

## *Métabolisme respiratoire de Corbula trigona (Mollusque, Pélécy-pode) d'une lagune du sud Bénin*

Jean-Luc MASLIN (1) (2)

et Yvette BOUVET (1)

### RÉSUMÉ

Une approche des variations adaptatives de la consommation d'oxygène de la malacofaune des milieux ouest-africains à salinité variable est présentée, à travers le plus typique de ses représentants : *Corbula trigona*, en provenance d'une lagune côtière du sud-Bénin, le lac Ahémé.

Le rôle de la température a été volontairement négligé puisque ce facteur est l'un des paramètres physico-chimiques les plus constants dans le milieu, au cours du cycle annuel. Les expériences sont réalisées dans des conditions standard de fin de saison sèche (température = 28 °C). Une relation liant les poids organiques secs ( $P_s$ ) et frais ( $P_f$ ) à la respiration ( $R$ ) est déterminée à partir des données allométriques et suit l'équation :  $R = 7,6489 P_s^{0.5305}$  avec  $P_f/P_s = 5,49$ .

Le taux de respiration, très affecté par la salinité, varie directement à l'inverse de celle-ci, suivant une relation proche de la linéarité. Ce bivalve se révèle être ainsi un ajusteur strict par rapport à ce facteur, l'un des plus variables de son milieu. Un comportement identique est observé vis-à-vis des basses tensions d'oxygène, *Corbula* réduisant alors fortement son métabolisme respiratoire et parvenant à une respiration 12 fois moindre à 12% de saturation, par rapport à son taux respiratoire à 100% de saturation.

Un seuil létal d'oxygène (0,22 mgO<sub>2</sub>.l<sup>-1</sup>) est défini pour l'espèce, correspondant à une très basse teneur en oxygène du milieu (environ 3% de saturation), montrant, outre le caractère très euryhalin de *Corbula trigona*, celui marqué d'euryoxybiose.

L'ensemble de ces observations explique le maintien de cette espèce, tout au long de l'année, dans la majeure partie du lac Ahémé et son adaptation aux milieux aquatiques tropicaux à salinité et oxygénation variables. Cela permet aussi de mieux comprendre le phénomène d'élimination totale de *Corbula trigona* dans la partie la plus méridionale de la lagune, durant la saison sèche.

**MOTS-CLÉS :** Afrique de l'Ouest — Lagunes côtières — Respiration — Métabolisme — Oxygène — Salinité — Mollusques — *Corbula trigona*.

### SUMMARY

#### RESPIRATION METABOLISM OF *CORBULA TRIGONA* (MOLLUSCA, PELECYPODA) IN A COASTAL LAGOON OF BENIN, AFRICA

*Corbula trigona* is one of the most typical species of the West-African brackish water malacofauna. The adaptation of its respiration to the conditions of the environment in a South Benin coastal lagoon was investigated.

(1) Correspondance : UA CNRS 367 « Écologie des Eaux Douces », Université Lyon I, 43 boulevard du 11 novembre 1918, F 69622, Villeurbanne Cedex.

(2) Centre Universitaire Régional, B.P. 417, Tuléar-601, Madagascar.

Temperature was deliberately neglected because of its constancy in the field throughout the year. The experiments were performed in standard conditions of the end of the dry season (28 °C). The relation between respiration  $R$ , fresh weight and dry organic weight of *Corbula trigona* (respectively  $P_s$  and  $P_f$ ) was determined from the allometric data. It was given by the equation :  $R = 7.6489 P_s^{0.5305}$  with  $P_f/P_s = 5.49$ .

Respiration rate was strongly affected by the changes in salinity. There was an almost linear inverse relation between the one and the other, *C. trigona* thus appears to be a strict conformer with respect to this factor, one of the most variable in its environment. A similar dependence on low oxygen concentrations was observed. When necessary, the animal was capable of strongly reducing its requirements, thus consuming 12 times less oxygen at 12% saturation than at 100% saturation.

A lethal level of  $0.22 \text{ mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$  was determined for this species. This represents a very low oxygen concentration in the environment (about 3% saturation). These results explain the adaptation of *C. trigona* to tropical brackish ecosystems in general, as well as its presence and its survival throughout the year in most parts of Lake Ahémé in particular.

The results also offer an explanation for its periodical elimination in the southern part of the lagoon during the dry season.

KEY WORDS : West Africa — Coastal lagoons — Respiration — Metabolism — Oxygen — Salinity — Brackishwater molluscs — *Corbula trigona*.

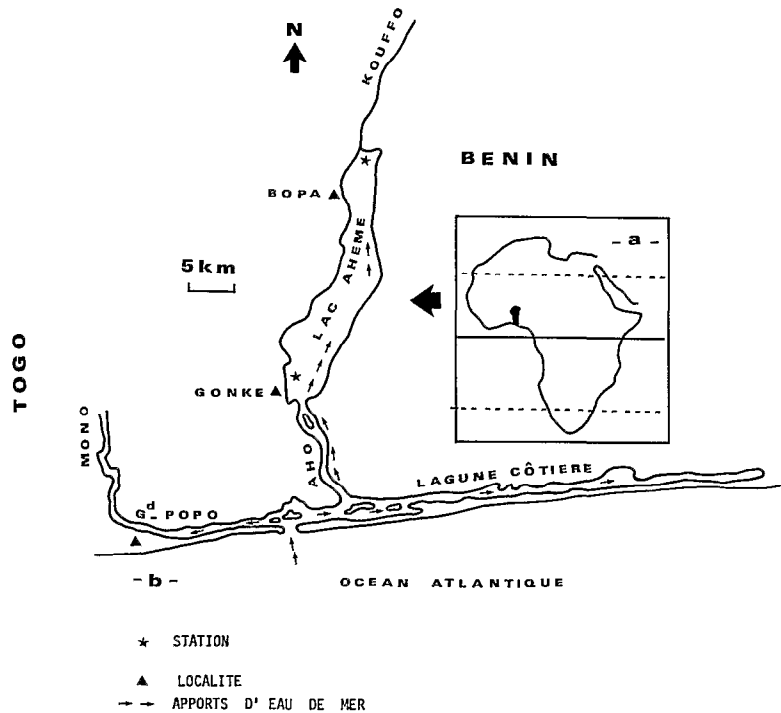


FIG. 1. — a. Position du Bénin sur la carte de l'Afrique. b. Réseau lagunaire occidental du sud Bénin et lac Ahémé. a. The situation of Bénin in Africa. b. The western lagoon system of southern Benin and Lake Ahémé

## 1. INTRODUCTION

Principale composante du réseau lagunaire du sud Bénin, le lac Ahémé (fig. 1) est caractérisé par un gradient de salinité, croissant du nord au sud et variant respectivement de 0 à  $15 \text{ g.l}^{-1}$  et de 3 à  $30 \text{ g.l}^{-1}$

au cours de l'année, et par un cycle annuel régulier de salure et de dessalure, essentiellement induit par la pluviométrie régionale (fig. 2 et 3). Une description topographique et hydroclimatique plus précise en est faite par PARADIS (1981) et MASLIN (1983 et 1985).

