

N° d'ordre : 99-18
N° de série : H-42

THÈSE DE DOCTORAT

Présentée devant

L'ÉCOLE NATIONALE SUPÉRIEURE D'AGRONOMIE DE RENNES

Pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'ENSA DE RENNES
Mention : Halieutique & Aquaculture

Par

STÉPHANE POUVREAU

Titre de la thèse :

Étude et modélisation des mécanismes impliqués dans
la croissance de l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*,
au sein de l'écosystème conchylicole du lagon
de l'atoll de Takapoto (Polynésie Française).

Préparée aux laboratoires :

IFREMER-COP
BP 7004
98719 Taravao, Tahiti
Polynésie Française

CREMA (CNRS-IFREMER)
BP 5
17137 L'Houmeau
France

Soutenue le 30 avril 1999 devant le Jury :

MM.	Jean Yves LE GALL	Président
	Marcel LE PENNEC	Rapporteur
	A.J.S. HAWKINS	Rapporteur
	Loïc CHARPY	Examineur
	Paul NIVAL	Examineur
	Maurice HÉRAL	Examineur
	Dominique BUESTEL	Examineur
	Alain BODOY	Examineur



*Homme libre, toujours tu chériras la mer !
La mer est ton miroir ; tu contemples ton âme*

*Dans le déroulement infini de sa lame,
Et ton esprit n'est pas un gouffre moins amer.*

*Tu te plais à plonger au sein de ton image;
Tu l'embrasses des yeux et des bras, et ton cœur
Se distrait quelquefois de sa propre rumeur
Au bruit de cette plainte indomptable et sauvage.*

*Vous êtes tous les deux ténébreux et discrets :
Homme, nul n'a sondé le fond de tes abîmes
O mer, nul ne connaît tes richesses intimes,
Tant vous êtes jaloux de garder vos secrets !*

.../...

*Charles Baudelaire
L'homme et la mer
In: Les fleurs du mal*

Préambule et Remerciements

*L'an de Grâce 1971,
je naquis dans un petit port de pêche de Vendée,
fils d'un marin pêcheur et d'une commerçante d'articles de pêche...*

*Dans un tel contexte,
Il était difficile de faire autre chose qu'une thèse sur la mer et ses mystères...*

*L'an de grâce 1999,
Je terminais ce manuscrit, juste avant le big bug ...*

*Mais pour arriver au terme de cette thèse,
il a fallu du courage (un peu...), voire de l'inconscience (pas mal...)
mais surtout beaucoup, beaucoup, de conseils, d'aides, d'orientations,
de soutiens logistiques, techniques, amicaux et festifs.*

*Dans ce travail,
il y a donc beaucoup de gens à remercier.
Les quelques mots qui suivent ne suffiront pas.*

Tout d'abord, à mes parents, à mon frère, à ma famille...

En premier lieu, je tiens à remercier, plus que vivement, **Monsieur Jean-Yves LE GALL**, professeur à l'ENSA de Rennes, mais aussi directeur de cette thèse. Bien avant ma thèse, vous m'avez conforté dans mon orientation vers l'halieutique et l'aquaculture. Une fois en halieutique, vous avez soutenu au quotidien mon engouement pour la Recherche. Vous m'avez aussi autorisé à enchaîner à la suite deux stages de fin d'études à l'IFREMER ce qui m'a permis d'accomplir ensuite un service de volontaire aide technique (vatariat) dans le laboratoire de Recherche sur l'Huître Perlière à l'IFREMER-COP de Tahiti. Enfin, merci d'avoir accepté d'être le directeur de cette thèse, malgré les distances. Sans vous, ce travail n'aurait pu voir le jour.

Ce laboratoire sur l'Huître Perlière, à l'époque, était dirigé par **Monsieur Dominique BUESTEL** qui durant tout mon Vatariat m'a communiqué son enthousiasme pour tout, sa passion pour la Recherche et notamment pour cette bestiole qui fait des perles. Ce vatariat a été plus que formateur, et l'Huître Perlière tellement énigmatique que je me suis lancé dans une thèse. Merci franchement à Dominique d'avoir assuré la mise en route et l'encadrement scientifique au début de cette thèse. Sans lui, j'en serais pas là.

Bien sûr, il fallait un laboratoire d'accueil en France, car les tropiques, ça peut devenir dangereux surtout en troisième année de thèse, et puis Mururoa, c'est pas si loin de Tahiti. Ce refuge, ce fut le CREMA, tout près de la Rochelle. Et cet accueil a été permis par son directeur, **Monsieur Maurice HÉRAL**. Je tiens à remercier énormément ce troisième personnage, qui a su, malgré un emploi du temps plus que chargé (j'ai jamais vu ça !), me prodiguer plein de bon conseils et d'orientations pour ma thèse. Sans lui et sans l'atmosphère scientifique du CREMA, c'eût été beaucoup plus dur, oh que oui !

Jamais 3 sans 4, car si le Sieur BUESTEL était là à Tahiti pendant la première année de thèse, il est rentré en métropole pour la deuxième année (non, non, j'y suis pour rien). Heureusement, **Monsieur Alain BODOY**, a bien voulu reprendre la gouverne scientifique. Alors que la deuxième année, c'est la pire ! C'est là où il y a des millions d'expérimentations car faut en faire plus qu'en première année, car on a oublié ça et puis ça aussi, ah, tiens y'avait ça... Enfin bref, c'est dans cette atmosphère électrique qu'Alain a réussi à supporter le thézzard. Merci à lui.

A la fin de la thèse, il faut constituer un jury. Et là, pour avoir accepté de juger ce travail, je remercie vivement :

Monsieur A.J.S. HAWKINS,
Monsieur Marcel LE PENNEC,
Monsieur Loïc CHARPY,
Monsieur Paul NIVAL.

Je leur suis vraiment reconnaissant des critiques très constructives qu'ils ont bien voulu apporter au manuscrit, respectivement en écophysiologie, en hydrobiologie et en modélisation.

Et puis dans une thèse, il y a les autres, ceux qui scientifiquement ou humainement, ou les deux (et c'est mieux) sont indispensables, par qui commencer ?

A L'IFREMER de Tahiti,

Merci à l'équipe nacre, et notamment merci à :

*Stéphane Robert, mon "vieux", pour sa pêche, son optimisme, sa cuisine, ses délires, et pour l'aspect respiration de *P. margaritifera* (non, c'est pas une pizza)*

*Gérard Jonquières, mon "conseiller financier", pour ses lunettes, son pessimisme, sa salle de bains, ses délires, et pour l'aspect filtration de *P. margaritifera*
Deux amis, deux frères ennemis, mais tellement sympas. Merci.*

Jérôme Tiapari, rigoureux, précis, efficace, et Hinano Teissier, la dame du labo nacre, franchement merci, à tous les deux, pour toutes les heures passées sur CREM, plus de 72 000 chiffres, pilier de cette thèse.

Auguste Bennett, pour avoir construit les tutae poupou et les tutae bubu, pour toutes les histoires tahitiennes autour d'un café, pour ses ronchonnements intempestifs et ses ronflements perceptibles pour miss gros titi, et mieux que zéro.

Xavier Caisey, plongeur et photographe émérite, pour ses algues au top et son ouïe fine.

Franck Lagarde et Mathieu Garnier, deux Vats hors paire, deux Vats de compétition, deux Vats passionnés qui ont aveuglément suivi un thézzard fou. Merci pour les nombreux coups de mains.

Merci aux autres du COP, et notamment :

*Jacquouille et sa hinano, Ranouille et sa clim, Loïc et sa Catherine, Vono et Jacky, Henri et Maryse, Jean-Louis et Marylin, Clément et Bernadino, Peva et Levy, Brigitte et Sylvana, Roland et Nanie, Cyrille et sa langouste, Loïc et 2b3, Luc et Titawawa, Eric et multitude, David, mon premier stagiaire (le pauvre !)
et autres Vats, Thézards et Stagiaires incontournables (cf plus loin).*

Au Service des Ressources Marines de Polynésie

Merci notamment la station de Takapoto dirigée par Gaby Haumani sans qui beaucoup de résultats n'auraient pu être acquis.

Je félicite l'efficacité de cette équipe, et un Maruuru Roa spécial à Ismaël.

A L'IRD (ex-ORSTOM) de Papeete,

Merci à Monsieur Jean Pagès pour l'accueil dans le laboratoire de chimie.

Au Centre de Recherche en Écologie Marine et Aquacole (CREMA),

Merci à l'équipe 2, et notamment merci à :

*Solange Legall, pour ses conseils, ses lectures et ses corrections sur mes publications,
pour sa gentillesse, pour ses protistes (?) ... une grande dame.*

*Annie Pastoureaud, reine de l'HP LC, pour les bonnes rigolades,
pour m'avoir appris excel et word (? ?), pour big-boudin et les sushi,
pour son camion moins bien que le mien. Eh, mon bol ?*

*Cédric Bacher pour l'excellence (j'ai pas trouvé mieux dans le dico) de ses conseils en stats, en modélisation,
en rédaction, mais aussi en hockey sur glace, en tennis de table, en cuisine tchèque,
en vol à voile, en saut à l'élastique, en danse gothique, en poterie romane.....
Une question, un problème : 36 15 Cédric.*

*Jean Prou pour avoir supporté dans son bureau un vendéen buveur d'eau de vie de singe,
pour tous ses conseils et son excellentissime humour,
pour m'avoir aidé à affronter les vases grises de Marennes Oléron et l'enfer bleu de Takapoto,
pour ses pieds gonflés dans ses sandalettes blanches (j'en rigole encore !)*

*Evelyne Richard pour son cœur d'or, ses souliers bleus, ses bonbons et ses bouquets
mais surtout pour sa précieuse aide en recherche biblio, et pour les clés du paradis
et pour une charmante personne qu'elle m'a fait rencontrer...*

Merci aux autres du CREMA, et notamment :

*sbougrie et pgaren because of the same team,
Jlmartin2 for numerous valuable advices, gclaira for his english,
mprinot pour être vendéen, rgalois pour avoir affronté lui aussi l'enfer bleu
et à ces quatre là pour les bonnes rigolades à table, aux pots ou ailleurs.*

*abonpain, almonter pour les hic administratifs, fichartoi pour les hic informatiques
et tous les Stagiaires et Thézards incontournables (cf plus loin).*

A l'IFREMER de Brest,

Un merci spécial à l'équipe pêche, pour mon passé d'avant la thèse,

*notamment merci à Yvon pour m'avoir permis de découvrir l'IFREMER
et d'y réaliser mon premier stage... le début d'une longue histoire... j'espère...*

*et aussi merci à Annie pour m'avoir donné le courage de me lancer dans cette thèse,
pour sa force, sa gentillesse, sa complicité... je pense bien à toi actuellement.*

Et ailleurs

A ceux qui, sans le savoir, ont joué un rôle clés dans ma thèse, et notamment merci à :

Docteur Valérie Stigeeeeeer, "ma gr... va...", pour les WE fronts de mer,
pour les WE punaauia, pour les soirées presqu'île, les moules et la menthe, les Zizou et Roll's party,
les quiches et les pizzas, les turbinaria et les papayes, les fondues et le belvédèèèèèè et la galette
pour les entrecôtes roquefort et les klougks, pour faire la poumpoum girl quand je wind.
'Eh, c'est quand que tu reviens d' chez les jap ?

Irzouille, Yo, Teuch, Gildouille, Cathy, Marion, N'Hélène et les autres :
Agro for ever, rendez vous en Norvège en juillet

Nanard, Béné, Chouan, Ninie, Steph, Vero, Steph, Chris et les autres :
Vendéen for ever, rendez vous en Bretagne en août

Alinoute, ma première stagiaire à moi, son pantalon orange, ses épines d'oursin, proue de Mara'amu,
stagiaire de compétition, et bientôt thézzzarde à donf.

Fougeray, mon Tabarly, son hobby et ses oumé té, Mara'amu et son Maupiti-voilier.

Pigraisse, et son humour décapant, ses nolllluènnnes, et ses mais enfffinnnn tu veuuxxxx rirreeees, Fabien,
le caldoche, et ses carangues, 2 Vats du faré bonheur.

Christine qui m'a supporté pendant plus d'un an dans le même bureau, pour nos délires avec b.f.,
pour nos fous rires, pour ses protistes et ses beaux yeux. Bonjour à son cousin.

Fransceco, dit l'animal de compagnie, que j'ai supporté pendant plus de 6 mois avec la gueuse,
pour nos délires, pour ses b.f., pour Pet. Gab., les cités d'or et pour le Tux.

Pascalé pour son légume préféré, Karine, pour ses gougères, Nico pour être surfer,
Seb pour sa barbiche et sa perruque, Christelle, dresseuse de fauve, Malika pour son couscous,
Bruno pour ses jeans déchirés, Tony pour mon genou, Paco pour Aytré Funboard
... et Isa pour de trop bons souvenirs...

Enfin et surtout, aux potes de planches de St Gilles, de La Rochelle et de Tahiti, et notamment :

Nanard et sa bouée,
J.P.V. et sa folie,
Tanguy et sa tachycardie,
Freddy et sa Gun,
Paco et sa Rave...

Rendez vous, dans pas longtemps, sur l'eau.

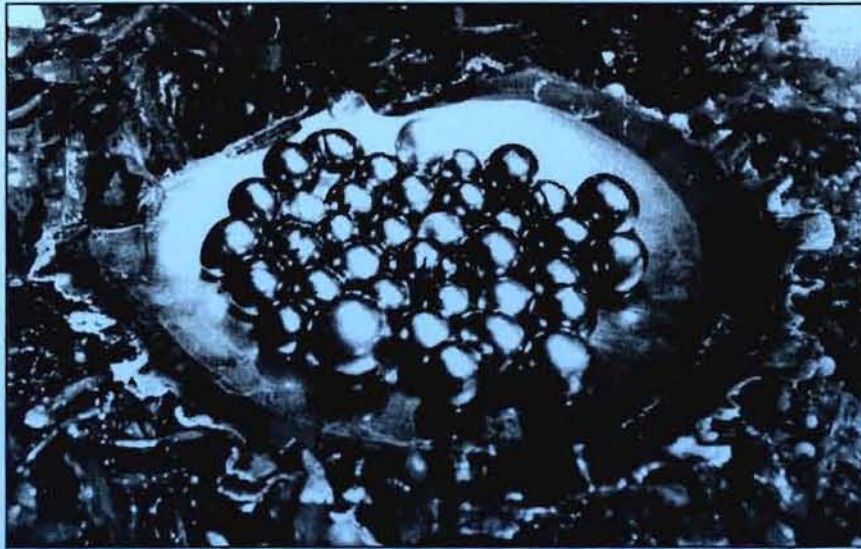
Ah, j'oubliais :

à ma planche, ma chère AHD, et à mon camion, mon cher Hyundai, et...

.....que le vent souffle.



TABLE DES MATIÈRES



© Photo : X. Caisey / IFREMER 1997

RÉSUMÉS & INTRODUCTION

RÉSUMÉS ET VULGARISATION.....	I
RÉSUMÉ GÉNÉRAL.....	II
EXTENDED ABSTRACT.....	III
SYNTHÈSE GRAND PUBLIC.....	IV
<i>Qu'est ce qu'un modèle de croissance ?</i>	IV
<i>Comment construit-on un modèle de croissance ?</i>	V
<i>A quoi sert le modèle de croissance sur la nacre ?</i>	V
<i>D'autres utilisations du modèle nacre</i>	VII
<i>Conclusion sur le modèle de croissance</i>	VIII
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CADRE GÉNÉRAL.....	2
LA PERLICULTURE.....	3
LE SITE ÉTUDIÉ.....	4
LE PGRN.....	5
OBJECTIFS DE LA THÈSE.....	6

SYNTHÈSE

CONCEPTUALISATION DU MODÈLE DE CROISSANCE.....	9
LA PHYSIOLOGIE DE L'HUÎTRE PERLIÈRE.....	9
<i>L'acquisition de la nourriture</i>	9
<i>Les pertes de la nutrition et du métabolisme</i>	9
<i>Croissance et allocation de matière</i>	10
<i>Bilan de matière</i>	11
LES PARAMÈTRES ENVIRONNEMENTAUX	13
<i>Variabilité spatiale</i>	13
<i>Variabilité temporelle</i>	15
<i>Valeurs moyennes des paramètres environnementaux</i>	17
CONCLUSION : SCHÉMA CONCEPTUEL DU MODÈLE DE CROISSANCE DE P. MARGARITIFERA	18
PARAMÉTRISATION ET ÉCRITURE DU MODÈLE DE CROISSANCE.....	19
L'ACQUISITION DE LA NOURRITURE	19
<i>L'efficacité de rétention, RE</i>	19
<i>Le taux de filtration, CR</i>	21
PERTES SUCCESSIVES LORS DE LA NUTRITION ET DU MÉTABOLISME	25
<i>La Biodéposition, PF et F</i>	25
<i>L'Excrétion Azotée, U</i>	29
<i>La Respiration, R</i>	31
UTILISATION LA MATIÈRE DISPONIBLE	32
CONCLUSION : ÉCRITURE DU MODÈLE DE CROISSANCE	34
VALIDATION DU MODÈLE.....	36
ACQUISITION DES DONNÉES NÉCESSAIRES À LA VALIDATION	36
VALIDATION SUR 1997-98	38
VALIDATION SUR 1990-91	40
CONCLUSION : FIABILITÉ DU MODÈLE	40
APPLICATIONS DU MODÈLE.....	43
APPLICATIONS SCIENTIFIQUES	43
<i>Comportement nutritionnel de P. margaritifera</i>	43
<i>Croissance et stratégie de reproduction</i>	44
<i>Bilan de carbone</i>	45
APPLICATIONS PRATIQUES	47
<i>Applications utiles aux perliculteurs</i>	47
<i>Applications utiles à la gestion des lagons</i>	48
CONCLUSION : PERSPECTIVES DU MODÈLE.....	53

