

THÈSE / UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

sous le sceau de l'Université européenne de Bretagne

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Mention : Biologie Marine

École Doctorale des Sciences de la Mer

Présentée par

Yoann Thomas

Préparée à l'Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer (Ifremer), Centre Océanologique du Pacifique (Tahiti) et station expérimentale d'Argenton, centre de Brest

Écologie larvaire
de l'huître perlière (*Pinctada margaritifera* L.), croissance et
dispersion dans un lagon d'atoll
polynésien

Thèse soutenue le 21 décembre 2009

devant le jury composé de :

Pierre CHARDY

Professeur, Université Bordeaux 1 / *Rapporteur*

Jacques CLAVIER

Professeur, Université de Bretagne Occidentale / *Directeur de thèse*

Priscille FROGIER

Déléguée à la recherche du gouvernement de Polynésie française / *invitée*

Pierre GAREN

Chercheur, Ifremer / *responsable scientifique*

Sébastien LEFEBVRE

Professeur, Université de Lille 1 / *Rapporteur*

Marcel LE PENNEC

Professeur, Université de Polynésie Française / *Codirecteur de thèse*

Vianney PICHEREAU

Professeur, Université de Bretagne Occidentale / *Examineur*

Eric THIEBAUT

Maître de conférences, Université Pierre et Marie Curie / *Examineur*

Ifremer



REMERCIEMENTS

Je tiens en premier lieu à remercier les membres du jury de cette thèse, qui ont pris la responsabilité de clore ces trois années. Je remercie donc vivement messieurs **Sébastien Lefebvre** et **Pierre Chardy** pour avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse en temps que rapporteurs et messieurs **Vianney Pichereau** et **Eric Thiebaut** pour avoir accepté d'évaluer ce travail comme examinateurs. Je tiens à exprimer mes plus sincères remerciements à Madame **Téa Frogier** qui a accepté de venir spécialement de Tahiti pour participer au jury de cette thèse. Déléguée à la recherche du gouvernement de Polynésie française, je la remercie par ailleurs pour l'intérêt qu'elle a porté à ce travail tout au long de son déroulement et pour sa bienveillance.

Multiplés sont les raisons pour lesquelles je tiens à exprimer mes remerciements à Monsieur **Jacques Clavier**. Tout d'abord pour avoir accepté de prendre la direction de cette thèse en cours de seconde année. Ensuite, et surtout, pour sa grande disponibilité, qui m'aura permis de rendre les derniers mois de rédaction riches en enseignements. Merci à toi, Jacques.

J'exprime par ailleurs mes remerciements à Monsieur **Marcel Le Pennec** pour avoir pris la direction de cette thèse en début de parcours, puis la codirection « *in situ* ». Merci Marcel, notamment pour avoir accepté de venir sur Ahe participer aux échantillonnages, qui par bien des aspects, ont souvent tenu du défi physique !

Enfin, difficile de réunir toutes les raisons pour lesquelles je tiens à présenter mes plus amicaux remerciements à Monsieur **Pierre Garen**. Pierre, tu auras été l'instigateur de ce beau projet, tel *Sisyphé*, tu auras porté cette thèse jusqu'à ce qu'elle se concrétise et, je crois qu'on peut le dire maintenant, aboutisse ! Encadrant l'ensemble des mes travaux sur Tahiti et surtout sur l'atoll d'Ahe, tu auras accompagné avec bienveillance mon parcours initiatique à la découverte des merveilles polynésiennes. Très nombreux sont les moments que nous aurons partagé, parfois durs, parfois rageants, parfois fatigants et le plus souvent tellement enrichissants et bien sûr accompagnés de tes légendaires bougonnements... Merci pour tout ça Pierre et bise à Stella et les filles !

Je tiens par ailleurs à exprimer mes plus sincères remerciements à Monsieur **Stéphane Pouvreau**. Toujours enthousiaste, tu auras accompagné ces derniers mois de rédaction avec la pertinence de tes commentaires. Merci pour ta disponibilité à lire ma prose. Chouette souvenirs par ailleurs de balades en pirogue à Tahiti et de la découverte des dunes Saint-Marguerite, en Bretagne. Cochon kiteur, j'espère t'avoir montré le bon côté des chèvres rêveuses ! Et vivement une session aux dunes !

Ensuite, comme pour tous ces bouts de vie qui se succèdent et ne se ressemblent pas, les expériences que j'ai eu la chance de vivre pendant ces trois années de thèse ont été enrichies par de nombreuses rencontres.

Entre Tahiti et ses îles...

Je tiens tout d'abord à faire un clin d'œil particulier à l'ensemble des personnes qui ont participé aux campagnes de prélèvement sur l'atoll d'Ahe. En premier lieu *Mauruuru roa* à **Auguste Bennett**, force de la nature, *Pa'umotu* râleur mais d'une générosité sans pareil. Merci Auguste pour tous ces moments partagés, ces histoires de fin de soirée sous le *fare* à Ahe, pour les coups de pêche, pour les bringues, les cours de débouillage de coco, le jeu de piste « à la recherche du Toutigeac enfoui » et bien d'autres moments mémorables. Sans toi tout ce travail de terrain n'aurait sans doute pas été possible. Encore *Mauruuru roa* Auguste ! Ensuite, très nombreuses sont les personnes qui ont donné de leur temps et de leur énergie pour mener à bien ces campagnes. Merci à toi **Manéa Matchau** et à ta femme pour la pêche aux *ature*, pour ton cri de guerre et tes talents de chanteur, merci à toi **Claude Soyez** pour ton émerveillement et ton soutien, merci à toi **Ismaël Moe**, infatigable pêcheur, économe en mots mais tellement pertinent, merci à toi **Roger Tetumu** pour ton calme et ta passion partagée

pour le Va'a, merci à toi **Nono Tetaura** pour ta bienveillance et ton sens du partage, merci à toi **Vincent Vanaa** pour tes crêpes matinales à la banane, merci à toi **René Legleau** pour tes talents de soudeur et de *peperu*, merci à toi **Marcel Le Pennec** pour avoir répondu présent courageusement sur Ahe, merci à toi **André Echardour** pour nous avoir débrouillé bien des difficultés logistiques, merci à toi **André Pham** pour avoir participé activement à une mission au pied levé, merci à toi **Heipua Lehartel** pour ces chouettes moments passés sur Ahe et pour avoir débrouillé bien des difficultés administratives, merci à toi **Clément Bernardino** pour ta joyeuse bonhomie, merci à toi **Simone Duvale** pour ta motivation et ta bonne humeur, Merci à toi **Destremeau Poroi** pour ces longues discussions théologiques, merci à toi **Clémentine Linard** pour les gâteaux, merci à toi **Dominique Buestel** pour ton ouverture d'esprit et la simplicité des rapports que tu as su entretenir, merci à toi **Jonathan Fournier** pour les coups de pêche, balades sous-marines et bien d'autres chouettes moments partagés, merci enfin à « mes » deux stagiaires, **Audrey Mazzella** pour ton courage sans pareil et **Emmanuelle Levesque** pour ta motivation à découvrir ce nouveau monde.

Et bien sûr, un très grand merci à la **famille Maifano**, Papy père, Papy Fils, Tutera, Edouard, Marianne, et les enfants, pour nous avoir accueillis sur ce magnifique bout de paradis qu'est le *motu katikatika*. Merci pour les nombreux coups de main et pour ces bringues inoubliables dont les chants résonnent encore...

Merci aussi à **Raita et Willy**, un beau couple de chanteurs qui nous ont accueilli dans leur pension.

Je tiens ensuite à remercier particulièrement **Michel Borgetto**, qui nous a arrangé bien des tracasseries administratives. Et merci à toute son équipe du « SAF », Mathilde, Brigitte, Simone, Rachel, Des, Heipua et clin d'œil à Philippe, le roi des sous et fin bringueur devant l'éternel ! Et merci à **Marc Taquet**, fin chasseur sous-marin, qui je l'espère laissera un peu de poisson dans la mer (!).

Un grand merci à l'équipe de la « Log », notamment un grand merci à **Marcel Matarere**, rameur d'exception et chef log' toujours disponible. Merci à René, Johann, Kali, Nono, Clément, Alex, Hermann, Loïc, Pierre, pour leurs coups de main divers et variés, souvent dans l'urgence.

A la salle d'algue, merci à **Maya et Hinano** pour avoir nourri mes bestioles et pour leur gentillesse et douceur toute polynésienne. Un jour, peut-être le CO₂...

Merci à l'équipe du LDHP, merci à toi, **Jean-Claude Cochard**, pour m'avoir accueilli et permis de travailler dans les meilleures conditions. Merci à **Pierre Garen, Gilles Le Moullac, Belinda Hui, Vincent Vanaa, Roger Tetumu, Claude Soyez, Manéa Matehau, Jacques Moriceau, Vincent Vonau et Christophe Herbinger**. Toute cette équipe « côté montagne » avec qui j'aurai eu plaisir à partager des moments autant de travail que de détente. Chacun dans votre personnage, vous aurez animé joyeusement ce bout de vie au COP, et au-delà. Une dédicace spéciale aux thésards du Pacifique, **Jonathan Fournier, Caroline Joubert et Clémentine Linard**.

Merci à toute l'équipe du LBQP, « côté mer » ! **Nathalie Cochenec, Rarahu David, Péva Lévi, Antoine Pélan, Jacqueline Moriceau, Yannick Gueguen** et tout particulièrement à **Caroline Montagnani et Corinne Belliard**, reines de la cuisine bio-moléculaire, qui m'auront donné beaucoup de leur temps et de leur motivation pour percer les mystères de l'HIS...

Clin d'œil à l'équipe du service de la pêche et aux crevettes, Moana, Eric, René, Robert, Jeano, Gérard, Vaiana...

Et comme pour faire marcher tout ce petit monde il faut recharger les batteries, un très grand merci à **William et Vahineri** pour tous ces bons petits plats préparés chaque jour, et bien sûr merci pour votre amitié, voisins du paradis.

Un clin d'œil à Monsieur **Alain Lo-Yat**, chef du projet FED et infatigable chef d'orchestre de ce beau projet. J'en profite pour remercier chaleureusement toute l'équipe du FED avec qui j'ai partagé de bien chouettes moment sur Ahe. Merci **Christine Dupuy, Loïc Charpy, Brice Durieux, Marc**

Pagano, Marc Bouvy, Sophie Guasco et Benoît Veron. Et bien sûr *Mauruuru* à **Serge Andréfouët**, globe trotteur passionné et passionnant et à **Romain Le Gendre**, rouquin inavoué, MARSien hors pair, toujours « under the auspice » mais sans y vendre son âme ! Et dans la même veine, Merci à **Franck Dumas** pour ta disponibilité et tes conseils.

Enfin, un grand *Mauruuru roa* à tous les forças des lagons, les rameurs de l'équipe « Ifremer Va'a », avec qui j'aurai cultivé le masochisme du sportif ! Merci pour tous ces moments partagés sur la pirogue, dans le lagon de Vairao, autour de Tahiti, vers Moorea, et bien sûr entre Huaine, Raiatea, Tahaa et Bora Bora pour la mythique Hawaiki Nui ! Merci donc à Johann, Kali, Pascal, Joseph, René, Marcel, Alain dit Bigo, Tamu, William, Miri notre belle cap'taine et Laurent fidèle supporter, Maru, Teina, Christian et les autres...

Et pour clore ce chapitre Tahitien, un grand merci à tous les bringueurs, randonneurs, pêcheurs, surfeurs, colloc'... Xa, Hélène et Dalbos (vivement la bringue à Brest mêum !), Téo, Marine, Greg, Fabienne, Philou, Caro, Maïa, Boris, Magali, les p'tiots, Momo, Zipy, Etienne, Aurélie, Pascal, Caro, ratator et son équipe en slip...

À Argenton et au-delà...

Après l'île de Tahiti, la presqu'île du Vivier ! Merci à toute l'équipe de la station d'Argenton pour son accueil ! Merci Christian pour les tables (!), merci René pour le patacoufin, merci Isa pour les pauses intoxication, merci Stéphane pour mon thème chinois que j'attends toujours, merci Luc pour ton sens de l'humour, merci Marianne pour le balais aquatique, merci Pierrick au nom de Quadrige, merci Marc pour les histoires de jus de c., merci Bruno pour ton speed, et merci à Benjamin, Ricardo et les autres...

Je profite de ces quelques lignes pour remercier Monsieur **Cédric Bacher**, pour avoir accepté de participer à mes comités de thèse et y avoir apporté ses commentaires toujours éclairés. Merci Cédric d'avoir toujours porté un œil intéressé à mes travaux, avant et pendant la thèse. De même, un merci tout particulier à Monsieur **Joseph Mazurié**, et pour ses *graines de possibles*.

Enfin, comme un marathon ne se court pas sans ravitaillement, je tiens à remercier tous ceux qui m'ont permis de me « sortir la tête des larves » : Xa, Al, les sœurs Gault : Olivia, Milou, Doro, Elsa, Jean-phi, Marie, Ben, Mariounette, Mathieu, Sof et Yanou (et Djokin notre clé vers l'au-delà !), Ben, Gui, Bat, Snails, Mons, Claire, Rico, Guillaume, Marie, Clément, Cédric, ma cale... et l'équipe d'EDELiens toujours fidèles, Pypinus le crocodile dundee cajun, TomTom le pêcheur de caillou, Laure la poche et Franck le Toc'é, et tous les autres qu'il me tarde de retrouver !

Merci enfin à ma petite famille, soutien inconditionnel et indispensable, merci à vous !

Et je réserve mes derniers remerciements à Aline, qui m'aura suivi et supporté tout au long de cette belle aventure et nous prépare une « boulette » qui annonce une toute aussi belle aventure...

Bonne lecture...

AVANT-PROPOS

Cette thèse a bénéficié d'un co-financement de l'Ifremer et du gouvernement de Polynésie Française (délégation à la recherche, convention n°6.0199).

Cette thèse a d'autre part bénéficié du soutien financier du 9^{ème} Fond Européen de Développement (FED) en Polynésie française, coordonné par le Service de la Perliculture.

Ce travail a fait l'objet de communications :

Thomas Y. (19-20 Juin 2008) Modélisation de la croissance et de la dispersion des larves de l'huître perlière (*Pinctada margaritifera*) en lagon polynésien. Communication orale. 24^{ème} forum des jeunes océanographes. Banyuls (France).

Thomas Y., Garen P., Mazzella A., Bennett A., Courties C. (4-9 March 2009) Ecology of the pearl oyster (*Pinctada margaritifera*) larvae in a French Polynesian atoll lagoon (Ahe, French Polynesia); I. Spatio-temporal variability of the trophic resources. Poster, Pacific Sciences Inter-congress, Tahiti (French Polynesia).

Thomas Y., Garen P., Levesque E., Bennett A., Le Pennec M. (4-9 March 2009) Ecology of the pearl oyster (*Pinctada margaritifera*) larvae in a French Polynesian atoll lagoon (Ahe, French Polynesia); II. Dispersal and recruitment. Poster, Pacific Sciences Inter-congress, Tahiti (French Polynesia).

Thomas Y., Pouvreau S., Garen P. (19-22 April 2009) Application of a DEB model to the pearl oyster (*Pinctada margaritifera*) larvae. Poster, DEB-symposium, Ifremer Brest.

Par ailleurs, un article de vulgarisation a été publié dans le journal édité par le Service de la Perliculture :

Thomas Y. (2009) Pérenniser la perliculture par l'optimisation des stratégies de captage. Te Reko Parau, n°20 janvier 2009.

J'ai bénéficié, pour mener à bien ce travail, de l'aide de nombreuses personnes :

- Les analyses des échantillons de cytométrie en flux ont été réalisées par Claude Courties et Laëtitia Bariat de l'Observatoire Océanologique de Banyuls/mer (CNRS).
- Le travail de terrain sur l'atoll d'Ahe a été réalisé avec l'aide de nombreuses personnes dont : du personnel de l'Ifremer de Tahiti¹, du personnel de l'antenne de Takapoto du Service de la Perliculture (Gaby Haumani et Ismaël Moe) et du personnel de l'Université de Polynésie française (Marcel Le Pennec et André Pham).
- Une partie des collecteurs a été analysée avec l'aide de Christophe Herbinger et Vicky Yaroche de l'Université de Dalhousie (Canada).
- La mise au point de la méthode d'identification par hybridation *in situ* a été menée en collaboration avec Caroline Montagnani et Corinne Bélliard du laboratoire de biotechnologie et qualité de la perle de l'Ifremer de Tahiti.
- Les travaux de mesures hydrodynamiques et de modélisation hydrodynamique de l'atoll de Ahe ont été coordonnés par l'IRD (UMR 227 Coreus, US191) sous financement du Service de la Perliculture/CEE (FED), avec l'étroite collaboration de l'Ifremer/Dyneco-Physed. La modélisation du transport larvaire dans le lagon de Ahe est le fruit d'une collaboration Ifremer/COP, IRD (UR Coreus) et Ifremer/Dyneco-Physed.

Au cours de mon travail de thèse j'ai participé à l'encadrement de deux stagiaires qui ont contribué au travail de terrain et à l'analyse des chlorophylles (Audrey Mazzella, Licence Pro, Université de La Rochelle) et l'analyse des collecteurs (Emmanuelle Levesque, Master 2, Université de La Rochelle).

¹ Auguste Bennett, Manéa Matheau, André Echardour, Claude Soyez, René Legléau, Nono Tetaura, Roger Tetumu, Destrémeau Poroi, Vincent Vana'a, Clémentine Linard, Heipua Lehartel, Simone Tetaira Duvale, Clément Bernardino, Jonathan Fournier, Audrey Mazzella, Emmanuelle Levesque, Dominique Buestel

SOMMAIRE

Introduction générale	1
<hr/>	
Chapitre I.	17
<hr/>	
Variation spatiale et temporelle du pico- nano- phytoplancton et du bacterioplancton dans un lagon d'atoll profond de Polynésie	
Chapitre II.	41
<hr/>	
Distribution multiéchelle et dynamique des larves de bivalves dans un lagon d'atoll profond (Ahe, Polynésie française)	
Chapitre III.	65
<hr/>	
Développement de l'hybridation <i>in situ</i> du gène 16S rARN pour l'identification des larves de l'huître perlière à lèvres noires (<i>Pinctada margaritifera</i> , L.)	
Chapitre IV.	81
<hr/>	
Application d'un modèle bioénergétique de croissance à la larve de l'huître perlière (<i>Pinctada margaritifera</i> , L.)	
Chapitre V.	107
<hr/>	
Modélisation du transport des larves de bivalves dans un lagon d'atoll profond (Ahe, Polynésie française) : application pour la prévision du recrutement de l'huître perlière (<i>Pinctada margaritifera</i> , L.)	
Synthèse et perspectives	139
<hr/>	
Liste des figures et des tableaux	155
<hr/>	
Bibliographie	163
<hr/>	

INTRODUCTION GÉNÉRALE

INTRODUCTION GÉNÉRALE

En milieu marin, la majorité des invertébrés benthiques présente un cycle de vie complexe incluant une phase de développement larvaire pélagique (Thorson 1950). La compréhension des mécanismes influençant le développement et les capacités de dispersion de ces stades larvaires constitue donc un enjeu majeur dans l'étude de l'écologie des populations, des communautés et des écosystèmes (Cowen et al. 2006).

Le présent travail porte sur la croissance et la dispersion de la phase larvaire d'une espèce de bivalve : l'huître perlière à lèvres noires (*Pinctada margaritifera*, Linné 1758) dans un lagon d'atoll de Polynésie française. Cette espèce est exploitée dans les lagons polynésiens depuis plus de deux siècles pour la production de nacre et de perles (Intès 1984). Initialement basée sur la collecte d'animaux adultes sauvages, toute cette activité repose actuellement sur le captage *in situ* du naissain sur des supports artificiels. Ce captage est réalisé de manière empirique et, comme la variabilité spatio-temporelle des rendements en naissain sur collecteurs est très élevée, de l'absence totale de fixation à plusieurs dizaines d'individus par collecteurs, la demande n'est pas toujours satisfaite localement. Dans ce contexte, la présente étude vise à contribuer à améliorer la connaissance écologique de *P. margaritifera* et à développer des outils permettant d'optimiser à terme les stratégies de captage pratiquées par les professionnels de la perliculture.

Caractéristiques des lagons d'atoll

En Polynésie française, l'archipel des Tuamotu-Gambier compte 78 atolls dont 27 accueillent une activité perlicole (Fig. 1).

L'atoll est communément décrit comme le stade ultime de 1 à 50 millions d'années d'évolution des volcans marins (Fig. 2). La construction des édifices récifaux est essentiellement due à l'activité des polypes hexacoralliaires (scleractiniaires hermatypiques) qui forment des colonies coralliennes et aux algues calcaires encroûtantes qui contribuent à lier les coraux et les autres organismes benthiques et donc à améliorer la résistance mécanique des récifs (Rougerie 1995).

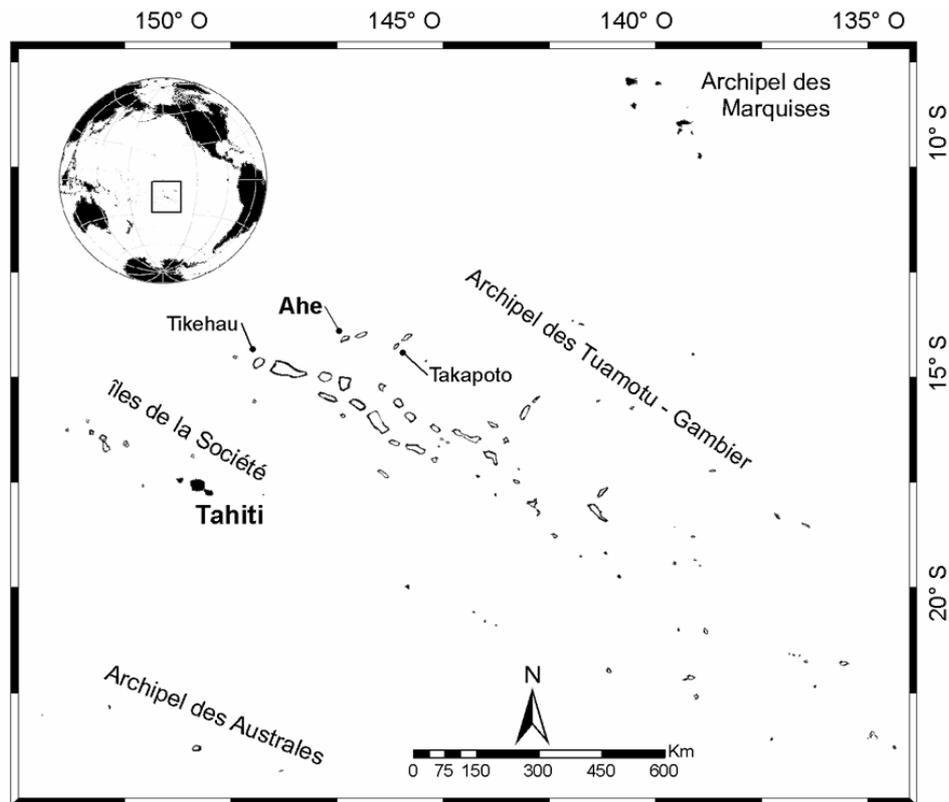


Fig. 1. Localisation et carte des archipels des îles de la Société, des Australes, des Tuamotu-Gambier, des îles Marquises. Identification des atolls de Tikehau, Ahe et Takapoto et de l'île de Tahiti.

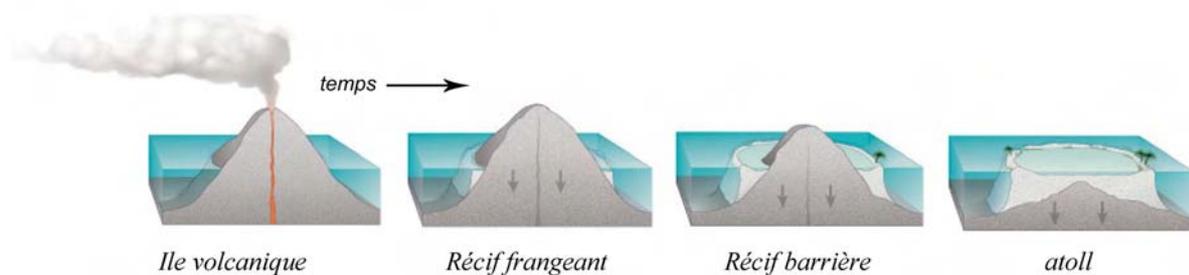


Fig. 2. Schéma décrivant la formation d'un atoll à partir du stade d'île volcanique (d'après : <http://pubs.usgs.gov/fs/2002/fs025-02/>).

Le récif d'un atoll est composé d'une pente externe océanique, d'une couronne récifale affleurante prolongée par un platier d'arrière-récif pouvant s'élever de 1 à 5 mètres et former ainsi une île basse ou *motu* (Fig. 3).

Dans un lagon d'atoll, les entrées d'eau océanique se font (1) sous l'action de la marée via la ou les passe(s) qui sont des zones de fracture relativement profondes dans le récif (> 5 m) et

(2) sous l'action combinée de la marée et de la houle par les chenaux ou *hoa* qui sont des zones de fracture de faible profondeur (< 50 cm). La circulation hydrodynamique à l'intérieur du lagon va principalement dépendre de sa morphologie (taille, orientation, bathymétrie) (Tartinville et al. 1997). Dans les atolls dit « peu profonds », inférieurs à 20 m en moyenne, les courants sont principalement liés à la marée alors que le vent est la principale variable forçante de l'hydrodynamisme des atolls dit « profonds », supérieurs à 20 m en moyenne (Atkinson et al. 1981).

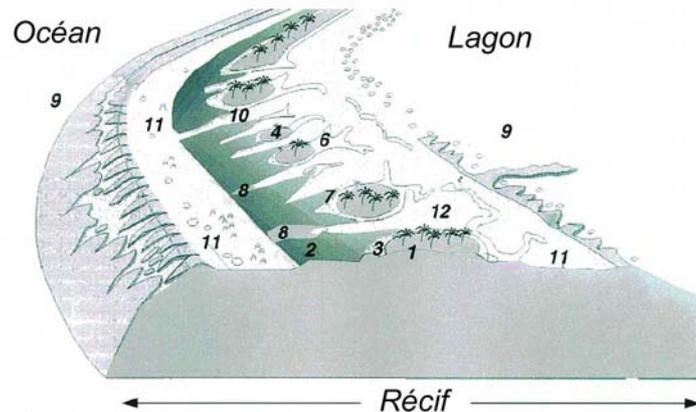


Fig. 3. Schéma de la morphologie du récif d'un atoll. 1 : végétation, 2 : conglomérat, 3 : débris coralliens, 4 : *motu*, 5 : platier intertidal, 6 : débris coralliens intertidaux, 7 : conglomérats intertidaux, 8 : chenal résiduel, 9 : eaux profondes, 10 : chenaux (*hoa*), 11 : platier, 12 : lagune fermée. D'après Battistini et al. (1975).

Dans les lagons d'atoll, le réseau trophique dépend de diverses ressources : la production primaire microphytique benthique et planctonique, les bactéries hétérotrophes (tributaires elles-mêmes de la matière organique détritique) et la matière organique dissoute (Blanchot et al. 1989). Les eaux lagonaires présentent des caractéristiques hydro-biologiques particulières avec notamment de fortes concentrations en phytoplancton et bactéries, respectivement supérieures à $0,3 \mu\text{g}_{\text{Chla}} \text{ l}^{-1}$ et à $1 \times 10^6 \text{ cell ml}^{-1}$ en moyenne, comparées à l'extrême oligotrophie de l'océan environnant (moins de $0,1 \mu\text{g}_{\text{Chla}} \text{ l}^{-1}$ et moins de $1 \times 10^6 \text{ cell ml}^{-1}$) (Gonzalez et al. 1998). Les communautés phytoplanctoniques sont dominées en abondance comme en production par le picoplancton : *Synechococcus spp.*, *Prochlorococcus spp.* et les picoeucaryotes (Charpy & Blanchot 1998). La richesse des lagons d'atoll est fortement liée à leur degré de communication avec l'océan, ainsi qu'à la géomorphologie du récif et par conséquent au temps de résidence de l'eau, défini comme le rapport entre le volume du lagon et le taux moyen d'entrée d'eau océanique (Delesalle & Sournia 1992, Andrefouet et al. 2001, Pagès & Andrefouet 2001, Pagès et al. 2001). Les atolls les plus riches en terme de biomasse

phytoplanctonique sont ceux qui ont le moins de communication avec l'océan (Delesalle & Sournia 1992).

Les eaux lagunaires sont généralement considérées comme relativement stables et homogènes (Torreton & Dufour 1996, Delesalle et al. 2001, Ferrier-Pagès & Furla 2001). Cependant, de nombreuses études indiquent l'existence de variations spatio-temporelles importantes à petite échelle (nycthémérale, journalière, verticale) des paramètres hydro-biologiques tels que la température, salinité, chlorophylle *a* ou abondance des communautés microbiennes (Sournia & Ricard 1976, Moriarty et al. 1985, Charpy-Roubaud et al. 1988, Charpy & Blanchot 1998, Gonzalez et al. 1998, Buestel & Pouvreau 2000). Or, ces variations à petite échelle sont susceptibles d'influencer de façon significative les équilibres de l'écosystème à plus long terme (Haury et al. 1978, Gonzalez et al. 1998). Par ailleurs, une telle hétérogénéité environnementale est susceptible de modifier significativement les capacités de développement et de survie larvaire des organismes benthopélagiques (Hofmann et al. 2004).

Le site d'étude

L'atoll d'Ahe a été choisi comme site-atelier pour la présente étude car il accueille une importante activité de perliculture et qu'il s'agit de l'un des plus importants producteurs de naissain de Polynésie française. D'autre part, Ahe fait partie des sites d'étude du programme de recherche du 9^{ème} Fond Européen de Développement (FED) dans le cadre duquel est élaboré un modèle de circulation hydrodynamique utilisé dans ce travail (cf. chapitre V).

Ahe est situé à 500 Km au nord-est de l'île de Tahiti, dans l'archipel des Tuamotu (Fig. 1). L'atoll présente une surface de 145 Km² et une profondeur moyenne de 50 m (Fig. 4). Ahe est défini comme un atoll semi-fermé. Une passe active est localisée au nord-ouest de sa couronne récifale et des *hoa* se situent principalement dans les secteurs sud et ouest (Fig. 4). Le temps de résidence moyen des eaux du lagon d'Ahe est de 34 jours, là où le temps de résidence moyen, mesuré pour une trentaine de lagons, est de 120 jours (Pagès & Andrefouet 2001).

11 % de la surface du lagon est occupée par des concessions d'élevage (Fig. 4). Le dernier recensement, en 2006, a permis d'évaluer à 16.9 millions le nombre d'huîtres perlières en élevage dans le lagon d'Ahe (Service de la Perliculture, com. Pers.). En parallèle, près de

1350 stations de collectages de 200 m sont réparties principalement dans la partie ouest du lagon (non cartographié).

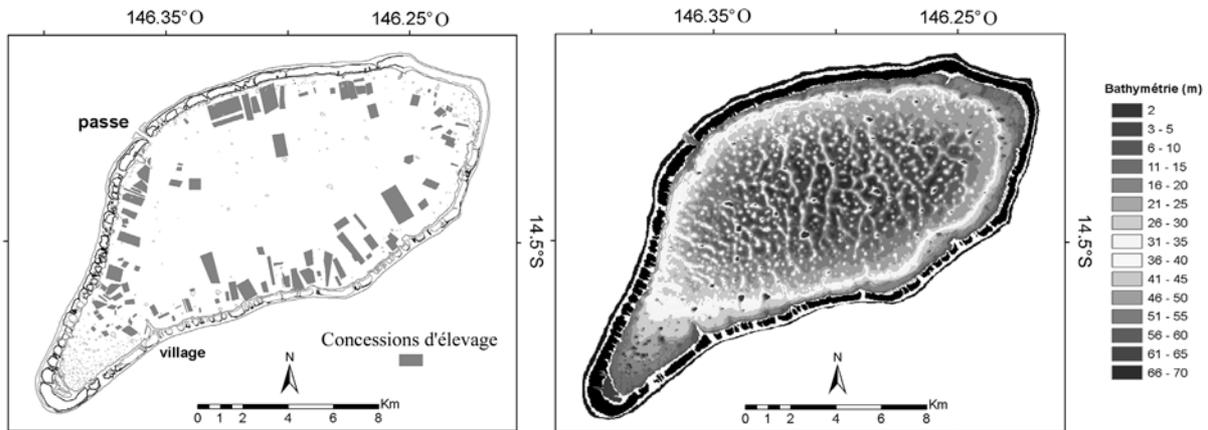


Fig. 4. Cartes de l'atoll d'Ahe. Gauche : identification des concessions d'élevage d'huître perlière. Droite : profil bathymétrique du lagon.

Le modèle biologique : *Pinctada margaritifera* var. *cumingii* (L. 1758)

L'espèce *Pinctada margaritifera* variété *cumingii*, communément connue sous le nom d'huître perlière à lèvres noires ou simplement « nacre », est un mollusque bivalve de la famille des *Pteriidae* (Fig. 5). *P. margaritifera* se répartit dans l'écosystème corallien de l'Indo-Pacifique, de la Mer Rouge à l'Amérique centrale. Elle est particulièrement abondante dans les archipels polynésiens des Tuamotu et des Gambier. L'huître perlière se fixe par son byssus sur le corail des pinacles ou les débris sur fond sableux (corail, coquille de mollusque...). Cette espèce se rencontre principalement dans les lagons entre 0 et 50 mètres de profondeur, la majorité des stocks naturels ayant été décrit au-delà de 30 m de profondeur (Zanini & Salvat 2000).

L'huître perlière est un organisme filtreur suspensivore. Le taux de rétention de l'adulte varie de 15% pour des particules de 1 μm (cyanobactérie, *Aphanacapsa* sp.) à 98% pour des particules de 5 μm (micro-algues : *Chaetoceros gracilis* et *Isocrysis* aff. *galbana*) (Pouvreau et al. 1999). Les taux de filtration des adultes de *P. margaritifera* ($22 \text{ L h}^{-1} \text{ g}^{-1}$) sont parmi les plus forts jamais décrits chez un bivalve (Pouvreau et al. 2000b). Cette forte capacité de filtration permettrait à la nacre de pourvoir à ses besoins trophiques dans un environnement lagunaire qui présente de faibles concentrations en matière organique particulaire ($\text{MOP} < 1 \text{ mg l}^{-1}$) (Sournia & Ricard 1976), et qui est dominé par les particules picoplanctoniques

(Charpy et al. 1992, Charpy & Blanchot 1996) qui ne sont pas efficacement retenues par les nacres adultes (Pouvreau et al. 1999).

Embranchement : Mollusques

Classe : bivalves

Ordre : *Pterioïda*

Sous-famille : *Pteriacea*

Famille : *Pteriidae*

Genre : *Pinctada*

Espèce : *margaritifera* (Linné, 1758)

Variété : *cumingii* (Jameson, 1901)



Fig. 5. Gauche : Classification taxonomique de l'espèce *P. margaritifera* var. *cumingii*. Droite : photo d'une huître perlière à lèvres noires adulte.

L'huître perlière à lèvres noires est hermaphrodite protandre. Elle est capable de changer plusieurs fois de sexe au cours de sa vie, notamment de passer de l'état de femelle à l'état de mâle en cas de stress (Thielley 1993). La maturité peut être atteinte en 1 an ou moins avec un développement notable de la gonade au cours de la seconde année (Tranter 1958, Thielley 1993, Pouvreau et al. 2000c). La gamétogenèse est rapide (environ 1 mois). Elle est observée toute l'année avec un asynchronisme important. L'été austral apparaît cependant comme une période privilégiée pour la maturation (Pouvreau et al. 2000c). Le cycle de maturation de la nacre semble lié aux conditions trophiques du milieu avec une possibilité de compenser les périodes de diminution de la nourriture par une régression des produits génitaux ou atrophie, sous l'action de nombreuses cellules macrophagiques (Thielley 1993). Cet opportunisme se caractérise aussi par une faible mise en réserve. A chaque période de ponte, la quantité de gamètes émise représente près de 10% du poids de chair total (Pouvreau et al. 2000c). Les femelles émettraient ainsi entre 40 et 50 millions d'ovules (50 μm) par ponte et dix à cent fois plus de spermatozoïdes (5 μm) seraient libérés par les mâles.

La fécondation de *P. margaritifera* est externe. Les œufs subissent une segmentation spirale donnant des larves trochophores puis véligères qui mènent une vie planctonique (Fig. 6). Le premier stade, larve-D, est atteint au bout de 24 h, la larve a alors développé une « pré-coquille » ou prodissoconche d'une taille moyenne de 80 μm (Doroudi & Southgate 2003). Un organe cilié spécifique au stade larvaire, le vélum, se développe et permet à la larve de nager et de se nourrir par filtration (Fig. 7).

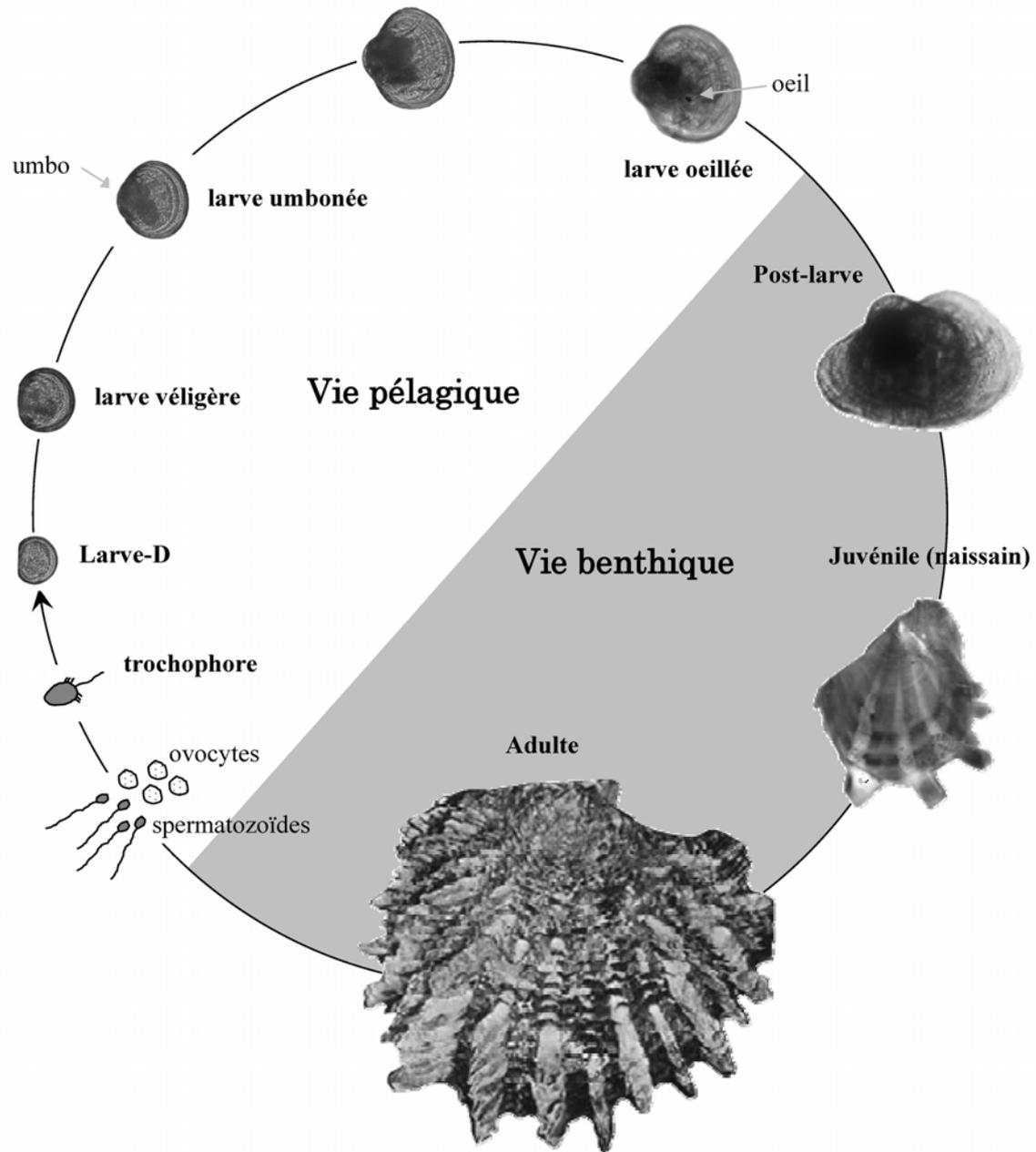


Fig. 6. Schéma du cycle de vie de l'huître perlière *P. margaritifera var. cumingii*.

Le comportement de nage des larves de bivalves est communément décrit sous la forme d'un déplacement vertical, hélicoïdal vers le haut, et linéaire vers le bas par sédimentation (Troost et al. 2008). Le déplacement horizontal est faible au regard des courants et il est généralement considéré comme résultant d'un processus passif soumis à l'hydrodynamisme (Mann et al. 1991, Deksheniaks et al. 1996, Wang & Xu 1997). Les vitesses de nage verticale sont comprises entre 0 et 2.5 mm s⁻¹ chez les larves de bivalves avec une variation significative selon le stade de développement et les conditions environnementales (température, salinité) (Mann et al. 1991, Deksheniaks et al. 1996, North et al. 2008).

Cependant, il n'existe à ce jour aucune information sur les capacités de déplacement vertical des larves de *P. margaritifera*.

Tableau 1. Vitesse de développement des larves de *P. margaritifera* élevées en circuit ouvert. Références : 1, Southage & Ito (1998), 2, Kakazu (1988), 3, Alagarswami et al. (1989), 4, Doroudi & Southgate (2003).

	Référence			
	1	2	3	4
Larve-D	20 h	20 h	24 h	24 h
umbonée	9 j	7-12 j	12 j	12 j
oeillée	16 j	20 j	16 j	22 j
Pédi-véligère	20 j	23 j	20 j	23 j

A la fin de leur croissance, les larves atteignent une taille moyenne de 230 μm et développent un organe sensoriel sous la forme d'une tache pigmentaire appelé « œil » qui marque l'entrée dans le stade pédi-véligère. A ce stade, la larve développe un pied qui permet la recherche d'un substrat pour la fixation. La durée du développement larvaire en milieu naturel est mal connue. En élevage, les larves atteignent le stade pédi-véligère, qui précède la fixation, en 3 semaines environ (Tableau 1). Après la métamorphose, le jeune naissain (250 μm) va se fixer au substrat par des filaments de byssus. La croissance est ensuite très rapide et des huîtres juvéniles de 10 à 12 cm sont obtenues en 2 ans. La longévité des nacres serait supérieure à 12 ans pour une longueur maximale théorique de 15 cm à plus de 18 cm selon les atolls (Sims 1994, Pouvreau & Prasil 2001).

Les larves de bivalves passent par trois phases distinctes dans leur mode de nutrition : une première phase de lécitotrophie, qui suit directement la fécondation et se caractérise par une utilisation des réserves vitellines pour soutenir le développement. Une phase de mixotrophie au cours de laquelle les larves vont épuiser leurs réserves et commencer à se nourrir. La consommation est dans ce cas relativement faible et progresse avec la croissance larvaire. Une fois les réserves entièrement épuisées, les larves passent en phase d'hétérotrophie ; la consommation augmente alors nettement. En élevage larvaire, les phases de lécitotrophie et mixotrophie semblent courtes chez *P. margaritifera* qui commence à se nourrir au bout de 24 heures, dès le stade larve-D (Southgate & Beer 1997).



Fig. 7. Photos d'une larve véligère de *P. margaritifera*, identification du velum.

Déterminisme du lien entre l'environnement et les larves

En milieu naturel, les larves de bivalves montrent des modes de distribution sous forme de patches, essaims, gradients, qui correspondent à la variabilité spatiale non aléatoire d'une population ou d'une communauté (Pinel-Alloul 1995, Avois-Jacquet 2002, Le Pennec et al. 2003). Ces modes de distribution sont engendrés et maintenus par des facteurs physiques tels que l'hydrodynamisme ou biologiques comme l'activité de nage, la prédation, la compétition (Fig. 8) (Haury et al. 1978, Garland et al. 2002, Masson et al. 2004, Badylak & Phillips 2008). Les modes de dispersion et les processus environnementaux qui les influencent sont dits « échelle-dépendants », ils sont susceptibles d'être modifiés en fonction de l'échelle spatio-temporelle considérée. Ainsi, selon l'hypothèse des forces motrices multiples (« multiple driving force hypothesis ») les processus abiotiques dominant à grande échelle alors que les processus biotiques dominant à petite échelle (Pinel-Alloul 1995). La compréhension des mécanismes déterminant la variabilité spatio-temporelle de la dispersion larvaire nécessite donc la prise en compte d'une large gamme d'échelles spatiales et temporelles, adaptées au niveau de variabilité imposé par l'écosystème et le modèle biologique étudiés (*i.e.* durée du stade larvaire, capacité de déplacement, limites physiques de l'écosystème) (Borcard et al. 2004).

Différentes approches méthodologiques peuvent être mises en œuvre pour l'étude de la dispersion larvaire, comme l'observation directe des cohortes dans le milieu, l'analyse de la distribution des larves et du naissain, l'étude de l'évolution d'espèces invasives, les simulations numériques basées sur du transport physique, l'étude de la distance génétique entre les populations et l'utilisation de marqueurs naturels ou artificiels (McQuaid & Phillips

2000, Palumbi 2003, Condie et al. 2006, Levin 2006). Le choix de la méthode dépend à la fois du modèle biologique et de l'écosystème considérés. Les méthodes d'observation directe sont plus adaptées pour des échelles de quelques centimètres à une centaine de mètres, l'étude des distributions larvaires est quant à elle adaptée pour des dispersions de l'ordre de 100 m à quelques dizaines de km, et les méthodes génétiques et par modélisation peuvent être étendus à plus de 100 km (Levin 2006).

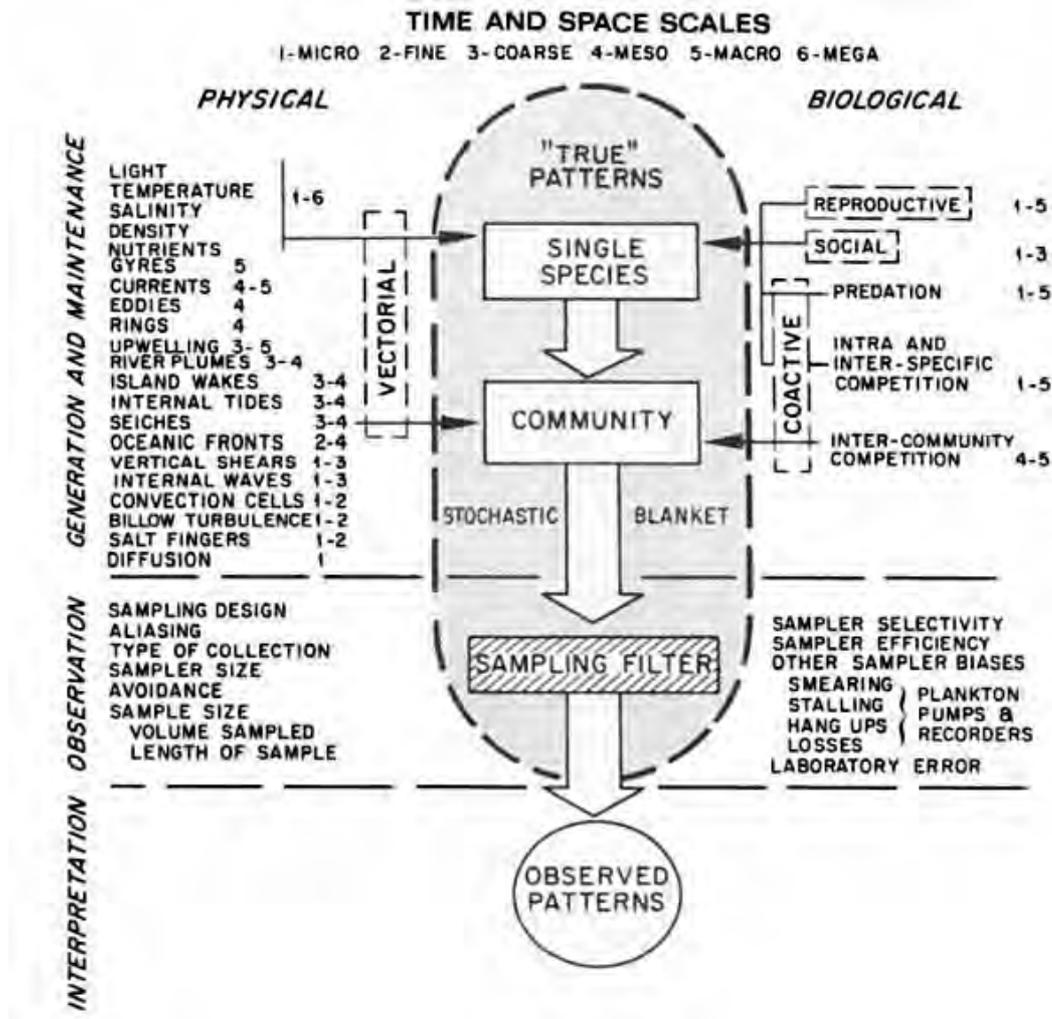


Fig. 8. Facteurs déterminant la genèse, le maintien et l'observation des patrons de répartition du plancton. D'après Haury et al. (1978).

Outre l'impact sur le déterminisme de la répartition des cohortes larvaires, l'hétérogénéité environnementale à laquelle les larves vont être soumises est susceptible d'avoir un impact sur leur capacité de croissance. En effet, en plus des paramètres génétiquement induits tels que la capacité de nutrition ou les processus métaboliques (Pace et al. 2006), la croissance et la survie des larves de bivalves dépendent d'interactions complexes entre leur physiologie, les conditions environnementales, la disponibilité en nourriture et la prédation (Eckman 1996,

Doroudi et al. 1999, Powell et al. 2002, Hofmann et al. 2004). Cependant, en milieu naturel, l'étude de la croissance larvaire est rendue difficile par le caractère dispersif des cohortes larvaires et par les difficultés d'identification spécifique des espèces (Scheltema 1986, Levin 1992, Garland & Zimmer 2002). De ce fait, de nombreuses études se sont orientées vers le développement de modèles de croissance bioénergétiques permettant d'évaluer les relations entre la variabilité de l'environnement (température, quantité et qualité de la nourriture) et la croissance d'un organisme (Dekshenieks et al. 1993, Powell et al. 2002, Hofmann et al. 2004). Différents types de modèles permettent de décrire ces relations : les modèles dits statiques (SEB) comme, par exemple, les modèles basés sur le concept du potentiel de croissance ou « scope for growth » (Bayne 1976), et les modèles dynamiques parmi lesquels peuvent être distingués les modèles de production nette (Lika & Nisbet 2000) et les modèles de budget d'énergie dynamique (DEB) (Kooijman 2000, van der Meer 2006). Ces derniers présentent l'avantage d'être des modèles non spécifiques, pouvant être transférés facilement d'une espèce à une autre.

Problématique de la perliculture

En Polynésie française, la perliculture joue un rôle économique et social majeur. Elle constitue le second secteur d'activité après le tourisme et permet de générer près de 5000 emplois dans les atolls. Initialement soutenue par l'activité de « plonge » consistant à récolter les adultes sauvages pour en extraire les perles et valoriser la nacre, cette activité a connu un essor important dans les années 1980 par le développement des techniques de greffe¹, permettant de produire des perles de culture et l'essor du collectage qui a permis l'approvisionnement des fermes en animaux sans pénaliser les stocks sauvages.

Dès lors, les techniques de collecte ont largement évolué, notamment par le développement de nouveaux supports. Initialement, les collecteurs étaient constitués d'un fagot de branches de *miki miki* (*Penzphis acidula*) ou de *uu* (*Suriana maritima*) (Intès 1984). Ils ont progressivement été remplacés par des matériaux artificiels. Aujourd'hui, la majorité des collecteurs sont des collecteurs du type « queue de chat » constitués d'ombrière en plastique de couleur noire enchevêtrée le long d'une corde d'une longueur d'environ 1 m (Fig. 9). Une

¹ Technique consistant à insérer, dans une huître dite « receveuse », un nucléus calibré dans une poche située à la base de la glande byssogène et d'y ajouter un « greffon », correspondant à un morceau du manteau d'une huître dite « donneuse », à l'origine de la formation de la couche nacrée.

ligne ou « station » de collectage fait 200 m et compte environ 600 collecteurs placés entre 3 et 5 m de profondeur. L'emplacement des stations est défini empiriquement, généralement en fonction de la morphologie du lagon et du régime des vents dominants. Les collecteurs sont immergés sur une période d'un an à un an et demi avant la récupération des animaux (détrouage).



Fig. 9. Collecteurs fixés sur une ligne de collectage immergée.

Depuis la fin des années 1980 l'ensemble de l'activité de perliculture repose sur la collecte naturelle du naissain sur ces supports artificiels, qui est pratiquée dans une quinzaine des 27 îles et atolls perlicoles. Or, les rendements sont très variables et les besoins ne sont pas toujours satisfaits localement. Cela a provoqué de nombreux transferts entre les îles (> 10 millions d'huîtres par an, Fig. 10) avec pour conséquence une diminution de la diversité génétique par le mélange des populations (Arnaud-Haond et al. 2003) et le transfert d'épibiontes envahissants comme l'anémone (*Aiptasia pallida*). D'autre part, bien que les cheptels de la Polynésie soient encore indemnes de maladie, ces transferts constituent un

risque potentiel d'export et de propagation d'agents pathogènes.

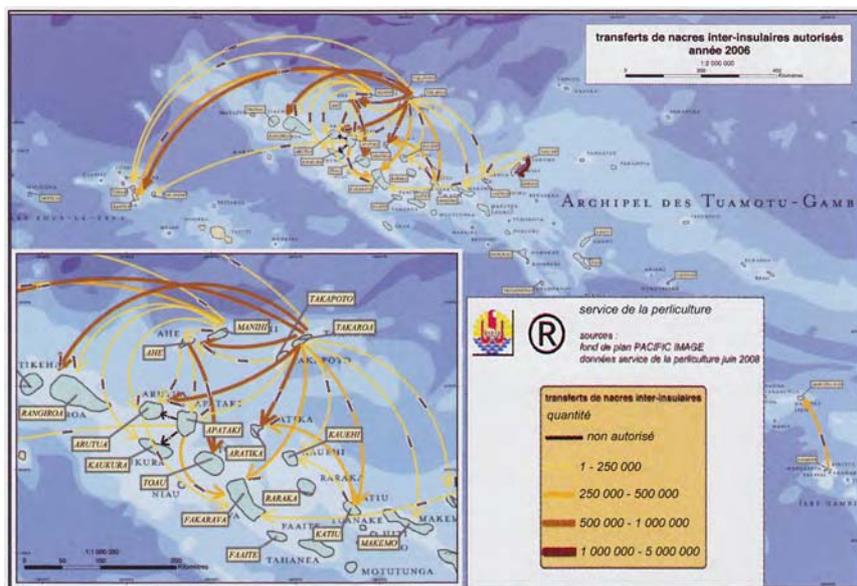


Fig. 10. Carte des transferts inter-insulaires d'huître perlière déclarés entre les îles perlicoles de Polynésie française en 2006 (Service de la Perliculture 2009).