Les mollusques occupent une place très importante en effectif et en biomasse parmi les organismes capables de se maintenir dans des milieux aussi variables que les lagunes ouest-africaines (DURAND et SKUBICH, 1982). Petit bivalve de moins de 2 cm de long, *Corbula trigona* est densément réparti sur tous les types de fonds du lac Ahémé et parvient, à lui seul, à représenter 65 à 95% de la biomasse benthique sèche en place. Connue de la Mauritanie à l'Angola, ce mollusque, caractéristique des milieux ouest-africains à salinité variable (BINDER, 1968), possède une large euryhalinité et une stratégie reproductrice variant en fonction des conditions du milieu (MASLIN et BOUVET, 1986). En saison sèche, dans la partie méridionale du lac Ahémé, des crises dystrophiques ont cependant un effet catastrophique sur les populations naturelles de *Corbula*, l'espèce pouvant être totalement éliminée.

En règle générale, les lamellibranches ont un métabolisme respiratoire très affecté par les variations physico-chimiques de tels milieux, présentant une grande variabilité de réponses au niveau spécifique (MAC-MAHON et WILSON, 1981; SHUMWAY et KOEHN, 1982). Pour tenter de comprendre l'adaptation de *Corbula* à son environnement, il a donc paru nécessaire d'étudier expérimentalement les principaux aspects de son métabolisme respiratoire.

La consommation d'oxygène des bivalves des milieux aquatiques à salinité variable est généralement mesurée en fonction de quatre facteurs indépendants : taille, température, salinité, teneur en oxygène dissous. L'importance de l'interaction de ces différents facteurs sur la respiration a souvent été signalée (KINNE, 1971). Les paramètres environnementaux agissant de concert, leur action combinée conduit à des réponses souvent différentes, comparées à celles obtenues en ne faisant agir que l'un de ces facteurs (BAYNE, 1971; NEWELL *et al.*, 1978;

SHUMWAY, 1982; SHUMWAY et MARSDEN, 1982). La mise au point d'un programme expérimental élaboré, qui aurait permis une investigation multifactorielle

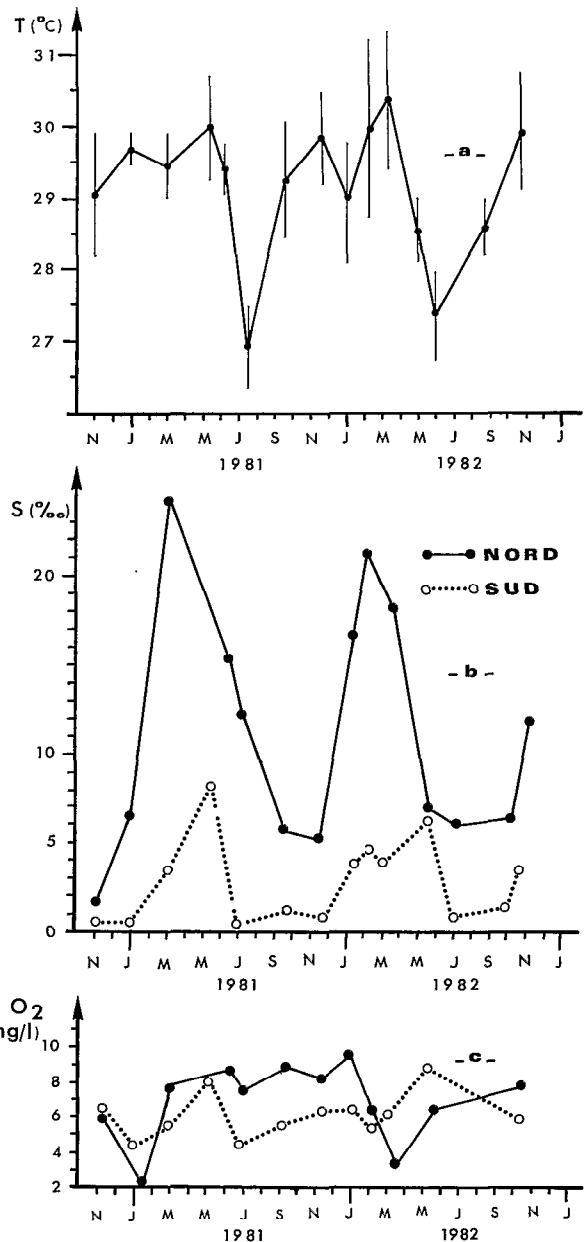


FIG. 3. — Variations saisonnières de quelques facteurs physico-chimiques relevés sur le fond du lac Ahémé. a. Moyennes des températures (avec écarts-types) enregistrées dans les différentes stations d'étude. b et c. Salinité et oxygène dissous aux stations Nord (Bopa) et Sud (Gonké). a. Mean temperature (with standard deviation) in the different stations. b and c. Salinity and dissolved oxygen respectively in the northern (Bopa) and southern (Gonké) stations

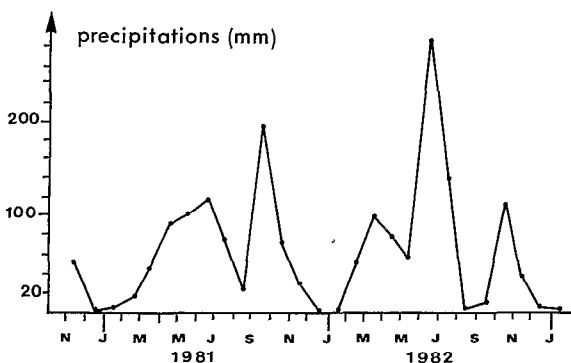


FIG. 2. — Variations mensuelles des hauteurs des précipitations à Bopa entre 1981 et 1982. Monthly precipitations between 1981 and 1982 at Bopa

avec combinaison des différentes actions, dépassant totalement les possibilités matérielles locales, il a fallu se limiter à une approche plus traditionnelle consistant à ne faire varier que l'un des facteurs tandis que les autres sont maintenus aussi constants que possible, les résultats devant cependant permettre de préciser les principaux traits de l'adaptation de *Corbula* à son milieu.

