ecosystem characteristics, from abnormal fluctuations?

— What is the strategy to be adopted for an ecosystem survey?

The deadline for acceptance of papers is already over (March 1st), but it is still possible, until May 15th to register to the symposium and for possible presentation of a poster.

For further information or registration, please contact : Professeur M. GLÉMAREC
Institut d'Études Marines
Université de Bretagne Occidentale
6, avenue Victor-Le-Gorgeu
29200 Brest