

MORTALITE HIVERNALE CHEZ LA PALOURDE JAPONAISE.  
*RUDITAPES PHILIPPINARUM* SUR LE LITTORAL ATLANTIQUE :  
ASPECTS BIOCHIMIQUE ET ECOPHYSIOLOGIQUE.

par

Philippe GOULLETQUER

IFREMER, Laboratoire National Ecosystèmes Conchylicoles (LEC)

B.P. 133, 17390 LA TREMBLADE (FRANCE).

ABSTRACT : WINTER MORTALITIES OF THE MANILA CLAM *RUDITAPES PHILIPPINARUM* ALONG THE FRENCH ATLANTIC COASTS : BIOCHEMICAL AND ECOPHYSIOLOGICAL ASPECTS.

For some years, high mortalities on Manila clam's breeding occurred at the end of Winter on Atlantic coasts. The ecophysiological survey of population was performed using a ground culture technique. This permitted to characterize the conditions related with mortalities such as a loss in dry weight and a decrease of metabolic reserves. A comparison of biochemical composition was conducted during the occurrence of mortality on different sites along the Atlantic coast, and in different ecosystems (tidal land, oysters ponds).

RESUME :

Depuis quelques années, des mortalités importantes sur les élevages de palourde japonaise "*Ruditapes philippinarum*" sont signalées en fin de période hivernale sur le littoral atlantique. L'étude écophysiological d'une population réalisée sur l'estran du bassin de Marennes-Oléron permet de caractériser les conditions d'apparition d'une mortalité importante, en particulier un fort amaigrissement associé à une disparition des substances biochimiques de réserve chez les animaux. Une comparaison biochimique est effectuée sur différents sites du littoral atlantique en période de mortalité ainsi que sur différents types de milieux (estran, claires) afin de vérifier ces conditions.

Mots clés : mortalité, *Ruditapes philippinarum*, glycogène, claires ostréicoles, estran.

Key-words : mortality, *Ruditapes philippinarum*, glycogen, oyster pond, tidal bottom.

INTRODUCTION

Parallèlement à l'extension de l'élevage de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*, et l'augmentation des biomasses en élevage, des cas de mortalités hivernales anormales non associées à des parasites affectent les populations dans différents sites du littoral. En particulier dans les secteurs où les élevages sont effectués successivement en claires ostréicoles puis sur estran, seules les dernières populations sont affectées par les mortalités hivernales (Gouletquer *et al.*, 1986).

De telles mortalités anormales ont été observées au Japon par Muri (1987) sur *Crassostrea gigas* ainsi qu'aux Etats-Unis sur différentes espèces (Leibowitz, 1987).

L'étude entreprise ici a pour but de déterminer les conditions d'apparition des mortalités à partir d'une étude écophysiological d'une population de *Ruditapes philippinarum* élevée sur estran. Les caractéristiques communes aux populations touchées ont été mises en évidence par l'étude des compositions biochimiques sur différents sites du littoral. Par la suite, l'absence de mortalité de *R. philippinarum* en claires ostréicoles nous a amené à comparer ces populations à celles élevées sur estran pour différentes classes d'âge.

## 1. MATERIELS ET METHODES

D'avril 1984 à septembre 1985, un suivi mensuel est réalisé sur une population de palourdes *Ruditapes philippinarum*, élevées pendant 1 an en claires ostréicoles, et semées sur un substrat sablo-vaseux en bords de Seudre dans le bassin de Marennes-Oléron. Cinquante individus vivants, ainsi que la totalité des coquilles vides présentes, sont prélevés pour mensuration selon l'axe antéro-postérieur. La mortalité par prédation est séparée de la mortalité naturelle par observation des cassures caractéristiques, effectuées sur la coquille par *Carcinus maenas* (Parache, 1980). Les différentes classes de taille sont estimées à partir de la méthode du Simplex avec pour critère (Schnute et Fournier, 1980) :

$$A = 2 \cdot \sum_{i=1}^n F_{i \text{ obs}} \cdot \text{Log} (F_{i \text{ obs}} / F_{i \text{ theo}})$$

