

EFFETS DE LA TURBIDITE SUR LES PALOURDES ADULTES  
*Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve): CROISSANCE, MORTALITE,  
EFFORT DE REPRODUCTION, COMPOSITION BIOCHIMIQUE

Rafik Daou & Philippe Gouletquer

IFREMER, Laboratoire des Ecosystèmes conchylicoles  
B.P. 133, 17290 La Tremblade

---

**Mots-clés:** turbidité, *Ruditapes philippinarum*, composition biochimique,  
effort de reproduction, mortalité

**Key words:** turbidity, *Ruditapes philippinarum*, biochemical changes, repro-  
ductive effort, mortality

---

**Résumé**

Suite aux différences de croissance enregistrées sur des populations d'élevage de palourdes japonaises *Ruditapes philippinarum* localisées sur estran, un protocole expérimental permet de tester que la turbidité est un élément primordial qui contrôle la croissance et la mortalité de cette espèce.

Une comparaison des croissances, des taux de mortalité et des efforts de reproduction, de deux populations, dont l'une est soumise à un accroissement de seston minéral, est effectuée. Un suivi biochimique des animaux permet d'appréhender les réponses de ces bivalves face au facteur turbidité.

**Abstract**

**Effects of turbidity on the Manila clam  
(*Ruditapes philippinarum*, Adams & Reeve): changes in  
growth, mortality, reproductive effort, proximate composition**

Following observations on disparity in the growth of the Manila clam bred in the field, laboratory experiments were conducted to test the turbidity. This factor influenced the growth and mortality of Manila clam. The reproductive effort, growth and mortality of two populations were followed, one being cultivated in water with high levels of silt. A biochemical survey permitted the response to the effect of mineral particles to be estimated.

---

**INTRODUCTION**

De récentes études ont permis de montrer l'effet de sédiments en suspension sur la croissance et l'énergétique de différentes espèces : Vahl (1980) sur *Chlamys islandica*, Newell et Jordan (1983) sur *Crassostrea virginica*, Bricelj et Malouf (1984) sur *Mercenaria mercenaria*, Widdows et al. (1979), Kiorboe et al. (1981) et Jorgensen (1981) sur *Mytilus edulis*. D'autres travaux considèrent l'effet du type granulométrique de sédiment sur la croissance : Mann (1977) sur *Tapes Japonica*, Newell et Hidu (1982) sur *Mya areanaria*. Les résultats sont parfois contradictoires avec les études de populations naturelles (Jacques et al., 1984).

Très peu d'études portent sur les paramètres biologiques en fonction de charges sestoniques (Bricelj et al., 1984), hormis les suivis de populations naturelles et leur distribution (Cahn, 1951 ; Pratt and

Campbell, 1956 ; Vahl, 1981 ; Cloern, 1982), fonction de nombreux autres paramètres. Ainsi, dans le cas d'introduction d'une espèce nouvelle pour l'aquaculture intensive comme la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* sur le littoral français, nous disposons de peu de données pour la détermination des sites optimaux d'élevage.

Il est donc intéressant, après avoir enregistré d'importantes différences en taux de mortalité et en croissance sur les populations d'élevages sur estran, de tester le facteur turbidité sur la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*.

L'objectif de cette étude expérimentale au laboratoire est donc d'étudier l'influence d'une turbidité importante sur la croissance, la mortalité, l'effort de reproduction et la composition biochimique de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* dans des conditions proches du milieu naturel. En effet, le niveau sestonique est adapté à la nature du substrat d'élevage, vase ou sable, du fait de la remise en suspension par l'action des courants observée dans le milieu naturel.

## I. MATERIELS ET METHODES

De mai à septembre 1987, un dispositif expérimental a permis de tester l'effet d'une turbidité importante sur deux lots homogènes de palourdes japonaises *Ruditapes philippinarum*, âgées de 1 an, et élevées à une même densité de 250 individus/m<sup>2</sup>. Le dispositif expérimental est constitué de deux bacs, dont les dimensions sont 2,7 m x 0,45 m x 0,50 m, alimentés par de l'eau du milieu naturel fraîchement pompée et décantée dans un bassin extérieur de 300 m<sup>3</sup>. L'alimentation s'effectue de façon continue, sans période d'émersion. Le renouvellement en eau est fixé à 900 l.h<sup>-1</sup> afin d'éviter toute déplétion de nourriture par la population de palourdes dont la filtration maximale est estimée à 500 l.h<sup>-1</sup>. Un coefficient de déplétion de l'énergie dans la colonne d'eau est calculé selon la formule de Incze *et al.* (1981),  $E_2 = E_1 (N - Fi.M)/N$ , où  $E_2$  et  $E_1$  représentent l'énergie en sortie et entrée du bac,  $N$ , le débit<sup>2</sup> par unité de temps ;  $Fi$ , le taux de filtration par individu et  $M$ , l'effectif de la population. Deux types de sédiments sont utilisés comme substrat d'élevage, un à granulométrie fine de nature vaseux, et l'autre sableux à granulométrie grossière. Ces sédiments sont préalablement traités à l'hypochlorite de sodium afin de détruire la matière organique, puis rincés. Les différentes fractions granulométriques sont mesurées par tamisage du sédiment.

Après une phase d'acclimatation de trois semaines, une suspension minérale, réalisée dans une cuve annexe de 3 m<sup>3</sup> par homogénéisation de sédiment vaseux, alimente et maintient une turbidité importante dans le bac à sédiment fin.

Pendant la période expérimentale, un suivi journalier de la turbidité est réalisé par des mesures au turbidimètre HACH (unité N.T.U.). L'estimation de la charge minérale est effectuée par comparaison des mesures néphélométriques avec la méthode par pesée du seston, après filtration sur filtre Whatman GFC 0,45 µm, puis calcination au four à 450°C.