Objectifs et plan de la thèse

Dans ce contexte, l'objectif de ce travail de thèse est d'apporter les premières connaissances sur l'écologie larvaire de l'huître perlière à lèvres noire. Il s'agit d'identifier les conséquences de l'hétérogénéité environnementale sur les capacités de croissance et de dispersion des larves dans un lagon d'atoll perlicole. A terme, le développement de modèles de croissance et de dispersion doit permettre d'offrir des outils visant à optimiser les stratégies de collecte. L'ensemble de ce travail s'intègre dans une problématique de pérennisation de la perliculture par l'optimisation des pratiques culturelles.

Ce manuscrit est organisé en cinq chapitres rédigés sous forme de publication (acceptée, soumise ou en préparation) précédée d'un résumé détaillé. Chaque chapitre aborde un objectif spécifique qui contribue à décrire le lien existant entre l'environnement, physique et biologique, et la croissance et dispersion des larves de l'huître perlière.

Chapitre I. L'hétérogénéité environnementale est susceptible de modifier de façon notable les capacités de croissance et de survie des larves de l'huître perlière. Le premier objectif de cette thèse est donc de mesurer l'état de la variabilité des paramètres environnementaux (température, salinité, abondance des communautés phytoplanctoniques et bactériennes) dans le lagon d'Ahe et d'identifier des scénarios susceptibles d'expliquer cette variabilité.

Chapitre II. Le second objectif de cette thèse est d'identifier et de décrire, avec une approche multiéchelle, l'hétérogénéité spatio-temporelle des abondances de larves de bivalves dans le lagon d'Ahe, d'en extraire des scénarios explicatifs sur la base de processus physiques ou biologiques et d'évaluer le lien entre les modes de distribution des larves de bivalves et le recrutement de l'huître perlière.

Chapitre III. Une limite méthodologique à notre travail sur les cohortes larvaires suivies *in situ* étant l'identification spécifique des larves de *P. margaritifera*, le troisième objectif de ce travail est de mettre au point une technique d'identification spécifique permettant de discriminer les larves de *P. margaritifera*.

Chapitre IV. Les modèles bioénergétiques de croissance constituent des outils d'intérêt pour l'étude de l'influence de la variabilité des paramètres environnementaux sur de

développement des organismes. Le quatrième objectif de ce travail est donc de mettre au point un modèle de croissance mécaniste répondant à la théorie du budget d'énergie dynamique (DEB) pour la phase larvaire de l'huître perlière permettant d'évaluer les conséquences des variations spatio-temporelles de l'environnement lagonaire sur ses capacités de croissance.

Chapitre V. Le dernier objectif de cette thèse est de développer et valider un modèle de transport permettant de simuler la dispersion larvaire en fonction des paramètres physiques (vent, marée) et biologiques (nage, cycle de développement) afin de mesurer le niveau de connectivité intra-lagonaire et les conséquences potentielles sur le recrutement de l'huître perlière.

Une dernière partie permettra de synthétiser les principaux résultats et d'évoquer les perspectives de recherche permises par nos résultats.



CHAPITRE I

**Variation spatiale et temporelle du pico- nano- phytoplancton et
du bacterioplancton dans un lagon d'atoll profond de Polynésie**

RESUMÉ DÉTAILLÉ

Les capacités de développement et de survie des larves de l'huître perlière vont dépendre des interactions entre leur physiologie, les conditions environnementales et la disponibilité en nourriture. Or, bien que les lagons d'atoll soient communément décrits comme des écosystèmes relativement stables et homogènes, il peut exister des variations significatives à différentes échelles spatiales et temporelles, susceptibles d'influencer les capacités de développement des larves. Un pré-requis à l'étude du développement larvaire réside donc dans l'analyse de la variabilité spatio-temporelle des paramètres hydro-biologiques (température, salinité, ressource trophique) dans l'écosystème considéré.

L'objectif de cette étude est d'identifier les échelles spatio-temporelles de variation du pico- nano- phytoplancton et du bactérioplancton dans le lagon de l'atoll d'Ahe et de développer des scénarios susceptibles d'expliquer cette variabilité. La stratégie d'échantillonnage couvre une large gamme d'échelles permettant de mesurer la variabilité (1) verticale, (2) quotidienne, (3) à l'échelle du lagon et (4) saisonnière. Les communautés microbiennes sont décrites par la mesure de la fluorescence *in vivo* (Chl *a in vivo*), par l'analyse de la chlorophylle-*a* extraite en fractions de taille (Chl *a* < 2 µm et Chl *a* > 2 µm), et par l'identification et le dénombrement des communautés pico- nano- phytoplanctoniques et bactériennes par cytométrie en flux. Les échantillonnages ont eu lieu au cours de quatre campagnes de prélèvement qui se sont déroulées en avril-mai 2007, juillet-août 2007, novembre 2007 et février-mars 2008.

La composition phytoplanctonique mesurée dans l'atoll d'Ahe correspond aux caractéristiques communément décrites dans les lagons polynésiens. 83% de la biomasse phytoplanctonique totale est composée de cellules picoplanctoniques avec, en terme d'abondance, la domination des communautés *Synechococcus spp.*, *Prochlorococcus spp.* et picoeucaryote. Les concentrations mesurées au cours des quatre campagnes sont cependant apparues nettement supérieures aux moyennes décrites pour les atolls polynésiens avec notamment 3,2 fois plus de picoeucaryotes, 1,7 fois plus de *Synechococcus* et 1,3 fois plus de *Prochlorococcus*. De ce point de vue, l'atoll d'Ahe présente des caractéristiques comparables aux atolls fermés. Les conditions hydro-climatiques rencontrées au cours des campagnes de prélèvement ont montré des températures de l'eau comprises entre 27.2 et 29.3 °C, une

salinité comprise entre 36.1 et 36.4 (PSU) et des vents de secteur est à sud-est entre 16.7 et 27.3 Km h⁻¹ en moyenne.

La variabilité des abondances, décrite par le calcul des coefficients de variation (CV) aux différentes échelles spatio-temporelles, est apparue élevée pour l'ensemble des communautés microbiennes, avec des CV dépassant 20% à toutes les échelles : nyctémérale, quotidienne, saisonnière, verticale et lagonaire. Un gradient vertical de Chl *a in vivo* a été mis en évidence, montrant de plus fortes concentrations vers le fond. Ce type de structuration verticale a été observé de manière transitoire au cours de cycles nyctéméraux et sur des périodes de plusieurs jours, notamment lors des périodes de faible vent. A l'échelle du lagon, deux secteurs, à l'ouest et à l'est, ont montré de plus fortes concentrations en Chl *a* > 2 µm, *Synechococcus* et picoeucaryotes et l'effet de dilution par l'entrée d'eau océanique est apparu relativement limité à une zone directement face à la passe. A l'échelle temporelle, les variations quotidiennes mesurées sur plusieurs semaines consécutives se sont avérées les plus fortes au regard des CV mesurés au cours des cycles jour/nuit et à l'échelle saisonnière. Ces variations sont apparues fortement liées à la structuration verticale des concentrations et aux successions d'épisodes de mélange de la colonne d'eau, indiquant un apport provenant des couches profondes. A l'échelle saisonnière, les plus fortes concentrations en *Synechococcus*, nanophytoplancton et bactéries ont été mesurées au cours des périodes chaudes, en avril-mai et février-mars. Les communautés de *Procholococcus* et picoeucaryote n'ont pas présenté de saisonnalité marquée mais une évolution inversée laissant penser à une influence océanique potentiellement croissante entre la première et la dernière campagne de mesure.

Au cours de cette étude, le vent est apparu comme le principal moteur de l'hétérogénéité environnementale, notamment en terme de structuration verticale de la biomasse phytoplanctonique. Par ailleurs, des conditions nutritives favorables dans les couches profondes couplées à une photoinhibition en surface seraient à l'origine des gradients de concentration observés sur les profils verticaux.

Spatial and temporal variability of the pico- nano- phytoplankton and bacterioplankton in a deep Polynesian atoll lagoon

Y. Thomas^{1,2}, P. Garen², C. Courties^{3a,b}, L. Charpy⁴

Aquatic Microbial Ecology (accepted)

¹ Ifremer, UMR 100, Presqu'île du Vivier, 29840 Argenton, France

² Ifremer, COP, BP 7004, 98719 Taravao, Tahiti, French Polynesia

^{3a} UPMC Univ. Paris 06, FRE 3247, MBCE, Observatoire Océanologique, 66651, Banyuls/mer, France

^{3b} CNRS, FRE 3247, MBCE, Observatoire Océanologique, 66651, Banyuls/mer, France

⁴ IRD, UR 167, COM, traverse de la Batterie des Lions, 13007 Marseille, France

ABSTRACT: Spatial and temporal scales of variability in phyto- and bacterioplankton abundance were investigated in a deep atoll lagoon (Ahe, French Polynesia). Ahe lagoon showed a classical phytoplankton composition, but with higher picophytoplankton (*Prochlorococcus*, *Synechococcus* and picoeukaryote) concentrations than the mean for Polynesian atoll lagoons. Phyto- and bacterioplankton descriptors were highly variable, with the mean coefficient of variation up to 20 % on every scale: day/night, day-to-day, vertical, lagoonal and seasonal. Phytoplankton biomass, estimated by *in vivo* fluorescence, was higher in the deep layer than in the upper layer. This pattern was detected at a day/night scale, showing transitory vertical gradients, and through long-term events recorded during day-to-day measurements, especially during low wind conditions. The main factors potentially driving this vertical structure of the phytoplankton appeared to be photoinhibition in upper layers and a bottom effect providing more favourable nutrient conditions in deeper layers. Day-to-day fluctuation was the major source of temporal variation and appeared highly driven by vertical patterns and mixing events showing phytoplankton supply from deep layers. At the lagoon scale, the picophytoplankton exhibited a patchy structure closely linked to the geomorphology of the rim, the lagoon depth and the vicinity of the pass. Stations close to the pass were thus characterized by consistently lower *Synechococcus* and picoeukaryote concentrations. Lastly, warm periods showed higher *Synechococcus*, Nanophytoplankton and bacteria concentrations. *Prochlorococcus* and picoeukaryotes showed no seasonal trend, but had an annual variability that could be related to variations in exchanges between the lagoon and the ocean.

KEY WORDS: Flow cytometry · Picophytoplankton · Nanophytoplankton · Bacterioplankton · Vertical distribution · Day-to-day dynamics · Large-scale heterogeneity · Deep atoll lagoon · French Polynesia

INTRODUCTION

Atoll lagoons are systems that show distinct characteristics compared with the surrounding oceanic waters, with higher abundances of autotrophic pico- and nanoplankton and elevated bacterial biomass and activity (Le Borgne et al. 1989, Torreton & Dufour 1996, Charpy et al. 1997, Charpy & Blanchot 1998, Gonzalez et al. 1998). Lagoon waters are usually described as very stable and homogeneous ecosystems (Torreton & Dufour 1996, Delesalle et al. 2001, Ferrier-Pagès & Furla 2001). Their biological functioning is mostly driven by hydrodynamics, particularly water residence time (Delesalle & Sournia 1992, Charpy et al. 1997, Torreton et al. 2007), which is itself closely linked to atoll geomorphology and water exchanges with the open ocean, via the reef rims (Sournia & Ricard 1976, Charpy & Blanchot 1998, Andrefouet et al. 2001).

Microbes play major roles in pelagic food webs and biogeochemical cycles (Pomeroy 1974, Cho & Azam 1990). They respond quickly to temporal and spatial variations in their environment; the scale and source of such variability are likely to play a significant role in the long-term equilibrium of an ecosystem (Haury et al. 1978, Gonzalez et al. 1998). Therefore, in spite of the environmental homogeneity commonly assumed in atoll lagoon waters, numerous studies highlight transitory variations of hydro-biological parameters at small scales, such as day-to-day, diel or vertical distributions of temperature, salinity, chlorophyll *a* or microbial community abundance (Sournia & Ricard 1976, Moriarty et al. 1985, Charpy-Roubaud et al. 1988, Charpy & Blanchot 1998, Gonzalez et al. 1998, Buestel & Pouvreau 2000). However, most of these studies were done in shallow lagoons, which were usually considered as well mixed and thus homogeneous (Torreton & Dufour 1996, Gonzalez et al. 1998, Charpy & Blanchot 1999). Our present knowledge concerning deep atoll lagoons is scarce. In this study, we hypothesize that hydrodynamics, partially dependent on deep atoll morphology, drive biological functioning, making this kind of specific ecosystem a suitable habitat for microbial communities (Atkinson et al. 1981).

The main objectives of this study were thus to identify the spatio-temporal scales of variation of autotrophic phytoplankton and bacteria in a deep atoll lagoon (Ahe, French Polynesia), and to develop conceivable scenarios to understand this variability. Our study

focused on phytoplanktonic and bacterial compartments, from integrative descriptors, such as *in vivo* phytoplanktonic concentration and size-fractionated extracted chlorophyll *a*, to pico-, nano- and bacterioplankton identification and quantification by flow cytometry. We developed a sampling strategy that allowed us to cover a wide range of scales so as to measure their (1) vertical profiles, (2) day-to-day temporal variability, (3) lagoon scale patterns and (4) seasonal variability.

MATERIAL AND METHODS

Sampling site. Ahe atoll is located in the northwestern part of the French Polynesian Tuamotu Archipelago at 500 km northeast of Tahiti island (Fig. 11). Ahe lagoon measures 145 km² with a mean depth close to 50 m. Ahe is defined as a semi-enclosed atoll. One active pass is located in the west part of the lagoon and several reef-flat spillways (less than 50 cm depth) are distributed along the reef rim, mainly in the south and west parts of the lagoon. The average water residence time (ratio of lagoon volume to average water input rate) is estimated as 34 days (Pagès et al. 2001).

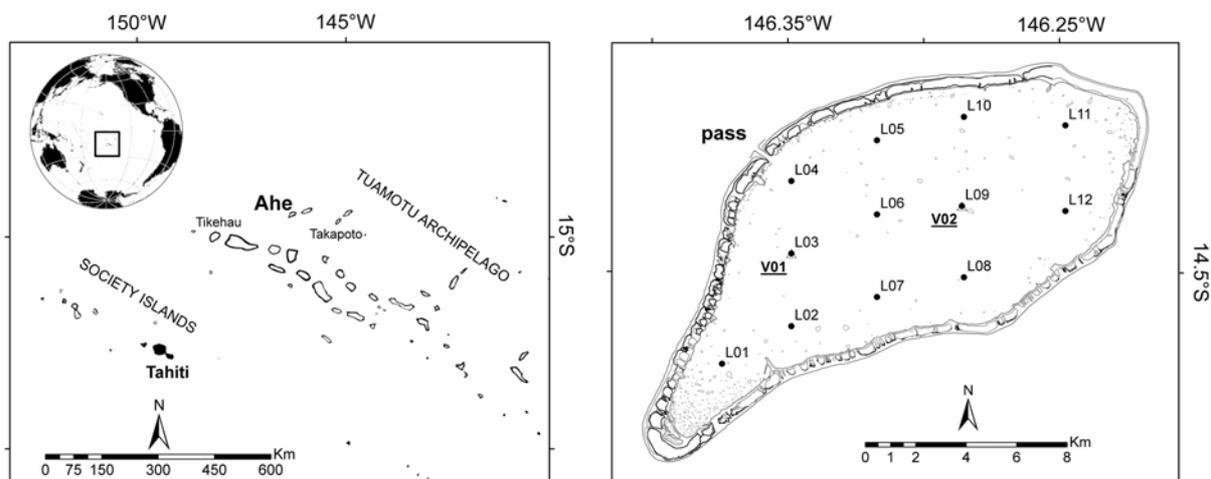


Fig. 11. Localization and morphology of the Ahe lagoon. Positions of the sampling stations in the lagoon.

Environmental parameters. Meteorological data were obtained from the Takaroa atoll meteorological station, located at 120 km east of Ahe (145°3'4''W, 14°28'57''S), providing wind direction and velocity and rainfall. For the 24-hour cycles (see below), wind direction and velocity were recorded in the field with a mobile anemometer. Since no tide records were made, tide cycles were simulated by decomposition of tide harmonics obtained from another

study performed into the Ahe lagoon (pers. comm. Le Gendre), giving tide amplitude (m) in the lagoon with a 15 min time step.

Vertical profiles of salinity (practical salinity scale), temperature (°C), chlorophyll-*a* *in vivo* ($\mu\text{g l}^{-1}$) and PAR (Photosynthetically Active Radiation, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) were carried out with a multi-parameter probe (SBE S19Plus, Sea-Bird Electronics, Inc., USA). So as to extract the contribution of pico- and nanophytoplankton to Chl *a* concentration, size-fractionated chlorophyll *a* (Chl *a*) biomass of $< 2 \mu\text{m}$ and $> 2 \mu\text{m}$ particles were measured. Total Chl *a* concentration was assessed using Whatman GF/F (equivalent to $0.7 \mu\text{m}$ pore size) filters and Chl *a* $> 2 \mu\text{m}$ using Millipore ($2 \mu\text{m}$ pore size) filters. The Chl *a* $< 2 \mu\text{m}$ concentration was calculated by difference between total Chl *a* and Chl *a* $> 2 \mu\text{m}$. Sea water samples of 0.3 l were filtered and the filters rinsed with deionized water and stored at $-20 \text{ }^\circ\text{C}$. Chlorophyll collected on the filters was extracted in 96 % ethanol as recommended by Wasmund et al. (2006). Extracts were processed by fluorimetry (Turner 10-AU-005-CE, Turner designs) according to Yentsch (1963).

Flow cytometry (FCM) analysis. Samples of 1.5 ml were preserved with 2 % formol (final concentration) and stored at $-80 \text{ }^\circ\text{C}$ after freezing in liquid nitrogen, allowing delayed FCM analysis (Troussellier et al. 1995). After thawing at room temperature, samples were analysed using a FACScan flow cytometer (BD-Biosciences, San Jose, CA, USA) equipped with an air-cooled argon laser (488 nm, 15 mW). Phytoplanktonic cells were discriminated and enumerated according to their right-angle light scatter properties (roughly related to cell size) and the orange (560-620 nm) and red ($> 670 \text{ nm}$) fluorescence from their phycoerythrin and chlorophyll pigments, respectively. SybrGreen I (Molecular Probes) was used to stain bacterial populations, which were discriminated and enumerated from their nucleic acid contents according to their right-angle light scatter and green fluorescence (Marie et al. 2000). Data acquisition was performed using CellQuest software (BD-Biosciences). Fluorescent $1.002 \mu\text{m}$ beads (Polysciences Inc., Europe) were systematically added to each sample to normalize cell fluorescence and light scatter emissions, thus allowing the comparison of results. In order to estimate cell concentrations, the exact volume of water analysed was determined by measuring the sample volume before and after analysis.

Sampling design. For Chl *a* extraction and flow cytometry analysis, water was sampled by pumping at a flow rate of $5 \text{ m}^3 \text{ h}^{-1}$. A pipe of 32 mm diameter was connected to the pump and immersed to the required depth.

Table 2. Summary of the sampling strategy (MPP: multi-parameter probe vertical profile, FCM: flow cytometry, Chl *a*: size fractionated Chl *a* extraction).

Date	Study type	Stations	Period	Sampling frequency			Depth (m)
				MPP	FCM	Chl <i>a</i>	
April-May 07	Day/night	V01, V02	24 h	4 h	4 h	4 h	5, 15, 25, 35, 45
	Day-to-day	L01 - L12	29 d	1 d	4 d	2 d	5*
July-Aug 07	Day/night	V01, V02	24 h	4 h	4 h	4 h	5, 15, 25, 35, 45
	Day-to-day	L01 - L12	15 d	1 d	4 d	2 d	5*
Nov 07	Day/night	-	-	-	-	-	-
	Day-to-day	L01 - L12	20 d	1 d	4 d	2 d	5*
Feb-March 08	Day/night	V01, V02	24 h	4 h	4 h	4 h	5, 15, 25, 35, 45
	Day-to-day	L01 - L12	29 d	1 d	4 d	2 d	5*

* Vertical profiles from the surface to the bottom were done each time with the MPP

Vertical profiles were studied during day/night cycles. Two deep stations V01 and V02 (50 m deep) (Fig. 11) were sampled at a frequency of 4 hours over 24-h cycles. A multi-parameter probe vertical profile was performed every 4 h, and water samples were taken at 5, 15, 25, 35 and 45 m depth for Chl *a* extraction and flow cytometry analysis. The two stations were sampled successively at an interval of 24 h and three surveys with these nycthemeral cycles were carried out in April 2007, July 2007 and February 2008.

In parallel, day-to-day vertical profiles were performed with the multi-parameter probe on twelve 'lagoon' stations (L01 to L12) distributed across the lagoon (Fig. 11). Vertical profiles were performed in the morning at each station from L12 to L01. Four surveys with day-to-day profiles recording were carried out, in April-May 2007, July-August 2007, November 2007 and February-March 2008. For technical reasons, day-to-day samplings were of different durations: 29, 15, 20 and 29 days during these periods, respectively, and no 24-h cycles were studied in November (Tableau 2).

Day-to-day temporal variability was studied through daily sampling averaged over the twelve 'lagoon' stations. In addition to the day-to-day multi-parameter probe profiles, one water sample was made at 5 m depth at the 12 stations every two days for size fractionated Chl *a* analysis, and another every four days for flow cytometry analysis. A summary of the sampling strategy is given in the Tableau 2.

Data analysis and statistics. For vertical profile analysis, results of the multiparameter probe profiles were averaged for each 10 m layer (*i.e.* 0-10, 10-20, 20-30, 30-40, 40-50 m). The mean light profiles were calculated by dividing the irradiance at each metre of depth by the irradiance measured at 1 m depth. Lagoon scale patterns were extracted from ‘lagoon’ station surveys by comparing the averaged day-to-day results for each station. Finally, seasonal variability was extracted from the comparison of the averages of day-to-day sampling performed during the four surveys: April-May, July-August, November and Feb-March.

The coefficient of variation (CV) was calculated for each parameter so as to quantify the degree of variability at different scales. CV-value is defined as $CV = S.D./MV$, where S.D. is the standard deviation and MV the mean value. To represent and test spatial heterogeneity, mean data were standardized by the standard score z calculation: $z = (V - MV)/S.D.$, where V is the data value. After arcsinus transformation of CVs, ANOVA was used to test (1) differences in CVs between scales, (2) the lagoonal heterogeneity of z values and (3) the seasonal effect on mean values. A post hoc Tukey’s pairwise multiple comparison test was performed when significant differences were detected. Pearson coefficients were finally calculated in order to test the relation between environmental factors (*i.e.* wind velocity, tide amplitude and light intensity) and plankton abundance data from 24-h cycles.

RESULTS

Flow cytometry identifications

Five phytoplankton populations were identified according to their normalized light scatter (SSC/1 μ m) and red fluorescence (FLR/1 μ m) properties. Two populations belonged to the picophytoplankton prokaryotes: *Prochlorococcus* (Prochl) and *Synechococcus*, and one to the picoeukaryote population (Peuk). Large eukaryotes were represented by two cell types (N1 & N2) characterized by increasing SSC and FLR properties. The averaged ratio between N2 and N1 normalized SSC was 3.7. Due to their low concentration, these two cell types were pooled for the abundance results and are considered as a single nanophytoplankton population (Nan) for the rest of this paper.

For heterotrophic bacteria, two main populations were enumerated: those with higher apparent nucleic acid content (HNA) and those showing a low apparent nucleic acid content (LNA).

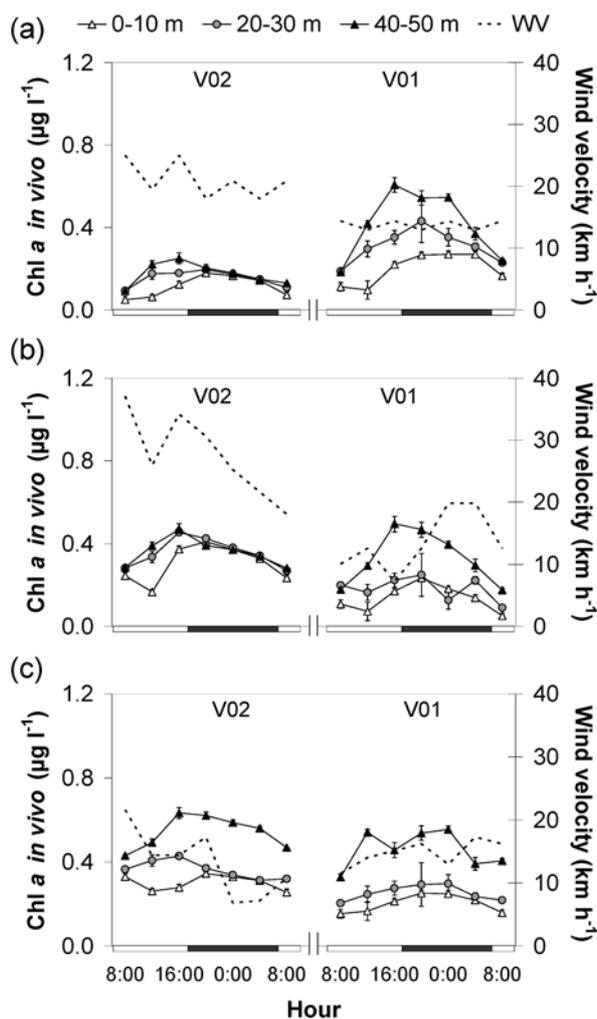


Fig. 12. Day/night variation of the Chl *a in vivo* averaged on 3 depth layers: 0-10, 20-30 and 40-50 m and wind velocity (right axis), measured in (a) April 2007, (b) July 2007 and (c) February 2008 at the two stations V01 and V02, the black sectors on the X-axis represent night.

Vertical profiles

Day/night cycles. Wind velocity (Wv) was measured during 3 day/night cycles: April 2007, July-August 2007 and February 2008, at the V01 and V02 stations (Fig. 12a, b, c, right axis). During the first two surveys (Fig. 12a, b), wind velocity was significantly higher at station V02 compared with station V01 ($p < 0.0001$). In February, low wind velocities were recorded (Fig. 12c), with no significant difference ($p > 0.05$) between these stations.

In vivo Chl *a* concentrations measured during the 3 day/night cycles (Fig. 12a, b, c) and averaged on three layers: 0-10, 20-30 and 40-50 m showed an increase from 08:00 to 16:00 h, with a mean ratio of 1.8, and were followed by a decrease during night. Increases from 08:00 to 16:00 were significantly lower in the first two layers, from 0 to 30 m depth (ANOVA on slope; Tukey test; $p < 0.05$) and a midday decrease of the *in vivo* fluorescence was shown in

the first 10 m on the V02 station during the two last surveys (Fig. 12b, c). These diurnal cycles showed an increasing Chl *a* concentration toward the bottom. The mean ratio calculated between upper 10 m and deeper 10 m layers was 2, reaching 4.3 at 12:00 h during the first cycle at V01 (Fig. 12a). In April and July, *in vivo* Chl *a* vertical gradient was smoother at V02 and total mixing occurred after 16:00 h (Fig. 12a, b). During February day/night cycles, Chl *a* vertical gradient at the two stations was similar and was maintained through the sampling cycle (Fig. 12c).

FCM abundances measured during the first two 24-h cycles at 5, 25 and 45 m, for the selected phytoplankton classes (Prochl, Syn, Peuk and Nan) and HNA and LNA bacteria, are given in Fig. 13. Increase in abundance of Peuk, Prochl and Syn communities occurred mainly during the day, after 12:00. Syn and Prochl showed a vertical gradient at station V01, with higher abundances in the bottom layer. As for *in vivo* Chl *a* during the same surveys, microbial community abundances exhibited lower vertical variation at station V02 than at station V01. Nan showed no temporal or vertical patterns. HNA and LNA bacterial abundances were highly variable, with no clear vertical patterns, and only showed an increase during the cycle at station V01, followed by a strong decrease until 20:00 h.

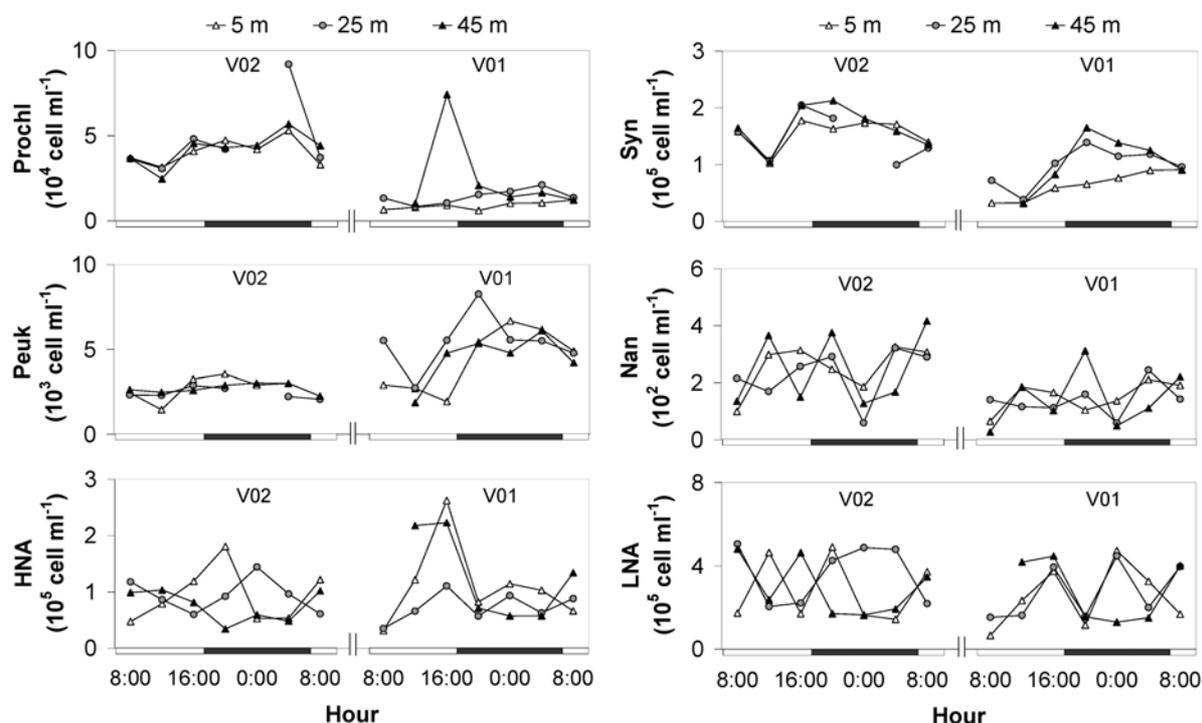


Fig. 13. Day/night variations in the *Prochlorococcus* (Prochl), *Synechococcus* (Syn), picoeukaryote (Peuk), nanophytoplankton (Nan), bacteria HNA and LNA abundances at 3 depths: 5, 25 and 45 m measured in February 2008 on the two stations V01 and V02, the black sectors on the X-axis represent night. Prochl, Syn, Peuk data were lacking at station V02 at 00:00 h.

Table 3. Pearson correlation among environmental parameters; WV: Wind Velocity, TA: Tide Amplitude and PAR: mean photosynthetically active radiation (giving the day/night signal) and the pico- nano- phytoplankton, bacterioplankton and *in vivo* Chl *a* concentrations according to day/night cycles and vertical profiles (data in *italics* correspond to $p < 0.05$).

Variables	Label	WV (km h ⁻¹)	TA (m)	PAR (μmol m ⁻² s ⁻¹)
Day/night variation*	Chl <i>a in vivo</i>	0.04	0.11	-0.49
	Nanophytoplankton	0.04	-0.21	0.22
	Picoeukaryotes	-0.03	0.19	-0.54
	<i>Prochlorococcus</i>	0.00	0.03	-0.49
	<i>Synechococcus</i>	0.11	0.23	-0.53
	HNA	0.09	0.01	0.32
	LNA	0.11	-0.09	0.16
Vertical profile**	Chl <i>a in vivo</i>	-0.50	-0.02	0.35
	Nanophytoplankton	-0.11	-0.11	0.01
	Picoeukaryotes	-0.46	0.00	0.04
	<i>Prochlorococcus</i>	-0.40	-0.06	-0.14
	<i>Synechococcus</i>	-0.42	-0.07	0.00
	HNA	-0.23	-0.10	0.21
	LNA	-0.21	-0.10	0.15

* Standard score z of the concentration averaged on the water column (6 cycles x 7 hours: $n = 42$)

** Vertical CV of the concentrations calculated at 5 depths per hour (6 cycles x 7 hours: $n = 42$)

As illustrated by the negative correlation between coefficients of variation calculated on vertical profiles in Chl *a*, Peuk, Prochl, and Syn concentrations and wind velocity (Tableau 3), differences measured on the vertical profiles and observed on the day/night scale was maintained during low wind periods.

Day-to-day vertical profiles. Averaging all light profiles, the percentages of the 1 m depth light energy reaching 10, 20, 30, 40 and 50 m were 54 %, 20 %, 16 %, 8 % and 4 %, respectively (data not shown). For the wind velocity during the four surveys (Fig. 14a) made in April-May, August, November and February-March, variations recorded on the day-to-day scale gave mean coefficients of variation (CV) of 30, 33, 42 and 23 %, respectively. Water temperature difference on the vertical profiles occurred during low wind periods, reaching 0.52 °C between 5 and 45 m in February (Fig. 14b). Salinity difference on vertical profiles was low (< 0.1) and mostly recorded during the first survey (Fig. 14c). Variations were mainly recorded in the upper 10-m layer and linked to rainfall events (Pearson correlation: -0.21, $p < 0.05$). Chl *a* concentrations exhibited vertical gradient in every season with highest concentrations toward the bottom (Fig. 14d) and with a mean CV calculated between the different layers of 38 %. An important event occurred in May, between day 10 and day 20,

showing maximal *in vivo* Chl *a* concentration records over 30 m depth. Concentrations increased from surface to bottom with an overall mean difference factor of 2.7, reaching a maximum of 5.9 in February. Mixing events, characterized by an increase in surface Chl *a* concentration and a decrease at the bottom, e.g. after day 20 during the third and fourth surveys, indicated a supply from the deep layers. Chl *a* vertical gradients were related to the wind speed: Chl *a* concentration variability on vertical profiles calculated from day-to-day measurements showed a significant negative relation with the wind velocity (linear regression: $CV_{\text{Chl } a \text{ in vivo}} = -1.48 W_v + 68$, $R^2 = 0.15$, $p < 0.05$ $n = 1079$).

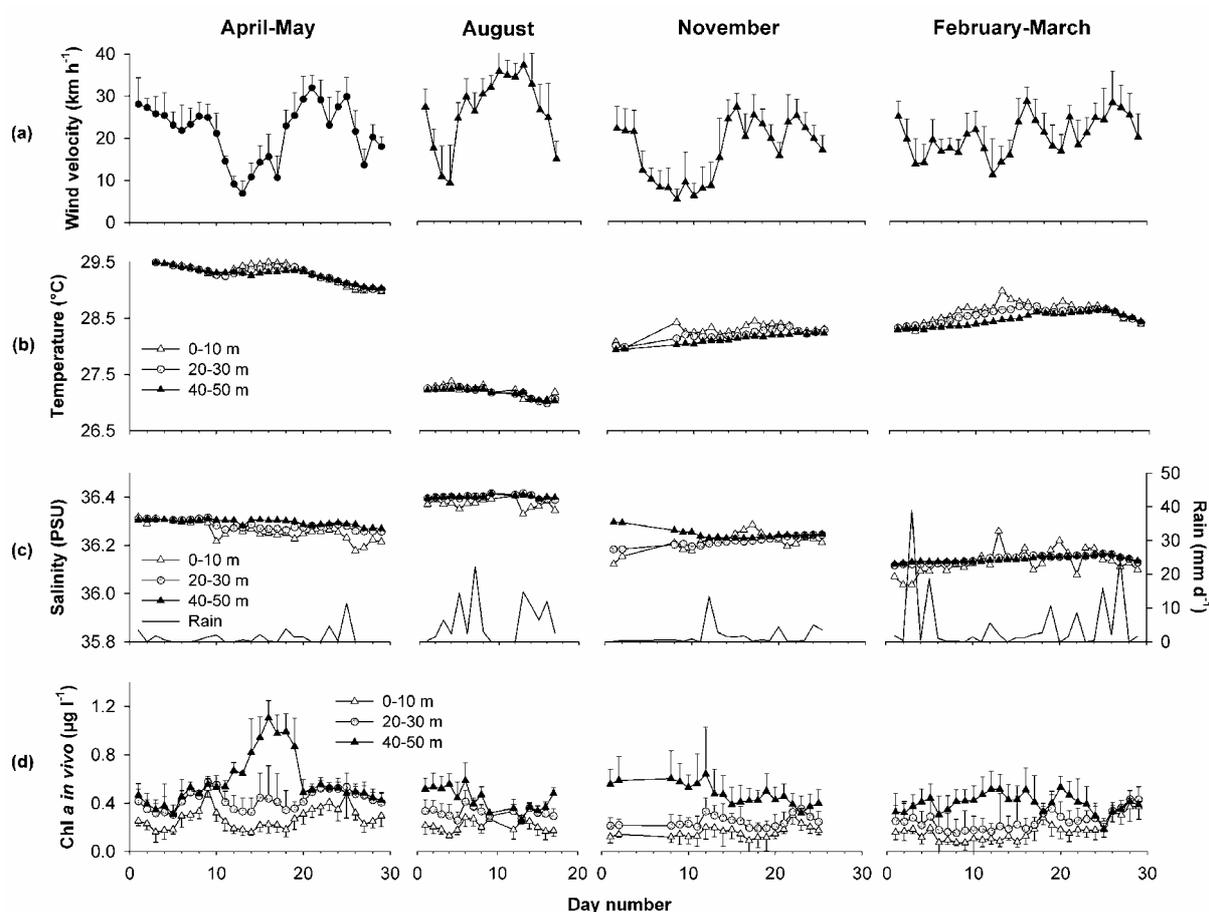


Fig. 14. Day-to-day variation during the four surveys, in April-May 2007, August 2007, November 2007 and February-March 2008, of (a) wind velocity, (b) water temperature, (c) salinity and (d) chlorophyll *a* *in vivo* averaged on 3 depth layers: 0-10, 20-30 and 40-50 m. Data are means between measurements at the 12 lagoon stations measurements, bars show standard deviations.

Day-to-day temporal variability

Whole microbial communities abundance showed high day-to-day variations in mean intra-survey CV of over 20 % (Tableau 5). Nanophytoplankton (*i.e.* Chl *a* > 2 μm and Nan) and HNA bacteria showed the highest CVs with 47 %, 46 % and 42 %, respectively. Peuk showed the lowest day-to-day variation, with a mean CV of 27 %.

Phytoplankton concentrations ranged from 0 to 2 $\mu\text{g l}^{-1}$ Chl *a* measured *in vivo* with marked differences according to depth: the mean intra-survey day-to-day CVs calculated on the whole water column and by 10-m depth layers were 25 and 32 %, respectively (Tableau 5). Larger variations were recorded over 30 m depth, mainly during the April-May survey (see Fig. 14d).

Fractionated Chl *a* measured at 5 m depth (Fig. 15a) ranged from 0.01 to 0.52 $\mu\text{g l}^{-1}$ Chl *a* < 2 μm (left axis) and 0 to 0.24 $\mu\text{g l}^{-1}$ Chl *a* > 2 μm (right axis). The two fraction variations were different during the April-May survey: the first increase, observed at 5 m depth before D10, was mostly made up of picophytoplankton; the second, after D15, was then made up of both pico- and nanophytoplankton.

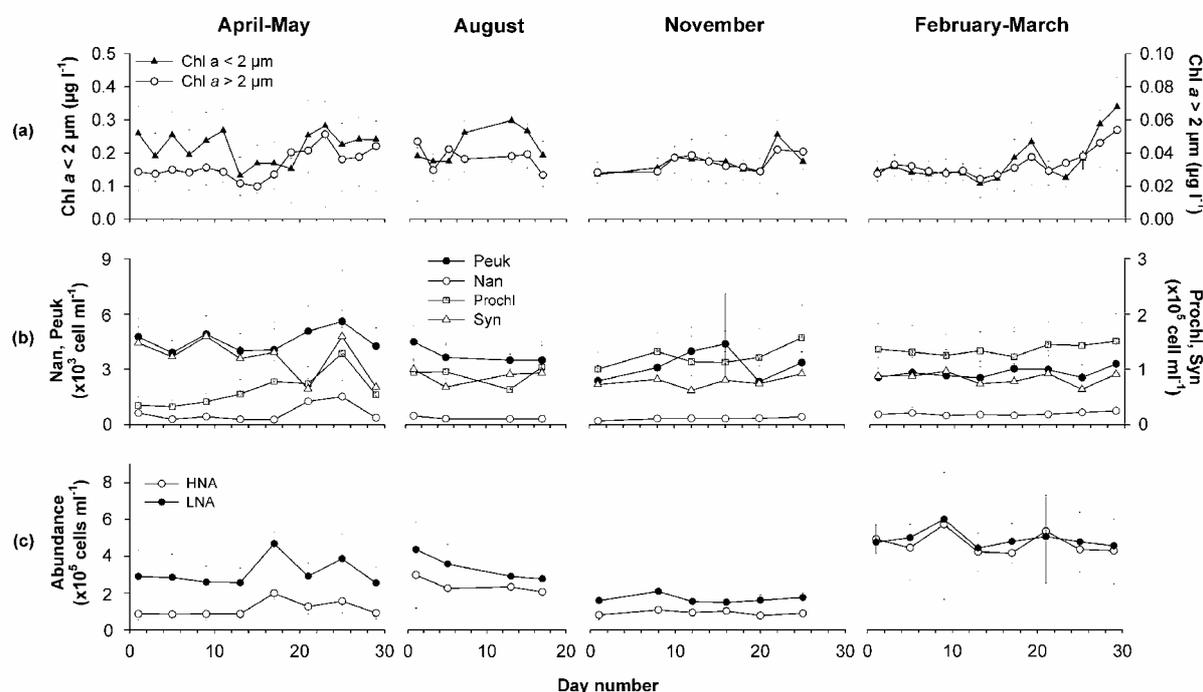


Fig. 15. Day-to-day variation during the four surveys, in April-May 2007, August 2007, November 2007 and February-March 2008, of (a) Chl *a* > 2 μm (left scale) and < 2 μm (right scale) concentrations, (b) nanophytoplankton (Nan) & picoeukaryote (Peuk) (left scale) and *Prochlorococcus* (Prochl) & *Synechococcus* (Syn) (right scale) abundances and (c) bacteria HNA & LNA abundance measured at 5 m depth. Data are means between the 12 lagoon stations measurements, bars show standard deviations.

Nan ranged from 0.1 to $2.9 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$ (Fig. 15b, left axis) and contributed mostly to the second abundance increase observed in April-May, after D15. Peuk varied between 0.8 and $13.5 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$ and seemed to contribute to all the abundance increases observed during the four surveys (Fig. 15b, left axis). Picophytoplankton prokaryotes Prochl and Syn ranged from 12 to $251 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$ and from 22 to $276 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$, respectively and varied mainly during the first survey in April-May, with an increasing contribution of the Prochl community to the second abundance increase, after D15 (Fig. 15b, right axis). Bacteria HNA and LNA ranged from 0.3 to $20.3 \times 10^5 \text{ ml}^{-1}$ and from 1.2 to $14.3 \times 10^5 \text{ ml}^{-1}$, respectively. The two communities showed the same day-to-day trend (Pearson correlation: 0.82 , $p < 0.0001$) with a noticeable abundance increase after D15 during the April-May survey (Fig. 15c).

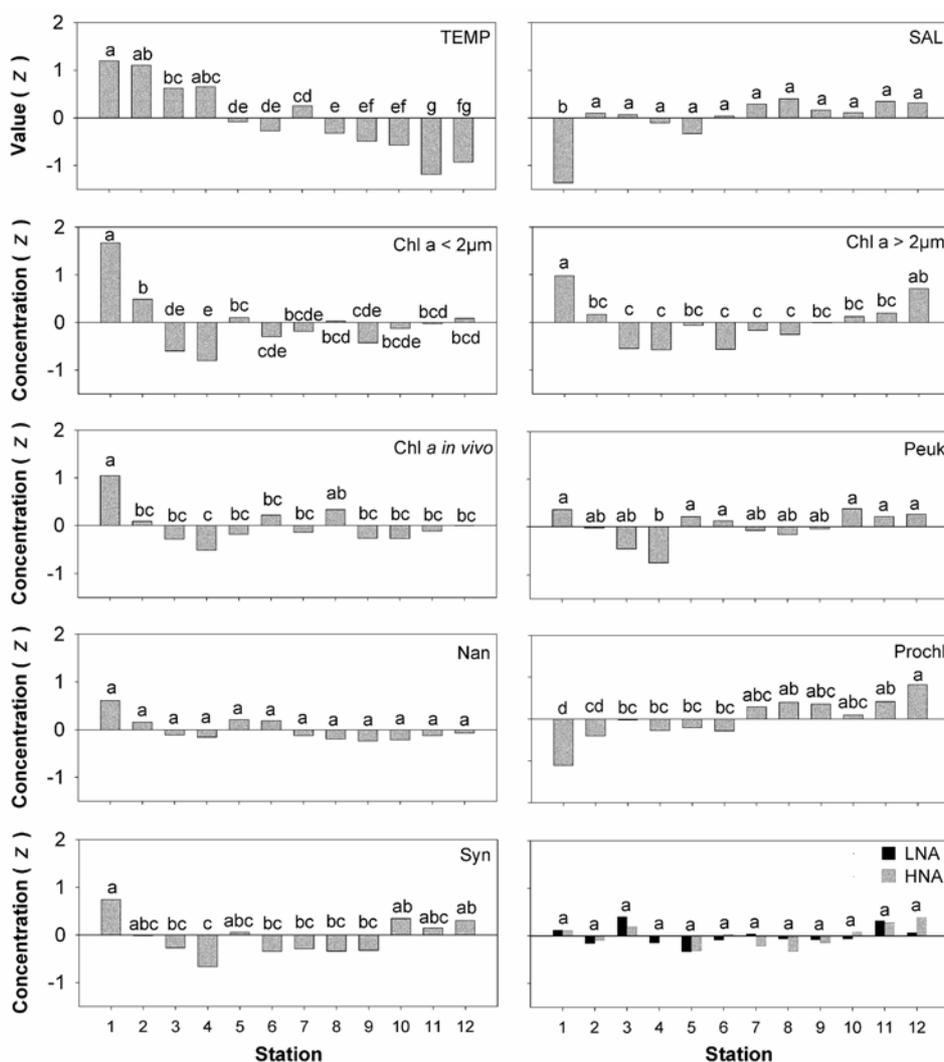


Fig. 16. Lagoon scale variation of the standard score z of the temperature (TEMP), salinity (SAL) and Chl a *in vivo* averaged over the whole water column and Chl $a < 2 \mu\text{m}$, Chl $a > 2 \mu\text{m}$, nanophytoplankton (Nan), picoeukaryote (Peuk), *Prochlorococcus* (Prochl), *Synechococcus* (Syn), bacteria HNA and LNA concentrations at 5 m depth. Data from all day-to-day studies. Different letters indicate significant differences between stations (Tukey test; $p < 0.05$).

Lagoon-scale patterns

Results evaluated at the lagoon scale are shown in Fig. 16. There was an east-west gradient of temperature with significantly higher temperatures in the west and lower temperatures in the east ($p < 0.05$). The salinity appeared homogeneous in the lagoon, with only the L01 station showing significantly lower values ($p < 0.05$). The mean inter-station CVs exceeded 20 % for the phyto- and bacterioplankton descriptors (Tableau 5). General patterns showed a patchy structure with higher Chl $a < 2 \mu\text{m}$, Chl $a > 2 \mu\text{m}$, Chl a *in vivo*, PE and Syn concentrations in the west (*i.e.* station L01) and also in the east (*i.e.* stations L10, L11, L12) for the Chl $a > 2\mu\text{m}$, PE and Syn. For the same five parameters: Chl $a < 2 \mu\text{m}$, Chl $a > 2 \mu\text{m}$, Chl a *in vivo*, Peuk and Syn concentrations, stations L03 and L04 showed the lowest concentrations. Prochl exhibited a west-east gradient, showing increasing concentrations eastward. Finally, no significant spatial differences were found for Nan, HNA or LNA ($p > 0.05$).

Seasonal variability

Mean data based on the day-to-day studies during the four surveys are summarized in Tableau 4. The highest wind velocities were measured in July-August, with $27.3 \pm 7.6 \text{ km h}^{-1}$ and a general east-southeast trend ($100 \pm 24^\circ$). The lowest wind velocity was recorded in November, with $16.7 \pm 7.0 \text{ km h}^{-1}$ from $113.7 \pm 58.2^\circ$. The April-May and July-August surveys appeared to be the warmest and coldest periods with temperatures of $29.31 \pm 0.15^\circ\text{C}$ and $27.19 \pm 0.09^\circ\text{C}$, respectively. Finally, the highest salinities were recorded in July-August and lowest in February-March with 36.39 ± 0.01 and 36.14 ± 0.02 , respectively.

Seasonal CV of the Chl a *in vivo* averaged over the water column was 25 % with a general decrease from 0.41 ± 0.07 in April-May to $0.25 \pm 0.07 \mu\text{g l}^{-1}$ in Feb-March. Chl $a < 2 \mu\text{m}$ extracted at 5 m depth showed a lower CV of 18 % and a different trend with a maximum of $0.22 \pm 0.08 \mu\text{g l}^{-1}$ recorded in April-May and minimum of $0.15 \pm 0.05 \mu\text{g l}^{-1}$ in November. No significant seasonal variation ($p > 0.05$) was found in Chl $a > 2 \mu\text{m}$. The annual trend for Nan showed the highest abundances in April-May and Feb-March ($p < 0.05$), of 0.65 ± 0.59 and $0.59 \pm 0.22 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$, respectively. Prochl showed a significant increase of mean abundance ($p < 0.05$) from the first to the last survey, with $63 \pm 40 \times 10^3$ and $136 \pm 44 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$ in April-May and Feb-March, respectively. The highest Syn abundances, of $122 \pm 48 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$, were measured during the first survey. Mean Peuk abundances decreased from the first to the last survey, with $4.58 \pm 1.45 \times 10^3$ and $2.81 \pm 1.09 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$ in April-May and Feb-March, respectively. The HNA proportion represented 27, 30 and 35 % of the total bacteria

concentration during the first three surveys, and attained 48 % in Feb-March. LNA bacteria showed a seasonal trend with the minimum during surveys at lower temperature and the maximum, of $403 \pm 191 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$, in Feb-March. HNA bacteria showed a seasonal CV of 81 % (Tableau 5) mostly supported by a marked increase in abundance in Feb-March reaching an average of $373 \pm 264 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$.

DISCUSSION

Hydro-biological state of the Ahe lagoon

The phytoplankton composition reported in our study, with 83 % of extracted Chl *a* from picoplankton communities dominated in terms of abundance by *Synechococcus* and *Prochlorococcus*, was in the range of previous surveys in tropical lagoons (Charpy et al. 1992, Ferrier-Pagès & Furla 2001). However, picophytoplankton abundances appeared higher than mean levels found on Polynesian atolls in general, the mean Prochl, Syn and Peuk abundances observed in Ahe being on average 1.7, 1.3 and 3.2 fold higher, respectively, than mean values found in the eleven atoll lagoons investigated by Charpy & Blanchot (1998). Ahe therefore seems comparable to closed atolls like Takapoto or Taiaro, mainly because of its high abundance of Peuk (Charpy & Blanchot 1998). In spite of exchanges with the surrounding ocean through the pass and reef-flat spillways, the depth of the lagoon could contribute to the decrease in water exchanges and thus to the increase in phytoplankton concentration, especially lagoonal communities like picoeukaryotes (Charpy et al. 1997, Pagès et al. 2001).

Very few data are available on autotrophic nanoplankton in atoll lagoons (Gonzalez et al. 1998). Nonetheless, our day-to-day abundances, which ranged between 0.12 and $2.87 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$, are equivalent to the 0.2 to $1.1 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$ measured during day-to-day surveys in the Tikehau atoll lagoon (Gonzalez et al. 1998) and are lower than data reported by Ferrier-Pagès & Furla (2001), 2.1 to $5.5 \times 10^3 \text{ ml}^{-1}$, measured in the two largest Polynesian atolls.

For the bacterial population, total bacterial abundances (HNA + LNA) extracted from our day-to-day studies were between 0.16×10^6 and $3.66 \times 10^6 \text{ ml}^{-1}$, which is in the same range as values previously recorded into the Tikehau atoll lagoon: 1.2 to $2.6 \times 10^6 \text{ ml}^{-1}$ (Torreton & Dufour 1996) and $1.52 \times 10^6 \text{ ml}^{-1}$ (Gonzalez et al. 1998).

Table 4. Seasonal variations of the meteorological, hydrological and hydro-biological parameters. Results are expressed as: average \pm standard deviation from the day-to-day study on the 12 'lagoon' stations. The letters indicate significant differences between surveys (Tukey test; $p < 0.05$). (Note: temperature, salinity and Chl *a in vivo* data are the water column averages, other data are measurements made at 5 m depth).

Parameter	April - May 07	July – Aug 07	November 07	Feb - March 08	n
wind direction (°)	93.9 \pm 16.4 a	100.0 \pm 24.0 ab	113.7 \pm 58.2 b	96.6 \pm 20.5 ab	29, 15, 20, 29
wind velocity (km h ⁻¹)	21.7 \pm 6.5 a	27.3 \pm 7.6 b	16.7 \pm 7.0 c	20.0 \pm 1.0 ac	29, 15, 20, 29
Water temperature (°C)	29.31 \pm 0.15 a	27.19 \pm 0.09 b	28.22 \pm 0.09 c	28.56 \pm 0.13 d	>10 ³
Salinity (PSU)	36.23 \pm 0.27 a	36.39 \pm 0.01 b	36.22 \pm 0.02 ac	36.14 \pm 0.02 c	>10 ³
Chl <i>a in vivo</i> (µg.l ⁻¹)	0.41 \pm 0.07 a	0.30 \pm 0.04 b	0.26 \pm 0.04 c	0.25 \pm 0.07 c	>10 ³
Chl <i>a</i> < 2 µm (µg.l ⁻¹)	0.22 \pm 0.08 a	0.19 \pm 0.05 b	0.15 \pm 0.05 c	0.17 \pm 0.08 d	180, 76, 120, 180
Chl <i>a</i> > 2 µm (µg.l ⁻¹)	0.03 \pm 0.03 a	0.03 \pm 0.02 a	0.03 \pm 0.01 a	0.03 \pm 0.01 a	180, 76, 120, 180
Nanophytoplankton (10 ³ ml ⁻¹)	0.65 \pm 0.59 a	0.37 \pm 0.14 b	0.33 \pm 0.14 b	0.59 \pm 0.22 a	95, 40, 72, 96
<i>Prochlorococcus</i> (10 ³ ml ⁻¹)	63 \pm 40 a	95 \pm 38 b	123 \pm 50 c	136 \pm 44 cd	95, 40, 72, 96
Picoeukayotes (10 ³ ml ⁻¹)	4.58 \pm 1.45 a	3.84 \pm 0.94 b	3.26 \pm 1.51 c	2.81 \pm 1.09 d	95, 40, 72, 96
<i>Synechococcus</i> (10 ³ ml ⁻¹)	122 \pm 48 a	88 \pm 20 ab	77 \pm 39 b	84 \pm 36 b	95, 40, 72, 96
Bacteria LNA (10 ³ ml ⁻¹)	312 \pm 123 a	229 \pm 144 b	168 \pm 29 c	403 \pm 191 d	95, 40, 72, 96
Bacteria HNA (10 ³ ml ⁻¹)	115 \pm 54 a	96 \pm 127 b	92 \pm 20 c	373 \pm 254 b	95, 40, 72, 96

Table 5. Coefficient of variation: CV (%) for the meteorological, hydrological and hydrobiological parameters at the spatial and temporal scales studied. Different letters indicate significant CVs differences between scales (Tukey test; $p < 0.05$). Since there was only one degree of freedom for the seasonal scale, season was excluded from the test.