CHAPITRE I :**LA MATIÈRE PARTICULAIRE DES EAUX DU LAGON DE TAKAPOTO**

RÉSUMÉ	55
ABSTRACT	56
INTRODUCTION	57
MATÉRIELS ET MÉTHODES	59
<i>Site étudié et généralités sur le milieu hydrologique de l'atoll</i>	59
<i>Paramètres étudiés</i>	59
<i>Niveau moyen et variabilité des paramètres</i>	60
<i>Techniques de mesure</i>	63
<i>Protocoles d'analyse</i>	63
RÉSULTATS.....	65
<i>Données météorologiques globales sur la période d'étude</i>	65
<i>Analyse des grandes sources de variabilité</i>	66
<i>Description détaillée par paramètre</i>	68
<i>Analyses complémentaires</i>	72
DISCUSSION.....	76
<i>Une saisonnalité restreinte, un rythme nyctéméral apparent</i>	76
<i>Un milieu très homogène sur un bilan annuel</i>	77
<i>L'influence des conditions météorologiques dans les variations à court terme</i>	78
<i>La composition de la Matière Organique Particulaire (POM)</i>	79
<i>Comparaison avec d'autres milieux</i>	81
CONCLUSION	84

CHAPITRE II :
LA RÉTENTION ET LA FILTRATION CHEZ L'HUÎTRE PERLIÈRE :
APPROCHE EN LABORATOIRE

RÉSUMÉ	87
ABSTRACT	88
INTRODUCTION	89
MATERIALS AND METHODS.....	91
<i>Biological material</i>	91
<i>Gill structure</i>	91
<i>Retention efficiency</i>	92
<i>Clearance rate</i>	93
<i>Statistical procedures</i>	95
RESULTS	96
<i>Gill structure</i>	96
<i>Retention efficiency</i>	98
<i>Clearance rate</i>	99
DISCUSSION.....	101
<i>Gill Structure</i>	101
<i>Pumping capacity</i>	102
<i>Retention efficiency</i>	105

CHAPITRE III :
FILTRATION ET BIODÉPOSITION CHEZ L'HUÎTRE PERLIÈRE :
APPROCHE *IN SITU*

RÉSUMÉ	109
ABSTRACT	110
INTRODUCTION	111
MATERIALS AND METHODS.....	113
<i>Physical environment.....</i>	113
<i>Field experiments.....</i>	113
<i>Physiological determinations.....</i>	116
RESULTS	119
<i>Hydrobiological conditions</i>	119
<i>Physiological functions.....</i>	122
DISCUSSION.....	130
<i>Seston composition</i>	130
<i>Trophic strategy of pearl oyster.....</i>	131

CHAPITRE IV :**SUIVI *IN SITU* DE LA CROISSANCE DE L'HUÎTRE PERLIÈRE**

RÉSUMÉ.....	135
ABSTRACT	136
INTRODUCTION	137
MATERIALS AND METHODS.....	139
<i>Studied site</i>	139
<i>Growth measurement</i>	140
<i>Statistical analyses</i>	143
RESULTS	145
<i>Environmental parameters</i>	145
<i>Biometry and length-weight relationships</i>	146
<i>Growth</i>	148
<i>Empirical growth model</i>	153
<i>Mean tissue composition</i>	157
DISCUSSION.....	159
<i>Lagoon environment variability</i>	159
<i>Pearl oyster growth</i>	160
<i>Comparison with other species and area</i>	162

CHAPITRE V :
LA REPRODUCTION DE L'HUÎTRE PERLIÈRE :
ASPECTS QUANTITATIFS

RÉSUMÉ.....	169
ABSTRACT	170
INTRODUCTION	171
MATÉRIEL ET MÉTHODES	173
<i>Expérience in situ</i>	173
<i>Expérience en laboratoire</i>	181
RÉSULTATS	184
<i>Expérience in situ</i>	184
<i>Expérience en laboratoire</i>	193
DISCUSSION.....	196
<i>Cycle de reproduction et cycle de maturation</i>	196
<i>Facteurs environnementaux régissant la maturation</i>	198
<i>Le déclenchement de la ponte</i>	199
<i>Biochimie de la maturation</i>	200
<i>Production de gamètes et effort de reproduction</i>	201

CHAPITRE VI :**MODÈLE PHYSIOLOGIQUE DE CROISSANCE****ET CAPACITÉ TROPHIQUE**

RÉSUMÉ	204
ABSTRACT	205
INTRODUCTION	206
MATERIALS AND METHODS : THE MODEL	208
<i>Model design and states variables</i>	208
<i>Environmental factors</i>	210
<i>Physiological mechanisms formulations</i>	213
<i>Simulations and validation</i>	219
RESULTS	221
<i>Model evaluation and validation</i>	221
<i>Physiological processes</i>	225
<i>Carbon budget</i>	228
<i>Productions</i>	229
<i>Food supply and POM depletion</i>	231
DISCUSSION	233
Model validation	233
<i>Model uncertainty</i>	236
<i>Model predictions</i>	238
CONCLUSION	241

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES.....	242
LA RELATION NACRE - MILIEU.....	243
LA PERLICULTURE DANS L'ÉCOSYSTÈME LAGONAIRE	245
PERSPECTIVES	247
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	251
ANNEXES	268



RÉSUMÉS ET VULGARISATION

- *Résumé général*
- *Extended abstract*
- *Synthèse grand public*

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

L'huître perlière, *Pinctada margaritifera* (Linné, 1758) var. *cumingi* (Reeve), productrice de perles noires, fait l'objet d'une aquaculture florissante en Polynésie Française. Cette jeune filière avec un chiffre d'affaire proche du milliard de francs se place, en 1998, au deuxième rang des productions conchylicoles françaises. Face à divers problèmes rencontrés par la profession, et au manque de connaissances scientifiques sur l'huître et son milieu de vie, un vaste programme de recherche (le PGRN) a été développé au début des années 1990, en choisissant comme site atelier l'atoll de Takapoto. L'un des thèmes de ce programme réside dans l'étude de la capacité trophique d'un lagon soumis à une activité de "perliculture".

A cet égard, un modèle déterministe expliquant la croissance et la reproduction de l'huître perlière à partir des paramètres du milieu (notamment la nourriture disponible) a été mis au point. La construction de ce modèle a impliqué : (1) l'analyse des grandes caractéristiques de l'eau et de la nourriture potentielle environnant les élevages ; (2) l'étude des principales fonctions physiologiques du bivalve ; (3) le suivi temporel de la croissance et de la reproduction afin de valider les simulations du modèle.

L'analyse des caractéristiques de l'eau du lagon (physico-chimie et matière en suspension) a mis en évidence une variabilité spatiale très faible, et une variabilité temporelle principalement liée aux événements météorologiques de court terme (notamment le vent). Les suivis annuels effectués (en 1990-91, et 1997-98) ont montré que la matière organique particulaire (POM, mg l⁻¹), i.e. nourriture potentielle pour les élevages, est peu concentrée de l'ordre de 0.40 mg l⁻¹ en moyenne annuelle.

L'étude des fonctions physiologiques a permis de mettre en évidence une adaptation exemplaire de l'huître perlière à la pauvreté ambiante du milieu : les capacités de filtration de *Pinctada margaritifera* sont décuplées par rapport aux autres bivalves couramment étudiés dans la littérature, avec un taux de filtration moyen de 1500 l j⁻¹ pour une huître de 2 ans. L'organe de filtration, i.e. les branchies, est en effet particulièrement bien développé chez ce bivalve.

Par contre, les autres caractéristiques physiologiques sont banales. L'huître perlière n'est pas adaptée à retenir efficacement le picoplancton (<2 µm) pourtant majoritaire dans la matière en suspension. Cette inefficacité s'explique en partie par l'absence de cirres latéro-frontaux sur les filaments branchiaux. Le régime alimentaire de *Pinctada margaritifera* est donc principalement constitué par le nano et microplancton (détritus, micro-algues, protozoaires, micro-zooplancton). L'huître perlière produit des pseudofèces même pour les très faibles charges sestoniques rencontrées dans le milieu lagonaire, ce qui lui permet d'enrichir la fraction ingérée en matière organique. Cette dernière est ensuite absorbée avec une efficacité moyenne de 55 %. La matière ainsi acquise (énergie métabolisable) sert alors au catabolisme (Respiration) et à l'anabolisme (Croissance et Reproduction). Les croissances en coquille, en chair et l'effort de reproduction sont présentés ici sur un cycle annuel et pour trois classes d'âges.

L'ensemble de ces processus a ensuite été intégré dans un modèle qui prédit pour des individus en élevage de 1 à 4 ans la croissance en chair, en gonade et en coquille en fonction des variations de la concentration en matière organique (POM) et en matière minérale (PIM) dans le milieu. La concordance entre les croissances simulées et les croissances observées s'est révélée assez satisfaisante, ce qui permet de valider l'intégralité du modèle.

Les applications de ce modèle sont multiples. Sur le plan scientifique, ce modèle valide l'ensemble des acquis sur la physiologie, la croissance et la reproduction. Il nous a permis de calculer un bilan annuel en carbone quantifiant les flux au sein du bivalve. Pour un animal adulte (i.e. 3-4 ans), la consommation moyenne est de 27.7 g C an⁻¹, dont seulement 14 % sont incorporés dans les tissus, le reste étant perdu dans les biodépôts (49 %) et via la respiration (37 %). L'excrétion est apparue négligeable. Ce modèle a aussi permis de mieux comprendre la reproduction de l'huître perlière, en confirmant et expliquant la possibilité de plusieurs émissions de gamètes pratiquement tout au long de l'année. Il met en évidence que la concentration en matière organique dans l'eau (POM) est le facteur déterminant de la maturation, la température n'ayant pratiquement aucun rôle inhibiteur dans ce milieu.

Sur le plan de la perliculture, ce modèle fournit des éléments sur le temps de formation de la perle, le collectage, les densités locales, le choix des zones d'élevage, et la capacité trophique globale d'un lagon. Ainsi, alors que les concentrations de filières dans une même zone sont d'autant plus à éviter que les courants lagonaires sont faibles (<1 cm s⁻¹), le calcul du « clearance time » pour l'ensemble du lagon montre que les huîtres perlières en élevage ne prélèvent qu'une part négligeable des ressources par rapport à l'ensemble des bivalves. Par conséquent, une augmentation d'un facteur deux du stock en élevage à Takapoto serait sans incidence pourvu qu'on évite toute concentration localisée.



EXTENDED ABSTRACT

Farming of the black-lipped pearl oyster, *Pinctada margaritifera* var *cumingi*, is the main aquaculture activity in the lagoons of French Polynesia. At the present time, the production of pearls is coming to nearly six metrics ton (*i.e.* 160 millions of dollars). After the large scale mortality which decimated cultivated pearl-oysters in several atolls in 1985-86, a general research programme called PGRN was set up. The main objective of this programme was to assess the carrying capacity of a lagoon for oyster farming, by taking Takapoto atoll as studied site.

To reach this aim, a first step was to build a deterministic ecophysiological model for cultivated pearl oysters in lagoon environment, explaining individual growth, but also reproduction of this bivalve over several years, as a function of food availability and composition. The building of this model has implied : (1) to study the main features of the water characteristics around system culture ; (2) to estimate the main bivalve ecophysiological functions ; (3) to follow for an annual cycle *in situ* growth and reproduction of pearl oyster in order to validate model simulations.

Sampling of lagoon water characteristics (physico-chemical parameters, food availability) demonstrates that spatial variations are restricted and temporal variability is mainly related to meteorological events (especially wind velocity). Results of the sampling scheme performed in 1990-91 and in 1997-98 show that the concentration in particulate organic matter (POM, mg l⁻¹), *i.e.* potential food for cultivated oysters, is low with a yearly value averaging 0.40 mg l⁻¹.

Pearl oysters physiological studies demonstrate a very interesting trophic adaptation of this bivalve to the low ambient POM concentration : filtration capacity of *P. margaritifera* is very high (the highest ever published in bivalve molluscs), with a mean clearance rate equal to approx. 1500 l d⁻¹ for a 2 years old pearl oyster. In this respect, the filtering organ, *i.e.* gills, is effectively well-developed in this bivalve, explaining such ability.

Regarding the other physiological features, results are more usual : (1) pearl oyster feeds mainly on nano and microplankton (retention efficiency for picoplankton, *i.e.* < 2 µm, was nearly null despite its relative abundance in the suspended matter) ; (2) pearl oyster exhibits the ability to produce pseudofaeces even for the very low seston load met in lagoon environment ; (3) ingested matter is absorbed with a mean efficiency around 55 %, usually measured in other bivalves. The resulting assimilated matter ensures metabolism and growth. Shell and flesh growth rate but also reproductive effort are also presented here, over one year, in 3 age classes.

This entire set of processes were integrated in a deterministic model which simulates growth in shell, in tissue and in gonad according to variations in particulate organic matter (POM) and particulate inorganic matter (PIM). Agreements between simulations and observations are fairly good, which allows model validation and its utilisation.

Model applications are numerous. In the scientific field, this model validates all the previously acquired knowledge of pearl oyster physiology and lagoon environment. This model is also used to quantify an annual carbon budget *in situ*: for an adult oyster (*i.e.* 3-4 years), the consumption is around 27.7 g C y⁻¹, from which 49 % are lost in biodeposits, 37 % are used *via* respiration, and only 14 % are incorporated in growth and reproduction. This model is also very useful to understand more extensively reproduction features of pearl oyster *e.g.* possibility of several spawning event in the same year, determinant role of POM in maturation, insignificant effect of temperature.

Finally, the *Pinctada* model provides also valuable information for pearl farming especially concerning the time to produce a pearl, the spat collection, the density in system culture, the choice of farming site and the carrying capacity of the whole lagoon. In this respect, this model demonstrates that local density must be avoided especially when water current are low (<1 cm s⁻¹) and that global consumption of the cultivated pearl oysters stock plays an insignificant role in comparison with the consumption of all the natural bivalves registered in the lagoon. If local overstocking are avoided, the cultivated oysters population may be reasonably increased by a factor 2 without any damageable consequences.



SYNTHÈSE GRAND PUBLIC

(Soumis pour publication dans *TE REKO PARAU*, mensuel de l'industrie perlière polynésienne)

Qu'est ce qu'un modèle de croissance ?

La croissance chez un mollusque dépend de nombreux facteurs (Figure 1) : des facteurs caractérisant le milieu de vie ou « **paramètres hydrobiologiques** » (par exemple la nourriture en suspension, la température, la salinité, l'oxygène...) et des facteurs expliquant la physiologie interne du mollusque ou « **lois physiologiques** » (par exemple la filtration, l'ingestion, l'absorption, la respiration, la reproduction...).

Les paramètres hydrobiologiques varient dans le temps notamment en fonction de la saison et des conditions météorologiques. Les lois physiologiques évoluent, entre autres, avec l'âge et l'état physiologique du mollusque. L'étude séparée de ces paramètres et de ces lois est relativement

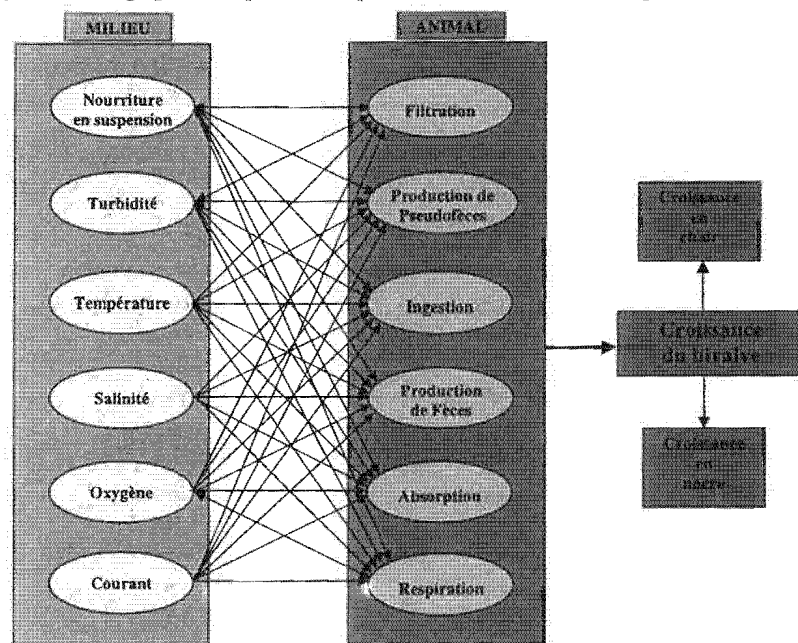


Figure 1 : Complexité des relations expliquant la croissance chez un bivalve.

comme ces paramètres et ces lois interagissent de façon complexe tous ensemble (Figure 1), la croissance du mollusque est difficile à expliquer sans l'aide d'un outil moderne, la modélisation informatique.

Un modèle de croissance est, en fait, un programme informatique permettant l'intégration, selon des règles bien précises, de l'ensemble des lois et des paramètres évoqués ci-dessus. Il procure une vision simplifiée mais exacte des principaux processus biologiques à l'origine de la croissance. Faisant la somme des connaissances acquises sur le sujet, le modèle permet donc de comprendre, d'expliquer mais aussi de prédire la croissance d'un mollusque en fonction des paramètres de son environnement. Ainsi, un modèle est à la fois instrument scientifique et outil de gestion pour une activité humaine.

Différents modèles de croissances ont déjà été construits pour plusieurs mollusques (par exemple pour l'huître comestible, *Crassostrea gigas*, pour la moule, *Mytilus edulis*, et pour la palourde, *Ruditapes philippinarum*), mais rien n'avait encore été fait sur la nacre (*Pinctada margaritifera*).

Comment construit-on un modèle de croissance ?

La construction d'un modèle de croissance est une étape longue car elle nécessite l'étude exhaustive du **milieu de vie**, de la **physiologie**, de la **croissance** et de la **reproduction** d'un mollusque.

L'étude sur le **milieu de vie** a débuté en 1990-91 sur le site-atelier de Takapoto, et de récentes expériences menées en 1997-98 ont permis d'améliorer les connaissances. A cette occasion, toutes les semaines et pendant un an, des prélèvements d'eau ont été effectués par le SRM à Takapoto et analysés par l'IFREMER-COP à Tahiti. Ceci a permis de connaître très précisément l'évolution annuelle de la matière en suspension, nourriture potentielle pour les élevages de nacres.

Approchée pour la première fois lors du PGRN I, la **physiologie** de la nacre a été étudiée de façon très approfondie lors du PGRN II, grâce à plusieurs missions de terrains et plusieurs expérimentations de laboratoire.