Les palourdes sont numérotées et mesurées individuellement dans leur plus grande longueur au début de l'expérimentation pour permettre de

calculer un taux d'accroissement individuel selon la formule de Bricelj *et al.*, (1984) :  $A = \text{Log} (L1/L0) \times (1/(t1-t0)) \times 100$ , au cours de l'échantillonnage bimensuel. La température est mesurée à chaque prélèvement. Pour chaque échantillon, constitué de 10 individus par bac, les différentes mesures biométriques sont effectuées : longueur, largeur, épaisseur, poids total, l'estimation du poids sec étant réalisé après lyophilisation pendant 24 h. Nous utilisons les indices de condition  $(P_{\text{sec}}-P_{\text{cen}})/P_{\text{coq}}$  et  $(P_{\text{sec}}/P_{\text{coq}})$  selon Walne et Mann (1975) recommandés par Lucas et Beninger (1985) comme étant des indices physiologiques précis pour les adultes. L'effort de reproduction est estimé par l'indice pondéral gaméto-somatique (I.P.G.S.), en pourcentage (Lucas *et al.*, 1978) alors qu'un frottis de la glande génitale permet de suivre l'évolution de la gamétogenèse. L'estimation du poids sec émis sans cendre (P.S.S.C.) est effectuée par différence entre le maximum et le minimum de P.S.S.C. au moment de la ponte. L'analyse biochimique de la chair est réalisée pour les protéines selon la méthode de Lowry *et al.* (1951), et pour les sucres 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 h. L'estimation de la valeur énergétique est effectuée en appliquant les coefficients de conversion caloriques de Deslous-Paoli *et al.* (1987) pour les lipides ( $34,42 \text{ J.mg}^{-1}$ ), de Brody (1945) pour les protéines ( $23,65 \text{ J.mg}^{-1}$ ) et glucides ( $17,16 \text{ J.mg}^{-1}$ ).

En fin d'expérimentation, un relevé systématique et une mesure de la longueur des coquilles vides permettent d'estimer la mortalité et les accroissements intermédiaires dans chaque bac.

Pour tester l'effet de la surcharge minérale sur les paramètres biométriques et biochimiques des palourdes, des analyses de variance (STAT-ITCF, 1987) sont effectuées en tenant compte des facteurs temps et turbidité. Dans le cas d'un test significatif à 5 %, les moyennes sont classées en groupes homogènes à partir du test de Newman-Keuls.

Parallèlement, à proximité du lieu de pompage, des prélèvements hydrologiques ainsi qu'un suivi de croissance sur un élevage de palourdes sont réalisés. Les animaux sont semés à la même densité de  $250/\text{m}^2$  sur un parc sablo-vaseux immergeant 22h/24h. L'énergie dans la colonne d'eau est calculée en sommant l'énergie des protéines, lipides et glucides particuliers selon Widdows (1979), analysées selon les protocoles pré-cités et sur lesquels les coefficients de Brody (1945) sont appliqués.

## II. RESULTATS

### . Granulométrie du sédiment (tableau 1)

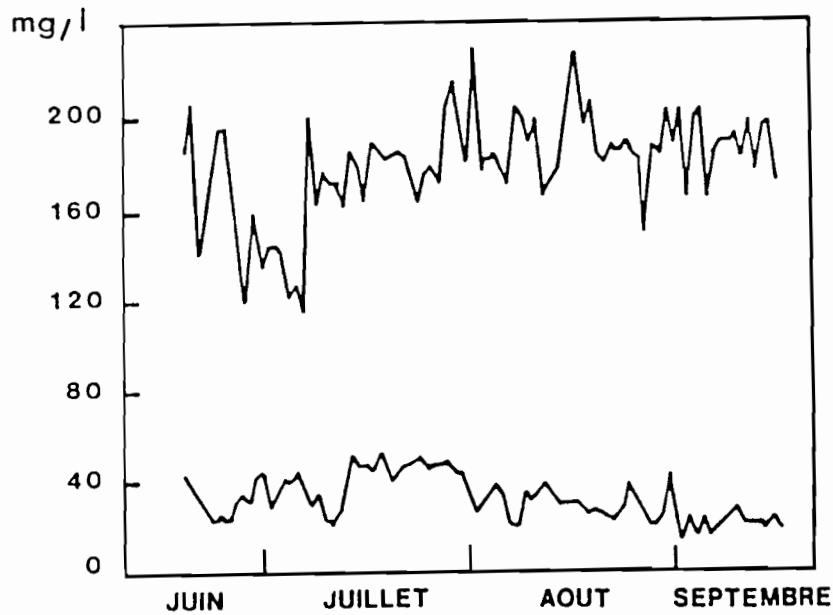
Les différentes fractions mesurées permettent de classer le sédiment du bac (1) dans les sables fins. Le sédiment du deuxième bac, caractérisé par 93,59 % de particules fines  $\leq 63 \mu\text{m}$ , constitue un substrat instable, assimilé à des vases franches, facilement remis en suspension par les courants, occasionnant ainsi des turbidités élevées à l'interface eau-sédiment.

Nature	Bac 1 "SB"	Bac 2 "VV"
Fraction		
Graviers ( $> 2\ 000\ \mu\text{m}$ )	2,8	0,15
Sables grossiers ( $2\ 000\ \mu\text{m} \leq x < 500\ \mu\text{m}$ )	9,93	0,48
Sables fins ( $500\ \mu\text{m} \leq x < 63\ \mu\text{m}$ )	85,95	5,78
Pelites ( $\leq 63\ \mu\text{m}$ )	1,32	93,59

**Tableau 1 - Teneurs fractionnelles (%) des deux sédiments.**  
 - *Particle size composition of sediments (values represent the % of dry weight fractions).*

**. Charge sestonique**

La figure 1 montre l'évolution des charges minérales enregistrées au cours de l'expérimentation et calculées à partir des mesures NTU selon l'équation  $Q_{\text{minéral/litre}} = 1,74\ \text{NTU} - 0,23$  ( $r = 0,97$ ). Les valeurs moyennes sont de  $32,2\ \text{mg/l}$  ( $\sigma = 9,7$ ) pour le bac à sédiment sableux, représentant l'évolution du milieu naturel, et de  $178,1\ \text{mg/l}$  ( $\sigma = 22,1$ ) pour le bac à sédiment vaseux à surcharge sestonique. Dans ce dernier cas, les fluctuations sont plus marquées mais toujours très supérieures en valeur absolue à la charge sestonique du bac sableux.