Soumises à un climat qualifié «d'équatorial tempéré» (MONDIAGNANNI, 1969), les eaux du lac Ahémé sont caractérisées par des températures toujours élevées et ne variant que faiblement au cours de l'année (fig. 3). OYENEKAN et BOLUFAWI (1986) confirment que l'écologie des Bivalves de la lagune de Lagos (Nigeria) n'est pas affectée par les variations annuelles naturelles de la température. Il a donc semblé possible de négliger l'action de la température, tout en prenant soin d'expérimenter toujours à température constante, puisque ce facteur est l'un de ceux qui paraît le plus affecter la respiration chez les mollusques (GHIRETTI, 1966).

Dans un premier temps, l'influence de la taille (largeur des valves et poids organique sec des parties molles) sur la respiration a été estimée. La salinité étant l'un des paramètres les plus variables dans le lac Ahémé, l'impact de ses fluctuations (à température constante) sur le taux de respiration chez *Corbula trigona* a été étudié, afin de pouvoir estimer les variations saisonnières de ce taux en fonction des fluctuations annuelles de l'hydroclimat lagunaire.

Enfin, de grandes variations nyctémérales du taux d'oxygène dissous dans les eaux du sud du lac Ahémé en saison sèche ayant été mises en évidence (MASLIN, 1986), il est important de connaître l'influence de ce facteur sur le taux de survie de *Corbula*. Les résultats expérimentaux et plus particulièrement la détermination du seuil léthal devraient permettre de comprendre les mortalités massives, voire l'élimination totale de l'espèce que l'on observe dans cette zone, à cette période de l'année.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Tous les organismes servant à l'expérience proviennent de la partie sud du lac Ahémé, à une époque où la salinité ambiante est de 18,5 g.l<sup>-1</sup>. L'oxygène dissous est dosé par la méthode polarographique, au moyen d'un oxythermomètre Biotechnik à compensation de température et de salinité. Les mollusques sont d'abord acclimatés quelques jours au laboratoire, dans de l'eau en provenance de leur lieu de récolte et nourris de phytoplancton du lac Ahémé. Cette acclimatation a lieu à la lumière naturelle, à la température ambiante (28-29 °C) et à la salinité du milieu. Les *Corbula* sont ensuite

maintenues durant deux jours sans nourriture, avant d'être mises en expérience, afin d'éviter une trop grande interférence entre l'installation du jeûne et la consommation d'oxygène (BERG et OCKELMANN, 1959; LÉVÈQUE, 1973).

Avant chaque série de mesures, des flacons rodés de 250 ml sont remplis d'eau du lac, préalablement filtrée au filet à phytoplancton et les animaux introduits sont nettoyés au papier filtre afin d'enlever l'eau, le sédiment et les organismes de la couverture biologique susceptibles d'y rester attachés.

La quantité d'oxygène consommée par les animaux est mesurée par la différence entre teneur en oxygène des flacons au départ et à la fin de l'expérience. La mesure est ensuite ramenée à un taux horaire moyen par unité de poids organique sec ou par individu.

L'influence du substrat sur la mesure de la respiration étant connue (WAUTIER et PATTÉE, 1955) les flacons sont pourvus de sédiment séché à haute température pendant quelques heures puis réhumidifié.

LÉVÈQUE (1973) ayant mis en évidence l'effet de la durée de l'expérience sur la consommation d'oxygène, les mesures de respiration sont toujours d'une durée supérieure à 4 heures, pour tenir compte de la période d'adaptation suivant l'introduction des animaux dans les flacons. Afin d'éviter l'influence de la diminution de la teneur en oxygène des flacons sur la consommation d'oxygène des mollusques (LÉVÈQUE, 1973), les expériences ont été prévues de façon à ce que la teneur finale en oxygène ne descende pas au dessous de 50 % de la saturation de départ.

### 2.1. Influence du poids sur la respiration

La relation liant le poids sec des parties molles (Ps) à la largeur de la coquille (l) a déjà été déterminée (MASLIN, 1986) et se trouve décrite par l'équation :  $Ps = 0,0168.l^{28577}$ .

Les animaux sont mesurés et répartis en classes de tailles millimétriques, puis regroupés par lots de 5 à 10 individus de tailles voisines, dont le métabolisme respiratoire est déterminé en  $\mu\text{gO}_2.\text{mgPs}^{-1}.\text{h}^{-1}$ .

Pour chaque classe de taille, 30 à 60 individus sont testés en 6 séries. La relation entre consommation d'oxygène et poids est de la forme :  $R = a.W^b$  où R est la consommation d'oxygène par heure et par individu, W est le poids moyen d'un individu, «a» représente la consommation horaire en oxygène d'un «individu» dont le poids est égal à l'unité (mg) et «b» le degré de dépendance de l'intensité métabolique par rapport au poids (LÉVÈQUE, 1973).

Dans la pratique, la droite de régression :  $\log R = \log a + b.\log W$  est calculée à partir des résultats obtenus pour chaque mesure.

## 2.2. Influence de la salinité sur la respiration

La nécessité de suivre un protocole expérimental simple nous conduit à réaliser nos observations sur une seule classe de tailles moyenne. Les taux de respiration sont exprimés en fonction du poids sec des parties molles, en  $\mu\text{gO}_2 \cdot \text{mgPs}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

Les animaux, acclimatés et à jeûn, sont transférés progressivement dans des bacs à salinité croissante ou décroissante par rapport à la salinité de départ, à raison d'une acclimatation de 2 ou 3 heures pour chaque salinité intermédiaire. La gamme de salinité testée est : 0 ; 0,5 ; 5 ; 10 ; 15 ; 20 ; 25 ; 30 ; 35 ; 40 ; 45  $\text{g.l}^{-1}$ . Pour se rapprocher le plus des conditions naturelles, chaque salinité expérimentale est obtenue par concentration de l'eau de mer ( $35 \text{ g.l}^{-1}$ ) avec du sel de la mangrove côtière ou dilution par l'eau du Kouffo ( $0 \text{ g.l}^{-1}$ ), fleuve alimentant le nord du lac Ahémé, toutes deux filtrées sur un filet à phytoplancton. Les mesures se font comme précédemment dans des flacons rodés tarés, pourvus de sédiments et remplis avec de l'eau des bacs d'acclimatation.

## 2.3. Détermination du seuil léthal d'oxygène dissous

Le protocole adopté est celui mis au point par RUSSIER-DELOLME (1974). La méthode de mesure du seuil léthal se fait à taux d'oxygène variable, en

appauvrissant l'eau du lac dans les flacons expérimentaux, par barbotage d'azote, jusqu'à ne plus contenir qu'entre 0,85 et 2,3 mg.