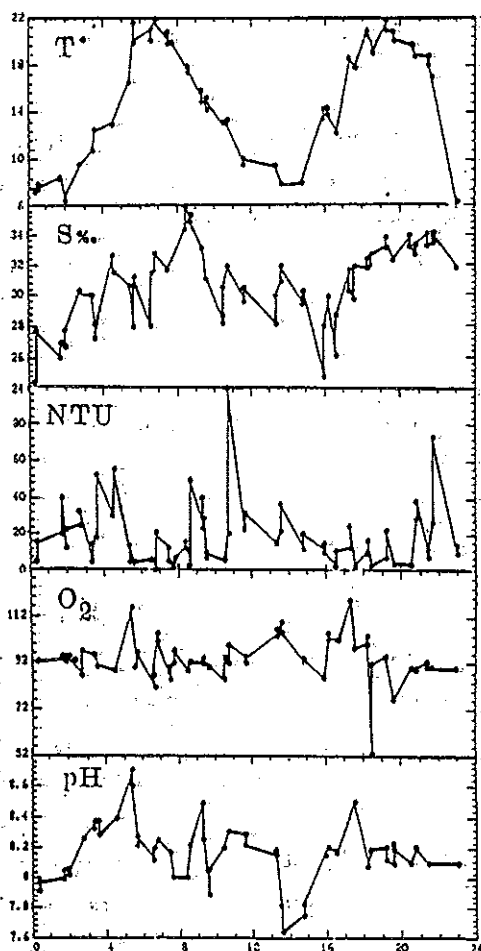
qui permet de définir les modes en les quantifiant. Une lyophilisation de la chair permet une estimation du poids sec. Nous utilisons les indices de condition  $P \text{ sec} / P_{\text{coq}}$ , ( $P \text{ sec} - P \text{ cendres}$ ) /  $P \text{ coq}$  selon Walne et Mann (1975) recommandés par Lucas et Beninger (1985) comme étant des indices physiologiques précis pour les adultes. L'évolution simultanée de la masse d'eau en surface et au fond a été analysée par des mesures de température (thermomètre au mercure au 1/10°C), de salinité selon la méthode de Knudsen et d'oxygène dissous selon Winckler, (Strickland et Parson, 1972) au memotitrator Mettler OL 40RC. La turbidité est estimée au turbidimètre Hach, et exprimée en unité N.T.U., ainsi que le pH au pHmètre Schott CG822. Ces mesures ont été effectuées en périodes de vives-eaux et de mortes-eaux. Un échantillonnage sur des palourdes a été réalisé sur les estrans de la Baie de Bourgneuf et de la Trinité sur Mer, où une mortalité de l'ordre de 25 % est observée pendant l'hiver 85-86. Parallèlement, les populations en marais ostréicoles de la Baie de Bourgneuf et de Marennes-Oléron ont été échantillonnées.

En période de mortalité, un échantillonnage de palourdes est réalisé sur des animaux localisés en surface et enfouis. L'analyse biochimique de la chair est réalisée pour les protéines selon la méthode de Lowry *et al.* (1951), pour les sucres totaux et le glycogène selon la méthode de Dubois *et al.* (1956). Les lipides, après extraction selon la technique de Bligh et Dyer (1959) sont dosés selon la méthode de Marsh et Weinstein (1966). Le pourcentage de cendres dans la chair sèche est estimé par perte au feu à 450°C pendant 24 heures.

## I. RESULTATS

### II.1. Etude écophysiological de la mortalité hivernale (1984-1985) dans le bassin de Marennes-Oléron

#### a) Evolution des paramètres physico-chimiques du milieu (Fig. 1)



En période hivernale, on obtient une turbidité globalement plus élevée qu'en cours d'année (100 NTU) ; les températures les plus basses de l'année mais ne descendant pas en dessous de 6°C, sont associées à une chute de pH importante (7,6). La saturation en oxygène n'est pas différenciable de la moyenne annuelle. Des variations de salinité importantes sont observées en période hivernale, avec en particulier les plus basses salinités enregistrées (24 ‰). Le réchauffement des eaux, associé à la remontée de pH entre mars et avril 1985 s'effectue lors des plus basses salinités de l'année (24 ‰).

En effectuant des pondérations journalières (Fig. 2), on constate que les écarts moyens entre surface-fond en particulier en salinité, montrent une variabilité importante pendant cette période hivernale.

Figure 1 : Evolution bimensuelle des paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau (surface et fond).

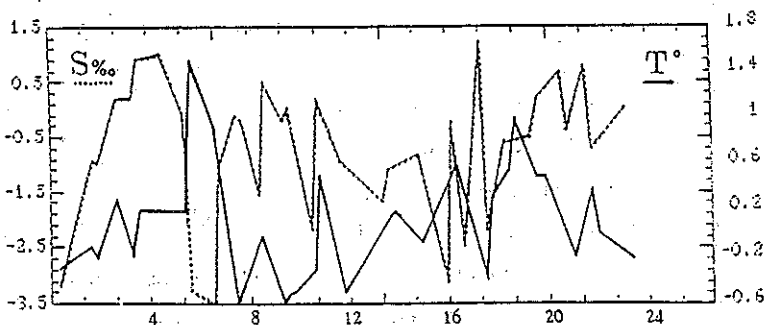


Figure 2 : Evolution des écarts moyens journaliers surface/fond (T°, S‰).

De même les rapports salinité/température (Fig. 3), tant en surface qu'au fond, montrent pendant cette période les fluctuations les plus importantes de l'année.

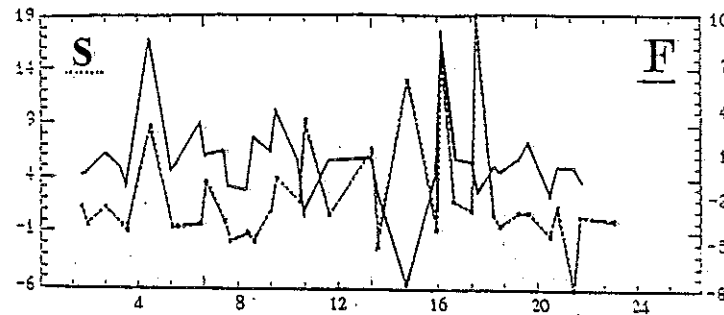


Figure 3 : Evolution des rapports S‰/T° en surface et fond en fonction du temps.

b) Evolution des paramètres biométriques (tableau 1)

Les résultats présentés dans le tableau 1, nous permettent de constater, après une phase de croissance des mois de mai à septembre, un arrêt en période automnale qui se prolonge jusqu'aux mois de mai-juin 1985. La reprise de croissance s'effectue lors du passage du poids total de 14,75 g à 17,97 g et de l'indice de condition de 27,8 à 71,8.

