



Mesure comparative du débit palléal des bivalves *Tapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum* lors de rapides changements de température et de turbidité.

J.-M. DEFOSSEZ* ET J. DAGUZAN**

* Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie Animales. Université de Liège 22, quai van Beneden
B-4020 Liège Belgique.

** Station de Biologie Marine de l'île Bailleron, Université de Rennes I F-56860 Séné France.

Résumé : Les débits palléaux (DP, $\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) de *Tapes decussatus* et de *Ruditapes philippinarum* sont mesurés au moyen d'un nouveau dispositif expérimental utilisant le principe du réservoir à niveau constant de Galstoff. Pour des individus de masses corporelles sèches (MS, g) comprises entre 0,15 g et 1 g, ils sont donnés respectivement par les équations suivantes : $\text{DP} = 122 \cdot \text{MS} - 77 \cdot \text{MS}^2$ ($R^2 = 0,96$) et $\text{DP} = 124 \cdot \text{MS} - 87 \cdot \text{MS}^2$ ($R^2 = 0,91$). Leur débit palléal ne fluctue que de 10 % maximum lors d'une augmentation de la température de 10°C en 150 minutes. Par contre, un accroissement de la charge particulaire de $20 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ à $500 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ en 200 minutes induit, chez *R. philippinarum*, une réduction de 90 % de son débit palléal dès que la charge dépasse $350 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$, alors que *T. decussatus* présente une réduction inférieure à 50 %, lorsque la charge atteint $500 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$. Nous formulons l'hypothèse selon laquelle *R. philippinarum* régulerait son taux d'ingestion en contrôlant son débit palléal, alors que *T. decussatus* utiliserait davantage la production de pseudofèces.

Abstract: The pumping rates (PR, $\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$) of *Tapes decussatus* and *Ruditapes philippinarum* are measured with a new apparatus using the "constant level tank principle" of Galstoff. When the dry soft mass (DM, g) ranges between 0.15 g and 1 g, the values are given by $\text{PR} = 122 \cdot \text{DM} - 77 \cdot \text{DM}^2$ ($R^2 = 0.96$) and $\text{PR} = 124 \cdot \text{DM} - 87 \cdot \text{DM}^2$ ($R^2 = 0.91$) respectively. The maximal fluctuation of the pumping rate is 10 % when the temperature increases by 10°C in 150 minutes. By contrast, when the particulate concentration increases from $20 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ to $500 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ in 200 minutes, the pumping rate of *R. philippinarum* is reduced by 90% as soon as the concentration reaches $350 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ while the maximal reduction of the pumping rate of *T. decussatus* at $500 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ is less than 50%. We go on the assumption that *R. philippinarum* controls the ingested volume by reducing the pumping rate, while *T. decussatus* uses the production of pseudofaeces.

Keywords: pumping rate, filtration, bivalves, venerids.

Introduction

Tapes decussatus (L.) espèce indigène et *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve) espèce originaire du Pacifique, sont deux bivalves vénérider colonisant les estrans meubles des côtes atlantiques françaises (Laruelle et

al., 1994). Au sein de tels biotopes, ces deux suspensivores sont exposés à d'importantes et rapides fluctuations des paramètres abiotiques que sont la charge sestonique (Baillie & Welsh, 1980 ; Anderson *et al.*, 1981 ; Anderson & Meyer, 1986 ; Raillard, 1991 ; Bayne, 1992) et la température (Newell, 1979). Au niveau des estuaires par exemple, Riaux-Gobin (1987) rapporte que la charge sestonique des eaux de surface peut passer de $0,1 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ à $5 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ en moins

d'une heure. Quant au paramètre thermique, lors de la basse mer, sous fort ensoleillement, Newell (1979) fait mention d'élévations dépassant les 10 °C.

Par ailleurs, il est maintenant établi que ces mêmes paramètres influencent la physiologie de la nutrition des bivalves suspensivores (Walne, 1972 ; Schulte, 1975 ; Baillie & Welsh, 1980 ; Incze *et al.*, 1980 ; Palmer, 1980 ; Bodoy *et al.*, 1986 ; Laing *et al.*, 1987 ; Daou & Goulletquer, 1988 ; Bacher & Goulletquer, 1989). Toutefois, peu d'études ont été publiées jusqu'à présent sur l'influence à court terme de changements rapides et importants de ces paramètres (Fréchette et Bourget, 1987 ; Stenton-Dozey & Brown, 1992). Le but de cette étude est de mesurer en laboratoire, et de comparer, les éventuelles modifications du débit palléal de *Tapes decussatus* et de *Ruditapes philippinarum* lors de brusques augmentations de turbidité et de température comparables à celles observées *in situ*.

Matériel et Méthodes

Les expérimentations ont été réalisées en juillet, août et septembre 1994 à la station de biologie marine de l'île Bailleron (Golfe du Morbihan, Bretagne, France).

Mesure *in situ* de la température et de la charge particulaire.

La température est mesurée au moyen d'une sonde thermique (précision $\pm 0,07$ °C) placée sur le site de prélèvement à la surface du sédiment, protégée de l'ensoleillement direct et connectée par câble au laboratoire.

La charge particulaire de surface est déterminée par filtration sur filtres Whatman GF/C 0,4 μ m. Une pesée avant et après dessiccation 1 h à 105 °C ainsi qu'une mesure de la salinité de l'eau filtrée permet de soustraire la masse de sel présente sur le filtre et de déterminer la masse particulaire.

Mesure du débit palléal

Les deux espèces sont récoltées à basse mer, à la pointe sud de l'île, dans un même périmètre situé à la limite supérieure de l'infra-littoral, puis maintenues en eau de mer courante. Le temps entre la récolte et les expérimentations n'excède jamais quatre jours.

Le débit palléal, c'est-à-dire le volume d'eau traversant la cavité palléale par unité de temps (Anonyme, 1987), est déterminé en plaçant les animaux dans le dispositif expérimental décrit ci-dessous (Fig. 1) et fondé sur le principe du réservoir à niveau constant de Galstoff (1926).