Parameter	Spatial variations			Temporal variations			n
	Vertical			Day/night	Day-to-day	Seasonal	
	Day/night	Day-to-day	Lagoon scale				
Wind direction	-	-	-	9 b	29 a	9	6, 4, 1
Wind velocity	-	-	-	22 a	32 a	19	6, 4, 1
Temperature	0.13 b	0.16 b	0.35 a	0.12 b	0.45 a	3.11	42, 1080, 88, 6, 48, 1
Salinity	0.07 ab	0.05 b	0.40 a	0.04 b	0.44 a	0.30	42, 1080, 88, 6, 48, 1
Chl <i>a in vivo</i> (Water column)	27 b	38 a	23 ab	24 ab	25 b	25	42, 1080, 88, 6, 48, 1
Chl <i>a in vivo</i> (By 10-m depth layers)	-	-	30 a	26 a	32 a	24	440, 30, 223, 5
Chl <i>a</i> < 2 μ m	24 bc	-	27 b	18 c	32 a	18	34, 46, 24, 48, 1
Chl <i>a</i> > 2 μ m	34 a	-	43 a	30 a	47 a	3	34, 46, 24, 48, 1
Nanophytoplankton	35 b	-	35 ab	35 ab	46 a	32	41, 25, 29, 48, 1
<i>Prochlorococcus</i>	23 b	-	37 a	28 ab	36 a	31	41, 25, 29, 48, 1
Picoeukayote	18 b	-	30 a	24 a	27 a	21	41, 25, 29, 48, 1
<i>Synechococcus</i>	20 b	-	36 a	30 a	31 a	21	41, 25, 29, 48, 1
Bacteria LNA	37 a	-	32 a	46 a	38 a	37	41, 25, 29, 48, 1
Bacteria HNA	44 a	-	40 a	55 a	42 a	81	41, 25, 29, 48, 1

Spatio-temporal scales of variability

During this study, both spatial and temporal fluctuations of the studied microbial communities were measured. Based on the mean CV analysis (Tableau 5), phyto- and bacterioplankton descriptors display large variations, up to 20 %, on every scale. As reported by Gonzalez et al. (1998) for the microbial communities of Tikehau lagoon, day-to-day fluctuations represent a major source of temporal variability in our study. These variations also appear to be closely related to the vertical structure and dynamics of phytoplankton communities, increases recorded in the surface layer having mostly originated from deeper layers. With a mean depth of 50 m, Ahe is a very deep atoll lagoon compared with the mean depth of 25 m found across 28 Polynesian atoll lagoons by Pagès & Andréfouët (2001). During our surveys, the deep layer appeared more productive than the upper layer and reached consistently higher phytoplankton concentrations. This pattern was detected on a day/night scale showing transitory vertical gradients, and through long-term events recorded during day-to-day measurements. Phytoplankton vertical gradients recorded in this study also appeared to be 2 to 3 times higher than transitory gradients previously described in shallow atoll lagoons during day-to-day measurements (Charpy 1996a, Charpy & Blanchot 1998, Buestel & Pouvreau 2000).

At the same time that this variation was shown on small spatio-temporal scales, phytoplankton abundance and composition also showed a patchy spatial configuration at the lagoon scale. Large-scale patterns based on several day-to-day samplings appeared stable between surveys and specific to the different communities, as distribution in lagoonal communities (*i.e.* Peuk, Syn) was different from that in the oceanic community (*i.e.* Prochl). Only Nan and bacteria appeared homogeneously distributed over the lagoon.

No clear seasonality of phytoplankton abundance in atoll lagoons has been remarked in the literature. Some studies describe annual variability of total Chl *a* concentration without clear seasonality (Charpy 1996a), while others report marked seasons with the highest phytoplankton concentration during austral summer (Buestel & Pouvreau 2000). In Ahe, pico-nano- phytoplankton was characterized by higher Nan, Syn and bacterial abundances during the warm periods. Such a pattern was not seen for Peuk and Prochl communities. These results appear to differ from the seasonal variations in picoplankton community structure observed in the subtropical North Pacific Ocean, where the abundance of Prochl typically peaks in summer, Syn in winter and Peuk in spring (Campbell et al. 1997). In addition, bacterial abundance seasonality observed during our study appeared more similar to the

observations of Moriarty et al. (1985) on the Great Barrier Reef than those from the Tikehau lagoon, where no seasonal trend was detected (Torreton & Dufour 1996). To our knowledge, data on nanophytoplankton seasonality in atoll lagoon are very scarce. However, Chl *a* > 3 µm concentration measurement in the Tikehau lagoon by Charpy (1996a) gave the same seasonal pattern as Nan in our study, with the highest concentrations in austral summer. However, our surveys covered only one year and sampling over several years would be necessary to obtain a sounder description of seasonal patterns.

Factors driving variability

Wind appeared to be the main factor responsible for environmental heterogeneity recorded during our surveys. Wind provides the forcing factor that drives vertical structures. No significant relation was found between wind speed and bacterial abundance (data not shown), release of bottom communities by the resuspension process, as reported by Torreton & Dufour (1996) in the Tikehau lagoon, appeared thus limited in our case, probably due to the deepness of the Ahe lagoon.

No significant relation was found between day/night microbial abundance variation and tide or wind (Tableau 3). Light appeared to be the main factor driving directly or indirectly day/night variations. As reported by Vaultot & Marie (1999) in the equatorial Pacific, the vertical structure of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* should be related to inhibition of growth irradiance into upper layers and to an increase in chlorophyll synthesis from top to bottom. This photoinhibition could also explain the time shift in fluorescence increase observed in the upper 10 m during day/night cycles (Dandonneau & Neveux 1997). In addition, phytoplankton production appeared highly limited by nutrient supply in atoll lagoons (Dufour & Berland 1999, Ferrier-Pagès & Furla 2001). Indeed, nutrient commonly measured in atoll lagoons showed very low concentrations with relative nitrogen or phosphorus limitation linked to the atoll morphometry (Dufour et al. 2001). Nutrient concentrations are controlled by water exchange with ocean, uptake by primary producers and recycling processes. Nutrient concentrations are high inside atoll lagoon sediment pore water (Charpy-Roubaud et al. 1996) and nutrient fluxes at the sediment-water interface can increase phytoplankton growth close to the bottom. A bottom effect providing more favourable nutrient conditions by organic matter remineralization (Charpy et al. 1997) appeared thus to be a potential factor allowing phytoplankton growth in the deep layers.

At the lagoon scale, the kind of patchy structure observed has been previously described in the Takapoto lagoon, with rich sectors related to longer water residence time, accumulation by the northeast wind and potential anthropogenic enrichment (Sournia & Ricard 1976, Delesalle et al. 2001). In our study, the patchy phytoplankton structure appeared to be closely linked to the geomorphology of the rim, the lagoon depth and the vicinity of the pass. The two sectors showing a typical lagoon signature, with high nanoplanktonic, picoeukaryote and *Synechococcus* concentrations, were defined westward by shallow waters and eastward by a sector protected from the prevailing wind trend by a reef rim without reef-flat spillways, which can be linked to a retention zone. These two sectors were also distant from the pass and its diluting effect. As reported by Tartinville et al. (1997) for the Mururoa atoll lagoon, it is conceivable that a large fraction of the water entering the lagoon during the rising tide remains in the neighbourhood of the pass. This hypothesis explains why only a small extent of the sector is directly influenced by the pass, with effects mostly confined to stations L03 and L04, characterized by consistently lower concentrations in lagoonal phytoplankton communities.

Concerning seasonality, Agawin et al. (1998) showed the high dependence of Syn growth rate on temperature, which in our case was around the optimum of 28 °C and could only explain a small part of the variability recorded (Moore et al. 1995). Prochl and Peuk showed no seasonal patterns but inverse dynamics according to the four surveys. Since Prochl is described as an oceanic marker and Peuk as a lagoon marker (Charpy 1996b), the increase in Prochl abundance over the four surveys and inverse dynamics of Peuk could reflect an increase of oceanic influence in the Ahe lagoon. No water flux data are available from the studied period, but flux calculations for the sampling period, made through a modelling study, should provide an interesting approach to understanding these long-term dynamics. Moreover, we did not measure the heterotrophic compartment dynamics, which could have a significant predation effect on bacterial and cyanobacterial populations and, therefore, on their spatio-temporal dynamics (Gonzalez et al. 1998).

CONCLUSION

The present study offers new insights into spatio-temporal variation scales in phyto- and bacterioplankton abundance in a deep atoll lagoon. CVs revealed high variability levels on every scale with mean values over 20 % for all microbial communities. Nonetheless, the vertical scale appeared to be a key determinant of spatio-temporal variability in phytoplankton

biomass, estimated by *in vivo* chlorophyll *a*, with a vertical gradient showing an increase from surface to bottom. This suggests photoinhibition in the surface layers and a bottom effect providing more favourable nutrient conditions. Concurrently, high frequency sampling during these long surveys showed the primacy of day-to-day variability over other temporal scales. Wind was the main factor driving vertical and day-to-day variability and this provides a forcing factor that allows phytoplankton and bacterioplankton mixing from the bottom. Lastly, any direct oceanic influence appeared to be confined to the vicinity of the pass.

Acknowledgments

This study was supported by the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (Ifremer) and the French Polynesian government (research delegation). We express our gratitude to the Ifremer and Service de la Perliculture staff for their efficient help during sample collection and also thank the Pa'umotu: the Maifano family and A. Bennett, for their effective assistance on Ahe atoll. We thank H. McCombie for her helpful comments and English revision.

CHAPITRE II

**Distribution multiéchelle et dynamique des larves de bivalves dans
un lagon d'atoll profond (Ahe, Polynésie française)**

RÉSUMÉ DÉTAILLÉ

Dans les lagons d'atoll, la diversité et la structure des populations de mollusques apparaissent fortement liées à des facteurs locaux comme le type de substrat ou les conditions hydrodynamiques. Ainsi, une grande partie de la variabilité d'abondance et de distribution des populations adultes serait attribuée au succès du développement larvaire et au processus de fixation. Par ailleurs, comme l'ensemble des communautés zooplanctoniques, les larves de bivalves présentent des patrons de répartition spatio-temporelle, définis comme la variabilité spatiale non aléatoire d'une population ou d'une communauté. Ces patrons sont générés et maintenus par des facteurs physiques tels que l'hydrodynamisme ou biologiques comme l'activité de nage, la prédation, la compétition qui vont agir sur un gradient d'échelles spatio-temporelles. La compréhension des modes de dispersion des larves de bivalves va donc être déterminante pour en évaluer les conséquences sur la variabilité des fixations.

Cette étude a donc pour objectifs (1) de décrire la variabilité multiéchelles des abondances de larves de bivalves, (2) d'identifier les mécanismes physiques et biologiques à l'origine de cette variabilité et (3) d'évaluer le lien entre les patrons de répartition des larves mesurés et la variabilité observée dans les fixations de l'huître perlière. L'abondance et la taille des cohortes larvaires ont ainsi été étudiés à l'échelle locale, verticale et lagonaire selon une dynamique nyctémérale, quotidienne et saisonnière. En parallèle, le suivi de collecteurs expérimentaux a permis d'étudier les variations spatio-temporelles des fixations d'huître perlière à l'échelle verticale, lagonaire et saisonnière. Cette étude a été effectuée dans l'atoll d'Ahe à l'occasion de quatre campagnes de prélèvement, en avril-mai 2007, juillet-août 2007, novembre 2007 et février-mars 2008.

Au cours de ces campagnes, les concentrations en larves de bivalves sont apparues très importantes avec en moyenne de $15.8 \pm 0.6 \times 10^3$ ind m^{-3} en novembre 2007 à $21.3 \pm 1.1 \times 10^3$ ind m^{-3} en avril-mai 2007. Les larves de bivalves ont montré : de plus fortes concentrations à mi-profondeur (25 m) avec une migration vers la surface la nuit et vers le fond la journée, une répartition hétérogène à l'échelle du lagon, des variations quotidiennes importantes et des transferts entre les secteurs du lagon, témoins d'une connectivité intra-lagonaire suggérant des secteurs source et puits. Nous avons pu identifier la prédominance des processus physiques à grande échelle comme l'effet du renouvellement par la passe ou l'effet

de l'hydrodynamisme sur les transferts à grande échelle et la prédominance des processus biologiques à petite échelle, comme l'activité de nage verticale corrélée à la concentration en nourriture. Ces migrations sont cependant apparues tributaires des conditions de vent, et donc du mélange de la colonne d'eau. D'autre part, les variations quotidiennes d'abondance sont apparues fortement liées à l'activité de reproduction par la succession de pics d'abondance correspondant à l'arrivée de nouvelles cohortes, notamment lors des périodes de forts vents. Enfin, malgré la très faible proportion d'huîtres perlières sur les collecteurs au regard des autres espèces, 1.6 % en moyenne, les fixations ont montré un important gradient vertical avec un maximum d'abondance à 5 m de profondeur. Les fixations de nacres sont par ailleurs apparues plus importantes et régulière dans la partie Est du lagon, et plus variables et saisonnières dans la partie Ouest avec un maximum d'abondance mesuré pendant les périodes chaudes, en avril-mai 2007 et février-mars 2008.

Multi-scale distribution and dynamics of bivalve larvae in a deep atoll lagoon (Ahe, French Polynesia)

Yoann Thomas^{1,2*}, Pierre Garen², Marcel Le Pennec³, Jacques Clavier⁴

Marine Ecology Progress Series (en révision)

¹ Ifremer, DPFOM LPI, Presqu'île du Vivier, 29840 Argenton, France

² Ifremer, COP, BP 7004, 98719 Taravao, Tahiti, French Polynesia

³ Université de Polynésie Française, BP 6570, 98702 Faa'a, Tahiti, French Polynesia

⁴ CNRS, UMR 6539 (LEMAR), IUEM, Technopôle Brest-Iroise, Place N. Copernic, 29280 Plouzané, France

ABSTRACT: Bivalve larvae were sampled over a range of spatio-temporal scales in a deep atoll lagoon in French Polynesia. Spatial and temporal distribution of larvae was thus described and scenarios were conceived to explain the observed patterns of variation according to physical or biological mechanisms. Bivalve larvae abundances were very high throughout the year with a mean concentration of $18\ 550\ \text{m}^{-3}$. Larvae were (i) concentrated at mid-depth (25 m) with nocturnal ascent and diurnal descent, (ii) heterogeneously dispersed at the lagoon scale, (iii) subject to day-to-day variation in abundance - mainly related to spawning events - and (iv) transferred between different parts of the lagoon. Transfers provided evidence of intra-lagoonal connectivity with potential source and sink sectors. The large-scale wide range of larval size also suggested a more complex organization, possibly influencing the spatial structure of the adult communities. The primacy of physical factors was seen on a large spatial scale with the diluting effect of water renewal via the pass and large-scale transfers by hydrodynamics. On a smaller spatial scale, the primacy of biological processes was recognized, with larval swimming activity leading to vertical migrations positively correlated with food concentration. On a small time-scale, variations in larval abundance appeared to be driven by bivalve reproductive activity correlated with meteorological conditions (*i.e.* windy periods). Finally, a positive relationship between bivalve larvae abundance patterns and black-lip pearl oyster (*Pinctada margaritifera*, Linné, 1756) settlement structuring was demonstrated.

* E-mail : yoann.thomas@ifremer.fr

KEY WORDS: bivalve larvae · distribution patterns · dispersal · vertical patterns · *Pinctada margaritifera* settlement · deep atoll lagoon · French Polynesia

INTRODUCTION

The majority of marine invertebrates have a planktonic larval stage at the beginning of their lives. Since the distribution and abundance of sessile populations are determined by a combination of pre- and post-settlement factors, this planktonic step appears to be a key determinant for adult distribution and abundance (Olson & Olson 1989, Cowen et al. 2000, Levin 2006). Besides endogenous factors, like feeding capacity and metabolic processes (Pace et al. 2006), bivalve larval growth and survival depend on external pressures from predation (Troost et al. 2009) and a wide variety of environmental factors, *i.e.* temperature, salinity, food quality and availability (Eckman 1996, Doroudi et al. 1999, Powell et al. 2002, Hofmann et al. 2004). Moreover, as for all zooplankton communities, bivalve larvae distribution exhibits spatial patterns, defined as the non-random spatial variability of a population or community (Pinel-Alloul 1995, Avois-Jacquet 2002). These patterns are generated and maintained by physical factors, like hydrodynamics, and biological processes such as larval swimming activity (Haury et al. 1978, Garland et al. 2002, Masson et al. 2004, Badylak & Philips 2008). Both zooplankton patterns and environmental processes are ‘scale-dependent’. Considering a range of spatial scales is then a prerequisite for studying zooplankton variability and understanding its driving mechanisms (Borcard et al. 2004).

The determinants of marine population dispersal remains one of the fundamental challenges for marine ecology and oceanography (Cowen et al. 2006). In tropical ecosystems, numerous studies deal with fish or coral larval dispersal, mainly to understand the connectivity level between source and recipient sectors so as to protect, preserve and manage biodiversity (Roberts 1997, Swearer et al. 1999, Botsford et al. 2009, Munday et al. 2009). In atoll lagoons, the diversity and structure of mollusc populations are highly related to local factors like substrate types or hydrodynamic conditions (Pante et al. 2006). Nonetheless, most abundance and distribution variability of adult populations remains obscure and could be attributed to larval development success and settlement processes (Adjeroud et al. 2000).

In French Polynesian atoll lagoons, reared stocks of the black-lip pearl oyster (*Pinctada margaritifera*, Linné, 1756) add to wild populations to increase the abundances of bivalves. Pearl oyster farming is entirely sustained by the wild collection of juveniles on artificial collectors, although the levels of spat collected are unpredictable from a spatio-temporal point

of view. Among the 15 collecting sites across French Polynesia, the Ahe atoll, one of the main producers of *P. margaritifera* juveniles, was chosen as a reference site to study bivalve larvae ecology.

The goals of this study were to (i) quantify the spatio-temporal heterogeneity of bivalve larvae abundances, (ii) develop plausible scenarios involving physical or biological mechanisms to explain observed patterns of variation and (iii) evaluate the link between larval patterns and *P. margaritifera* settlement variability.

MATERIAL AND METHODS

Sampling site. Ahe atoll is located in the northwestern part of the French Polynesian Tuamotu Archipelago, 500 km North-East of Tahiti island (Fig. 17). Ahe lagoon has a 145 km² area with a mean depth close to 50 m. Ahe is defined as a semi-enclosed atoll. One active pass is located in the west part of the lagoon and several reef-flat spillways (less than 50 cm depth) are distributed along the reef rim, mainly in the south and west part of the lagoon.

Almost 11 % of the Ahe lagoon area is dedicated to black-lip pearl oyster rearing. The total stock of cultivated pearl oysters is judged to be 16.9 million individuals (perliculture service, pers. comm.), although the extent of the wild population remains unknown. With nearly 1350 spat collection stations (600 collectors per station), distributed mainly in the western part of the lagoon, Ahe is one of the most important juvenile producers in French Polynesia.

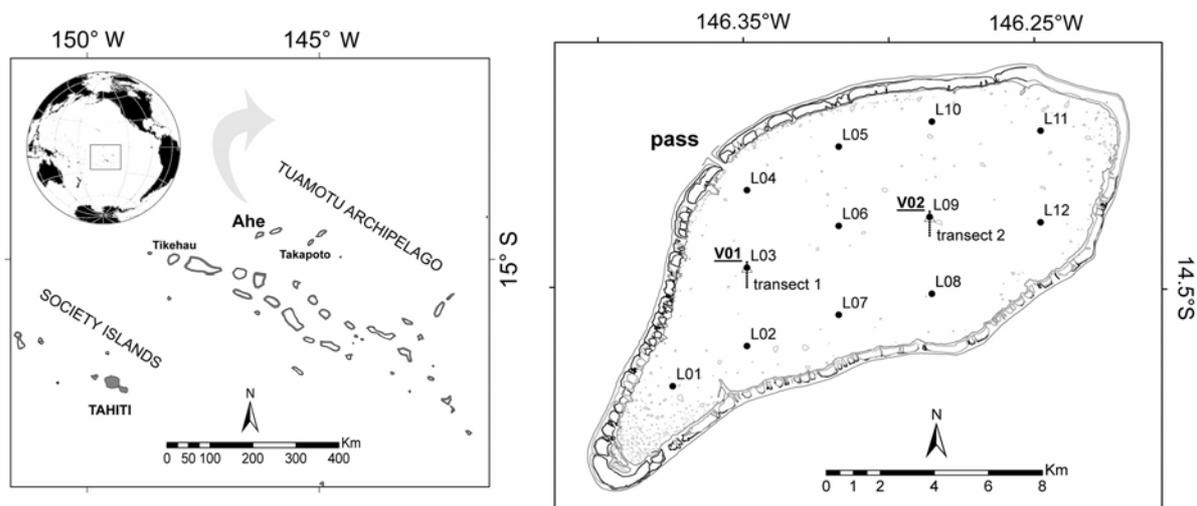


Fig. 17. Localization and morphology of the Ahe lagoon. Positions of the sampling stations in the lagoon.

Zooplankton sampling method. Plankton was sampled from a boat by pumping at an average flow rate of 5 m³ h⁻¹. A pipe of 32 mm diameter was connected to the pump and immersed to the sampling depth. Pumped water was prefiltered on a 250 µm mesh and

plankton was retained on a 40 μm mesh. Samples were immediately preserved in 72 % ethanol.

In the laboratory, each sample was transferred into a 16 cm diameter glass dish and homogenised. Three transversal bands covering the dish width and disposed at the first quarter, middle and third quarter of the dish diameter were scanned at 6400 ppp with an Epson V750Pro scanner. The sum of the three scanned surfaces corresponded to 6 % of the total dish surface and therefore to 6 % of the total sample. On each scan, bivalve larvae were visually enumerated and automatically measured using NIVision® image analysing software. The major axis of the adjusted ellipse was used to describe larval size. The specific identification of bivalve larvae is difficult and does not yet allow *P. margaritifera* and *Pinctada maculata* (Gould, 1850) to be distinguished (Paugam et al. 2006); no species distinction was therefore made at the larval stage in this study.

Experimental spat collection. We studied black-lip pearl oyster settlement concurrently to planktonic bivalve larvae, in order to establish the relationship between spatfall variations and general larval distribution patterns. Experimental collectors, of the type used in the industry (i.e. loops of black flat polypropylene, knitted onto a 30 cm monofilament polyethylene line), were immersed at 6 depths (5, 10, 15, 25, 35 and 45 m) at 2 stations (V01 and V02) for 6 weeks in April-May 2007, July-August 2007, November-December 2007 and February-March 2008. In the laboratory, spat were retrieved from the collectors and fixed in a 72 % ethanol solution. Three groups: *P. margaritifera*, *P. maculata* and ‘other bivalves’ spat were identified and enumerated.

Environmental parameters. Vertical profiles of salinity (practical salinity scale), temperature ($^{\circ}\text{C}$) and *in vivo* chlorophyll *a* ($\mu\text{g l}^{-1}$), were carried out *in situ* with a multi-parameter probe (SBE S19Plus, Sea-Bird Electronics, Inc.) at each sampling station (Chap. I).

Hourly wind direction and velocity were obtained from Takaroa atoll meteorological station (Météo France data) located about 120 km east of Ahe ($145^{\circ}3'4''\text{W}$, $14^{\circ}28'57''\text{S}$). Wind direction and velocity were recorded in the field with a mobile anemometer during the 24-h cycles.

Sampling design. A multi-scale approach was developed considering larval abundance and size distribution at local, vertical and large scales, according to nycthemeral, day-to-day and seasonal dynamics.

Day-to-day lagoon-scale sampling: Sampling was made at twelve stations (L01 to L12) distributed throughout the lagoon (Fig. 17). Stations were visited successively every two days in the morning, from L12 to L01. Water was sampled at each station from the surface to 5 m above the bottom with a continuous flow rate and a pipe diving speed of 1 m every 10 seconds, providing an average pumping rate of $14 \pm 5 \text{ l m}^{-1}$. Four surveys were carried out, in April-May 2007, July-August 2007, November 2007 and February-March 2008. For technical reasons, day-to-day samplings were of different durations: 29, 15, 20 and 29 days during these periods, respectively.

Local transect: Two north-south transects (Fig. 17) of ten stations separated by 100 m were sampled in the west and the central-east part of the lagoon, respectively. Water was sampled on each station from the surface to 5 m above the bottom with a continuous flow rate and a pipe diving speed of 1 m every 10 seconds, providing an average pumping rate of $15 \pm 2 \text{ l m}^{-1}$. The two transects were successively sampled at 24-h interval. Three transect samplings were carried out, in April 2007, May 2007 and July 2007.

24-h cycle vertical sampling: Two deep stations, V01 and V02 (50 m deep), located in the west and the central-east part of the lagoon, respectively (Fig. 17), were sampled over the whole range of five layers (0-10, 10-20, 20-30, 30-40 and 40-50 m). Water was sampled from each layer with a continuous flow and a pipe diving speed of 1 m every 30 sec, providing an average pumping rate of $43 \pm 4 \text{ l m}^{-1}$. Each station was sampled with a frequency of 4 h from 8 h AM over a 24-h cycle. The two stations were successively visited at a 24-h interval. These day/night cycles were studied in April 2007, July 2007 and February 2008.

Data analysis. Bivalve larvae abundances were expressed per m^3 . As the size of larval population did not show a normal distribution, median size was used to characterize the population. The coefficient of variation (CV) was calculated for larval abundance and size so as to quantify the degree of variability on various scales. The CV-value is defined as $\text{CV} = \text{S.D.}/\text{MV}$, where S.D. is the standard deviation and MV the mean value. To represent lagoon and vertical scales patterns, data were standardized by the standard score z calculation: $z = (V - \text{MV})/\text{S.D.}$ where V is the data value. After $\log(x + 1)$ transformation of abundances for data normalization and variance homogenisation, one-way ANOVA was applied to test the effects of space and time at the different scales. A post hoc Scheffé's pair-wise multiple comparison test was performed when significant differences were detected. A hierarchical cluster analysis was used on abundances and median size, to identify homogeneous groups of stations at the

lagoon scale. Finally, Spearman correlations were used to test the relationships between bivalve larvae abundances and environmental parameters.

RESULTS

Patterns of larval distribution

Large-scale patterns. Bivalve larvae abundances were heterogeneously distributed at the lagoon scale (Fig. 18A), with a similar pattern during the four surveys showing two high concentration areas in the east and south of the lagoon and a less concentrated sector in the north, close to the atoll pass. The extent of the southern high concentration sector was the most variable feature, with a minimal area during the August survey, which was the windiest period, and a shift of the ‘poorest’ area towards the west coast of the lagoon. The size structure of bivalve larvae cohorts also showed a heterogeneous distribution, with an east-west gradient for the median size, the larger larvae being closer to the east coast of the lagoon (Fig. 18b). The mean coefficients of variation (CV) calculated at the lagoon scale for abundances and median size were 55 % and 16 %, respectively.

The hierarchical cluster analysis, based on daily larval abundances and the median size dataset, structured the lagoon into 4 groups of stations: A, B, C and D, discriminated both on east-west and north-south gradients (Fig. 19). Stations L01 and L07 are the most isolated, corresponding to the sectors A and D, respectively; L01 showing the least similarity with the others (Fig. 19). Group B corresponds to two sectors with two stations each. L03 and L04, close to the pass, show relatively lower similarity to the other B group stations.

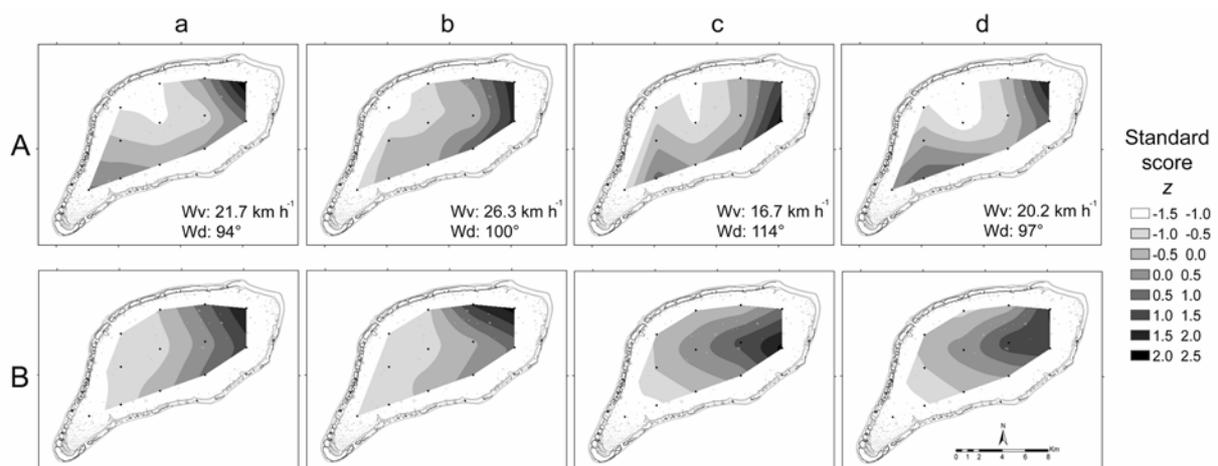


Fig. 18. Spatial variation of (A) bivalve larvae abundance and (B) bivalve larvae median size, in the four surveys: (a) April-May 2007, (b) August 2007, (c) November 2007 and (d) February-March 2008. All data were standardized (standard score z). Mean wind velocity (Wv) and wind direction (Wd) are indicated on the maps.

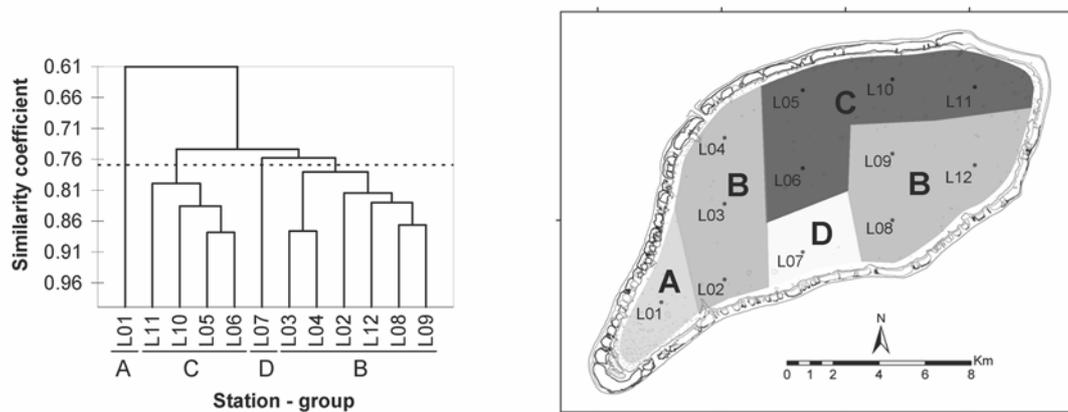


Fig. 19. Left: dendrogram extracted from the hierarchical cluster analysis. Right: localization of the four homogeneous groups of stations identified by the cluster analysis.

Day-to-day temporal variability. Short time-scale variations were recorded in wind velocity, mostly during the three first surveys (Fig. 20a). In addition, high day-to-day variations in phytoplankton biomass were observed, concurrent to stratification/mixing events, showing higher concentration in the deeper layers (Fig. 20b). The bivalve larvae abundances and median size variations are presented on Fig. 20c and d with a two-day step frequency, according to the four groups identified by the hierarchical cluster analysis. The mean coefficients of variation calculated for sectors A, B, C and D were 101, 30, 32 and 54 %, respectively. These high levels of variation were mainly due to the first and last surveys. Four successive increases in abundance were observed with growing intensity during the fourth survey in sector A (Fig. 20c). A specific event occurred during the first survey, on 8 May, with a synchronous increase in the four sectors. The abundance rise recorded in sector A also appeared delayed in the adjacent D area, as seen during the first survey, after the 8 May, and during the last survey, after the second and third ‘larval blooms’, on 19 and 25 February. The ‘larval blooms’ observed during the first and last surveys were correlated with high wind occurrence, leading to a homogenisation of the water column that was recorded through the Chl *a in vivo* measurement (Fig. 20).

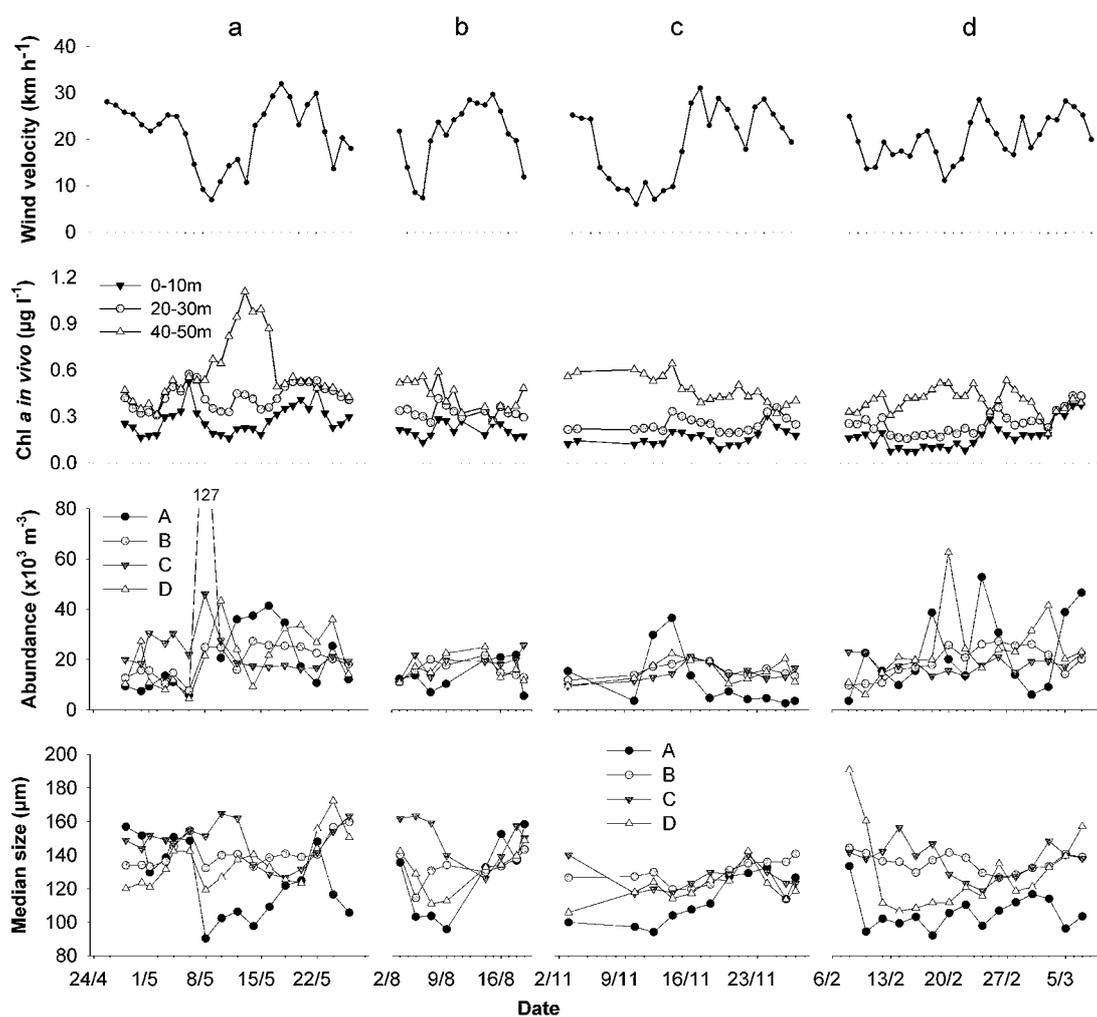


Fig. 20. Day-to-day variation in wind velocity, Chl *a* in vivo concentration by 10 m depth layers, abundance of bivalve larvae and median size of bivalve larvae for the four groups of stations: A, B, C and D, during the four surveys: (a) April-May 2007, (b) August 2007, (c) November 2007 and (d) February-March 2008.

Seasonal variability. Bivalve larvae were found during every survey; the average abundance ranged from $15.8 \pm 0.6 \times 10^3 \text{ m}^{-3}$ in November 2007 to $21.3 \pm 1.1 \times 10^3 \text{ m}^{-3}$ in April-May 2007. A maximum peak of $127 \times 10^3 \text{ m}^{-3}$ was also measured in May 2007 (Tableau 6, Fig. 20c).

Table 6. Water temperature, bivalve larvae concentration: mean \pm standard error (n); and spat density of *P. margaritifera*, *P. maculata* and other bivalve species on collectors: mean of 6 depths \pm standard error (n , relative proportion) during four survey periods (letters indicate significant differences between surveys: $p < 0.05$).

		April-May	July-Aug.	Nov.	Feb-March	
Water temperature ($^{\circ}\text{C}$)		29.3 ± 0.001^a ($> 10^4$)	27.2 ± 0.001^b ($> 10^4$)	28.2 ± 0.001^c ($> 10^4$)	28.6 ± 0.001^d ($> 10^4$)	
Bivalve larvae ($\times 10^3 \text{ m}^{-3}$)		21.3 ± 1.1^a (194)	17.4 ± 0.8^{ab} (96)	15.8 ± 0.6^b (132)	19.7 ± 0.9^{ab} (180)	
Spat (collector $^{-1}$)	V01	<i>P. margaritifera</i>	35 ± 7^a (12, 0.52)	11 ± 6^b (6, 1.5)	15 ± 8^{ab} (6, 0.39)	88 ± 35^a (14, 2.12)
		<i>P. maculata</i>	5853 ± 2188^a (8, 86.50)	570 ± 166^b (6, 78.01)	3238 ± 1568^{ab} (6, 80.76)	3742 ± 1149^{ab} (6, 90.27)
		Other bivalves	879 ± 198^a (8, 12.98)	150 ± 52^b (6, 20.49)	756 ± 259^{ab} (6, 18.85)	315 ± 117^{ab} (6, 7.61)
	V02	<i>P. margaritifera</i>	61 ± 13^a (12, 1.64)	81 ± 49^a (6, 4.65)	42 ± 18^a (6, 0.99)	49 ± 18^a (12, 0.75)
		<i>P. maculata</i>	2408 ± 1007^b (8, 65.04)	1369 ± 585^b (6, 78.99)	3017 ± 1177^b (6, 71.61)	5941 ± 1755^a (8, 91.29)
		Other bivalves	1233 ± 288^a (8, 33.32)	284 ± 67^c (6, 16.37)	1154 ± 335^{ab} (6, 27.40)	518 ± 118^b (8, 7.96)

Local transect. Larval abundance was similar along the two transects (Fig. 21). Higher abundance was found in May 2007 on the west transect, significantly decreasing to average values. The mean CV, calculated from the six surveys, was 24 % along the transects. The mean CV calculated on the median size (data not shown) was 5.5 %.

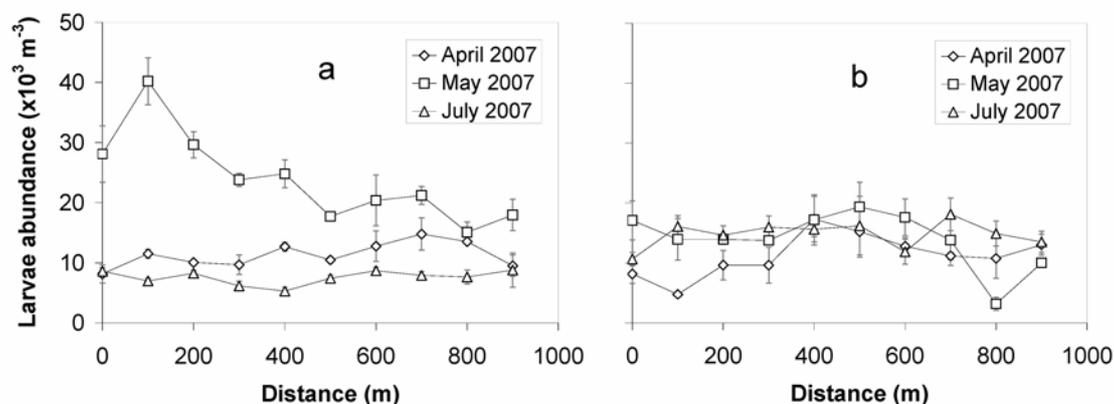


Fig. 21. Bivalve larvae abundance variation (mean \pm standard error) along the (a) west and (b) east transects, during three sampling surveys.

24-h vertical profiles. Bivalve larvae abundances were heterogeneously distributed through the water column ($p < 0.001$) (Fig. 22A). Larvae were concentrated between 15 and 35 m depth. The mean CV calculated on the whole vertical profile was 38 %. In addition, the population median size was unevenly distributed, with the smallest larvae close to the bottom and the largest between 10 and 30 m depth (Fig. 22B). The mean CV calculated for median size was however relatively low, at 4 % over the water column.

Larvae exhibited vertical migration according to the day/night cycles (Fig. 23). ANOVA showed no significant effect of the hour of the day ($p = 0.84$), demonstrating the homogeneity of abundances during the surveys. Larval abundances increased in the deeper layer during the day until 16:00 h and then increased in the upper layers until midnight. This pattern implies nocturnal ascent and daytime descent but was disrupted by windy conditions, mostly during the two first surveys on the V02 station where day/night migration was not clear. No significant pattern could be identified in the median size (data not shown; $p > 0.05$) according to 24-h dynamics.

Bivalve larvae patterns related to environmental factors

Correlations between environmental parameters and bivalve larvae abundances at the three spatial scales studied are presented in Tableau 7. Distances from the pass and from the eastern reef were added to the analysis in order to extract the effects of water renewal and geomorphology. At the lagoon scale, larval abundances revealed a significant positive correlation with distance from the pass and negative correlation with distance from the eastern reef. At the local scale (*i.e.* transects), larval abundance showed significant positive correlation with Chl *a in vivo* and negative correlation with salinity. Finally, at the vertical scale, larval abundance exhibited a significant positive correlation with temperature and *in vivo* Chl *a* and a negative correlation with salinity.

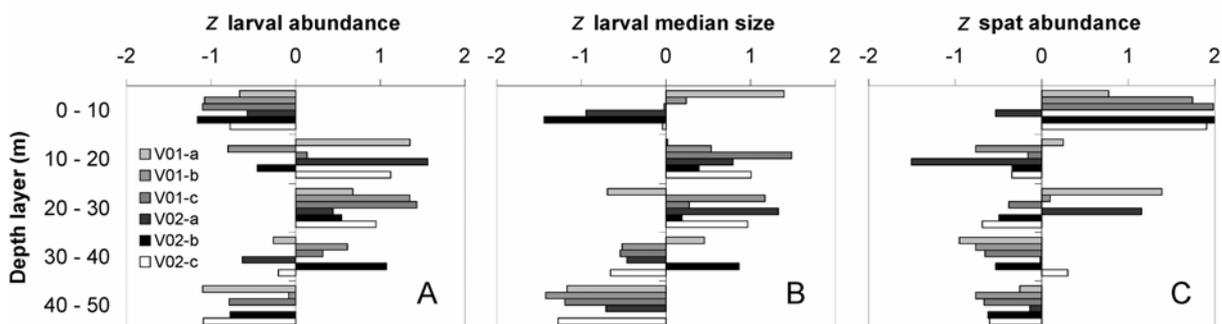


Fig. 22. Vertical patterns of (A) bivalve larvae abundance, (B) bivalve larvae median size and (C) *P. margaritifera* spat settlement density at the two stations V01 and V02, in the three sampling periods (a) April-May 2007, (b) July-August 2007 and (c) February-March 2008. All data are standardized (standard score z).

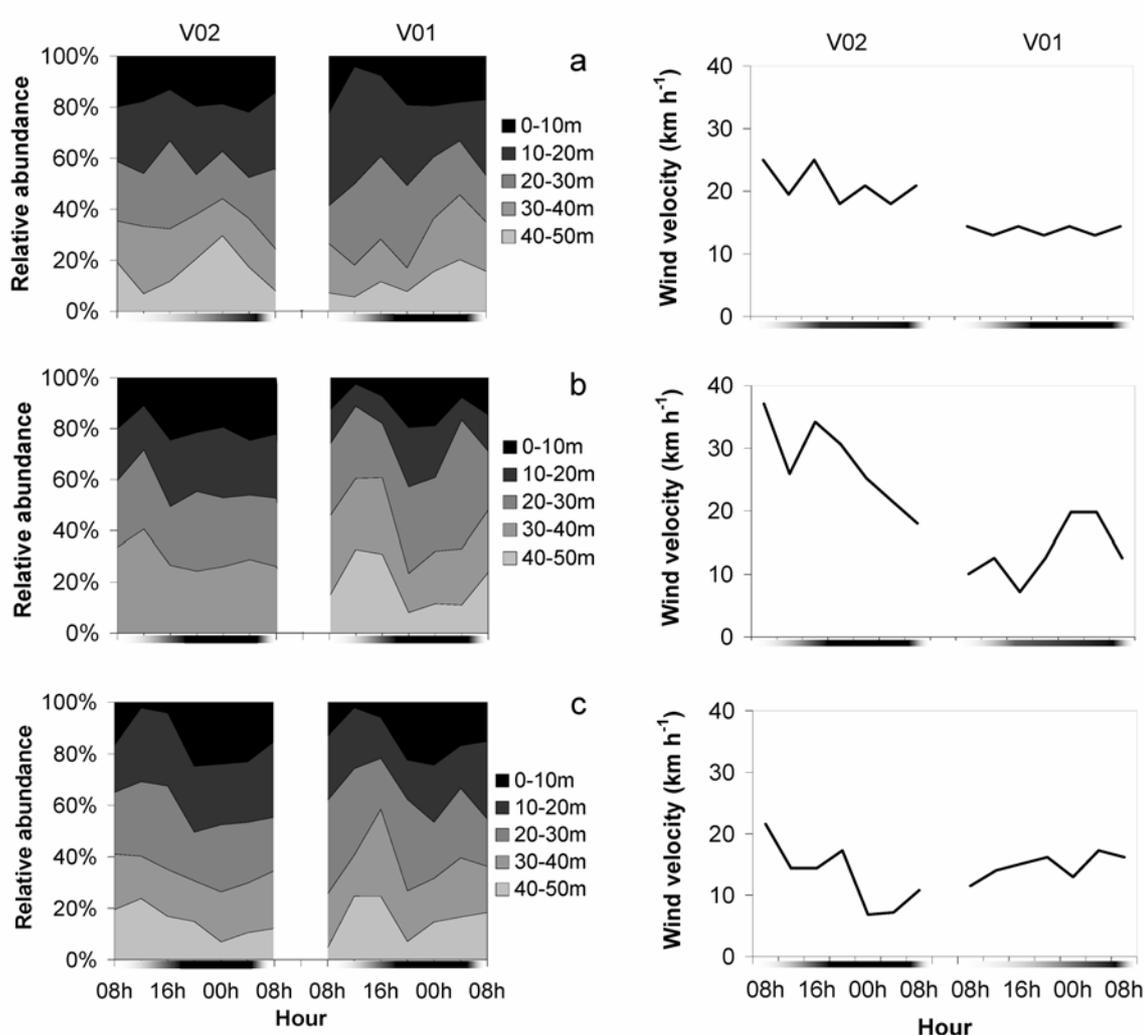


Fig. 23. Left: Distribution of relative abundances in the five depth layers during the 24-h cycles at the two sampling stations V01 and V02, during the three surveys: (a) April 2007, (b) July 2007 and (c) February 2008. Right: wind velocity variation during the same 24-h cycles on the two sampling stations V01 and V02. The black sectors on the X-axis represent night.

Table 7. Spearman correlation among the studied environmental parameters (LARV = larval abundance, SAL = Salinity, TEMP = temperature, Chl *a* = *in vivo* Chlorophyll-a, Dist pass = distance from pass, Dist east-reef = distance from eastern reef and WV = wind velocity) according to the three spatial scales studied (* indicate probability $p < 0.05$).

Scale		LARV	SAL	TEMP	Chl <i>a</i>	Dist pass	Dist east-reef	WV
Lagoon	LARV	1.00						
	SAL	0.04	1.00					
	TEMP	0.06	-0.06	1.00				
	CHLA	0.07	0.30*	0.37*	1.00			
	Dist pass	0.42*	0.03	-0.09*	0.08*	1.00		
	Dist east-reef	-0.37*	0.02	0.01	-0.16*	-0.85*	1.00	
	WV	0.04	0.17*	0.13*	0.12*	-	-	1.00
Transect	LARV	1.00						
	SAL	-0.39*	1.00					
	TEMP	0.02	-0.59*	1.00				
	CHLA	0.30*	-0.16	0.14	1.00			
	Dist pass	0.07	0.05	-0.26*	0.34*	1.00		
	Dist east-reef	-0.19	-0.06	0.24	-0.29*	-0.75*	1.00	
Vertical	LARV	1.00						
	SAL	-0.33*	1.00					
	TEMP	0.43*	-0.33*	1.00				
	CHLA	0.14*	0.01*	-0.14	1.00			

Bivalve species settlement patterns

P. margaritifera spat appeared largely under-represented on collectors, with a relative proportion of 1.6 % compared with 80.3 % and 18.1 % for the *P. maculata* and ‘other bivalves’, respectively (Tableau 6). *P. margaritifera* spat settlement on artificial collectors showed a low but significant difference ($p = 0.044$) between the two stations, with higher densities at V02 (data shown in Tableau 6). The maximum *P. margaritifera* spat recruitment was recorded at 5 m depth with a strong decrease below this layer (Fig. 22C). No significant seasonal difference was recorded at the V02 station, and maxima were recorded in April-May and February-March at V01.

P. maculata spat showed maximum density in the first 25 m (data not shown). No significant difference was recorded between stations ($p < 0.05$), with lower densities measured in August and higher during warm periods in April and February. ‘Other bivalves’ showed significantly lower density at 45 m (data not shown) with higher abundances at V02. The same seasonal trend was recorded at both stations, showing maxima during the first and third surveys.

DISCUSSION

Bivalve larvae abundance

Bivalve larvae occurred in the plankton of Ahe lagoon throughout each of the sampling periods. This constant presence of bivalve larvae is in agreement with the continuous reproductive patterns described for tropical bivalves (Pouvreau et al. 2000c). Average concentrations were however higher than values reported in other atoll lagoons. In their study of Tikehau lagoon (French Polynesia) Blanchot et al. (1989) reported a mean bivalve larvae concentration of 866 m^{-3} , ranging from 185 to 1935 m^{-3} . Concurrently, an average concentration of 2100 m^{-3} ranging from 300 to $35\,400 \text{ m}^{-3}$ was measured in the Takapoto lagoon (French Polynesia) (pers. comm. Garen). Moreover, the larval concentration in Ahe lagoon is very high compared with other ecosystems, like a coastal lagoon in southern Portugal where average bivalve larvae concentration is around 4700 m^{-3} (Chicharo & Chicharo 2000), or an inner-shelf off North Carolina where it is 9780 m^{-3} (Garland et al. 2002).

In addition to the processes responsible for larval survival (*e.g.* predation, export, starvation), both adult richness and abundance appear to be driving elements of larval abundance. In the Ahe lagoon, only the reared *P. margaritifera* stock numbers are known, and evaluated at 16.9×10^6 . This number does not take into account pearl oysters on collectors, which can be considered as breeders from the age of approximately 6 months to 1 year. Even though no data are available on the wild populations in the Ahe lagoon, 6 bivalve species could be considered according to their relative abundance in Polynesian atoll lagoons: *Arca ventricosa* (Lamarck, 1819), *Pinctada maculata*, *Crassostrea cucullata* (Born, 1778), *Spondylus varians* (Sowerby, 1829), *Chama iostoma* (Conrad, 1837) and *Tridacna maxima* (Röding, 1798). An evaluation of wild population broodstocks should be made in Ahe lagoon to evaluate the relative contribution of these species to the whole bivalve community. Our spat settlement measurement gives a first indication, with *P. maculata* appearing dominant as it accounts for almost 80 % of the total density. Nonetheless, species selectivity of collectors is unknown and it would be hazardous to draw any direct conclusion about wild stock from this result.

Large-scale distribution and dynamics

Atoll lagoons exhibit distinct hydrodynamics and hydro-biological characteristics (*i.e.* temperature, salinity and trophic state) compared with the surrounding ocean (Tartinville et al. 1997, Gonzalez et al. 1998). These features are closely linked to sea-lagoon communication, geomorphology of the reef rim and, therefore, to water residence time - defined as the ratio of lagoon volume to average water input rate (Andrefouet et al. 2001, Pagès & Andrefouet 2001). Renewal is driven by fluxes through the pass according to the tidal cycle, and through reef flat spillways according to swell conditions. In atoll lagoons, tide residual transport and direct influence on planktonic communities exhibit a general low pattern and are mostly confined to the vicinity of the pass (Tartinville et al. 1997). The Ahe lagoon has one pass and the reef rim has little water input from the open ocean (Andréfouët et al. 2001). The average flow rate through the rim was estimated at $731 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (from 342 to 1,563), giving a mean residence time of 34 days (Pagès & Andrefouet 2001). Ahe should be regarded as a deep lagoon, with a 50 m average depth and maximum depth over 70 m. In such deep lagoons, circulation patterns are mostly wind-driven, with surface circulation going downwind and a 'compensatory' upwind current of deep water (Atkinson et al. 1981). For example, Atkinson et al. (1981) reported a surface current velocity of $5\text{-}20 \text{ cm s}^{-1}$ in the Enewetak atoll lagoon, corresponding to about 2 % of the wind speed.

During our surveys, the variability of larval abundance appeared lower on the local scale than on the large scale and exhibited gradient shape along transects. This observation meant that interpretation mistakes due to small-scale patchy patterns were avoided. The larval abundance distribution appeared well-structured with a general pattern showing (i) a low concentration area in front of the pass, (ii) a high concentration area along the east reef rim and (iii) a more variable concentration area in the southwest sector. The diluting effect of the pass was obvious and corroborated by the negative correlation between larval abundances and distance from the pass. This large-scale pattern could be related to the broodstock distribution, as the majority of the cultivated broodstock is located close to the reef rim around the lagoon. The central part of the lagoon has deep waters, with few reefs suitable as adult habitat (Adjeroud et al. 2000, Pante et al. 2006). Lastly, the vertical distribution of bivalve larvae could explain some of the observed large-scale patterns. The majority of larvae were actually distributed in deep layers and were, therefore, subjected to the 'compensatory' upwind current leading to high larval concentration along the east-south-east reef rim.

We used median size to describe the bivalve larvae cohort structure. Median size is a general descriptor, since species identification was not available. However, it provides a first description of community composition through a combination of the developmental stage and species structure. A significant east-west gradient was revealed for the median size of bivalve larvae cohorts, showing higher values in the east sector. A similar large-scale pattern was described by Carleton & Doherty (1998) in the Taiaroa atoll lagoon. They described consistently different zooplankton assemblages in windward and leeward parts of the lagoon, which they interpreted as a result of both hydrodynamic circulation and species-specific behaviour. In our case, only species identification would allow us to distinguish whether this large-scale structure results from a heterogeneity in development or depends on species assemblage.