La **croissance et la reproduction** ont été suivies en parallèle sur un stock expérimental de plus de 3000 nacres mis en élevage et entretenu par le SRM de Takapoto. Tous les quinze jours, de mars 1997 à avril 1998, 120 nacres étaient prélevées au hasard, et expédiées immédiatement par avion à l'IFREMER-COP de Tahiti, où elles étaient mesurées, pesées, disséquées et analysées par microscopie et biochimie. Ce lourd échantillonnage a permis de suivre très précisément la croissance en chair et en coquille mais aussi la maturation d'huîtres en élevage.

A partir de toutes ces données, un **modèle** expliquant la croissance et la reproduction de l'huître perlière dans les lagons a été finalisé en 1998 en France (au CREMA). Le modèle utilise les connaissances acquises sur le **milieu de vie** et les lois obtenues sur la **physiologie** pour calculer la **croissance et la reproduction** d'une huître en élevage. Cette croissance dite *simulée* est ensuite comparée à la croissance *mesurée* effectivement sur le terrain. Si la croissance *simulée* est proche de la croissance *observée* alors le modèle est valide et peut raisonnablement servir d'outil de prédiction.

A quoi sert le modèle de croissance sur la nacre ?

L'année 1998 a été riche en résultats en ce qui concerne le modèle de croissance. En fonction des variations du milieu, ce modèle permet en effet de simuler et prédire de façon très satisfaisante :

1. la croissance de l'huître perlière sur tout son cycle d'élevage ;
2. la reproduction et le collectage ;
3. la croissance et le temps de formation d'une perle.

La croissance de l'huître perlière

Connaissant la nourriture dans l'eau, le modèle calcule la croissance journalière, mensuelle, ou annuelle de la coquille et de la chair d'une huître en élevage. La Figure 2 montre l'adéquation satisfaisante entre le modèle et la réalité dans un cas concret (un élevage placé dans le Sud-Ouest du lagon de Takapoto). **Ainsi en fonction du lagon, ou d'une zone dans un lagon, le modèle peut prédire si la croissance en chair ou en nacre de l'huître sera bonne ou mauvaise.** Il suffit simplement de connaître l'évolution de la matière en suspension autour de l'élevage.

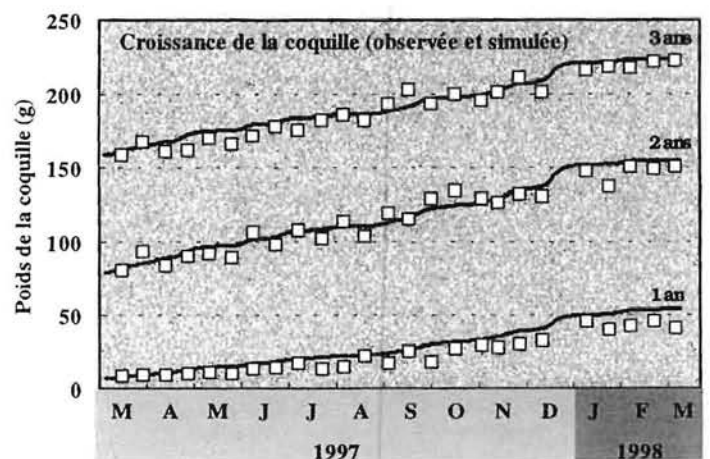


Figure 2 : Comparaison entre les prédictions obtenues par le modèle (trait noir) et les observations de terrain (carré blanc) pour trois classes d'âge d'huîtres perlières. Valeurs exprimées en matière sèche.

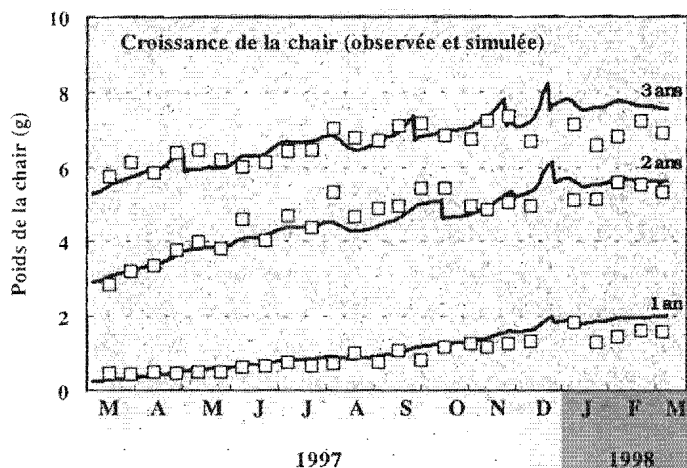


Figure 3 : Comparaison entre les prédictions obtenues par le modèle (trait noir) et les observations de terrain (carré blanc) pour trois classes d'âge d'huîtres perlières. Valeurs exprimées en matière sèche.

La reproduction et le collectage

Le modèle prédit aussi la maturation et les phénomènes d'émission de gamètes. Il a confirmé, par exemple, que l'huître perlière peut pondre pratiquement toute l'année grâce à une maturation très rapide (de l'ordre du mois). Cependant le modèle a aussi montré qu'il suffit que la nourriture en suspension (POM) diminue très légèrement pendant quelques semaines pour que des phénomènes de régression apparaissent, empêchant ainsi toute émission de gamète pendant cette période (c'est souvent le cas, par exemple, en saison fraîche, Juillet-Août). Dans le cas de Takapoto, le modèle a prédit pour l'année 1997-98 des émissions importantes en Octobre, en Décembre, en Janvier, et en Mai (Figure 3).

Ainsi la nourriture disponible semble être un facteur clé dans la maturation alors que la température a peu d'effet, contrairement à ce qui est admis. La disponibilité en nourriture (mesure de la POM) doit donc pouvoir expliquer pourquoi certains lagons collectent peu et d'autres beaucoup. En prenant certaines précautions, le modèle doit pouvoir prédire les pics de collectage.

La croissance d'une perle

Partant du principe que le dépôt de nacre sur la perle se fait à la même vitesse que celui sur la coquille de la nacre porteuse, le modèle calcule aussi le temps nécessaire pour former une perle commercialisable (couche de nacre déposée > 1 mm). Ainsi, pour des nacres porteuses de 3-4 ans, et dans les conditions moyennes du lagon de Takapoto, le temps nécessaire prédit par le modèle est de 16-18 mois. Ce temps *simulé* est très proche du temps *réellement observé*, ce qui sous-entend que le modèle fonctionne aussi assez bien pour la croissance de la perle.

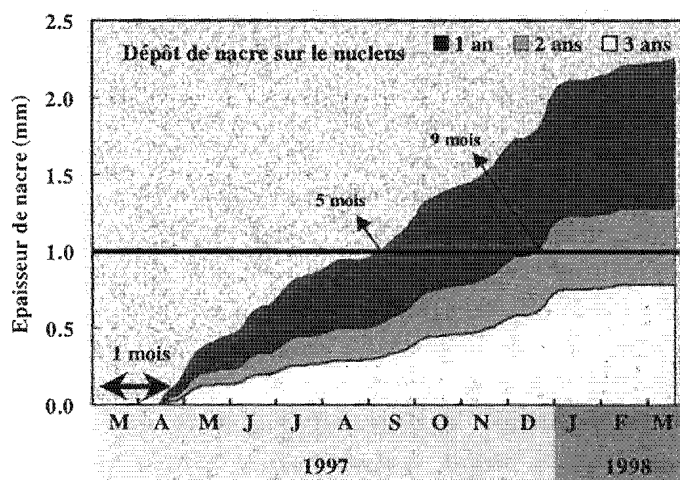


Figure 4 : Dépôt de nacre sur le nucléus en fonction de l'âge de l'huître porteuse. La greffe « théorique » aurait eu lieu début mars 97. Le temps de développement de cellules nacrières dans la poche perlière a été fixé à 1 mois. Dans ce cas, il faudrait 6 mois, chez une huître de 1 an pour obtenir une couche de 1 mm d'épaisseur, 10 mois chez une huître de 2 ans, et 17-18 mois chez une huître de 3 ans. Ces chiffres sont des simulations théoriques du modèle et méritent des expériences de validation de terrain.

Dans ce cas, un résultat du modèle mérite l'attention : quand l'huître perlière grandit, elle consacre de plus en plus d'énergie à la reproduction, et donc de moins en moins à la construction de nacre : **par conséquent, le dépôt journalier de nacre décroît avec l'âge de l'huître perlière.** Ainsi, en supposant qu'il soit possible de greffer une jeune huître perlière d'1 an, d'après le modèle, le temps de la formation de la perle chuterait alors à moins de 10 mois (Figure 4). Dans la même

optique, des nacres adultes stériles (par exemple triploïdes) consacraient toute leur énergie à la croissance en chair, mais aussi en nacre : le temps de formation d'une perle deviendrait alors bien inférieur à 18 mois. Il s'agit là d'un résultat de simulation du modèle qui mérite des validations de terrain par des expériences ciblées avant toute conclusion hâtive.

D'autres utilisations du modèle nacre

Pour les scientifiques, le modèle a permis de confirmer l'ensemble des études menées jusqu'alors sur l'huître perlière. La bonne validation de ce modèle montre que nos connaissances et notre compréhension du système bivalve dans son milieu de vie sont satisfaisantes. Mais ce modèle peut aussi être utilisé pour des calculs de **capacité trophique**, l'un des grands thèmes du PGRN. Pour le modèle Nacre, deux approches ont été retenues : le calcul de la capacité trophique à l'échelon local et celui de la capacité trophique à l'échelon global.

La capacité trophique : approche locale

Le modèle de croissance permet de calculer la consommation moyenne d'une huître perlière ; on peut donc en déduire la consommation moyenne d'un chapelet ou d'une filière complète. Le modèle a montré que cette consommation était forte (« l'huître perlière pompe énormément d'eau ») ; par conséquent l'eau qui passe au niveau d'une filière se trouve en partie épurée de la matière en suspension qu'elle contient. Si cette masse d'eau rencontre tout de suite une deuxième filière, elle est de nouveau épurée et la matière en suspension diminue une seconde fois, et ainsi de suite. Ce phénomène de réduction progressive de la nourriture potentielle s'appelle la **déplétion** (Figure 5). La déplétion s'exprime en pourcentage : une déplétion de 20 % indique que la nourriture est égale à 80% de sa valeur initiale. La déplétion est généralement fonction du courant d'eau qui apporte la nourriture : plus ce courant est faible, plus la déplétion est forte. Et comme nous l'avons vu, la déplétion est aussi fonction de la densité en nacres (densité sur une filière et nombre de filières successives). De fortes déplétions (> 50%) entraînent des mortalités directes, alors que des déplétions plus faibles provoquent des phénomènes moins visibles mais tout aussi néfastes pour la perliculture. Ainsi, pour un élevage soumis à une déplétion supérieure à 20% pendant un an, le modèle prédit :

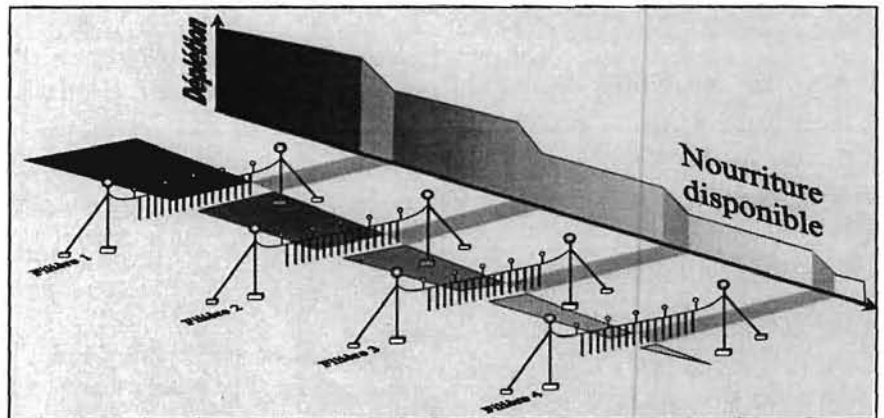


Figure 5 : Principe de la déplétion de nourriture dans les zones d'élevage. Sur cet exemple, le courant dominant est perpendiculaire aux lignes d'élevage.

1. une diminution de 30% de la croissance en chair, et de 20% de la croissance en coquille;
2. une disparition progressive des émissions de gamètes ;
3. un allongement du temps de formation d'une perle (> 2 ans).

Même si ces premières conclusions méritent d'être vérifiées sur le terrain par des expérimentations ciblées, il convient néanmoins d'éviter tout phénomène de déplétion dans les élevages. Les mesures à prendre sont donc les suivantes :

1. éviter les densités trop fortes sur les filières, (collecteurs chargés, chapelets trop rapprochés);
2. éviter de concentrer des filières surtout dans les zones peu renouvelées (courant $< 1 \text{ cm s}^{-1}$);
3. éviter la présence et le développement des compétiteurs sur les cordes et les structures d'élevage.

La capacité trophique : approche globale

Le modèle a aussi permis de calculer la consommation moyenne annuelle de l'ensemble des stocks en élevage dans le lagon de Takapoto. Il est apparu que ce stock mettrait plus de 1000 jours pour filtrer entièrement l'eau du lagon. Comme la production primaire qui renouvelle la nourriture dans ces milieux est de l'ordre de la journée, l'impact des huîtres perlières en élevage est pour l'instant négligeable à l'échelle du lagon. Par conséquent, le stock en élevage peut donc être augmenté sans danger si les trois conditions précédentes sont respectées.

Conclusion sur le modèle de croissance

Le modèle de croissance développé sur l'Huître Perlière semble prometteur aussi bien pour les scientifiques que pour les professionnels de la perliculture (administration et perliculteurs). Établi sur l'atoll de Takapoto, il convient de généraliser ce modèle aux autres atolls. Cette généralisation devrait être assez rapide désormais. Comprendre intégralement le fonctionnement de l'huître perlière est en effet indispensable pour une bonne gestion de la perliculture. Dans cette optique, de nouveaux travaux sur le modèle de croissance sont à prévoir.

Par ailleurs, l'ensemble de la perliculture polynésienne est basée sur l'espèce *margaritifera*. Or, la monoculture d'un bivalve présente des dangers (voir l'histoire du bassin de Marennes-Oléron en France). Par conséquent, il serait donc intéressant d'appliquer le modèle de croissance établi sur *P. margaritifera* à d'autres espèces d'huîtres perlières (par exemple l'huître perlière australienne, *Pinctada maxima*) afin d'analyser les possibilités d'adaptation de cette espèce aux lagons de Polynésie.

Deuxième activité économique du Territoire de Polynésie française, mais aussi deuxième production aquacole française, l'huître perlière, promue à un bel avenir, mérite donc toute notre attention.



INTRODUCTION GÉNÉRALE

- *Cadre général*
- *La perliculture*
- *Le site étudié*
- *Le PGRN*
- *Objectifs de la thèse*

CADRE GÉNÉRAL

Perdue au milieu du plus grand océan du globe, la Polynésie Française (Figure 1) représente en terre émergée moins de 0.002 % de l'Océan Pacifique. Cependant la zone économique exclusive dont elle est dotée équivaut, à elle seule, à plus de la moitié du domaine maritime français. Constituée d'une myriade d'atolls et d'îles hautes d'origine volcanique, la Polynésie Française s'organise en cinq archipels dispersés sur un domaine aussi vaste que l'Europe. Si l'archipel de la Société abrite près des trois quarts de la population polynésienne (181000 habitants), l'archipel des Tuamotu est le plus important en superficie et en nombre d'îles coralliennes. Cette nébuleuse regroupe, en effet, 78 atolls et s'étire sur plus de 1000 km de long.

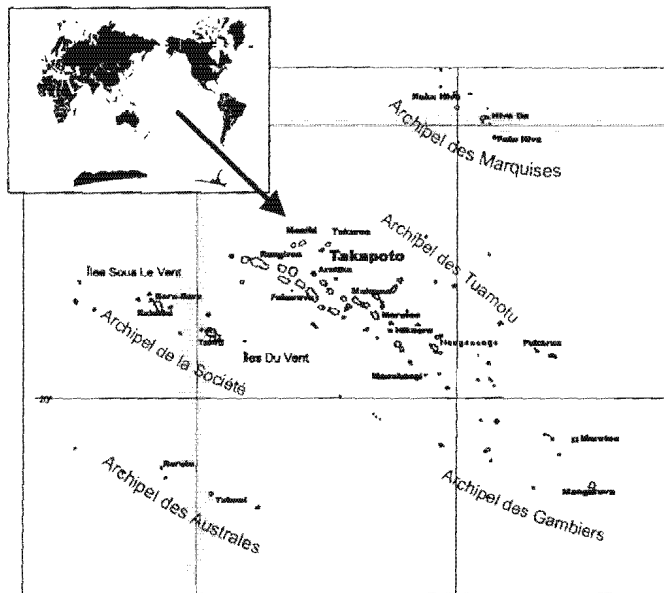


Figure 1 : Situation géographique de la Polynésie française et de l'atoll de Takapoto.

Si les atolls des Tuamotu diffèrent considérablement par leur taille respective, par exemple la superficie de Rangiroa atteint 1800 km², alors que celle de Mataïva ne dépasse pas 50 km², ils se rejoignent tous dans leur origine géologique, dans leur climatologie, et dans l'unité élémentaire des paysages terrestres et marins. Les atolls, ces colossales constructions calcaires au soubassement volcanique, sont en fait le résultat de l'enfoncement progressif d'une île haute originelle compensée par une croissance corallienne continue. Ce fragile équilibre maintient pour une durée déterminée un anneau de vie terrestre ou « motu » à la surface de l'océan. Ces caractéristiques rendent l'atoll particulièrement vulnérable aux caprices de la météorologie. En effet, si les régimes d'alizé de Nord-Est « haapiti » en saison chaude ou de Sud-Est « mara'amu » en saison fraîche dominent les trois quarts de l'année, des régimes dépressionnaires de Nord-Ouest « toerau » peuvent apparaître en saison chaude. Lors des années El Niño, ces dépressions peuvent évoluer en cyclone. La mer peut alors s'élever de 4 à 5 m, submergeant les récifs et les atolls. En dehors de ces épisodes accidentels, le paysage de l'atoll est typique : les « motu » qui abritent une végétation pauvre en espèce (cocotiers et arbustes rustiques) encerclent un lagon aux eaux calmes et limpides. C'est dans ces milieux que prospèrent l'huître perlière aux lèvres noires, *Pinctada margaritifera* (Linné, 1758) var. *cumingi* (Reeve), dont la culture pour la perle représente un pilier économique croissant pour les populations locales.