**Fig. 1 - Evolution de la charge minérale pendant la période expérimentale (différence significative entre deux séries).**  
 - *Concentrations of particulate inorganic matter in mg dry wt.l<sup>-1</sup> during the survey.*

Paramètre Date	T°C	Longueur mm	Largeur mm	Epaisseur mm	Poids total g	Poids coq. g	Poids sec mg	I.C. (Psec/Proq) x 1 000	
21.05.87	19,0	31,37 (0,43)	23,54 (0,28)	15,94 (0,29)	7,80 (0,46)	4,29 (0,17)	285,23 (11,07)	66,54	
15.06.87	19,0	SB	33,97 (0,55)	24,96 (0,33)	16,84 (0,28)	9,61 (0,41)	4,98 (0,24)	588,01 (33,3)	118,07
		VV	32,87 (0,31)	24,53 (0,22)	15,82 (0,18)	8,70 (0,23)	4,60 (0,17)	534,29 (22,7)	116,07
8.07.87	24,2	SB	34,59 (0,42)	25,55 (0,34)	16,84 (0,23)	9,84 (0,30)	5,08 (0,13)	585,78 (32,7)	115,22
		VV	33,12 (0,56)	24,85 (0,34)	16,81 (0,25)	9,11 (0,33)	4,69 (0,16)	407,54 (26,4)	86,88
24.07.87	21,5	SB	35,24 (0,62)	25,90 (0,45)	17,23 (0,47)	10,46 (0,66)	5,36 (0,36)	403,65 (23,7)	75,29
		VV	34,51 (0,39)	25,59 (0,32)	17,46 (0,46)	10,36 (0,49)	5,40 (0,31)	399,41 (28,4)	74,01
10.08.87	22,0	SB	35,26 (0,41)	26,18 (0,41)	17,74 (0,28)	10,52 (0,37)	5,51 (0,26)	486,70 (33,4)	88,39
		VV	34,12 (0,53)	25,55 (0,20)	17,14 (0,27)	10,11 (0,40)	5,34 (0,24)	412,06 (22,6)	77,21
24.08.87	23,1	SB	35,37 (0,57)	26,04 (0,44)	17,66 (0,34)	10,32 (0,43)	5,58 (0,23)	292,34 (12,88)	52,43
		VV	33,89 (0,41)	25,20 (0,31)	17,30 (0,36)	9,85 (0,45)	5,17 (0,28)	283,00 (14,69)	54,73
7.09.87	21,5	SB	35,21 (0,47)	25,89 (0,33)	17,55 (0,30)	10,37 (0,40)	5,45 (0,26)	237,69 (13,44)	43,63
		VV	34,08 (0,59)	25,12 (0,42)	17,08 (0,35)	9,84 (0,52)	5,18 (0,31)	281,33 (19,33)	54,3
14.09.87	22,5	SB	34,75 (0,29)	26,07 (0,20)	17,76 (0,16)	10,43 (0,22)	5,65 (0,12)	220,27 (9,84)	38,95
		VV	34,17 (0,37)	25,55 (0,23)	17,24 (0,21)	10,02 (0,76)	5,34 (0,16)	224,94 (8,77)	42,16

**Tableau 2** - Evolution de la température et des paramètres biométriques des deux modalités expérimentales ("SB" : bac à sédiment sableux, "VV" : bac à sédiment vaseux, à forte turbidité.

- *Temperature range; biometric measurements of the sampled individuals of the R. philippinarum populations ("SB" : sand; "VV" : mud; ± SD).*

### . Croissance des palourdes

L'évolution des paramètres biométriques dans les deux bacs (tableau 2) montre, après une croissance régulière pendant les mois de mai à juillet, un ralentissement en fin de période expérimentale. Cette tendance est également observée sur le suivi de la population d'estran (tableau 3) qui présente, par ailleurs, une croissance plus hétérogène. Tous les paramètres biométriques du lot de palourdes situé dans le bac à forte charge sestonique sont affectés par le facteur turbidité, comme le confirment les analyses de variance distinguant les deux lots de façon significative au seuil de 5 %, les palourdes présentant une croissance ralentie dans le bac turbide.

La turbidité importante n'affecte pas l'allométrie des coquilles. En effet, aucune différence significative n'est observée en comparant les différents rapports Epaisseur/Longueur, Largeur/Longueur entre les deux lots testés.