The hierarchical cluster analysis (HCA) allowed 4 groups of stations with similar abundance and median size patterns to be identified. However, HCA did not provide any explanation or interpretation, so the results need to be considered carefully. As our HCA analysis did not include weighting by location proximity, the spatial and temporal continuity of two-day step data used for the HCA may induce positive spatial autocorrelations (Schabenberger & Gotway 2005). The HCA makes the L01 station stand out in the lagoon. This area corresponds to a shallow area, with water depths around 25 m and a large pearl oyster stock. As revealed by the day-to-day recording, abundance variations appeared to be mostly sustained by punctual increases, which were dominant in sector A. These events were related to a decrease in median size and could then be linked to spawning events. However, they appeared with a delay that corresponded to the size boundary of the sampling method, which prevented eggs and very early larval stages from being gathered. The southwest zone can, therefore, be considered as a 'source area' for larvae, sustained by multiple 'spawning events' identified by the simultaneous increase in abundance and decrease in median size. Nevertheless, bivalve larvae abundance decreased rapidly after these 'spawning events' in L01 and reached lower values than in other areas, providing evidence of export. This west-to-east transfer through the southern part of the lagoon is supported by the delay of abundance rises described between sectors A and D. Furthermore, westward extension of the C and D groups shows evidence of transfers from the east to the west. A system like the two counter-rotating bodies of water described by Atkinson et al. (1981) in the Enewetak atoll lagoon, where the northern water body moves counter-clockwise and the southern one clockwise, could explain these east-west transfers without north-south communication. North-south communication was indeed restricted to the central part of the lagoon in our study. Complex

circulation due to fluxes through the pass and reef flat spillways could explain the complexity of this central sector and, especially, the apparent separation of the D sector.

Vertical structure and dynamics

The vertical heterogeneity of bivalve larvae abundance observed in Ahe atoll is in agreement with a previous study in the Takapoto lagoon, with maximum larval concentration at mid-depth (pers. comm. Garen). We also observed a day/night migration with nocturnal ascent and daytime descent. Similar patterns were described for bivalve larvae by Garland et al. (2002) in an inner-shelf of North Carolina (USA) and by Raby et al. (1994) in the Baie des Chaleurs, Quebec, Canada. Various stimuli were suggested that might explain the vertical swimming behaviour of bivalve larvae, like salinity or temperature discontinuity, light intensity, food availability or avoidance of predators (Raby et al. 1994, Knights et al. 2006). In Ahe lagoon, the vertical distribution appeared positively correlated with temperature and food concentration (*i.e.* Chl *a in vivo*). These results must be considered cautiously because correlations are not causal relationships. However, autotrophic communities and bivalve larvae seem to follow similar diel dynamics, apparently driven by light intensity, as suggested by the day/night pattern observed. This swimming behaviour is however hampered by windy conditions, probably due to water column homogenisation.

No specific pattern was observed in median sizes of larval cohorts during the 24-h cycles studied. Species-specific larval behaviour at this stage could instead be invoked to describe the vertical distribution (Baker 2003). Species identification should, therefore, provide information about the species-specific and/or development-stage behaviour.

Larval patterns related to environmental factors

Maximal larval concentrations were recorded during the warmest periods. As already mentioned, this pattern must largely be related to oyster broodstock reproductive activity that, despite continuous reproduction, reaches a maximum during warm periods (Pouvreau et al. 2000c). The spatial patterns described in our study showed significant heterogeneity, in agreement with the ‘multiple driving force hypothesis’ described by Pinel-Alloul (1995), and defined as the combination of biotic and abiotic factors controlling environmental heterogeneity. We demonstrated the primacy of abiotic factors controlling bivalve larvae heterogeneity at a large spatial scale and a greater importance of biological processes at

smaller scales. At the lagoon scale, bivalve larvae abundances were then positively correlated with the distance from the pass, indicating a significant diluting effect. In addition, abundances were negatively correlated with the distance from the eastern reef, which could partly be related to a hydrodynamic effect on retention. On the smallest scale, larval abundances were significantly correlated with temperature, salinity and food concentration, and exhibited vertical swimming behaviour leading to vertical structuring of abundances.

In our study, dealing with a small area with strict boundaries and with the larval stage as a biological unit, the broodstock distribution and reproductive dynamics also appeared to be important structuring factors. Reproductive pattern itself appeared closely linked to hydrobiological and/or meteorological events on a short time-scale, according to the synchronous ‘spawning events’ correlated with high wind occurrences recorded during the first and last surveys (Fig. 20). Bivalve molluscs are known to have stress-induced reproductive triggers (Fujikura et al. 2007). Windy conditions could, therefore, provide a physical stress factor that triggers reproduction by current modification, water mixing or the consequent modification of hydrobiological parameters (*e.g.* food concentration and/or availability).

***P. margaritifera* settlement variability**

Several studies indicate spatial and temporal variability of benthic invertebrate larvae settlement over a wide range of scales (Porri et al. 2008). Beside the substrate selection, most studies explain this temporal and spatial variation by two related factors: hydrodynamics and larval supply (Friedman & Bell 1999). In our case, significant spatio-temporal variations were found for the *P. margaritifera* spat settlement. The two collecting stations exhibited different patterns: the eastern sector showing no seasonal variation, but higher settlement performances, and the western stations showing a more seasonal pattern, with higher performances during warm periods. These observations could be related to the distribution of bivalve larvae cohorts on a large scale, with high concentrations in the east and a more variable southwest area under the influence of the pass. The larval phase of *P. margaritifera* has a duration of 3-4 weeks in the laboratory (Southgate & Beer 1997). Larvae could, therefore, be exported from the southwest sector to an area with higher residence time until they reach the competent stage necessary for settlement (Le Pennec et al. 2003). Higher larval median sizes found in the eastern part of the lagoon and east-to-west connectivity in the western part of the lagoon corroborate this hypothesis. As observed during the July-August survey, the windiest conditions coincided with lowest settlement westward and increasing

settlement eastward, indicating that windy conditions provide favourable circumstances for this transport.

In addition, vertical heterogeneity was found with maximum *P. margaritifera* settlement at 5 m depth, which is in agreement with previous studies and industry recommendations (Friedman & Bell 1999). However these observations differ from those made in Takapoto lagoon, where more than half of the wild stock was found in the 30-40 m depth layer (Zanini & Salvat 2000). Specific behaviour related to artificial substrates (*i.e.* collectors) might explain the characteristics of oysters in Ahe atoll, as chemical cues (*e.g.* biofilm coverage) and substrate type (*i.e.* deep colour, roughness) are key parameters determining attractiveness for settlement (Doroudi & Southgate 2002, Su et al. 2007), and may be depth-dependent. In addition, *P. margaritifera* spat appeared to be particularly under-represented, mainly in comparison with *P. maculata* spat. Inter-specific competition could, therefore, contribute to a part of the spatio-temporal variation in settlement on collectors.

CONCLUSION

Despite the low variability of hydrobiological parameters commonly assumed in atoll lagoons, we recorded significant heterogeneity of bivalve larvae abundances in the range of the spatio-temporal scales we examined. According to the ‘measured heterogeneity’ concept, defined as the product of the observer’s perspective (Pinel-Alloul 1995), bivalve larvae appeared (i) concentrated at mid-depth with nocturnal ascent and daytime descent, (ii) heterogeneously dispersed at the lagoon scale, (iii) submitted to day-to-day abundance variations and (iv) transferred between sectors of the lagoon. These transfers provide evidence for intra-lagoonal connectivity and, therefore, for potential source and sink sectors. According to the ‘functional heterogeneity’ concept (Pinel-Alloul 1995), which arises from the ecological interactions between ecological entities and their environment, we identified (i) the primacy of physical factors at a large spatial scale, with the diluting effect of renewal and large-scale hydrodynamic transfers, and (ii) the primacy of biological processes at smaller scales, showing larval swimming activity leading to vertical migrations positively correlated with food concentration. Small time-scale abundance variations also appeared to be driven by reproductive activity itself, correlated with meteorological conditions (*i.e.* windy periods). Finally, we demonstrated the positive relationship between bivalve larvae abundance and *P. margaritifera* settlement density. However, only species identification at larval stages should provide more information between small-scale larval patterns and spat settlement. In addition,

hydrodynamics measurements and modelling approaches should offer interesting perspectives for validating the physical patterns identified by larval tracking.

Acknowledgments

This study was funded by the Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (Ifremer) and the French Polynesian government (research delegation) with technical support of the Service de la Perliculture. Authors wish to express their gratitude to the Ifremer and Service de la Perliculture staff for their efficient help during sample collection. We also thank the Pa'umotu: the Maifano family and A. Bennett, for their effective assistance on Ahe atoll. We thank H. McCombie for her helpful comments and English revision.



CHAPITRE III

**Développement de l'hybridation *in situ* du gène 16S rARN pour
l'identification des larves de l'huître perlière à lèvres noires
(*Pinctada margaritifera*, L.)**

RÉSUMÉ DÉTAILLÉ

Dans le cadre de l'étude *in situ* des cohortes larvaires de l'huître perlière la principale limite réside dans l'identification spécifique de cette espèce dans le plancton. En effet, les larves de l'huître perlière *P. margaritifera* présentent des caractéristiques morphologiques très proches des autres espèces rencontrées dans les lagons et notamment de l'espèce appartenant au même genre : *Pinctada maculata* (Gould, 1850). Or, de récents travaux ont montré la limite des études morphologiques et des techniques d'immuno-marquage pour la discrimination de ces deux espèces.

L'objectif de cette étude est donc de développer une nouvelle méthode d'identification permettant de discriminer les deux espèces : *P. margaritifera* et *P. maculata*. Pour cela, nous nous sommes basés sur le récent développement d'une méthode d'hybridation *in situ* pour l'identification des larves d'espèces de bivalves de milieu tempéré. Cette méthode, non destructive, permet d'identifier les larves à partir du marquage coloré de sondes spécifiques hybridées au matériel génétique des larves.

Une sonde spécifique codant pour le gène 16S de l'ARN ribosomal de *P. margaritifera* a ainsi été identifiée. En parallèle, une sonde universelle codant pour le gène 18S de l'ARN ribosomal et une sonde non spécifique ont été identifiées et utilisées comme contrôles positif et négatif, respectivement. Après vérification de la spécificité des sondes par la technique du « dot-blot » sur des extraits d'ADN des deux espèces : *P. margaritifera* et *P. maculata*, la technique d'hybridation *in situ* a été appliquée sur des échantillons mono-spécifiques de larves des deux espèces à deux stades de développement (5 et 15 jours). Enfin, l'hybridation *in situ* a été appliquée à des échantillons présentant des proportions variables des deux espèces avec des larves âgées de 5 jours.

Le résultat des hybridations *in situ* sur les échantillons mono-spécifiques nous a permis de distinguer avec succès les deux espèces, au stade larve-D et larve évoluée (15 jours). Cependant, nous avons connu plus de difficultés pour identifier les larves évoluées, principalement du fait de l'épaisseur de leur coquille qui a rendu moins efficace l'étape de perméabilisation. Néanmoins, le marquage des larves aux deux stades de développement s'est avéré positif avec le même protocole d'hybridation. Les hybridations sur des échantillons bi-

spécifiques nous ont permis de discriminer les larves de *P. margaritifera* de celles de *P. maculata* et de retrouver les proportions attendues.

Nous disposons à présent d'une méthode d'identification spécifique des larves de l'huître perlière. Cette méthode, par son caractère non destructif, est un outil d'intérêt dans l'étude et le suivi des cohortes larvaires *in situ*. Elle permet en effet le dénombrement et l'identification des stades larvaires et rend possible les post-traitements tel que l'analyse bio-métrique.

Development of *in situ* hybridisation of 16S rRNA gene to monitor black-lip pearl oyster (*Pinctada margaritifera* L.) larvae

Y. Thomas^{1,2}, C. Belliard¹, P. Garen¹, Y. Gueguen¹, C. Montagnani¹

Aquaculture (in prep.)

¹ Ifremer, COP, BP 7004, 98719 Taravao, Tahiti, French Polynesia

² Ifremer, DPFOM LPI, Presqu'île du Vivier, 29840 Argenton, France

ABSTRACT: In French Polynesia, farming the black-lip pearl oyster (*Pinctada margaritifera* Linné 1758) to produce pearls has been a major industry since the 80s. The sustainability of this activity relies on spat collection and spat availability in the lagoons. However pearl oyster spats can be difficult to identify to evaluate stock evolutions. It is especially hard to distinguish pearl oyster larvae at a very early stage within the *Pinctada* genus. In the present study, a whole-larvae *in situ* hybridization technique has been developed that allows the discrimination of close pearl oyster larvae species found in the French Polynesian atolls. Using specific ribosomal 16S sequence, we were able to successfully differentiate between *P. margaritifera* and *Pinctada maculata* larvae at 5 and 15 days old. This is the first description of a non-destructive method allowing bivalve larvae discrimination within the same genus on those species. This result is a key-step required to develop the monitoring of *P. margaritifera* larval distribution in French Polynesian lagoons to increase spat collection efficiency and ensure a sustainable development of that activity.

INTRODUCTION

In French Polynesian atoll lagoons, the black-lip pearl oyster (*Pinctada margaritifera* L.) farming plays a major socio-economic role. The entire farming activity is sustained by the collection of black-lip pearl oyster juveniles on artificial collectors. However, the outputs of collecting are unpredictable in a spatio-temporal point of view (Brié, 1999) and pearl farms needs cannot always be satisfied. Like most of the bivalve species, pearl oyster exhibits a planktonic larval stage with a dispersal potential lead by biological and physical forces. The success of this larval phase depends on a wide variety of parameters and processes like

temperature, salinity, food availability or predation (Eckman 1996, Troost et al. 2009). To study these processes on selected species in the field, extensive sampling is required due to the dilute and patchy distribution of larvae both in space and time (Garland et al. 2002). Moreover, lagoon ecosystems possess a significant diversity of bivalve species (Pante et al. 2006) and the specific identification of larvae is often difficult, especially during the early stage (Abalde et al. 2003, Hendriks et al. 2005). Until recently, the only technique available for species identification was direct microscopic observation (Garland & Zimmer 2002) which appears efficient with morphologically distinguishable species but is also very time consuming when processing large samples. Current progresses highlighted the considerable interest of molecular identification of bivalve species by immunological (Abalde et al. 2003, Paugam et al. 2003) or quantitative PCR techniques (Bendezu et al. 2005, Vadopalas et al. 2006).

In French Polynesian atoll lagoons, the main difficulty lies in specific discrimination between *P. margaritifera* larvae and the other species of the *Pinctada* genus: *Pinctada maculata*. A recent study by Paugam *et al.* (2006) on the determination of *P. margaritifera* larvae, demonstrated the limit of morphometric approaches. They described the analysis of hinge characteristics as the only method available today which would ensure identification of the *P. margaritifera* larvae with however an expensive and time consuming method. Moreover, immunological technique appeared limited to properly distinguish these two species (Garen *et al.* personal communication). A novel identification method on the larval stage of temperate bivalve species by *in situ* hybridisation on the whole larvae has been recently described (Le Goff-Vitry *et al.* 2007, Pradillon *et al.* 2007). This technique has the advantage to preserve the larval morphology allowing post-treatments like biometric measurements and appeared to be more specific than immunological techniques applied on planktonic samples.

In the present study, we adapted this whole-larvae *in situ* hybridisation method for identification of the black-lip pearl oyster larvae.

MATERIALS AND METHOD

A *P. margaritifera* specific ribosomal 16S DNA probe was designed from GenBank entries. The 16S rRNA gene is described as the most commonly used and has been reported to be useful when analysing species and populations (Bendezu *et al.* 2005). In addition, a universal ribosomal 18S DNA positive probe and a cloning vector-derived (PCR[®]II-TOPO[®])

none-specific probe were designed and used as controls. A dot-blot test was realized to confirm the probe specificity. *In situ* hybridization technique was then applied on mono-specific samples of *P. margaritifera* and *P. maculata* larvae at two development stages: 5 days and 15 days old. Finally, *in situ* hybridization was applied on mixed samples of the two species.

Larvae sampling and fixation

P. margaritifera and *P. maculata* larvae were obtained from experimental rearing conducted at the Ifremer center (Vairao, Tahiti, French Polynesia). Spawning was achieved with a thermal shock applied on breeders drawn from atoll lagoons. A multi-parental pool of trochophore larvae was introduced into rearing tanks and fed with cultured algae (*i.e.* *Isochrysis affinis galbana* and *Chaetoceros sp. jonquieri*) until the fifth and fifteenth days of development corresponding to D-stage and umbo-stage larvae, respectively (Doroudi & Southgate 2003). At these two stages, larvae were sampled with a 40- μ m mesh. Samples were then fixed with ethanol 72% and stored at 4°C for *in situ* hybridisation (ISH) experiments.

Design and labelling of DNA probes

P. margaritifera 16S specific probe

P. margaritifera specific probes used for ISH or dot-blot experiments were designed based on the alignment of *P. margaritifera* and *P. maculata* 16S rRNA gene sequences available on databases (Genbank AB214436 and AB214440, respectively). Forward (pmarg16S-1F, Fig. 24) and reverse (pmarg16S-3R) primers specific to the *P. margaritifera* sequence were synthesized and used (0,2 μ M final) in PCR reactions using the iQTM Supermix (BIO-RAD) and *P. margaritifera* mantle cDNA as template. The 201 bp PCR products generated were purified (« mini Quick spin columns », Roche Diagnostics) and further DIG-labelled.

Control probes

For positive control probe (Uni-18S), universal 18S rRNA primers (Uni1304F and Uni1670R, Fig. 24) found in the literature were used (Larsen, 2005). *P. margaritifera* mantle cDNA was submitted to amplification using 40 cycles consisting of 30 sec at 94°C, 30 sec at 60°C, and 1 min at 72°C in 200 μ M dNTP, 1 x PCR buffer, 2 mM MgCl₂, 0.5 μ M of each

primers, and 1 unit of Taq DNA polymerase (Promega). The PCR product (367bp) was purified and labelled by PCR.

For negative control (M13, Fig. 24), purified M13 PCR products (243 bp) using the cloning vector pCR[®]II-TOPO[®] (Invitrogen) as template were DIG-labelled.

Probe labelling

Probes were labelled by PCR in presence of DIG-dUTP (0.7 mM) in the PCR reaction mixture containing specific or control primers (0,2 µM final) and 2 µl of previously purified PCR fragment as well as a mix of dGTPs-dCTPs-dATPs (200 µM each final), dTTPs (130 µM final), and Taq polymerase (Promega, 2.5u). After DNA denaturation at 94°C for 5 min, 35 cycles were run with an MJ-Research thermocycler as follows: 94°C for 30s; 55°C for 30s; 72°C for 45s ended by a final elongation step at 72°C for 10 min.

Dot-blot test

1µg of genomic DNA extracted from *P. margaritifera* and *P. maculata* larvae as well as specific PCR products (Pmarg16S, Uni-18S and M13) were dotted onto a nylon membrane (Hybond-N membranes- Amersham Pharmacia Biotech) and probed using DIG-labeled DNA probes. Hybridizations were performed overnight at 42°C in 50% formamide, 5X SSC, 1% N-Lauryl Sarcosine and 10% Blocking reagent Blotto (Roche Molecular Biochemicals), followed by washing in decreasing concentrations of SSC buffer. The detection steps were performed according to manufacturer's instructions (DIG nucleic acid detection kit, Roche Molecular Biomedicals).

***In situ* hybridisation analyses**

Larvae were first rehydrated 1 hour at 4°C in a Tris Buffered Saline - 0,1% Tween 20 (TBS-T) solution containing 50% of Ethanol 75% and then rinsed twice in TBS-T. Larvae were then sampled into 24-well plates. Samples were treated with proteinase K (10 µg/ml) in TE buffer (Tris 50 mM, EDTA 10 mM) at 37°C for 20 min and rinsed twice with TBS-T. Whole-larvae were pre-hybridised for 40 min at 65°C, using prewarmed hybridisation buffer (4x SSC, 50% formamide, 100 µg/mL yeast tRNA, 0,1 mg/ml salmon sperm DNA, 0.1% Tween 20, 1.5% Blocking reagent Blotto (Roche Molecular Biochemicals), 5mM EDTA. Probes and samples were denatureated 10 min at 95°C and 70°C, respectively. Pre-

hybridisation solution was then replaced with 300 µl of the same buffer containing 20µl of the digoxigenin-labeled probes and finally incubated overnight at 52 °C for hybridisation. The samples were washed successively 3 times with 2X SSC, 2 times with prewarmed at 42°C and twice in 0.4X SSC. The detection steps were performed according to manufacturer's instructions (Dig nucleic acid detection kit, Roche Molecular Biomedicals). After 2hrs incubation in detection solution, reactions were stopped by washing the samples extensively in washing buffer. Observations were realized using a DM4000B, Leica microscope.

RESULTS

Probe design

In order to unambiguously identify *P. margaritifera* whole-larvae, and discriminate them from the closest *Pinctada* species found in the Polynesian atolls, *P. maculata*, we designed a probe based on the alignment of the two 16S rRNA gene found on databases (Fig. 24A). The alignment showed that the two sequences are not 100% identical (82%) and consequently revealed sequence stretches specific to *P. margaritifera* upon which probe primers were designed. For positive control probes, we used a set of universal primers designed upon the 18S rRNA gene sequence (Fig. 24B). The alignment of the two oysters 18S rRNA gene sequences shows that the sequences ranging between those two primers are 100% identical. The negative control probe was generated using a standard cloning vector sequence which sequence should not be found in our target organisms. Primers used for dot-blot and whole-larvae *in situ* hybridisation experiments are summarized in Tableau 8.

Table 8. Primers used for dot-blot and whole-larvae *in situ* hybridisation experiments.

Probe name Probe size (bp)	Primers	Sequence	reference
Pmarg-16S 201	pmarg16S-1Forward	CTC TTC TGT AGT TTA GCTT	Genbank AN AB214436
	pmarg16S-3 Reverse	TTC CCC ACA CTT GGT CGA AAA	
Uni-18S 367	uni1304 Forward	TTA GTT GGT GGA GCG ATT T	Larsen, 2005
	uni1670 Reverse	TAG CGA CGG GCG GTG TG	
M13 243	M13(-20) Forward	CTG GCC GTC GTT TTA C	pCR®II-TOPO® www.invitrogen.com
	M13 Reverse	CAG GAA ACA GCT ATG AC	

A

		Pmarg16S-1F	
Pmarg16S	GGGCGTGCATGAA-GTATCAACGAGGGAGAAACTGT	CTCTTCTGTAGTTTAGCTTAAATT	176
Pmac16S	GGGCGTGCATGAATGTATTTACGTGGGAGAAACTGTCTCTTTTTCGCG--TAGCTTAAATT		178
	*****	*****	*****
Pmarg16S	GAATTCTAAGTGAAGTTGCTTAGATGTAGTCAAAGACGATAAGACCCCGTGCAACTTAA		236
Pmac16S	GAACTCCAAGTGAAGTTGCTTAGGGTGTCTCAAAGACGAGAAGACCCCG-GCAGTTTAA		237
	*** ** *****	*****	*** **
Pmarg16S	TTTAAGTGAAGAGATTTTCGGGATGATTTAGCTGGGGAAGCTGAGAAAAGAGAG---		292
Pmac16S	CTTAAGGAAAAAGAGATTTTGTGATAGATTGGCTGGGGCAGCAGGAGAATAAGAAAACC		297
	****	*****	*****
		Pmarg16S-3R	
Pmarg16S	---CTTTTTCAAATCTT--TTAAAAGGACACCTTGAGAGCTGG	TTTTCGACCAAGTG	346
Pmac16S	TTCTCTCTTCAAAGTGCAGATGAAGAACGACGGTTTAAAGAGCTAGCAA--GGCTAATCA		355
	* *****	* * * * *	* * * *
Pmarg16S	TGGGGA-AAGTTACGCCGGGGTAAACAGGACGGTTTAAAATTGAGTTGGTATCGGTTTT		405
Pmac16S	AGGGGGCGAGTTACGCCGGGGTAAACAGGACGGTCTTAAAGTGGAGCACATATCGGCTTT		415
	****	*****	*****

B

		Uni1304F	
Pmarg18S	GAGCTCTTTCTTGATTTCGGTGGGTGGTGGTGCATGGCCGTTCT	TTAGTTGGTGGAGCGATT	1306
Pmac18S	GAGCTCTTTCTTGATTTCGGTGGGTGGTGGTGCATGGCCGTTCT	TTAGTTGGTGGAGCGATT	1320
	*****	*****	*****
Pmarg18S	TGTCTGGTTAATTCCGATAACGAACGAGACTCTAGCCTACTAAATAGTTCGCCGATCACA		1366
Pmac18S	TGTCTGGTTAATTCCGATAACGAACGAGACTCTAGCCTACTAAATAGTTCGCCGATCACA		1380
	*****	*****	*****
Pmarg18S	AATGCTGTTCGGCGCAACTTCTTAGAGGGACAAGTGGCGTTTAGCCACACGAGATTGAGC		1426
Pmac18S	AATGCTGTTCGGCGCAACTTCTTAGAGGGACAAGTGGCGTTTAGCCACACGAGATTGAGC		1440
	*****	*****	*****
Pmarg18S	AATAACAGGTCTGTGATGCCCTTAGATGTTTCGGGGCCGACGTGCGCTACACTGAAGGCA		1486
Pmac18S	AATAACAGGTCTGTGATGCCCTTAGATGTTTCGGGGCCGACGTGCGCTACACTGAAGGCA		1500
	*****	*****	*****
Pmarg18S	TCAACGTGTCTGTCCCCTGGCCCGAGAGGGTTGGGTAACCCGTTGAACCGCCTTCGTGCT		1546
Pmac18S	TCAACGTGTCTGTCCCCTGGCCCGAGAGGGTTGGGTAACCCGTTGAACCGCCTTCGTGCT		1560
	*****	*****	*****
Pmarg18S	AGGGATTGGGGCTTGAATTATTCCCATGAACGAGGAATCCAGTAAGCGCGAGTCAT		1606
Pmac18S	AGGGATTGGGGCTTGAATTATTCCCATGAACGAGGAATCCAGTAAGCGCGAGTCAT		1620
	*****	*****	*****
		Uni1670R	
Pmarg18S	AAGCTCGCGTTGATTACGTCCCTGTCCTTTGTACACACCGCCGTCGCTACTACCGATTG		1666
Pmac18S	AAGCTCGCGTTGATTACGTCCCTGTCCTTTGTACACACCGCCGTCGCTACTACCGATTG		1680
	*****	*****	*****

Fig. 24. Sequence alignments of *P. margaritifera* and *P. maculata* 16S (A) and 18S rRNA gene (B) sequences (Genbank AN 214436/AN 214451 and 214440/214455.1, respectively) used for probes design using the clustal W2 program. Primers used to generate the Pmarg16S or Uni-18S probes are outlined. * means that the nucleotides in that column are identical in all sequences in the alignment. Gaps introduced to improve the alignments are shown as dash lines. Nucleotide numbers are indicated on the right side of the alignments.

Probes specificity was assayed using a dot-blot experiment on genomic DNA extracted from *P. margaritifera* and *P. maculata* larvae as well as PCR products used for probe labelling as controls: Pmarg 16S-1F/3R and M13 forward and reverse (Fig. 25). The Pmarg-16S probe showed a specific hybridization, with a positive signal on *P. margaritifera* products and no cross-hybridisation on both gDNA and control PCR products. Uni-18S probe appeared as a good positive control, showing cross-hybridisation on the two species products. Finally, M13 probe appeared as a good negative control, no hybridisation signal being noted on the two species DNA products.

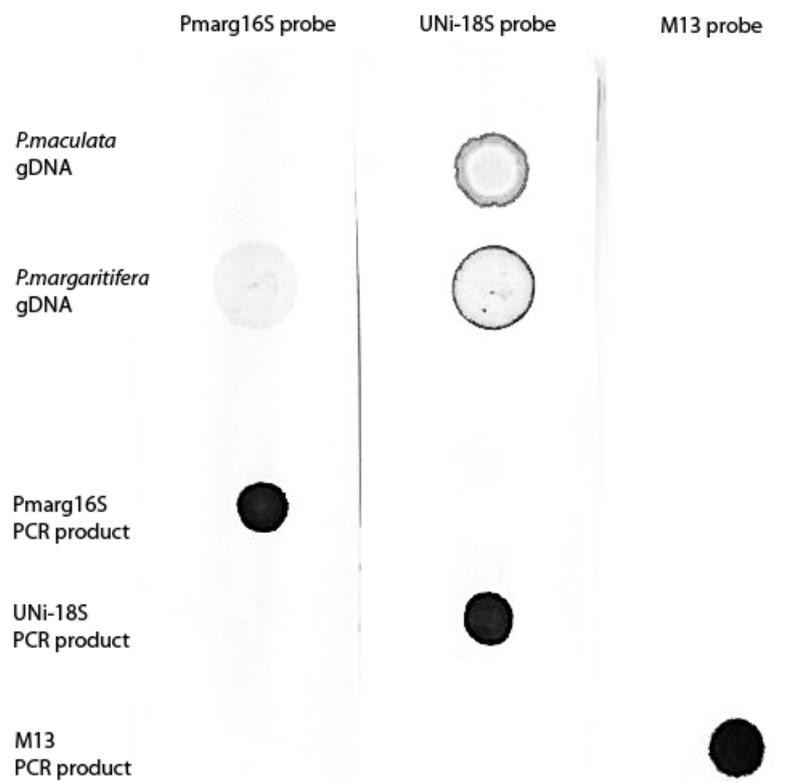


Fig. 25. Probe specificity tests by dot-blot. Nylon membranes were independently hybridized with Pmarg-16S or Uni-18S as a positive control, M13 as a negative control. Target DNA dotted are indicated on the left. Pmarg PCR product refers to the Pmarg16S-1F and Pmarg16S-3R amplification product used to label the Pmarg16S probe; M13 PCR product refers to the M13(-20) forward and M13 reverse amplification product used to label the negative control probe.

***P. margaritifera* whole-larvae ISH identification**

Mono-specific samples

Designed probes were evaluated in ISH experiments on both *P. margaritifera* and *P. maculata* larvae at two different ages: J-5 corresponding to a very early planktonic stage (D

stage) and J-15 corresponding to an evolved umbo stage (Fig. 26). Both *P. margaritifera* and *P. maculata* larvae were strongly hybridised by the universal probe (Uni-18S) while no signal was detected with the non-specific (M13) probe. The Pmarg-16S probe showed a specific hybridisation signal on *P. margaritifera* larvae of both ages and no signal on *P. maculata* larvae.

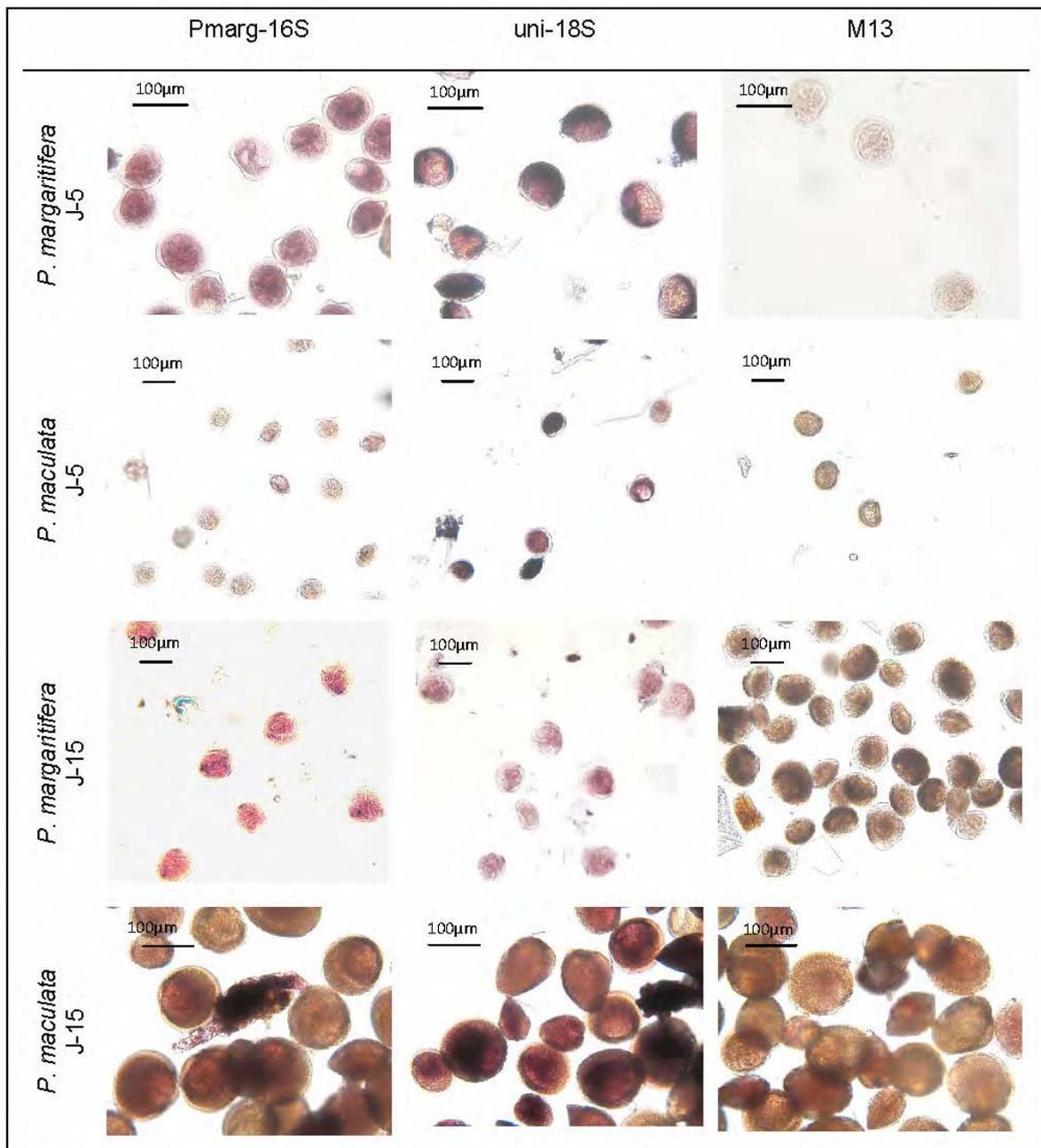


Fig. 26. *In situ* hybridisation probe specificity testing on mono-specific larvae samples of different ages. *P. margaritifera* specific probe (Pmarg-16S), positive control probe (Uni-18S) and negative control probe (M13) were applied on *P. margaritifera* and *P. maculata* larvae at two ages: J-5 and J-15. Bars for scale are presented on the pictures.

Bi-specific samples

The same approach was applied on bi-specific samples. We serially diluted *P. margaritifera* J5 larvae in *P. maculata* J5 larvae samples to obtain 5 different concentrations: 100% *P. margaritifera* larvae, 75% *P. margaritifera* larvae, 50% each and 25% *P. margaritifera* larvae (Fig. 27). In two independent, the Pmarg16S probe specifically identified the *P. margaritifera* larvae in all samples observed experiments with respect to the expected proportions (χ^2 test; $p < 0.0001$, Fig. 28). Only a small part of the larvae appeared uncolored in the 100% *P. margaritifera* sample.

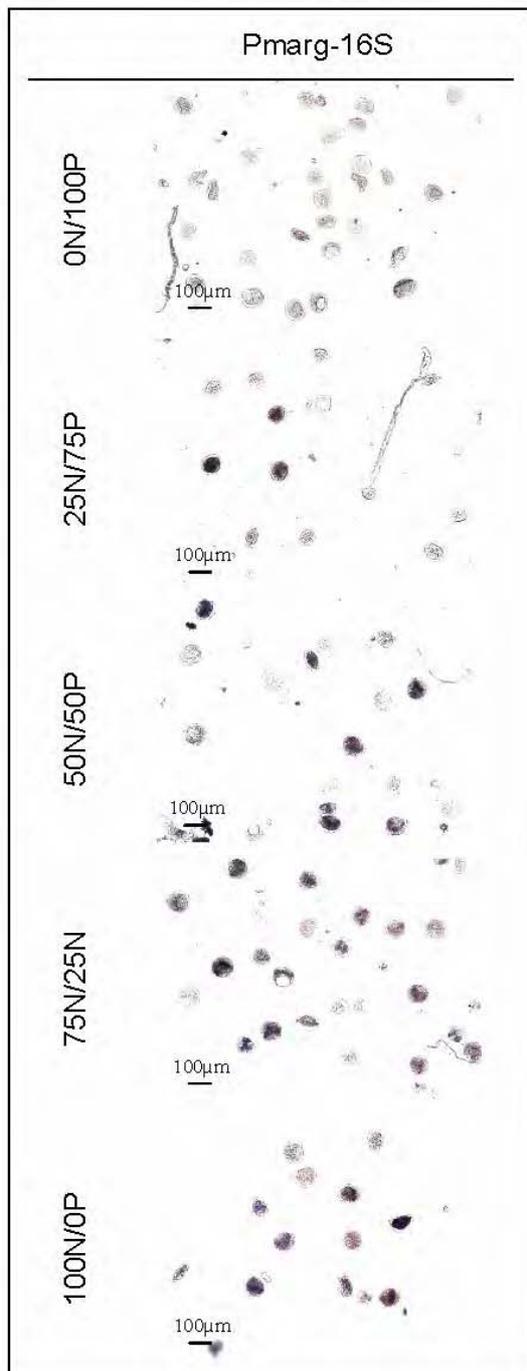


Fig. 27. *P. margaritifera* larvae specific identification in bi-specific samples. Various *P. margaritifera* vs *P. maculata* larvae concentration samples containing 2000 larvae each were tested through *in situ* hybridisation with Pmarg16S specific probe. These analyses are representative of the observations made in two independent experiments.

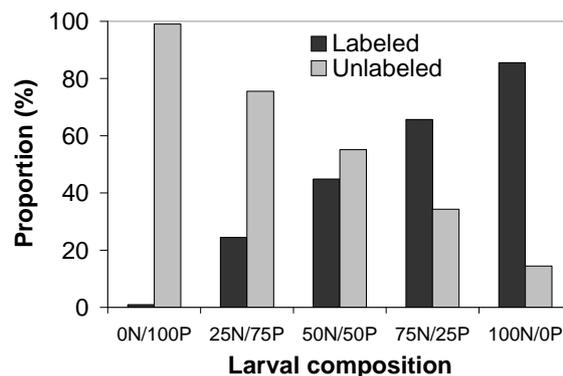


Fig. 28. Enumeration of labeled and unlabeled larvae in bi-specific samples of *P. margaritifera* (N) and *P. maculata* (P) tested through ISH with Pmarg16S specific probe according to five different proportions: 0N/100P, 25N/75P, 50N/50P, 75N/25P and 100N/0P, respectively.

DISCUSSION

In situ hybridisation (ISH) has been reported as a reliable identification tool for bivalve larvae (Le Goff-Vitry et al. 2007, Pradillon et al. 2007). The whole-larvae colorimetric ISH method is non destructive and allows an identification at the species level, without damaging morphology which helps in providing information on the size and shape of labelled larvae. However, as reported by Pradillon et al. (2007), ultrastructural details of the larval shell might be lost, mainly at the earlier stages in our case. This whole-larvae identification technique appeared also as an interesting method for target enumeration compared to the quantitative PCR methods, which present some bias related to the individual cell number, PCR inhibitors or manipulation errors (Vadopalas et al. 2006).

Ribosomal genes are the most commonly used for diagnostics and phylogenetic studies according to their high level of conservation through animal kingdom (Bendezu et al. 2005). Within the mitochondrial genome, the 16S ribosomal DNA (16S rDNA) gene is commonly used (Evans et al. 1998, Lindeque et al. 1999) and has been reported to be useful when analysing species and populations (Garland & Zimmer 2002). In addition, mitochondrial genes are known to evolve more rapidly than nuclear ones allowing the discrimination species of the same genera compared to the nuclear 18S rDNA which evolves slowly and has been used to resolve deep branching orders (Pradillon et al. 2007). In the present study we used a 16S rRNA gene probe to discriminate the two oysters larvae of the same genera: *Pinctada margaritifera* and *Pinctada maculata*, which present very closed morphological

characteristics (Paugam et al. 2006). We successfully distinguished the two species on both D-stage and evolved larvae. However more difficulties were observed on evolved stages mainly due to the stronger and thicker shell who makes less efficient the permeabilisation step (Pradillon et al. 2007). Nonetheless, the Pmarg-16S labelling on J-15 larvae, allowed specific identification of evolved stage with the same ISH protocol used for earlier stage.

The bispecific experiments showed our capability to successfully discriminate *P. margaritifera* larvae from *P. maculata* larvae with respect to different proportions. We are thus now capable of identifying *P. margaritifera* larvae and also to enumerate them in a mixed species sample. That gives a new way for *in situ* larval monitoring.

Species identification is one of the major technical limitation of researches that focus on the role of larval stage in population, community and ecosystems ecology (Garland & Zimmer 2002). ISH is an interesting tool that gives new opportunities to access the monitoring of *P. margaritifera* larval development and dispersal in French Polynesian lagoons and moreover in their entire distribution area. This first step in the study of the black-lip pearl oyster larval ecology will enable to better understand factors affecting larval growth and dispersal and then to provide information to increase spat collection efficiency to ensure a sustainable development of that activity.



CHAPITRE IV

**Application d'un modèle bioénergétique de croissance à la larve
de l'huître perlière (*Pinctada margaritifera*, L.)**

RÉSUMÉ DÉTAILLÉ

Les modèles bioénergétiques de croissance constituent des outils d'intérêt pour l'étude de l'effet des paramètres environnementaux sur le développement et la survie des larves de bivalves et à terme pour l'identification des zones et périodes de fixation privilégiées. Le modèle utilisé dans cette étude répond à la théorie du budget d'énergie dynamique (DEB). Il s'agit d'un modèle générique qui s'attache à décrire les flux d'énergie dans un organisme, de l'acquisition à l'utilisation pour la croissance, la maintenance, le développement et la reproduction en fonction de deux variables de forçage que sont la température et la concentration en nourriture. Ce modèle a été appliqué au stade adulte de nombreuses espèces de bivalves et plus récemment au stade larvaire de l'huître *Crassostrea gigas* (Rico-Villa et al. 2009).

Dans ce contexte, les objectifs de cette étude sont (1) d'adapter le modèle DEB à la larve de l'huître perlière, (2) de valider le modèle sur des données de croissance obtenues dans différentes conditions et (3) d'appliquer le modèle pour évaluer l'impact des variations spatio-temporelles de l'environnement, mesurées dans le lagon d'Ahe, sur les performances de croissance et le collectage de l'huître perlière. Les paramètres spécifiques du modèle, qui gouvernent la fonction d'ingestion, l'effet de la température et l'allométrie entre la longueur et le bio-volume des larves ont été déterminés à partir d'expérimentations et de données de la littérature. Les données de croissance utilisées pour la validation du modèle sont extraites de trois conditions : en élevage avec des algues de culture, en élevage avec du plancton naturel et sur la croissance d'une cohorte sauvage.

Les simulations de validation reproduisent correctement les croissances observées dans les trois conditions avec un forçage par la température et la concentration en chlorophylle-a. Seul le paramètre de demi-saturation, X_k qui est considéré comme le dernier paramètre libre du modèle DEB, a nécessité un ajustement en fonction du type de milieu considéré. Cette modification tient à la qualité de la ressource trophique qui apparaît différente entre les conditions d'élevage.

Le caractère générique du modèle DEB a été confirmé, la modification de quatre paramètres primaires, définis dans la théorie comme spécifiques, permettant d'adapter avec

succès le modèle au stade larvaire de l'espèce *P. margaritifera*. D'autre part, nous avons pu extraire le caractère adaptatif sous-jacent à la modification de ces paramètres. Les larves de *P. margaritifera* montrent en effet la capacité d'exploiter de faibles concentrations en nourriture ainsi qu'une gamme de tolérance thermique restreinte correspondant aux conditions hydro-biologiques rencontrées dans les eaux tropicales oligotrophes caractérisant l'aire de répartition de *P. margaritifera*. Une première application du modèle nous a permis par ailleurs de faire un état des lieux de l'influence du milieu sur les capacités de croissance des larves de *P. margaritifera* dans le lagon perlicole d'Ahe. Il en ressort l'effet prépondérant de la structuration verticale de la ressource trophique sur le déterminisme des variations spatiales de croissance des larves. Dans les conditions hydro-biologiques mesurées au cours de la période considérée, la probabilité de fixation des larves apparaît relativement faible. En effet, en considérant une dispersion de taille de type normale avec un écart type de 15 %, en moyenne 3 % des individus d'une cohorte atteint le stade pédi-véligère au bout de 29 jours de développement.

Dans cette application du modèle *in situ* nous faisons l'hypothèse théorique d'une absence de dispersion. Le couplage de ce modèle avec un modèle de transport larvaire apparaît donc comme une perspective d'intérêt pour la prévision des traits de vie des larves dans le lagon et *in fine* pour la prévision spatio-temporelle des fixations de l'huître perlière.

Application d'un modèle bioénergétique de croissance à la larve de l'huître perlière (*Pinctada margaritifera* L.)

Y. Thomas^{1,2}, P. Garen¹, S. Pouvreau²

Ecological Modelling (en préparation)

¹ Ifremer, COP, BP 7004, 98719 Taravao, Tahiti, French Polynesia

² Ifremer, DPFOM LPI, Presqu'île du Vivier, 29840 Argenton, France

Résumé : La théorie du budget d'énergie dynamique (DEB) permet d'établir un modèle générique qui s'attache à décrire les flux d'énergie dans un organisme, de l'acquisition à l'utilisation pour la croissance, la maintenance, le développement et la reproduction, en fonction de deux variables de forçage que sont la température et la concentration en nourriture. Nous avons appliqué ce modèle à la phase larvaire de l'huître perlière *Pinctada margaritifera* var. *cumingii* (Linné 1758) afin d'évaluer l'impact des variations spatio-temporelles du milieu lagunaire sur sa capacité de développement. Les paramètres spécifiques du modèle, qui représentent la fonction d'ingestion, l'effet de la température et l'allométrie entre la longueur et le bio-volume des larves sont déterminés à partir d'expérimentations et de données de la littérature. La modification de ces paramètres nous a permis d'extraire le caractère adaptatif sous-jacent, les larves de *P. margaritifera* montrant une bonne capacité à exploiter de faibles concentrations en nourriture, ainsi qu'une gamme de tolérance thermique restreinte correspondant aux conditions hydro-biologiques rencontrées dans les eaux tropicales oligotrophes caractérisant son aire de répartition. Les simulations de croissance montrent un bon ajustement avec les observations, dans différentes conditions d'élevage avec des algues de culture ou avec du plancton naturel et sur la croissance d'une cohorte sauvage. Enfin, une première application du modèle permet de mettre en évidence l'effet prépondérant de la structuration verticale de la ressource trophique sur le déterminisme des variations spatiales de croissance des larves dans un lagon perlicole.

Mots-clefs : Modèle de croissance, Budget d'énergie dynamique, Larve, *Pinctada margaritifera*, lagon d'atoll

INTRODUCTION

La perliculture tient une place économique et sociale majeure en Polynésie Française (83 M€ à l'export et environ 5000 emplois). Cette activité repose sur la production d'une seule espèce : l'huître perlière à lèvres noires (*Pinctada margaritifera cumingii*, Linné 1758). Or, l'approvisionnement en juvéniles des fermes sur 30 îles et atolls perlicoles dépend entièrement de la collecte naturelle de naissain sur supports artificiels, pratiquée dans une quinzaine d'atolls seulement. Cette collecte est réalisée de manière empirique. La variabilité spatio-temporelle des rendements en naissain sur collecteurs est très élevée (Brié 1999) et la demande n'est pas toujours satisfaite localement. Cette situation a justifié, avec l'essor de la perliculture, des transferts significatifs d'huîtres entre les îles avec des conséquences négatives : mélange des populations provoquant la diminution de leur diversité génétique (Arnaud-Haond et al. 2003), dissémination d'épibiontes envahissants et risque de transmission d'agents pathogènes. Afin d'améliorer les rendements de collecte par les professionnels et de palier les variations spatio-temporelles des fixations, il apparaît donc nécessaire de mieux comprendre les facteurs qui affectent le succès du développement larvaire et *in fine* celui de la fixation.

Outre les paramètres « internes », génétiquement induits tels que la capacité de nutrition ou les processus métaboliques (Pace et al. 2006), la croissance et survie des larves de bivalves dépendent d'interactions complexes entre la physiologie, les conditions environnementales et la disponibilité en nourriture (Eckman 1996, Doroudi et al. 1999, Powell et al. 2002, Hofmann et al. 2004). La variabilité des paramètres environnementaux et notamment de la disponibilité en nourriture peuvent ainsi affecter la croissance, le succès de la métamorphose et la survie par un ralentissement de la croissance augmentant les risques de prédation (Hofmann et al. 2004). L'étude de la survie et du développement larvaire *in situ* apparaît cependant très difficile, d'une part du fait de l'important effort d'échantillonnage imposé par le caractère dispersif de la phase larvaire pélagique (Scheltema 1986, Levin 1992) et d'autre part à cause de la difficulté d'identification spécifique des larves (Garland & Zimmer 2002). Ainsi, les modèles de croissance constituent une alternative intéressante pour l'étude de l'effet des paramètres environnementaux sur le développement et la survie des larves de bivalve. Ils doivent permettre de mieux identifier les zones et les périodes de fixation privilégiées (Deksheniaks et al. 1993, Hofmann et al. 2004, Powell et al. 2004).

Le modèle DEB (Kooijman 2000) a été développé et appliqué à la croissance des adultes de nombreuses espèces de bivalves (Vanharen & Kooijman 1993, Bacher & Gangnery 2006,

Casas & Bacher 2006, Pouvreau et al. 2006, van der Veer et al. 2006, Bourlès et al. 2009, Rosland et al. 2009). Ce modèle générique s'attache à décrire les flux d'énergie dans un organisme, de l'acquisition à l'utilisation pour la croissance, la maintenance, le développement et la reproduction en fonction de deux variables de forçage que sont la température et la concentration en nourriture. Les travaux de Rico-Villa et al. (2009) ont récemment établi un modèle décrivant la croissance de la phase larvaire de l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), sur la base de la théorie du budget d'énergie dynamique (DEB).

Dans ce contexte, l'objectif de notre étude est de calibrer et valider un modèle de type DEB pour la phase larvaire de l'huître perlière *P. margaritifera* afin d'évaluer l'impact des variations spatio-temporelles de l'environnement lagunaire sur les capacités de développement des larves. Le modèle est construit sur la base du modèle de Rico-Villa et al. (2009). Pour cela, des expérimentations ont permis d'ajuster les paramètres spécifiques des larves de *P. margaritifera*, notamment la fonction d'ingestion et la relation d'allométrie liant la longueur au volume. Enfin, après validation, le modèle est appliqué sous différentes conditions de température et nourriture enregistrées dans le lagon de l'atoll perlicole d'Ahe (archipel des Tuamotu) et l'impact sur les performances de croissance des larves est évalué.

MATERIEL ET METHODES

Après la description des grands principes d'acquisition et d'allocation de l'énergie et leur formulation dans le modèle DEB, nous nous attacherons à présenter les méthodes d'acquisition des paramètres spécifiques. Nous présenterons enfin les données de croissance larvaire utilisées pour la validation du modèle et les variables de forçage (température, nourriture) utilisées pour l'application du modèle.

Formulation du modèle DEB

Le modèle de budget d'énergie dynamique (DEB) utilisé dans cette étude est développé sur la base de la théorie DEB (Kooijman 2000), appliquée au stade larvaire selon Rico-Villa et al. (2009). Le modèle DEB distingue trois stades de vie : 1) l'embryon, qui ne se nourrit pas et ne se reproduit pas ; 2) le juvénile, qui se nourrit mais ne se reproduit pas ; 3) l'adulte, qui se nourrit et se reproduit. Le stade larvaire, à partir de la larve-D, correspond au stade juvénile.

Le modèle DEB s'attache à décrire la dynamique de croissance des larves selon trois équations différentielles représentant la dynamique de trois variables d'état (Fig. 29) : la croissance du bio-volume structural (tissus somatiques) E_V , la dynamique de l'énergie de réserve E et la dynamique de l'énergie allouée au développement pour atteindre le stade adulte, E_R , qui correspond à l'énergie supplémentaire nécessaire à l'acquisition de la complexité, comme le développement de la tache ocellaire du pied ou des branchies.

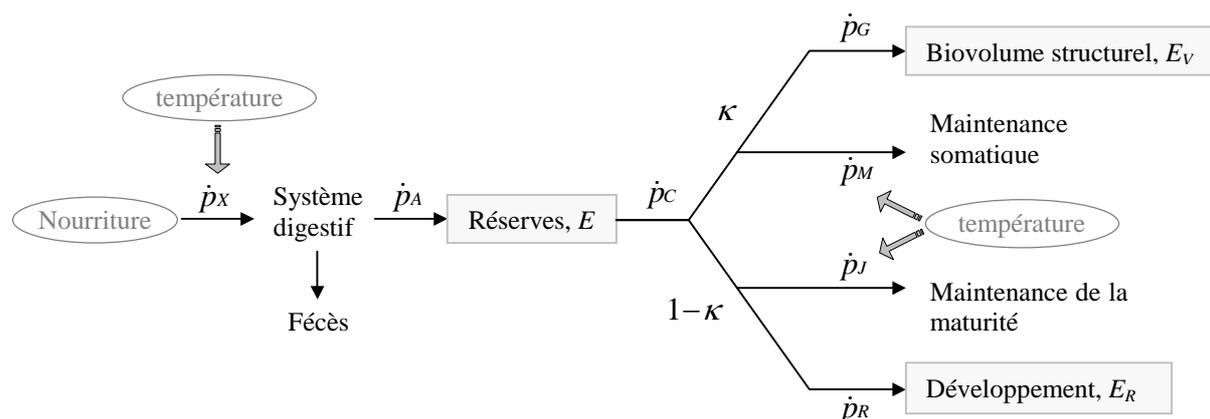


Fig. 29. Représentation schématique de l'allocation d'énergie selon la théorie DEB pour les larves de *P. margaritifera*. Les variables d'état sont grisées et les variables de forçage sont représentées dans des cercles.

Selon la théorie DEB, le taux d'ingestion journalier \dot{J}_X ($\mu\text{m}^3 \text{j}^{-1}$), exprimé ici en bio-volume cellulaire de phytoplancton, est proportionnel à la surface structurale de l'organisme $V^{2/3}$ et suit une loi de saturation de la forme Holling type-II dépendant de la concentration en nourriture X , que nous exprimerons en concentration en chlorophylle-a ($\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$) dans cette étude, soit :

$$\dot{J}_X = \{J_{Xm}\} \cdot f \cdot V^{2/3} \text{ avec } f = \left(\frac{X}{X + X_k} \right) \quad (1)$$

où f est la réponse fonctionnelle qui varie entre 0 et 1 (sans dimension), X_k est le coefficient de demi-saturation de Michaelis-Menten ($\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$) et $\{J_{Xm}\}$ le maximum d'ingestion quotidien surface spécifique ($\mu\text{m}^3 \text{j}^{-1} \text{cm}^{-2}$). Dans le modèle DEB X_k constitue le dernier paramètre libre, il apparaît en effet fortement lié à la qualité de la nourriture (Pouvreau et al. 2006, Boulès et al. 2009). Contrairement au modèle de Rico-Villa et al. (2009) qui utilise une réponse fonctionnelle de type-III pour *C. gigas*, la mesure du taux d'ingestion des larves de *P. margaritifera* suit une réponse fonctionnelle de type-II. La réponse fonctionnelle de type-III

présente deux points d'inflexion donnant un profil sigmoïde à la courbe de saturation là où la réponse fonctionnelle de type-II ne présente qu'un seul point d'inflexion (Baldwin & Newell 1995).