Ce bivalve, de la famille des Pteriidae, a d'abord été exploité en plongée pour la nacre de sa coquille, utilisée principalement en boutonnerie. Dans les années 1950, la production annuelle atteint environ 1000 tonnes de coquilles. Dès lors, les premiers signes de surexploitation du milieu apparaissent. Puis, cette activité va progressivement disparaître, avec notamment le développement des matières synthétiques en boutonnerie, au profit de la mise en place d'une autre activité nacrrière : l'aquaculture perlière ou « perliculture ». En 1963, à Bora-Bora, puis, en 1968, à Manihi et à Takapoto, ont lieu les premiers essais réussis de « greffe » afin de produire artificiellement la perle noire, devenant plus tard « la perle de Tahiti ». L'huître est alors pêchée en plongée non plus pour sa coquille, mais afin d'être greffée. Face à la demande de plus en plus croissante d'huîtres prêtes à la greffe, une activité d'élevage, du naissain à l'adulte, s'est progressivement mise en place à partir des années 1970.

LA PERLICULTURE

L'explosion de cette activité depuis les 25 dernières années est exemplaire : la production est passée d'environ 0.1 tonne en 1981 à plus de 5 tonnes de perles en 1997 (Figure 2). Le chiffre d'affaire de cette activité est actuellement proche du milliard de francs, plaçant la perliculture polynésienne comme deuxième activité économique du territoire après le tourisme mais surtout comme deuxième production aquacole française après les huîtres comestibles et juste avant les moules.

Cette activité génère environ 3000 emplois directs et permet ainsi d'éviter l'exode des populations des atolls. Le maintien et le développement de cette activité dans les atolls entraîne aussi le développement de beaucoup d'emplois indirects (commerce, transport...).

Il est difficile de proposer un schéma clair d'exploitation, puisque de statut familial à l'origine, certaines fermes perlières sont devenues de véritables entreprises employant plusieurs dizaines de salariés. Néanmoins, un cycle d'élevage typique peut être proposé. A l'âge de 25 jours, les jeunes huîtres sont collectées sur divers supports suspendus à des filières de sub-surface à une profondeur d'environ 5 mètres (phase de collectage). Elles y grandissent, en densité parfois importante, jusqu'à une taille d'environ 50 mm, puis sont généralement détachées pour être élevées en paniers à des densités moins importantes (phase de pré-grossissement). Ensuite, elles sont généralement percées pour être directement suspendues en chapelets accrochés à des filières de pleine eau (phase de grossissement). A une taille d'environ 90-100 mm, l'huître perlière, âgée alors de 2 ans, subit l'opération de greffe, consistant en l'insertion d'un nucleus dans la poche perlière. Ce n'est que 18 mois après que le nucleus recouvert d'une couche suffisante de nacre (> 1 mm) est extrait. L'huître perlière âgée alors d'environ 4 ans peut éventuellement être greffée à nouveau (on parle de sur-greffe). Les perles récoltées présentent des tailles, des couleurs et des formes toujours différentes. Le plus souvent entre 9 et 12 mm de diamètre, la perle peut présenter des nuances de couleur allant du gris au noir en passant par le jaune, le bleu, le rose et le vert. Plus variée que les perles dorées australiennes issues de *Pinctada maxima*, la perle de Tahiti est aussi beaucoup plus grosses que les perles blanches japonaises issues de *Pinctada fucata*. L'avenir économique de la Polynésie Française dépend en partie de la perle noire.

Or, le développement de l'aquaculture perlière a largement devancé le recherche scientifique. Si bien qu'en 1985-1986 un épisode de très forte mortalité au sein des élevages est survenu dans plusieurs atolls, sans qu'aucune explication rationnelle n'ait été apporté faute de données et de moyens scientifiques. Pour remédier à cela, un programme général de recherche sur la Nacre¹ (PGRN) a été mis en place à partir de 1990. Les objectifs principaux étaient d'identifier d'éventuelles causes infectieuses à ces mortalités, tout en améliorant les connaissances quant à la physiologie alimentaire de l'huître perlière. Ne pouvant travailler sur la trentaine d'atolls abritant des fermes perlières, le PGRN a concentré son effort sur un site-atelier : l'atoll de Takapoto.

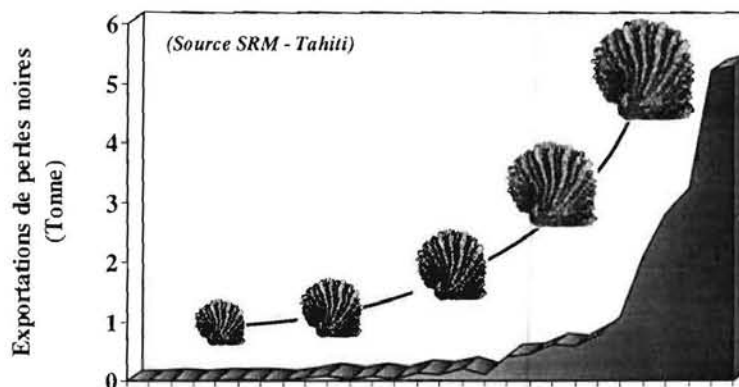


Figure 2 : Évolution de la production polynésienne de perle noire depuis les 30 dernières années. (Source SRM, 1997, Tahiti)

¹ Nacre : nom vernaculaire de l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*.

LE SITE ÉTUDIÉ

L'atoll de Takapoto (Figure 3) avait déjà fait l'objet d'études à partir de 1974, en particulier dans le cadre du programme Man and Biosphere (MAB) de l'UNESCO (e.g. Sournia & Ricard, 1976 ; Renon, 1977 ; Guérédrat & Rougerie, 1978 ; Rougerie, 1979 ; Chevalier *et al.*, 1979 ; Salvat & Richard, 1985).

Situé par 14°30' de latitude sud et 145°20' de longitude ouest, à environ 500 km dans le nord-est de Tahiti, cet atoll avec son très proche voisin l'atoll de Takaroa, fait partie des 78 atolls de l'archipel des Tuamotu. La partie émergée de la couronne récifale entoure un lagon de 18,7 km de long et 4,4 km de largeur moyenne, soit une surface d'environ 81,7 km². Ces caractéristiques le classent au 35^{ème} rang des atolls pour la superficie. Le lagon avec une profondeur moyenne de 23 mètres (Sournia et Ricard, 1976) présente un volume estimé entre 1,7 km³ (Chevalier *et al.*, 1979) et 2.3 km³ (Yann Morel, comm. pers.).

La couronne récifale, dont la largeur moyenne est de 350 m, est interrompue uniquement par des chenaux peu profonds appelés « hoa » (Chevalier *et al.*, 1979). Les apports d'eau océanique sont donc restreints (approx. 0,3 km³, Sournia et Ricard 1976) et le temps de résidence des masses d'eau élevé (4 ans, Sournia et Ricard 1976). En l'absence de passe, le vent est le seul facteur à l'origine des courants lagonaires. Pour les conditions de vent les plus fréquentes (alizés de 5 à 20 nœuds), les courants sont de l'ordre de 10 à 20 cm s⁻¹ en surface, diminuent à 3 cm s⁻¹ à 8 mètres de profondeur, et deviennent pratiquement nuls pour les fonds supérieurs à 20 mètres (Rougerie, 1979). Ce lent brassage permet une bonne homogénéisation et oxygénation de la masse d'eau et les phénomènes de stratification semblent rares. En outre, l'eau du lagon se caractérise par une forte oligotrophie et une faible turbidité (Sournia et Ricard, 1976).

Si les coraux, mais aussi les poissons, sont faiblement représentés (Salvat & Richard, 1985), les mollusques, et notamment les bivalves, sont très abondants, comme dans la plupart des atolls fermés. Sur plus de 100 espèces de mollusques présentes dans le lagon, 5 espèces sont largement dominantes (Intès, 1988) : le bénitier (*Tridacna maxima*), l'arche (*Arca ventricosa*), le chame (*Chama iostoma*), et 2 huîtres perlières (*Pinctada maculata* et *Pinctada margaritifera*), dont seule la deuxième espèce fait l'objet d'une exploitation.

Cette exploitation a permis de maintenir sur place une population d'environ 500 habitants, regroupée principalement dans le village de Fakatoparere situé à l'extrémité au sud-est de l'atoll. Les fermes perlières sont, quant à elles, réparties tout autour du lagon. En dehors de la perliculture, la pêche artisanale et l'exploitation de la cocoteraie (pour le coprah) constituent deux autres sources d'activité.

Si les études réalisées dans le cadre du programme MAB ont apporté de précieuses informations sur la morphologie de l'atoll et sur les caractéristiques hydrobiologiques générales du lagon, elles restaient néanmoins insuffisantes surtout concernant l'huître perlière. Ces lacunes devaient donc être comblées par le PGRN.

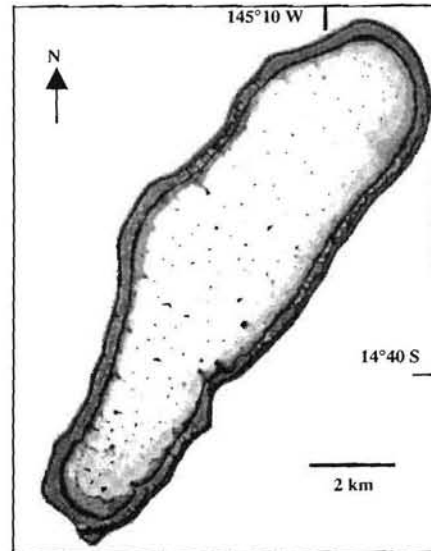


Figure 3 : L'atoll de Takapoto (Archipel des Tuamotu, Polynésie Fr.)

LE PGRN

En 1990, le Programme Général de Recherche sur la Nacre a été mis en place grâce à la participation financière du Ministère des DOM-TOM, du Ministère de la Recherche et de la Technologie, du Fonds Européen (V^{ème} FED-PTOM) et du Gouvernement du Territoire de la Polynésie Française. Une première phase de ce programme s'est achevée en 1995, la deuxième en 1998. Si la première phase s'est plus attachée à identifier d'éventuelles causes infectieuses aux mortalités observées en 1985-1986, la deuxième phase s'est fixée l'objectif de déterminer la capacité trophique d'un lagon soumis à une activité de perliculture. Dans les deux cas, le PGRN a permis d'étudier de façon plus approfondie la colonne d'eau et l'écophysiologie et la croissance de la l'huître perlière. Géré par le Service des Ressources Marines (SRM) du Territoire de Polynésie Française, ce programme a fédéré plusieurs équipes de recherche de l'ORSTOM, de l'IFREMER, de l'EPHE (Ecole Pratique des Hautes Etudes), et de l'UFP (Université Française du Pacifique).

L'ORSTOM et l'EPHE ont étudié la plupart des compartiments taxinomiques composant la matière organique particulaire en suspension, nourriture potentielle des élevages d'huîtres perlières. L'IFREMER s'est attaché à analyser l'ensemble des étapes de l'écophysiologie de l'huître perlière permettant d'expliquer les performances de croissance observées dans les élevages. Appliquant les méthodes mises au point par l'IFREMER, l'UFP a étudié l'écophysiologie des principaux bivalves, compétiteurs potentiels, vivant dans le même biotope que l'huître perlière. Si certains des travaux de la deuxième phase sont encore en cours de rédaction, une synthèse des travaux de la première phase est disponible (Anonyme, 1994). D'autres programmes simultanés menés notamment par l'ORSTOM (e.g. TYPATOLL) ont aussi permis d'affiner les connaissances sur d'autres atolls de Polynésie, notamment sur la composition de la colonne d'eau.

Il ressort à l'heure actuelle que la nourriture potentielle pour les huîtres en élevage apparaît faible. La matière organique particulaire est peu concentrée ($< 1 \text{ mg l}^{-1}$), et principalement constituée par le pico-plancton ($< 2 \mu\text{m}$). Outre la part importante des détritiques, la fraction vivante du pico-plancton est majoritairement constitué de cyanobactéries (*Prochloroccus* sp. et *Synechococcus* sp., approx. $100000 \text{ cell ml}^{-1}$) et de bactéries (approx. 1 million ml^{-1}), mais de très récentes études révèlent aussi l'existence de pico-eucaryotes (Charpy et Blanchot, 1998). La matière organique supérieure à $2 \mu\text{m}$ représente seulement 30 % de la matière organique totale et est constitué majoritairement par des détritiques, des micro-algues (dinoflagellés, coccolithophoridés, diatomées) et des protozoaires (Loret, 1998). Malgré une nourriture potentielle relativement pauvre, l'huître perlière mais aussi d'autres espèces de bivalves (e.g. *Pinctada maculata*) prospèrent et grandissent rapidement. Expliquer la croissance de *Pinctada margaritifera* dans ce milieu *a priori* pauvre constitue l'un des objectifs du PGRN, mais aussi le point central de la présente thèse.

OBJECTIFS DE LA THÈSE

Le développement d'une aquaculture dans un milieu naturel n'est pas sans poser de problème, et concernant la conchyliculture, plusieurs analyses de la capacité trophique, *i.e.* capacité d'un milieu naturel à supporter une production cultivée, ont déjà été menées de part le monde (*e.g.* Incze *et al.*, 1981; Héral, 1985; Bacher, 1989; Héral, 1991; Grant *et al.*, 1993; Raillard & Menesguen, 1994; Kashiwai, 1995; Bacher *et al.*, 1998; Ferreira *et al.*, 1998; Dame and Prins, 1998). Ces travaux font généralement appel à une compréhension plus ou moins approfondie de l'écosystème impliqué, couplée à des modes de calcul d'une complexité croissante (voir synthèse in Héral, 1991; Grant *et al.*, 1993; Smaal *et al.*, 1998). De la simple relation empirique entre la production et le stock établie à partir de séries chronologiques (Héral *et al.*, 1986), au couplage de la physique et de la biologie dans des modèles analytiques spatialisés (*e.g.* Bacher, 1989; Raillard et Ménesguen, 1994; Ferreira *et al.*, 1998), la capacité trophique d'un site conchylicole peut être approchée par différentes méthodes. Parmi les approches analytiques, certaines modélisations se concentrent plus particulièrement sur l'aspect physique (hydrodynamisme, modèle pluri-boîtes, transport de la nourriture par advection et dispersion) en délaissant un peu la complexité biologique, d'autres analysent plus particulièrement l'aspect biologique (nombreux compartiments biologiques, bioénergétique et dynamique des populations des bivalves cultivés, production primaire et secondaire, compétitions trophiques...) en simplifiant fortement le milieu physique environnant. Si le juste milieu est difficile à trouver, toutes ces approches requièrent généralement au minimum un modèle de croissance des bivalves en élevage.

Dans le cas du lagon de Takapoto, les connaissances en hydrodynamisme sont, à l'heure actuelle, parcellaires. Si certains lagons d'atolls ont fait l'objet de modèle hydrodynamique (*e.g.*, le lagon de Tikehau, Lenhardt, 1989), seule l'étude de Rougerie (1979) fournit quelques valeurs de courants pour le lagon de Takapoto, et démontre le rôle moteur du vent dans l'homogénéisation de la masse d'eau. Dans ce milieu isotrope, il n'est donc pas apparu important dans un premier temps de spatialiser l'étude la capacité trophique.

Par contre, l'étude de l'ensemble des compartiments biologiques et leurs interactions est apparue primordiale. Si la modélisation des productions bactérienne, phytoplanctonique et zooplanctonique dans ces milieux sont actuellement en cours ou en voie d'achèvement (*e.g.* Niquil *et al.*, 1998; Gonzalez *et al.*, 1998), aucun modèle permettant de quantifier les besoins et d'expliquer la croissance des huîtres perlières en élevage n'était jusqu'à lors disponible et constitue par conséquent l'objectif primordial de cette thèse. En outre, la construction d'un tel modèle peut d'ores et déjà fournir des premiers éléments en matière de capacité trophique et de gestion des élevages sans attendre le couplage final dans un modèle d'écosystème plus complexe.

Plusieurs modèles déterministes de croissance ont déjà été mis au point sur différentes espèces de bivalves (*e.g.* Ross & Nisbet, 1990; Bacher *et al.*, 1991; Schneider, 1992; Willows, 1992; Raillard *et al.* 1993; Van Haren & Kooijman, 1993; Barillé *et al.*, 1997b; Barillé-Boyer, 1997; Small, 1997; Grant & Bacher, 1998). Ces modèles sont généralement basés sur la bioénergétique des mollusques (Lucas, 1992) résumée par l'équation générale équilibrant gains et pertes de matière-énergie dans un organisme, par unité de temps :

$$FR - (PF+F+U+R+P_R+P_E+P_{S2}) = P_G+P_{S1}$$

Avec	FR :	Consommation de nourriture
	PF :	Production de pseudofèces
	F :	Production de fèces
	R :	Métabolisme (mesuré <i>via</i> la respiration)
	U :	Excrétion (produits de dégradation)
	P _r :	Emission de produits génitaux (reproduction)
	P _e :	Production de tissus éliminés (desquamation de l'intestin)
	P _{s2} :	Sécrétions non rémanentes (mucus)
	P _g :	Croissance de tissus vivants (soma)
	P _{s1} :	Productions rémanentes (coquille, perle et byssus)

Ce bilan est exhaustif et peut être simplifié dans le cas de l'huître perlière : (1) en pratique, le mucus (P_{s2}) et les produits de desquamation de l'intestin (P_e) se retrouvent déjà comptabilisés lors des mesures de productions de biodépôts (PF et F) ; (2) chez l'huître perlière en élevage, le byssus disparaît avec l'âge, et peut raisonnablement être négligé ; dans ce cas, seule la coquille et la perle constituent les productions rémanentes (P_s). Pour l'huître perlière, l'équation du bilan devient donc :

$$FR - (PF+F+U+R+P_R) = P_G+P_S$$

Avant le PGRN, l'huître perlière et notamment sa physiologie et sa croissance n'avaient été que très peu étudiées en Polynésie Française. A l'issue de la première phase du PGRN, des premiers travaux ont permis de fixer les bases en matière de nutrition (Jonquière *et al.*, 1995), de respiration (Robert *et al.* 1995), de croissance (Buestel *et al.*, 1995) et de reproduction (Thielley, 1993). Cependant si la consommation de nourriture FR a été étudiée en laboratoire *via* l'estimation du taux de filtration, aucune donnée n'était disponible *in situ*. De même les productions pseudofèces et de fèces (PF et F) en conditions naturelles n'avaient été que très peu abordées. L'excrétion n'avait été étudiée qu'en laboratoire, mais vu son caractère insignifiant dans le bilan énergétique (Pouvreau *et al.*, 1998a), son estimation *in situ* semblait secondaire. La reproduction, parfaitement décrite d'un point de vue qualitatif, n'avait pas du tout été estimée d'un point de vue quantitatif (P_r). En outre, la croissance en chair (P_g) et en coquille (P_s) n'avaient pas fait l'objet d'un suivi sur l'intégralité d'un cycle d'élevage (du collectage à la récolte de la perle). Seul le métabolisme respiratoire (R) avait été mesuré *in situ* en saison fraîche, puis à nouveau en saison chaude (Robert *et al.*, 1998). Ainsi, à l'exception de R et U, tous les termes du bilan devaient faire l'objet de nouvelles mesures.