	Longueur		Poids total		Poids sec		IC <sub>1</sub> = P. Sec/P. Coq.		IC <sub>2</sub> = P. Sec <sup>2</sup> /P. Coq <sup>2</sup>	
	mm	σ	g	σ	mg	σ		σ		σ
1984										
03	28,4	0,04	5,15	0,01	123,40	6,24	46,4	1,1	40,8	1,2
04	28,1	0,05	5,26	0,02	134,94	7,71	44,5	1,2	39,4	1,2
05	28,6	0,06	5,35	0,02	188,88	11,38	61,5	2,1	54,9	2,0
06	30,6	0,05	7,22	0,03	323,87	11,91	76,6	1,5	69,1	1,5
07	31,8	0,05	8,02	0,03	402,02	23,35	92,0	2,9	83,8	2,8
08	34,9	0,07	11,11	0,06	497,66	12,09	79,2	1,6	71,1	1,5
09	36,0	0,08	12,52	0,09	438,25	21,35	62,3	2,4	54,9	2,0
10	37,6	0,12	13,60	0,11	400,41	14,13	51,3	1,2	45,2	1,4
11	36,7	0,10	13,58	0,11	341,61	15,38	43,7	1,6	38,8	1,4
12	37,5	0,11	13,96	0,12	328,35	11,82	39,9	0,7	35,2	0,7
1985										
01	37,0	0,04	13,50	0,04	251,31	17,39	39,8	1,7	34,5	1,5
02	37,3	0,09	13,96	0,08	251,63	17,23	32,3	1,9	28,8	1,7
03	38,0	0,10	14,51	0,08	256,28	8,50	31,2	0,7	27,1	0,7
04	37,8	0,11	14,27	0,10	258,57	14,12	31,1	1,3	27,1	1,1
05	38,0	0,09	14,75	0,10	257,60	23,96	32,3	2,7	27,8	2,4
06	39,9	0,14	17,97	0,14	743,52	43,01	80,5	3,6	71,8	3,2
08	41,0	0,17	19,97	0,28	950,60	49,32	86,6	3,7	76,1	3,3
09	41,0	0,39	20,95	0,77	591,31	34,22	49,9	1,5	43,9	1,3

Tableau 1 : Evolution mensuelle des paramètres biométriques et des indices de condition. (σ = écart-type)

Suite à la ponte ayant eu lieu entre septembre et octobre 1984, aucune reprise de poids sec en période automnale n'est observée. Un amaigrissement a débuté dès cette période et s'est prolongé jusqu'en mai 1985, occasionnant une chute de 35 % du poids sec. A l'issue de cet amaigrissement, les poids secs se situent à un niveau équivalent à ceux des mois de mai-juin 1984. Les indices de condition nous montrent un état physiologique particulièrement faible, avec des valeurs proches de 28, inférieures aux conditions initiales de début d'élevage (40).

c) Evolution des paramètres biochimiques (tableaux 2 et 3)

Au cours de la croissance printanière, une phase de stockage de glycogène (32,87 mg ; 9,35 %) est observée ; elle est suivie d'une augmentation de la quantité de lipides liée à l'avancement de la maturation sexuelle. Parallèlement, la teneur en sucres totaux décroît (2,4 %). Après la ponte, précisée par la chute de lipides (7,37 % à 6,27 %), on n'observe

aucune accumulation de lipides et de sucres en période automnale. Le glycogène présente une diminution très nette des teneurs jusqu'au mois de mars (0 %). Entre février 84 et avril 85, les glucides représentent toujours moins de 1 % du poids de corps sec, tandis qu'un début d'accumulation des sucres s'effectue au mois de mai.

	Prot.		Lip.		S. Tx		Glyc.		Cen.	
	mg.	g	mg.	g	mg.	g	mg.	g	mg.	g
1984:										
03	40,10	2,01	9,94	0,54	2,05	0,33	0,9	0,23	15,04	0,76
04	49,58	2,91	9,83	0,53	3,38	0,55	2,40	0,47	15,32	0,67
05	71,52	3,96	13,68	0,76	5,69	0,99	5,35	0,60	22,75	1,36
06	134,07	4,87	16,46	1,08	21,61	1,64	19,43	1,76	30,96	1,29
07	146,76	7,44	29,55	1,92	17,60	1,79	12,87	1,45	35,94	1,77
08	145,23	3,82	35,96	1,23	31,80	2,88	21,53	3,27	50,11	1,38
09	144,08	6,52	29,18	1,49	10,36	0,88	5,01	0,87	50,84	3,33
10	146,92	4,78	25,11	0,95	10,74	1,16	5,70	1,07	48,09	1,73
11	130,89	5,5	21,52	0,88	7,89	1,41	5,12	1,41	38,19	1,72
12	139,69	5,06	20,97	0,72	3,51	0,21	0,40	0,05	38,23	1,25
1985										
01	119,56	7,35	19,19	1,02	3,19	0,54	1,66	0,48	38,00	1,92
02	122,56	7,74	17,73	1,12	1,92	0,24	0,71	0,16	31,16	1,86
03	130,44	4,18	18,68	0,96	1,44	0,10	0	-	32,28	1,23
04	131,5	7,48	17,66	0,93	2,42	0,13	0,13	0,13	34,69	1,46
05	128,14	11,8	19,04	1,63	4,55	0,88	1,84	0,60	35,91	2,58
06	318,78	18,33	51,86	5,48	60,18	5,85	56,28	5,75	79,86	4,99
08	453,45	22,67	86,87	9,22	34,72	5,20	28,40	4,55	106,19	5,53
09	275,00	15,20	46,44	3,67	12,38	1,50	7,17	1,25	71,70	4,24