Comme précédemment, les animaux appartiennent tous à la même classe de taille au départ. Ils sont placés par lots de 10 individus dans les flacons contenant de l'eau désoxygénée. Après un certain intervalle de temps que l'on note, les animaux commencent à mourir. La tension d'oxygène est alors mesurée dans le flacon et les survivants transférés dans de l'eau aérée, à la même température. La surveillance des flacons est continue, afin de pouvoir arrêter la première partie de l'expérience dès la mort des premiers individus. Ceci a pour but d'empêcher l'interférence de l'éventuelle respiration des organismes décomposeurs sur les résultats.

Le nombre de morts dans les bacs d'aération est ensuite noté au bout de 24 heures. Il est alors possible de corréler ces mortalités journalières avec les valeurs finales du taux d'oxygène dissous correspondant, relevées dans les flacons expérimentaux au moment du transfert. L'évolution du pourcentage de mortalité en fonction du taux d'oxygène dissous est exprimée graphiquement et le taux d'oxygène léthal correspondra à la valeur de 50% de mortalité sur la droite de régression.

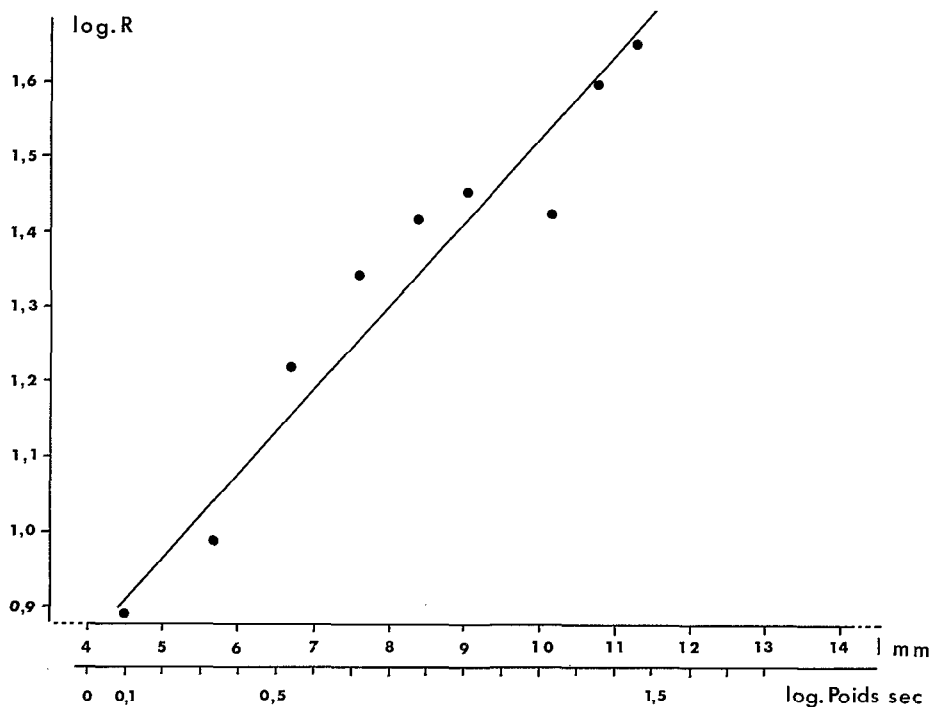


FIG. 4. — Variation du taux horaire moyen individuel de respiration  $R$  ( $\text{mgO}_2 \cdot \text{i}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) en fonction de la taille chez *Corbula trigona* (sal =  $18,5 \text{ g.l}^{-1}$ , température =  $28^\circ \text{C}$ ). Régression logarithmique de  $R$  en fonction du poids organique sec ( $\text{Ps}$  en  $\text{mg}$ ):  $R = 7,6489 \cdot \text{Ps}^{0,5305}$  ( $r = 0,96$ ). Mean individual respiration rate  $R$  ( $\text{mgO}_2 \cdot \text{i}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) versus dry weight ( $\text{Ps}$  in  $\text{mg}$ ) in *C. trigona* (salinity =  $18.5 \text{ g.l}^{-1}$ , Temperature =  $28^\circ \text{C}$ ). Logarithmic scale  $R = 7.6489 \cdot \text{Ps}^{0.5305}$  ( $r = 0.96$ )

### 3. RÉSULTATS

#### 3.1. Influence de la taille du corps

Les expériences sont menées à 18,5 g.l<sup>-1</sup> de salinité et 28 °C de température.

Les classes de largeur testées varient de 4,5 à 13,5 mm correspondant à des poids moyens individuels respectifs de 1,23 à 28,54 mg de poids sec.

La figure 4 représente la droite de régression liant le log de la respiration au log du poids moyen individuel sec (Ps), déduit des largeurs moyennes par les relations allométriques. La valeur du coefficient de corrélation ( $r = 0,96$ ) est hautement significative.

La relation liant le poids sec à la respiration est :  $R = 7,6489.Ps^{0,5305}$ .

#### 3.2. Influence de la salinité

Les conditions expérimentales de départ sont les mêmes que précédemment (salinité = 18,5 g.l<sup>-1</sup>,

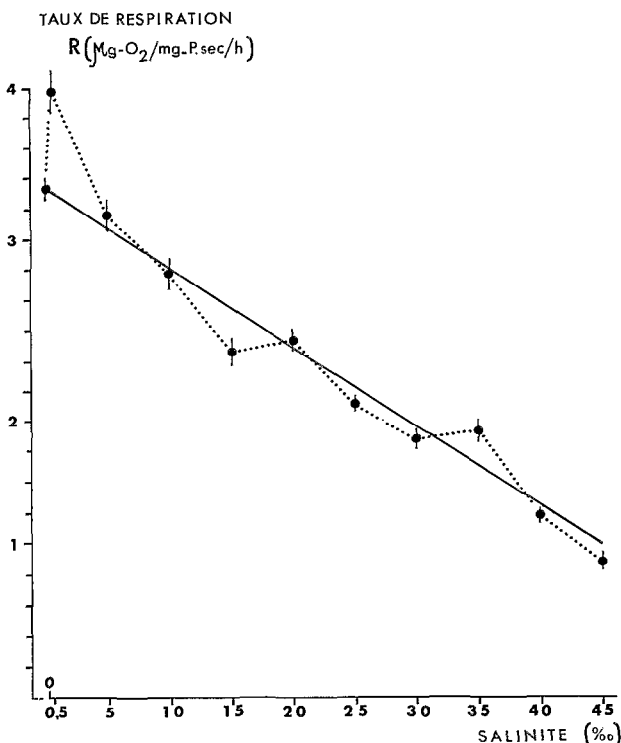


FIG. 5. — Variation du taux horaire de respiration R ( $mgO_2.mgPs^{-1}.h^{-1}$ ) en fonction de la salinité (g.l<sup>-1</sup>) chez *Corbula trigona*. Chaque point représente une moyenne de 6 mesures. Salinité = 18,5 g.l<sup>-1</sup> au départ. Température = 28 °C.  $R = 0,0271.Sal + 1,5313$  ( $r = 0,95$ ). Respiration rate ( $mgO_2.mgPs^{-1}.h^{-1}$ ) versus salinity (g.l<sup>-1</sup>) in *Corbula trigona*. Each dot represents the mean of 6 measures. Salinity = 18,5 g.l<sup>-1</sup> at the start. Temperature = 28 °C.  $R = 0.0271.Sal + 1.5313$  ( $r = 0.95$ )

température = 28 °C). Les animaux testés appartiennent tous à la classe de taille 9-10 mm.