Dans notre étude, les paramètres $\{J_{Xm}\}$ et X_k sont extraits d'expérimentations visant à mesurer le taux d'ingestion des larves le long d'une gamme de concentration en nourriture (voir paragraphe suivant).

La nourriture ingérée est ensuite assimilée et convertie en énergie pour alimenter le compartiment de réserve E . Le taux d'assimilation (ae) ainsi que le facteur de conversion de la nourriture en énergie (μ_x , $J \mu m^{-3}$) sont considérés, en première approche, comme constants et sont extraits de la littérature (Tableau 9). Le taux d'assimilation \dot{p}_A s'exprime alors comme suit :

$$\dot{p}_A = ae \cdot \mu_x \cdot \dot{J}_X = \{J_{Xm}\} \cdot f \cdot V^{2/3} = \{\dot{p}_{Am}\} \cdot f \cdot V^{2/3} \quad (2)$$

où $\{\dot{p}_{Am}\}$ est considéré comme le maximum d'assimilation surface spécifique ($J j^{-1} cm^{-2}$).

La dynamique des réserves E suit la loi de conservation de l'énergie et s'exprime de la façon suivante :

$$\frac{dE}{dt} = \dot{p}_A - \dot{p}_C \quad (3)$$

où \dot{p}_C correspond à l'énergie utilisée pour l'ensemble du métabolisme de l'organisme sous la dénomination de « flux d'utilisation », dont la formulation ci-après a été démontrée par Kooijman (2000) :

$$\dot{p}_C = \frac{E/V}{[E_G] + \kappa \cdot E/V} \left(\frac{[E_G] \cdot \{\dot{p}_{Am}\} \cdot V^{2/3}}{[E_m]} + [\dot{p}_M] \cdot V \right) \quad (4)$$

Le rapport E/V correspond à la densité d'énergie d'un organisme ($J cm^{-3}$) qui varie, selon la concentration en nourriture dans l'environnement, entre 0 et le maximum $[E_m]$ ($J cm^{-3}$). Le paramètre κ correspond à la fraction fixe du flux \dot{p}_C orienté en priorité vers la maintenance des tissus somatiques \dot{p}_M et vers la croissance de la structure E_V . Dans cette étude, le paramètre κ est estimé à 0.45 sur la base des mesures du rapport gonado-somatique faites sur différentes cohortes adultes de *P. margaritifera* par Pouvreau et al. (2000a). Le paramètre $[\dot{p}_M]$ représente le taux de maintenance surface spécifique ($J j^{-1} cm^{-3}$) et $[E_G]$, exprimé en $J cm^{-3}$, correspond au coût énergétique de construction d'une unité de structure E_V avec \dot{p}_G le flux d'énergie provenant des réserves et alloué à ce processus. Ces deux derniers paramètres, $[\dot{p}_M]$ et $[E_G]$, sont considérés identiques pour tous les bivalves et extraits de la littérature

(van der Veer et al. 2006) (Tableau 9). La fraction du flux catabolique alloué à \dot{p}_M et \dot{p}_G est ainsi définie comme :

$$\frac{dE_V}{dt} = \dot{p}_G = \kappa \dot{p}_C - \dot{p}_M \quad (5)$$

Le coût de maintenance \dot{p}_M est proportionnel au volume structurel et correspond à l'ensemble des processus permettant de conserver l'organisme en vie comme le maintien des gradients de concentration entre les membranes, l'osmo-régulation et la production de coquille et de mucus (Pouvreau et al. 2006). Dans le modèle, la maintenance somatique est prioritaire sur la croissance. Ainsi, la croissance cesse lorsque la fraction $\kappa \dot{p}_C$ mobilisée des réserves est inférieure ou égale à la demande de maintenance des tissus somatiques ($\kappa \dot{p}_C < \dot{p}_M$). Le flux \dot{p}_M alloué à la maintenance du volume structurel peut être exprimé sous la forme :

$$\dot{p}_M = [\dot{p}_M] \cdot V \quad (6)$$

où V est le volume structurel (cm^3).

La croissance et le développement sont des processus parallèles dans le modèle DEB. Ainsi, la seconde partie du flux \dot{p}_C alloué, $(1-\kappa)\dot{p}_C$ est orienté d'une part vers un compartiment appelé 'développement' E_R qui correspond à l'énergie supplémentaire utilisée par la larve pour acquérir sa maturité (\dot{p}_R , J j^{-1}) et d'autre part vers la maintenance de ces mêmes structures (\dot{p}_J , J j^{-1}). On a ainsi :

$$\frac{dE_R}{dt} = \dot{p}_R = (1-\kappa)\dot{p}_C - \dot{p}_J \quad (7)$$

La maturité est atteinte lorsque le volume structurel a atteint une limite appelée V_p . Le taux de maintenance de la maturité, \dot{p}_J , est ainsi proportionnel à V jusqu'à la limite V_p à partir de laquelle il devient constant, tel que :

$$\dot{p}_J = \min(V, V_p) \cdot [\dot{p}_M] \cdot \left(\frac{1-\kappa}{\kappa} \right) \quad (8)$$

Dans le cas des bivalves, V_p est atteint après le stade larvaire et ne concerne pas notre étude.

De manière à convertir le volume structurel en longueur, un paramètre de forme : δ_M est introduit dans le modèle. Ce paramètre est spécifique et varie entre le stade larvaire et l'adulte chez les bivalves. Ce coefficient est déterminé sur la base d'une courbe de calibrage entre la longueur des larves et le volume de chair humide, selon la relation :

$$V = (\delta_M L)^3 \quad (9)$$

Les processus physiologiques tels que l'ingestion et la maintenance dépendent de la température de l'organisme qui, dans le cas des organismes exothermes comme les bivalves, correspond à la température de l'eau. Cette relation est décrite par l'équation d'Arrhenius dans la gamme de tolérance d'une espèce selon la formule :

$$\dot{k}(T) = \dot{k}_i \cdot \exp\left\{\frac{T_A}{T_i} - \frac{T_A}{T}\right\} \quad (10)$$

où $\dot{k}(T)$ est la valeur du processus physiologique exprimée en pourcentage pour une température T donnée (en degrés Kelvin), \dot{k}_i la valeur du processus physiologique à une température de référence T_i et T_A la température d'Arrhenius (en degrés Kelvin). Afin d'intégrer les températures extrêmes, ce modèle est étendu aux bornes selon la formule :

$$\dot{k}(T) = \dot{k}_i \cdot \exp\left\{\frac{T_A}{T_i} - \frac{T_A}{T}\right\} \cdot \left(1 + \exp\left\{\frac{T_{AL}}{T} - \frac{T_{AL}}{T_L}\right\} + \exp\left\{\frac{T_{AH}}{T} - \frac{T_{AH}}{T_H}\right\}\right)^{-1} \quad (11)$$

où T_L et T_H correspondent aux températures limites inférieure et supérieure et T_{AL} et T_{AH} aux températures d'Arrhenius représentant les taux de décroissance à chaque borne. Pour les larves de *P. margaritifera*, les paramètres du modèle de régulation par la température sont ajustés à partir de données de la littérature (Doroudi et al. 1999).

Protocoles de mesure des paramètres spécifiques

Les protocoles expérimentaux ont été conduits au centre Ifremer de Tahiti. Les larves ont été obtenues après stimulation de géniteurs par choc thermique (Southgate & Beer 1997). Après fécondation, les larves trochophores ont été récupérées et placées dans des bacs d'élevage de 150 l dont l'eau était renouvelée tous les 2 jours et alimentés en algues quotidiennement avec un mélange d'algues de culture : *Isochrysis affinis galbana*, *Chaetoceros sp. jonquieri* et *Chaetoceros gracilis* en proportion variable en fonction du stade de développement larvaire.

Détermination du paramètre de forme (δ_M)

La valeur du paramètre de forme δ_M a été déterminée à partir de mesures de la longueur de la coquille et de la masse de chair sèche de larves, transformé en matière fraîche en considérant un taux d'humidité de la chair de 80% et une densité de 1 g cm^{-3} . La longueur moyenne a été mesurée par analyse d'image sur un lot de larves supérieur à 30 individus (logiciel NI-Vision 6.0). La masse de chair sèche libre de cendres, correspondant à la masse

de matière organique, a été obtenue par mesure différentielle entre la masse totale sans eau d'un échantillon de larves (> 3 000 individus) obtenue après passage 24 h au four à 100°C et la masse de matière minérale obtenue après passage 4 h à 450°C. L'opération a été répétée à différents stades de développement. Le paramètre de forme, reliant la masse de chair (ng) et la longueur (μm), a enfin été ajusté en considérant l'enveloppe inférieure de la dispersion pour ne considérer que le volume structurel, hors réserves.

Détermination des paramètres du modèle d'Arrhenius

Les paramètres du modèle d'Arrhenius étendu aux bornes ont été extraits des données publiées par Doroudi et al. (1999) sur l'effet combiné de la température et de la salinité sur le développement embryonnaire et larvaire de *P. margaritifera*. Le pourcentage de développement embryonnaire (taux d'éclosion) et le taux de croissance à 6 jours et à 15 jours, obtenus à une salinité optimale (29 à 33.5 PSU) sur une gamme de température, ont ainsi été standardisés par rapport à la valeur obtenue à une température de référence T_1 de 25°C (298°K). Les paramètres du modèle ont ensuite été calibrés afin d'obtenir le meilleur ajustement entre les observations et les simulations.

Détermination des paramètres de la loi d'ingestion (J_x)

Le taux d'ingestion a été mesuré sur une gamme de concentrations en algues pour des larves de 3, 7, 11, 15, 18 et 22 jours. A chacune de ces étapes, les larves ont été transférées dans un dispositif expérimental permettant de tester en parallèle 5 concentrations d'algues obtenues par dilution dans de l'eau de mer filtrée à $1\mu\text{m}$ d'une solution d'algues concentrée (*Chaetoceros sp. jonquieri*). Le mélange ainsi obtenu était distribué dans des bacs expérimentaux de 3 l maintenus à 28°C, à raison de 4 bacs par dose : 3 bacs avec larves et un bac contrôle sans larves. La distribution en eau était assurée en continu de manière à maintenir un niveau trophique constant autour des larves avec un débit correspondant à un renouvellement horaire du volume du bac. Après une période d'acclimatation de 2 h, des échantillons d'eau étaient prélevés en sortie des bacs expérimentaux. Cinq à six échantillons par expérimentation, par traitement et par bac ont ainsi été analysés par fluorimétrie. La fluorescence a ensuite été transformée en concentration cellulaire sur la base d'une courbe d'étalonnage et en bio-volume cellulaire ($\mu\text{m}^3 \mu\text{l}^{-1}$) en considérant un bio-volume cellulaire moyen de $25 \mu\text{m}^3 \text{ cellule}^{-1}$ pour *C. sp. jonquieri* (Robert et al. 2004). Le taux d'ingestion (I) a enfin été estimé comme suit :

$$I = [(C_C - C_L) * TR] / V^{2/3} \quad (12)$$

Avec I le taux d'ingestion quotidien exprimé par unité de surface ($\mu\text{m}^3 \text{j}^{-1} \mu\text{m}^{-2}$), C_C la concentration en algues dans le bac de contrôle ($\mu\text{m}^3 \text{l}^{-1}$), C_L la concentration en algues dans le bac avec larves ($\mu\text{m}^3 \text{l}^{-1}$), TR le taux de renouvellement rapporté à 24 h (l j^{-1}) et V le volume structurel moyen des larves (μm^3) déterminé après mesure de la longueur par analyse d'image et application de la formule (9).

Une régression non linéaire appliquée sur les données moyennées par niveau trophique permet de déterminer les paramètres du modèle d'ingestion : $\{J_{X_m}\}$ et X_k . Initialement exprimé en bio-volume cellulaire ($\mu\text{m}^3 \mu\text{l}^{-1}$), le coefficient de demi-saturation, X_k , est transformé en Chl a en considérant un poids sec de *C. sp. jonquieri* de 5.4 pg cellule⁻¹ (Robert et al. 2004) et un contenu en Chl a correspondant à 1% du poids sec (Brown 1991).

Validation du modèle

Quatre types de données de croissance larvaire sont utilisés pour valider le modèle :

- 1) Les données de croissance d'un élevage larvaire de 20 jours effectué en circuit ouvert avec une alimentation en algues de culture : *Isochrysis affinis galbana* et *Chaetoceros sp. jonquieri* en proportion 1:1.
- 2) Les données de croissance d'un élevage larvaire de 15 jours mené *in situ* dans le lagon de l'atoll d'Ahe (Archipel des Tuamotu) (Fig. 30), avec un système d'élevage en circuit ouvert alimenté en eau du lagon (eau pré-filtrée sur 40 μm).
- 3) Les données de croissance d'un élevage larvaire de 15 jours mené *in situ* dans le lagon de l'atoll d'Ahe, effectué en mésocosme (filet en maille de 40 μm , volume 250 l) disposé dans l'eau du lagon.
- 4) Les données de croissance d'une cohorte larvaire 'sauvage' extraites de l'analyse d'échantillons d'eau prélevés tous les deux jours sur une station située dans le lagon d'Ahe (Fig. 30). Cette cohorte présente toutes les caractéristiques morphologiques et de croissance d'une cohorte de *P. margaritifera*. Cependant, l'identification spécifique n'ayant pu être faite, nous faisons l'hypothèse que cette cohorte correspond bien à cette espèce.

Pour chaque condition, la concentration en Chl a ($\mu\text{g l}^{-1}$) et la température ($^{\circ}\text{C}$) ont été mesurées quotidiennement. Pour les simulations, le modèle est calibré sur le paramètre X_k , qui est le dernier paramètre libre d'ajustement.

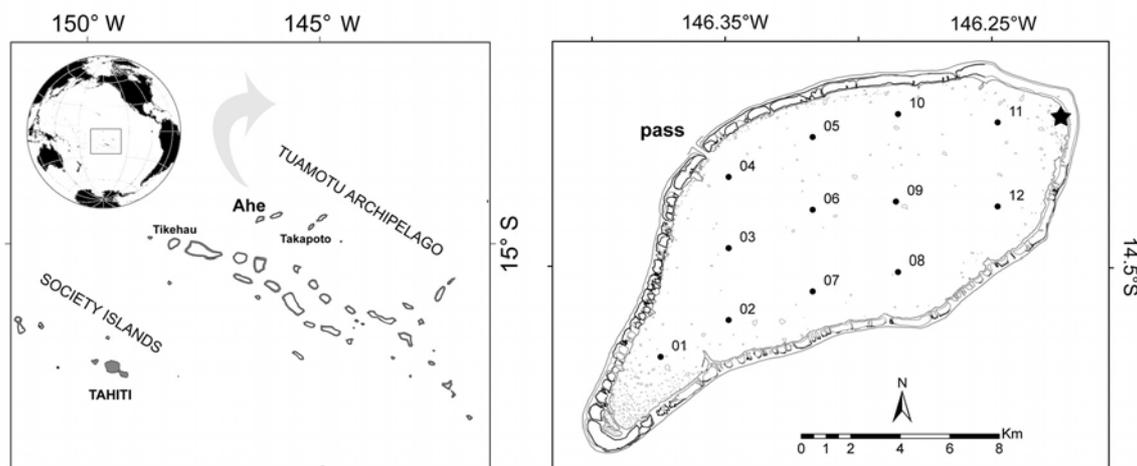


Fig. 30. Gauche : situation géographique de l'atoll d'Ahe. Droite : identification de la zone d'élevage *in situ* (★), de la station de prélèvement de la cohorte larvaire 'sauvage' (01) et des 12 stations de prélèvement pour l'application du modèle (01 à 12).

Application du modèle en conditions naturelles

Le modèle est appliqué sur une gamme de températures et de concentrations en Chl *a in vivo* mesurées dans le lagon de l'atoll d'Ahe au cours d'une campagne de 28 jours effectuée en avril mai 2007. Au cours de cette campagne, des profils verticaux ont été effectués quotidiennement avec une sonde multi-paramètres sur 12 stations réparties dans le lagon (Fig. 30). Pour ces simulations, le modèle appliqué correspond à la version calibrée sur la croissance de la cohorte 'sauvage', la taille initiale des larves est de 80 μm , correspondant au stade larve-D à 1 jours, et nous faisons l'hypothèse théorique d'une absence de dispersion. En sortie de modèle, la longueur des larves de *P. margaritifera* atteinte après 28 jours de simulation est représentée en fonction de la station et du niveau bathymétrique afin d'évaluer le niveau de variabilité des performances de croissance selon ces deux échelles. Enfin, en faisant l'hypothèse d'une dispersion de taille de type normale avec un écart type équivalent à 15 % de la taille moyenne, nous avons calculé le pourcentage d'individus ayant atteint une taille minimale de 230 μm , correspondant à la taille moyenne des larves pédi-véligères, avant fixation (Doroudi & Southgate 2003).

Analyses statistiques

La température d'Arrhenius, T_A , correspond à la pente (a) de la relation obtenue par régression linéaire : $\text{Ln}(\dot{k}(T)) = a \times (1/T) + b$ dans la gamme thermique optimale, ici entre 24 et 27 °C (Kooijman 2000). Les températures aux limites, T_L et T_H , sont ajustées à partir de la

gamme de températures rencontrées dans les lagons polynésiens et les températures d'Arrhenius aux limites, T_{AL} et T_{AH} , sont déterminées par régression non linéaire à partir des observations.

La qualité de l'ajustement du modèle est évaluée par régression linéaire entre les observations (X) et les simulations (Y). La régression entre les simulations et les observations est testée contre le modèle $Y = X$ au seuil d'erreur alpha de 5%. Le coefficient de détermination R^2 permet d'évaluer la part de la variance expliquée par le modèle.

RÉSULTATS

Estimation des paramètres spécifiques du modèle

La valeur du paramètre de forme, δ_M , calculée à partir de la relation d'allométrie entre la longueur et le poids de chair humide (Fig. 31) est de 0.64 pour la larve de *P. margaritifera* ($n = 24$). Ainsi, au stade larve-D, qui correspond au tout premier stade de développement larvaire, la masse de chair est de 134 ng pour une taille de 80 μm . Cette masse augmente progressivement pour atteindre près de 2100 ng pour une taille de 200 μm chez les premières larves pédivéligères.

Les paramètres de la loi d'Arrhenius étendue aux bornes sont ajustés à partir des données extraites de Doroudi et al. (1999) (Fig. 32). La température d'Arrhenius (T_A) représentant le taux de croissance du processus physiologique dans la gamme optimale de température est de 14 000 K. Les températures à la limite inférieure (T_L) et supérieure (T_H) sont de 294 et 303 K, respectivement. Les températures d'Arrhenius au-delà de la gamme de températures optimale, obtenues par régression non linéaire, sont quant à elles de 87 600 K pour la limite inférieure (T_{AL}) et 62 200 K pour la limite supérieure (T_{AH}). L'optimum thermique se situe autour de 28°C. La régression linéaire $y = x$ entre le modèle et les observations présente un coefficient de détermination $R^2 = 0.9$ ($p < 0.0001$).

La relation entre le taux d'ingestion des larves et la concentration en *C. sp. jonquieri* (Fig. 33) permet d'extraire un taux d'ingestion maximal surface-spécifique, $\{J_{Xm}\}$, de 0,11 $\mu\text{gChl } a \text{ j}^{-1} \mu\text{m}^{-2}$, soit 37 $\mu\text{m}^3 \mu\text{m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ à 25°C qui équivaut à $1.7 \times 10^{-7} \text{ J } \mu\text{m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ avec un coefficient de conversion μ_X , de $4.5 \times 10^{-9} \text{ J } \mu\text{m}^{-3}$ (Tableau 9). La demi-saturation du modèle Holling type-II, X_K , qui correspond à la concentration en nourriture à laquelle est atteinte la moitié du maximum d'ingestion $\{J_{Xm}\}$, est quant à elle de 0,83 $\mu\text{gChl } a \text{ l}^{-1}$, soit 385 $\mu\text{m}^3 \mu\text{l}^{-1}$ pour des cellules de *C. sp. jonquieri*.

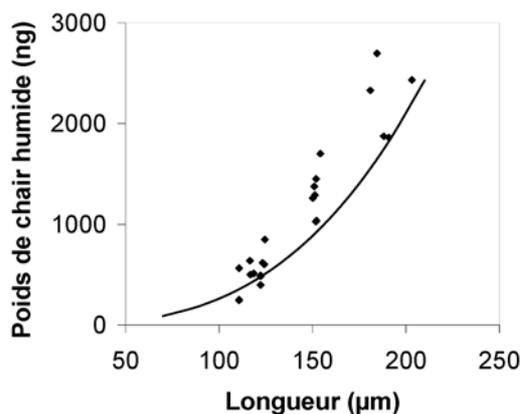


Fig. 31. Relation entre la longueur de coquille (μm) et le poids de chair humide (ng) de larves de *P. margaritifera*. La ligne continue correspond au modèle ajusté sur l'enveloppe inférieure de la dispersion à partir de l'équation (9), permettant de n'intégrer que la part structurelle du poids de chair, hors réserves.

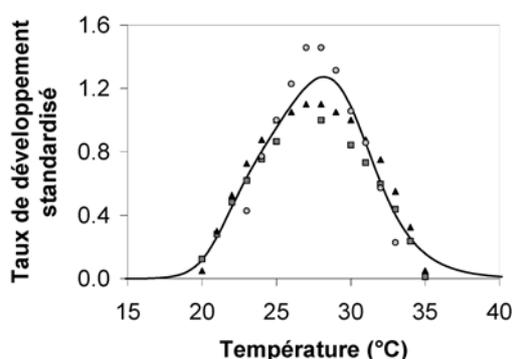


Fig. 32. Effet de la température sur le taux de développement embryonnaire (\blacktriangle), le taux de croissance à 6 jours d'élevage (\circ) et à 15 jours d'élevage (\blacksquare). Données extraites de Doroudi et al. (1999). La ligne continue correspond au modèle moyen ajusté à partir de l'équation (11) ($y = x$; $R^2 = 0.9$, $p < 0.0001$).

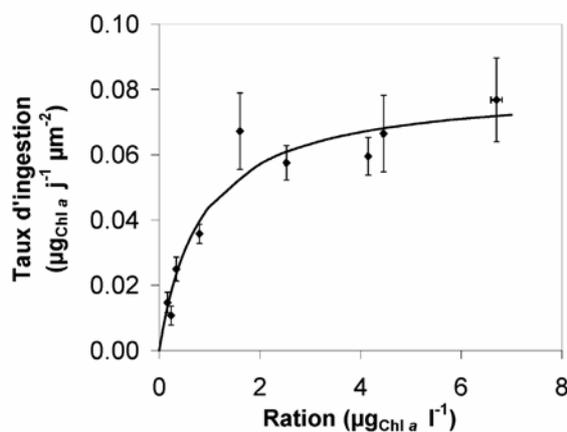


Fig. 33. Evolution du taux d'ingestion des larves de *P. margaritifera* en fonction de la concentration en algue *Chaetoceros sp. jonquieri*. La ligne continue représente le modèle ajusté à partir de l'équation (1) avec $\{J_{xm}\} = 0,11 \mu\text{gChl } a \text{ j}^{-1} \mu\text{m}^{-2}$ et $X_K = 0,83 \mu\text{gChl } a \text{ l}^{-1}$ ($y = x$; $R^2 = 0.9$; $p < 0.0001$).

Tableau 9. Paramètres du modèle DEB pour le stade larvaire de *P. margaritifera*. Le paramètre X_k est ajusté en fonction du type de simulation : $0.83 \mu\text{gChl } a \mu\text{l}^{-1}$ avec algues de culture, 0.3 en élevage *in situ* et 0.15 sur cohorte sauvage.

Parameter	Symbole	Unité	Valeur	Réf.
Température d'Arrhenius	T_A	$^{\circ}\text{K}$	14000	a
Taux d'ingestion max. surface spécifique	$\{J_{Xm}\}$	$\mu\text{gChl } a \mu\text{m}^{-2} \text{ j}^{-1}$	0,11	a
Coefficient de demi-saturation	X_K	$\mu\text{gChl } a \mu\text{l}^{-1}$	0.83 / 0.3 / 0.15	a
Efficacité d'assimilation	ae	-	0.75	c
Taux d'assimilation max. surface spécifique	$\{\dot{p}_{Am}\}$	$\text{J d}^{-1} \text{ cm}^{-2}$	13	a
Coût de croissance volume spécifique	$[E_G]$	J cm^{-3}	1900	c
Coût de maintenance volume spécifique	$[\dot{p}_M]$	J cm^{-3}	24	c
Energy conductance	\dot{v}	cm d^{-1}	0.183	b
Fraction de l'énergie utilisée pour la croissance et la maintenance somatique	κ	-	0.45	b
Coefficient de forme	δ_M	-	0.64	a
Limite inférieure de la gamme de tolérance	T_L	K	294	a
Limite supérieure de la gamme de tolérance	T_H	K	303	a
Température d'Arrhenius à la limite inférieure	T_{AL}	K	87 600	a
Température d'Arrhenius à la limite supérieure	T_{AH}	K	62 200	a
Température de référence	T_1	K	298	a
Contenu énergétique de la nourriture	μ_x	$\text{J } \mu\text{m}^{-3}$	4.5×10^{-9}	b

^a cette étude, ^b Rico-Villa et al. (2009), ^c van der Veer (2006)

Validation du modèle

Le modèle est validé sur les données de croissance extraites de quatre conditions différentes. Les profils de température et de concentration en Chl *a* utilisés comme variables de forçage pour ces simulations sont présentés à la Fig. 34. Dans le cas de l'élevage larvaire alimenté par des algues de culture, la température moyenne était de $27.7 \pm 0.3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ pour une concentration moyenne en nourriture de $2.7 \pm 0.9 \mu\text{g chl } a \text{ l}^{-1}$. Pour les élevages menés *in situ*, la température moyenne était de $26.6 \pm 0.4 \text{ }^{\circ}\text{C}$ dans les deux cas et la concentration en nourriture de $0.7 \pm 0.5 \mu\text{g chl } a \text{ l}^{-1}$ et $1.3 \pm 0.7 \mu\text{g chl } a \text{ l}^{-1}$ pour l'élevage en circuit ouvert et le mésocosme, respectivement. Enfin, dans le cas de la cohorte extraite des prélèvements effectués dans le lagon, la température moyenne était de $29.2 \pm 0.1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ et la concentration en nourriture de $0.5 \pm 0.2 \mu\text{g chl } a \text{ l}^{-1}$.

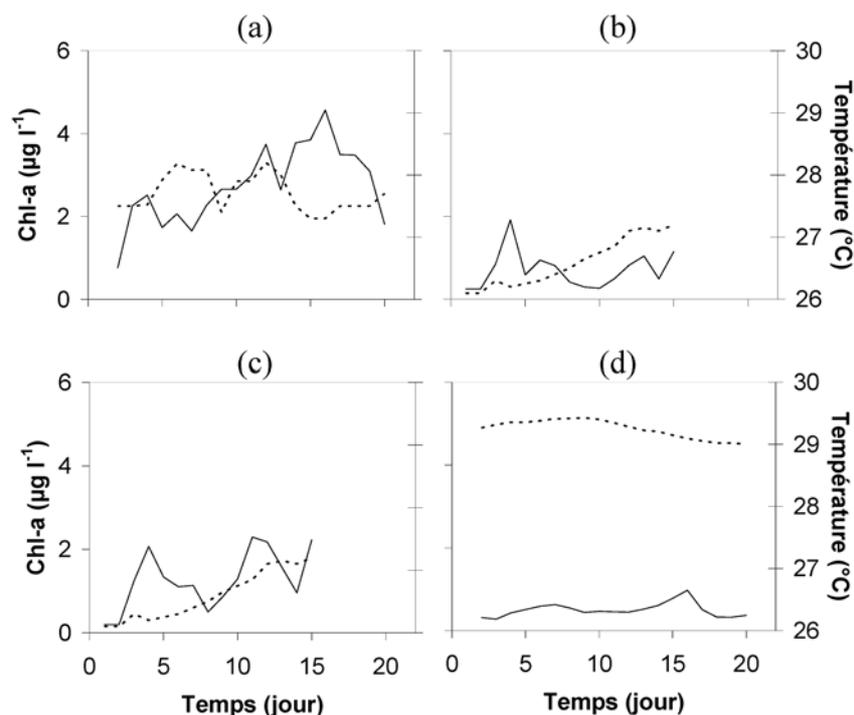


Fig. 34. Evolution des variables de forçage (trait plein : Chl *a* ; trait pointillé : température) utilisées pour la validation du modèle : (a) élevage en circuit ouvert alimenté par des algues de culture, (b) élevage en circuit ouvert alimenté par l'eau du lagon d'Ahe, (c) élevage en mésocosme alimenté par l'eau du lagon d'Ahe, (d) mesures faites *in situ*, dans le lagon d'Ahe.

Le résultat des simulations confrontées aux observations est présenté sur la Fig. 35. Dans le cas de l'élevage larvaire alimenté par des algues de culture, la valeur du paramètre de demi saturation, X_k , correspond à celle calibrée expérimentalement : $0.83 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$. L'ajustement des simulations apparaît correct malgré une légère surestimation en début de croissance ($y = x$; $R^2 = 0.96$, $p < 0.0001$). Pour les élevages effectués *in situ*, le paramètre de demi-saturation a été calibré à $0.3 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ pour obtenir le meilleur ajustement entre les simulations et les observations (circuit ouvert : $y = x$; $R^2 = 0.93$; $p < 0.0001$, mésocosme : $y = x$; $R^2 = 0.95$; $p < 0.0001$). Dans ces deux cas, l'inflexion de croissance observée après 5 jours d'élevage est correctement reproduite ainsi que la reprise de croissance en fin d'élevage qui apparaît sensiblement plus forte pour l'élevage en mésocosme. Dans le cas de la cohorte identifiée *in situ*, le paramètre X_k est ajusté à $0.15 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$. La croissance est correctement reproduite par le modèle, notamment l'inflexion mesurée à partir de J-10 ($y = x$; $R^2 = 0.99$; $p < 0.0001$).

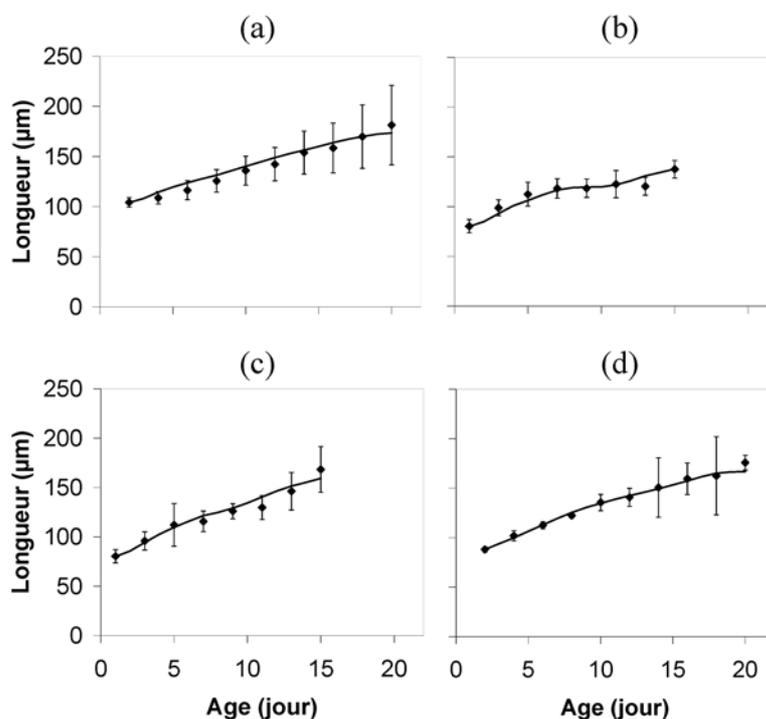


Fig. 35. Comparaison des croissances larvaires de *P. margaritifera* observées (points \pm écart type) et simulées (ligne continue) : (a) élevage en circuit ouvert alimenté par des algues de culture ($X_k = 0.83 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$), (b) élevage en circuit ouvert alimenté par l'eau du lagon d'Ahe ($X_k = 0.30 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$), (c) élevage en mésocosme alimenté par l'eau du lagon d'Ahe ($X_k = 0.30 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$), (d) cohorte identifiée *in situ*, dans le lagon d'Ahe ($X_k = 0.15 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$).

Application du modèle

Les données de forçage (Chl *a* et température) sont présentées sur la Fig. 36. Les concentrations moyenne en Chl *a* varient entre 0.23 et 0.62 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ avec des valeurs quotidiennes comprises entre 0.04 et 1.4 $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$. Les variations le long du gradient bathymétrique apparaissent supérieures aux variations observées à l'échelle du lagon. Un gradient de concentration croissant est observé entre la surface et le fond. Les plus fortes concentrations sont mesurées à l'ouest, au niveau de la station 01 et à l'extrême est. La partie centrale du lagon apparaît plus pauvre, notamment au niveau de la passe (stations 03 et 04). Les températures moyennes varient entre 29.2 et 29.4 °C. Bien que relativement faibles, les variations apparaissent supérieures à l'échelle du lagon, la colonne d'eau étant globalement homogène.

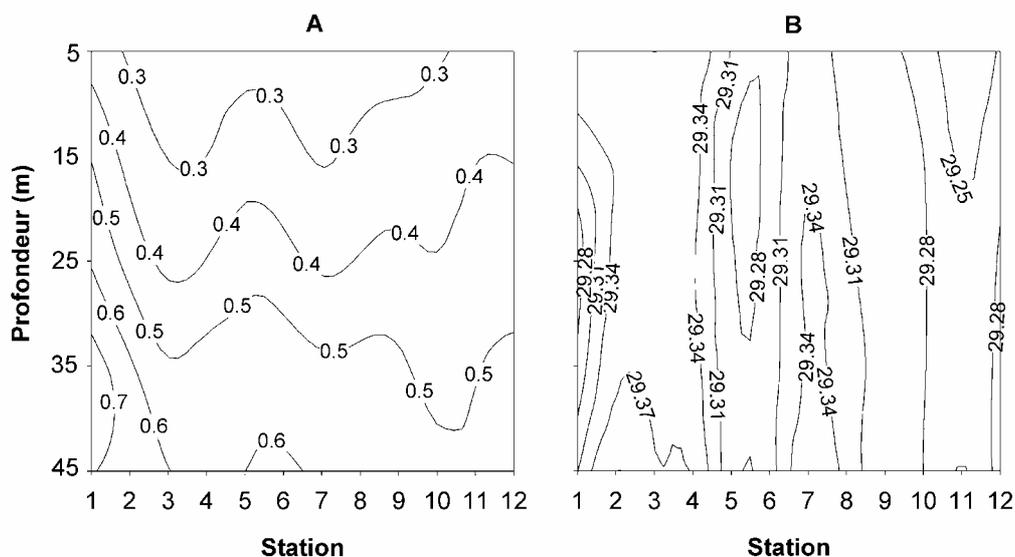


Fig. 36. Variation (A) de la concentration moyenne en Chl *a in vivo* et (B) de la température moyenne mesurées dans le lagon de l'atoll d'Ahe en fonction de la zone géographique et de la profondeur. Données mesurées dans le lagon d'Ahe au cours d'une campagne de 28 jours en avril-mai 2007.

Le profil de la longueur des larves, obtenu après 28 jours de simulation, est présenté sur la Fig. 37. La taille finale varie entre 144 et 189 μm . Il apparaît une période critique, entre les jours 10 et 20, pendant laquelle certaines strates présentent un arrêt de la croissance.

L'allure générale obtenue selon le double gradient spatial est similaire à celle qui a été observée pour la Chl *a*, avec des variations le long du gradient bathymétrique supérieures aux variations observées à l'échelle du lagon et un gradient de taille croissant entre la surface et le fond. Les tailles maximales sont observées vers le fond, au niveau de la station 01 et suivent les gradients de Chl *a* décrits précédemment. A noter l'espacement des iso-tailles dans la partie est du lagon qui semble indiquer une faible variabilité le long du gradient bathymétrique dans ce secteur. Les plus faibles performances de croissance sont observées en surface au niveau des stations proches de la passe (stations 03 et 04), où les concentrations en Chl *a* sont plus faibles.

Le pourcentage de larves ayant atteint une taille minimale de 230 μm est présenté en Fig. 38. Après 10 jours de développement, 0.01 % des larves ont atteint une taille de 230 μm , 0.73 % après 20 jours et au bout de 29 jours, ce pourcentage est compris entre 0 et 16 % pour une moyenne de 3 %. Au même titre que les concentrations en Chl *a* et les performances de croissance, le maximum est atteint dans les tranches profondes du secteur ouest et le minimum en surface dans le secteur face à la passe (stations 03 et 04).

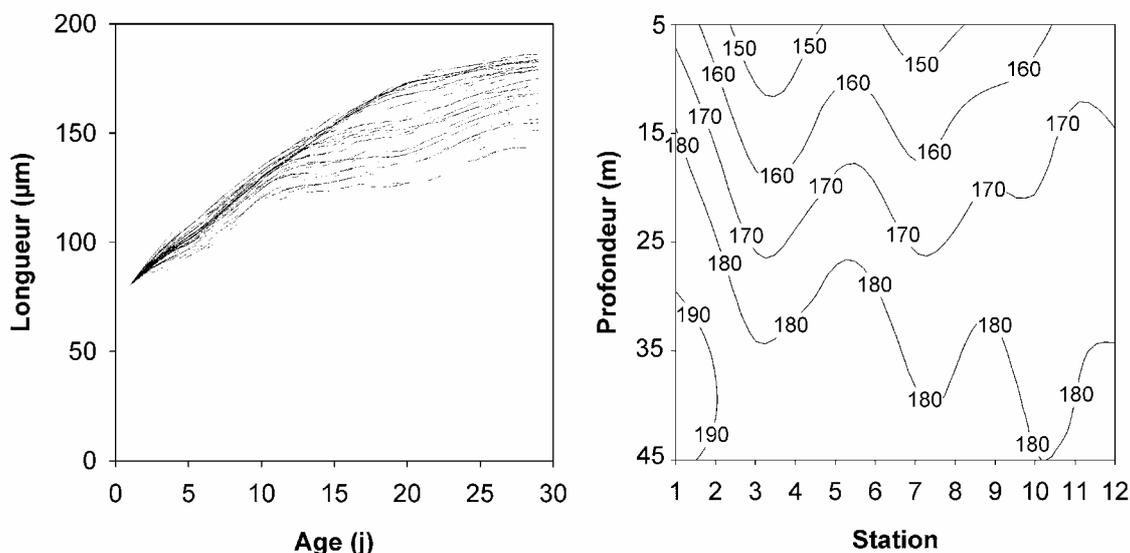


Fig. 37. Gauche : profils des croissances simulées dans l'ensemble des strates en fonction de l'âge des larves. Droite : estimation de la taille atteinte par les larves de *P. margaritifera* après 29 jours de développement en fonction de la zone géographique et de la profondeur ($X_k = 0.15 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$).

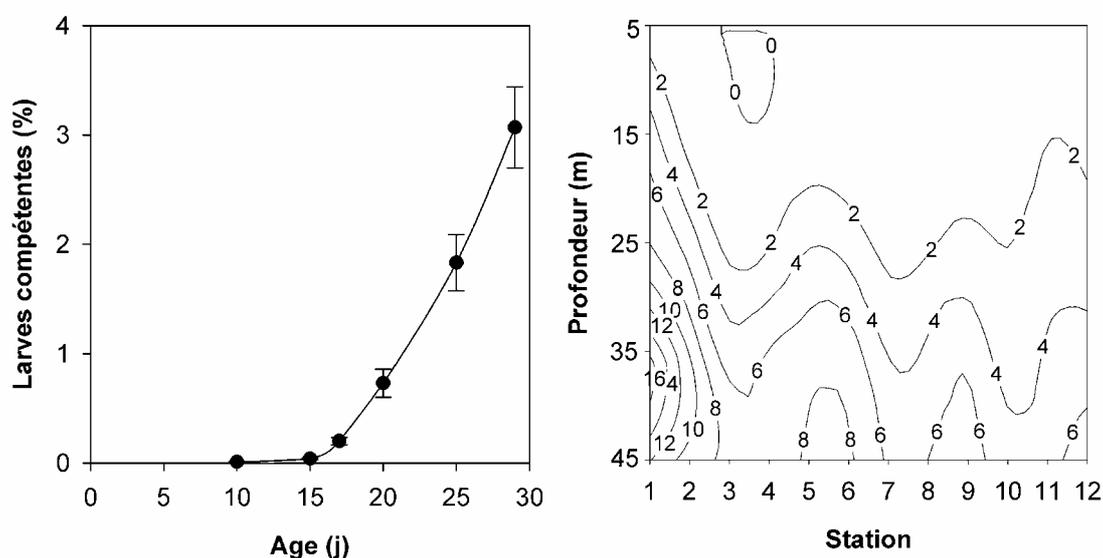


Fig. 38. Gauche : évolution du pourcentage moyen (\pm erreur standard) de larves de *P. margaritifera* ayant atteint une taille minimale de 230 µm en fonction de l'âge. Droite : estimation du pourcentage de larves ayant atteint une taille minimale de 230 µm après 29 jours de développement en fonction de la zone géographique et de la profondeur. ($X_k = 0.15 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$, écart type de la dispersion en taille normalisée = 15% de la longueur moyenne).

DISCUSSION

Dans cette étude, nous avons démontré la capacité du modèle DEB à correctement reproduire la croissance des larves de l'huître perlière *P. margaritifera* dans différentes conditions de température et de nourriture. L'intérêt du modèle DEB réside dans son caractère générique. Les processus physiologiques et les allocations énergétiques sont décrits de façon unique pour toutes les espèces et tous les stades de développement à travers un jeu d'une dizaine de paramètres primaires. La seule différence entre les espèces est la valeur de ces paramètres (Kooijman 2000). Le modèle DEB a ainsi été appliqué à de nombreuses espèces de bivalves (Vanharen & Kooijman 1993, Bacher & Gangnery 2006, Casas & Bacher 2006, Pouvreau et al. 2006, Bourlès et al. 2009, Rosland et al. 2009) ou de poissons (van der Veer et al. 2001, Bodiguel et al. 2009, Pecquerie et al. 2009). Pour ajuster le modèle DEB au stade larvaire de l'huître perlière, seuls quatre paramètres primaires ont été modifiés par rapport au précédent modèle larvaire de Rico-Villa et al. (2009) : la température d'Arrhenius, le maximum d'ingestion surface-spécifique, la demi-saturation du modèle d'ingestion et le taux d'assimilation. Nous avons en effet établi que le paramètre définissant l'allométrie entre la longueur et le poids de chair pour les larves de *P. margaritifera* correspond à celui de *C. gigas* soit $\delta_M = 0.64$. Ceci témoigne d'un développement morphologique identique entre les larves des deux espèces. Ce paramètre est cependant différent entre la larve et l'adulte, la valeur pour l'adulte de *P. margaritifera* étant estimée à 0.24 (Pouvreau et al. 2009).

La température d'Arrhenius, T_A , ajustée dans la gamme de tolérance pour les larves de *P. margaritifera* est de 14 000 K. Cette valeur est différente de celles décrites pour les larves de *Macoma balthica* et *Crassostrea gigas* : 7596 K et 11 000 K, respectivement (Bos et al. 2006, Rico-Villa et al. 2009). En effet, *M. balthica* et *C. gigas* sont des espèces de milieu froid à tempéré qui présentent une gamme de tolérance thermique plus large et ainsi un T_A plus faible que *P. margaritifera* qui est une espèce tropicale stenotherme. Les hypothèses proposées par Kooijman (2000) sur la variabilité inter-spécifique du T_A sont donc vérifiées dans le cadre de notre étude.

En parallèle, nous avons mesuré un maximum d'ingestion surface-spécifique de $37 \mu\text{m}^3 \text{j}^{-1} \mu\text{m}^{-2}$ comparable aux valeurs décrites par Doroudi et al. (2003) qui avait établi un maximum de $38 \mu\text{m}^3 \text{j}^{-1} \mu\text{m}^{-2}$ pour une ration de $670 \mu\text{m}^3 \mu\text{l}^{-1}$ de l'algue *Pavlova salina*. Ces valeurs sont cependant sensiblement inférieures à celle décrite pour les larves de *C. gigas* : $137 \mu\text{m}^3 \text{j}^{-1} \mu\text{m}^{-2}$ à 25°C (Rico-Villa et al. 2009). Les larves de *P. margaritifera* seraient donc capables

d'exploiter plus efficacement l'énergie ingérée. Pour les larves de l'huître perlière le taux d'assimilation (ae) a été maintenu à 0.75 comme décrit pour de nombreuses espèces de bivalves (van der Veer et al. 2006). D'autre part, il est apparu qu'une réponse fonctionnelle de type-II était mieux adaptée pour les larves de l'huître perlière. Ce modèle ne décrit pas d'inflexion pour les très faibles concentrations en nourriture comme le fait la réponse fonctionnelle de type-III (Baldwin & Newell 1995). La ressource est ainsi rapidement exploitée par les larves, même dans le cas de très faibles concentrations. Par ailleurs, les larves de *P. margaritifera* présentent un coefficient de demi-saturation, X_k , nettement inférieur à celui mesuré chez la larve de *C. gigas* par Rico-Villa et al. (2009) avec respectivement $385 \mu\text{m}^3 \mu\text{l}^{-1}$ et $600 \mu\text{m}^3 \mu\text{l}^{-1}$. Les larves de *P. margaritifera* atteignent ainsi plus rapidement leur maximum d'ingestion, ce qui leur permet de mieux exploiter les faibles concentrations en nourriture rencontrées dans les eaux oligotrophes des lagons tropicaux. Cette caractéristique est à mettre en relation avec les fortes capacités de filtration mesurées pour les adultes de *P. margaritifera* (Pouvreau et al. 1999)

Cependant, l'ajustement des simulations aux observations a nécessité une modification du paramètre de demi-saturation, X_k , en fonction du type de milieu de croissance. Pour l'élevage effectué avec des algues de culture, la demi-saturation mesurée sur des algues de culture donne un bon ajustement. En revanche, pour les élevages effectués *in situ* et la cohorte 'sauvage', le paramètre de demi-saturation a du être diminué. Ce type d'ajustement entre une alimentation en algues de culture et en milieu naturel a précédemment été décrit, notamment pour *C. gigas* (Bacher & Gangnery 2006, Pouvreau et al. 2006, Bourlès et al. 2009). Cette modification tient à la qualité de la ressource trophique. Dans le cas des élevages larvaires, le bol alimentaire est généralement composé d'un régime mono- ou bispécifique alors qu'il y a une plus grande richesse spécifique de proies en milieu naturel. D'autre part, nous utilisons la chlorophylle-a (Chl a) comme descripteur de la ressource. Or, la composition en Chl a des cellules phytoplanctoniques peut varier en fonction des espèces et des conditions environnementales, de même que le rapport carbone/Chl a , indicateur du contenu énergétique des cellules (Pridmore & Hewitt 1984). D'autre part, les larves sont susceptibles d'exploiter des ressources autres que le plancton autotrophe, comme les bactéries (Tomaru et al. 2000), le plancton hétérotrophe ou la matière dissoute (Olson & Olson 1989, Baldwin & Newell 1995). Cependant, le modèle semble à même de reproduire correctement la croissance avec un forçage en Chl a , notamment dans des conditions variables comme observées au cours des élevages *in situ*. Outre la possibilité d'une contribution d'autres sources de nourriture à la croissance des larves, auquel cas elles présenteraient une co-variance avec le phytoplancton,

la Chl *a* apparaît donc comme un bon descripteur de la nourriture des larves de *P. margaritifera* en milieu naturel.

L'application du modèle nous a permis d'identifier la prépondérance de la variabilité des performances de croissance en fonction du niveau bathymétrique au regard de la variabilité à l'échelle du lagon. Cette variabilité semble directement liée à la présence d'un fort gradient de concentration en nourriture avec la profondeur, la température ne présentant que de faibles variations absolues. Par ailleurs, la variabilité quotidienne des concentrations en nourriture semble jouer un rôle important, certains secteurs montrant un arrêt total de la croissance pendant une période de près de 10 jours. A l'échelle du lagon, seule la partie Ouest (stations 01 et 02) se démarque avec des performances de croissance nettement supérieures au reste de l'atoll. A contrario, le secteur directement sous l'influence de la passe (station 03 et 04) subirait un effet de dilution par les eaux océaniques plus pauvres, provoquant ainsi une diminution des concentrations en ressource trophique disponible pour les larves. Les tailles atteintes au bout de 29 jours de croissance indiquent qu'il n'existe pas de secteur ou de niveau bathymétrique à croissance nulle. Cependant, si l'on considère une taille moyenne de 230 μm pour les larves pédivéligères prêtes à se fixer, nos simulations indiquent qu'elle ne peut être atteinte en 29 jours. Le temps de développement larvaire avant fixation, pour une larve 'moyenne', serait donc supérieur à celui obtenu en élevage : 16 à 21 jours (Doroudi et al. 2003). Cependant, notre modèle est un modèle moyen, qui ne prend pas en compte la variabilité inter-individuelle. Les paramètres internes, génétiquement induits, tels que la capacité de nutrition ou les processus métaboliques (Pace et al. 2006) sont susceptibles de modifier sensiblement les capacités de croissance d'un organisme. Dans leur application du modèle DEB à l'adulte de l'espèce *C. gigas*, Bacher & Gangnery (2006) ont montré qu'un écart type de 24% autour de la valeur de demi saturation (X_k) permettait de reproduire correctement la dispersion des tailles observée et qu'une variation de 10% de X_k ferait varier de 10% la taille finale. Dans notre cas, l'application d'une dispersion de taille correspondant à 15% de la taille moyenne permet d'identifier un pourcentage de larves pédivéligères variant entre 0 et 16 % après 27 jours de simulation. Dans ce cas, les premières larves pédi-véligères sont observées à partir de 15 jours, avec une très faible proportion de 0.01 %. Ce pourcentage atteint en moyenne 3 % au bout de 29 jours de développement. Cependant, la dispersion des tailles des cohortes naturelles reste incertaine et devra être précisée. D'autre part, ces simulations représentent une vision statique du lagon, sans prise en compte des capacités de déplacement des larves, autant verticalement qu'horizontalement. Or, il apparaît difficile de

conclure sur la variabilité du recrutement à ce stade sans prise en compte du déplacement des larves.

En conclusion, notre étude a permis de confirmer le caractère générique du modèle DEB. Nous avons en effet adapté avec succès le modèle initialement développé sur les larves de *C. gigas* par Rico-Villa et al. (2009), en ne modifiant que quatre paramètres primaires, paramètres présentés dans la théorie comme étant spécifiques. Nous avons pu extraire le caractère adaptatif sous-jacent à la modification des paramètres. Les larves de *P. margaritifera* montrent en effet une meilleure capacité à exploiter de faibles concentrations en nourriture ainsi qu'une gamme de tolérance thermique restreinte correspondant aux conditions hydro-biologiques rencontrées dans les eaux tropicales oligotrophes caractérisant l'aire de répartition de *P. margaritifera*. Faisant suite au modèle de type 'scope for growth' développé pour la phase adulte de l'huître perlière à lèvres noires par Pouvreau et al. (2000a), notre modèle est le premier répondant à la théorie du budget d'énergie dynamique adapté et appliqué à la phase larvaire de *P. margaritifera*. Une première application du modèle nous aura permis par ailleurs de faire un état des lieux de l'influence du milieu sur les capacités de croissance des larves de *P. margaritifera* dans un lagon perlicole. Il en ressort l'effet prépondérant de la structuration verticale de la ressource trophique sur le déterminisme des variations spatiales de croissance des larves. Le couplage de ce modèle avec un modèle de transport larvaire apparaît comme une perspective d'intérêt pour la prévision des traits de vie des larves dans le lagon et *in fine* pour la prévision des fixations de l'huître perlière à lèvres noires.

Remerciements

Cette étude a bénéficiée d'un co-financement par l'institut français de recherche pour l'exploitation de la mer (Ifremer), du gouvernement de Polynésie française (délégation à la recherche) et du 9^{ème} fond européen de développement (FED). Les auteurs remercient les équipes de l'Ifremer et du FED qui ont participé aux expérimentations menées au centre Ifremer de Tahiti et sur l'atoll d'Ahe.



CHAPITRE V

**Modélisation du transport des larves de bivalves dans un lagon
d'atoll profond (Ahe, Polynésie française) : application pour la
prévision du recrutement de l'huître perlière (*Pinctada
margaritifera*, L.)**

RÉSUMÉ DÉTAILLÉ

L'étude de la dispersion larvaire des espèces benthopélagiques et de ses conséquences sur la structure des populations adultes constitue un élément de première importance en écologie marine, et fait l'objet de nombreuses recherches. Dans le cas des populations exploitées, la description des modes de dispersion des larves permet d'identifier les secteurs clés, à même d'offrir les meilleures performances de collecte, et des zones « sanctuaires » favorables pour le maintien de géniteurs. Notre étude présente ainsi le développement et la validation d'un modèle de transport pour les larves de bivalves dans un lagon d'atoll.

Les objectifs de cette étude sont (1) de calibrer et valider un modèle de nage verticale pour les larves de bivalves, (2) de valider le modèle de transport intégrant le modèle de nage sur des données de dispersion acquises *in situ* et (3) de mesurer la connectivité intra-lagonaire afin d'identifier les secteurs « sources » et « puits » et ainsi évaluer l'impact de la dispersion larvaire sur la variabilité du recrutement de l'huître perlière.

Un modèle de nage vertical est calibré et validé sur des données de terrain. Ce modèle empirique permet de correctement reproduire la migration nyctémérale observée, les animaux se déplaçant vers la surface la nuit et vers le fond pendant la journée. Le modèle de transport intégrant ce modèle de nage est validé sur le suivi d'une cohorte larvaire observée *in situ* à l'échelle du lagon et assimilable à des larves d'huître perlière *P. margaritifera*. L'évolution des concentrations s'ajuste correctement pour la majorité des stations, et les concentrations finales, observées et simulées au terme du suivi, présentent, elles aussi, un bon ajustement.

Une application théorique du modèle de transport nous permet par ailleurs d'identifier un schéma de la dispersion larvaire en fonction des conditions météorologiques (direction et force du vent). Les capacités de dispersion des larves de bivalve apparaissent importantes à l'échelle du lagon, quel que soit le secteur d'origine de ces dernières. Cette dispersion est en revanche nettement influencée par les conditions de vent et revêt de ce fait un caractère saisonnier marqué. Les conditions de vent estival vont ainsi favoriser l'homogénéisation des concentrations à l'échelle du lagon et les conditions de vent hivernal vont, quant à elles, favoriser la rétention et donc le maintien des larves dans leur secteur d'origine. Par ailleurs, le taux d'export des larves, vers l'océan ou bien dans des secteurs non exploitables, semble

indépendant des conditions de vent ; il est évalué en moyenne à 1 % du stock total par jour. Ce taux d'export est en revanche hétérogène à l'échelle du lagon, les secteurs proches de la passe étant nettement plus soumis à ce processus.

Un premier bilan extrait de nos simulations permet d'identifier les secteurs au sud et à l'ouest du lagon comme des zones de captage à privilégier. Par ailleurs, le secteur au centre du lagon pourrait constituer une zone d'intérêt pour la mise en place d'un « sanctuaire » pour des géniteurs en raison de ses capacités de maintien et de transfert vers les zones de captage précédemment identifiées.

Modélisation du transport des larves de bivalves dans un lagon d'atoll profond (Ahe, Polynésie française) : application pour la prévision du recrutement de l'huître perlière (*Pinctada margaritifera*, L.)