Tableau 2 : Evolution des moyennes mensuelles des paramètres biochimiques (valeurs absolues).

Tableau 3 : Evolution des moyennes mensuelles des paramètres biochimiques (valeurs relatives).

	Prot.		Lip.		S. Tx		Glyc.		Cen.	
	%	g	%	g	%	g	%	g	%	g
1984										
03	32,51	0,42	8,06	0,11	1,66	0,22	0,73	0,16	12,19	0,19
04	36,74	0,34	7,29	0,06	2,49	0,28	1,78	0,23	11,36	0,34
05	34,01	0,47	6,50	0,10	2,70	0,17	2,54	0,18	10,81	0,20
06	41,40	0,34	5,08	0,24	6,67	0,42	6,00	0,47	9,56	0,26
07	36,51	0,51	7,35	0,28	9,35	0,51	3,18	0,47	3,94	0,15
08	29,78	0,36	7,37	0,19	6,52	0,52	4,42	0,63	10,28	0,15
09	33,33	0,32	6,75	0,09	2,40	0,18	1,16	0,20	11,76	0,30
10	36,69	0,23	6,27	0,08	2,63	0,25	1,42	0,25	12,01	0,14
11	38,31	0,29	6,30	0,05	2,31	0,34	1,50	0,37	11,18	0,17
12	42,54	0,15	6,39	0,04	1,07	0,04	0,12	0,01	11,64	0,15
1985										
01	42,13	0,28	6,76	0,09	1,12	0,14	0,59	0,15	13,39	0,36
02	48,71	0,56	7,05	0,08	0,76	0,05	0,23	0,05	12,38	0,25
03	50,90	0,47	7,29	0,22	0,56	0,03	0	-	12,59	0,29
04	50,86	0,47	6,83	0,08	0,93	0,09	0,05	0,05	13,42	0,31
05	49,20	0,22	7,31	0,08	1,75	0,21	0,71	0,18	13,78	0,43
06	42,87	0,43	6,98	0,48	8,09	0,63	7,57	0,63	10,74	0,31
08	46,24	0,48	8,86	0,72	3,54	0,47	2,90	0,42	10,83	0,29
09	46,47	0,38	7,85	0,42	2,09	0,19	1,21	0,18	12,11	0,18

d) Mortalité (Fig. 4)

- Prédation par *Carcinus maenas*

La prédation s'est effectuée principalement lors de deux périodes bien distinctes correspondant d'une part à la remontée printanière des crabes sur l'estran et d'autre part, à la période d'affaiblissement physiologique. On peut séparer les classes de taille et définir les modes en les quantifiant : le premier mode correspond à la taille du semis (29 mm), et représente 31 % de la prédation. Pour le second, la taille de sortie d'hiver est de 37 mm; 69 % de la prédation se produisent alors simultanément à la mortalité naturelle.

- Mortalité naturelle

A partir de janvier 1985, une mortalité naturelle représentée par des remontées fréquentes de palourdes en surface a été remarquée, se terminant seulement à la reprise de croissance, fin mai 1985. L'histogramme nous permet de montrer l'importance de cette

mortalité en période hivernale. Seule une faible mortalité, liée à la taille de semis de 28 mm (2 % de la population) ainsi qu'à la période de ponte pour une taille de 36 mm (6 %) se dégagent par ailleurs.

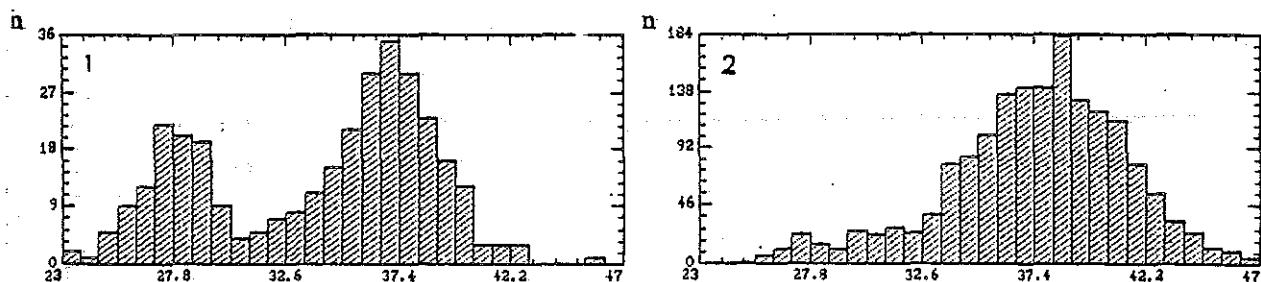


Figure 4 : Répartition des tailles de palourdes consommées par *Carcinus maenas* (1) et affectées par la mortalité naturelle (2).