Les variations du taux moyen horaire de respiration (R en  $\mu gO_2.mgPs^{-1}.h^{-1}$ ) en fonction de la salinité (en g.l<sup>-1</sup>) sont représentées sur la figure 5, qui met en évidence la grande influence de la salinité sur le métabolisme respiratoire de *Corbula*. La respiration décroît lorsque la salinité augmente et inversement. La relation est sensiblement linéaire et la droite de régression a pour équation :  $R = 0,0271.Sal + 1,5313$ .

Le coefficient de corrélation ( $r = 0,95$ ) est hautement significatif.

Il convient de remarquer que la grande difficulté de maintenir longtemps en élevage ces animaux nous a forcés à adopter un temps d'acclimatation rapide lors des transferts progressifs entre deux salinités successives. C'est ainsi qu'avant d'atteindre par exemple la salinité de 45 g.l<sup>-1</sup>, les organismes auront fait des séjours de 2 à 3 heures dans des salinités successives de 20, 25, 30, 35, 40 g.l<sup>-1</sup>. A partir de 30 g.l<sup>-1</sup>, le stress osmotique provoque une fermeture complète des valves qui, au contraire, demeurent très ouvertes pour des salinités inférieures, à partir de 10 g.l<sup>-1</sup>. L'un des facteurs internes affectant le plus la consommation d'oxygène chez les bivalves étant justement le mouvement des valves (avec le taux de pompage et les mouvements ciliaires des branchies -SHUMWAY, 1982-), leur degré d'ouverture en fonction de la salinité ambiante pourrait expliquer en partie que les variations tendent à être plus fortes en milieu dessalé.

#### 3.3. Détermination du seuil léthal d'oxygène dissous

Les conditions d'expérimentation sont identiques aux précédentes (salinité = 18,5 g.l<sup>-1</sup>, température = 28 °C).

Les 27 mesures à basses tensions d'oxygène ont été réalisées sur des individus standard de 10-11 mm.

Les premières mortalités surviennent pour des tensions d'oxygène très basses (fig. 6). La corrélation entre pourcentage de mortalité et teneur en oxygène du milieu est encore hautement significative ( $r = 0,74$ ). L'équation de la droite de régression :  $Y = -0,0043X + 0,4351$  permet d'obtenir la valeur critique de maintenance aux basses tensions d'oxygène, correspondant à 50 % de mortalité soit :  $TLO_2 = 0,22mgO_2.l^{-1}$  avec  $TLO_2 =$  tension létale en oxygène à  $Sal = 18,5g.l^{-1}$  et température = 28 °C.

Cette valeur indicative correspond à une teneur en oxygène dissous très basse dans le milieu (un peu plus de 3 % de saturation dans nos conditions expérimentales) et atteste de la très bonne résistance de *Corbula trigona* aux faibles tensions d'oxygène.

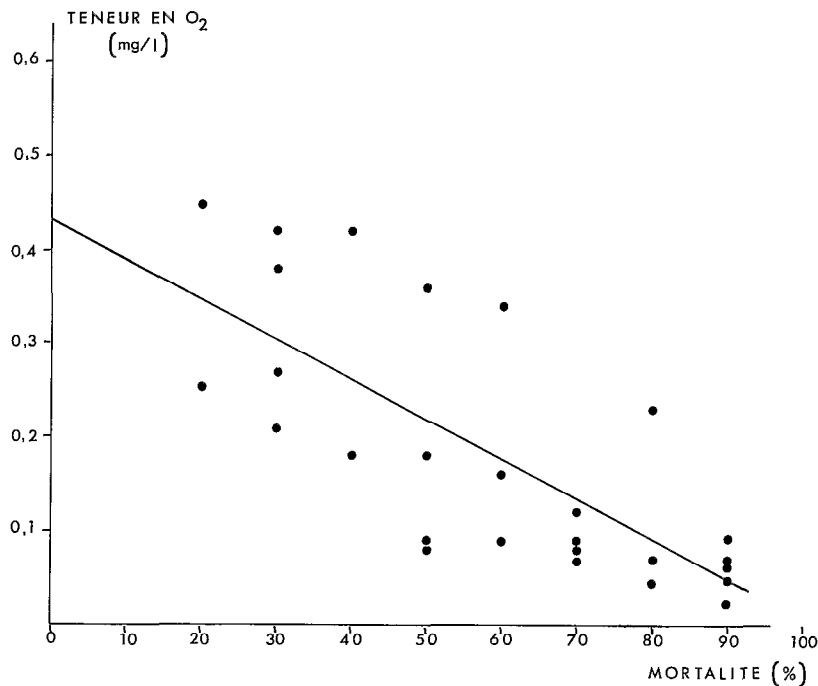


FIG. 6. — Relation entre le pourcentage de mortalité et la tension d'oxygène finale chez *Corbula trigona*. Détermination du seuil léthal d'oxygène (Sal = 18,5 g.l<sup>-1</sup>, Temp. = 28 °C). Régression :  $Y = -0,0043.X + 0,4351$  ( $r = 0,74$ ). Seuil léthal d'oxygène dissous : 0,22 mg.l<sup>-1</sup>. Percent mortality versus final oxygen concentration in *Corbula trigona* and the determination of the lethal level of oxygen. Salinity = 18.5 g.l<sup>-1</sup>, temperature = 28 °C). Regression :  $Y = -0.0043.X + 0.4351$  ( $r = 0.74$ )

### 3.4. Influence des basses tensions d'oxygène sur la respiration

En l'absence de matériel permettant l'obtention d'une tension constante d'oxygène, il a été nécessaire de reprendre les données précédentes des expériences de détermination du seuil léthal d'oxygène dissous (on connaît en effet les teneurs initiales et finales ainsi que la consommation horaire); ces données ont été comparées à certains résultats antérieurs tirés des expériences réalisées en milieu au départ saturé pour l'étude de l'influence du poids et de la salinité dans des conditions analogues (tailles = 9,5 à 11,5 mm, salinité de 15 à 20 g.l<sup>-1</sup>).