Dispositif expérimental

Le dispositif se compose d'un réservoir et d'un bac expérimental connectés via une pompe à débit constant (P). Le bac expérimental comprend trois compartiments (C1, C2 et C3). Au niveau de C1 se trouve l'arrivée d'eau de mer à débit constant (A) venant de la pompe (P) et un écoulement

d'eau à niveau constant (E1). Le débit de la pompe (P) est au moins 5 fois supérieur au débit palléal des animaux testés. La portion C2 correspond à un compartiment plus étroit, rempli de sable (granulométrie : 50 μ m à 100 μ m) sur la moitié de sa hauteur. Ses parois latérales sont chacune recouvertes d'une plaque de mousse de polyuréthane (M). Le troisième compartiment (C3) est muni d'un tube d'écoulement à hauteur réglable (E2).

L'animal est placé dans le sable du compartiment C2 de telle sorte que le siphon exhalant soit du côté du compartiment C3. Le bac est alors lentement rempli, le tube d'écoulement E2 étant levé au maximum, de manière à ce que l'eau entrant dans le bac par l'arrivée d'eau A ne puisse s'écouler que par le tube d'écoulement E1. Le niveau du bac se stabilise alors peu à peu. Une fois le niveau stabilisé, le second tube d'écoulement E2 est abaissé jusqu'à l'extrême limite en dessous de laquelle il permettrait à l'eau du bac de s'écouler. Lorsque le bivalve est enfoui dans le sable et ne laisse plus apparaître que ses siphons, une fine plaque de séparation (Pl) est glissée, à serrage, entre les deux parois de mousse du compartiment C2 jusqu'à être enfoncée d'au moins 3 mm dans le sable situé entre les deux siphons de l'animal. Le compartiment C2 est alors divisé en deux, le passage de l'eau de mer de C1 vers C3 ne pouvant se faire que via les siphons et la chambre branchiale de l'animal. En effet l'eau ne peut passer ni sur les côtés de la plaque de séparation, les parois de mousse (M) assurant une parfaite étanchéité, ni sous la plaque car les 3 mm de sédiment fin assurent une forte résistance à l'écoulement. Le volume d'eau pompé à chaque instant par l'animal passe dès lors du compartiment C1 au compartiment C3 d'où il s'écoule par le tube d'écoulement E2. Ainsi, grâce à cet écoulement en E2, l'activité de pompage de l'animal ne génère aucune montée du niveau de l'eau en C3. Le niveau en C1 reste lui aussi constant étant donné que l'eau pompée par le bivalve est compensée par l'arrivée d'eau en A, le surplus continuant à s'écouler par le tube E1. Les niveaux en C1 et C3 restent donc constants et égaux. La mesure du volume d'eau s'écoulant en E2 par unité de temps est donc la mesure du débit palléal de l'animal testé.

Ce dispositif est applicable aux bivalves endogés possédant de longs siphons séparés sur au moins 5 mm à leur partie distale. Mis à part cette condition, il présente deux avantages importants. Premièrement, l'animal n'est pas ceinturé dans un manchon élastique comme l'impose l'utilisation du principe du réservoir à niveau constant de Galstoff (1926) pour *Mytilus edulis* (Davis, 1964 ; Hildreth, 1976) et *Crassostrea virginica* (Drinnan, 1964 ; His, 1982). Deuxièmement, l'animal est placé dans le sédiment en position naturelle (c'est-à-dire verticale) et non "couché" sur un support. Ces deux éléments permettent de se rapprocher des conditions naturelles. Ainsi, au moins dans le cas de *Tapes decussatus* et de *Ruditapes philippinarum*, ce dispositif