On notera que la taille du mode de fréquence de mortalité sur les grandes tailles correspond à celui de la prédation. Il est donc vraisemblable que la mortalité naturelle est sous évaluée, car masquée par la prédation s'exerçant sur les palourdes affaiblies, remontées en surface. La prédation par *Carcinus maenas* sur des gammes de tailles supérieures à 30 mm est par ailleurs peu importante (Parache, 1980). En cumulant les deux types de mortalité on obtient un gradient croissant avec le temps, parallèle à l'amaigrissement.

Mois.	Décembre- Janvier	Janvier- Février	Février- Mars	Mars- Avril	Avril- Mai
% de la population	8	7	9	11	37

Dans le bassin de Marennes-Oléron, au cours de l'hiver 1984-1985, la mortalité observée est directement associée à la période déficitaire en glycogène, et semble être la résultante d'une absence d'engraissement en période automnale.

## 11.2. Aspects biochimiques des mortalités hivernales sur les estrans de la baie de Bourgneuf et de la Trinité-sur-mer

### a) Estran de la baie de Bourgneuf (tableau 4)

Pour les palourdes âgées de 1 an, les animaux localisés en surface sont les plus petits ( $P < 0,05$ ). L'amaigrissement est de l'ordre de 28 % entre les deux groupes, ce que confirment les indices de condition. Les valeurs absolues de chaque paramètre biochimique présentent des variances hétérogènes entre les 2 échantillons, distinguant ainsi les deux échantillons.

Les valeurs relatives ne montrent pas de différence significative pour les protéines ( $r = 0,98$ ) mais significative pour les lipides ( $r = 4,12$ ) et sucres ( $r = 4,76$ ). La comparaison du glycogène montre des variances et des moyennes significativement différentes.

Il apparaît donc que la mortalité s'est orientée sur des individus plus petits dans la

population et présentant peu de réserves énergétiques (glycogène). Les animaux remontés en surface présentent moins de 0,1 % de glycogène dans la chair, par opposition aux palourdes enfouies disposant de 0,43 % de glycogène.

		Long. mm	IC <sub>1</sub>	P. sec	Prot.	Lip.	S.T.	Glyco.
Surface:	Valeurs absolues (mg) σ	26,57 (0,07)	40,59 (0,05)	103,36 (5,07)	38,13 (2,34)	5,67 (0,35)	0,66 (0,08)	0,09 (0,03)
	Valeurs relatives (%) σ				36,89 (1,14)	5,49 (0,13)	0,63 (0,06)	0,09 (0,02)
Enfouies:	Valeurs absolues (mg) σ	27,58 (0,08)	52,51 (0,09)	142,72 (9,92)	50,56 (4,58)	8,75 (0,65)	1,75 (0,22)	0,62 (0,12)
	Valeurs relatives (%) σ				35,42 (0,95)	6,13 (0,09)	1,22 (0,08)	0,43 (0,07)

Tableau 4 : Comparaison des paramètres biométriques et biochimiques de la population de Bourgneuf.

b) Estran de La Trinité sur Mer (tableau 5)

Les résultats présentés dans le tableau 5, montrent pour des longueurs non significativement différentes, des écarts de poids secs de 21 %. Toutes les valeurs absolues des paramètres biochimiques diffèrent au seuil de 5 %, entre les deux lots. Seules les valeurs relatives en protéines présentent des variances non homogènes distinguant les deux lots.

Bien que l'utilisation du glycogène ne soit pas complète, 4,39 % restant, la mortalité apparaît être à nouveau associée à un fort amaigrissement hivernal chez ces animaux âgés de 2 ans.

Tableau 5 : Comparaison des paramètres biométriques et biochimiques de la population de La Trinité-sur-Mer.

		Long. mm	IC <sub>1</sub>	P. Sec mg	Prot.	Lip.	S.T.	Glyco.
Surface:	Valeurs absolues (mg) σ	43,26 (0,12)	73,68 (0,04)	697,75 (30,23)	241,13 (7,09)	38,84 (1,95)	36,11 (8,44)	30,19 (7,69)
	Valeurs relatives (%) σ				35,06 (0,81)	5,65 (0,19)	5,25 (1,08)	4,39 (0,99)
Enfouies:	Valeurs absolues (mg) σ	43,30 (0,15)	88,98 (0,02)	870,24 (43,45)	291,13 (13,99)	52,41 (3,34)	63,27 (8,63)	51,98 (7,30)
	Valeurs relatives (%) σ				33,45 (0,34)	6,02 (0,15)	7,27 (0,77)	5,97 (0,66)

11.3. Elevage de palourdes en marais

Dans le cadre des élevages de palourdes en marais, les amaigrissements sont peu marqués et d'une durée limitée (décembre-février), aucune mortalité hivernale importante n'est observée, le niveau trophique restant élevé pendant la période hivernale. Toutefois, le transfert d'animaux âgés de 1 an des claires ostréicoles à l'estran, peut occasionner une mortalité anormale de l'ordre de 30 % pendant la période hivernale d'amaigrissement.

a) Etat biochimique des animaux de 1 an (tableau 6)

La composition biochimique est comparable à celle observée sur le secteur de Bouin, pour les animaux enfouies, avec des teneurs plus importantes en sucres (1,66 % / 1,22 %), en particulier en glycogène, (0,87 % / 0,43 %). Aucune mortalité n'a été observée en claires ostréicoles, sur cette population, alors qu'une baisse de 30 % des effectifs a été constatée après un semis en mars 1986 sur l'estran.