Afin d'atteindre ses objectifs, la thèse s'organise en une synthèse et 6 chapitres². Tout d'abord, une **synthèse** présente la démarche scientifique générale de la thèse et reprend les principaux résultats acquis lors ce travail.

Ensuite, le **chapitre 1** s'attache à analyser et à faire une synthèse des grandes sources de variations des paramètres hydrobiologiques du lagon de Takapoto à partir d'un plan d'échantillonnage réalisé antérieurement en 1990-91. La variabilité spatio-temporelle y est étudiée en relation avec la météorologie locale afin de dégager les facteurs les plus susceptibles d'influencer la croissance de l'huître perlière.

Le cœur de la thèse correspond à une analyse quantitative de chacun des termes du bilan précédemment décrit. Ceci implique : (1) d'une part, l'estimation des équations physiologiques liées à l'acquisition de la nourriture et à la biodéposition, en laboratoire puis directement *in situ* (**Chapitres 2 et 3**) et (2) d'autre part, le suivi de la croissance et de la reproduction d'une population d'huîtres perlières sur tout un cycle d'élevage (**Chapitres 4 et 5**) ; ce suivi a été basé sur un vaste plan d'échantillonnage réalisé en 1997-98.

Enfin, le **chapitre 6** intègre dans un modèle écophysiologique de croissance, l'ensemble des résultats acquis ici sur l'huître perlière ainsi que l'ensemble des connaissances acquises ici et précédemment sur la colonne d'eau. L'adéquation de ce modèle avec les observations constitue le gage d'une compréhension satisfaisante de l'écophysiologie de l'huître perlière et de ses relations avec le réseau trophique. En outre, ce chapitre final utilise ce modèle de croissance comme premier outil en matière de conseil à la gestion des élevages. S'il fournit de premières informations sur la capacité trophique, il procure aussi des éléments directement utiles à la profession (temps de formation de la perle, date de collectage, densité dans les élevages).

² Chacun de ces chapitres fait l'objet d'un article (en anglais ou en français) soumis pour publication dans des revues de rang A. A l'heure de l'édition de cette thèse, tous les articles sont soumis et 3 sont acceptés (cf annexes). Par souci d'économie de temps, certains chapitres sont écrits directement en anglais, néanmoins le lecteur dispose d'un résumé en français, et peut aussi se reporter à la synthèse en français.



SYNTHÈSE

- *Conceptualisation du modèle*
- *Paramétrisation du modèle*
- *Validation du modèle*
- *Applications scientifiques et techniques*

1 CONCEPTUALISATION DU MODÈLE DE CROISSANCE

La conceptualisation d'un modèle de croissance chez un bivalve (*e.g.* Bacher *et al.*, 1991; Raillard *et al.*, 1993 ; Barillé *et al.*, 1997b) implique :

- (1) l'étude de la **physiologie** et plus précisément les fonctions physiologiques impliquées dans la croissance ;
- (2) l'étude du milieu de vie et notamment l'étude des **paramètres environnementaux** susceptibles de modifier la croissance.

1.1 La physiologie de l'huître perlière

1.1.1 L'acquisition de la nourriture

Comme la plupart des bivalves (*e.g.* synthèse in Winter, 1976 ; Bayne & Newell, 1983), l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*, acquiert sa nourriture en pompant l'eau environnante et en retenant sur ses branchies la matière particulaire en suspension (TPM, mg l⁻¹), constituée d'une fraction organique (POM, mg l⁻¹) et d'une fraction minérale (PIM, mg l⁻¹).

La fonction de pompage (PR, l h⁻¹) peut être estimée directement en mesurant le débit exhalant (*e.g.* Wilson, 1983 ; Meyhöfer, 1985). Cependant cette mesure est difficile à mettre en œuvre sans perturber le bivalve étudié. Une méthode indirecte consiste à mesurer le débit de filtration, appelé communément "taux de filtration", noté CR (l h⁻¹), et défini comme le volume d'eau totalement épuré de ses particules par unité de temps (Coughlan, 1969 ; Hildreth & Crisp, 1976). Cette méthode applicable en laboratoire, mais aussi *in situ*, présente l'avantage de perturber le moins possible le bivalve.

L'efficacité de rétention (RE, %) des particules en suspension dans l'eau n'est pas parfaite, et varie généralement en fonction de leur taille (*e.g.* Mølhenberg & Riisgård, 1978 ; Riisgård, 1988 ; Barillé *et al.*, 1993). RE se définit précisément par le pourcentage des particules retenues lors d'un seul passage à travers les branchies (Hildreth & Crisp, 1976 ; Wilson, 1983).

A partir des estimations de CR, de RE et en connaissant la concentration et le spectre de taille de la matière particulaire en suspension dans le milieu, on peut en déduire (Winter, 1976) la quantité de matière retenue sur les branchies par unité de temps, *i.e.* la consommation (FR, mg h⁻¹).

1.1.2 Les pertes de la nutrition et du métabolisme

Chez les bivalves, une partie de la matière consommée (*i.e.* retenue sur les branchies) n'est pas ingérée, mais est rejetée juste avant l'ingestion, lors du tri pré-ingestif, au niveau des palpes labiaux, sous la forme de pseudofèces (*e.g.* Haven & Morales-Alamo, 1966 ; Iglesias *et al.*, 1992, 1996 et 1998).

Les particules ingérées, quant à elle, suivent le tractus digestif classique pendant lequel une fraction est absorbée, l'autre fraction est rejetée au niveau de l'anus sous la forme de fèces

(e.g. Haven & Morales-Alamo, 1966 ; Cranford & Hargrave, 1994 ; Iglesias *et al.*, 1992, 1996 et 1998 ; Barillé *et al.*, 1997a ; Hawkins *et al.*, 1998a).

Le trajet des pseudofèces et des fèces chez *P. margaritifera* est décrit sur la Figure 1. Avec un dispositif expérimental relativement simple, pseudofèces et fèces peuvent être récoltées, *in situ*, intégralement et séparément, ce qui permet l'estimation de la production de pseudofèces (PF, mg h⁻¹) et de la production de fèces (F, mg h⁻¹). Ces deux termes constituent les deux pertes possibles lors de la nutrition.

Une fois passée la paroi du tube digestif, la matière absorbée n'est pas entièrement métabolisable. La fraction non métabolisée se retrouve au niveau de l'excrétion dissoute, principalement azotée (e.g. Bayne & Scullard, 1977 ; Vincendeau & Robert, 1987 ; Cockcroft, 1990), et se note U (μmol N_{total} h⁻¹).

L'autre fraction constitue la matière réellement assimilée, dont une partie est dégradée (catabolisme) par respiration pour les besoins liés au maintien et à l'alimentation (Bayne, 1976 ; Bayne & Newell, 1983 ; Bougrier *et al.*, 1995). Cette quantité dégradée est mesurée généralement par la consommation en oxygène du bivalve (R, mg O₂ h⁻¹). Ces deux termes, R et U, correspondent aux pertes liées au métabolisme.

1.1.3 Croissance et allocation de matière

Si les gains (l'acquisition de la nourriture, FR) sont supérieurs aux pertes (PF, F, U et R), le bilan est positif et il y aura croissance (anabolisme, P). Par contre, si le bilan est négatif, il y aura amaigrissement, afin de compenser les pertes (concept du "Scope for growth", Bayne, 1976). Dans les périodes favorables, lorsque le bilan est positif, la croissance se trouve répartie entre la reproduction d'une part (gamétogenèse et émissions, Pr) et la croissance en tissu, Pg, et en coquille d'autre part, Ps (e.g. synthèse in Lucas, 1992). En d'autres termes, ce qui est utilisé par la reproduction est perdu pour le reste de la croissance.

Trois autres productions doivent aussi être mentionnées : (1) la production de mucus, (2) la production de byssus, et (3) la production de fèces endogènes. En fait, le mucus et les fèces endogènes se retrouvent déjà comptabilisés dans la mesure de la biodéposition (PF et F) et la production de byssus est généralement faible, surtout chez les huîtres perlières en élevage. Ces trois productions n'ont donc pas été prises en compte dans notre étude.

La matière allouée à la reproduction ou effort de reproduction (ER, %) varie au cours du cycle de vie d'un animal. Généralement nul pour de jeunes individus, ER peut augmenter très rapidement avec l'âge (e.g. Lucas *et al.*, 1978).

L'autre fraction (1-ER) est destinée au soma, à la coquille (et à la perle). Par analogie à l'effort de reproduction, on peut définir un effort consacré à la croissance en coquille, noté EC (%), qui correspond à la part de matière allouée à la coquille. Généralement, l'accroissement en soma s'accompagne d'un accroissement proportionnel en coquille.

Dans les périodes défavorables, *i.e.* lorsque le bilan est négatif, l'huître perlière maigrit, soit par résorption des gamètes (régression), soit par amaigrissement somatique, étant donné que ce bivalve tropical ne constitue pas ou peu de réserve (Buestel *et al.*, 1995).

1.1.4 Bilan de matière

Les étapes précédemment décrites peuvent être réunies ensembles dans l'équation générale du bilan de matière chez un bivalve (Crisp, 1971 ; Lucas, 1992) suivante :

$$FR - (PF+F+U+R) = Pg+Ps+Pr$$

avec :

Gains

FR : Consommation, *i.e.* nourriture retenue (*Filtration Rate, Consumption, Food acquisition*)

Pertes

PF : Production de pseudofèces (*Pseudofaeces production*)

F : Production de fèces (*Faeces production*)

U : Excrétion azotée dissoute (*Dissolved Nitrogen excretion*)

R : Respiration (*Oxygen consumption*)

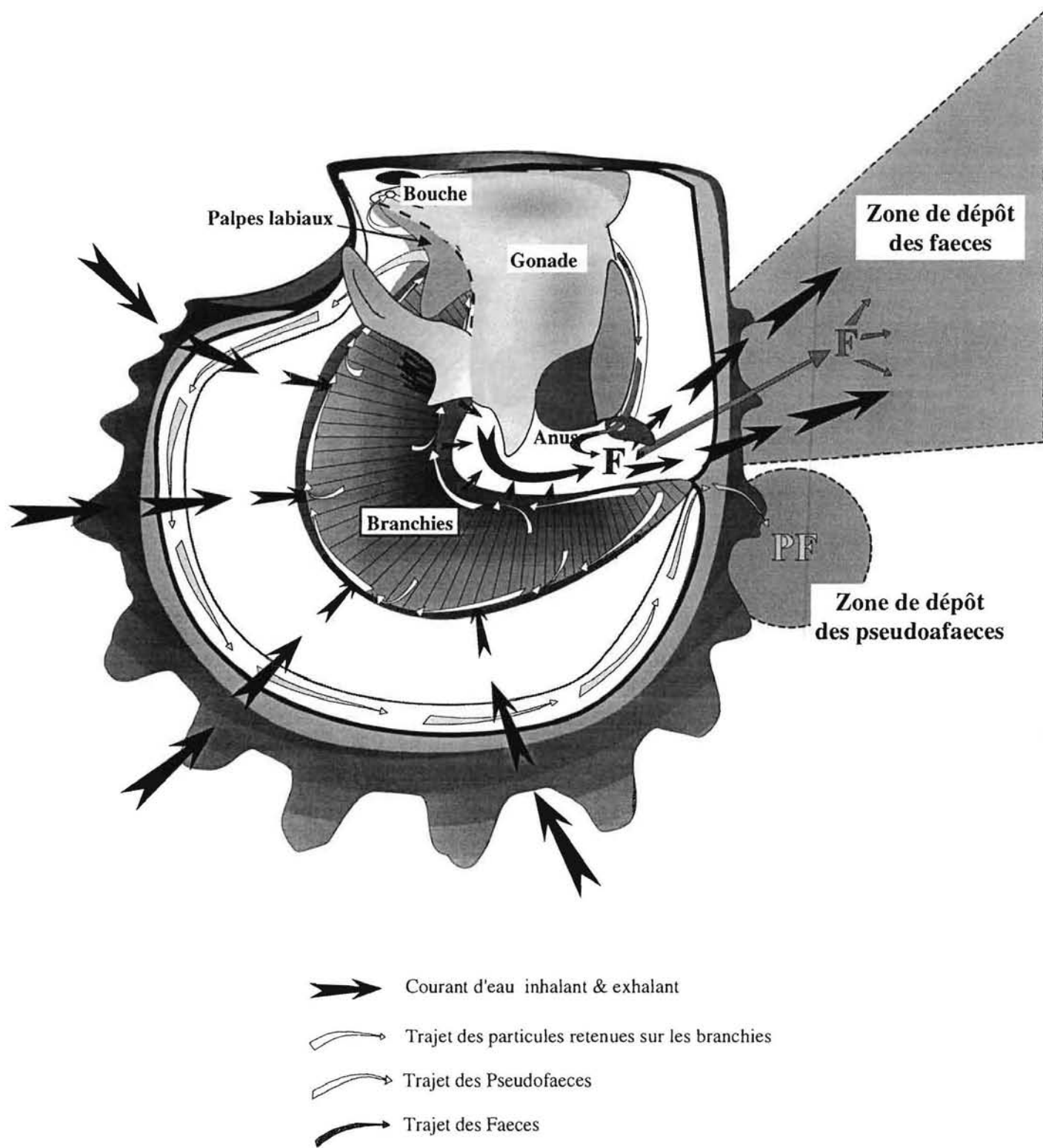
Solde

P : Production ou croissance (*Scope for growth*)

Pr : Production de gamètes

Ps : Production de sécrétions, principalement coquille et perle

Pg : Production somatique



© IFREMER 1994, D. Buestel & S. Pouvreau

Figure 1 – Filtration, Rétention, Biodéposition chez l'huître perlière.

1.2 Les paramètres environnementaux

D'une façon générale, les étapes physiologiques précédemment décrites varient en fonction des paramètres environnementaux (paramètres physico-chimiques, paramètres liés à la matière en suspension, ...).

Afin d'analyser les grandes sources de variabilité de l'environnement lagunaire de *P. margaritifera*, deux grands plans d'échantillonnage ont été menés respectivement en 1990-91 et en 1997-98. Ils ont permis (1) de dégager les grandes sources de variabilité tant sur un plan spatial que sur un plan temporel ; (2) de donner un niveau moyen pour chacun des paramètres étudiés.

1.2.1 Variabilité spatiale

En 1990-91, le plan d'échantillonnage réalisé sur le lagon de Takapoto (Archipel des Tuamotu) a consisté à mesurer sur un cycle annuel, en 10 sites différents, et à trois niveaux de profondeur, les paramètres physico-chimiques (température et salinité) et les paramètres représentatifs de la matière en suspension (POM, PIM, chlorophylle *a*, phéopigments, glucides, lipides et protéines particulaires).

Ce suivi a montré que : (1) globalement, le milieu lagunaire de Takapoto se caractérise par une homogénéité spatiale relativement forte (Figure 2) ; (2) de façon occasionnelle, des stratifications peuvent apparaître, notamment en l'absence de vent, principal facteur responsable du brassage de la masse d'eau.

Le Tableau 1 regroupe l'ensemble des analyses de variance (facteurs: mois / sites / profondeur) réalisées pour chaque paramètre. Il montre que si pour la plupart des paramètres la différence inter-mois est significative ($P < 0.05$), les différences dues

aux sites ou à la profondeur, sont plus occasionnelles ($P > 0.05$). Dans ces milieux relativement stables, il apparaît que les variations spatiales sont faibles et que les variations temporelles sont prédominantes. Ces variations temporelles ont été en partie expliquées par les variations de certains facteurs météorologiques, notamment la vitesse du vent.

Tableau 1 - Tableau récapitulatif des ANOVA (Mois / Site / Profondeur) pour chacun des paramètres environnementaux. Le premier chiffre indique la somme des carrés des écarts, le chiffre entre parenthèse correspond au nombre de degré de liberté, le chiffre en italique correspond au seuil de signification.