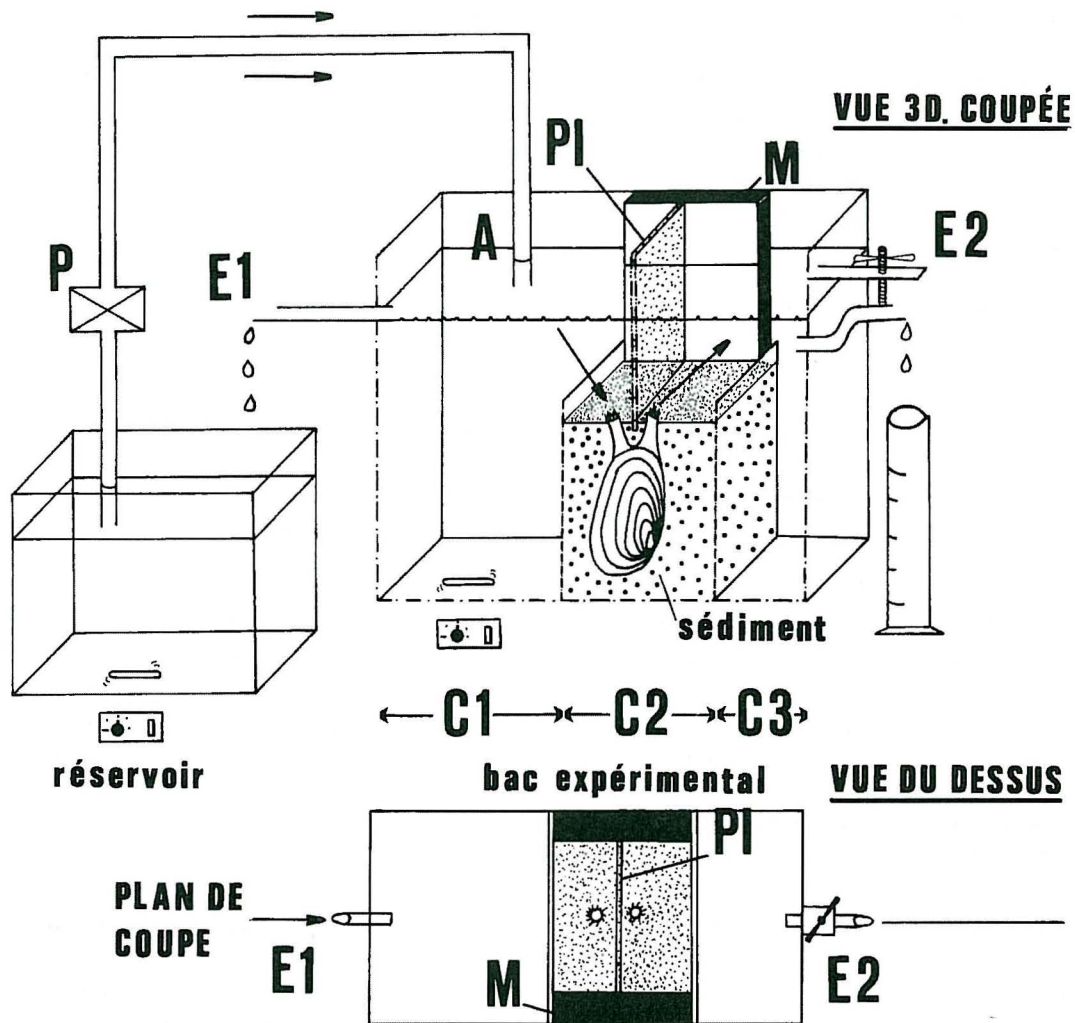


Figure 1. Représentation tridimensionnelle schématique du dispositif expérimental utilisé. Les flèches indiquent la circulation de l'eau. A, arrivée d'eau à débit constant ; C1, C2, C3, trois compartiments du bac expérimental ; E1, écoulement d'eau à niveau constant ; E2, écoulement d'eau à niveau réglable ; M, paroi en mousse polyuréthane ; P, pompe à débit constant ; PI, plaque de séparation.

Figure 1. Schematic view of the apparatus used for the experiments. The arrows indicate the water circulation. A, constant water inflow ; C1, C2, C3, three partitions of the experimental tank ; E1, constant level water outflow ; E2, variable level water outflow ; M, polyurethane wall ; P, constant flow pump ; PI, partitioning plate.

simple utilisant la méthode dite directe (Ali, 1970) apparaît, *a priori*, aussi fiable que les méthodes indirectes dont l'usage se généralise. Par rapport à ces dernières, outre la relative simplicité de sa mise en place et de son utilisation, il pré-

sente deux particularités. D'une part, il permet de mesurer le débit palléal et non le débit de filtration. On mesure donc le volume d'eau pompé et non le volume d'eau filtré par l'animal par unité de temps ; le débit de filtration n'est égal au

débit palléal que lorsque le taux de rétention est égal à 100 % (Anonyme, 1987). D'autre part, la mesure effectuée est quasi instantanée alors qu'elle se fait de manière différée dans le cas des méthodes indirectes. Enfin, la remise en question de ce type de méthode de mesure avec *Mytilus edulis* (Famme *et al.*, 1986) n'est pas valable dans le cas de *T. decussatus* et *R. philippinarum*. En effet, ces auteurs ont montré que des surpressions de 3 à 5 mm, côté exhalant, induisent un arrêt total du pompage chez *Mytilus edulis*, mais des tests préliminaires nous ont montré que, dans le cas des deux espèces de palourdes, aucune réduction mesurable du débit palléal n'est détectée lors de surpressions de 15 mm imposées pendant 15 min.

L'eau utilisée lors des expérimentations est de l'eau de mer naturelle filtrée à 1,4 μm . De la vase ($12 \pm 3\%$ de matière organique ($n=4$)) prélevée au niveau de la surface du sédiment et remise en suspension, est ajoutée de manière à obtenir les charges particulières désirées. La mesure de celles-ci s'effectue comme pour les mesures *in situ*. Après étalonnage, le contrôle se fait au moyen d'un turbidimètre. Des agitateurs magnétiques assurent l'homogénéisation au niveau du réservoir et du compartiment C1.

Les débits palléaux donnés ici sont des moyennes de 3 mesures correspondant chacune au volume d'eau écoulé par le tube E2 pendant 1 minute. Les mesures de la charge particulaire de l'eau inhalée d'une part et de l'eau exhalée d'autre part ont montré que le taux de rétention est proche de 100 % (voir plus loin). Le volume d'eau pompé est donc quasiment égal au volume d'eau filtré. Aussi, nous considérerons que les débits palléaux donnés ici peuvent être directement comparés aux débits de filtration donnés dans la littérature.

Lors des expérimentations, deux dispositifs identiques ont été utilisés, alimentés à partir du même réservoir, afin d'effectuer simultanément des mesures chez l'une et l'autre espèce.

Mesure du taux de rétention

Des échantillons d'eau sont prélevés, au moyen de seringues lorsque la charge particulaire est égale à 100 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$, simultanément dans le compartiment C1 (côté inhalant) et juste au-dessus du siphon exhalant. Le nombre de particules de différentes classes de taille avant et après le passage dans la cavité palléale est déterminé au moyen d'un Coulter Electronic® Counter modèle ZB.

Mesure du débit palléal en fonction de la masse corporelle sèche (parties molles) et du volume total de l'animal

La masse corporelle sèche est mesurée après dessiccation à 105 °C pendant 24 h. Le volume total de l'animal correspond au volume de liquide déplacé lors de l'immersion du bivalve entier et vivant, préalablement essuyé. La température de l'eau est égale à 19 ± 1 °C et sa charge particulaire est

maintenue entre 20 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ et 40 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$. Dans cette gamme, il n'y a pas de variation mesurable du débit palléal.

Mesure du débit palléal lors de modifications rapides de la température

Une résistance chauffante placée dans le compartiment C1 permet d'élever la température (initialement 19 ± 1 °C) de 10 °C avec un incrément de 1 °C pour 15 minutes. La température est mesurée au moyen d'un thermomètre à mercure (précision : 0,2 °C) dont le bulbe est enfoncé de 2 cm dans le sable du compartiment C2, près du compartiment C1. La charge particulaire est maintenue entre 20 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ et 40 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$. Le volume total de chacun des individus utilisés est compris entre 10 cm^3 et 15 cm^3 . Le débit palléal est mesuré toutes les 15 minutes et est exprimé en pourcentage du débit palléal initial de chacun des individus. Pour chacune des deux espèces, quatre mesures sont effectuées.

Mesure du débit palléal lors de modifications rapides de la turbidité

De petites quantités de vase remises en suspension sont progressivement ajoutées dans le compartiment C1 afin de passer de la charge particulaire initiale (20 - 40 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) à 500 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ en 200 minutes suivant un incrément de 25 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ chaque 10 minutes. Les valeurs croissantes de turbidité sont obtenues avec une précision de 2,5 %. La température est de 19 ± 1 °C. Le volume total de chacun des individus utilisés est compris entre 10 cm^3 et 15 cm^3 . Le débit palléal est mesuré toutes les 10 minutes et est exprimé en pourcentage par rapport au débit palléal initial de chacun des individus. Pour chacune des deux espèces, quatre mesures sont effectuées.