Il devient alors possible de comparer des mesures effectuées à basses tensions d'oxygène et des mesures effectuées à des tensions d'oxygène proches de la saturation.

Les résultats sont regroupés dans le tableau I et exprimés en mg O<sub>2</sub>.ind.<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>.

On observe, aux basses tensions, une réduction importante de la consommation en oxygène, d'autant plus forte que la teneur du milieu est plus faible. Pour connaître l'abaissement relatif de la respiration, il est nécessaire de passer par la différence des

données logarithmiques (RUSSIER-DELOLME, 1974), qui représentent alors le rapport des données brutes.

On a pu montrer ainsi qu'un individu standard de *C. trigona* consomme environ, dans les conditions expérimentales et par rapport à sa consommation à 100% de saturation, 5 fois moins d'oxygène à 33% de saturation, 10 fois moins à 19% et 12 fois moins à 12%.

## 4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Réalisée dans des conditions matérielles sommaires, en ne faisant varier qu'un facteur et en maintenant les autres constants, l'expérience donne une image approchée de la réalité beaucoup plus complexe dans le milieu naturel. D'autres paramètres que ceux pris en compte renforcent cette complexité, pouvant également influencer la consommation d'oxygène des bivalves; ils sont d'ordre interne (rythmes, mouvements des valves, taux de pompage, activité ciliaire branchiale, sexe, index gonadique...), d'ordre comportemental (en-

TABLEAU I  
Influence des basses tensions d'oxygène sur le taux horaire individuel de respiration  
*Effect of low oxygen tensions on the individual respiration rate by hour*

	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
	Sal (‰)	N	(01)	(02)	R mgO <sub>2</sub> /l/h	Rapport
S1	15	6	7,03 (96)	4,55 (63)	26,68	
S2	20	6	6,85 (97)	3,89 (55)		
S3	18,5	6	6,9 (97)	3,60 (42)		
S4	18,5	6	6,95 (97)	3,87 (54)		
B1	18,5	15	2,38	0,21	5,16	5,17
B2	18,5	11	1,39	0,13	2,67	9,99
B3	18,5	1	0,85 (12)	0,18 (2,5)	2,20	12,12

S1, S2, S3, S4 : expérimentation à saturation d'O<sub>2</sub>.

B1, B2, B3 : expérimentation à basses tensions d'O<sub>2</sub>.

Colonne (1) : salinités (‰).

Colonne (2) : nombre de mesures.

Colonne (3) : moyenne des tensions de départ (mg/l) et pourcentage de saturation (entre parenthèses).

Colonne (4) : moyenne de tensions finales (mg/l) et pourcentage de saturation (entre parenthèses).

Colonne (6) : Rapport logarithmique de la respiration à saturation et de la respiration aux basses tensions.

S1, S2, S3, S4 : experiments at 100% saturation.

B1, B2, B3 : experiments at low oxygen tensions.

Column (1) : salinities (‰).

Column (2) : number of measures.

Column (3) : mean start tensions (mg/l) and percentage of saturation (by the way).

Column (4) : mean final tensions (mg/l) and percentage of saturation (by the way).

Column (5) : mean of individual respiration rates by hour.

Column (6) : logarithmic ratio between the respiration at saturation and the respiration at low oxygen tensions.

fouissement, modalités de la reproduction...), voire d'ordre trophique (SHAFFEE, 1982; SHUMWAY, 1982 et 1983).

Cependant, certains caractères du milieu naturel local (MASLIN, 1983) donnent à penser qu'une telle étude, même partielle, peut aboutir à des conclusions exploitables et intéressantes. Le régime thermique du lac Ahémé, caractérisé par des températures toujours élevées et ne variant que faiblement au cours de l'année, a permis de négliger volontairement l'action de la température. En expérimentant à une température standard de 28 °C, nous nous plaçons dans des conditions d'intersaison (début ou fin de saison sèche), très représentatives de la température moyenne du lac. La salinité est le paramètre qui présente les plus grandes variations spatio-temporelles annuelles et dont l'influence est prépondérante sur la distribution (MASLIN, 1985), la croissance (MASLIN, 1986), le mode de reproduction et le taux de mortalité (MASLIN et BOUVET, 1986), de

*Corbula trigona*. Les désoxygénations importantes de la colonne d'eau sont limitées à l'extrême sud du lac et à la fin de la saison sèche et sont, de plus, toujours concomitantes avec une augmentation de la salinité.

Ainsi, dans le cas des *Corbula* du lac Ahémé, la réduction des recherches à l'action de trois facteurs principaux peut raisonnablement s'envisager pour donner un aperçu des tolérances écophysiologiques de l'espèce, de son type d'adaptation aux contraintes du milieu et des tendances saisonnières des dépenses métaboliques des populations naturelles, dans des secteurs caractéristiques du point de vue salinité et oxygénation (nord et sud par exemple).

Dans l'équation de type  $R = a \cdot W^b$ , généralement utilisée pour estimer la relation poids-respiration, « b » peut être considéré comme le degré de dépendance du taux respiratoire par rapport au poids. Plusieurs auteurs (ZEUTHEN, 1953; VON BERTALANFFY, 1957) ont discuté de la relation entre la taille du

corps d'un organisme et son taux de respiration. La valeur de «b» est connue pour être affectée, entre autres, par la température, la ration alimentaire, l'état de maturité génitale (NEWELL et ROY, 1973; WIDDOWS, 1978; SHUMWAY, 1982). Certains auteurs se sont attachés à trouver une signification particulière à «b» (LÉVÊQUE, 1973), afin d'en déduire si la respiration était proportionnelle à la surface ou au poids. Mais la valeur biologique de cet exposant ne semble pas encore très évidente. Chez *C. trigona*, la valeur de «b» calculée (0,53), bien qu'un peu faible, s'intègre dans la gamme de 0,37 à 1,1 observée chez les mollusques (GHIRETTI, 1966; LÉVÊQUE, 1973; SHUMWAY, 1982), la valeur moyenne pour l'ensemble des organismes, déduite d'une analyse bibliographique, étant de 0,75 (HEMINGSEN, 1960; WILLIAMS, 1984).