Paramètres	Facteur Mois	Facteur Site	Facteur Profondeur
Température	330.15 (12) <i>0.00</i>	1.60 (9) <i>0.04</i>	0.81 (1) <i>0.00</i>
Salinité	54.69 (13) <i>0.00</i>	1.45 (9) <i>0.10</i>	0.004 (1) <i>0.84</i>
PIM	2.63 (3) <i>0.03</i>	3.54 (9) <i>0.18</i>	0.003 (1) <i>0.91</i>
POM	0.65 (3) <i>0.00</i>	0.20 (9) <i>0.83</i>	0.01 (1) <i>0.59</i>
Chlorophylle <i>a</i>	0.34 (4) <i>0.00</i>	0.06 (9) <i>0.14</i>	0.18 (1) <i>0.04</i>
Phéopigments	0.14 (4) <i>0.00</i>	0.01 (9) <i>0.38</i>	0.01 (1) <i>0.02</i>
Glucides	4635.72 (14) <i>0.00</i>	899.87 (9) <i>0.03</i>	242.87 (1) <i>0.02</i>
Lipides	9903.13 (14) <i>0.00</i>	1495.12 (9) <i>0.00</i>	74.54 (1) <i>0.26</i>
Protéines	13916.07 (14) <i>0.00</i>	677.60 (9) <i>0.20</i>	48.81 (1) <i>0.35</i>

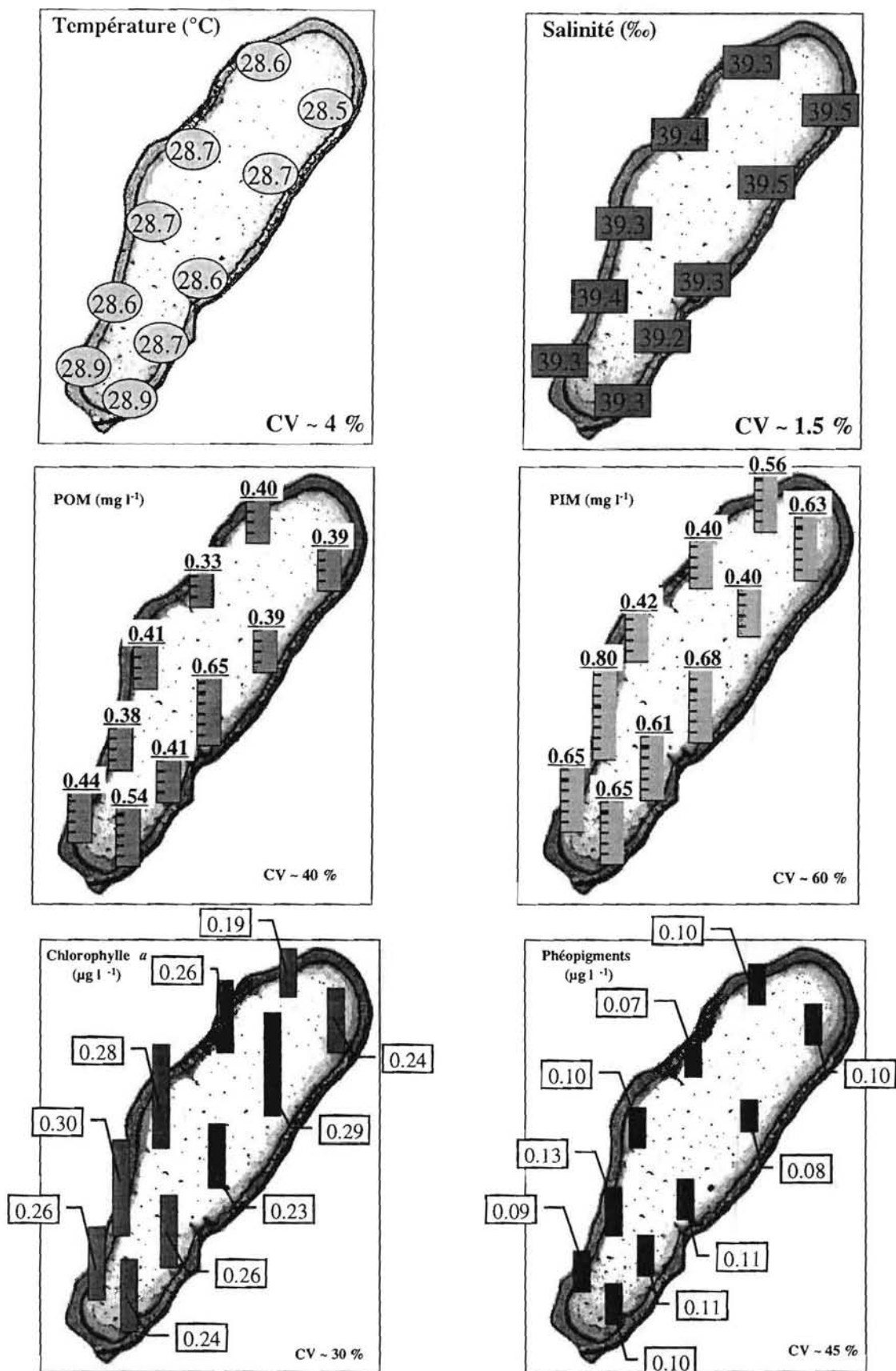


Figure 2 - Variabilité spatiale de l'environnement lagunaire (Moyenne annuelle 1990-91 par site, profondeur 10 m). L'ensemble de ces figures montre la forte homogénéité spatiale des eaux du lagon. (CV = coefficient de variation).

1.2.2 Variabilité temporelle

Afin de compléter les résultats du plan d'échantillonnage de 1990-91, un nouveau suivi a été réalisé en 1997-98. Compte tenu de la faible variabilité spatiale des paramètres environnementaux et du rôle potentiel des conditions météorologiques sur les variations temporelles de court terme, la stratégie d'échantillonnage en 1997-98 a différé de la stratégie adoptée en 1990-91. En effet, contrairement à l'étude réalisée sur 10 sites en 1990-91, un seul site (le site 1) a été suivi en 1997-98, mais avec un pas d'échantillonnage beaucoup plus court (*i.e.* pas hebdomadaire).

Concernant les paramètres physico-chimiques, seule la température montre une tendance saisonnière (Figure 3) avec un minimum en hiver austral (26-27 °C en août) et un maximum en été austral (30-31 °C en mars-avril). Par comparaison avec d'autres années (Rougerie 1979), il apparaît que le maximum atteint en avril 1998 (31.5 °C) est plus élevé que d'habitude. Cette valeur "anormalement" haute a été reliée au phénomène El Niño observé en 1998. Ainsi en conditions "normales", l'amplitude thermique est très faible (< 4°C) ce qui fait de la température un facteur probablement peu déterminant dans les processus physiologiques. Par contre, lors des épisodes El Niño, l'effet des hautes températures observées en période estivale n'est certainement pas négligeable. L'effet des phénomènes El Niño sur l'hydrobiologie des atolls est aussi supposé par Charpy (1996).

La légère tendance saisonnière démontrée sur la température ne se retrouve ni pour la salinité, ni pour la concentration en oxygène, ni pour la matière en suspension. Par contre ces trois paramètres montrent des variations de court terme (*i.e.* de l'ordre de la semaine). Si conformément aux observations de Rougerie (1979), ces variations sont négligeables pour la concentration en oxygène et faibles pour la salinité, elles peuvent devenir importantes pour la matière en suspension (Figure 3). En effet, la matière minérale (PIM) et la matière organique (POM) peuvent varier d'un facteur 4 (de 0.2 et 0.8 mg l⁻¹) en quelques jours et sont susceptibles de modifier le comportement nutritionnel de *P. margaritifera*. Conformément au premier plan d'échantillonnage, ces variations ont été expliquées, en partie, par la vitesse du vent (Figure 3), responsable de la remise en suspension, comme ceci a déjà été démontré dans des milieux similaires (Arfi *et al.*, 1993 ; Arfi & Bouvy, 1995 ; Charpy *et al.*, 1997 ; Dufour & Torréton, 1997).

D'une façon plus générale, ce nouveau suivi a confirmé de façon plus précise que (1) la variabilité saisonnière est peu marquée et (2) les variations de court terme prédominent, notamment au niveau de la matière en suspension. Une réflexion de Marshall (1968) résume bien les caractéristiques de ces milieux lagunaires originaux : "*No great increases, such as occur in temperate waters ; such small increases as did come were apparently correlated with strong winds, which may have stirred up nutrient material from the bottom*". Par conséquent, dans ces milieux, déjà qualifiés d'isotropes par Sournia & Ricard en 1976, il semble que l'échelle des processus biologiques est vraisemblablement très courte, et que les variations du comportement de *P. margaritifera* sont à rechercher à ce niveau.

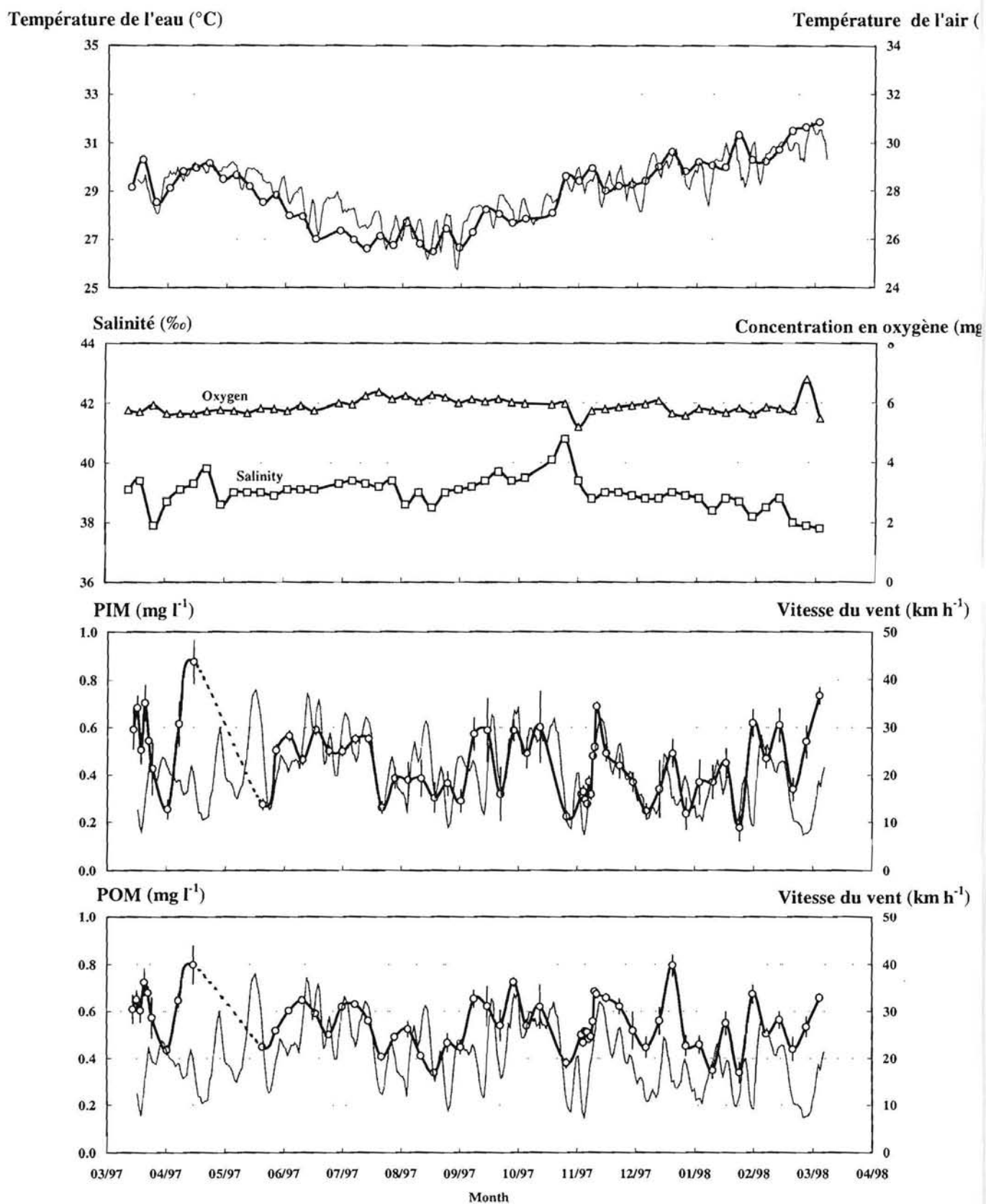


Figure 3 - Variations temporelles au site 1 du lagon de Takapoto (profondeur : 5 m) de la température, de la concentration en oxygène, de la salinité et de la matière en suspension (POM et PIM). Les lignes grises en arrière plan correspondent aux variations des paramètres météorologiques (température de l'air et vitesse du vent). Ces paramètres expliquent une part importante de la variabilité mesurée sur les paramètres hydrobiologiques.

1.2.3 Valeurs moyennes des paramètres environnementaux

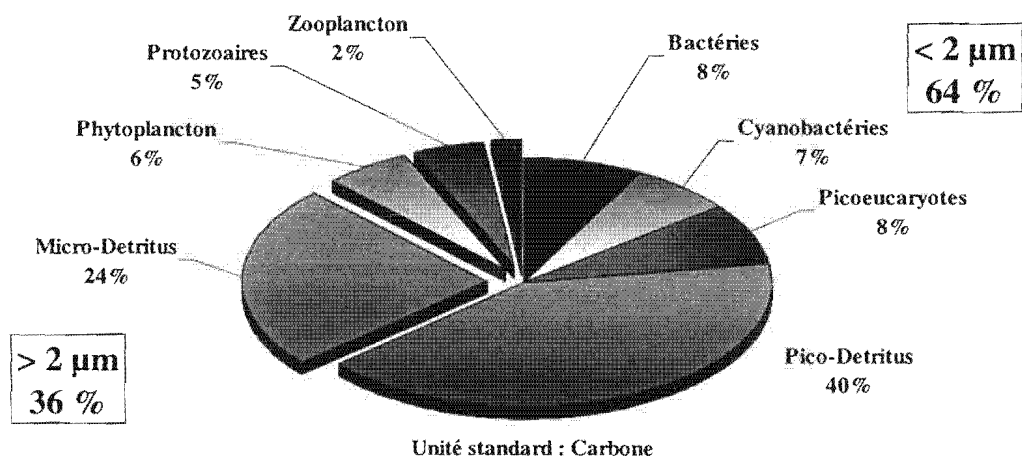
En l'absence de grandes variations temporelles, les moyennes annuelles fournissent une estimation satisfaisante du niveau des différents paramètres mesurés. Ainsi, la température et la salinité moyennes du lagon sont respectivement de 29°C et 39 ‰. L'oxygène est toujours à saturation. On retrouve ici les valeurs moyennes antérieurement mesurées par Rougerie (1979). Ces conditions physico-chimiques moyennes seront donc reproduites en laboratoire, le cas échéant, lors des expérimentations en physiologie.

Concernant la matière en suspension, et compte tenu des critères habituellement utilisés pour les mollusques bivalves, la capacité nutritive du milieu paraît faible : la POM, de l'ordre de 0.5 mg l⁻¹, est environ 10 fois plus faible que dans les zones conchylicoles tempérées (*e.g.* Héral *et al.*, 1983b). En revanche, les variations temporelles étant réduites, la nourriture particulière est toujours disponible et aucune saison ne semble défavorable.

Grâce à une revue exhaustive de la bibliographie concernant la matière en suspension dans ces milieux lagunaires (*e.g.* Sournia & Ricard, 1976 ; Renon, 1977 ; Blanchot *et al.*, 1989 ; Charpy & Charpy-Roubaud, 1990 ; Charpy *et al.*, 1992 ; 1994 ; Charpy, 1996 ; Vacelet *et al.*, 1996, Charpy *et al.*, 1997 ; Charpy & Blanchot, 1998 ; Loret, 1998 ; Niquil, 1998), une composition taxinomique moyenne de la POM a pu être fournie. Même si les études disponibles présentes des plans d'échantillonnage et des méthodes divers et variés, il ressort que, d'une façon générale, le carbone organique particulaire (POC, µgC l⁻¹) est principalement composé de particules inférieures à 2 µm (*i.e.* le picoplancton). Ce picoplancton (64 % du POC) est principalement constitué de détritits, puis à part égale, de cyanobactéries, de bactéries et de pico-eucaryotes. Or, les pico-particules sont généralement mal retenues par les bivalves (*e.g.* Mølhenberg & Riisgård, 1978 ; Riisgård, 1988 ; Barillé *et al.*, 1993). La fraction supérieure à 2 µm (*i.e.* le nano et le microplancton), généralement mieux retenue par les bivalves, ne représente que 36 % du carbone organique particulaire et est constituée de détritits, de phytoplancton, de protozoaires et à un degré moindre de zooplancton.

A l'issue de cette revue, il ressort que la POM est non seulement peu concentrée mais aussi principalement constituée de picoplancton *a priori* peu accessible aux huîtres perlières. La capacité nutritive du milieu pour les huîtres perlières apparaît donc extrêmement faible. Pourtant dans ce milieu apparemment peu favorable, l'huître perlière présente des performances de croissance satisfaisante.

Figure 4 - Composition taxinomique moyenne de la matière organique en suspension (POM) dans le lagon de Takapoto. Plus de 64 % du carbone organique particulaire se trouve sous une forme pico-planctonique mal retenue par les bivalves.



1.3 Conclusion : schéma conceptuel du modèle de croissance de *P. margaritifera*

L'objectif du modèle est de simuler la croissance d'huîtres perlières en élevage en fonction des variations du milieu à partir des lois régissant l'écophysiologie.

Ainsi, les variations du milieu ont été intégrées au modèle en tant que variables forçantes. Étant donné que la physico-chimie varie peu dans le lagon de Takapoto (§ 1.2), seules les variations concernant la matière en suspension (POM et PIM) ont été prises en compte pour la construction du modèle (Figure 5). En outre, la composition taxinomique de la POM a aussi été intégrée puisque chaque compartiment planctonique n'est pas retenu avec la même efficacité. La POM a donc été répartie dans les différents compartiments selon leur part respective moyenne (Figure 4), en faisant l'hypothèse d'un réseau trophique à l'état d'équilibre. Cette prise en compte de la composition taxinomique a permis d'établir, pour la première fois dans ces milieux, les liens trophiques entre l'huître perlière et le réseau pélagique lagonaire environnant, ce qui complète l'approche réalisée par Niquil *et al.* (1998).

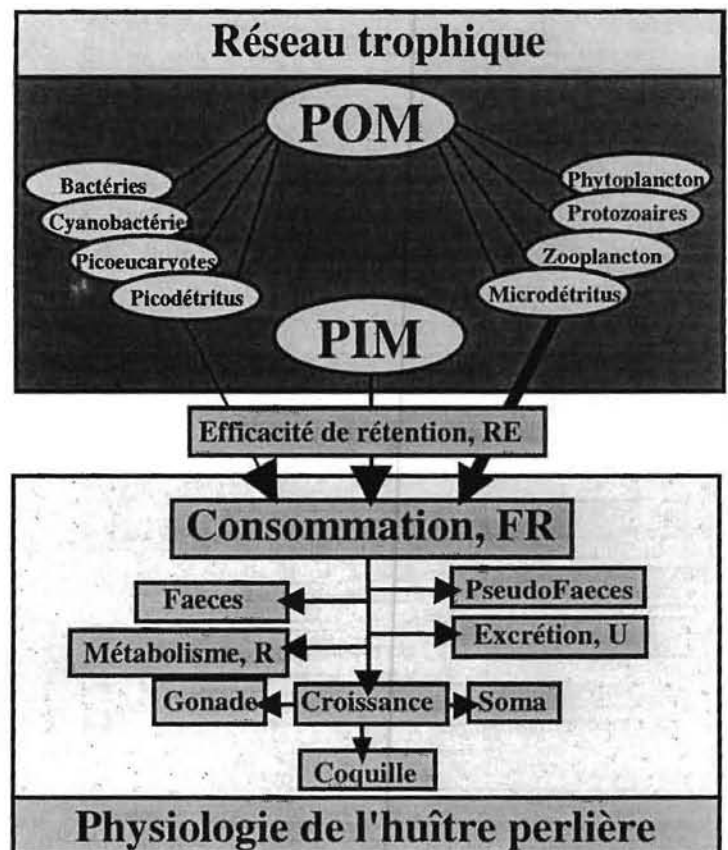
Le corps du modèle est constitué par la physiologie de l'huître perlière. Il a donc été nécessaire d'estimer chacune des fonctions physiologiques intervenant dans l'équation du bilan de matière précédemment décrite (§ 1.1). Cette étape constitue la paramétrisation du modèle.