Paramètre Date	Longueur (mm)	Poids total (g)	Poids coq. (g)	Poids sec (mg)	I.C. (Psec/Pcoq) x 1 000
18.05.87	29,03 (1,26)	5,75 (0,71)	2,91 (0,40)	263,43 (47,22)	90,5
29.05.87	29,38 (1,81)	5,81 (1,1)	3,12 (0,47)	356,38 (70,29)	114,2
11.06.87	30,73 (1,66)	6,64 (1,04)	3,40 (0,6)	360,12 (74,85)	105,9
26.06.87	31,28 (1,84)	7,54 (1,39)	3,88 (0,69)	341,13 (60,19)	87,9
29.06.87	31,77 (1,90)	7,76 (1,20)	3,69 (0,48)	322,39 (47,9)	87,4
9.07.87	32,36 (1,35)	8,41 (0,87)	4,26 (0,55)	394,91 (39,6)	92,7
25.07.87	34,05 (2,12)	9,69 (1,76)	5,12 (0,91)	343,69 (66,59)	67,1
29.07.87	33,71 (1,60)	9,26 (1,22)	4,77 (0,65)	334,21 (66,52)	70,1
13.08.87	35,05 (1,76)	10,56 (1,50)	5,42 (0,78)	418,30 (64,89)	77,2
25.08.87	34,95 (2,0)	10,59 (1,25)	5,50 (0,87)	481,23 (65,00)	87,5
22.09.87	35,59 (1,68)	11,91 (1,63)	6,38 (0,91)	343,99 (49,02)	53,9

**Tableau 3** - Evolution des paramètres biométriques des palourdes témoins dans le milieu naturel ( $\pm$  SD = écart-type).

- *Biometric measurements of the sampled individuals of the R. philippinarum populations on the field ( $\pm$ SD).*

L'évolution des poids secs montre une croissance rapide en début d'expérimentation, en particulier pour le bac sableux ( $\Delta$  Pds sec = 300 mg), alors que le gain observé pour les animaux témoins sur estran est plus réduit ( $\Delta$  P = 97 mg). Par la suite, une chute rapide correspondant à une émission de gamètes est observée sur le bac vaseux dès l'accroissement en seston minéral. Une première émission, également observée sur estran ( $\Delta$  Pds sec = 61 mg), s'effectue dans le deuxième bac fin juillet ( $\Delta$  P = 128 mg), puis, après une nette reprise de croissance (403,65/486,7 mg), nous observons une seconde émission fin août (292,34 mg). La reprise en poids sec dans le bac turbide, consécutive à la première ponte, est très limitée (399,41/412,06 mg), l'écart en poids sec étant significatif avant la seconde émission simultanée dans les deux bacs. On note que les pontes s'effectuent aux températures maximales, hormis la première du bac vaseux, provoquée par la variation de turbidité. Les fluctuations en poids sec des animaux d'estran sont moins marquées, avec une valeur maximale fin août (481,23 mg) précédant la ponte principale plus tardive que pour les animaux en bacs expérimentaux.

#### . Accroissement en longueur

Le tableau 4 nous présente les taux d'accroissement moyen journalier en fonction des bacs. Les valeurs pour les palourdes du bac sableux sont toujours supérieures, en particulier au 24/7, où l'écart entre les deux lots est maximal suite au ralentissement de croissance dû à la turbidité dans le bac vaseux. L'analyse de variance sur la totalité des accroissements mesurés montre une différence significative au seuil de 5 % entre les deux modalités. Les écarts entre les deux bacs sont confirmés par les mesures effectuées en fin d'expérimentation sur la totalité des palourdes, avec des valeurs de 0,087 (0,03) pour le bac vaseux et de 0,107 (0,04) pour le bac sableux.

Date	15/6	8/7	24/7	10/8	24/8	7/9	14/9
Bac "VV"	0,227 (0,08)	0,174 (0,05)	0,129 (0,07)	0,129 (0,06)	0,068 (0,01)	0,084 (0,04)	0,087 (0,03)
Bac "SB"	0,252 (0,07)	0,211 (0,02)	0,188 (0,04)	0,163 (0,05)	0,130 (0,03)	0,105 (0,04)	0,107 (0,04)

**Tableau 4** - Evolution du taux d'accroissement journalier moyen.  
- *Average daily growth rate.*

### . Approche énergétique

Le coefficient de déplétion de la colonne d'eau (tableau 5) permet de montrer l'absence de gradient en nourriture dans les bacs, moins de 26 % de l'énergie étant retenue. Le taux de renouvellement en eau est, par conséquent, suffisamment important pour éviter toute surexploitation de la masse d'eau par la population de palourdes. La consommation et la respiration sont calculées à partir des travaux expérimentaux non publiés (Gouletquer *et al.*, com. pers.) et appliquées sur la population du bac sableux. Cette approche permet d'expliquer la croissance rapide en poids sec observée au mois de Juin ( $\Delta P = 303 \text{ mg}$ ) associée à une température optimale ( $19^\circ\text{C}$ ) et une forte valeur énergétique de la colonne d'eau ( $25,26 \text{ Joules.l}^{-1}$ ). Le ralentissement de croissance, observé

Date	Pds sec g	Colonne d'eau		Consommation $\text{joules.h}^{-1} \cdot \text{animal}^{-1}$	Respiration $\text{Joules.h}^{-1} \cdot \text{animal}^{-1}$
		Energie $\text{Joules.l}^{-1}$	Coefficient de déplétion		
21.05	0,285	25,48	0,79	19,11	2,45
15.06	0,588	26,98	0,74	25,36	3,94
8.07	0,586	16,99	0,82	10,71	3,35
24.07	0,404	17,65	0,80	12,54	2,90
10.08	0,487	15,43	0,80	11,27	3,16
24.08	0,292	14,52	0,84	8,13	2,40
7.09	0,238	25,34	0,83	15,20	2,22
14.09	0,220	25,34	0,85	13,68	2,11

**Tableau 5** - Estimation des flux d'énergie dans le bac sableux.  
- *Estimation of energetic flows in the sandy raceway.*

expérimentalement en bacs et sur estran, est associé à une teneur énergétique plus faible dans la colonne d'eau, en particulier au mois d'août. Par ailleurs, une faible digestibilité de l'ordre de 12 à 30 % appliquée à la nourriture consommée, suffit à couvrir les dépenses d'énergie dues à la respiration.