Les études consacrées aux effets de la salinité sur la respiration des lamellibranches sont peu nombreuses par rapport à celles traitant des tissus isolés et concernent surtout les bivalves d'intérêt commercial. SHUMWAY et KOEHN (1982) ont montré que la respiration augmente chez *Crassostrea virginica* lorsque la salinité décroît, entre 10 et 20 °C, ainsi que l'altération possible de ce phénomène par la température. *Mulinia lateralis*, petit bivalve euryhalin et opportuniste, répond par une augmentation de sa respiration à une réduction de la salinité, quelle que soit la température ou la salinité d'acclimatation (SHUMWAY, 1983). Au contraire, chez *Mytilus edulis*, la réduction de la salinité provoque d'abord une baisse du taux de respiration qui retrouve, au bout de quelques jours, sa valeur normale (BAYNE, 1975). Ce même auteur rappelle que, dans la mesure où ils ne sont pas capables d'une régulation anisosmotique extracellulaire, la plupart des bivalves marins sont osmoconformes, mais peuvent assurer une régulation isosmotique intracellulaire.

Les causes exactes de l'augmentation du taux de respiration avec la diminution de la salinité ne sont pas encore très établies et, d'après LANGE (1968) et SHUMWAY (1981), pourraient être dues à plusieurs phénomènes internes : variations des capacités ciliaires, augmentation des coûts métaboliques requis pour maintenir l'équilibre osmotique, changements de la sensibilité de certains organites (mitochondries) ou de la capacité régulatrice de molécules organiques intracellulaires, à la suite des bouleversements de la pression osmotique des cellules.

Il est possible que, soumise à une acclimatation plus longue et plus progressive aux différentes salinités, *Corbula* présente une respiration moins dépendante de la salinité.

D'après MAC MAHON et RUSSELL-HUNTER (1974), la réponse des mollusques aquatiques aux basses tensions d'oxygène est conditionnée par les microha-

bitats et l'écophysiologie des espèces. Il est reconnu que tout facteur externe ayant une influence sur l'activité tissulaire des branchies, sur la fréquence cardiaque ou le degré d'ouverture des valves (BAYNE, 1971; FAMME, 1981; SHUMWAY, 1981) sera susceptible d'affecter le taux de consommation d'oxygène des mollusques, en cas de diminution de la teneur en oxygène dissous.

Les nombreuses études portant sur la réponse d'invertébrés aquatiques d'origine marine aux tensions d'oxygène dissous décroissantes (HERRIED, 1980) ont permis de les classer schématiquement en deux catégories. On oppose ainsi les organismes ajusteurs (oxygen conformers) dont la respiration varie proportionnellement à la tension d'oxygène, aux régulateurs (oxygen regulators), dans le cas où la respiration s'avère plus ou moins indépendante de la pression partielle du milieu en oxygène.

Les expériences ont prouvé que *Corbula* réduit très fortement son métabolisme respiratoire en présence de basses tensions d'oxygène dissous, se comportant ainsi en ajusteur vis-à-vis de ce facteur. Cependant, l'ajustement n'a été obtenu que pour des valeurs très faibles de la concentration en oxygène et il n'est pas impossible que cet organisme soit capable d'une certaine régulation pour des tensions plus élevées, comme cela est souvent le cas chez les lamellibranches (WILSON et DAVIS, 1984).

La mise en conformité de la respiration aux valeurs décroissantes d'oxygène n'empêche pas *Corbula* de présenter un taux d'oxygène létal très bas (0,22 mg.l<sup>-1</sup>) par rapport aux conditions d'oxygénation normales du lac. Ainsi, outre son aspect eurytope et euryhalin (MASLIN, 1985), cette espèce apparaît également caractérisée par une euryoxybiose importante. Durant la saison sèche, les crises dystrophiques régulières qui affectent la partie méridionale du lac peuvent provoquer une forte désoxygénation nocturne dans ce secteur où des valeurs de moins de 0,5 mg.l<sup>-1</sup> ont pu être relevées sur le fond à cette période. Or, la régression de la figure 5 montre qu'expérimentalement, les premières mortalités apparaissent autour d'une tension d'oxygène d'environ 0,43 mg.l<sup>-1</sup>. Il convient de rappeler que, dans le protocole expérimental, les survivants étaient transvasés en eau aérée dès l'apparition, alors que dans le lac, les basses tensions d'oxygène peuvent persister durant plusieurs heures. Ainsi, les variations en amplitude et en durée des désoxygénations nocturnes jouent sans doute un rôle dans les mortalités massives et totales constatées chez les populations naturelles du sud durant la saison sèche et renforcent l'action de la salinité déjà mise en évidence (MASLIN, 1986).

D'après MAC MAHON et WILSON (1981), la capacité régulatrice chez les bivalves apparaît généralement corrélée avec le degré ambiant d'hypoxie supporté

par chaque espèce. SHUMWAY (1983) rappelle qu'il paraît avantageux à un organisme d'être capable de maintenir une respiration aérobie à un taux normal aussi longtemps que possible, quand il est confronté à un milieu constamment changeant, puisque l'ajustement strict augmente la vulnérabilité à un stress environnemental prolongé.

Mis à part le cas particulier de la station de Gonké (fig. 1) en saison sèche, la survie de *C. trigona* paraît bien assurée tout au long de l'année et dans la majeure partie du lac Ahémé, du fait de la bonne oxygénation générale des eaux de ce milieu peu profond, et du taux létal d'oxygène très bas de l'espèce considérée, en dépit d'une stratégie écophysologique peu avantageuse.

Les actions de la salinité et de l'oxygène dissous

sur la respiration de *Corbula* allant dans le même sens, son maintien dans le secteur nord de la lagune avec les profils démographiques équilibrés qui y ont été mis en évidence se fait aux dépens d'une importante dépense d'énergie à cause du caractère dessalé de cette zone, de l'élévation du taux respiratoire et de l'absence de régulation métabolique. Au contraire, la diminution des activités métaboliques dans la partie sud (milieu salé et parfois désoxygéné) et le dépassement de certains seuils de tolérance écophysologiques vont influencer fortement les aspects de la dynamique, de la croissance et de la survie des populations naturelles (MASLIN et BOUVET, 1986).