Enfin, le but du modèle étant de simuler la croissance de *P. margaritifera* sur tout un cycle d'élevage et de la comparer à des valeurs observées, les variables d'état sont le tissu somatique, la gonade, la coquille (et la perle).

Figure 5 - Modèle conceptuel de la croissance montrant la relation huître perlière - réseau planctonique lagonaire.

Le forçage du modèle est réalisé par les paramètres du milieu susceptibles de varier significativement au cours du temps (i.e. PIM et POM). De plus, la matière organique particulaire est répartie dans les différents compartiments taxinomiques connus des eaux du lagon de Takapoto. Le lien entre MOP et *P. margaritifera* est constitué par la rétention du filtre branchial : chaque compartiment de la MOP est retenu différemment en fonction de la taille moyenne des particules qui le composent. Ce type de modèle permet donc de tester les relations trophiques entre l'huître perlière et le réseau trophique de la MOP.

La paramétrisation du modèle est réalisée à partir des lois physiologiques gouvernant l'huître perlière, et les variables d'état sont constituées par les paramètres représentatifs de la croissance et de la reproduction (croissance en Coquille, en Soma et en Gonade).



2 PARAMÉTRISATION ET ÉCRITURE DU MODÈLE DE CROISSANCE

Afin de construire le modèle de croissance de *P. margaritifera*, toutes les étapes physiologiques (de l'acquisition de la nourriture à la croissance) ont fait l'objet d'expérimentations pour la plupart *in situ* (*i.e.* extrémité SW du lagon de Takapoto). Néanmoins, pour différentes raisons logistiques, certaines expérimentations, ne pouvant pas être réalisées *in situ*, ont été effectuées en laboratoire. Dans ces cas, les conditions de laboratoire ont toujours essayé de reproduire au mieux les conditions rencontrées *in situ*.

Ainsi, chacune des expérimentations réalisées sur la physiologie de *P. margaritifera* a permis d'exprimer, sous un formalisme mathématique, la loi physiologique étudiée. L'estimation des paramètres de chacune de ces lois constitue la paramétrisation du modèle (*e.g.* coquillard & Hill, 1997). Lors de cette synthèse, nous rappellerons aussi très brièvement le matériel et méthode qui a servi à étudier ces lois.

2.1 L'Acquisition de la nourriture

2.1.1 L'efficacité de rétention, RE

Matériel et méthode

Les efficacités de rétention absolue (RE, %) de plusieurs algues de tailles différentes ont été mesurées par prélèvements simultanés de l'eau dans le siphon inhalant et le siphon exhalant de 8 huîtres perlières en procédant selon la méthode décrite par Mølhenberg & Riisgård (1978). Le spectre de taille des particules et leurs concentrations respectives dans les siphons inhalant et exhalant ont été déterminés au compteur de particules (modèle Coulter Counter TA II).

Cette étude a été réalisée exclusivement en laboratoire (avril-mai 1996) avec des conditions expérimentales similaires à celles du milieu lagonaire (*i.e.* température proche de 28-29°C et matière en suspension de l'ordre de 1 mg l⁻¹). Pour chaque classe de taille *k*, l'efficacité de rétention a été calculée selon la formule :

$$RE_k = 100 \times \frac{(C_i - C_e)}{C_i}$$

avec C_i et C_e les concentrations en algue respectivement dans les siphons inhalant et exhalant.

Résultats

L'un des principaux résultats est l'obtention du spectre de rétention chez *P. margaritifera* (Figure 6). L'efficacité de rétention, RE, varie en fonction de la taille des particules : de 15 % pour des particules de 1 µm (cyanobactérie, *Aphanocapsa* sp.) à 98 % pour des particules de 5 µm (micro-algues, *Chaetoceros gracilis* et Tahitian *Isochrysis* aff. *galbana*). L'équation qui décrit le mieux possible l'efficacité de rétention en fonction de la taille des particules est l'équation logistique suivante :

$$RE(\%) = \frac{100}{(1 + 52.16 \times 0.137^{S_z})}$$

(R²=0.76, n=8)

avec : Sz, diamètre des particules (en µm, équivalent ESD).

RE, l'efficacité de rétention des branchies de *P. margaritifera* (en %)

Discussion

Le spectre de rétention de *P. margaritifera*, présenté ici, est en complet accord avec les travaux réalisés sur le même genre dans d'autres milieux (Dufour & Torréton, 1996 ; Ward & Mac Donald, 1996). Le régime alimentaire de *P. margaritifera* est donc principalement constitué par le nanoplancton et le microplancton (> 2 µm). Par contre, le picoplancton (< 2 µm), pourtant majoritaire dans la matière organique (Charpy & Blanchot, 1998), est retenu avec peu d'efficacité. Cette conclusion a aussi été confirmée par les très récents travaux de Yukihiro *et al.* (1999) sur *P. margaritifera* en milieu récifales australiens.

Ce spectre de rétention est donc apparu relativement proche de celui des Ostréidés et des Pectinidés (*e.g.* Mølhenberg & Riisgård, 1978 ; Riisgård, 1988 ; Barillé *et al.*, 1993 ; Mac Donald & Ward, 1994) et assez éloigné de celui des Mytilidés (*e.g.* Mølhenberg & Riisgård, 1978), qui sont connues pour retenir assez efficacement les particules infra-microniques.

Cette faible efficacité à retenir les pico-particules chez *P. margaritifera* a aussi été confirmée par l'observation microscopique des filaments branchiaux. Ces observations ont montré l'absence de cirres latéro-frontaux, généralement connus pour favoriser la rétention des pico-particules (Mølhenberg & Riisgård, 1978). De nouvelles observations (en microscopie électronique à balayage et à transmission) restent néanmoins à envisager pour étudier l'intégralité du système ciliaire de *P. margaritifera* en particulier et des Pteriidae en général.

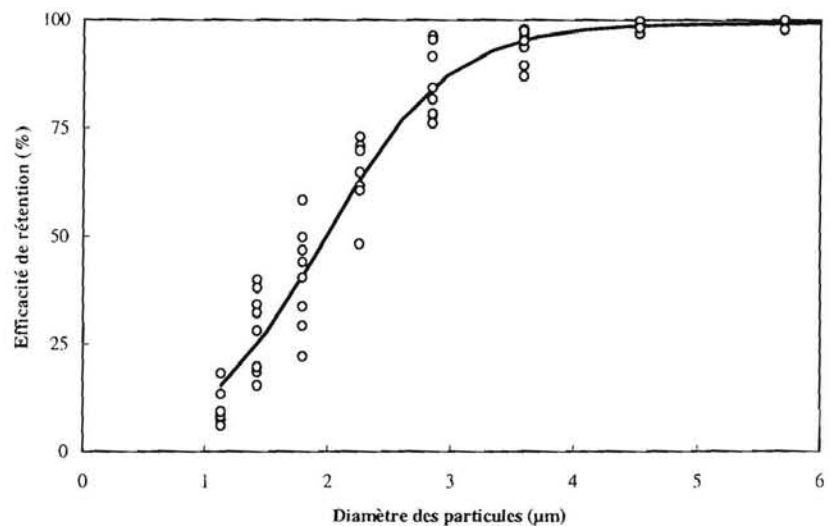


Figure 6 - Efficacité de rétention (RE, %) des branchies de *P. margaritifera* en fonction du diamètre (S_z , µm) des particules filtrées (diamètre exprimé en équivalent sphérique).

En conclusion, les résultats, présentés ici, soulèvent un double paradoxe : l'huître perlière, *P. margaritifera*, se développe rapidement dans un milieu relativement pauvre et sans pour autant retenir efficacement le picoplancton, premier compartiment taxinomique en biomasse et en production de la matière organique en suspension.

2.1.2 Le taux de filtration, CR

Matériel et méthode

Le débit de filtration (CR, l h⁻¹), appelé communément (et à tort) "taux de filtration" correspond au volume d'eau totalement épuré des particules qu'il contient par unité de temps. Il peut être estimé : soit (1) par la mesure de l'éclaircissement d'une suspension d'algue (Coughlan, 1969, Hildreth & Crisp, 1976), soit (2) par la mesure des biodépôts (Iglesias *et al.*, 1992, 1998). Si la première méthode est généralement effectuée en laboratoire, la deuxième méthode présente l'avantage de pouvoir être réalisée *in situ*, en évitant tout stress au niveau du bivalve.

En utilisant la première méthode, CR (l h⁻¹) a été mesuré en laboratoire (février-mars 1996) sur 43 huîtres perlières de tailles différentes et a été calculé selon la formule suivante (Hildreth & Crisp, 1976) :

$$CR_{\text{labo}} = F \cdot (C_1 - C_2) / C_0$$

avec :

- C₁, C₂, et C₀, les concentrations en algue (cell l⁻¹) respectivement dans l'eau d'arrivée, l'eau de sortie et l'eau à proximité de l'huître perlière.
- F, le débit d'eau irriguant le système (l h⁻¹).

En utilisant la seconde méthode, CR (l h⁻¹) a été mesuré *in situ* sur 196 huîtres perlières de tailles différentes. Cette méthode a consisté à récolter intégralement les biodépôts produits sur 24 h, tout en suivant précisément les variations journalières de la concentration en PIM et en POM dans le milieu environnant. Afin de rencontrer les conditions météorologiques les plus variées, ces mesures ont été effectuées à différentes périodes de l'année (juin 1996 ; mars 1997 ; novembre 1997). Le calcul de CR_{in situ} a été le suivant :

$$CR_{\text{in situ}} = (PF_{\text{PIM}} + F_{\text{PIM}}) / (\text{PIM} \cdot \Delta T)$$

avec :

- (PF_{PIM} + F_{PIM}) la quantité de matière minérale récoltée dans les biodépôts (en mg) au bout du temps ΔT (en h)
- PIM, la concentration journalière moyenne en matière minérale dans le milieu environnant (mg l⁻¹).

Résultats

Les résultats obtenus en laboratoire sont très proches de ceux obtenus *in situ* comme le montrent la Figure 7 et les équations générales suivantes :

$$CR_{\text{labo}} = 25.87 W^{0.57} \quad (n=43, R^2=0.91)$$

$$CR_{\text{in situ}} = 24.69 W^{0.58} \quad (n=196, R^2=0.69)$$

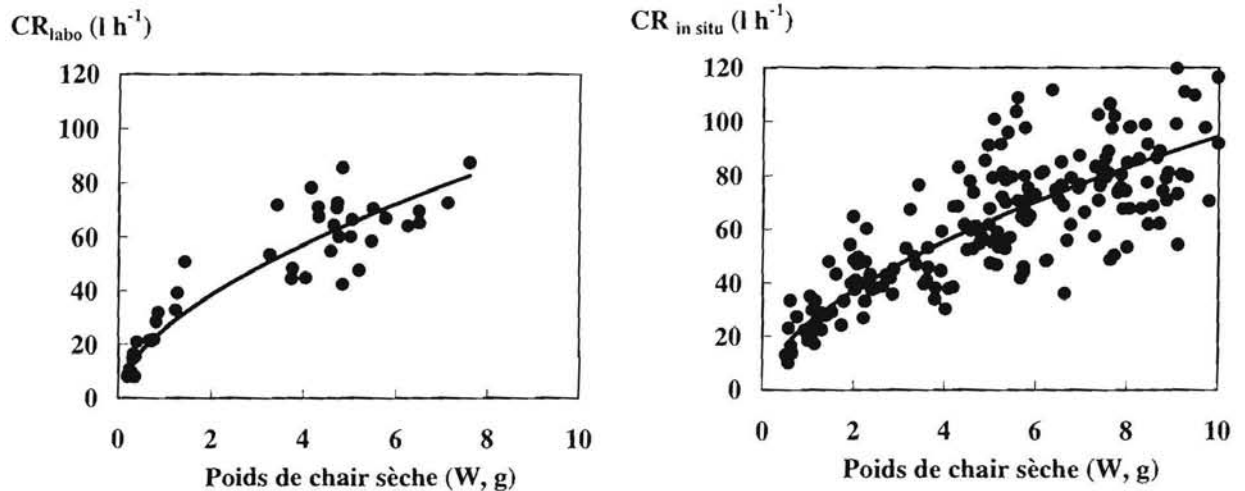


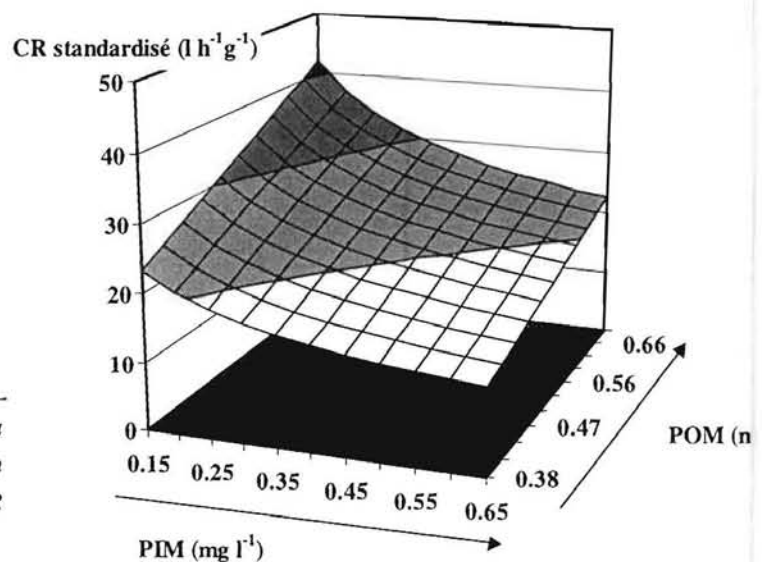
Figure 7 - Relations entre le taux de filtration (CR, l h⁻¹) et le poids de chair sèche (W, g) obtenues en laboratoire et *in situ*.

Il apparaît que (1) CR est une relation allométrique du poids de chair sèche de l'huître perlière, avec un coefficient d'allométrie proche de 0.6 ; (2) CR est particulièrement élevé et varie de 25 l h⁻¹ pour des huîtres perlières de 1 g de poids de chair sèche à plus de 100 l h⁻¹ pour des huîtres perlières de plus de 10 g de poids de chair sèche.

En outre, les expérimentations réalisées *in situ* ont permis de montrer que CR pouvait aussi varier légèrement en fonction des concentrations en PIM et POM dans le milieu. Un modèle plus général a donc été estimé, et l'équation donnant le meilleur ajustement aux données est la suivante :

$$CR_{\text{in situ}} = 26.96 \cdot PIM^{-0.42} \cdot POM^{0.96} \cdot W^{0.61} \\ (n=196, R^2=0.75)$$

Figure 8 : Variation de CR (l h⁻¹g⁻¹) en fonction de la concentration en matière minérale (PIM, mg l⁻¹) et en matière organique (POM, mg l⁻¹). Les valeurs de CR sont standardisées pour une huître perlière de 1 g.



Ce nouveau modèle met donc en évidence que la concentration en matière minérale a un effet négatif sur CR, alors que la concentration en matière organique a un effet positif.

Discussion

Les valeurs de CR obtenues en laboratoire et *in situ* convergent pour montrer que *P. margaritifera* présente des capacités de filtration très élevées (approx. 25 l h⁻¹ pour un individu de 1 g de poids de chair sèche), les plus élevées des études disponibles sur les bivalves (Tableau 2). Il semble d'ailleurs que tout comme *P. margaritifera*, l'espèce australienne *P. maxima*, mais aussi *P. maculata*, présentent, elles aussi, des taux de filtration très élevés (Yukihira *et al.*, 1998a ; Addessi, 1999), confirmant que les Pteriidae se sont adaptées à leur milieu oligotrophe en développant de fortes capacités de pompage. L'explication de ces fortes capacités de pompage réside dans un développement accru du système branchial : relativement au poids de l'organisme, les surfaces des branchies de *P. margaritifera* sont effectivement parmi les plus élevées (e.g. Mølhenberg & Riisgård, 1979 ; Meyhöfer, 1985 ; Jones *et al.*, 1992).

En outre, les expérimentations réalisées *in situ* ont aussi permis de montrer que la filtration pouvait être légèrement modifiée par de petites variations (en quantité et en qualité) de la matière en suspension. Par exemple, pour une même concentration en matière organique (par ex. POM=0.5 mg l⁻¹), CR est plus élevé quand la matière minérale est peu concentrée (par ex. CR = 23 l h⁻¹g⁻¹ pour PIM=0.3 mg l⁻¹) et plus faible quand la matière minérale augmente (par ex. CR= 17 l h⁻¹g⁻¹ pour PIM=0.6 mg l⁻¹) ; PIM et POM n'étant pas complètement liées dans ces milieux.

Ainsi, des turbidités élevées semblent défavorables à la filtration de *P. margaritifera*. Ceci explique vraisemblablement les raisons pour lesquelles *P. margaritifera* est peu présente dans les lagons d'îles hautes, généralement plus turbides, en raison des apports par lessivage des bassins versants. A partir de calculs de bilan énergétique, Yukihira *et al.* (1998b) montrent effectivement que *P. margaritifera* est moins performante que *P. maxima* à vivre dans des milieux plus turbides.

Les fortes capacités de filtration développées en milieu oligotrophe par *P. margaritifera* mais aussi d'une façon plus générale par les Pteriidae permet donc de compenser : (1) la faible concentration de la matière en suspension et (2) la faible efficacité à retenir les particules.