### . Mortalité

En fin d'expérimentation, la mortalité totale représente 44 % du lot ayant subi la turbidité, pour 24 % du lot localisé dans le bac "SB". La longueur moyenne dans le premier cas est de 33,76 mm (1,79) pour 34,97 mm (1,72) dans le bac à faible turbidité. Compte tenu des faibles accroissements en longueur mesurés, il n'est pas possible de recalculer la période de mortalité par rapport à la courbe de croissance. Toutefois, dès l'accroissement sestonique, les remontées de palourdes sont observées dans le bac vaseux. Seule une mortalité consécutive à la deuxième ponte est observée dans le bac sableux.

### . Evolution biochimique

Les pourcentages des constituants biochimiques dans le tableau 5, calculés par rapport à la chair sèche sans cendres, montrent des valeurs maximales pour les lipides précédant les deux émissions de gamètes. Les fluctuations observées sur les protéines sont relativement faibles, avec des valeurs minimales en période de pré-ponte. Les réserves glucidiques, après les valeurs maximales de 14,19 % et 13,79 %, décroissent régulièrement au cours de l'expérimentation pour atteindre 1,6 %. L'indice de condition (Psec-Pcen)/Pcoq présente des valeurs maximales au stade de réplétion des gonades, puis décroît également.

Les résultats présentés sur la figure 2 et le tableau 6 ne permettent pas de mettre en évidence le seul effet du facteur turbidité sur le métabolisme glucidique. On ne peut conclure quant à l'effet de la turbidité pendant la phase de stockage des glucides, l'expérimentation ayant débuté en cours de gamétogenèse, au moment des valeurs maximales observées dans le cycle naturel. La séquence métabolique de la reproduction implique une phase de stockage des sucres transformés par la suite en lipides pendant l'ovogenèse. Cette séquence est observée pour la population du bac sableux (fig. 2) où une prise de poids (15,8 %) et une synthèse lipidique (41,4 %) sont mesurées au début du mois d'août parallèlement à une diminution des sucres de 20,63 %. La population du bac vaseux présente, à la même période, une stagnation du PSSC (tableau 6), avec une augmentation de 11,09 % du poids de lipides et une perte de 30,09 % en sucres. Cette diminution en réserves glucidiques est occasionnée par les phénomènes de reproduction et par la dépense d'énergie en réponse au facteur turbidité. Ainsi les efforts de reproduction diffèrent (tableau 7), bien qu'aucune différence significative n'existe entre les glucides des deux populations. L'effort de reproduction n'est donc pas seulement fonction de l'état des réserves glucidiques printanières. Après normalisation des données par transformation logarithmique pour les variables protéines et lipides, nous observons des différences significatives (seuil 5 %) entre les deux bacs au cours des prélèvements précédant les pontes. La valeur énergétique de l'individu, représentant une variable cumulant les écarts possibles au niveau de chaque constituant biochimique, suit une évolution



Paramètre Date	PSSC (mg)	IC2 (Psec-Pcen/Pcoq) x 1 000	% Prot.	% Lip.	% S. Tx.	% Glys.
21.05.87	251,94 (19,2)	60,6 (2,7)	41,10 (3,83)	7,37 (0,7)	7,41 (1,32)	6,31 (1,35)
15.06.87	SB 529,07 (30,7)	106,2 (4,0)	38,98 (2,75)	9,05 (1,00)	14,19 (1,14)	13,49 (1,18)
	VV 487,40 (21,2)	105,9 (5,5)	38,24 (3,11)	9,23 (1,60)	13,79 (1,31)	12,83 (1,84)
8.07.87	SB 536,53 (31,4)	105,5 (4,8)	42,83 (1,80)	9,83 (2,13)	10,14 (1,80)	9,44 (1,95)
	VV 370,85 (24,2)	79,1 (5,5)	42,18 (2,30)	6,90 (0,57)	12,77 (1,95)	12,24 (2,02)
24.07.87	SB 375,00 (22,1)	69,9 (2,7)	44,74 (1,04)	7,60 (0,95)	9,28 (1,81)	8,00 (1,86)
	VV 365,52 (26,4)	67,7 (4,0)	44,77 (1,95)	7,82 (0,99)	8,31 (2,94)	7,21 (3,06)
10.08.87	SB 434,26 (29,8)	78,9 (5,0)	41,11 (4,10)	9,28 (2,04)	6,36 (2,20)	3,79 (1,70)
	VV 366,62 (21,0)	68,7 (4,8)	40,85 (4,66)	8,66 (1,86)	5,79 (2,87)	3,02 (2,46)
24.08.87	SB 256,40 (11,1)	46,0 (1,9)	44,78 (3,35)	7,27 (0,71)	4,74 (1,91)	2,71 (1,68)
	VV 248,73 (13,2)	48,1 (3,4)	45,55 (3,82)	7,32 (1,01)	4,14 (1,84)	2,27 (1,70)
7.09.87	SB 208,39 (12,06)	38,3 (1,4)	45,85 (2,64)	7,92 (0,35)	2,80 (1,26)	0,66 (0,46)
	VV 249,30 (17,9)	48,1 (2,8)	45,62 (2,05)	8,14 (0,89)	3,70 (2,07)	1,30 (1,71)
14.09.87	SB 189,73 (8,9)	33,6 (1,3)	45,06 (3,63)	8,23 (0,62)	1,60 (0,84)	0,23 (0,43)
	VV 195,96 (7,7)	36,7 (1,6)	46,37 (4,38)	8,07 (0,62)	1,55 (0,53)	0,15 (0,55)

**Tableau 6** - Evolution des paramètres biochimiques exprimés en valeurs relatives au poids sec sans cendres (PSSC) ( $\pm$ SD = écart-type).  
 - *Biochemical changes; values expressed as % of ash free dry weight ( $\pm$ SD).*

comparable à la courbe des lipides avec une différence significative entre les deux bacs. On note l'absence d'écart significatif sur ces variables entre les deux modalités de turbidité en comparant le début et la fin d'expérimentation.