*Manuscrit accepté par le Comité de Rédaction le 5 novembre 1987*

#### BIBLIOGRAPHIE

- BAYNE (B. L.), 1971. — Oxygen consumption by three species of lamellibranch molluscs in declining ambient oxygen tension. *Comp. Biochem. Physiol.*, 40 (A) : 955-970.
- BAYNE (B. L.), 1975. — Aspects of physiological condition in *Mytilus edulis* L., with special reference to the effects of oxygen tension and salinity. *Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp. H. Barnes ed., Aberdeen University Press* : 213-238.
- BERG (K.) and OCKELMANN (K. W.), 1959. — The respiration of freshwater snails. *J. Exp. Biol.*, 35 : 43-73.
- BERTALANFFY (L. von), 1957. — Quantitative laws on metabolism and growth. *Q. Rev. Biol.*, 32 : 217-231.
- BINDER (E.), 1968. — Répartition des mollusques dans la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol.*, 11 (3-4) : 3-34.
- DURAND (J. R.) et SKUBICH (M.), 1982. — Les lagunes ivoiriennes. *Aquaculture*, 27 : 211-250.
- FAMME (P.), 1981. — Haemolymph circulation as a respiratory parameter in the mussel *Mytilus edulis* L. *Comp. Biochem. Physiol.*, 69 (A) : 243-247.
- GHIRETTI (F.), 1966. — Respiration in : *Physiology of Mollusca*, 2, Wilbur et Yonge ed.
- HEMINGSEN (A. N.), 1960. — Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Mem. Hosp. Nord. Insulab.*, 9 : 7-110.
- HERRIED (C. F.), 1980. — Hypoxia in invertebrates. *Comp. Biochem. Physiol.*, 67 (A) : 311-320.
- KINNE (O.), 1971. — Salinity invertebrates in : *Marine ecology*, 1 (2), Environmental factors, Wiley Interscience, London : 821-955.
- LANGE (R.), 1968. — The relation between the oxygen consumption of isolated gill tissue of the common mussel *Mytilus edulis* L. and salinity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2 : 37-45.
- LÉVÊQUE (C.), 1973. — Bilans énergétiques des populations naturelles de mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol.*, VII (3-4) : 151-165.
- MACMAHON (R. F.) et RUSSELL-HUNTER (W. D.), 1974. — Responses to low oxygen stress in relation to the ecology of littoral and sublittoral snails. *Biol. Bull. (Woods hole Mas.)* : 147-490.
- MACMAHON (R. F.) et WILSON (J. G.), 1981. — Seasonal respiratory responses to temperature and hypoxia in relation to burrowing depth in three intertidal bivalves. *J. therm. Biol.*, 6 : 267-277.
- MASLIN (J.-L.), 1983. — Les mollusques benthiques d'une lagune du sud Bénin, le lac Ahémé : les facteurs de leur répartition. Dynamique des populations et estimation de la production de *Corbula trigona*. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Lyon I, 152 p.
- MASLIN (J.-L.), 1985. — Les peuplements de mollusques benthiques d'une lagune du sud Bénin (le lac Ahémé) : facteurs de leur répartition et impact des variations des conditions du milieu. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 3300-3305.
- MASLIN (J.-L.), 1986. — Démographie et production d'une population de mollusques lamellibranches en milieu lagunaire (Afrique de l'ouest). Thèse doct. État, Univ. Lyon I, 118 p. + annexes.
- MASLIN (J.-L.), 1986. — Croissance et survie de *Corbula trigona* (mollusque Pélécyfode) dans une lagune du sud Bénin, le lac Ahémé. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 19 (2) : 109-129.

- MASLIN (J.-L.) et BOUVET (Y.), 1986. — Population dynamics of *Corbula trigona* (mollusca) in lake Ahémé, a west african lagoon in Bénin. *Oikos*, 46 (3) : 292-302.
- MEYER (E.) et PHILLIPSON (J.), 1983. — Respiratory metabolism of the isopod *Trichoniscus pusillus provisorius*. *Oikos*, 40 : 69-74.
- MONDJAGNANNI (A.), 1969. — Contribution à l'étude des paysages végétaux du bas Dahomey. *Ann. Univ. Abidjan, sér. G.*, I (2) : 186 p.
- NEWELL (R. C.) et ROY (A.), 1969. — A statistical model relating the oxygen consumption of a mollusk (*Littorina littorea*) to activity, body size and environmental conditions. *Physiol. Zool.*, 46 : 252-275.
- NEWELL (R. C.), 1979. — Biology of intertidal animals. *Marine ecological Surveys Ltd*, 3rd ed., Faversham, 781 p.
- NEWELL (R. C.), JOHNSON (L. G.) et KOFOED (L. H.), 1978. — Effects of environmental temperature and hypoxia on the oxygen consumption of the suspension feeding gastropod *Crepidula fornicata* L. *Comp. Biochem. Physiol.*, 59 (A) : 175-182.
- RUSSIER-DELOLME (R.), 1974. — Étude comparative de la tolérance aux basses tensions d'oxygène chez deux planaires d'eau douce, *Dugesia tigrina* et *Polycelis felina*. *Annls. Limnol.*, 10 (3) : 311-322.
- OYENEKAN (J. A.) and BOLUWAFI (J. E.), 1986. — The ecology of *Iphigenia truncata* in Lagos lagoon. *Arch. Hydrobiol.*, 106 (4) : 559-566.
- PARADIS (G.), 1981. — Écologie et géomorphologie littorale en climat subéquatorial sec. La végétation côtière du bas Bénin occidental. *Ann. Univ. Abidjan, sér. E*, XIV : 8-56.
- SHAFFEE (M. S.), 1982. — Variations saisonnières de la consommation d'oxygène chez le pétoncle noir *Chlamys varia* (L.) de Lanvéoc (rade de Brest). *Oceanologica acta*, 5 (2) : 189-198.
- SHUMWAY (S. E.), 1981. — Factors affecting the oxygen consumption of the marine pulmonate *Amphibola crenata*. *Biol. Bull. (Woods Hole Mas.)*, 160 : 332-347.
- SHUMWAY (S. E.), 1982. — Oxygen consumption in oysters : an overview. *Marine Biology Letters*, 3 : 1-23.
- SHUMWAY (S. E.), 1983. — Factors affecting oxygen consumption in the coot clam *Mulinia lateralis* (Say). *Ophelia*, 22 (2) : 143-171.
- SHUMWAY (S. E.) and KOEHN (R. K.), 1982. — Oxygen consumption in the american oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Ecology Prog. Ser.*, 9 : 59-69.
- SHUMWAY (S. E.) and MARSDEN (I. D.), 1982. — The combined effects of temperature, salinity and declining oxygen tension on oxygen consumption in the marine pulmonate *Amphibola crenata*. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.*, 61 : 133-146.
- WAUTIER (J.) et PATTÉE (E.), 1955. — Expérience physiologique et expérience écologique. L'influence du substrat sur la consommation d'oxygène chez les larves d'éphéméroptères. *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 24 : 178-183.
- WIDDOWS (J.), 1978. — Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 58 : 109-124.
- WILLIAMS (J. B.), 1984. — Respiratory changes in the euryhaline clam, *Mulinia lateralis* (Say), over a range of temperature and salinity combinations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 81 : 269-280.
- WILSON (J. G.) and DAVIS (J. P.), 1984. — The effect of environmental variables on the oxygen consumption of the protobranch bivalve *Nucula turgida* (Leckenby and Marshall). *J. Moll. Stud.*, 50 : 73-77.
- ZEUTHEN (E.), 1953. — Oxygen uptake as related to body size in organisms. *Q. Rev. Biol.*, 28 : 1-12.