Résultats et Discussion

Suivi de la température et de la charge particulaire pendant un cycle tidal

Lors de la basse mer, le site étudié reste recouvert d'une couche d'eau dont l'épaisseur varie de quelques millimètres à quelques centimètres. Lors d'un fort ensoleillement, le taux d'élévation de la température à la surface du sédiment peut atteindre 0,6 °C·min⁻¹ (Fig. 2A). La faible agitation de cette pellicule d'eau permet la sédimentation des particules, dont la concentration passe alors d'une valeur supérieure à 200 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ à moins de 20 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ (Fig. 2B). La ré-immersion s'accompagne, d'une part, d'un abaissement de la température et, d'autre part, d'une brusque augmentation de la concentration particulaire dont l'importance est proportionnelle au régime des vents (Ward, 1985 ; Raillard, 1991). D'autres suivis (Defossez, résultats non publiés) ont montré que, sur le site de prélèvement, la seule apparition de coups de vent pouvait induire une augmentation de la charge particulaire passant alors de 20 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ à plus de 500 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$. Les résultats font apparaître que la température et la concentration particulaire sont deux paramètres fortement variables au niveau du site occupé par les deux espèces de palourdes.

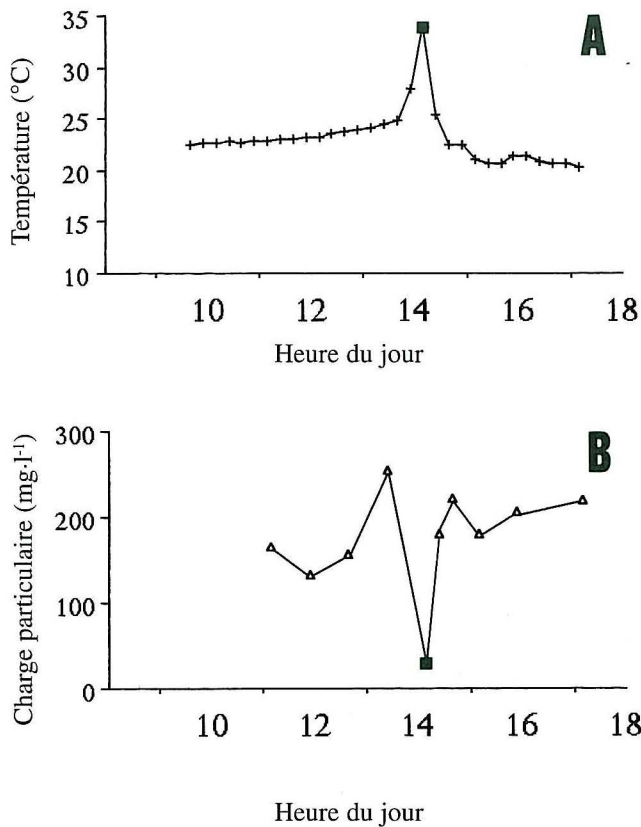


Figure 2. Evolution (A) de la température à la surface du sédiment et (B) de la charge particulaire de surface lors d'un cycle tidal au niveau infralittoral dans le golfe du Morbihan (Bretagne, France) ■, émerision.

Figure 2. Evolution of (A) the sediment surface temperature and (B) the surface particulate concentration during a tidal cycle in the infra-littoral zone of the golfe of Morbihan (Brittany, France) ■, emersion.

Le dispositif expérimental décrit ci-dessus nous a permis d'étudier en laboratoire les éventuelles modifications du débit palléal de *T. decussatus* et de *R. philippinarum*, lors d'augmentations de la température et de la charge particulaire comparables à celles observées *in situ*.

Débit palléal mesuré en fonction de la masse corporelle sèche et du volume total et de l'animal

Pour les deux espèces, la relation entre le débit palléal et la masse corporelle sèche (Fig. 3A) ou le volume total de l'animal (Fig. 3B) présente une allure classique avec un plafonnement des valeurs chez les grands individus (Bayne & Newell, 1983 ; Bricelj & Malouf, 1984 ; Griffiths & Griffiths, 1987). Nous proposons ci-après des équations polynomiales du second degré qui permettent d'obtenir, dans la gamme des valeurs suivies, des coefficients de corrélation supérieurs à ceux obtenus avec les équations du type $\text{Débit palléal} = a(\text{variable})^b$ classiquement utilisées. Les équations pour