En regroupant les prélèvements selon une modalité pré-ponte et post-ponte, tous les paramètres biochimiques sont affectés (tests significatifs à 5 %) par le cycle de reproduction sauf les sucres libres, représentés par la différence entre les sucres totaux et le glycogène dont l'évolution semble indépendante des phénomènes de reproduction.

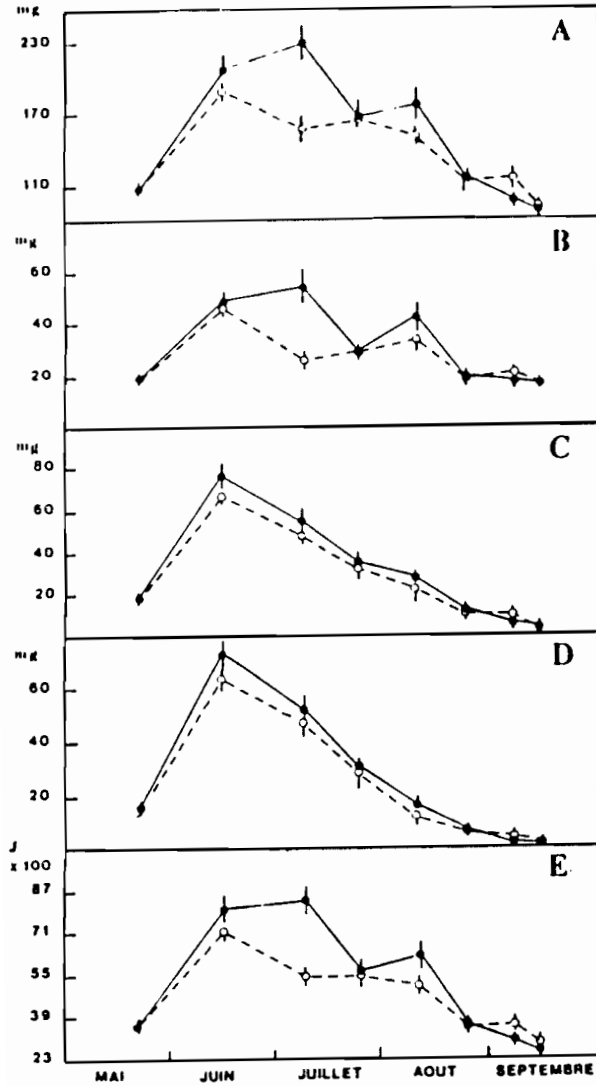


Fig. 2 - Evolution des paramètres biochimiques en valeurs absolues (mg) : A = protéines; B = lipides; C = glucides totaux; D = glycogène; E = valeurs énergétiques en Joules (barres verticales = écart-type).  
 - Biochemical changes (mg) of proteins (A), lipids (B), carbohydrates (C), glycogen (D) and energy contents in Joules (E) ( $\pm$  SD).

	1ère ponte		2ème ponte	
	%	mg	%	mg
"SB"	43,07	161,53	69,37	177,86
"VV"	31,43	116,55	47,40	117,89

Tableau 7 - Estimation de l'I.P.G.S. (%) et des quantités de gamètes émis en fonction des bacs.

- Reproductive effort; values expressed as % of dry weight and mg dry weight.

## DISCUSSION

Au cours de l'expérimentation, l'effet de l'accroissement sestonique, bien que n'influençant pas le poids sec final, paraît être significatif sur les autres paramètres de croissance, l'effort de reproduction et la mortalité des palourdes japonaises *Ruditapes philippinarum* constituant ainsi un facteur externe majeur pour les relations trophiques de cette espèce (Bernard, 1983). Les palourdes soumises à la forte turbidité voient leur croissance ralentir, leur effort de reproduction diminuer et le pourcentage de mortalité augmenter comparativement à la seconde population. Par ailleurs, il est probable que les écarts mesurés ont été minimisés du fait du ralentissement de croissance observé au mois d'août, sur estran et dans l'expérimentation. Ces résultats sont conformes aux observations de Héral *et al.* (1983) qui constatent l'effet négatif des fortes turbidités sur les rendements d'assimilation, et les amaigrissements chez *Crassostrea gigas* occasionnés par les charges sestoniques élevées ( $250 \text{ mg.l}^{-1}$ ) (Deslous-Paoli et Héral, 1984). Par ailleurs, Chiba et Ohshima (1957) signalent que le taux de pompage chez la palourde japonaise faiblit peu en présence d'une suspension de  $500 \text{ mg.l}^{-1}$  de bentonite. La raison pour laquelle nous n'avons pas observé d'effet de la turbidité, associé à la nature du sédiment sur l'allométrie de la palourde japonaise, tient probablement à la durée brève d'expérimentation qui ne permettrait pas d'observer de fortes croissances. En effet, de nombreux auteurs dont Ohba (1959), Lam (1980), Eagar *et al.* (1984), signalent ces variations chez les Vénéridés en fonction de ces paramètres dans le milieu naturel.