03.86	Long. (mm)	IC <sub>1</sub>	P. sec	Prot.	Lip.	S.T.	Glyc.
Valeurs absolues (mg) σ	28,32 (0,04)	22,2 (0,03)	143,85 (4,72)	66,09 (2,17)	8,45 (0,23)	2,74 (0,23)	1,56 (0,18)
Valeurs relatives (%) σ				45,94 (0,01)	5,97 (0,04)	1,66 (0,01)	0,37 (0,09)

Tableau 6 : Paramètres biométriques et biochimiques des palourdes de 1 an

b) Etat biochimique des animaux de 2 ans (tableau 7)

La composition biochimique présentée dans le tableau 7, concerne un élevage localisé en claires ostréicoles en bord de Seudre, et effectuée pendant la mortalité hivernale sur estran en 1985 pré-citée.

On constate un état physiologique très différent de la population sur estran avec en particulier un indice de condition supérieur (53,2 pour 31,3) et un état des réserves glucidiques également très supérieur (3,92 % pour 0,05 %) dû essentiellement à une reprise de croissance plus précoce dans ce milieu. Aucune mortalité anormale ne fut observée sur cette population durant l'hiver.

04.85	Long. (mm)	IC <sub>1</sub>	P. Sec	Prot.	Lip.	S.T.	Glyc.
Valeurs absolues (mg) σ	36,56 (0,07)	53,22 (0,05)	404,12 (5,96)	182,95 (2,60)	30,18 (0,41)	23,96 (0,69)	17,21 (0,60)
Valeurs relatives (%) σ				45,43 (0,13)	7,51 (0,38)	5,56 (0,10)	3,92 (0,11)

Tableau 7 : Paramètres biométriques et biochimiques des palourdes de 2 ans

### III. DISCUSSION

Les paramètres hydrologiques mesurés sur le premier site d'élevage montrent une évolution comparable aux résultats du Réseau National d'Observation entre 1977 et 1981, avec un minimum de salinité 24 ‰ proche de celui de l'année 1977 (Héral et al., 1984). Les températures et les salinités restent compatibles à la "zone fonctionnelle" déterminée génétiquement, définie par Bernard (1983) pour *Ruditapes philippinarum*. Cette espèce est considérée comme tolérante vis à vis des basses températures et faibles salinités (Cahn, 1951 ; Fang, 1980 ; Bernard, 1983). Toutefois, l'acclimatation aux variations brusques de température et de salinité est plus difficile, voir absente, lorsque les animaux se situent dans les limites de la zone fonctionnelle. Ces variations peuvent entraîner un arrêt d'activité et une fermeture des valves (Bernard, 1983). Par ailleurs, la mortalité est associée à la période d'amaigrissement hivernal et cesse au moment de la reprise de croissance. Cet amaigrissement semble être dû aux conditions trophiques défavorables, déjà signalé sur *Crassostrea gigas* à Marennes-Oléron (Héral et al., 1983), en Rade de Brest sur *Chlamys varia* par Shafee et Lucas (1982) et sur *Ruditapes philippinarum* par Beninger et Lucas (1984).



Cette dernière espèce présente quelques caractéristiques physiologiques qui peuvent expliquer l'amaigrissement hivernal : un métabolisme de routine élevé, deux fois plus que la palourde européenne *R. decussatus* (Bodoy *et al.*, 1986) et un taux de filtration présentant peu de fluctuations au cours de l'année (Deslous-Paoli *et al.*, 1987). La période de reproduction est assez tardive sous nos latitudes ; elle a lieu en automne (Gouletquer *et al.*, 1986 ; Beninger et Lucas, 1984) en Europe et au Japon (Cahn, 1951).

Cette reproduction tardive ne permet pas une reconstitution importante des réserves énergétiques au début de l'hiver comme chez *Donax vittatus* (Ansell, 1972) ou chez *Crassostrea gigas* Deslous-Paoli (1982). Or, chez les mollusques, la phase hivernale d'amaigrissement est associée à une utilisation intensive des glucides, dont le glycogène considéré comme la principale substance de réserve énergétique (Giese, 1969 ; Gabbott, 1975). Cet amaigrissement hivernal peut induire une sensibilisation aux variations des facteurs externes, comme la température (Hummel, 1986) ou des perturbations physiologiques en cas de disparition des glucides (Jamieson et Rome, 1979). Simultanément, il a été observé une dégradation importante de l'épithélium digestif par autophagie (Comps, com. pers.). L'indice biochimique glycogène/P sec apparaît donc comme un bon indicateur de l'état physiologique des animaux comme le soulignent Lucas et Beninger (1985). L'échantillonnage réalisé sur les populations d'estran de la Trinité sur Mer et Bourgneuf montre également une mortalité affectant les animaux amaigris et disposant de peu de glycogène. Par contre aucune mortalité hivernale n'est observée au niveau des populations élevées en claires ostréicoles. Il existe dans ce milieu une période d'amaigrissement assez brève (Gouletquer *et al.*, 1986), induisant également une utilisation du glycogène. Les animaux de 2 ans montrent un état d'engraissement supérieur aux palourdes élevées sur estran (404 mg/259 mg). Ainsi il semble intéressant de souligner le rôle du glycogène dans l'apparition des mortalités. Ces résultats correspondent avec les observations de Hummel (1986), sur l'évolution du taux de mortalité en fonction de la température et du taux de glycogène sur la faune benthique.