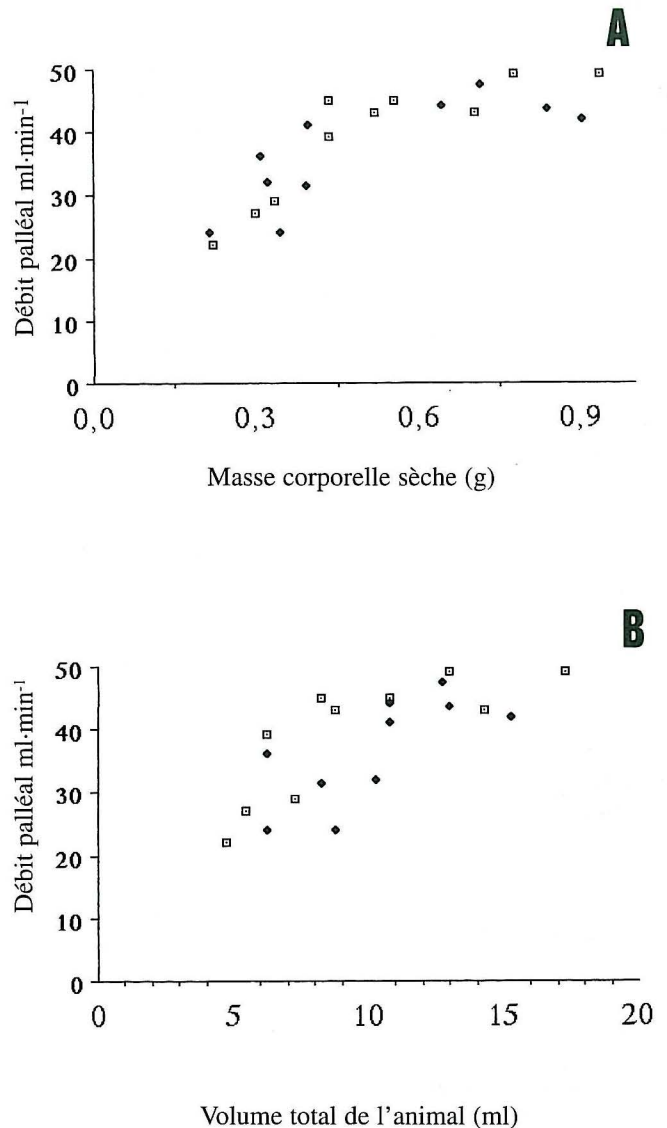


Figure 3. Débits palléaux de *Tapes decussatus* (□) et de *Ruditapes philippinarum* (◆) en fonction (A) de la masse corporelle sèche et (B) du volume total de l'animal. Température : $19 \pm 1^\circ\text{C}$, charge particulaire : 20-40 mg.l⁻¹.

Figure 3. Pumping rates of *Tapes decussatus* (□) and *Ruditapes philippinarum* (◆), as a function of (A) the dry soft mass and (B) the entire animal volume. Temperature : $19 \pm 1^\circ\text{C}$, particle concentration : 20-40 mg.l⁻¹.

T. decussatus et *R. philippinarum* sont respectivement $\text{DP} = 122 \cdot \text{MS} - 77 \cdot \text{MS}^2$ ($R^2 = 0,96$) ou $\text{DP} = 6,6 \cdot \text{Vol} - 0,2 \cdot (\text{Vol})^2$ ($R^2 = 0,92$) et $\text{DP} = 124 \cdot \text{MS} - 87 \cdot \text{MS}^2$ ($R^2 = 0,91$) ou $\text{DP} = 5,2 \cdot \text{Vol} - 0,1 \cdot (\text{Vol})^2$ ($R^2 = 0,93$), DP étant le débit palléal (ml.min⁻¹), MS la masse corporelle sèche (g) et Vol le volume total de l'animal (ml). Remarquons que l'on obtient une très bonne corrélation ($R^2 > 0,90$) entre le débit palléal et le volume total de l'animal.

Taux de rétention

Les taux de rétention (Fig. 4) sont statistiquement identiques chez les deux espèces (t-Student maximal = 1,26, $P < 0,05$) et correspondent aux valeurs trouvées chez *Mytilus edulis* et *Tapes (=Venerupis) pullastra* dont les branchies possèdent aussi des cils latéro-frontaux (Jørgensen, 1990). Pour le mélange particulaire utilisé ici, le taux de rétention moyen (en volume) est égal à 99 %.

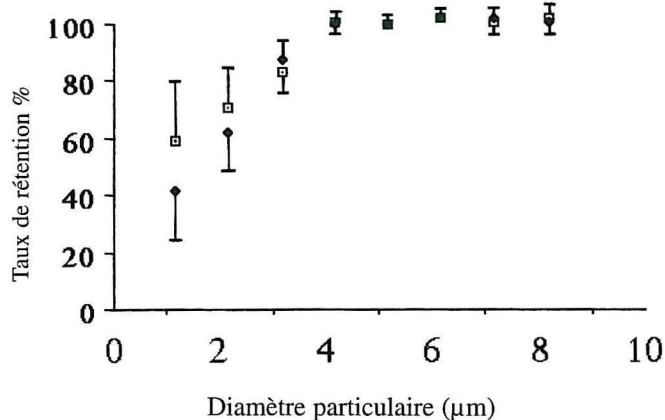


Figure 4. Taux de rétention de *Tapes decussatus* (□) et de *Ruditapes philippinarum* (◆).

Figure 4. Retention rate of *Tapes decussatus* (□) and *Ruditapes philippinarum* (◆).

Débit palléal mesuré lors d'une augmentation rapide de la température

Une augmentation de la température de 19 °C à 29 °C en 150 minutes (Fig. 5) n'entraîne, chez *T. decussatus* et chez *R. philippinarum*, que de très légères modifications du débit palléal qui fluctue au maximum de 10 %. L'influence de la température sur l'activité de pompage a fait l'objet de nombreux travaux sur les bivalves (Ali, 1970 ; Walne, 1972 ; Schulte, 1975 ; Mann, 1979 ; Bernard, 1983 ; Laing *et al.*, 1987). Néanmoins, nous n'avons trouvé aucune donnée relative aux effets, à court terme, de fluctuations thermiques. La réalisation d'autres mesures sur d'autres espèces serait intéressante afin de cerner l'influence des changements rapides de température sur les potentialités de collecte particulaire chez les bivalves suspensivores. Les mêmes expériences réalisées avec une charge particulaire de 150 mg·l⁻¹ (résultat non présenté ici) suggèrent que, même lorsque la charge est élevée, les élévations rapides de la température n'induisent pas de modifications significatives du débit palléal chez *T. decussatus* et *R. philippinarum*.

Débit palléal lors d'une augmentation rapide de la turbidité

Lorsque la charge particulaire passe de 20 mg·l⁻¹ à 150 mg·l⁻¹ (Fig. 6), aucune modification du débit palléal