Thomas, Y.^{1,2}, Le Gendre R.³, Andréfouët S.³, Douillet, P.⁴, Dumas, F.⁵

(en préparation)

¹ Ifremer, DPFOM LPI, Presqu'île du Vivier, 29840 Argenton, France

² Ifremer, COP, BP 7004, 98719 Taravao, Tahiti, French Polynesia

³ Institut de Recherche Pour le Développement, UR 128 CoRéUs, BP A5, 98848 Nouméa cedex, New Caledonia

⁴ Institut de Recherche Pour le Développement, UR Camelia, BP A5, 98848 Nouméa cedex, New Caledonia

⁵ Ifremer, DYNECO/PHYSED, B.P. 70, 29280 Plouzané, France

Résumé : La dispersion des larves de bivalves dans un lagon d'atoll est étudiée par l'utilisation d'un modèle de transport 3D (MARS) intégrant un modèle de migration qui permet de simuler le déplacement vertical des larves. Le modèle de transport est validé sur des données de concentration d'une cohorte identifiée *in situ* et suivie dans le temps à l'échelle du lagon. Des simulations théoriques permettent par ailleurs d'extraire un schéma des dispersions en fonction des conditions de vent. Les larves montrent une forte capacité de dispersion à l'échelle du lagon, qui est favorisée par des vents d'est et observée principalement en période estivale. En période hivernale, avec des vents de sud-est, les larves sont maintenues dans leur secteur d'origine, principalement dans les secteurs Est et Ouest du lagon. En parallèle, le taux d'export des larves, vers l'océan et vers les secteurs de faible profondeur, semble indépendant des conditions de vent et évalué en moyenne à 1 % du stock total par jour. Ce taux d'export est en revanche hétérogène à l'échelle du lagon, les secteurs proches de la passe étant nettement plus soumis à ce processus. Notre étude permet d'identifier les secteurs au sud et à l'ouest comme des zones de captage à privilégier pour l'huître perlière. Par ailleurs, le secteur au centre du lagon pourrait constituer une zone d'intérêt pour la mise en place d'un « sanctuaire » pour des géniteurs en raison de ses capacités de maintien et de transfert vers les zones de captage précédemment identifiées.

Mots clé : dispersion larvaire, modèle de transport, larve de bivalve, captage, huître perlière, lagon d'atoll, Polynésie française.

INTRODUCTION

Parmi les invertébrés benthiques, 70 % présentent une phase de vie pélagique au cours de leur développement larvaire (Thorson 1950). Or, le recrutement de ces espèces, défini comme l'intégration des juvéniles dans une population (Connell 1985), est l'un des principaux processus gouvernant les variations temporelles et la structure spatiale des populations adultes (Ellien et al. 2004). De nombreuses études s'intéressent à l'identification des paramètres d'influence (*i.e.* physiques, biologiques) et aux conséquences de la dispersion larvaire en terme d'accès à la ressource, d'export, de structure des populations adultes ou de connectivité (Eckman 1996, Grantham et al. 2003, Shanks et al. 2003, Cowen et al. 2007). Plusieurs types d'approches ont ainsi été développés pour étudier la dispersion larvaire, notamment par la génétique des populations (Siegel et al. 2003), le suivi des cohortes *in situ* (McQuaid & Phillips 2000) ou par la modélisation (Verdier-Bonnet et al. 1997, Edwards et al. 2006, North et al. 2008). Parmi ces modèles, une grande partie est utilisée pour étudier l'effet de conditions hydrologiques spécifiques sur la dispersion d'une espèce cible en intégrant une estimation réaliste de la mortalité et du comportement (Levin 2006). En effet, malgré les faibles capacités de nage des larves d'invertébrés au regard des vitesses de courant, il apparaît que le comportement de nage, notamment sur la verticale, peut influencer significativement leur transport et dispersion (Shanks & Brink 2005, Guizien et al. 2006, North et al. 2008).

Dans les écosystèmes tropicaux, de nombreuses études s'intéressent à la dispersion des stades larvaires, principalement pour comprendre les niveaux de connectivité entre les secteurs sources et les zones de recrutement, dans une optique de protection, préservation et gestion de la biodiversité (Roberts 1997, Swearer et al. 1999, Botsford et al. 2009, Munday et al. 2009). Dans les lagons d'atoll, la diversité et la structure des populations de mollusques apparaissent fortement liées à des facteurs locaux comme le type de substrat ou les courants et leur structure (Pante et al. 2006). Une grande partie de la variabilité d'abondance et de distribution des populations adultes serait ainsi attribuée au succès du développement larvaire et au processus de fixation (Adjeroud et al. 2000). Une récente étude a permis de mettre en évidence l'existence d'une hétérogénéité spatio-temporelle des concentrations en larves de bivalves à l'échelle du lagon d'un atoll perlicole (Ahe, Polynésie Française), et les conséquences potentielles sur le recrutement d'une espèce cible : l'huître perlière à lèvres noires (*Pinctada margaritifera cumingii*, Linné 1758) (Thomas et al. Chap. II).

En Polynésie française, la perliculture joue un rôle économique et social de première importance (83 M€ à l'export et environ 5000 emplois). Cette activité repose sur la production de la seule espèce *P. margaritifera*. Or, l'approvisionnement en juvéniles des fermes de trente îles et atolls perlicoles dépend entièrement de la collecte naturelle de naissain sur supports artificiels, pratiquée dans une quinzaine d'atolls seulement. Cette collecte est réalisée de manière empirique et la variabilité spatio-temporelle des rendements en naissain sur collecteurs est très élevée (Brié 1999). De ce fait, la demande n'est pas toujours satisfaite localement. Une étude a récemment permis d'évaluer l'intérêt et les modalités du développement d'un modèle de transport larvaire pour la prévision du recrutement de l'huître perlière dans les atolls polynésiens (Andrefouet et al. 2006). Le développement d'un tel outil permettrait en effet de pérenniser l'activité de perliculture par l'optimisation des stratégies de collecte pratiquées par les professionnels en identifiant les secteurs et périodes de fixation privilégiés.

Dans ce contexte, notre étude présente une application du modèle hydrodynamique MARS-3D (Lazure & Dumas 2008) pour la simulation du transport des larves de bivalves dans un lagon d'atoll profond (Ahe, Polynésie française). Les objectifs de cette étude sont (1) de calibrer et valider un modèle de nage verticale pour les larves de bivalves, (2) de valider le modèle de transport intégrant le modèle de nage sur des données de dispersion acquises *in situ* et (3) de mesurer la connectivité intra-lagonaire afin d'identifier les secteurs « sources », fournissant de grandes quantités de larves, et « puits », recevant de grandes quantités de larves, et ainsi évaluer l'impact de la dispersion larvaire sur la variabilité du recrutement de l'huître perlière.

MATERIEL ET MÉTHODES

Le site d'étude

L'atoll d'Ahe est localisé au nord-ouest de l'archipel des Tuamotu (Polynésie Française) à 500 km au nord-est de l'île de Tahiti (Fig. 39). Le lagon d'Ahe a une surface de 145 km² et une profondeur moyenne de 50 m. Ahe est défini comme un atoll semi-fermé. Une passe active est située dans la partie nord-ouest du lagon et de nombreux *hoa*, qui sont des zones de fracture de faible profondeur (50 cm) dans le récif soumises à l'action de la houle océanique, sont distribués le long du récif principalement au sud et à l'ouest.

Environ 11 % de la surface du lagon est occupée par des concessions d'élevage d'huîtres perlières (*Pinctada margaritifera cumingii*, Linné 1758). Le stock en élevage est évalué à 16,9 millions d'individus en 2006 (com. pers. Service de la perliculture). Néanmoins, le stock sauvage est à ce jour inconnu. Avec près de 1350 stations de collectage (600 collecteurs par station) distribuées principalement dans la partie ouest du lagon, Ahe est un des plus importants producteurs de naissains de la Polynésie française.

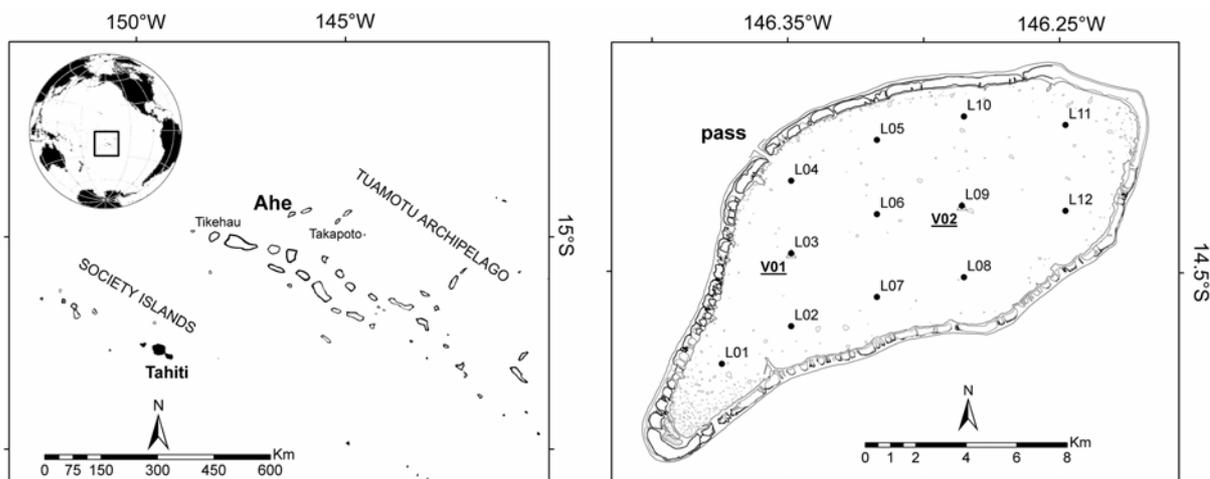


Fig. 39. Gauche : situation géographique de l'atoll d'Ahe. Droite : morphologie de l'atoll et identification des stations de prélèvements : cycle 24-h (V01 et V02), suivi à grande échelle (L01 à L12).

Structure du modèle bio-physique

Le transport et la dispersion des larves sont simulés à l'aide d'un modèle hydrodynamique 3D (MARS) qui résout les équations de la dynamique de l'océan, auquel est couplée une équation d'advection/dispersion de substance, intégrant elle-même un modèle de comportement capable de reproduire la migration verticale nyctémérale des larves de bivalves. Le modèle de transport larvaire est de type eulérien : les variables d'état sont calculées au point fixe. La distribution des larves est donc décrite au cours du temps par un champ de scalaires (les concentrations larvaires) qui est transporté au cours du temps par les champs de courants (calculés à l'aide des équations de la dynamique) et du déplacement vertical modélisant la nage (établi par les observations).

Le modèle hydrodynamique MARS-3D

Le modèle de circulation MARS-3D a été développé pour la modélisation de l'hydrodynamique côtière (Lazure & Dumas 2008). Ce modèle consiste en un ensemble d'équations différentielles partielles résolues par une méthode numérique aux différences finies qui simulent de manière réaliste la dynamique de l'océan sous les effets combinés de la marée, du vent et des échanges thermiques entre l'océan et l'atmosphère.

La configuration du modèle a une maille horizontale de 100 x 100 m, c'est un compromis entre la bonne représentation des structures qui gouvernent la circulation (passe, aspérité bathymétrique, *hoa*) et le coût de calcul de l'intégration du modèle. Sur la verticale, le lagon est discrétisé en 23 niveaux positionnés au prorata fixe de la profondeur (niveaux sigma). Les niveaux sont resserrés à proximité du fond et de la surface pour mieux représenter les gradients de vitesses dans les couches limites. Dans ces conditions géométriques, avec des courants maximaux de l'ordre de 2 à 3 m s⁻¹, la stabilité du modèle exige de fixer le pas de temps des simulations à 10 s. Dans le cas des lagons d'atoll, les entrées d'eau se font par la passe sous l'action de la marée et par les *hoa* sous l'action combinée de la marée et de la houle. Pour les simulations, le flux d'eau entrant par les *hoa* est forcé pendant six heures autour de la pleine mer à une vitesse de 0.5 m s⁻¹ correspondant à la vitesse moyenne mesurée *in situ* (com. pers. Le Gendre).

Afin de rendre compte au mieux des effets de surcote et décote du niveau de l'océan et de la marée, le modèle hydrodynamique en 3D de l'atoll d'Ahe est imbriqué dans trois modèles 2D gigognes de plus grande emprise :

- Rang 0 : Modèle 2D de maille 3km : toute la Polynésie (sauf les Marquises et Rapa)
- Rang 1 : Modèle 2D maillé à 1km : cadré sur Ahe et Manihi (atoll à 12 km au NE de Ahe)
- Rang 2 : Modèle 2D maillé à 300m : recadré sur Ahe et Manihi
- Rang 3 : Modèle 3D maillé à 100 m : cadré sur Ahe

Le rang n décrit l'évolution des grandeurs hydrodynamiques (courants et niveaux d'eau) le long des frontières marines du rang $n+1$. Le rang 0 est lui-même forcé à ces limites par les seuls niveaux d'eau, disponibles dans la solution mondiale FES2004 (Lyard et al. 2006) par composition harmonique des quatorze constituants principaux de la marée.

Pour forcer les champs de pression et de vent au niveau régional, les données du modèle météo GDAS (<http://www.arl.noaa.gov/gdas1.php>) sont récupérées sur la région du rang 0.

Le modèle hydrodynamique a été validé sur l'atoll d'Ahe par (1) des mesures de la hauteur d'eau dans le lagon via des capteurs de pression, (2) des enregistrements du courant de marée dans la passe, (3) des enregistrements des vitesses de courant dans les *hoa* et (4) des mesures du courant en temps réel en plusieurs points du lagon. Par ailleurs, il n'existe aucune entrée d'eau douce dans le lagon de l'atoll d'Ahe.

Modèle de comportement larvaire

Le déplacement vertical des larves résulte de trois composantes : la nage, la convection et le mélange turbulent. Un module est intégré au modèle de transport permettant de simuler le comportement de migration verticale des larves. Les larves de bivalves montrent en effet une migration verticale nyctémérale indiquant une remontée en surface la nuit et une descente la journée (Chap. II). Dans le cas présent, aucun déplacement horizontal n'est introduit dans le modèle de nage. Il est en effet reconnu que les larves d'huître présentent un déplacement vertical de type hélicoïdal ne montrant qu'un faible déplacement horizontal (North et al. 2008, Troost et al. 2008).

Le modèle de migration verticale est calibré sur des observations faites *in situ*, dans l'atoll d'Ahe. Ces données sont extraites de prélèvements opérés sur cinq tranches d'eau de 10 m toutes les quatre heures au cours de cycles de 24 h sur deux stations : V01, V02 (Fig 1), à l'occasion de trois campagnes: avril 2007, juillet-août 2007, février 2008. La calibration du modèle de nage est tout d'abord effectuée dans un modèle 1D en utilisant les données des trois cycles pour lequel le vent était le plus faible, en pensant avoir dans ce cas la nage comme processus prépondérant dans les déplacements verticaux des larves. Les observations et simulations sont comparées et l'ajustement au modèle $y = x$ est évaluée par régression linéaire. Le modèle est ensuite validé sur l'ensemble des cycles dans le modèle de transport 3D, en conditions réalistes.

Le modèle de nage simule la vitesse de déplacement en fonction de l'heure de la journée sur la base d'une sinusoïde centrée sur zéro, permettant d'obtenir une vitesse positive la nuit (montée) et négative la journée (descente). Le modèle est de la forme :

$$v = \alpha \sin(\omega t + \varphi)$$

Avec v la vitesse verticale (m h^{-1}), α la demi amplitude de la courbe (m h^{-1}), ω la pulsation ($\omega = 2\pi / T$) (radian h^{-1}) avec T la période, t le temps (h) et φ la phase à l'origine de la sinusoïde (radian).

Simulation de validation de la dispersion

Il s'agit de faire une simulation « réaliste » visant à comparer la dispersion larvaire simulée à la dispersion observée. Les données de validation sont extraites d'une campagne de prélèvement des larves de bivalves effectuée sur l'atoll d'Ahe en avril-mai 2007, sur douze stations réparties dans le lagon (L01 à L12) (Fig. 39) (Chap. II). Les prélèvements d'eau ont été réalisés tous les deux jours par pompage sur l'ensemble de la colonne d'eau, et les larves d'une taille comprise entre 40 et 250 μm ont été récupérées par tamisage. Au cours de cette campagne, un événement de ponte majeur (8 mai) a été identifié, localisé et quantifié (Tableau 10). Bien que cette cohorte n'ait pu être identifiée spécifiquement, elle présente les caractéristiques morphologiques et de croissance des larves de l'huître perlière et peuvent donc être assimilées à cette espèce. Cette cohorte a été isolée sur la période suivant la ponte, jusqu'au 26 mai, par analyse en décomposition modale des dispersions de taille des larves selon la méthode de Bhattacharya (logiciel FISAT-II, FAO-ICLARM, Italie, <http://www.fao.org/fi/oldsite/STATIST/FISOFT/FISAT/index.htm>).

Les simulations du modèle de transport débutent dix jours avant l'événement de ponte afin de stabiliser le modèle hydrodynamique (« spin-up »). Les données enregistrées *in situ* sur les douze points de prélèvement (Tableau 10) sont interpolées et extrapolées pour établir la distribution horizontale initiale en larves dans chaque maille du modèle. La concentration à t_0 est considérée homogène sur la colonne d'eau. Aux dates correspondant aux prélèvements, la concentration moyennée sur la colonne d'eau est extraite du modèle au niveau des douze stations (1 maille par station) et comparée aux observations.

Tableau 10. Concentrations larvaires observées après l'événement de ponte du 8 mai 2007.

Station	Concentration (larve m^{-3})
L01	79 502
L02	9841
L03	7179
L04	3578
L05	0
L06	10 077
L07	4743
L08	4246
L09	0
L10	7961
L11	0
L12	4658

Mesure de la connectivité

Le concept de connectivité fait référence au transfert d'individus entre des zones géographiques séparées. Dans le cas des organismes benthopélagiques, la connectivité comprend la phase de dispersion, de la période de reproduction à l'achèvement du processus de fixation (incluant le choix d'un habitat et la métamorphose) (Cowen et al. 2007). Les simulations théoriques, présentées dans cette partie, ont pour but d'identifier le niveau de connectivité existant entre les différents secteurs du lagon en utilisant comme traceur la larve de bivalve à laquelle est associé un comportement de nage verticale et une durée de développement avant fixation. Douze secteurs sont identifiés et représentés en Fig. 40. Pour ces simulations, un traceur identifie chacun des secteurs. A t_0 , chaque traceur est initialisé à une concentration de 100 ind. m^{-3} , homogène sur la verticale et l'horizontale à l'intérieur du secteur auquel il est associé, et il est initialisé à 0 ind. m^{-3} partout ailleurs. Deux types de facteurs sont testés :

- l'effet du vent,
- l'effet de la durée du développement larvaire.

Ainsi, le transport larvaire est simulé selon trois scénarios :

- Scénario moyen : avec vent moyen annuel (107° , 6 m s^{-1})
- Scénario estival : avec vent d'est (90°) modéré (6 m s^{-1}) correspondant à un vent moyen sur la période de novembre en mars.
- Scénario hivernal : avec vent de sud-est (135°) soutenu (7 m s^{-1}) correspondant à un vent moyen sur la période de juin en septembre.

Le vent moyen est calculé à partir d'enregistrements quotidiens extraits d'une station météo sur une période de deux années. Les scénarios estival et hivernal sont extraits des tendances saisonnières observées au cours de ces mêmes années.

Le temps de développement larvaire moyen, observé en éclosure, est de vingt et un jours pour *P. margaritifera* (Doroudi & Southgate 2003). Cependant, en fonction des conditions environnementales (température, concentration en nourriture), la durée du développement larvaire peut varier de 15 à plus de 30 jours (cf. chapitre IV). Une analyse de sensibilité est effectuée sur le temps de développement larvaire pour en évaluer l'impact sur le potentiel de connectivité inter-zones. L'état de la dispersion des douze marqueurs est ainsi mesuré après 15, 20, 25 et 30 jours de simulation et la connectivité inter-zones correspondant est calculée.

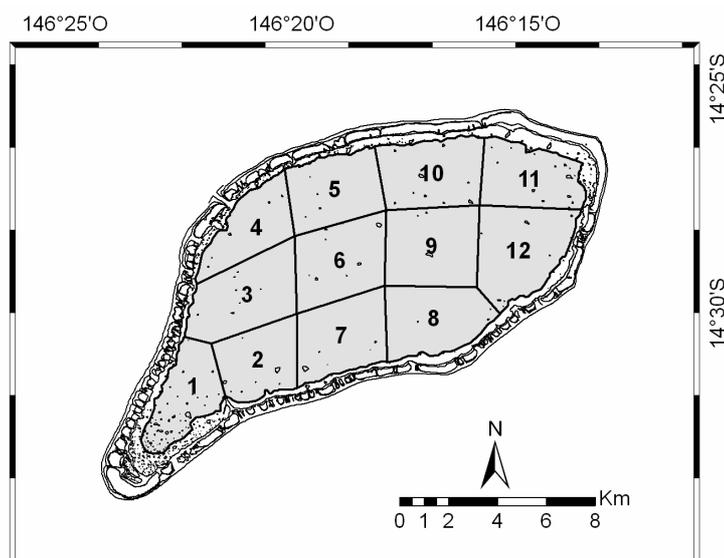


Fig. 40. Identification des douze secteurs (source/arrivée) identifiés pour mesurer la connectivité intra-lagonaire.

Analyse des données

La connectivité entre les différents secteurs du lagon est représentée par une « matrice de probabilité de transition » qui reflète la probabilité qu'une larve émise dans le secteur i au temps t se retrouve dans le secteur j au temps $t + k$, où k est la durée de vie larvaire pélagique (Paris et al. 2007). Cette probabilité est calculée comme le rapport entre la concentration en larves issues du secteur i et mesurée dans le secteur j à $t + k$ et la concentration initiale dans le secteur i (North et al. 2008).

Le taux d'autorecrutement, correspondant à la probabilité qu'une larve se fixe dans son secteur source, est extrait de ces résultats après 15, 20, 25 et 30 jours de simulation.

Le taux d'export, e , correspondant à la proportion de larves sorties du système, via la passe ou exportées dans les zones de petit fond, est calculé pour chaque secteur au cours du temps. Soit : $e = (1 - r)$ avec r , le taux de rétention défini comme le rapport entre le nombre de larves total issues du secteur i et mesuré dans l'ensemble des 12 secteurs au temps t , et le nombre initial de larves dans le secteur i au temps t_0 .

Après normalisation des probabilités de connectivité par transformation arcsinus, une ANOVA est appliquée pour tester l'effet des différents facteurs sur la connectivité entre les secteurs : effet du secteur source, du secteur d'arrivée, du type de vent ou de la durée du développement larvaire.

RÉSULTATS

Ajustement du modèle de nage

L'ajustement du modèle de nage verticale permet d'extraire une vitesse maximale verticale, correspondant à la demi-amplitude du modèle (α) de $1,5 \text{ m h}^{-1}$ soit $0,42 \text{ mm s}^{-1}$ (Tableau 11). L'oscillation du modèle se fait sur une période, T , de 24 h donnant une pulsation, ω , de $0,26 \text{ radian h}^{-1}$ et une phase à l'origine, φ , de 1,45 radians permettant d'ajuster la vitesse maximale de remontée en milieu de nuit, à 00:00 et la vitesse maximale de descente à la mi-journée, à 12:00 (Fig. 41).

Tableau 11. Paramètres du modèle de migration verticale.

Paramètre	symbole	Unité	Valeur
Demi-amplitude	α	m h^{-1}	1,5
Période	T	h	24
pulsation	ω	radian h^{-1}	0,26
Phase	φ	radian	1,45

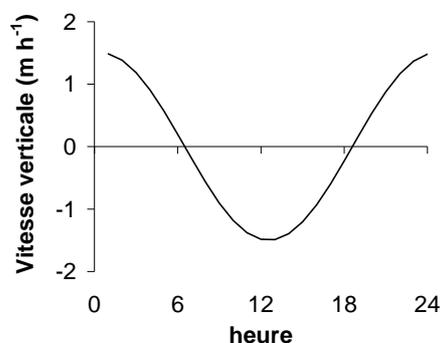


Fig. 41. Evolution de la vitesse de nage verticale des larves, simulée au cours d'une période de 24 heures.

La migration, simulée par le modèle de transport et intégrant le modèle de nage, montre un bon ajustement avec les observations, hormis dans le cas du cycle effectué sur la station V02 en avril 2007 (simulation B, Fig. 42). Dans ce cas, les abondances relatives mesurées apparaissent relativement homogènes et stables au cours du temps, là où le modèle décrit une variation nyctémérale marquée. Pour les autres cycles, le profil de migration nyctémérale est bien rendu et permet de retrouver une descente des animaux la journée et une remontée vers la surface la nuit.

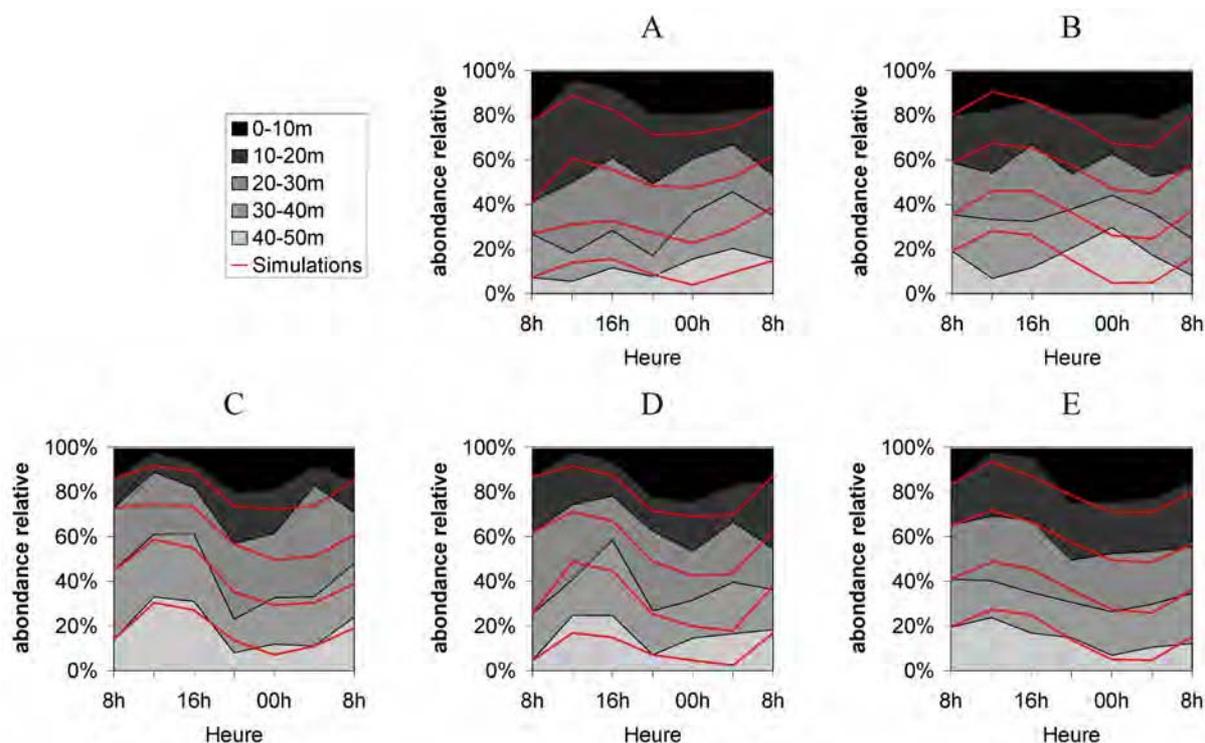


Fig. 42. Comparaison des abondances relatives mesurées par tranche de 10 m au cours de 5 cycles de 24 h et simulées par le modèle de transport. A : station V01, avril 2007 ; B : station V02, avril 2007 ; C : station V01, août 2007 ; D : station V01, février 2008 ; E : station V02, février 2008.

Validation du modèle de transport

L'évolution des concentrations observées et simulées, moyennées sur les 12 stations, est présentée sur la Fig. 43. La tendance générale montre une diminution des concentrations selon un profil exponentiel. Les simulations montrent un bon ajustement avec les observations ($y = x$; $R^2 = 0,55$; $p < 0,0001$), avec cependant une surestimation des concentrations en fin de période. L'évolution de l'écart à la moyenne, qui diminue au cours du temps dans les deux cas, permet d'identifier une homogénéisation des concentrations à l'échelle du lagon.

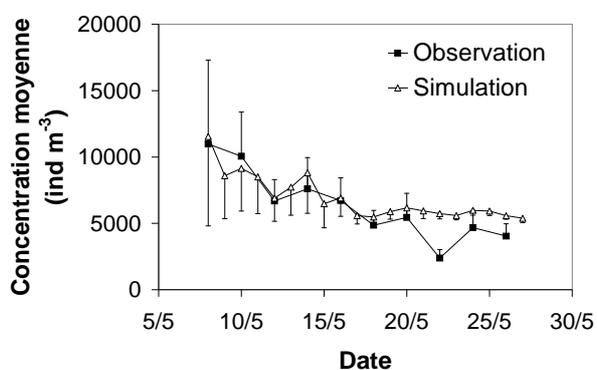


Fig. 43. Évolution de la concentration en larves, moyennée sur les 12 stations (\pm erreur-type), observée et simulée au cours de la période du 8 mai au 26 mai 2007.

L'évolution des concentrations, mesurées et simulées au niveau de chaque station, est présentée en Fig. 44. En moyenne, les simulations sous-estiment les concentrations observées ($y = 0,85x$; $p < 0,0001$; $R^2 = 0,46$). La tendance générale montre un ajustement correct des simulations aux observations pour les stations situées au sud et au centre de l'atoll et un ajustement plus moyen pour les stations situées au nord et à l'extrême est.

Les simulations s'ajustent ainsi parfaitement au niveau de la station L01 ($y = x$; $p < 0,0001$; $R^2 = 0,9$), pour laquelle les concentrations diminuent rapidement et se stabilisent à un faible niveau. En L02, les simulations sous-estiment les concentrations en début de période, puis montrent un ajustement correct avec les observations. Le profil des concentrations observées et simulées s'ajuste parfaitement en L03 ($y = x$; $p < 0,0001$; $R^2 = 0,8$), notamment le « pic » mesuré le 14 mai. En L04, l'ajustement entre les simulations et les mesures apparaît moins bon, le modèle surestimant les concentrations, principalement en début de période. De même, en L05, les concentrations simulées surestiment nettement les concentrations mesurées malgré un bon ajustement en fin de période. En L06, la tendance générale, qui montre une nette diminution en début de période, est bien rendue par le modèle. Néanmoins, ce dernier surestime nettement les concentrations en fin de période. Pour les stations L07 et L08, la tendance est bien rendue par le modèle, avec des concentrations relativement stables au cours du temps. De même, en L09, l'ajustement apparaît correct, avec une nette augmentation des concentrations en début de période et une stabilisation à la fin. Cette stabilisation apparaît cependant moins nette dans les mesures qui indiquent une période de forte diminution des concentrations entre le 19 et le 23 mai. Les simulations au niveau de la station L10 montrent une relative stabilité des concentrations là où elles apparaissent très variables dans les mesures. Cependant, l'écart à la moyenne apparaît importante pour ces observations. Les concentrations en L11 sont bien rendues et montrent une augmentation progressive au cours du temps. Enfin, le modèle sous-estime nettement les concentrations observées en L12 en début de période et les surestime en fin de période.

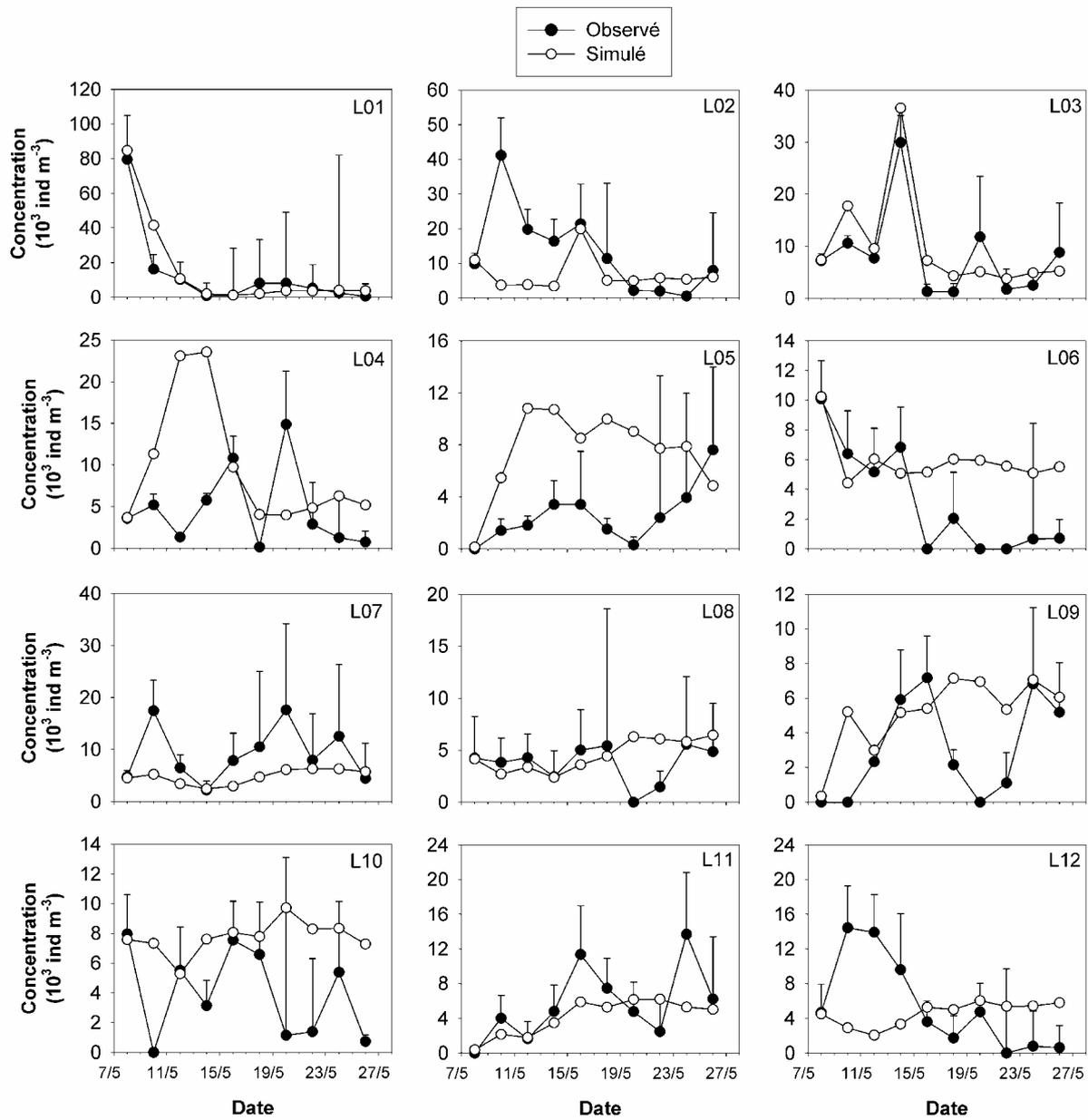


Fig. 44. Évolution des concentrations larvaires, observées (\pm écart-type) et simulées, au cours de la période du 8 mai au 26 mai 2007 sur les douze stations de prélèvement (L01 à L12).

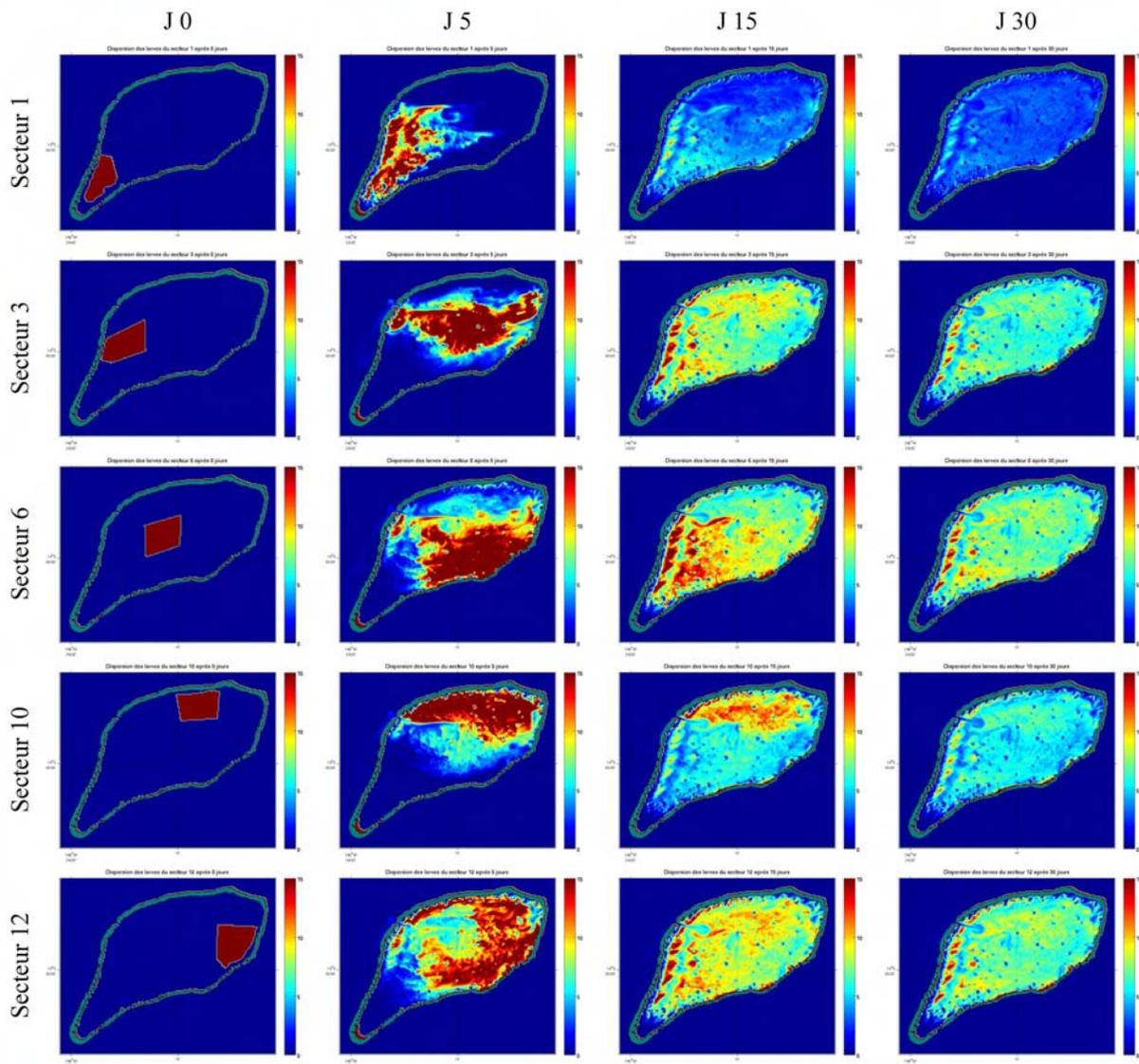


Fig. 45. Cartographie des dispersions larvaires simulées en condition de **vent moyen** (107° , 6 m s^{-1}) à partir des secteurs 1, 3, 6, 10 et 12, après 0, 5, 15 et 30 jours de simulation.

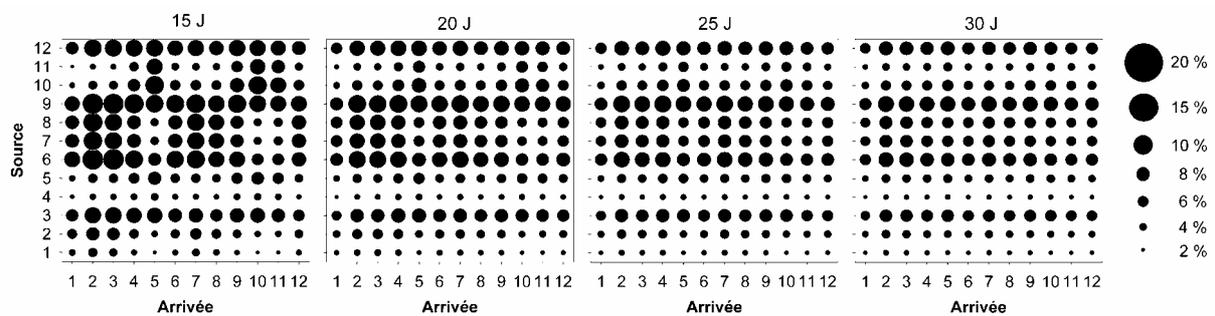


Fig. 46. Matrices de connectivité décrivant la probabilité de transfert entre les 12 secteurs en condition de vent moyen (107° , 6 m s^{-1}), après 15, 20, 25 et 30 jours de simulation.

Mesure de la connectivité intra-lagonaire

Scénario de vent moyen

La Fig. 45 présente les cartes de dispersion larvaire obtenues après 0, 5, 15 et 30 jours de simulation pour les secteurs source 1, 3, 6, 10 et 12, qui présentent un fonctionnement caractéristique des tendances observées à l'échelle du lagon. La concentration des larves issues de chaque secteur montre une répartition hétérogène jusqu'au quinzième jour, qui tend à s'homogénéiser au bout de trente jours. Ainsi, les larves issues du secteur 1, à l'ouest, progressent rapidement vers le nord le long de la côte ouest, puis se dispersent vers l'est et s'homogénéisent dans l'ensemble du lagon avec des concentrations relativement faibles. Les larves issues du secteur 3 progressent rapidement vers l'est, puis se diffusent dans l'ensemble du lagon. Les larves issues du secteur 6, au centre de l'atoll, se dispersent vers le sud-est, avant de se concentrer dans la partie Ouest, au quinzième jour, et de se diffuser dans l'ensemble du lagon au trentième jour. Les larves du secteur 10, au nord-est, restent quant à elles concentrées dans le nord, pendant les quinze premiers jours, avant de se diffuser au bout de trente jours de dispersion. Enfin, les larves issues du secteur 12, le long du récif Est, transfèrent rapidement vers l'ouest, le long des côtes nord et sud avant de s'homogénéiser dans l'ensemble du lagon.

Les matrices présentées en Fig. 46 permettent de décrire l'état de la connectivité entre les 12 secteurs au bout de 15, 20, 25 et 30 jours de simulation. Après quinze jours de dispersion, trois types de secteurs peuvent être identifiés :

- Les secteurs source à contribution faible et homogène : 1, 2, 4 et 5, à l'ouest et nord-ouest, avec des proportions entre 4 et 6 %, réparties de façon relativement homogène entre les secteurs d'arrivée.
- Les secteurs source à contribution forte et homogène : 3 et 12, au centre-ouest et à l'est, avec des proportions de 8 % en moyenne, là aussi réparties de façon relativement homogène entre les douze secteurs d'arrivée.
- Les secteurs source à contribution forte et localisée : 6, 7, 8 et 9, au centre du lagon, avec des proportions entre 7 et 9 % en moyenne, réparties principalement le long de la côte sud, entre les secteurs 1 et 12. Les larves issues de ces secteurs sont bien moins concentrées au nord, dans les secteurs 5, 10 et 11.

Les tendances observées après 15 jours de dispersion se maintiennent jusqu'au 30^{ème} jour, avec toutefois une homogénéisation entre les secteurs d'arrivée et une progressive diminution des proportions, plus marquée dans les secteurs au centre du lagon.

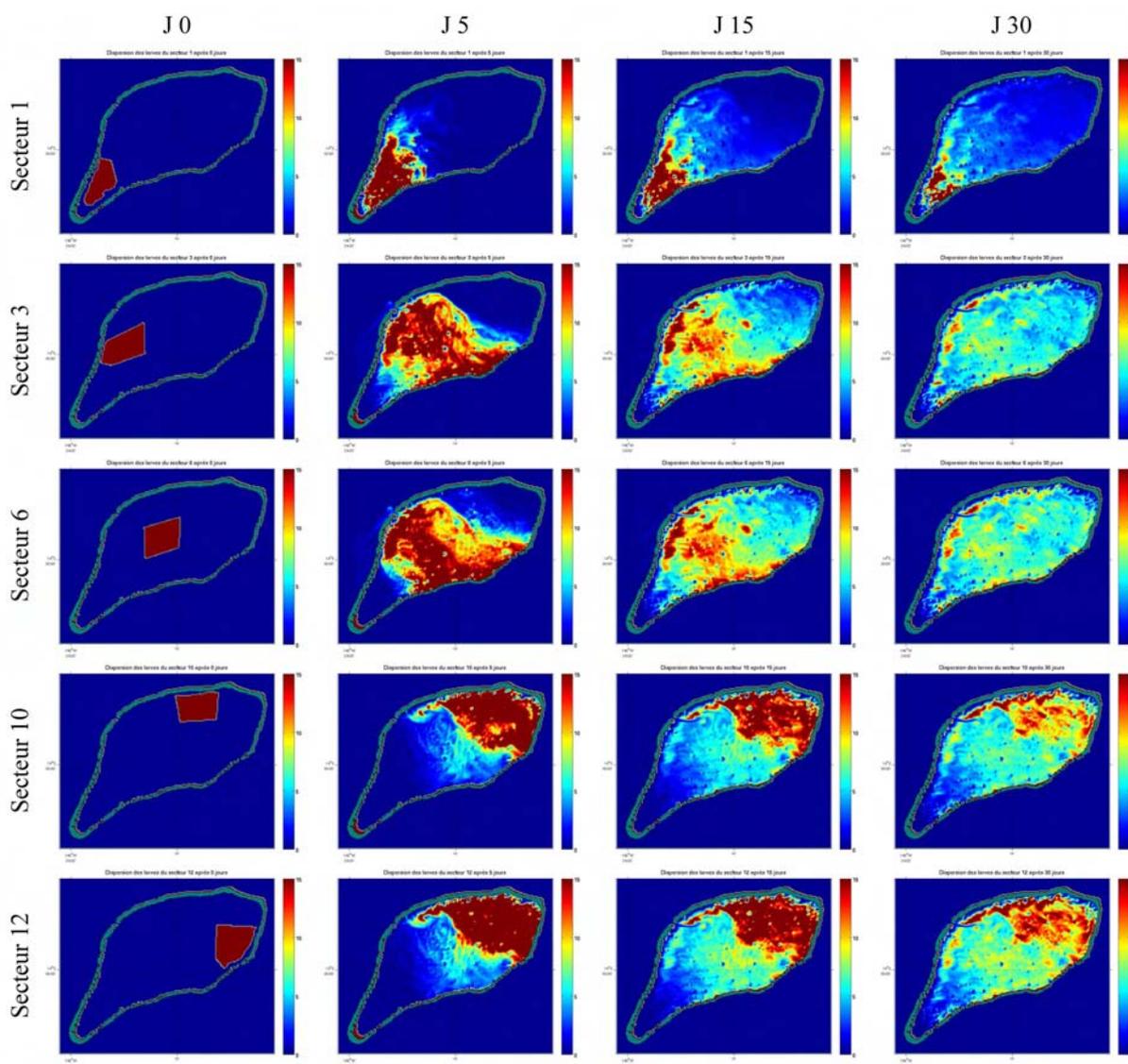


Fig. 47. Cartographie des dispersions larvaires simulées en condition de **vent hivernal** (135° , 7 m s^{-1}) à partir des secteurs 1, 3, 6, 10 et 12, après 0, 5, 15 et 30 jours de simulation.

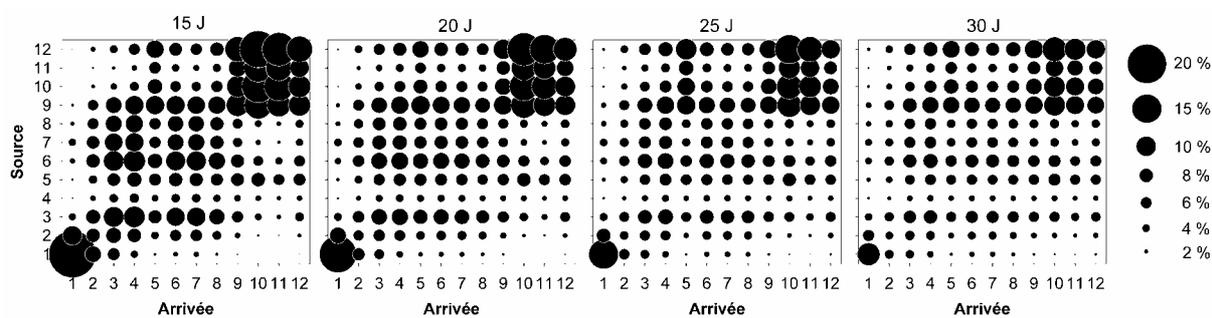


Fig. 48. Matrices de connectivité décrivant la probabilité de transfert entre les 12 secteurs en condition de vent hivernal (135° , 7 m s^{-1}), après 15, 20, 25 et 30 jours de simulation.

Scénario de vent hivernal

Les vents de la période hivernale proviennent du sud-est (135°) et sont en moyenne plus forts que le reste de l'année. La dispersion des larves dans ces conditions apparaît nettement différente de celle observée en conditions moyennes (Fig. 47).

Les larves sont maintenues dans leur secteur source, notamment pour les secteurs à l'est et à l'ouest du lagon. Les larves issues du secteur 1 restent ainsi concentrées à l'ouest pendant les trente jours de simulation, avec un léger transfert vers le nord le long de la côte ouest. Les larves issues des secteurs 3 et 6 montrent une dispersion similaire avec une concentration au centre de l'atoll, répartie entre les côtes Sud et Nord. Au trentième jour, les larves issues de ces deux secteurs sont réparties de façon plus homogène dans le lagon, hormis dans l'extrême ouest où elles sont quasi absentes. Les secteurs source 10 et 12 présentent eux aussi une dispersion similaire avec un maintien de fortes concentrations dans leur secteur, au nord-est, avec un léger transfert vers l'ouest le long de la côte nord.

Dans ces conditions, la connectivité mesurée après 15 jours de dispersion permet d'identifier trois types de secteurs (Fig. 48) :

- Les secteurs source à forte rétention : 1, 9, 10, 11 et 12, correspondant aux zones Est et Ouest du lagon, avec des proportions entre 11 et 24 % très hétérogènes. Le secteur 1 montre très peu de transferts là où les quatre autres secteurs semblent se diffuser dans les secteurs adjacents, notamment dans les secteurs 10 et 11.
- Les secteurs source à contribution forte et localisée : 2, 3, 6, 7, 8, au centre du lagon et le long de la côte sud, avec des proportions entre 7 et 11 %, répartis entre les secteurs 3 à 8 et très peu de transferts vers les zones Ouest et Est.
- Les secteurs source à contribution faible et homogènes : 4 et 5, au nord, avec des proportions de 5 % en moyenne, réparties de façon homogène entre les secteurs d'arrivée, à l'exception du secteur 1, à l'ouest, qui reçoit très peu de larves.

Tout comme pour les conditions de vent moyen, la répartition des proportions de transferts reste stable au cours du temps, jusqu'au trentième jour, avec une diminution progressive des valeurs absolues.

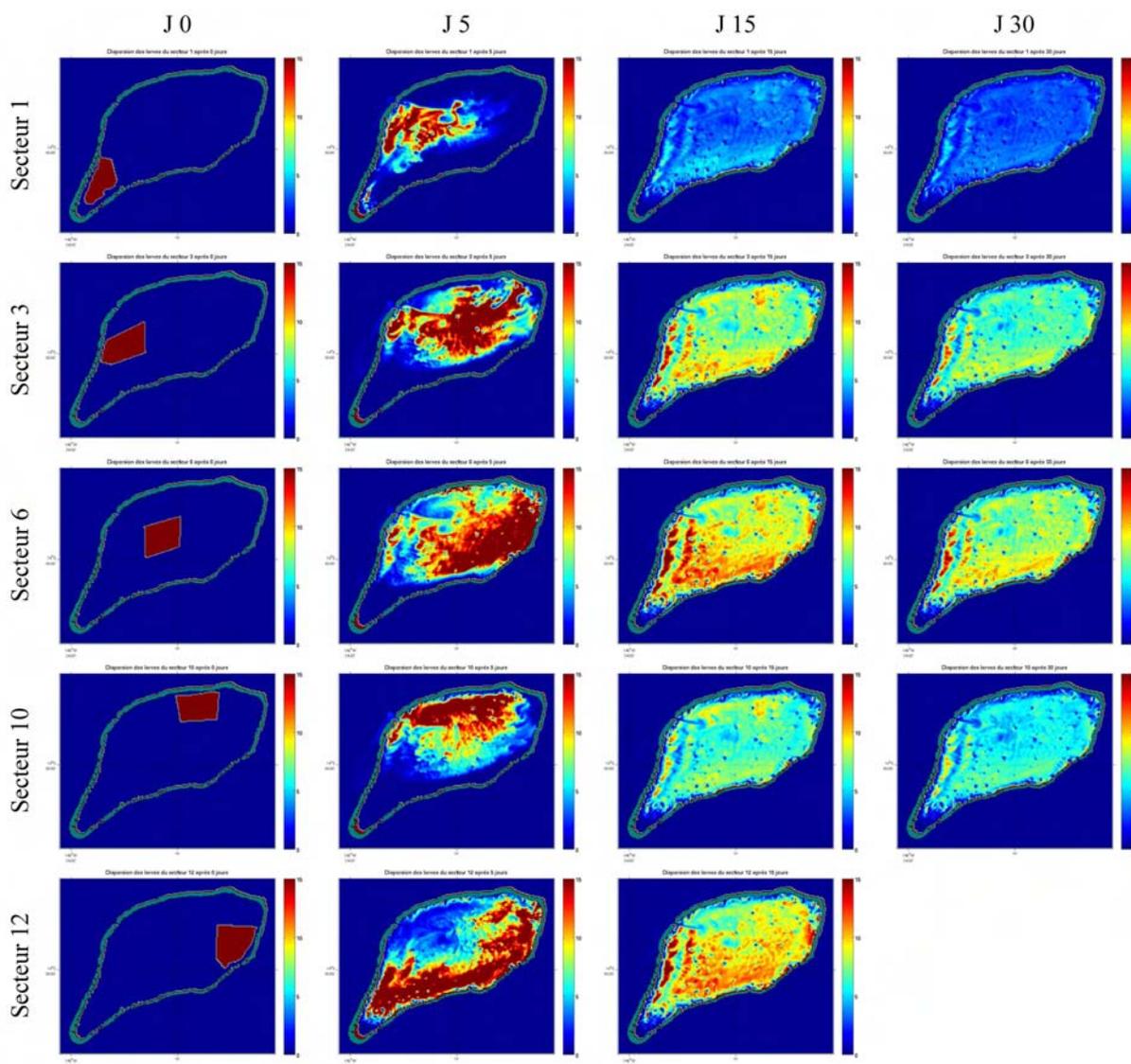


Fig. 49. Cartographie des dispersions larvaires simulées en condition de **vent estival** (90° , 6 m s^{-1}) à partir des secteurs 1, 3, 6, 10 et 12, après 0, 5, 15 et 30 jours de simulation.