En période hivernale et post-hivernale, les conditions d'anaérobiose, occasionnées par l'émersion pendant le rythme des marées, aboutissent à de graves perturbations physiologiques sur des animaux affaiblis, disposant de peu de réserves en sucres servant à la maintenance des fonctions physiologiques). Pendant l'hiver et le jeûne, la capacité d'utilisation du glucose externe chute selon Zaba *et al.* (1981), compensée par une utilisation du glycogène dont la synthèse est inhibée pendant l'anoxie selon Fando *et al.* (1972). Il constitue la principale source énergétique dès le début de l'anaérobiose (Ebberink et Zwaan, 1980 ; Zwaan et Wijsman, 1976 ; Gäde, 1983). Dans les claires ostréicoles, en l'absence de période d'émersion, le métabolisme anaérobie n'est pas sollicité tandis que les variations des facteurs externes, température, salinité, sont tamponnés par la masse d'eau. On a ainsi constaté une absence de mortalité des palourdes en claires ostréicoles, par opposition à la mortalité de 30 % enregistrée sur la même population transférée sur estran en période défavorable. Il est également probable que les conditions trophiques dans ce milieu soient moins défavorables qu'en mer ouverte, à cette période de l'année.

Au cours du printemps, la glycogénèse et la gamétogénèse sont considérées comme contrôlées par les mêmes régulateurs selon Gabbott (1975). Une réorientation du métabolisme des sucres vers une phase de stockage comme le signalent aux USA Perdue et al. (1970) (in Maurer, 1986) peut intervenir directement sur la mortalité de *Crassostrea gigas*. On a observé chez la palourde que l'augmentation de la teneur en glycogène de la première population étudiée intervient en mai 1985 (0,05 %/0,71 %) simultanément à l'apparition des premiers gamètes, alors que le poids sec moyen est faible (260 mg). Ces perturbations internes sont aggravées par les variations brusques des facteurs externes comme la température, qui agit elle-même sur le métabolisme (variation du rythme cardiaque) (Fang, 1980) et donc les besoins en sucres (Jamieson et Rome, 1979).

#### IV CONCLUSION

Les mortalités, affectant les populations de palourdes *Ruditapes philippinarum*, sont consécutives à une période d'amaigrissement hivernal, due principalement aux conditions trophiques défavorables dans les milieux. L'état physiologique des animaux les sensibilise aux fluctuations des facteurs externes de tout ordre (température, salinité, pH, émergence), importantes en hiver sur estran. Pendant cette période, la consommation d'énergie par la respiration anaérobie, le métabolisme ou la reprise de gamétogénèse, aboutit à des perturbations physiologiques provoquant les mortalités.

#### REMERCIEMENTS

Cette étude a pu être réalisée grâce à la collaboration des stations IFREMER de La Trinité-sur-Mer et de Bouin. L'auteur remercie Alain BODOY pour son aide à la rédaction du manuscrit et Mlle Sylvie TAILLADE pour la dactylographie.

#### BIBLIOGRAPHIE

- Ansell A.D., 1972. Distribution, growth and seasonal changes in biochemical composition for the bivalve *Donax vittatus* (da Costa) from Kames Bay, Millport. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1972; vol. 10 : 137-150.
- Beninger P. and Lucas A., 1984. Seasonal variations in condition, reproductive activity and gross biochemical composition of two species of adult clam reared in a common habitat : *Tapes decussatus* L. (Jeffreys) and *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve).
- Bernard F.R., 1983. Physiology and the mariculture of some northeastern Pacific bivalve molluscs. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 63 : 24 p.
- Bligh J.G. and Dyer W.F., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can J. Biochem. Physiol.*, 37 : 911-917.
- Bodoy A., Riva A. et Maître Allain Th., 1986. Comparaison de la respiration chez *Ruditapes decussatus* (L.) et *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve) en fonction de la température. *Vie et Milieu*, 1986, 36 (3) : 83-89.
- Cahn A.R., 1951. Clam culture in Japan. *Fishery Leaflet, Fish. Wilds. Serv. U.S. FL.*, 399 : 103 pp.
- Deslous-Paoli J.M., 1982. Croissance et qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg en élevage dans le bassin de Marennes-oléron. *Téthys*, 10 (4) : 365-371.