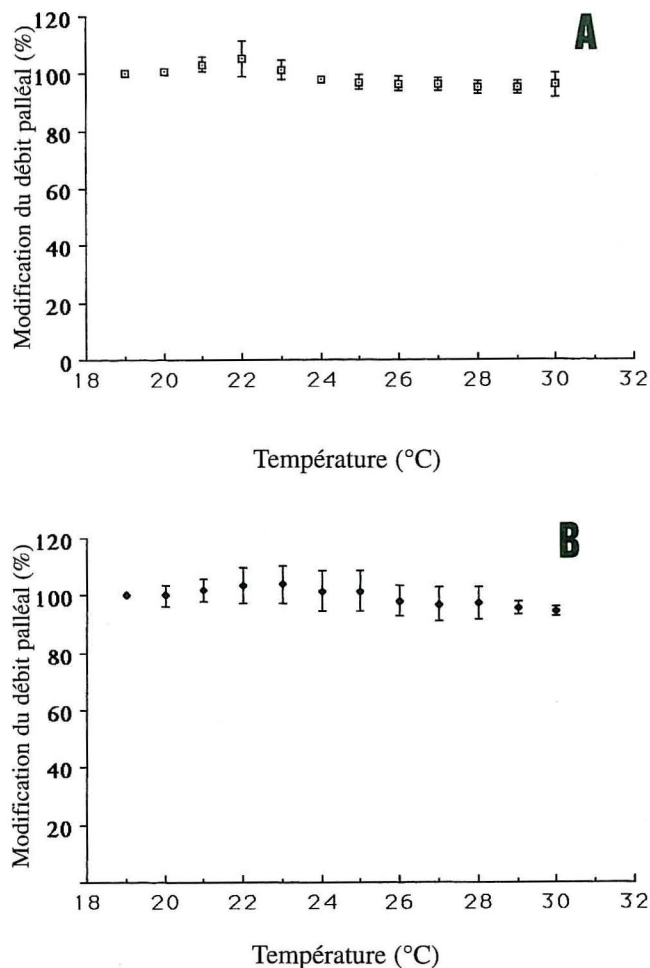


Figure 5. Evolution du débit palléal, exprimé en pourcentage de sa valeur initiale, (A) chez *Tapes decussatus* et (B) chez *Ruditapes philippinarum* exposés à une augmentation progressive de la température suivant un incrément de 1 °C par 15 minutes. n = 4.

Figure 5. Evolution of the pumping rate, expressed as percentage of the initial value, of (A) *Tapes decussatus* and (B) *Ruditapes philippinarum* during a regular increase of temperature of 1°C each 15 minutes. n = 4.

n'apparaît significative chez l'une ou l'autre espèce (t-Student maximal = 2,68, $P < 0,05$). Par contre, une nette différence de comportement apparaît ensuite entre *T. decussatus* et *R. philippinarum*. La première espèce ne réduit que faiblement son débit palléal au-delà d'une charge de 300 mg·l⁻¹ pour le maintenir à 78 ± 15 % de sa valeur initiale à 500 mg·l⁻¹. *R. philippinarum*, au contraire, présente une réduction très nette de son débit palléal qui n'est plus que 15 ± 5 % de sa valeur initiale à 300 mg·l⁻¹ et avoisine les 2 % à 500 mg·l⁻¹.

La faible dépendance du débit palléal de *T. decussatus* vis à vis de la charge particulaire rappelle les observations similaires de Smaal *et al.*, (1986) et Hawkins et Bayne (1993)

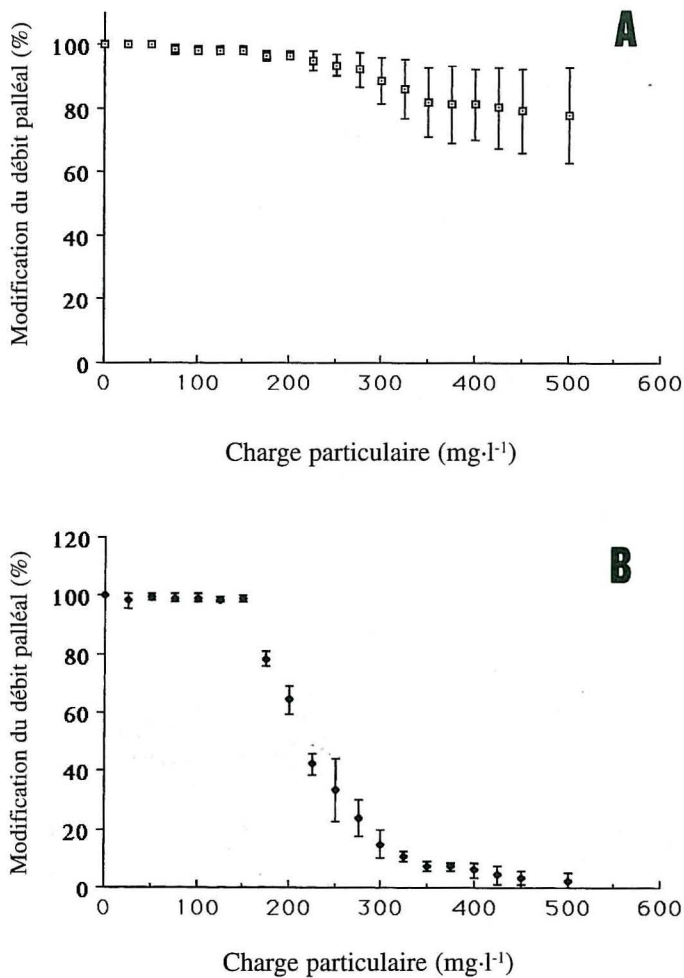


Figure 6. Evolution du débit palléal, exprimé en pourcentage de sa valeur initiale, (A) chez *Tapes decussatus* et (B) chez *Ruditapes philippinarum* exposés à une augmentation progressive de la charge particulaire suivant un incrément de 25 mg.l⁻¹ par 10 min. n = 4.

Figure 6. Evolution of the pumping rate, expressed as percentage of the initial value, of (A) *Tapes decussatus* and (B) *Ruditapes philippinarum* during a regular increase of the particle concentration of 25 mg.l⁻¹ each 10 min. n = 4.

sur le débit de filtration de *Mytilus edulis*. A contrario, d'autres études ont montré qu'une augmentation de la charge particulaire pouvait induire une réduction du débit de filtration non seulement chez *M. edulis* (Widdows *et al.*, 1979 ; Kiørboe *et al.*, 1980 ; Fréchette et Bourget, 1987) mais aussi chez les vénérédés : *Arctica islandica* (Winter, 1970), *Mercenaria mercenaria* (Bricelj & Malouf, 1984) et *Venerupis pullastra* (Foster-Smith, 1975). C'est en effet ce que l'on observe chez *R. philippinarum* au-delà d'une charge de 175 mg.l⁻¹. On ne peut d'ailleurs pas exclure qu'un comportement identique apparaîtrait chez des individus de *T. decussatus* exposés à des charges particulaires

supérieures à 500 mg.l⁻¹, comme cela peut être le cas *in situ* au voisinage immédiat du fond (Muschenheim, 1987).