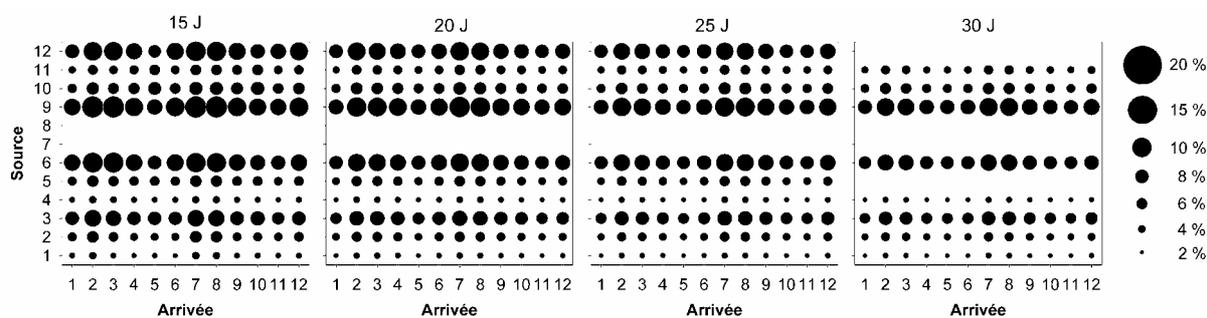


Fig. 50. Matrices de connectivité décrivant la probabilité de transfert entre les 12 secteurs en condition de vent estival (90° , 6 m s^{-1}), après 15, 20, 25 et 30 jours de simulation. L'absence de données pour les secteurs source 7 et 8 entre 15 et 30 jours et 5 et 12 à 30 jours est dû à une erreur numérique du modèle de transport qui n'a pu être identifiée.

Scénario de vent estival

Dans les conditions de vent estival, orienté à l'est (90°), les profils de dispersion larvaire s'apparentent à ce qui est observé dans les conditions moyennes pour les secteurs source de la partie ouest du lagon (Fig. 49). En revanche, pour les secteurs situés au nord et à l'est, les transferts apparaissent sensiblement différents. Les larves issues du secteur 10, au nord du lagon, sont ainsi plus rapidement transférées vers l'ouest et s'homogénéisent ainsi dans l'ensemble du lagon dès le 15^{ème} jour. Pour les larves issues du secteur 12, à l'est du lagon, le transfert vers l'ouest se fait aussi plus rapidement et quasi exclusivement le long de la côte Sud. Le transfert le long de la côte Nord, observé avec un vent moyen orienté à 107°, est dans ce cas très limité.

Il en résulte une connectivité proche de celle mesurée pour des conditions moyennes avec, cependant, une plus importante homogénéisation des concentrations à l'échelle du lagon, dès le quinzième jour (Fig. 50).

Mesure de l'autorecrutement

La mesure d'un taux d'autorecrutement permet d'évaluer la proportion de larves qui se trouvent dans leur secteur d'origine à l'issue de leur développement. Cette proportion correspond aux valeurs de probabilité de transfert représentées sur la diagonale des matrices de connectivité.

L'autorecrutement apparaît significativement supérieur en condition de vent hivernal ($p < 0,0001$), avec en moyenne 9 %, contre 6,4 et 5,7 % en conditions de vent moyen et estival, respectivement. Cela s'explique par l'importante rétention des larves dans les secteurs 1, 10, 11 et 12, à l'ouest et à l'est du lagon, pendant les conditions hivernales (Fig. 51). Le secteur 4 présente quant à lui la plus faible proportion d'autorecrutement, avec en moyenne 3,7 %.

Le pourcentage d'autorecrutement diminue significativement entre 15 et 30 jours ($p < 0,0001$), et passe respectivement de 7,6 à 5,5 % en condition moyenne, 6,7 à 4,7 en condition estivale et 11,1 à 7,3 % en condition hivernale.

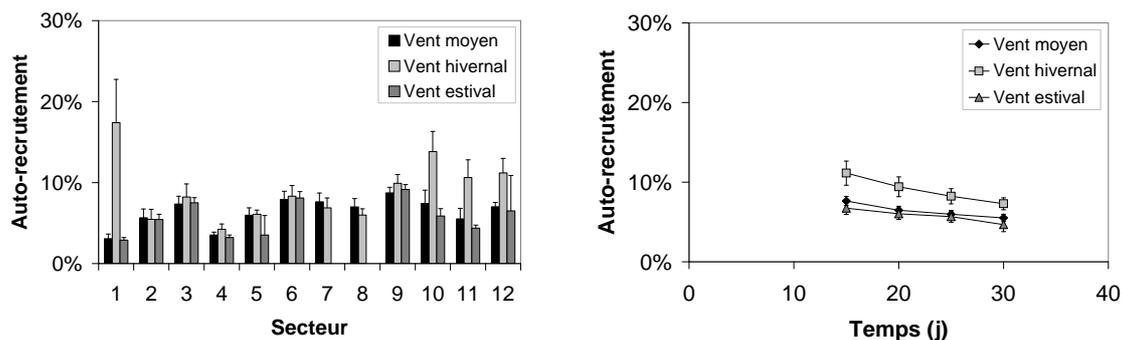


Fig. 51. Gauche : taux d'autorecrutement moyenné entre 15 et 30 jours (\pm écart-type), en fonction du secteur considéré (1 à 12) et des conditions de vent (moyen, hivernal, estival). Droite : évolution du taux d'autorecrutement moyenné à l'échelle du lagon \pm erreur-type, au cours du temps (15, 20, 25 et 30 jours) en fonction des conditions de vent.

Mesure de l'export

Le taux d'export moyen ne présente pas de différence significative entre les trois conditions de vent testées ($p > 0,05$), et atteint 28 % en moyenne au bout de 30 jours (Fig. 52). Ce taux d'export apparaît hétérogène à l'échelle du lagon (Fig. 52). Le secteur 4, face à la passe, présente ainsi un export significativement supérieur aux autres secteurs ($p < 0,0001$), avec en moyenne 45 % entre 15 et 30 jours. Les secteurs 9 et 12, à l'est, présentent quant à eux les taux d'export les plus faibles en moyenne, avec 21 et 20 %, respectivement.

A partir de cinq jours de simulation, la progression du taux d'export moyen suit un profil linéaire présentant une pente de 0,9 % par jour (Fig. 52).

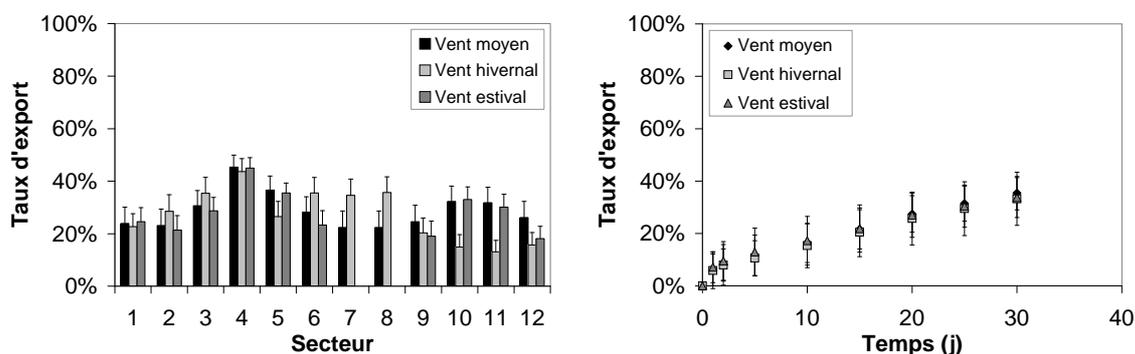


Fig. 52. Gauche : taux d'export moyenné entre 15 et 30 jours \pm écart-type, en fonction du secteur considéré (1 à 12) et des conditions de vent (moyen, hivernal, estival). Droite : évolution du taux d'export moyenné à l'échelle du lagon \pm écart-type, au cours du temps, en fonction des conditions de vent.

DISCUSSION

Validation du modèle de transport

Cette première étape nous a permis de valider un modèle de nage vertical, au niveau local, ainsi que la dispersion larvaire à l'échelle du lagon. Cette étude constitue, à notre connaissance, la première du genre développée dans un lagon d'atoll.

Le modèle de nage, intégré au modèle de transport, permet de simuler correctement la migration des larves avec un signal nycthéral sinusoïdal. Cependant, ce modèle de migration ne permet pas de faire de distinction entre les espèces et les stades de développement. Or, il est reconnu que le comportement de nage des larves de bivalves évolue au cours de leur développement, autant en terme de vitesse qu'en terme d'orientation (Troost et al. 2008). D'autre part, ce modèle est un modèle empirique statique, uniquement basé sur le cycle nycthéral. Or, le comportement des larves de bivalves peut être affecté par de multiples paramètres environnementaux comme la salinité, la température, la concentration en nourriture ou le niveau de turbulence (Eckman et al. 1994, Dekshenieks et al. 1996). Il conviendra donc de faire évoluer le modèle empirique proposé dans cette étude vers un modèle spécifique plus déterministe, tenant compte par ailleurs des caractéristiques de chaque stade de développement.

Toutefois, le modèle de transport intégrant ce modèle de nage empirique permet de reproduire de façon correcte la dispersion d'une cohorte larvaire observée *in situ* à l'échelle du lagon et assimilable à des larves d'huître perlière *P. margaritifera*. L'évolution des concentrations s'ajuste en effet correctement pour la majorité des stations, et les concentrations finales, observées et simulées au terme du suivi, présentent un bon ajustement.

La diminution progressive de la concentration moyenne à l'échelle du lagon témoigne du double effet de dilution des concentrations initiales et d'export des larves hors du système par la passe ou dans des secteurs très côtiers. Le modèle permet donc de reproduire correctement ces deux processus. Cependant, le modèle n'intègre pas de mortalité. Or, les larves sont soumises à une mortalité au cours de leur développement, sous l'effet combiné du manque de nourriture et de la prédation (Eckman 1996). L'ajustement des simulations aux observations semble donc indiquer que la mortalité ne jouerait qu'un rôle mineur sur l'évolution du stock de larves dans le lagon d'Ahe sur une période de trois semaines. Il est en effet reconnu que le taux de mortalité des larves de bivalves touche en grande partie les premiers stades (Pechenik 1999), qui ne sont pas pris en compte dans cette étude, les premières larves retenues dans les tamis d'échantillonnage étant des larves âgées d'un à deux jours. D'autre part, la mortalité

serait principalement liée à l'allongement du cycle de développement et par conséquent à l'augmentation de la pression de prédation et des périodes de jeûne (Hofmann et al. 2004). Ceci expliquerait la surestimation des concentrations observées uniquement en fin de période.

Les simulations de validation du modèle de transport montrent un ajustement correct pour la majorité des stations. L'écart entre les simulations et les observations, notamment mesuré pour la station située à l'est du lagon (station 12), peut s'expliquer en partie par le fait qu'une fraction de la cohorte initiale ait pu échapper au prélèvement en début de période, les émissions de gamètes pouvant être relativement localisées au début (Scheltema 1986), et ne soit ainsi apparue qu'après deux jours de dispersion, comme cela est observé dans les mesures. Par ailleurs, les prélèvements ont été faits sur des points fixes et les données du modèle sont extraites sur une seule maille de 100 m sur 100 m. Or, les larves sont susceptibles de former des patches à plus ou moins grande échelle (Garland et al. 2002). La variabilité spatiale à petite échelle est donc susceptible d'introduire une erreur expliquant une part de la différence entre les observations et les simulations. Par ailleurs, les variations observées au niveau des stations 4 et 5, proches de la passe, pourraient être expliquées par la différence entre l'heure de prélèvement et l'heure d'extraction des données du modèle. En effet, les extractions du modèle ont été faites à 10:00 du matin, les prélèvements *in situ* ayant été effectués entre 8:00 et 12:00. Cependant, une variation d'une à deux heures entre l'extraction du modèle et le prélèvement peut avoir une influence notable dans le rayon du panache de la passe, au niveau duquel les concentrations peuvent être très hétérogènes sous l'effet de dilution par l'eau océanique. Enfin, une part de l'incertitude à l'origine de l'écart entre les simulations et les observations peut être imputable à la méthode d'identification et d'extraction de la cohorte sélectionnée. En effet, la méthode de décomposition modale présente une part d'incertitude, liée à la discrimination de la cohorte et à l'évaluation de son abondance, susceptible de générer une erreur dans les résultats qu'il convient de prendre en considération.

Schéma de la dispersion larvaire

Les simulations visant à mesurer la connectivité entre les secteurs du lagon permettent d'extraire un schéma de fonctionnement de la dispersion larvaire en fonction des conditions météorologiques et des secteurs « source ». Ces simulations permettent par ailleurs

d'identifier l'évolution des probabilités de transfert, d'autorecrutement et d'export des larves au terme de leur développement, entre 15 et 30 jours.

Il ressort de nos résultats l'existence d'un fort potentiel de dispersion des larves issues de chaque secteur du lagon, notamment par des conditions de vent orienté à l'est. En effet, le vent de sud-est, principalement observé pendant la période hivernale, augmente nettement le maintien des larves dans leur secteur d'origine, notamment aux extrémités est et ouest du lagon.

Il est ainsi possible de schématiser le fonctionnement du lagon en découpant ce dernier en six secteurs (Fig. 53).

- Le secteur Sud-Ouest (a), qui exporte rapidement les larves vers le nord dans les conditions de vent d'est et maintient ces dernières en condition de vent de sud-est.
- Le secteur Ouest (b), face à la passe, qui présente un fort taux d'export et un transfert vers le centre quelles que soient les conditions de vent.
- Le secteur Sud (c) qui présente un transfert relativement limité, qui se fait principalement vers le secteur 2.
- Le secteur central (d), qui exporte les larves vers l'est en condition de vent d'est et vers le sud dans les conditions hivernales de vent de Sud-Est.
- Le secteur Nord (e), qui présente un transfert des larves vers l'ouest par vent d'est et voit ce transfert quasi totalement stoppé par des vents de sud-est.
- Le secteur Est (f), d'où les larves sont transférées rapidement vers le nord et l'ouest par vent d'est et exclusivement vers le nord dans les conditions de vent de sud-est.

Les vents d'est favorisent ainsi le transfert des larves entre les différents secteurs du lagon, notamment par l'activation des échanges entre l'ouest et l'est. Dans ces conditions, les larves se dispersent de manière plus importante et les concentrations ont tendance à s'homogénéiser à l'échelle du lagon. Par vent de sud-est, le lagon se trouve structuré d'est en ouest, les transferts étant limités dans cette situation.

Le courant de retour compensatoire, orienté à l'opposé de la direction du vent semble donc jouer un rôle important dans le transfert des larves à grande échelle, notamment avec des vents d'est. Ce fonctionnement serait principalement dû à l'importante profondeur de l'atoll et au fait que la majorité des larves se situe en moyenne en dessous de 10 m de profondeur, où se trouve la limite d'inversion du courant.

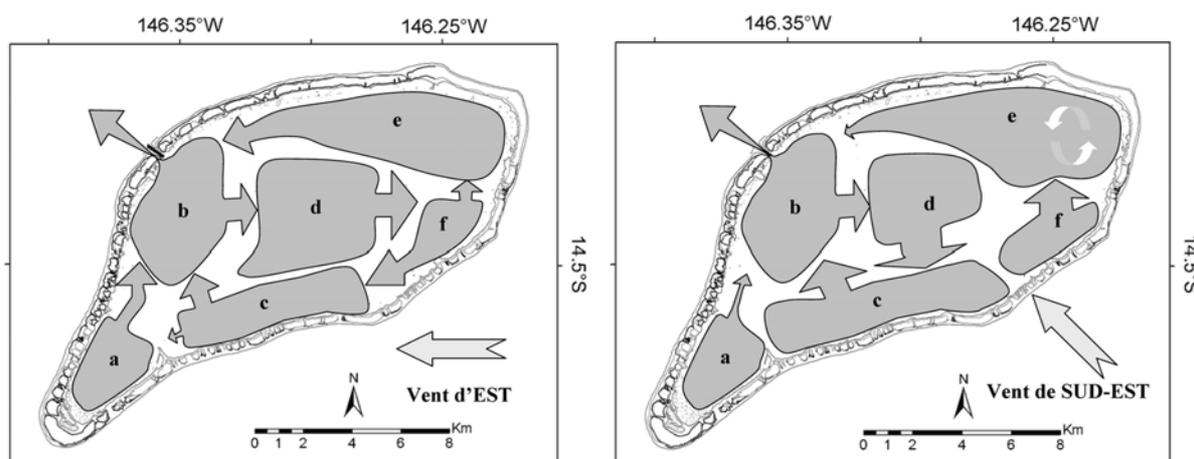


Fig. 53. Fonctionnement schématique de la dispersion larvaire en fonction de l'orientation du vent (Est, et sud-est) et du secteur du lagon (réduit ici à 6 secteurs).

Conséquences sur le recrutement de l'huître perlière

La variabilité spatio-temporelle des fixations de l'huître perlière dépend de multiples facteurs et processus parmi lesquels peuvent être identifiés : la répartition du stock de géniteurs, l'ampleur, le synchronisme et la période du frai, le succès du développement larvaire (fonction lui-même des paramètres environnementaux tels que la température ou la disponibilité en nourriture), les capacités de dispersion et l'export des larves et enfin, la présence d'un substrat de fixation pour les larves en fin de développement (Rodriguez et al. 1993, Adjroud et al. 2000, Pante et al. 2006).

Notre étude permet d'identifier les capacités de dispersion des larves en fonction de leur secteur d'origine, le taux d'export auquel elles sont soumises et les secteurs dans lesquels les larves sont susceptibles de se fixer au terme de leur développement.

Dans le lagon d'Ahe, le stock de géniteurs sauvages d'huître perlière n'est pas connu. Seul le stock d'animaux en élevage est recensé et évalué à 16.9 millions en 2006, répartis dans l'ensemble des concessions d'élevage (Fig. 54). Le stock en élevage est réparti de façon relativement homogène le long du récif, hormis dans la partie est du lagon, où les concessions sont plus clairsemées. En revanche, les concessions sont absentes de la partie centrale, souvent trop profonde et éloignées des fermes. La zone de collecte privilégiée par les perliculteurs se situe dans la partie ouest du lagon (Fig. 54).

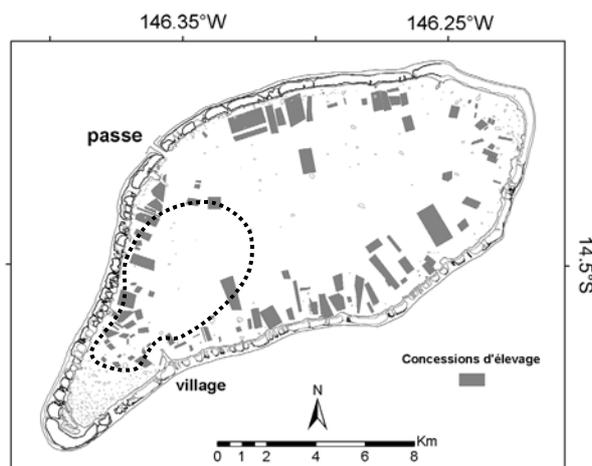


Fig. 54. Répartition des concessions d'élevage d'huître perlière dans le lagon d'Ahe en 2006, identification de la zone de captage privilégiée par les perliculteurs (ligne pointillée) (com. pers. Service de la Perliculture).

Nos simulations permettent d'identifier les secteurs au centre et le long du récif au sud comme des secteurs source privilégiés, qui permettent un maintien de fortes concentrations en larves au terme de leur développement dans le secteur de captage, quelles que soient les conditions météorologiques. Par ailleurs, ces secteurs présentent les plus faibles taux d'export et une proportion d'autorecrutement relativement élevée par rapport aux autres secteurs du lagon. Cependant, en condition hivernale, avec une dominante des vents de sud-est, les secteurs situés aux extrêmes est et ouest du lagon constituent des sites privilégiés, permettant le maintien des cohortes à de fortes concentrations. Compte tenu de la répartition des stocks de géniteurs potentiels, le secteur Ouest est dans cette situation hivernale un secteur clé pour le captage.

Malgré l'importante capacité de dispersion des larves identifiée à l'échelle du lagon, le forçage par le vent semble donc être un élément majeur déterminant les zones de concentration des larves, et à terme les zones de fixation privilégiées.

Par ailleurs, nos simulations permettent d'identifier des structures à petite échelle spatiale, comme l'effet structurant du panache de la passe qui individualise le secteur central du secteur le long de la côte Nord. Ainsi, si les modes de transport à grande échelle semblent jouer un rôle important dans les capacités de dispersion des larves, les structures observées à petite échelle sont susceptibles de constituer des éléments d'intérêt dans la structuration des abondances larvaires. Après cette première description du fonctionnement de l'atoll à grande échelle, il conviendra donc, d'identifier et caractériser les structures fines, observées à petite échelle spatiale.

CONCLUSION

L'étude de la dispersion larvaire des espèces benthopélagiques et de ses conséquences sur la structure des populations adultes constitue un élément de première importance en écologie marine, et fait l'objet de nombreuses recherches (Levin 2006). Dans le cas des populations exploitées, la description des modes de dispersion des larves permet d'identifier les secteurs clés, à même d'offrir les meilleures performances de collecte ou les zones « sanctuaires » favorables pour le maintien de géniteurs (North et al. 2008). Notre étude présente le développement et la validation d'un modèle de transport pour les larves de bivalves dans un lagon d'atoll. Ce modèle, qui intègre un modèle de comportement permettant de reproduire la migration verticale des larves, nous permet par ailleurs d'identifier un schéma de la dispersion larvaire en fonction des conditions météorologiques (direction et force du vent).

Les capacités de dispersion de larves de bivalves apparaissent importantes à l'échelle du lagon, quel que soit le secteur d'origine de ces dernières. Cette dispersion est en revanche nettement influencée par les conditions de vent et revêt de ce fait un caractère saisonnier marqué. Les conditions de vent estival vont ainsi favoriser l'homogénéisation des concentrations à l'échelle du lagon et les conditions de vent hivernal vont favoriser la rétention et donc le maintien des larves dans leur secteur d'origine. Par ailleurs, le taux d'export des larves, vers l'océan ou bien dans des secteurs non exploitables, semble indépendant des conditions de vent ; il est évalué en moyenne à 1 % du stock total par jour. Ce taux d'export est en revanche hétérogène à l'échelle du lagon, les secteurs proches de la passe étant nettement plus soumis à ce processus.

Un premier bilan extrait de nos simulations permet d'identifier les secteurs au sud et à l'ouest comme des zones de captage à privilégier. Par ailleurs, le secteur au centre du lagon pourrait constituer une zone d'intérêt pour la mise en place d'un « sanctuaire » pour des géniteurs en raison de ses capacités de maintien et de transfert vers les zones de captage précédemment identifiées.

Le modèle de transport développé dans la présente étude est à présent transposable dans d'autres lagons aux caractéristiques géomorphologiques différentes de l'atoll d'Ahe, et donc susceptibles de montrer des schémas de dispersion différents.

Remerciements

Cette étude a bénéficié d'un co-financement par l'Ifremer, le gouvernement de Polynésie française (délégation à la recherche) et par le 9^{ème} fond européen de développement (FED). Les auteurs tiennent à remercier particulièrement monsieur A. Lo-Yat, responsable du projet FED pour la coordination des travaux. Nous souhaitons par ailleurs remercier les équipes de l'Ifremer et de l'IRD qui ont participé aux campagnes de mesure sur l'atoll d'Ahe.



SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

L'objectif général de cette thèse était d'analyser la relation entre l'environnement, physique et biologique, et la croissance et dispersion des larves de l'huître perlière. Ces travaux se sont appuyés sur une étude *in situ* qui a permis de décrire l'hétérogénéité environnementale et d'apporter une vision de la dynamique de dispersion des cohortes larvaires dans le lagon de l'atoll d'Ahe. En parallèle, nous avons développé une approche plus explicative du lien entre l'environnement et la larve, par une démarche expérimentale et l'application de modèles déterministes de croissance et de transport.

Synthèse des résultats

Le lagon d'Ahe : un environnement hétérogène

L'hétérogénéité environnementale, définie comme la variabilité spatiale et temporelle des composantes d'un milieu, constitue un élément majeur dans la structuration des écosystèmes marins (Haury et al. 1978, Pinel-Alloul 1995). Cette hétérogénéité est en effet susceptible de modifier de façon notable les capacités de développement et de survie d'un organisme, en déterminant par exemple son accès à la ressource trophique, la pression de prédation à laquelle il va être soumis ou, dans le cas des organismes benthopélagiques, leur capacité d'accès à un habitat.

Dans ce contexte, notre étude contribue à l'amélioration de la connaissance du fonctionnement des écosystèmes lagunaires, en analysant la relation entre l'hydro-biologie et les abondances en méroplancton (larves de bivalves). Il en ressort la prédominance des variations aux petites échelles spatiales (verticale) et temporelles (hebdomadaire) au regard des variations à grande échelle (lagonaire et saisonnière). Comme cela a été décrit dans d'autres atolls (Gonzalez et al. 1998, Pouvreau 1999), les variations à court terme des conditions météorologiques et en particulier du vent, expliquent une grande partie de la variabilité observée. D'autre part, nous avons pu mettre en évidence l'influence combinée de

facteurs physiques tels que l'hydrodynamisme, et biologiques tels que l'accès à la ressource ou les capacités de déplacement, sur le déterminisme et le maintien des structures observées.

D'un point de vue trophique, Ahe apparaît comme un lagon relativement riche, avec notamment des concentrations cellulaires en picophytoplancton supérieures à la moyenne des atolls polynésiens. La richesse du lagon d'Ahe semble liée à son faible degré d'ouverture et à sa profondeur, les lagons les plus ouverts montrant les concentrations en phytoplancton les plus faibles (Fig. 55) (Delesalle & Sournia 1992).

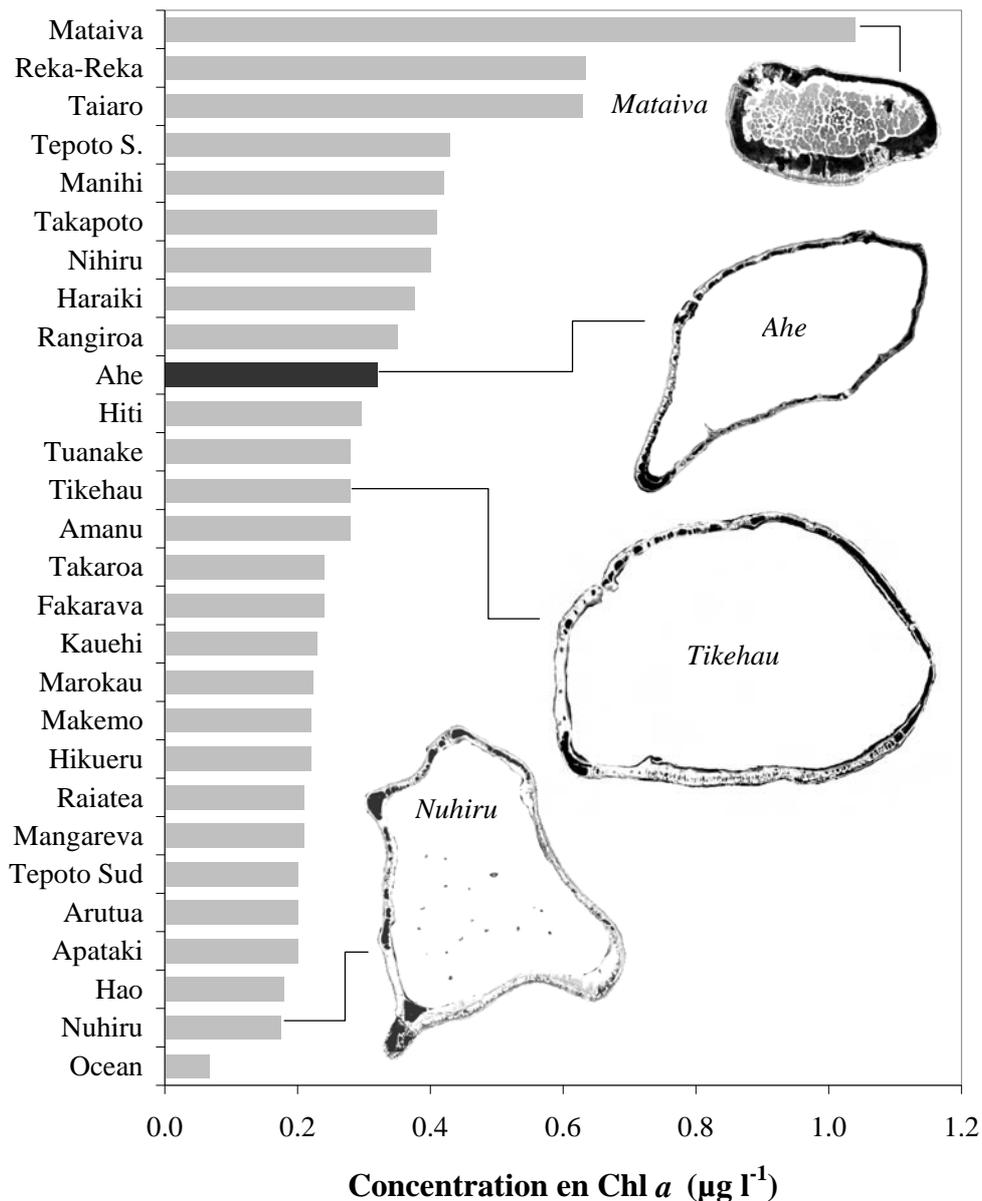


Fig. 55. Concentrations en Chl *a* mesurées dans 27 lagons d'atolls polynésiens et dans l'océan. D'après Charpy & Blanchot (1998), Pagès & Andréfouët (2001) et cette étude (pour Ahe). Identification de la morphologie des atolls de Mataiva, Ahe, Tikehau et Nuhiru. Les zones de récifs claires correspondent à des secteurs d'échange avec l'océan (*hoa*).

La variabilité des abondances est importante pour l'ensemble des communautés planctoniques à toutes les échelles : nyctémérale, quotidienne, saisonnière, verticale et lagonaire. Parmi ces variations, la structuration verticale du phytoplancton, montrant un gradient de concentrations croissant vers le fond, apparaît nettement plus marquée, en valeur absolue, que celle qui est communément décrite dans les lagons d'atoll (Charpy 1996a, Buestel & Pouvreau 2000). D'autre part, ce gradient s'est maintenu pendant de longues périodes, alors qu'il est généralement décrit comme exceptionnel et transitoire dans les lagons peu profonds. L'apport de nutriments par le sédiment, couplé à une photoinhibition du phytoplancton en surface ont été identifiés comme les facteurs potentiellement responsables des gradients de concentration observés.

Par ailleurs, l'abondance des communautés microbiennes est structurée à l'échelle du lagon, avec des secteurs « riches » à l'ouest et à l'est du lagon, définis comme des zones confinées, et un secteur appauvri, soumis au renouvellement par l'eau océanique, face à la passe.

A l'échelle temporelle, des variations quotidiennes notables de la biomasse phytoplanctonique et de l'abondance des communautés microbiennes ont été mesurées, avec un coefficient de variation moyen de 36 %. Ces variations ont pu être mises en relation avec les épisodes de mélange de la colonne d'eau, permettant ainsi de caractériser les eaux profondes comme des sources de biomasse phytoplanctonique. Certaines composantes comme les *Synechococcus*, le nanophytoplancton et les bactéries montrent une tendance saisonnière avec de plus fortes concentrations pendant les périodes chaudes. Cependant, nos échantillonnages ne couvrent qu'une année. Un suivi à plus long terme serait donc nécessaire pour valider cette tendance.

Face à cette hétérogénéité des conditions trophiques du lagon d'Ahe, une première caractéristique des communautés méroplanctoniques tient aux importantes concentrations en larves de bivalves mesurées tout au long de l'année. Ces concentrations sont en effet nettement supérieures à ce qui est généralement décrit dans les lagons polynésiens et se distinguent par ailleurs des valeurs relevées dans d'autres écosystèmes côtiers. Les larves de bivalves constitueraient ainsi jusqu'à 56 % de l'abondance des organismes zooplanctoniques du lagon d'Ahe (Pagano, com. pers.).

Par ailleurs, il existe une forte hétérogénéité dans la répartition des abondances larvaires avec, d'une part, des concentrations maximales à mi-profondeur (25 m) modulées par une migration vers la surface la nuit et vers le fond la journée, et d'autre part, une répartition hétérogène à l'échelle du lagon. En moyenne, la distribution des abondances en larves a montré : un secteur peu concentré face à la passe, un secteur très concentré à l'est et au sud du lagon et un secteur montrant une plus forte variabilité temporelle au sud-ouest, selon les conditions météorologiques.

D'autre part, nous avons identifié d'importantes variations quotidiennes d'abondance, principalement liées aux épisodes de ponte, et l'existence de transferts entre les secteurs du lagon. Le secteur Ouest du lagon constitue ainsi une source de larves. Il est caractérisé par de multiples événements de ponte, identifiés notamment à l'occasion des périodes de fort vent. Les larves sont ensuite transportées vers l'est. A l'opposé, des transferts vers l'ouest, à partir du secteur Est du lagon ont pu être mis en évidence. Il y aurait ainsi une convergence des larves vers la partie centrale du lagon avec, toutefois, un phénomène de rétention dans la partie Est, qui apparaît systématiquement plus concentrée et un export par la passe à partir de la zone centrale.

En parallèle, nous avons mis en évidence l'existence d'un lien entre la distribution des larves à grande échelle et la variabilité spatiale des fixations de l'huître perlière. Le secteur au centre-est du lagon, qui semble être une zone de convergence, présente ainsi des fixations relativement importantes et régulières au cours de l'année, alors que le secteur Ouest, plus variable et soumis à l'export, est le lieu de fixations plus saisonnières. Les vents d'est, observés pendant l'été austral favoriseraient ainsi les fixations à l'ouest alors que les vents de sud-est, au cours de l'hiver austral, exporteraient les larves depuis ce secteur.

Si l'on s'attache au concept d'hétérogénéité fonctionnelle, qui décrit les interactions écologiques existant entre une entité écologique, ici les larves de bivalves, et son environnement (Pinel-Alloul 1995), les facteurs abiotiques comme l'hydrodynamisme (transferts, rétention, renouvellement par la passe) sont prédominants à grande échelle, alors que les facteurs biotiques tels que la concentration en nourriture, la nage verticale, la distribution des géniteurs et les épisodes de ponte, seraient primordiaux à petite échelle (Fig. 56).

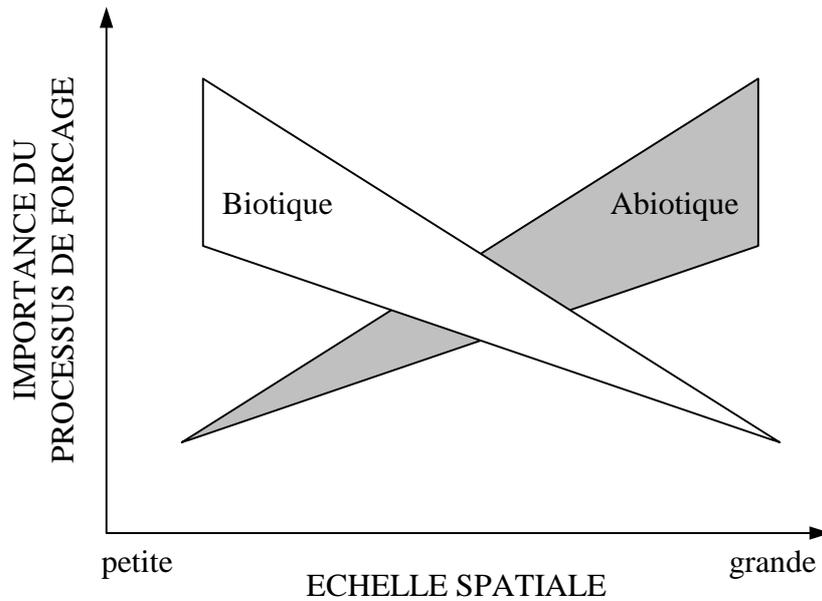


Fig. 56. Modèle théorique de la relation entre l'échelle spatiale de prélèvement et l'importance relative des processus biotiques et abiotiques contrôlant l'hétérogénéité des modes de dispersion du zooplancton en milieu marin. D'après Pinel-Alloul (1995).

Un milieu limitant la croissance larvaire

Les interactions entre la physiologie des larves et leur environnement sont complexes et souvent spécifiques. Afin d'analyser la relation entre la variabilité de l'environnement et le développement larvaire de l'huître perlière, nous avons développé un modèle bioénergétique de croissance répondant à la théorie du budget d'énergie dynamique (DEB). Ce modèle décrit de façon mécaniste l'allocation d'énergie chez un organisme en fonction de deux variables de forçages que sont la température et la concentration en nourriture.

D'un point de vue physico-chimique, la température et la salinité mesurées dans le lagon d'Ahe se situent dans la gamme optimale décrite expérimentalement pour la croissance larvaire de *P. margaritifera* (Doroudi et al. 1999). L'impact de la variabilité de ces paramètres sur les performances de croissance des larves apparaît donc relativement limité.

D'un point de vue trophique, il a été démontré que l'huître perlière adulte adopte une stratégie qui lui permet d'exploiter au mieux les faibles concentrations en nourriture rencontrées dans les lagons d'atoll, par une importante capacité de filtration et de rétention des particules planctoniques (Pouvreau et al. 1999). Notre étude étend ces observations au

stade larvaire de *P. margaritifera* qui présente, de la même façon, une bonne capacité à exploiter de très faibles concentrations en nourriture. Cette capacité est notamment supérieure à celle d'espèces vivant dans des milieux plus riches comme, par exemple, les larves de l'huître creuse *C. gigas* (Rico-Villa et al. 2009).

Cependant, l'application du modèle de croissance nous a permis d'identifier certaines conditions à risque, limitant la croissance des larves de *P. margaritifera* dans le lagon d'Ahe. De ce point de vue, la structuration verticale de la ressource trophique s'est avérée prépondérante sur le déterminisme des variations spatiales de croissance des larves, les eaux de surface, moins riches, présentant des performances de croissance nettement inférieures. De même, le secteur face à la passe soumis à un effet de dilution par les eaux océaniques, présente des conditions moins favorables à la croissance larvaire. Cependant, nos observations se basent sur une analyse statique du système, sans prise en compte de la capacité de dispersion des larves. Notre analyse pose donc les limites du système et il conviendra de prendre en compte le transport pour bien évaluer les conditions réellement expérimentées par les larves.

Les variations temporelles, observées à l'échelle de quelques jours, semblent aussi jouer un rôle majeur dans le déterminisme des performances de croissance des larves. Des périodes d'arrêt de la croissance de plusieurs jours peuvent ainsi intervenir au cours du développement larvaire, notamment lorsque les concentrations en Chl *a in vivo* approchent $0.2 \mu\text{g l}^{-1}$ (Fig. 57).

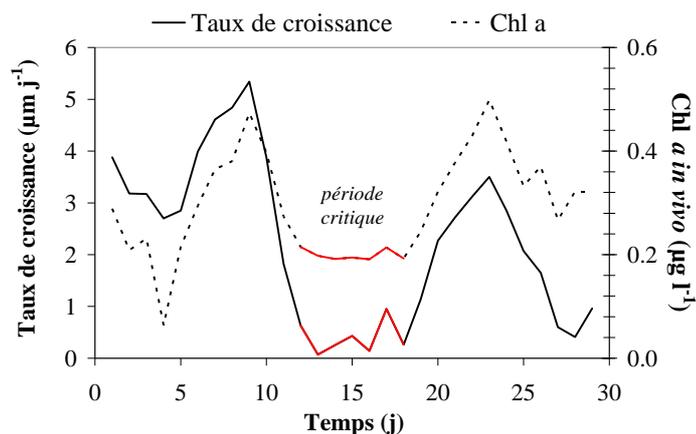


Fig. 57. Concentration en Chl *a in vivo* mesurée entre 10 et 20 m sur la station L07 en avril-mai 2007 et taux de croissance larvaire correspondant à ces conditions, simulé par le modèle DEB (cf. Chapitre IV). Identification de la période critique d'arrêt de la croissance (lignes rouges).

Néanmoins, dans les conditions trophiques observées dans le lagon d'Ahe, la durée du cycle de développement larvaire correspond à ce qui est généralement observé expérimentalement, les premières larves pédi-véligères étant observées après quinze à vingt jours de développement. Cependant, la proportion de larves à ce stade apparaît très faible et la variabilité spatiale potentiellement très élevée.

Un déterminisme physique de l'hétérogénéité du captage

La dernière partie de ce travail de thèse a porté sur la mise au point d'un modèle de transport, permettant de simuler la dispersion larvaire dans l'atoll d'Ahe, en fonction des courants et du comportement de nage verticale des larves observé *in situ*.

Une première étape de comparaison des simulations à des observations faites dans le lagon de l'atoll d'Ahe nous a permis de valider le modèle de nage et le modèle de transport à l'échelle du lagon. Le modèle reproduit ainsi de façon correcte la dispersion d'une cohorte suivie sur une période de 18 jours.

D'autre part, nous avons pu extraire un schéma des dispersions en fonction des conditions de vent observées au cours d'une année dans le secteur des Tuamotu du nord (Fig. 53). Les vents d'est, observés durant l'été austral, favorisent ainsi le transfert des larves entre les différents secteurs du lagon, notamment par l'activation des transferts entre l'ouest et l'est, comme identifié dans le secteur 4 sur la Fig. 53. Dans ces conditions, les larves se dispersent de manière importante et les concentrations ont tendance à s'homogénéiser à l'échelle du lagon. Par vent de sud-est, observé pendant l'hiver austral, le lagon se trouve structuré d'est en ouest, les transferts étant limités dans cette situation et la rétention étant de ce fait plus importante.

Ces résultats sont en accord avec les observations faites *in situ* au cours des quatre campagnes de prélèvement (cf. Chapitre II). Ces observations nous permettaient en effet d'identifier le secteur à l'ouest (groupe A, Fig. 19), comme un secteur « source », soumis à l'export. Nous avons par ailleurs identifié une analogie entre les secteurs situés au sud-est et les secteurs à l'ouest (groupe B, Fig. 19). Les transferts le long de la côte sud expliquent cette analogie. Enfin, nous retrouvons bien l'individualisation du secteur au nord, étendu le long du récif (groupe C, Fig. 19).

Malgré l'importante capacité de dispersion des larves, identifiée à l'échelle du lagon, le forçage par le vent semble donc être un élément majeur déterminant les zones de concentration des larves, et à terme les zones de fixation privilégiées.

Nos résultats permettent ainsi d'identifier les secteurs au centre et le long du récif au sud comme des secteurs privilégiés qui permettent un maintien de fortes concentrations en larves au terme de leur développement, quelles que soient les conditions météorologiques. Par ailleurs, ces secteurs présentent les plus faibles taux d'export. Cependant, en condition hivernale, les secteurs situés aux extrêmes est et ouest du lagon constituent des sites d'intérêt, permettant le maintien des cohortes dans leur secteur à de fortes concentrations. Compte tenu de la répartition des stocks de géniteurs potentiels, concentrés à l'ouest, le secteur Ouest est dans cette situation hivernale un secteur clé pour le captage.

Par ailleurs, dans une optique d'optimisation des performances de collecte du naissain de l'huître perlière, le maintien d'un stock de géniteurs dans la partie centrale du lagon semble être un élément d'intérêt. Ce secteur présente en effet un faible export et un maintien des larves dans les secteurs privilégiés par les perliculteurs pour le captage.

Perspectives de l'étude

Approche analytique

Notre incapacité à identifier spécifiquement les larves de l'huître perlière dans les échantillons de plancton a constitué une limite à cette étude. Pour pallier ce problème, nous avons adapté une méthode d'hybridation *in situ* permettant l'identification des larves de *P. margaritifera* en utilisant comme témoin les larves de *P. maculata*. Cette méthode nous permet de discriminer avec succès les larves, jeunes et évoluées, des deux espèces avec un protocole unique, à partir d'une sonde spécifique codant pour le gène 16S de l'ARN ribosomal. Par ailleurs, cette méthode non destructive, permet le dénombrement et l'analyse biométrique des larves marquées, ce qui en fait un outil d'intérêt pour le suivi des cohortes larvaires *in situ*. L'application de cette méthode aux échantillons prélevés au cours de la présente étude, et conservés dans leur ensemble, constitue de ce fait une perspective d'intérêt à ce travail. Cette identification permettrait, entre autres, de décrire précisément l'état de la

dispersion des larves de *P. margaritifera* au regard des autres espèces et apporterait des informations sur leur développement *in situ*, qu'il conviendra de comparer avec les simulations du modèle de croissance.

D'autre part, l'optimisation du protocole d'hybridation *in situ* pour une application en routine, par la mise au point d'un kit d'analyse par exemple, permettrait de simplifier l'usage de cet outil. A ce titre, les récents travaux de Jones et al. (2008) qui décrivent la mise au point d'une méthode d'analyse par hybridation *in situ* en *sandwich* (SHA), couplée à un automate, *Environmental Sample Processor* (ESP), permettant l'identification automatisée *in situ* des larves de bivalve, constitue une avancée technologique prometteuse.

Approche expérimentale

L'identification des larves de *P. margaritifera* dans les échantillons issus des cycles de 24-h, effectués au cours de la présente étude, apporterait des informations sur le comportement de migration verticale des différents stades. Cependant, les facteurs déterminant les processus de migration verticale peuvent être multiples *in situ*, physiques et biologiques. Bien qu'il semble exister une corrélation entre la dispersion des larves à petite échelle et la concentration en nourriture, nous ne pouvons pas, en l'état actuel, établir de lien de causalité. Une approche expérimentale visant à décrire le comportement de nage des larves de *P. margaritifera* serait donc à envisager. Ce type d'étude permettrait d'évaluer l'effet spécifique de différents stimuli (concentration en nourriture, luminosité, salinité...) sur le comportement et la vitesse de nage des différents stades de développement larvaire de *P. margaritifera*. Cela permettrait ainsi d'établir un lien déterministe entre les conditions environnementales et le comportement de migration. Ces expérimentations apporteraient des éléments nouveaux permettant de développer une approche mécaniste du comportement de nage dans le modèle de transport qui, en l'état actuel, simule de façon empirique cette migration, sans distinction d'espèce ou de stade de développement.

Par ailleurs, nous avons mené des expérimentations visant à mesurer la contribution des différentes communautés planctoniques, autotrophes et hétérotrophes, au régime alimentaire des larves de l'huître perlière sur l'atoll d'Ahe. Malheureusement, un effet potentiel de « cascade trophique » a rendu les témoins inexploitable et ne nous a pas permis d'interpréter

de manière satisfaisante les résultats de ces expériences. Le développement et l'application d'un protocole adapté apporterait des éléments d'intérêt qui permettraient notamment de faire évoluer la fonction d'ingestion du modèle de croissance vers la prise en compte de la diversité des sources de nourriture.

Approche in situ

Notre étude de l'hétérogénéité environnementale fait un état de la variabilité des « stocks », sans prise en compte des interactions entre les communautés et leur ressource, qui permettrait de mesurer la part des effets « bottom-up » et « top-down » sur la variabilité du système. Des études en cours, dans le cadre du programme FED (Fond Européen de Développement) en Polynésie, apporteront des informations déterminantes sur la dynamique du réseau trophique planctonique du lagon d'Ahe, permettant de répondre à cette problématique. Par ailleurs, une étude spécifique des couches profondes et des interactions à l'interface eau-sédiment semble un sujet d'étude prometteur pour le lagon d'Ahe qui présente une structuration verticale atypique de la biomasse phytoplanctonique.

Nous avons pu constater que la contribution des larves de bivalves à l'ensemble des organismes zooplanctoniques était particulièrement importante dans le lagon d'Ahe. Ainsi, pour mieux comprendre le fonctionnement du lagon, une évaluation des stocks de bivalves sauvages et associés aux structures d'élevage, constituerait un élément d'intérêt qui reste inconnu à ce jour.

Approche par modélisation

Notre étude établit un premier état des capacités de développement des larves de l'huître perlière dans le lagon d'Ahe. Le modèle de croissance validé au cours de ce travail, constitue à présent un outil offrant la possibilité d'effectuer une typologie des lagons polynésiens, orientée vers les capacités de développement larvaire de l'huître perlière en fonction des caractéristiques hydro-biologiques.

D'un point de vue fondamental, cet outil doit permettre d'évaluer l'effet de changements globaux, comme le réchauffement des eaux ou de changements plus périodiques comme les

épisodes *El Niño*, sur les capacités de développement des larves et *in fine* sur le recrutement de *P. margaritifera*.

Notre modèle de croissance simule la phase larvaire pélagique du développement de l'huître perlière. Ce modèle mériterait maintenant d'évoluer pour permettre de simuler l'ensemble du cycle de développement de *P. margaritifera*, de la larve à l'adulte. A ce titre, les travaux actuels sur le déterminisme environnemental de la croissance et de la reproduction de l'huître perlière (thèse de J. Fournier, Ifremer, FED, 2008-2011) doivent apporter les éléments nécessaires à cette évolution.

Par ailleurs, le modèle de transport n'ayant été opérationnel qu'à la fin des travaux de thèse, il conviendra de pousser plus avant cette problématique. Une analyse fine de la circulation hydrodynamique de l'atoll, en fonction des conditions météorologiques, permettra en effet de définir des schémas de fonctionnement synthétiques, susceptibles de mieux décrire les dispersions observées. D'autre part, une étude des structures fines, à petite échelle spatiale, semble intéressante après cette première étape de description du système général.

En l'état actuel, nous disposons de deux modèles déterministes qui permettent de simuler, d'une part le lien entre la physiologie des larves de l'huître perlière et la variabilité de l'environnement (modèle DEB), et d'autre part le transport des larves en fonction des courants et du comportement de nage (modèle de transport). Si l'on veut être en mesure d'évaluer les conditions environnementales réellement expérimentées par les larves, intégrant la dispersion et le comportement, l'optique d'un couplage des modèles, physique et biologique, constitue une évolution envisageable à court terme. Cela nécessitera un forçage environnemental basé sur des mesures historiques dans un premier temps. A terme, ces données pourront être acquises en continu par le biais d'un réseau de sondes multi-paramètres disposées *in situ*. Ce type de forçage reste cependant limitant par le caractère restrictif des paramètres mesurables. Ce type de modèle devra donc évoluer vers un modèle d'écosystème, capable de simuler l'ensemble des interactions existant au sein du réseau trophique pélagique du lagon.

Vers un transfert des acquis à la profession

Outre l'apport de connaissances fondamentales sur le fonctionnement de l'écosystème et des interactions entre les larves de l'huître perlière et leur environnement, ce travail permet d'apporter des informations et des outils d'intérêt dans une optique d'optimisation des pratiques culturelles.

Une des principales orientations suggérées par les résultats de cette étude, réside dans la mise en place d'un « réseau de veille » des cohortes larvaires de l'huître perlière dans les atolls producteurs de naissain de Polynésie française. Pour ce réseau, les atolls d'Ahe, Manihi et Takaroa semblent des sites d'intérêt, dans un premier temps, du fait de l'importance de l'activité de captage qu'ils accueillent. Ce réseau aurait pour objectifs :

(1) Le suivi des cohortes larvaires dans le temps et l'espace afin d'identifier les évènements de ponte majeurs, et à terme, les périodes et secteurs privilégiés pour le captage.

(2) La mise à disposition des informations aux professionnels, en temps réel. Cela permettrait d'optimiser les pratiques liées au captage en orientant la pose des lignes de collecteurs en fonction des évènements de fixation majeurs identifiés.

(3) Un suivi des fixations sur les lignes de collecteurs. Ce suivi permettrait de valider les observations faites dans le plancton. Par ailleurs, cela permettrait d'orienter la pratique visant à faire descendre en profondeur les lignes de collecteurs pour minimiser le sur-captage d'autres espèces comme *P. maculata*. Ce suivi du captage pourrait constituer une première étape à la mise en place du réseau de veille. Il demanderait en effet une logistique restreinte, qui constitue souvent le facteur limitant le travail dans les atolls.

(4) L'archivage des données biologiques et environnementales d'intérêt scientifique et fondamental. Ces données constitueraient en effet une base de première importance permettant d'affiner la compréhension des interactions entre l'environnement et les larves. Ces données permettraient, entre autres, une analyse des tendances à long terme. Cette base fournirait par ailleurs des données de validation supplémentaires pour les modèles de croissance et de transport.

Pour la mise en place de ce réseau de veille, notre étude, qui a nécessité un effort d'échantillonnage important, permet d'identifier les secteurs clés et le pas d'échantillonnage idéal pour optimiser l'effort de prélèvement. L'exemple d'Ahe nous a permis d'identifier une

structuration est-ouest du lagon avec une forte capacité de transport des larves à l'intérieur de ces secteurs. Trois stations de prélèvement, à l'est, au centre et à l'ouest, semble donc un effectif suffisant pour décrire le système. Par ailleurs, le temps de développement larvaire *in situ* pour l'huître perlière serait proche des trois semaines. Un prélèvement hebdomadaire apparaît donc raisonnable pour identifier les événements majeurs. Cependant, la sensibilité des larves aux variations quotidiennes de l'environnement est importante. Une bonne définition des conditions de développement des cohortes identifiées nécessiterait donc la mise en place d'un réseau de suivi des paramètres hydro-biologiques en continu (sondes multi-paramètres avec à minima : température, salinité, chlorophylle *a in vivo*) pouvant être complété par des analyses plus fines (par exemple : identification et quantification des communautés microbiennes par cytométrie en flux) à un pas de temps hebdomadaire.

D'un point de vue logistique, l'adaptation d'un outil de prélèvement automatisé pourrait constituer une évolution intéressante dans le contexte des atolls polynésiens. Dans cette optique, les travaux de Garland et al. (2002) présentent un exemple concret de déploiement de ce type d'instrument.

En parallèle, l'outil d'identification spécifique des larves de *P. margaritifera*, par hybridation *in situ*, pourrait être appliqué en routine, voir automatisé *in situ*, comme décrit par Jones et al. (2008), pour une caractérisation des espèces et des stades de développement.

Enfin, notre travail sur l'atoll d'Ahe nous a permis d'identifier des secteurs clés, qui présentent une forte capacité de dispersion ou inversement une importante capacité de rétention des larves. Une évolution des pratiques zootechniques qui viserait à créer des zones de stockage ou zones « sanctuaires », avec des animaux adultes âgés présentant une proportion de femelles importantes, pourrait favoriser la production d'une grande quantité de larves susceptibles de se fixer dans des secteurs connus. Les résultats de nos travaux permettent d'identifier la zone au centre du lagon comme un candidat potentiel pour une telle zone « sanctuaire ».



LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX

Liste des figures

- Fig. 1. Localisation et carte des archipels des îles de la Société, des Australes, des Tuamotu-Gambier, des îles Marquises. Identification des atolls de Tikehau, Ahe et Takapoto et de l'île de Tahiti. 3
- Fig. 2. Schéma décrivant la formation d'un atoll à partir du stade d'île volcanique (d'après : <http://pubs.usgs.gov/fs/2002/fs025-02/>)..... 3
- Fig. 3. Schéma de la morphologie du récif d'un atoll. 1 : végétation, 2 : conglomérat, 3 : débris coralliens, 4 : *motu*, 5 : platier intertidal, 6 : débris coralliens intertidaux, 7 : conglomérats intertidaux, 8 : chenal résiduel, 9 : eaux profondes, 10 : chenaux (*hoa*), 11 : platier, 12 : lagune fermée. D'après Battistini et al. (1975). 4
- Fig. 4. Cartes de l'atoll d'Ahe. Gauche : identification des concessions d'élevage d'huître perlière. Droite : profil bathymétrique du lagon. 6
- Fig. 5. Gauche : Classification taxonomique de l'espèce *P. margaritifera var. cumingii*. Droite : photo d'une huître perlière à lèvres noires adulte. 7
- Fig. 6. Schéma du cycle de vie de l'huître perlière *P. margaritifera var. cumingii*. 8
- Fig. 7. Photos d'une larve véligère de *P. margaritifera*, identification du velum. 10
- Fig. 8. Facteurs déterminant la genèse, le maintien et l'observation des patrons de répartition du plancton. D'après Haury et al. (1978). 11
- Fig. 9. Collecteurs fixés sur une ligne de collectage immergée. 13
- Fig. 10. Carte des transferts inter-insulaires d'huître perlière déclarés entre les îles perlicoles de Polynésie française en 2006 (Service de la Perliculture 2009). 13
- Fig. 11. Localization and morphology of the Ahe lagoon. Positions of the sampling stations in the lagoon. 23
- Fig. 12. Day/night variation of the Chl *a in vivo* averaged on 3 depth layers: 0-10, 20-30 and 40-50 m and wind velocity (right axis), measured in (a) April 2007, (b) July 2007 and (c) February 2008 at the two stations V01 and V02, the black sectors on the X-axis represent night..... 27
- Fig. 13. Day/night variations in the *Prochlorococcus* (Prochl), *Synechococcus* (Syn), picoeukaryote (Peuk), nanophytoplankton (Nan), bacteria HNA and LNA abundances at 3 depths: 5, 25 and 45 m measured in February 2008 on the two stations V01 and V02, the black sectors on the X-axis represent night. Prochl, Syn, Peuk data were lacking at station V02 at 00:00 h. 28
- Fig. 14. Day-to-day variation during the four surveys, in April-May 2007, August 2007, November 2007 and February-March 2008, of (a) wind velocity, (b) water temperature, (c) salinity and (d) chlorophyll *a in vivo* averaged on 3 depth layers: 0-10, 20-30 and 40-50 m. Data are means between measurements at the 12 lagoon stations measurements, bars show standard deviations..... 30
- Fig. 15. Day-to-day variation during the four surveys, in April-May 2007, August 2007, November 2007 and February-March 2008, of (a) Chl *a* > 2 µm (left scale) and < 2 µm (right scale) concentrations, (b) nanophytoplankton (Nan) & picoeukaryote (Peuk) (left scale) and *Prochlorococcus* (Prochl) & *Synechococcus* (Syn) (right scale) abundances and (c) bacteria HNA & LNA abundance measured at 5 m depth. Data are means between the 12 lagoon stations measurements, bars show standard deviations..... 31

- Fig. 16. Lagoon scale variation of the standard score z of the temperature (TEMP), salinity (SAL) and Chl a *in vivo* averaged over the whole water column and Chl $a < 2 \mu\text{m}$, Chl $a > 2 \mu\text{m}$, nanophytoplankton (Nan), picoeukaryote (Peuk), *Prochlorococcus* (Prochl), *Synechococcus* (Syn), bacteria HNA and LNA concentrations at 5 m depth. Data from all day-to-day studies. Different letters indicate significant differences between stations (Tukey test; $p < 0.05$). 32
- Fig. 17. Localization and morphology of the Ahe lagoon. Positions of the sampling stations in the lagoon. 47
- Fig. 18. Spatial variation of (A) bivalve larvae abundance and (B) bivalve larvae median size, in the four surveys: (a) April-May 2007, (b) August 2007, (c) November 2007 and (c) February-March 2008. All data were standardized (standard score z). Mean wind velocity (W_v) and wind direction (W_d) are indicated on the maps. 50
- Fig. 19. Left: dendrogram extracted from the hierarchical cluster analysis. Right: localization of the four homogeneous groups of stations identified by the cluster analysis..... 51
- Fig. 20. Day-to-day variation in wind velocity, Chl a *in vivo* concentration by 10 m depth layers, abundance of bivalve larvae and median size of bivalve larvae for the four groups of stations: A, B, C and D, during the four surveys: (a) April-May 2007, (b) August 2007, (c) November 2007 and (c) February-March 2008. 52
- Fig. 21. Bivalve larvae abundance variation (mean \pm standard error) along the (a) west and (b) east transects, during three sampling surveys..... 53
- Fig. 22. Vertical patterns of (A) bivalve larvae abundance, (B) bivalve larvae median size and (C) *P. margaritifera* spat settlement density at the two stations V01 and V02, in the three sampling periods (a) April-May 2007, (b) July-August 2007 and (c) February-March 2008. All data are standardized (standard score z). 55
- Fig. 23. Left: Distribution of relative abundances in the five depth layers during the 24-h cycles at the two sampling stations V01 and V02, during the three surveys: (a) April 2007, (b) July 2007 and (c) February 2008. Right: wind velocity variation during the same 24-h cycles on the two sampling stations V01 and V02. The black sectors on the X-axis represent night..... 55
- Fig. 24. Sequence alignments of *P. margaritifera* and *P. maculata* 16S (A) and 18S rRNA gene (B) sequences (Genbank AN 214436/AN 214451 and 214440/214455.1, respectively) used for probes design using the clustal W2 program. Primers used to generate the Pmarg16S or Uni-18S probes are outlined. * means that the nucleotides in that column are identical in all sequences in the alignment. Gaps introduced to improve the alignments are shown as dash lines. Nucleotide numbers are indicated on the right side of the alignments..... 74
- Fig. 25. Probe specificity tests by dot-blot. Nylon membranes were independently hybridized with Pmarg-16S or Uni-18S as a positive control, M13 as a negative control. Target DNA dotted are indicated on the left. Pmarg PCR product refers to the Pmarg16S-1F and Pmarg16S-3R amplification product used to label the Pmarg16S probe; M13 PCR product refers to the M13(-20) forward and M13 reverse amplification product used to label the negative control probe. 75
- Fig. 26. *In situ* hybridisation probe specificity testing on mono-specific larvae samples of different ages. *P. margaritifera* specific probe (Pmarg-16S), positive control probe (Uni-18S) and negative control probe (M13) were applied on *P. margaritifera* and *P. maculata* larvae at two ages: J-5 and J-15. Bars for scale are presented on the pictures. 76

- Fig. 27. *P. margaritifera* larvae specific identification in bi-specific samples. Various *P. margaritifera* vs *P. maculata* larvae concentration samples containing 2000 larvae each were tested through *in situ* hybridisation with Pmarg16S specific probe. These analyses are representative of the observations made in two independent experiments. 77
- Fig. 28. Enumeration of labeled and unlabeled larvae in bi-specific samples of *P. margaritifera* (N) and *P. maculata* (P) tested through ISH with Pmarg16S specific probe according to five different proportions: 0N/100P, 25N/75P, 50N/50P, 75N/25P and 100N/0P, respectively. 78
- Fig. 29. Représentation schématique de l'allocation d'énergie selon la théorie DEB pour les larves de *P. margaritifera*. Les variables d'état sont grisées et les variables de forçage sont représentées dans des cercles. 88
- Fig. 30. Gauche : situation géographique de l'atoll d'Ahe. Droite : identification de la zone d'élevage *in situ* (), de la station de prélèvement de la cohorte larvaire 'sauvage' (01) et des 12 stations de prélèvement pour l'application du modèle (01 à 12). 94
- Fig. 31. Relation entre la longueur de coquille (μm) et le poids de chair humide (ng) de larves de *P. margaritifera*. La ligne continue correspond au modèle ajusté sur l'enveloppe inférieure de la dispersion à partir de l'équation (9), permettant de n'intégrer que la part structurelle du poids de chair, hors réserves. 96
- Fig. 32. Effet de la température sur le taux de développement embryonnaire (), le taux de croissance à 6 jours d'élevage () et à 15 jours d'élevage (). Données extraites de Doroudi et al. (1999). La ligne continue correspond au modèle moyen ajusté à partir de l'équation (11) ($y = x$; $R^2 = 0.9$, $p < 0.0001$). 96
- Fig. 33. Evolution du taux d'ingestion des larves de *P. margaritifera* en fonction de la concentration en algue *Chaetoceros sp jonquieri*. La ligne continue représente le modèle ajusté à partir de l'équation (1) avec $\{J_{xm}\} = 0,11 \mu\text{g}_{\text{Chl } a} \text{ j}^{-1} \mu\text{m}^{-2}$ et $X_K = 0,83 \mu\text{g}_{\text{Chl } a} \text{ l}^{-1}$ ($y = x$; $R^2 = 0.9$; $p < 0.0001$). 96
- Fig. 34. Evolution des variables de forçage (trait plein : Chl *a* ; trait pointillé : température) utilisées pour la validation du modèle : (a) élevage en circuit ouvert alimenté par des algues de culture, (b) élevage en circuit ouvert alimenté par l'eau du lagon d'Ahe, (c) élevage en mésocosme alimenté par l'eau du lagon d'Ahe, (d) mesures faites *in situ*, dans le lagon d'Ahe. 98
- Fig. 35. Comparaison des croissances larvaires de *P. margaritifera* observées (points \pm écart type) et simulées (ligne continue) : (a) élevage en circuit ouvert alimenté par des algues de culture ($X_k = 0.83 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$), (b) élevage en circuit ouvert alimenté par l'eau du lagon d'Ahe ($X_k = 0.30 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$), (c) élevage en mésocosme alimenté par l'eau du lagon d'Ahe ($X_k = 0.30 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$), (d) cohorte identifiée *in situ*, dans le lagon d'Ahe ($X_k = 0.15 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$). 99
- Fig. 36. Variation (A) de la concentration moyenne en Chl *a in vivo* et (B) de la température moyenne mesurées dans le lagon de l'atoll d'Ahe en fonction de la zone géographique et de la profondeur. Données mesurées dans le lagon d'Ahe au cours d'une campagne de 28 jours en avril-mai 2007. 100
- Fig. 37. Gauche : profils des croissances simulées dans l'ensemble des strates en fonction de l'âge des larves. Droite : estimation de la taille atteinte par les larves de *P. margaritifera* après 29 jours de développement en fonction de la zone géographique et de la profondeur ($X_k = 0.15 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$). 101

- Fig. 38. Gauche : évolution du pourcentage moyen (\pm erreur standard) de larves de *P. margaritifera* ayant atteint une taille minimale de 230 μm en fonction de l'âge. Droite : estimation du pourcentage de larves ayant atteint une taille minimale de 230 μm après 29 jours de développement en fonction de la zone géographique et de la profondeur. ($X_k = 0.15 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$, écart type de la dispersion en taille normalisée = 15% de la longueur moyenne)..... 101
- Fig. 39. Gauche : situation géographique de l'atoll d'Ahe. Droite : morphologie de l'atoll et identification des stations de prélèvements : cycle 24-h (V01 et V02), suivi à grande échelle (L01 à L12). 114
- Fig. 40. Identification des douze secteurs (source/arrivée) identifiés pour mesurer la connectivité intra-lagonaire..... 119
- Fig. 41. Evolution de la vitesse de nage verticale des larves, simulée au cours d'une période de 24 heures..... 120
- Fig. 42. Comparaison des abondances relatives mesurées par tranche de 10 m au cours de 5 cycles de 24 h et simulées par le modèle de transport. A : station V01, avril 2007 ; B : station V02, avril 2007 ; C : station V01, août 2007 ; D : station V01, février 2008 ; E : station V02, février 2008..... 121
- Fig. 43. Évolution de la concentration en larves, moyennée sur les 12 stations (\pm erreur-type), observée et simulée au cours de la période du 8 mai au 26 mai 2007. 121
- Fig. 44. Évolution des concentrations larvaires, observées (\pm écart-type) et simulées, au cours de la période du 8 mai au 26 mai 2007 sur les douze stations de prélèvement (L01 à L12). 123
- Fig. 45. Cartographie des dispersions larvaires simulées en condition de **vent moyen** (107° , 6 m s^{-1}) à partir des secteurs 1, 3, 6, 10 et 12, après 0, 5, 15 et 30 jours de simulation. ... 124
- Fig. 46. Matrices de connectivité décrivant la probabilité de transfert entre les 12 secteurs en condition de vent moyen (107° , 6 m s^{-1}), après 15, 20, 25 et 30 jours de simulation. ... 124
- Fig. 47. Cartographie des dispersions larvaires simulées en condition de **vent hivernal** (135° , 7 m s^{-1}) à partir des secteurs 1, 3, 6, 10 et 12, après 0, 5, 15 et 30 jours de simulation. 126
- Fig. 48. Matrices de connectivité décrivant la probabilité de transfert entre les 12 secteurs en condition de vent hivernal (135° , 7 m s^{-1}), après 15, 20, 25 et 30 jours de simulation.. 126
- Fig. 49. Cartographie des dispersions larvaires simulées en condition de **vent estival** (90° , 6 m s^{-1}) à partir des secteurs 1, 3, 6, 10 et 12, après 0, 5, 15 et 30 jours de simulation. ... 128
- Fig. 50. Matrices de connectivité décrivant la probabilité de transfert entre les 12 secteurs en condition de vent estival (90° , 6 m s^{-1}), après 15, 20, 25 et 30 jours de simulation. L'absence de données pour les secteurs source 7 et 8 entre 15 et 30 jours et 5 et 12 à 30 jours est dû à une erreur numérique du modèle de transport qui n'a pu être identifiée. 128
- Fig. 51. Gauche : taux d'autorecrutement moyenné entre 15 et 30 jours (\pm écart-type), en fonction du secteur considéré (1 à 12) et des conditions de vent (moyen, hivernal, estival). Droite : évolution du taux d'autorecrutement moyenné à l'échelle du lagon \pm erreur-type, au cours du temps (15, 20, 25 et 30 jours) en fonction des conditions de vent. 130
- Fig. 52. Gauche : taux d'export moyenné entre 15 et 30 jours \pm écart-type, en fonction du secteur considéré (1 à 12) et des conditions de vent (moyen, hivernal, estival). Droite :

évolution du taux d'export moyenné à l'échelle du lagon \pm écart-type, au cours du temps, en fonction des conditions de vent.	130
Fig. 53. Fonctionnement schématique de la dispersion larvaire en fonction de l'orientation du vent (Est, et sud-est) et du secteur du lagon (réduit ici à 6 secteurs).	134
Fig. 54. Répartition des concessions d'élevage d'huître perlière dans le lagon d'Ahe en 2006, identification de la zone de captage privilégiée par les perliculteurs (ligne pointillée) (com. pers. Service de la Perliculture).	135
Fig. 55. Concentrations en Chl <i>a</i> mesurées dans 27 lagons d'atolls polynésiens et dans l'océan. D'après Charpy & Blanchot (1998), Pagès & Andréfouët (2001) et cette étude (pour Ahe). Identification de la morphologie des atolls de Mataiva, Ahe, Tikehau et Nuhiru. Les zones de récifs claires correspondent à des secteurs d'échange avec l'océan (<i>hoa</i>).	142
Fig. 56. Modèle théorique de la relation entre l'échelle spatiale de prélèvement et l'importance relative des processus biotiques et abiotiques contrôlant l'hétérogénéité des modes de dispersion du zooplancton en milieu marin. D'après Pinel-Alloul (1995). ...	145
Fig. 57. Concentration en Chl <i>a in vivo</i> mesurée entre 10 et 20 m sur la station L07 en avril-mai 2007 et taux de croissance larvaire correspondant à ces conditions, simulé par le modèle DEB (cf. Chapitre IV). Identification de la période critique d'arrêt de la croissance (lignes rouges).	146

Liste des tableaux

Tableau 1.	Vitesse de développement des larves de <i>P. margaritifera</i> élevées en circuit ouvert. Références : 1, Southage & Ito (1998), 2, Kakazu (1988), 3, Alagarwami et al. (1989), 4, Doroudi & Southgate (2003)	9
Tableau 2.	Summary of the sampling strategy (MPP: multi-parameter probe vertical profile, FCM: flow cytometry, Chl <i>a</i> : size fractionated Chl <i>a</i> extraction).....	25
Tableau 3.	Pearson correlation among environmental parameters; WV: Wind Velocity, TA: Tide Amplitude and PAR: mean photosynthetically active radiation (giving the day/night signal) and the pico- nano- phytoplankton, bacterioplankton and <i>in vivo</i> Chl <i>a</i> concentrations according to day/night cycles and vertical profiles (data in <i>italics</i> correspond to $p < 0.05$).	29
Tableau 4.	Seasonal variations of the meteorological, hydrological and hydro-biological parameters. Results are expressed as: average \pm standard deviation from the day-to-day study on the 12 'lagoon' stations. The letters indicate significant differences between surveys (Tukey test; $p < 0.05$). (Note: temperature, salinity and Chl <i>a in vivo</i> data are the water column averages, other data are measurements made at 5 m depth)	35
Tableau 5.	Coefficient of variation: CV (%) for the meteorological, hydrological and hydrobiological parameters at the spatial and temporal scales studied. Different letters indicate significant CVs differences between scales (Tukey test; $p < 0.05$). Since there was only one degree of freedom for the seasonal scale, season was excluded from the test.	36
Tableau 6.	Water temperature, bivalve larvae concentration: mean \pm standard error (<i>n</i>); and spat density of <i>P. margaritifera</i> , <i>P. maculata</i> and other bivalve species on collectors: mean of 6 depths \pm standard error (<i>n</i> , relative proportion) during four survey periods (letters indicate significant differences between surveys: $p < 0.05$)	53
Tableau 7.	Spearman correlation among the studied environmental parameters (LARV = larval abundance, SAL = Salinity, TEMP = temperature, Chl <i>a</i> = <i>in vivo</i> Chlorophyll-a, Dist pass = distance from pass, Dist east-reef = distance from eastern reef and WV = wind velocity) according to the three spatial scales studied (* indicate probability $p < 0.05$)	56
Tableau 8.	Primers used for dot-blot and whole-larvae <i>in situ</i> hybridisation experiments	73
Tableau 9.	Paramètres du modèle DEB pour le stade larvaire de <i>P. margaritifera</i> . Le paramètre X_k est ajusté en fonction du type de simulation : 0.83 avec algues de culture, 0.3 en élevage <i>in situ</i> et 0.15 sur cohorte sauvage.	97
Tableau 10.	Concentrations larvaires observées après l'événement de ponte du 8 mai 2007.	117
Tableau 11.	Paramètres du modèle de migration verticale	120



BIBLIOGRAPHIE

-
- Abalde SL, Fuentes J, Gonzalez-Fernandez A (2003) Identification of *Mytilus galloprovincialis* larvae from the Galician rias by mouse monoclonal antibodies. *Aquaculture* 219:545-559
- Adjeroud M, Andrefouet S, Payri C, Orempuller J (2000) Physical factors of differentiation in macrobenthic communities between atoll lagoons in the Central Tuamotu Archipelago (French Polynesia). *Marine Ecology-Progress Series* 196:25-38
- Agawin NSR, Duarte CM, Agusti S (1998) Growth and abundance of *i* sp. in a Mediterranean Bay: seasonality and relationship with temperature. *Marine Ecology-Progress Series* 170:45-53
- Alagarwami K, Dharmaraj S, Chellam A, Velayudhan TS (1989) Larval and juvenile rearing of black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Linnaeus). *Aquaculture* 76:43-56
- Andréfouët S, Claereboudt M, Matsakis P, Pagès J, Dufour P (2001) Typology of atoll rims in Tuamotu Archipelago (French Polynesia) at landscape scale using SPOT HRV images. *International Journal of Remote Sensing* 22:987-1004
- Andréfouët S, Ouillon S, Brinkman R, Falter J, Douillet P, Wolk F, Smith R, Garen P, Martinez E, Laurent V, Lo C, Remoissenet G, Scourzic B, Gilbert A, Deleersnijder E, Steinberg C, Choukroun S, Buestel D (2006) Review of solutions for 3D hydrodynamic modeling applied to aquaculture in South Pacific atoll lagoons. *Marine Pollution Bulletin* 52:1138-1155
- Andréfouët S, Pages J, Tartinville B (2001) Water renewal time for classification of atoll lagoons in the Tuamotu Archipelago (French Polynesia). *Coral Reefs* 20:399-408
- Arnaud-Haond S, Vonau V, Bonhomme F, Boudry P, Prou J, Seaman T, Veyret M, Goyard E (2003) Spat collection of the pearl oyster (*Pinctada margaritifera cumingii*) in French Polynesia: an evaluation of the potential impact on genetic variability of wild and farmed populations after 20 years of commercial exploitation. *Aquaculture* 219:181-192
- Atkinson M, Smith SV, Stroup ED (1981) Circulation in Enewetak atoll lagoon. *Limnology and Oceanography* 26:1074-1083
- Avois-Jacquet C (2002) Variabilité spatiale multiéchelle du zooplancton dans un lagon récifal côtier. PhD dissertation, Université Paris 6, France, Université de Montréal, Canada

-
- Bacher C, Gangnery A (2006) Use of dynamic energy budget and individual based models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations. *Journal of Sea Research* 56:140-155
- Badylak S, Phlips EJ (2008) Spatial and temporal distributions of zooplankton in Tampa Bay, Florida, including observations during a HAB event. *Journal of Plankton Research* 30:449-465
- Baker P (2003) Two species of oyster larvae show different depth distributions in a shallow, well-mixed estuary. *Journal of Shellfish Research* 22:733-736
- Baldwin BS, Newell RIE (1995) Feeding rate response of oyster larvae (*Crassostrea virginica*) to seston quantity and composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 189:77-91
- Battistini R, Bourrouilh F, Chevalier J-P, Coudray J, Denizot M, Faure G, Fisher JC, Guilcher A, Harmelin-Vivien M, Jaubert J, Laborel J, Masse J-P, Mauge LA, Montaggioni L, Peyrot-Clausade M, Pichon M, Plante R, Plaziat JC, Plessis Y, Richard G, Salvat B, Thomassin B, Vasseur P, Weydert P (1975) Eléments de terminologie récifale indopacifique. *Thétys* 7:1-11
- Bayne BL (1976) *Marine Mussels: Their Ecology and Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge:506 pp
- Bendezu IF, Slater JW, Carney BF (2005) Identification of *Mytilus spp.* and *Pecten maximus* in Irish waters by standard PCR of the 18S rDNA gene and multiplex PCR of the 16S rDNA gene. *Marine Biotechnology* 7:687-696
- Blanchot J, Charpy L, Le Borgne R (1989) Size composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau Atoll Tuamotu Archipelago Pacific Ocean. *Marine Biology* 102:329-340
- Bodiguel X, Maury O, Mellon-Duval C, Roupsard F, Le Guellec A-M, Loizeau V (2009) A dynamic and mechanistic model of PCB bioaccumulation in the European hake (*Merluccius merluccius*). *Journal of Sea Research* In Press, Corrected Proof
- Borcard D, Legendre P, Avois-Jacquet C, Tuomisto H (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85:1826-1832

-
- Bos OG, Hendriks IE, Strasser M, Dolmer P, Kamermans P (2006) Estimation of food limitation of bivalve larvae in coastal waters of north-western Europe. *Journal of Sea Research* 55:191-206
- Botsford LW, White JW, Coffroth MA, Paris CB, Planes S, Shearer TL, Thorrold SR, Jones GP (2009) Connectivity and resilience of coral reef metapopulations in marine protected areas: matching empirical efforts to predictive needs. *Coral Reefs* 28:327-337
- Bourlès Y, Alunno-Bruscia M, Pouvreau S, Tollu G, Leguay D, Arnaud C, Gouletquer P, Kooijman SALM (2009) Modelling growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Advances in the oyster-DEB model through application to a coastal pond. *Journal of Sea Research* In Press, Corrected Proof
- Brié C (1999) Etude expérimentale du collectage de naissain de *Pinctada margaritifera* (Linné, 1758) à Takapoto, atoll des Tuamotu; en Polynésie Française. *Mémoire EPHE*:87p
- Brown MR (1991) The amino-acid and sugar composition of 16 species of microalgae used in mariculture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 145:79-99
- Buestel D, Pouvreau S (2000) Particulate matter in Takapoto lagoon waters: potential food for cultivated pearl oysters. *Oceanologica Acta* 23:193-210
- Campbell L, Liu HB, Nolla HA, Vaultot D (1997) Annual variability of phytoplankton and bacteria in the subtropical North Pacific Ocean at Station ALOHA during the 1991-1994 ENSO event. *Deep - Sea Research Part I - Oceanographic Research Papers* 44:167-192
- Carleton JH, Doherty PJ (1998) Tropical zooplankton in the highly-enclosed lagoon of Taiaro Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Coral-Reefs* 17:29-35
- Casas S, Bacher C (2006) Modelling trace metal (Hg and Pb) bioaccumulation in the Mediterranean mussel, *Mytilus galloprovincialis*, applied to environmental monitoring. *Journal of Sea Research* 56:168-181
- Charpy-Roubaud C, Charpy L, Lemasson L (1988) Benthic and planktonic primary production of an open atoll lagoon (Tikehau, French Polynesia). In: Choat JH, Barnes D, Borowitzka MA, Coll JC, Davies PJ, Flood P, et al. (eds) Six international coral reef symposium, Townsville, Australia, p 551-556

-
- Charpy-Roubaud C, Charpy L, Sarazin G (1996) Diffusional nutrient fluxes at the sediment-water interface and organic matter mineralization in an atoll lagoon (Tikehau, Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series* 132:181-190.
- Charpy L (1996a) Phytoplankton biomass and production in two Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia). *Marine Ecology - Progress Series* 145:133-142
- Charpy L (1996b) Phytoplankton biomass and productivity in the Great Astrolabe Lagoon, Vol. ORSTOM Cent. Tahiti, Papeete (French Polynesia)
- Charpy L, Blanchot J (1996) *Prochlorococcus* contribution to phytoplankton biomass and production of Takapoto Atoll (Tuamotu Archipelago). *CR Académie des Sciences Ser. 3, Science de la Vie, Life Science* 319:131-137
- Charpy L, Blanchot J (1998) Photosynthetic picoplankton in French Polynesian atoll lagoons: estimation of taxa contribution to biomass and production by flow cytometry. *Marine Ecology-Progress Series* 162:57-70
- Charpy L, Blanchot J (1999) Picophytoplankton biomass, community structure and productivity in the Great Astrolabe Lagoon, Fiji. *Coral Reefs* 18:255-262
- Charpy L, Blanchot J, Lo L (1992) Cyanobacteria *Synechococcus* spp Contribution to Primary Production in a Closed Atoll Lagoon (Takapoto, Tuamotu, French-Polynesia). *Comptes Rendus de L Academie Des Sciences Serie III - Sciences de La Vie* 314:395-401
- Charpy L, Dufour P, Garcia N (1997) Particulate organic matter in sixteen Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia). *Marine Ecology-Progress Series* 151:55-65
- Chicharo LMZ, Chicharo MA (2000) Short-term fluctuations in bivalve larvae compared with some environmental factors in a coastal lagoon (South Portugal). *Scientia Marina* 64:413-420
- Cho BC, Azam F (1990) Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean eutrophic zone. *Marine Ecology-Progress Series* 63:253-259
- Condie SA, Mansbridge JV, Hart AM, Andrewartha JR (2006) Transport and recruitment of silver-lip pearl oyster larvae on Australia's North West Shelf. *Journal of Shellfish Research* 25:179-185

-
- Connell JH (1985) The consequence of variation in initial settlement vs postsettlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 93:11-45
- Cowen RK, Gawarkiewicz G, Pineda J, Thorrold SR, Werner FE (2007) Population Connectivity in Marine Systems An Overview. *Oceanography* 20:14-21
- Cowen RK, Lwiza KMM, Sponaugle S, Paris CB, Olson DB (2000) Connectivity of marine populations: Open or closed? *Science* 287:857-859
- Cowen RK, Paris CB, Srinivasan A (2006) Scaling of connectivity in marine populations. *Science* 311:522-527
- Dandonneau Y, Neveux J (1997) Diel variations of in vivo fluorescence in the eastern equatorial Pacific: an unvarying pattern. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 44:1869-1880
- Deksheniaks MM, Hofmann EE, Klinck JM, Powell EN (1996) Modeling the vertical distribution of oyster larvae in response to environmental conditions. *Marine Ecology-Progress Series* 136:97-110
- Deksheniaks MM, Hofmann EE, Powell EN (1993) Environmental-effect on the growth and development of eastern oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791), larvae - A modeling study. *Journal of Shellfish Research* 12:241-254
- Delesalle B, Sakka A, Legendre L, Pagès J, Charpy L, Loret P (2001) The phytoplankton of Takapoto Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia): time and space variability of biomass, primary production and composition over 24 years. *Aquatic Living Resources* 14:175-182
- Delesalle B, Sournia A (1992) Residence Time of Water and Phytoplankton Biomass in Coral Reef Lagoons. *Continental Shelf Research* 12:939-949
- Doroudi MS, Southgate PC (2002) The effect of chemical cues on settlement behaviour of blacklip, pearl oyster (*Pinctada margaritifera*) larvae. *Aquaculture* 209:117-124
- Doroudi MS, Southgate PC (2003) Embryonic and larval development of *Pinctada margaritifera* (Linnaeus, 1758). *Molluscan Research* 23:101-107

-
- Doroudi MS, Southgate PC, Lucas JS (2003) Variation in clearance and ingestion rates by larvae of the black-lip pearl oyster (*Pinctada margaritifera*, L.) feeding on various microalgae. *Aquaculture Nutrition* 9:11-16
- Doroudi MS, Southgate PC, Mayer RJ (1999) The combined effects of temperature and salinity on embryos and larvae of the black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (L.). *Aquaculture Research* 30:271-277
- Dufour P, Andrefouet S, Charpy L, Garcia N (2001) Atoll morphometry controls lagoon nutrient regime. *Limnology and Oceanography* 46:456-461
- Dufour P, Berland B (1999) Nutrient control of phytoplanktonic biomass in atoll lagoons and Pacific ocean waters: Studies with factorial enrichment bioassays. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 234:147-166
- Eckman JE (1996) Closing the larval loop: Linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 200:207-237
- Eckman JE, Werner FE, Gross TF (1994) Modelins some effect of behavior on larval settlement in a turbulent boundary-layer. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 41:185-208
- Edwards KP, Hare JA, Werner FE, Blanton BO (2006) Lagrangian circulation on the southeast US continental shelf: implications for larval dispersal and retention. *Continental Shelf Research* 26:1375-1394
- Ellien C, Thiebaut E, Dumas F, Salomon JC, Nival P (2004) A modelling study of the respective role of hydrodynamic processes and larval mortality on larval dispersal and recruitment of benthic invertebrates: example of *Pectinaria koreni* (Annelida : Polychaeta) in the Bay of Seine (English Channel). *Journal of Plankton Research* 26:117-132
- Evans BS, White RWG, Ward RD (1998) Genetic identification of asteroid larvae from Tasmania, Australia, by PCR-RFLP. *Molecular Ecology* 7:1077-1082
- Ferrier-Pagès C, Furla P (2001) Pico- and nanoplankton biomass and production in the two largest atoll lagoons of French Polynesia. *Marine Ecology Progress Series* 211:63-76

-
- Friedman KJ, Bell JD (1999) Variation in abundance of blacklip pearl oyster (*Pinctada margaritifera* Linne.) spat from inshore and offshore reefs in Solomon Islands. *Aquaculture* 178:273-291
- Fujikura K, Amaki K, Barry JP, Fujiwara Y, Furushima Y, Iwase R, Yamamoto H, Maruyama T (2007) Long-term in situ monitoring of spawning behavior and fecundity in *Calymene* spp. *Marine Ecology-Progress Series* 333:185-193
- Garland ED, Zimmer CA (2002) Techniques for the identification of bivalve larvae. *Marine Ecology-Progress Series* 225:299-310
- Garland ED, Zimmer CA, Lentz SJ (2002) Larval distributions in inner-shelf waters: The roles of wind-driven cross-shelf currents and diel vertical migrations. *Limnology and Oceanography* 47:803-817
- Gonzalez JM, Torreton JP, Dufour P, Charpy L (1998) Temporal and spatial dynamics of the pelagic microbial food web in an atoll lagoon. *Aquatic-Microbial-Ecology* 16:53-64
- Grantham BA, Eckert GL, Shanks AL (2003) Dispersal Potential of Marine Invertebrates in Diverse Habitats. *Ecological Applications* 13:S108-S116
- Guizien K, Brochier T, Duchene JC, Koh BS, Marsaleix P (2006) Dispersal of *Owenia fusiformis* larvae by wind-driven currents: turbulence, swimming behaviour and mortality in a three-dimensional stochastic model. *Marine Ecology-Progress Series* 311:47-66
- Haury L, McGowan J, Wiebe P (1978) Patterns and processes in the time-space scales of plankton distribution. In: Steele JH (ed) *Spatial pattern in plankton communities* Plenum Press, New York:p 277-327
- Hendriks IE, van Duren LA, Herman PMJ (2005) Image analysis techniques: A tool for the identification of bivalve larvae? *Journal of Sea Research* 54:151-162
- Hofmann EE, Powell EN, Bochenek EA, Klinck JA (2004) A modelling study of the influence of environment and food supply on survival of *Crassostrea gigas* larvae. *Ices Journal of Marine Science* 61:596-616
- Intès A (1984) L'huître nacrée et perlière en Polynésie française : Mutation de l'exploitation. *La Pêche Maritime* 1272

-
- Jones WJ, Preston CM, Marin R, Scholin CA, Vrijenhoek RC (2008) A robotic molecular method for in situ detection of marine invertebrate larvae. *Molecular Ecology Resources* 8:540-550
- Kakazu K (1988) Aquaculture of molluscs black-lip pearl oysters. In: Shokita, S (Ed) *Aquaculture in Tropical Areas* Midori Shobo, Tokyo,;pp 228-234
- Knights AM, Crowe TP, Burnell G (2006) Mechanisms of larval transport: vertical distribution of bivalve larvae varies with tidal conditions. *Marine Ecology-Progress Series* 326:167-174
- Kooijman SALM (2000) *Dynamic Energy and Mass Budget in biological systems*. Cambridge University press:424 pp
- Lazure P, Dumas F (2008) An external-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in Water Resources* 31:233-250
- Le Borgne R, Blanchot J, Charpy L (1989) Zooplankton of Tikehau Atoll (Tuamotu Archipelago) and its relationship to particulate matter. *Marine Biology* 102:341-353
- Le Goff-Vitry MC, Chipman AD, Comtet T (2007) *In situ* hybridization on whole larvae: a novel method for monitoring bivalve larvae. *Marine Ecology-Progress Series* 343:161-172
- Le Pennec M, Paugam A, Le Pennec G (2003) The pelagic life of the pectinid *Pecten maximus* - a review. *Ices Journal of Marine Science* 60:211-223
- Levin LA (2006) Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integrative and Comparative Biology* 46:282-297
- Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967
- Lika K, Nisbet RM (2000) A Dynamic Energy Budget model based on partitioning of net production. *Journal of Mathematical Biology* 41:361-386
- Lindeque PK, Harris RP, Jones MB, Smerdon GR (1999) Simple molecular method to distinguish the identity of *Calanus* species (Copepoda : Calanoida) at any developmental stage. *Marine Biology* 133:91-96
- Lyard F, Lefevre F, Letellier T, Francis O (2006) Modelling the global ocean tides: modern insights from FES2004. *Ocean Dynamics* 56:394-415

-
- Mann R, Campos BM, Luckenbach MW (1991) Swimming rate and response of larvae of 3 Mactrid bivalves to salinity discontinuities. *Marine Ecology-Progress Series* 68:257-269
- Marie D, Partensky F, Simon N, Guillou L, Vaultot D (2000) Flow cytometry analysis of marine picoplankton. In: Diamond RA, DeMaggio S (eds) *In living colors: protocols in flow cytometry and cell sorting*. RG Landes Company
- Masson S, Pinel-Alloul B, Dutilleul P (2004) Spatial heterogeneity of zooplankton biomass and size structure in southern Quebec lakes: variation among lakes and within lake among epi-, meta- and hypolimnion strata. *Journal of Plankton Research* 26:1441-1458
- McQuaid CD, Phillips TE (2000) Limited wind-driven dispersal of intertidal mussel larvae: in situ evidence from the plankton and the spread of the invasive species *Mytilus galloprovincialis* in South Africa. *Marine Ecology-Progress Series* 201:211-220
- Moore LR, Goericke R, Chisholm SW (1995) Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties. *Marine Ecology-Progress Series* 116:259-275
- Moriarty DJW, Pollard PC, Hunt WG (1985) Temporal and spatial variation in bacterial production in the water column over a coral-reef. *Marine Biology* 85:285-292
- Munday PL, Leis JM, Lough JM, Paris CB, Kingsford MJ, Berumen ML, Lambrechts J (2009) Climate change and coral reef connectivity. *Coral Reefs* 28:379-395
- North EW, Schlag Z, Hood RR, Li M, Zhong L, Gross T, Kennedy VS (2008) Vertical swimming behavior influences the dispersal of simulated oyster larvae in a coupled particle-tracking and hydrodynamic model of Chesapeake Bay. *Marine Ecology-Progress Series* 359:99-115
- Olson RR, Olson MH (1989) Food limitation of planktonic marine invertebrate larvae - does it control recruitment success? *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:225-247
- Pace DA, Marsh AG, Leong PK, Green AJ, Hedgecock D, Manahan DT (2006) Physiological bases of genetically determined variation in growth of marine invertebrate larvae: A study of growth heterosis in the bivalve *Crassostrea gigas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335:188-209

-
- Pagès J, Andréfouët S (2001) A reconnaissance approach for hydrology of atoll lagoons. *Coral Reefs* 20:409-414
- Pagès J, Andrefouet S, Delesalle B, Prasil V (2001) Hydrology and trophic state in Takapoto Atoll lagoon: comparison with other Tuamotu lagoons. *Aquatic Living Resources* 14:183-193
- Palumbi SR (2003) Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecological Applications* 13:S146-S158
- Pante E, Adjeroud M, Dustan P, Penin L, Schrimm M (2006) Spatial patterns of benthic invertebrate assemblages within atoll lagoons: importance of habitat heterogeneity and considerations for marine protected area design in French Polynesia. *Aquatic Living Resources* 19:207-217
- Paris CB, Cherubin LM, Cowen RK (2007) Surfing, spinning, or diving from reef to reef: effects on population connectivity. *Marine Ecology-Progress Series* 347:285-300
- Paugam A, D'Ollone C, Cochard JC, Garen P, Le Pennec M (2006) The limits of morphometric features for the identification of black-lip pearl oyster (*Pinctada margaritifera*) larvae. *Journal of Shellfish Research* 25:959-967
- Paugam A, Le Pennec M, Marhic A, Andre-Fontaine G (2003) Immunological in situ determination of *Pecten maximus* larvae and their temporal distribution. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83:1083-1093
- Pechenik JA (1999) On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology-Progress Series* 177:269-297
- Pecquerie L, Petitgas P, Kooijman SALM (2009) Modeling fish growth and reproduction in the context of the Dynamic Energy Budget theory to predict environmental impact on anchovy spawning duration. *Journal of Sea Research* In Press, Corrected Proof
- Pinel-Alloul B (1995) Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community. *Hydrobiologia* 300:17-42
- Pomeroy LR (1974) The Ocean's Food Web, A Changing Paradigm. *Bioscience* 24:499-504
- Porri F, McQuaid CD, Lawrie SM, Antrobus SJ (2008) Fine-scale spatial and temporal variation in settlement of the intertidal mussel *Perna perna* indicates differential

-
- hydrodynamic delivery of larvae to the shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 367:213-218
- Pouvreau S (1999) Étude et modélisation des mécanismes impliqués dans la croissance de l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*, au sein de l'écosystème conchylicole de l'atoll de Takapoto (Polynésie Française). Th doct Halieutique & Aquaculture, ENSA, Rennes (France):267pp
- Pouvreau S, Bacher C, Heral M (2000a) Ecophysiological model of growth and reproduction of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera*: potential applications for pearl farming in French Polynesia. *Aquaculture* 186:117-144
- Pouvreau S, Bodoy A, Buestel D (2000b) In situ suspension feeding behaviour of the pearl oyster, *Pinctada margaritifera*: combined effects of body size and weather-related seston composition. *Aquaculture* 181:91-113
- Pouvreau S, Bourles Y, Lefebvre S, Gangnery A, Alunno-Bruscia M (2006) Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research* 56:156-167
- Pouvreau S, Fournier J, Soyez C, Le Moullac G (2009) Modélisation de la croissance et de la reproduction de l'huître perlière. Rapport de mission - FED Polynésie AP2:12 pp
- Pouvreau S, Gangnery A, Tiapari J, Lagarde F, Garnier M, Bodoy A (2000c) Gametogenic cycle and reproductive effort of the tropical blacklip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Bivalvia : Pteriidae), cultivated in Takapoto atoll (French Polynesia). *Aquatic Living Resources* 13:37-48
- Pouvreau S, Jonquieres G, Buestel D (1999) Filtration by the pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, under conditions of low seston load and small particle size in a tropical lagoon habitat. *Aquaculture* 176:295-314
- Pouvreau S, Prasil V (2001) Growth of the black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, at nine culture sites of French Polynesia: synthesis of several sampling designs conducted between 1994 and 1999. *Aquatic Living Resources* 14:155-163
- Powell EN, Bochenek EA, Klinck JM, Hofmann EE (2002) Influence of food quality and quantity on the growth and development of *Crassostrea gigas* larvae: a modeling approach. *Aquaculture* 210:89-117

-
- Powell EN, Bochenek EA, Klinck JM, Hofmann EE (2004) Influence of short-term variations in food on survival of *Crassostrea gigas* larvae: A modeling study. *Journal of Marine Research* 62:117-152
- Pradillon F, Schmidt A, Peplies J, Dubilier N (2007) Species identification of marine invertebrate early stages by whole-larvae in situ hybridisation of 18S ribosomal RNA. *Marine Ecology-Progress Series* 333:103-116
- Pridmore RD, Hewitt JE (1984) Chlorophyll a as an indicator of phytoplankton cell volume in 12 lakes, North-Island, New-Zeland. *New Zealand Journal of Botany* 22:295-301
- Raby D, Lagadeuc Y, Dodson JJ, Mingelbier M (1994) Relationship between feeding and vertical distribution of bivalve larvae in stratified and mixed waters. *Marine Ecology-Progress Series* 103:275-284
- Rico-Villa B, Bernard I, Robert R, Pouvreau S (submitted) A dynamic energy budget (DEB) growth model for Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*
- Robert R, Chrétiennot-Dinet MJ, Kaas R, Martin-Jézéquel V, Moal J, Le Coz JR, Nicolas JL, Bernard E, Connan JP, Le Déan L, Le Gourrierec G, Leroy B, Quéré C (2004) Amélioration des productions phytoplanctoniques en éclosion de mollusques: caractérisation des microalgues fourrage. Rapport interne, Ifremer:84 pp.
- Roberts CM (1997) Connectivity and management of Caribbean coral reefs. *Science* 278:1454-1457
- Rodriguez SR, Ojeda FP, Inestrosa NC (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology-Progress Series* 97:193-207
- Rosland R, Strand Ø, Alunno-Bruscia M, Bacher C, Strohmeier T (2009) Applying Dynamic Energy Budget (DEB) theory to simulate growth and bio-energetics of blue mussels under low seston conditions. *Journal of Sea Research* In Press, Corrected Proof
- Rougerie F (1995) Nature and functioning of the atolls of Tuamotu archipelago (French Polynesia). *Oceanologica Acta* 18:61-78
- Schabenberger O, Gotway CA (2005) Statistical methods for spatial data analysis. *Texts in statistical science* ed Chapman & hall/CRC:488pp
- Scheltema RS (1986) On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates - an eclectic overview and summary of problems. *Bulletin of Marine Science* 39:290-322

-
- Service de la Perliculture (2009) Transferts de nacres déclarés au service de la perliculture. Te Reko Parau, le journal des perliculteurs 20:34
- Shanks AL, Brink L (2005) Upwelling, downwelling, and cross-shelf transport of bivalve larvae: test of a hypothesis. *Marine Ecology-Progress Series* 302:1-12
- Shanks AL, Grantham BA, Carr MH (2003) Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications* 13:S159-S169
- Siegel DA, Kinlan BP, Gaylord B, Gaines SD (2003) Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Marine Ecology-Progress Series* 260:83-96
- Sims NA (1994) Growth of wild and cultured black-lip pearl oysters, *Pinctada margaritifera* (L.) (Pteriidae; Bivalvia), in the Cook Islands. *Aquaculture* 122:181-191
- Sournia A, Ricard M (1976) Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, Iles Tuamotu). *Vie Milieu* 26:243-279
- Southgate PC, Beer AC (1997) Hatchery and early nursery culture of the blacklip pearl oyster (*Pinctada margaritifera* L.). *Journal of Shellfish Research* 16:561-567
- Southgate PC, Ito M (1998) Evaluation of a partial flow-through culture technique for pearl oyster (*Pinctada margaritifera* L.) larvae. *Aquacultural Engineering* 18:1-7
- Su ZX, Huang LM, Yan Y, Li HX (2007) The effect of different substrates on pearl oyster *Pinctada martensii* (Dunker) larvae settlement. *Aquaculture* 271:377-383
- Swearer SE, Caselle JE, Lea DW, Warner RR (1999) Larval retention and recruitment in an island population of a coral-reef fish. *Nature* 402:799-802
- Tartinville B, Deleersnijder E, Rancher J (1997) The water residence time in the Mururoa atoll lagoon: Sensitivity analysis of three-dimensional model. *Coral-Reefs* 16:193-203
- Thielley M (1993) Etude cytologique de la gamétogenèse, de la sex-ratio et du cycle de reproduction chez l'huître perlière *Pinctada margaritifera* (L) var. *cumingii* (Jameson), (mollusques, bivalves). Comparaison avec le cycle de *Pinctada maculata* (Gould). . Th Univ Tahiti, Polynésie Française:233 pp.
- Thomas Y, Garen P, Courties C, Charpy L (accepted) Spatial and temporal variability of the pico- nano- phytoplankton and bacterioplankton in a deep Polynesian atoll lagoon. *Aquatic Microbial Ecology*

-
- Thomas Y, Garen P, Le Pennec M, Clavier J (Chap. II) Multi-scale distribution and dynamics of bivalve larvae in a deep atoll lagoon (Ahe, French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series*
- Thorson G (1950) Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological reviews* 25:1-45
- Tomaru Y, Kawabata Z, Nakano S (2000) Consumption of picoplankton by the bivalve larvae of Japanese pearl oyster *Pinctada fucata martensii*. *Marine Ecology-Progress Series* 192:195-202
- Torreton JP, Dufour P (1996) Temporal and spatial stability of bacterioplankton biomass and productivity in an atoll lagoon. *Aquat-Microb-Ecol* 11:251-261
- Torreton JP, Rochelle-Newall E, Jouon A, Faure V, Jacquet S, Douillet P (2007) Correspondence between the distribution of hydrodynamic time parameters and the distribution of biological and chemical variables in a semi-enclosed coral reef lagoon. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 74:766-776
- Tranter DJ (1958) Reproduction in Australian Pearl Oysters (Lamellibranchia). IV. *Pinctada margaritifera* (Linnaeus). *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 9:509-525
- Troost K, Gelderman E, Kamermans P, Smaal AC, Wolff WJ (2009) Effects of an increasing filter feeder stock on larval abundance in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Journal of Sea Research* 61:153-164
- Troost K, Veldhuizen R, Stamhuis EJ, Wolff WJ (2008) Can bivalve veligers escape feeding currents of adult bivalves? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 358:185-196
- Troussellier M, Courties C, Zettelmaier S (1995) Flow cytometric analysis of coastal lagoon bacterioplankton and picophytoplankton: Fixation and storage effects. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 40:621-633
- Vadopalas B, Bouma JV, Jackels CR, Friedman CS (2006) Application of real-time PCR for simultaneous identification and quantification of larval abalone. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 334:219-228
- van der Meer J (2006) Metabolic theories in ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 21:136-140

-
- van der Veer HW, Cardoso J, van der Meer J (2006) The estimation of DEB parameters for various Northeast Atlantic bivalve species. *Journal of Sea Research* 56:107-124
- van der Veer HW, Kooijman SALM, van der Meer J (2001) Intra- and interspecies comparison of energy flow in North Atlantic flatfish species by means of dynamic energy budgets. *Journal of Sea Research* 45:303-320
- Vanharen RJF, Kooijman S (1993) Application of dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L). *Netherlands Journal of Sea Research* 31:119-133
- Vaulot D, Marie D (1999) Diel variability of photosynthetic picoplankton in the equatorial Pacific. *Journal of Geophysical Research* 104:3297-3310
- Verdier-Bonnet C, Carlotti F, Rey C, Bhaud M (1997) A model of larval dispersion coupling wind-driven currents and vertical larval behaviour: application to the recruitment of the annelid *Owenia fusiformis* in Banyuls Bay, France. *Marine Ecology-Progress Series* 160:217-231
- Wang WX, Xu ZZ (1997) Larval swimming and postlarval drifting behavior in the infaunal bivalve *Sinonovacula constricta*. *Marine Ecology-Progress Series* 148:71-81
- Wasmund N, Topp I, Schories D (2006) Optimising the storage and extraction of chlorophyll samples. *Oceanologia* 48:125-144
- Yentsch CS (1963) A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Research* 10:221-231
- Zanini JM, Salvat B (2000) Assessment of deep water stocks of pearl oysters at Takapoto Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Coral Reefs* 19:83-87

ABSTRACT

Understanding key factors determining the benthic-pelagic species larval growth and dispersal remains one of the challenges of marine ecology, notably to understand the adult population structure and dynamics. In the present study, we explore this determinism on the development and dispersal of the black-lip pearl oyster (*Pinctada margaritifera* var. *cumingii*, Linné 1758) larvae in a French Polynesian atoll lagoon (Ahe, Tuamotu archipelago).

Rearing of the pearl oyster for the production of black pearls takes on a major social and economic place in French Polynesia. However, the supply of pearl oyster seed to the farms depends entirely on the natural collection of wild spat of the only one species *P. margaritifera*, and spatial and temporal variability of spat yield on collectors is very high. Needs cannot always be locally fulfilled.

In this context, the objective of the present thesis is to analyze the relationship existing between the environment and the growth and dispersal of the pearl oyster larvae, in order to bring understanding elements and tools allowing the improvement of the collecting strategies. This work is based on an *in situ* study, which describes environmental heterogeneity and brings a vision of the larvae dispersal dynamics in the Ahe lagoon. In parallel, we developed a more explanatory approach of the links between the environment and the larvae, by an experimental approach and the application of deterministic models of growth and dispersal.

Ahe is a relatively rich atoll lagoon, with higher picophytoplankton concentrations than the average of Polynesian atolls, and very high bivalve larvae abundances throughout the year. The study of environmental heterogeneity points out the supremacy of small spatial (vertical) and temporal (weekly) scales variations, compared with large scales (lagoon and seasonal). The short-term variations of the weather conditions, mainly of the wind, explain most of this variability. In addition, we could highlight the combined influence of physical factors such as the hydrodynamics, and biological such as the access to the trophic resource or the larval swimming behavior, on the determinism and the maintenance of observed structures, as much for the phytoplanktonic communities than for the bivalve larvae.

The development and application of a bioenergetic growth model, based on the dynamic energy budget theory (DEB), enable us to identify the sensitivity of the pearl oyster larvae to the space-time variations of the trophic resource, measured *in situ*. The Ahe lagoon environment appears thus potentially limiting for the *P. margaritifera* larvae growth. An average of 3 % of the larvae would reach the pediveligerian stage after 30 days of development.

The validation of a dispersal model, integrating an empirical model of the larval vertical migration, allowed outlining the larval dispersion, under the combined effect of hydrodynamics and larval behavior. In spite of the important dispersal capability of the larvae at the lagoon scale, the wind orientation seems to be a major element determining the concentration sectors, and *in fine* the preferential area of settlement. The seasonal variability of the larval dispersal capability would be thus prevalent at the Ahe lagoon scale. These results allow identifying key sectors for the collecting practices, and the opportunity to develop a sanctuary area, providing a great quantity of larvae in the farmers collecting sector.

Keywords: Larval ecology, environmental heterogeneity, modeling, growth, dispersal, black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, atoll lagoon, French Polynesia

RÉSUMÉ

La compréhension des facteurs déterminant le développement et la dispersion larvaire des espèces benthopélagiques constitue un sujet d'étude majeur en écologie marine, notamment pour la compréhension de la structure et dynamique des populations adultes. Dans ce travail, nous explorons ce déterminisme sur le développement et la dispersion des larves de l'huître perlière (*Pinctada margaritifera* var. *cumingii*, Linné 1758) dans le lagon d'un atoll de Polynésie française (Ahe, archipel des Tuamotu).

La culture de l'huître perlière pour la production de perles noires tient une place sociale et économique de première importance en Polynésie française. Or, l'ensemble de cette filière perlicole repose sur la collecte naturelle du naissain de la seule espèce *P. margaritifera*, et la variabilité des rendements de captage est importante. La demande n'est donc pas toujours satisfaite localement.

Dans ce contexte, l'objectif général de cette thèse est d'analyser la relation existant entre l'environnement, physique et biologique, et la croissance et dispersion des larves de l'huître perlière, afin d'apporter des éléments de compréhension et des outils qui permettront d'optimiser les stratégies de captage. Ces travaux s'appuient sur une étude *in situ* qui décrit l'hétérogénéité environnementale et apporte une vision de la dynamique de dispersion des cohortes larvaires dans le lagon de l'atoll d'Ahe. En parallèle, nous développons une approche plus explicative du lien entre l'environnement et la larve, par une démarche expérimentale et l'application de modèles déterministes de croissance et de transport.

Ahe apparaît comme un atoll relativement riche, avec en particulier des concentrations en picophytoplancton supérieures à la moyenne des atolls polynésiens et d'importantes concentrations en larves de bivalves, tout au long de l'année. L'étude de l'hétérogénéité environnementale permet d'identifier la prédominance des variations aux petites échelles spatiales (verticale) et temporelles (hebdomadaire) au regard des variations à grande échelle (lagonaire et saisonnière). Les variations à court terme des conditions météorologiques, et en particulier du vent, expliquent une grande partie de cette variabilité. D'autre part, nous avons pu mettre en évidence l'influence combinée de facteurs physiques tels que l'hydrodynamisme, et biologiques tels que l'accès à la ressource ou les capacités de déplacement, sur le déterminisme et le maintien des structures observées, autant pour les communautés phytoplanctoniques que pour les larves de bivalves.

Le développement et l'application d'un modèle bioénergétique de croissance, répondant à la théorie du budget d'énergie dynamique (DEB), nous permet d'identifier la sensibilité des larves de l'huître perlière aux variations spatio-temporelles de la ressource trophique mesurées *in situ*. Le milieu lagonaire d'Ahe apparaît ainsi potentiellement limitant pour la croissance larvaire de *P. margaritifera*. En moyenne 3 % des larves atteindraient le stade pédi-véligère au bout de 30 jours de développement.

La validation d'un modèle de transport larvaire, intégrant un modèle empirique de nage verticale des larves, permet par ailleurs d'identifier le fonctionnement schématisé de la dispersion larvaire à l'échelle du lagon, sous l'influence combinée du courant et du comportement. Malgré l'importante capacité de dispersion des larves, identifiée à l'échelle du lagon, l'orientation du vent semble être un élément majeur déterminant les zones de concentration des larves, et à terme les zones de fixation privilégiées. La variabilité saisonnière des capacités de dispersion larvaire serait donc prédominante à l'échelle du lagon d'Ahe. Ces résultats permettent d'identifier des secteurs clés pour l'orientation des pratiques de captage, et l'opportunité de mise en place d'une zone sanctuaire, à même de fournir une grande quantité de larves dans un secteur privilégié par les perliculteurs.

Mots clé : Ecologie larvaire, hétérogénéité environnementale, modélisation, croissance, dispersion, huître perlière à lèvres noires, *Pinctada margaritifera*, lagon d'atoll, Polynésie française.