- Deslous-Paoli J.M., Héral M., Gouletquer P., Boromthananat W., Razet D., Garnier J., Prou J., Barillet L., 1987. Evolution saisonnière de la Filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. Journées du GABIM, L'Hourmeau, Nov. 86. *Océanis*, vol. 13, fasc. 4-5 : 575-579.
- Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K., Rebecs P.A. and Smith F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.*, 28 (3) : 350-356.
- Ebberink R.H.M. and Zwaan A.D., 1980. Control of glycolysis in the posterior adductor muscle of the sea mussel *Mytilus edulis*. *J. Comp. Physiol.*, 137 : 165-171.
- Fando J.J.L., Garcia-Fernandez M.C. and Candela J.L.R., 1972. Glycogen metabolism in *Ostrea edulis* (L.) factors affecting glycogen synthesis. *Comp. Biochem. Physiol.*, vol. 43 B : 807-814.
- Fang Y., 1982. Tidal zonation and cardiac physiology in four species of bivalves from Hong Kong. In Proceedings of the First International Marine Biological Workshop : The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China Hong Kong 1980 (eds. N.S. Morton, C.K. Tseng) pp. 849-858. Hong Kong University Press Hong Kong.
- Gabbott P.A., 1975. Storage cycles in Marine Bivalves mollusc : a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. In Proc. 9<sup>th</sup> Eur. Mar. Bio. Symp., Obon Scotland, ed. Bamer, Aberdeen, Univ. Press : 191-211.
- Gäde G., 1983. Energy metabolism of Arthropods and Mollusks during Environmental and functional Anaerobiosis. *The Journal of Experimental Zoology*, 228 : 415-429.
- Giese A.C., 1969. A new approach to the biochemical composition of the mollusc body. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 7 : 175-229.
- Gouletquer P., Nedhif M., Héral M., 1986. Perspectives de développement de l'élevage de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* dans le bassin ostréicole de Marennes-Oléron, Note CIEM CM 1986/F : 42 Comité de la Mariculture : 14 p.
- Héral M., Deslous-Paoli J.M., Sornin J.M., 1983. Transferts énergétiques entre la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole et l'huître adulte *Crassostrea gigas*. *Océanis*, Vol. 9, Fasc. 3 : 169-194.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.M., Manaud F., Truquet I., Garnier J., 1984. Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron. Résultats du Réseau National d'Observation : 1977 à 1981. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime*, 7 (2) : 259-277.
- Hummel H., Meijboom A. and De Wolf L., 1986. The effects of extended periods of drainage and submersion on condition and mortality of benthic animal. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, vol. 103 : 251-266.
- Jamieson D.D. and Rome P., 1979. Energy metabolism of the heart of the mollusc *Tapes watlingi*. *Comp. Biochem. Physiol.*, Vol. 63 B : 399-405.
- Leibovitz L., 1987. Abnormal mortalities apparently unrelated to known shellfish pathogenic agents. Shellfish Culture Development and Management. International Seminar in La Rochelle (France) 4-9 mars 1985, Edit. IFREMER, pp. 11-125.
- Lowry O.H., Rosebrough N.I., Farrand A.L. and Randall R.J., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 193 : 263-275.
- Lucas A. and Beninger P., 1985. The use of physiological condition indices in Marine Bivalve Aquaculture, *Aquaculture*, 44 : 187-200.
- Marsh J.B. and Weinstein D.B., 1966. Simple charring method for determination of lipid. *J. Lipid. Res.*, 7 : 574-576.
- Maurer-D. Comps M. et His E., 1986. Caractéristiques des mortalités estivales de l'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon. *Haliotis*, 15 : 309-317.

- Mori K., 1987. Oyster self resistance mechanisms to diseases. Shellfish Culture Development and Management. International Seminar in La Rochelle (France) 4-9 mars 1985, ed. IFREMER, pp. 127-159.
- Parache A., 1980. Les relations "Proie-Prédateur" entre le crabe vert *Carcinus maenas* et la palourde *Ruditapes philippinarum*. *Bull. mens. Off. Natn. Chasse. n° spécial, Scient. et Tech.* : 299-309.
- Perdue J.A., Beattie J.H. and Chew K.K., 1981. Some relationship between gametogenetic cycle and summer mortality phenonema in the pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in Washington State. *J. Shellfish Res.*, 1(1) : 9-16.
- Shafee M.S., Lucas A., 1982. Variations saisonnières du bilan énergétique chez les individus d'une population de *Chlamys varia* (L.) (Bivalvia, Pectinidae). *Oceanologica Acta*, 5 (3) : 331-337.
- Schnute J. and Fournier D., 1980. A new approach to length frequency Analysis growth structure. *Journal Can. Sci. Halieut. et Aquat.*, n° 9 : 37 p.
- Strickland J.D.H. and Parsons T.R., 1972. A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 167 (2) : 310 p.
- Walne P.R. and Mann R., 1975. Growth and Biochemical composition in *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas*, In : H. Barnes (Editor), *Proc. 9<sup>th</sup> Eur. Mar. Biol. Symp. Oban. Aberdeen University Press, Aberdeen* : 587-607.
- Zaba B.N., Gabbott P.A. and Davies J.I., 1981. Seasonal changes in the utilization of <sup>14</sup>C and <sup>3</sup>H-labelled glucose in a mantle tissue slice preparation of *Mytilus edulis* L. *Comp. Biochem. Physiol.*, Vol. 70B : 689-695.
- Zwaan A. de and Wijsman T.C.M., 1976. Anaerobic metabolism in bivalvia (Mollusca). Characteristics of anaerobic metabolism. *Comp. Biochem. Physiol.* 54-B : 313-324.