Le fait que *M. edulis* présente différentes réponses du débit de filtration lorsque la charge particulaire augmente peut être attribué à différents facteurs comme (1) la variabilité des types de particules utilisées (Foster-Smith, 1975), (2) la proportion relative entre matière organique et inorganique (Winter, 1976, 1978) ou encore (3) le rôle éventuel de la charge moyenne autour de laquelle se font les fluctuations (Fréchette et Bourget, 1987). Ces facteurs n'interviennent pas ici pour expliquer la différence importante entre *T. decussatus* et *R. philippinarum* puisque les expérimentations sont réalisées en simultané et avec le même mélange particulaire. Reste alors une dernière hypothèse proposée par Foster-Smith (1975) et reprise par Bricelj & Malouf (1984) selon laquelle la flexibilité du débit palléal serait une stratégie permettant de contrôler la quantité de matériel particulaire collecté et, partant, la quantité ingérée par le bivalve. Selon cette hypothèse, *T. decussatus* et *R. philippinarum* sont deux espèces qui, tout en occupant le même biotope, présenteraient des stratégies nutritionnelles différentes.

Nous avons donc calculé la quantité de particules collectées par l'une et l'autre espèce au cours d'une augmentation rapide de la charge particulaire lors des expérimentations. Si l'on considère que le taux de rétention est de 100 %, sur la base des résultats obtenus (Fig. 6), on peut calculer que lors des 200 minutes d'expérimentation *T. decussatus* et *R. philippinarum* ont collecté en moyenne respectivement 2,06 g et 0,58 g de seston, soit près de 4 fois plus pour la première espèce que pour la seconde. De même, si l'on considère que les débits palléaux restent inchangés lorsque se maintiennent de fortes concentrations en particules (500 mg.l⁻¹), il apparaît que *T. decussatus* collecte alors en moyenne 39 fois plus de matériel particulaire que *R. philippinarum* pour une même masse corporelle sèche.

Toutefois, les données présentées ici sur la quantité de matériel collecté ne peuvent directement être extrapolées à la quantité ingérée. Le contrôle du débit-palléal permet effectivement de modifier la quantité de matériel collecté par le bivalve, mais une étape de régulation supplémentaire peut intervenir avant l'ingestion des particules. En effet, il est classiquement établi que l'ensemble des particules collectées n'est pas nécessairement ingéré mais qu'une fraction de ces particules peut être rejetée formant alors les pseudofèces. La formation de ces pseudofèces constituerait une étape de régulation de l'ingestion non seulement quantitative (Bayne *et al.*, 1993) mais aussi qualitative (Kiørboe *et al.*, 1980 ; Kiørboe et Møhlenberg, 1981 ; Kiørboe *et al.*, 1981). Sur la seule base des débits palléaux, il n'est donc pas possible de déterminer exactement ni la quantité ni la qualité du matériel ingéré lors de rapides modifications de la turbidité. Néanmoins, vu l'amplitude des différences entre les deux espèces, nous proposons de considérer *R. philippinarum* et *T.*

decussatus comme présentant des stratégies différentes pour la régulation de la quantité ingérée. *R. philippinarum* utiliserait le premier niveau de régulation que constitue le débit palléal, comme *Cardium edule* et *Venerupis pullastra* (Foster-Smith, 1975). Par contre, *T. decussatus* modifie peu son débit palléal et il est donc vraisemblable que cette espèce contrôle la quantité de particules ingérées, davantage via le second niveau de régulation : la production de pseudofèces. La réponse comportementale de *T. decussatus* aux fortes charges particulières serait alors proche de celle de *M. edulis* (Foster-Smith, 1975). Cette hypothèse sera testée lors de nouvelles expérimentations visant à comparer chez *T. decussatus* et *R. philippinarum*, d'une part, la proportion de matériel rejeté sous forme de pseudofèces et, d'autre part, les taux d'assimilation.

Remerciements

Ces recherches ont pu être effectuées grâce au financement du Fond National de la Recherche Scientifique de Belgique (F.N.R.S.) attribué à J.-M. D. Nous remercions Messieurs les Docteurs M. Poulicek de l'Université de Liège et A. Le Roux de l'Université de Rennes I pour leurs commentaires et remarques. Nous témoignons notre reconnaissance à M. A. Dernier qui a rendu possible la construction du dispositif expérimental. J.-M. D. remercie les deux arbitres anonymes et la rédaction pour leurs critiques constructives.