La réponse des organismes à ce facteur peut s'effectuer à différents niveaux, une exposition plus réduite du manteau à la périphérie de la coquille (Peddicord *In*: Eagar *et al.*, 1977 ; Eagar *et al.*, 1984) ou une contraction des filaments branchiaux pouvant réduire considérablement les taux de rétention (Foster-Smith, 1975). Une baisse sensible de rétention (50 %) a d'ailleurs été observée sur *Ruditapes philippinarum* par Deslous-Paoli *et al.* (1986) suite à un accroissement de turbidité, ainsi que par Yap (1977). Comme le soulignent Bricelj et Malouf (1984) sur *Mercenaria mercenaria*, la maximisation du gain d'énergie pour les bivalves vivant dans les milieux turbides dépend de la capacité sélective de rétention et du taux élevé de production de pseudofèces. Ainsi les espèces pouvant réguler l'ingestion par une forte production de pseudofèces sont mieux adaptées pour résister à de fortes charges sestoniques que celles régulant l'ingestion en réduisant le taux de rétention, comme il a été observé sur *Ruditapes philippinarum*. Par ailleurs, les mécanismes mucociliaires servant à nettoyer les branchies (Deslous-Paoli *et al.*, 1986) pendant les fortes charges sestoniques entraînent une dépense énergétique sensible (Jorgensen, 1981). De même, l'accroissement en seston minéral représente une dilution de la partie organique ingérable par l'animal (Widdows *et al.*, 1979 ; Vahl, 1980), diminuant ainsi la quantité d'énergie disponible. Selon Widdows *et al.* (1979), la respiration peut être affectée parallèlement au taux de ventilation. A de fortes charges sestoniques, ( $300 \text{ mg.l}^{-1}$  pour *Mytilus edulis*), l'oxygène devient de moins en moins disponible pour l'animal dont le taux de ventilation diminue, ce qui nécessite une augmentation de l'efficacité d'extraction d'oxygène difficilement maintenue par l'animal.

Ce manque d'adaptation et ces pertes énergétiques aboutissent à une sensibilisation des animaux, accrue par ailleurs en période de reproduction, pouvant expliquer cet écart de taux de mortalité entre les deux populations. Si ces réponses des individus face au facteur turbidité

expliquent les écarts de croissance et les changements de rendements d'assimilation, il est intéressant de noter la réponse physiologique au point de vue effort de reproduction. On note que les efforts de reproduction sont globalement supérieurs à ceux observés sur estran (Gouletquer *et al.*, 1986b), ce qui tient en partie à l'alimentation continue pendant l'expérimentation. Deux pontes sont observées malgré le stress du seston minéral, avec une deuxième émission plus importante que la première (47,4 %, 31,43 %). L'effort de reproduction semble directement dépendant des conditions environnementales pendant la gamétogenèse, étant donné que le stock en réserves glucidiques, nécessaire à la synthèse lipidique (Beninger et Lucas, 1984), est initialement semblable pour les deux conditions expérimentales. La synthèse lipidique pour la deuxième ponte ne passe pas principalement par la voie de stockage glucidique compte tenu des teneurs faibles en glycogène (fig. 2).

Nous retrouvons les mêmes observations que pour l'effet du temps d'immersion (Gouletquer *et al.*, 1986b) sur l'effort de reproduction et la croissance somatique qui présentent, dans les deux cas, une croissance somatique équivalente en fonction des modalités alors que l'effort de reproduction varie fortement. Les écarts significatifs observés dans la composition biochimique concernent essentiellement les paramètres liés à la fonction de reproduction, avec des valeurs maximales en protéines et lipides précédant la ponte (Beninger et Lucas, 1984). Par ailleurs, les composés biochimiques évoluent de façon semblable. Toutefois, quelques remarques sont à formuler concernant l'évolution des glucides au cours de l'expérimentation; en particulier le niveau très élevé (12,9 % du poids sec) en sucres totaux représente une valeur très supérieure aux 5 % observés par Beninger et Lucas (1984) sur la même espèce et les 9,3 % chez une population localisée sur estran (Gouletquer, 1987), ou les 9,8%

pour une population en claires ostréicoles (Gouletquer *et al.*, 1986a). Pour une population d'estran subissant les phénomènes d'anaérobiose suite aux émergences, les sucres constituent la principale source énergétique dans ce cas (Gäde, 1983), ainsi qu'en claires ostréicoles où la nourriture peut être limitante. Cependant, nos conditions expérimentales sont favorables à un stockage important des sucres, par suite de l'absence d'émergence et des conditions trophiques non limitantes. D'autre part, l'influence du facteur turbidité sur l'évolution des sucres entre les deux modalités n'est pas significative du fait de l'interaction avec les phénomènes de reproduction. La diminution des réserves glucidiques résulte en effet d'une synthèse lipidique pendant la gamétogenèse et d'une perte d'énergie consécutive à la surcharge minérale. On note, par ailleurs, l'absence d'effet de la période reproductrice sur l'évolution des sucres libres.

S'il est difficile d'extrapoler ces résultats sur des populations naturelles dans la mesure où le facteur turbidité intervient dès la phase de recrutement pour réguler la distribution de l'espèce (Cahn, 1951 ; Cloern, 1982), l'impact de ce facteur paraît essentiel sur *Ruditapes philippinarum*.

Dans le cadre de conditionnement de géniteurs en éclosiers, ce facteur peut intervenir sur l'optimisation des efforts de reproduction. Le choix des sites d'élevage, associé à un niveau de turbidité, influence les croissances et la survie des individus. Ce facteur intervient

également au cours de l'association d'élevage en claires ostréicoles de *Ruditapes philippinarum* avec d'autres espèces bioturbatrices comme la crevette japonaise *Penaeus japonicus*.

**Remerciements** : Nous remercions M. Héral, D. Razet et S. Taillade de l'IFREMER, La Tremblade, pour leur participation.

#### REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Beninger P. and Lucas A., 1984.-Seasonal variations in condition, reproductive activity and gross biochemical composition of two species of adult clam in a common habitat : *Tapes decussatus* L. (Jeffreys) and *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve).-*J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 79 : 19-37.
- 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.
- Bricelj V.M. and Malouf R.E., 1984.- Influence of algal and suspended sediment concentrations on the feeding physiology of the hard clam *Merçenaria mercenaria*.-*Marine Biology*, 84 : 155-165.
- Bricelj V.M., Malouf R.E. and De Quillfeldt C., 1984.-Growth of juvenile *Merçenaria mercenaria* and effect of resuspended bottom sediments.-*Marine Biology*, 84 : 167-173.
- Brody S., 1945.-Bioenergetics and growth p. 309.-Reinhold:New-York.
- Cahn A.R., 1951.-Clam culture in Japan.- Fishery Leaflet *Fish Wilds. Serv. U.S. Fl.*, 399 : 103 p.
- Chiba K., Ohshima Y., 1957.-Effect of suspending particles on pumping and feeding of marine bivalves, especially the Japanese little neck clam.-*Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 23 : 348-354.
- Cloern J.E., 1982.- Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay ?-*Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 9 : 191-202.
- Deslous-Paoli J.M. et Héral M., 1984.- Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole.-*Haliotis*, 14 : 79-90.
- Deslous-Paoli J.M., Héral M., Gouletquer P., Boromthanarat W., Razet D., Garnier J., Prou J., Barillet L., 1986.- Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. Journées du Gabim, L'Houmeau, Oct. 86.-*Océanis* 13, 4-5 : 575-579.
- Deslous-Paoli J.M., Héral M., Jousset M., Boromthanarat S., Gouletquer P. and Sauriau P.G., 1987.-Total lipid content and lipid energetic values of bivalve molluscs.-*Comp. Biochem. Physiol.*, 89 B (1) : 51-53.

- 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.
- Eagar R.M.C., Stone N.M. and Dickson P.A., 1984.-Correlations between shape, weight and thickness of shell in four populations of *Venerupis rhomboides*.-*J. Moll. Stud.* : 19-38.
- Foster-Smith R.L., 1975. -The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudo-faecal production for *Mytilus edulis* (L.), *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu).-*J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 17 : 1-22..
- Gäde G., 1983.-Energy metabolism of Arthropods and Molluscs during environmental and functional anaerobiosis.-*The Journal of Experimental Zoology*, 228 : 415-429.
- Gouletquer P., Nedhif M. et Héral M., 1986a.- 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.
- Gouletquer P., Lombas I., Prou J., 1986b.-Influence du temps d'immersion sur l'activité reproductrice et sur la croissance de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* et l'huître japonaise *Crassostrea gigas*.-*Haliotis*, 16 : 453-462.
- Gouletquer P., 1987.- Mortalité hivernale chez la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* sur le littoral atlantique : Aspects biochimiques et écophysiologicals.-*Haliotis*, (sous presse).
- Héral M., Deslous-Paoli J.M. et 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*, 9 (3) : 169-194.
- Incze L.S., Lutz R.A. and True E., 1981.-Modelling carrying capacities for Bivalve Molluscs in open, suspended culture systems.-*J. World Maricul. Soc.*, 12 (1) : 143-155.
- Jacques A., Brêthes J.C.F. et Desrosiers G., 1984.-Croissance de *Mya arenaria* en relation avec les caractéristiques du sédiment et la durée d'immersion sur la batture de Rimouski.-*Sciences et Techniques de l'eau*, 17 (1) : 95-98.
- Jorgensen C.B., 1981.-Feeding and cleaning mechanisms in the suspension feeding bivalve *Mytilus edulis*.-*Marine biology*, 65 : 159-163.
- Kiorboe T., Mohlenberg F. and Nohr O., 1981.-Effects of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. -*Marine Biology*, 61 : 283-288.
- Lam V.W.W., 1980.-Shell form and diagnostic differences in the structure of the siphons and ciliary currents of the ctenidia in coastal species of the Tapetinae (Bivalvia : Veneracea) in Hong Kong.

In: *Proceedings of the First International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China*, Hong Kong (1977) (ed. B.S. Morton)-Hong Kong University Press : 11-31.

- Lowry O.H., Rosebrough N.I., Farrand A.L. and Randall R.J., 1951.-Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Bio. Chem.*, 193 : 263-275.
- Lucas A., Calvo J. et Trancart M., 1978.-L'effort de reproduction dans la stratégie démographique de six bivalves de l'Atlantique. *Halio-tis*, 9 : 107-116.
- Lucas A. and Beninger P., 1985.-The use of physiological condition indices in Marine Bivalve Aquaculture.-*Aquaculture*, 44 : 187-200.
- Mann R., 1977.-The effect of substrate particle size on growth of the Manila clam *Tapes japonica*.-*Tech. Rep. Woods Hole Oceanogr. Inst.* 14 p.
- Marsh J.B. and Weinstein D.B., 1966.- Simple charring method for determination of lipid.-*J. Lip. Res.*, 7 : 574-576.
- Newell C.R. and Hidu H., 1982.-The effects of sediment type on growth rate and shell allometry in the soft shelled clam *Mya arenaria* L.-*J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 65 : 285-295.
- Newell R.I.E. and Jordan S.J., 1983.- Preferential ingestion of organic material by the American oyster *Crassostrea virginica*.-*Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13 : 47-53.
- Ohba S., 1959.-Ecological studies in the natural population of a clam *Tapes japonica*, with special reference to seasonal variations in the size and structure of the population and to individual growth.-*Biol. J. Okayama Univ.*, 5 (1/2) : 13-43.
- Pratt D.M. and Campbell D.A., 1956.- Environmental factors affecting growth in *Venus mercenaria*.-*Limnol. Oceanogr.*, 1 (1) : 2-16.
- Vahl O., 1980.-Seasonal variations in seston and in the growth rate of the Iceland Scallop, *Chlamys islandica* (O.F. Müller) from Balsfjord, 70°N.-*J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 48 : 195-204.
- Vahl O., 1981.-Energy transformations by the Iceland Scallop *Chlamys islandica* (O.F. Müller) from 70°N. The age specific energy budget and net growth efficiency.-*J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 53 : 281-296.
- 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.
- Widdows J., Fieth P. and Worrall C.M., 1979.- Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*.-*Marine biology*, 50 : 195-207.
- Yap W.G., 1977.-Population biology of the Japanese little-neck clam, *Tapes philippinarum*, in Kaneshe Bay, Oahu, Hawaiian Islands.-*Pacific Science*, 31 (3) : 223-244.