Références

- Ali, R. M., 1970. The influence of suspension, density and temperature on the filtration rate of *Hiatella arctica*. *Marine Biology*, **6** : 291 - 302.
- Anderson, F. E., L. Black, L. E. Watling, W. Mook & L. M. Meyer, 1981. A temporal and spatial study of mud flat erosion and deposition. *Journal of Sedimentary Petrology*, **51** : 729-736.
- Anderson, F. E. & L. M. Meyer, 1986. The interaction of tidal currents on a disturbed intertidal bottom with a resulting change in particulate matter quantity, texture and food quality. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **22** : 19-29.
- Anonyme, 1987. Bilan énergétique chez les mollusques bivalves. *Vie Marine* (hors série 7) 57 pp.
- Bacher, C. & P. Gouletquer, 1989. Comparaison des relations trophiques de *Ruditapes philippinarum* en milieux estuarien et océanique à partir d'un modèle de croissance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46** : 1160-1170.
- Baillie, P. W. & B. L. Welsh, 1980. The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipelagic algae in an estuary. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **10** : 165-180.
- Bayne, B. L., 1992. Feeding physiology of bivalves : time-dependence and compensation for changes in food available, NATO ASI Series, subseries G: Ecological science (Vol. 3). In *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes* (Dame ed).
- Bayne, B. L., J. I. P. Iglesias, A. J. S. Hawkins, E. Navarro, M. Heral & J.-M. Deslous-Paoli, 1993. Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis* : responses to variations in quantity and organic content of the seston. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **73** : 813-830.
- Bayne, B. L. & R. C. Newell, 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In *Evolutionary Physiological Ecology* (P. Calow ed), pp. 169-189. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bernard, F. R., 1983. Physiology and the Mariculture of some Northeastern Pacific Bivalve Molluscs. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, **63** : 24 pp.
- Bodoy, A., A. Riva & Th. Maitre-Allain, 1986. Comparaison de la respiration chez *Ruditapes decussatus* (L.) et *R. philippinarum* (Adams & Reeve) en fonction de la température. *Vie et Milieu*, **36** : 83-89.
- Bricelj, V. M. & R. E. Malouf, 1984. Influence of algal and suspended sediment concentrations on the feeding physiology of the hard clam *Mercenaria mercenaria*. *Marine Biology*, **84** : 155-165.
- Daou, R. & P. Gouletquer, 1988. Effets de la turbidité sur les palourdes adultes *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve) : croissance, mortalité, effort de reproduction, composition biochimique. *Océanis*, **14** : 375-389.
- Davis, C., 1964. The influence of suspension of microorganisms of different concentrations on the pumping and retention of food by the mussel (*Mytilus edulis* L.). *Netherland Journal of Sea Research*, **2** : 233-249.
- Drinnan, R. E., 1964. An apparatus for recording the water pumping behaviour of lamellibranchs. *Netherland Journal of Sea Research*, **2** : 223-232.
- Famme, P., H. U. Riisgård & C. B. Jørgensen, 1986. On direct measurement of pumping rates in the mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, **92** : 323-327.
- Foster-Smith, R. L., 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **17** : 1-22.
- Fréchette, M. & E. Bourget, 1987. Significance of small-scale spatio-temporal heterogeneity in phytoplankton abundance for energy flow in *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, **94** : 231-240.
- Galstoff, P. S., 1926. New methods to measure the rate of flow produced by the gills of oysters and other mollusca. *Science*, **63** : 233-234.
- Griffiths, C. L. & R. J. Griffiths, 1987. Bivalvia. In *Animal energetics* (T. J. Pandian and F. J. Vernberg eds), pp. 1-88. Academic Press, New York.
- Hawkins, A. J. S. & B. L. Bayne, 1993. Monitoring feeding responses to wide fluctuations in food availability that occur during natural tidal cycles. EEC. FAR contract n° AQ2500.
- Hildreth, D. I., 1976. The influence of water flow rate on pumping rate in *Mytilus edulis* using a refined direct measurement apparatus. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **56** : 311-319.
- His, E., 1982. Un appareil permettant d'étudier le taux de pompage des lamellibranches dans le milieu naturel. *Malacologia*, **22** : 667-672.

- Incze, L. S., R. A. Lutz & L. Watling, 1980.** Relationships between effects of environmental temperature and seston on growth and mortality of *Mytilus edulis* in a temperate northern estuary. *Marine Biology*, **57** : 147-156.
- Jørgensen, C. B., 1990.** Bivalve filter feeding : hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen & Olsen Press: Fredensborg, Denmark. 140 pp.
- Kjørboe, T. & F. Møhlenberg, 1981.** Particle selection in suspension feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, **5** : 291-296.
- Kjørboe, T., F. Møhlenberg & O. Nohr, 1980.** Feeding, particle selection and carbon absorption in *Mytilus edulis* in different mixtures of algae and resuspended bottom material. *Ophelia*, **19** : 193-205.
- Kjørboe, T., F. Møhlenberg & O. Nohr, 1981.** Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, **61** : 283-288.
- Laruelle, F. J. Guillou & Y. M. Paulet, 1994.** Reproductive pattern of the clams, *Ruditapes decussatus* and *R. philippinarum* on intertidal flats in Brittany. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **74** : 351-366.
- Laing, I., S. D. Utting & R. W. S. Kilada, 1987.** Interactive effect of diet and temperature on the growth of juvenile clams. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **113** : 23-38.
- Mann, R., 1979.** The effects of temperature on growth, physiology and gametogenesis in the Manila clam *Tapes philippinarum*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **38** : 121-134.
- Muschenheim, D. K., 1987.** The dynamic of the near-bed seston flux and suspension-feeding benthos. *Journal of Marine Research*, **45** : 473-496.
- Newell, R. C., 1979.** Biology of intertidal animals. Logos Press Limited : London. 555 pp.
- Palmer, R. E., 1980.** Behavioral and rhythmic aspects of filtration in the bay scallop, *Argopecten irradians concentricus* (Say), and the oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **45** : 273-295.
- Raillard, O., 1991.** Etude des interactions entre les processus physiques et biologiques intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) du bassin de Marennes-Oléron : essai de modélisation. *Thèse de Doctorat*, Université de Paris VI : 212 pp. + annexes.
- Riaux-Gobin, C., 1987.** Phytoplankton, tripton et microphyto-benthos : échanges au cours de la marée, dans un estuaire du Nord-Finistère. *Cahiers de Biologie Marine*, **28** : 159-184.
- Schulte, E. H., 1975.** Influence of Algal Concentration and Temperature on the Filtration Rate of *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, **30** : 331-341.
- Smaal, A. C., J. H. G. Verhagen, J. Coosen & H. A. Haas, 1986.** Interaction between seston quantity and quality and benthic suspension feeders in the Oosterschelde, the Netherlands. *Ophelia*, **26** : 385-399.
- Stenton-Dozey, J. M. E. & A. C. Brown, 1992.** Clearance and retention efficiency of natural suspended particles by the rock-pool bivalve *Venerupis corrugatus* in relation to tidal availability. *Marine Ecology Progress Series*, **82** : 175-186.
- Walne, P. R., 1972.** The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **52** : 345-374.
- Ward, L. G., 1985.** The influence of wind waves and tidal currents on sediment resuspension in Middle Chesapeake Bay. *Geological Marine Letters*, **5** : 71-75.
- Widdows, J., P. Fieth & C. M. Worrall, 1979.** Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, **50** : 195-207.
- Winter, J. E., 1970.** Filter feeding and food utilization in *Artica islandica* and *Modiolus modiolus* L. at different food concentrations. In *Marine food chains* (J. H. Steele ed), pp. 196-206. Oliver and Boyd: England.
- Winter, J. E., 1976.** Feeding experiment with *Mytilus edulis* L. at small laboratory scale. II The influence of suspended silt in addition to algal suspensions on growth. In *Proceeding 10th European Symposium of Marine Biology* (G. Persoone and E. Jaspers eds), pp. 583-600. Universal Press: Wetteren.
- Winter, J. E., 1978.** A review of the knowledge of suspension feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture*, **13** : 1-33.