Au même titre que la symbiose avec des zooxanthelles développée par les bécards (e.g. Klumpp & Griffiths, 1994), le développement des capacités de filtration est vraisemblablement, chez les huîtres perlières, une autre stratégie trophique, permettant de satisfaire des besoins journaliers importants dans un milieu relativement pauvre.

Concernant les capacités de pompage, de nouvelles expérimentations sont à envisager. Tout d'abord, une expertise de la filtration chez *P. margaritifera* dans d'autres milieux polynésiens (atolls plus océaniques, atolls plus tempérés...) devrait être établie afin de confirmer et généraliser le modèle proposé dans cette étude. Par ailleurs, ces fortes capacités de pompage laissent penser que des mesures directes, en continu et *in situ*, du débit exhalant sont possibles (des essais satisfaisants ont déjà été réalisés, Pouvreau *et al.*, 1998a) et fourniraient certainement de nombreuses explications concernant les réponses du comportement de *P. margaritifera* aux variations de son environnement.

Tableau 2 : Revue exhaustive des relations allométriques entre CR et W obtenues chez les bivalves. Les valeurs obtenues chez les Pteriidae et notamment *P. margaritifera* en milieu oligotrophe sont les plus fortes.

Espèces	PR ou CR (l h ⁻¹) vs W (g)	Matière en suspension (mg l ⁻¹)	Concentration algale (cell ml ⁻¹)	Température (°C)	Références
<i>Clinocardium nuttallii</i>	3.06 W ^{0.80}	-	-	13	Meyhöfer (1985)
<i>Macoma nasuta</i>	0.08 W ^{0.85}	-	-	13	Meyhöfer (1985)
<i>Chlamys hastata</i>	8.71 W ^{0.94}	-	-	13	Meyhöfer (1985)
<i>Aulacomya ater</i>	0.89 W ^{0.81}	TPM = 3	-	15	Van Erkom Schurink & Griffiths (1992)
<i>Perna perna</i>	2.55 W ^{0.88}	TPM = 3	-	15	Van Erkom Schurink & Griffiths (1992)
<i>Choromytilus meridionalis</i>	3.49 W ^{1.00}	TPM = 3	-	15	Van Erkom Schurink & Griffiths (1992)
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	4.08 W ^{1.06}	TPM = 3	-	15	Van Erkom Schurink & Griffiths (1992)
<i>Mytilus californianus</i>	7.97 W ^{0.71}	-	-	13	Meyhöfer (1985)
"	1.31 W ^{0.44}	-	-	15	Valeur moyenne, Bayne <i>et al.</i> (1976)
<i>Mytilus edulis</i>	7.45 W ^{0.66}	POM < 0.3	2000 - 10000	10-13	Mølhenberg & Riisgård (1979)
"	1.78 W ^{0.70}	-	-	10-12	Jones <i>et al.</i> (1992)
"	2.41 W ^{0.74}	TPM = 1.07	20000	12	Winter (1973)
"	1.31 W ^{0.73}	TPM = 2.13	40000	12	Winter (1973)
"	3.90 W ^{0.60}	-	2000 - 6000	10	Vahl (1973)
"	1.27 - 3.90 W ^{0.38 - 0.74}	-	2000 - 40000	10 - 15	Etendu de variation, Winter (1976)
<i>Mytilus chilensis</i>	0.79 - 1.55 W ^{0.58 - 0.59}	TPM ~ 1.5	15000 - 40000	12	Návarro & Winter (1982)
<i>Cerastoderma edule</i>	2.00 W ^{0.58}	-	3400 - 7400	10	Vahl (1972)
"	11.60 W ^{0.70}	POM < 0.3	2000 - 10000	10-13	Mølhenberg & Riisgård (1979)
<i>Cerastoderma echinatum</i>	4.22 W ^{0.62}	POM < 0.3	2000 - 10000	10-13	Mølhenberg & Riisgård (1979)
<i>Cerastoderma lamarcki</i>	2.72 W ^{0.74}	-	18000	18-21	Sanina (1976)
<i>Modiolus modiolus</i>	6.00 W ^{0.75}	POM < 0.3	2000 - 10000	10-13	Mølhenberg & Riisgård (1979)
<i>Arctica islandica</i>	5.55 W ^{0.62}	POM < 0.3	2000 - 10000	10-13	Mølhenberg & Riisgård (1979)
<i>Mercenaria mercenaria</i>	2.60 W ^{0.74}	-	-	19	Coughlan & Ansell (1964)
"	1.24 W ^{0.80}	-	25000	28	Riisgård (1988)
<i>Geukensia demissa</i>	6.20 W ^{0.83}	-	25000	28	Riisgård (1988)
<i>Argopecten irradians</i>	~ 6.20 W ^{0.83}	-	25000	28	Riisgård (1988)
"	4.74 W ^{0.82}	-	-	24	Chipman & Hopkins (1954)
<i>Dreissena polymorpha</i>	0.25 W ^{0.48}	TPM = 12	-	20	Lei <i>et al.</i> (1996)
<i>Tapes decussatus</i>	3.28 W ^{0.54}	TPM = 20 - 40	-	19	Defossez & Daguzan (1995)
<i>Ruditapes philippinarum</i>	2.88 W ^{0.44}	TPM = 20 - 40	-	19	Defossez & Daguzan (1995)
<i>Musculium partumeium</i>	0.21 W ^{0.75}	TPM = 7 - 26	-	2 - 20	Valeur moyenne, Burky <i>et al.</i> (1985)
<i>Didacna longipes</i>	0.61 W ^{0.52}	-	60000	18 - 21	Sanina (1976)
<i>Didacna trigonoides</i>	1.32 W ^{0.75}	-	39000	18 - 21	Sanina (1976)
<i>Venerupis corrugatus</i>	1.90 - 3.62 W ^{0.61}	TPM = 6.7 - 9.7	-	13 - 18	Stenton-Dozey & Brown (1994)
<i>Ostrea edulis</i>	6.55 W ^{0.46}	-	2300 - 25000	20-22	Calculé à partir de Walne (1972)
"	0.41 - 3.05 W ^{0.62}	POM = 6 - 8	40 - 50000	10-30	Haure <i>et al.</i> (1998)
<i>Crassostrea gigas</i>	4.82 W ^{0.44}	-	-	19	Bougrier <i>et al.</i> (1995)
"	2.28 W ^{0.73}	-	100000	20	Gerdes (1983)
<i>Crassostrea virginica</i>	6.80 W ^{0.73}	-	25000	28	Riisgård (1988)
<i>Pinctada maxima</i>	10.73 W ^{0.62}	POM = 0.5	5000	27-29	Yuhihira <i>et al.</i> (1998)
<i>Pinctada margaritifera</i>	25.87 W ^{0.57}	POM < 0.3	10000	28	Cette étude (laboratoire)
"	12.34 W ^{0.60}	POM = 0.5	5000	27-29	Yuhihira <i>et al.</i> (1998)
"	24.69 W ^{0.58}	TPM ~ 1	-	27-30	Cette étude (in situ)
<i>Pinctada maculata</i>	27.79 W ^{0.96}	TPM ~ 1	-	27-30	Valeurs in situ, Addessi (1999)
"	17.08 W ^{0.49}	TPM = 0.3	-	28	Valeurs laboratoire, Addessi (1999)

2.2 Pertes successives lors de la nutrition et du métabolisme

2.2.1 La Biodéposition, PF et F

Matériel et méthode

La récolte des biodépôts a été effectuée *in situ* (Atoll de Takapoto, extrémité SW) sur 196 huîtres perlières en trois occasions (mars, juin et novembre) afin de rencontrer les conditions météorologiques les plus variées. L'appareil de collecte (Figure 9), qui a été mis au point, permet de récolter de façon séparée l'intégralité des pseudofèces (PF) et des fèces (F) produites par des huîtres perlières de tailles variées et pour des cycles de 24h.

Parallèlement, la matière en suspension (PIM et POM) a, elle aussi, été suivie très précisément pour chacun des cycles en relation notamment avec les conditions météorologiques.

En tout, 20 cycles nyctéméraux de biodéposition ont été étudiés, soit un total de 196 huîtres perlières mesurées.

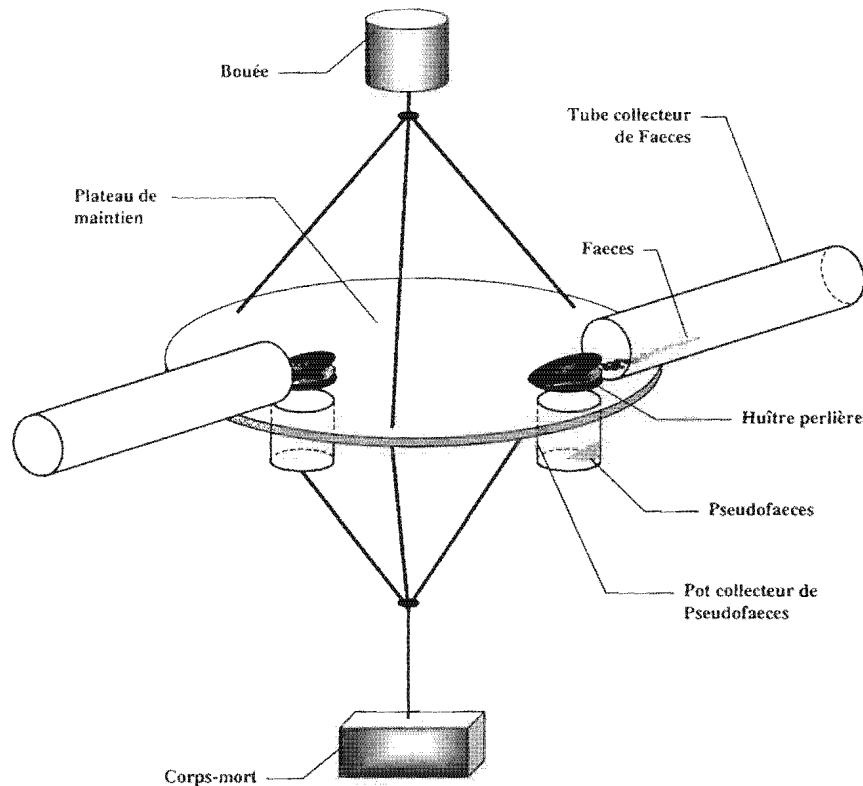


Figure 9 - Schéma simplifié du collecteur à biodépôts utilisé *in situ*. Une unité sans huître sert de témoin.

Résultats

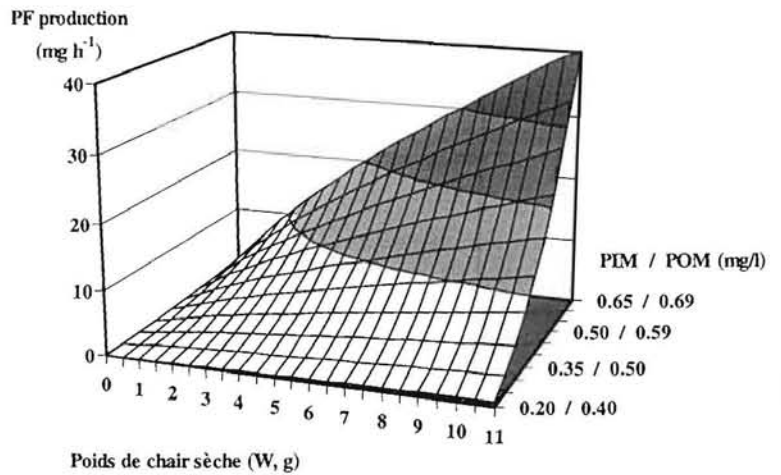
La matière minérale (PIM, mg l^{-1}) et la matière organique (POM, mg l^{-1}) ont variée, au cours de chaque expérience, respectivement entre 0.28 mg l^{-1} et 0.63 mg l^{-1} et entre 0.41 mg l^{-1} et 0.66 mg l^{-1} . Une partie des variations a été expliquée par les conditions météorologiques locales, notamment la vitesse du vent.

Si, d'une façon générale, la biodéposition augmente avec le poids de chair sèche de l'huître perlière (W , g) selon une relation allométrique classique, elle varie aussi nettement avec la concentration en PIM et en POM. Différents modèles explicatifs ont pu être mis au point pour chaque type de biodépôts.

Pour la production de pseudofèces (PF, mg h⁻¹), le modèle général suivant a été retenu :

$$PF = 32.57 \cdot [POM-0.28] \cdot [PIM-0.17] \cdot W^{0.77}, (n=196, R^2=0.75)$$

Figure 10 - Relation entre la production de pseudofèces (PF, mg h⁻¹), le poids de chair sèche de l'huître perlière (W, g) et la concentration en matière minérale et organique dans le milieu (PIM et POM, mg l⁻¹).



Ce modèle général (décrit par la Figure 10) met en évidence que la production de pseudofèces est une relation allométrique du poids de l'animal avec un coefficient d'allométrie proche de 0.77. Ce

modèle montre aussi que la production de pseudofèces est pratiquement nulle pour des concentrations en PIM inférieures à 0.17 mg l⁻¹ ou pour des concentrations en POM inférieures à 0.28 mg l⁻¹. Ces conditions sont généralement rencontrées quand le vent est faible. Au delà de ces seuils, la production de pseudofèces augmente progressivement avec la concentration en PIM et en POM, et corrélativement avec W. Pour les concentrations les plus fortes rencontrées à Takapoto (1.5 mg l⁻¹), la production de pseudofèces atteint 40 mg h⁻¹ pour une huître perlière de 10 g de poids de chair sèche.

Les pseudofèces se sont avérées principalement constituées de matière minérale, et deux modèles légèrement différents donnent la composition minérale et organique des pseudofèces. Ce sont respectivement les suivants (ils sont représentés sur la Figure 11) :

$$PF_{PIM} = 32.16 \cdot [POM-0.30] \cdot [PIM-0.16] \cdot W^{0.74}, (n=196, R^2=0.75)$$

$$PF_{POM} = 1.34 \cdot POM \cdot [PIM-0.18] \cdot W, (n=196, R^2=0.69)$$

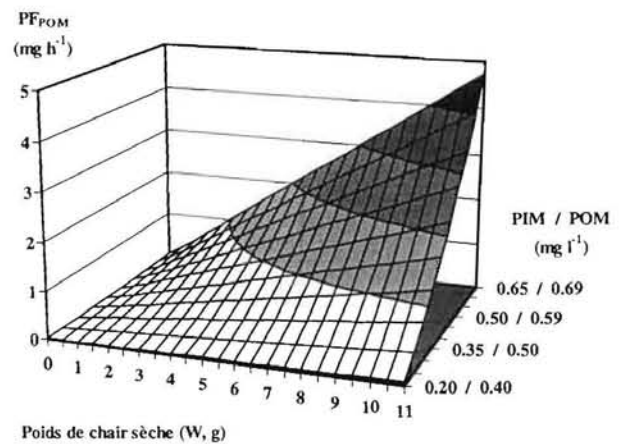
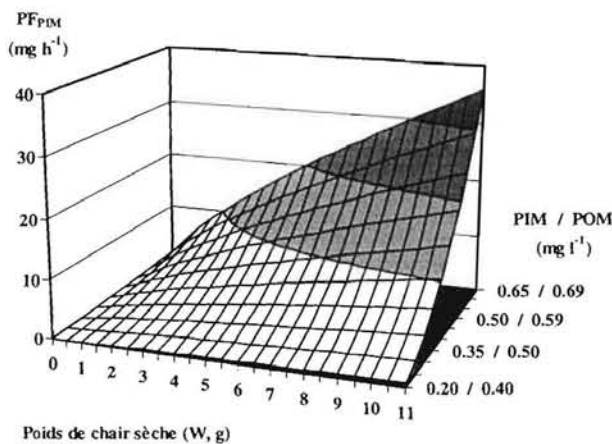


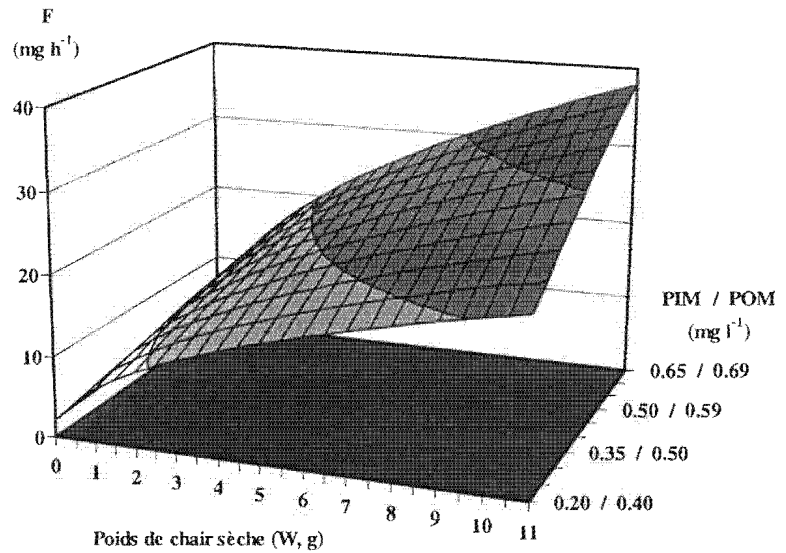
Figure 11 - Composition minérale et organique des pseudofèces. Les pseudofèces sont majoritairement constituées de matière minérale (PF_{PIM}). La fraction organique représente moins de 20 % (en poids) de la production totale.

Pour les fèces, le modèle général, qui a été retenu, est le suivant :

$$F = 20 \bullet W^{0.49} \bullet (1 - e^{-0.66 \bullet TPM}) \quad (n=196, R^2=0.66)$$

Ce modèle, décrit sur la Figure 12, montre que la production de fèces est une fonction allométrique du poids de chair sèche de l'huître perlière, avec un exposant allométrique de 0.49. Il met aussi en évidence que la production de fèces augmente en relation avec la concentration en matière en suspension dans le milieu, et ce, jusqu'à un palier de 20 mg h⁻¹ pour une huître perlière de 1 g de poids de chair sèche. Cette valeur correspond au seuil à partir duquel le système digestif est rempli et le temps de transit est à son maximum.

Figure 12 - Relation entre la production de fèces (F, mg h⁻¹), le poids de chair sèche l'huître perlière (W, g) et la concentration en matière minérale et organique dans le milieu (PIM et POM, mg l⁻¹).



Là aussi, les fèces se sont avérées principalement constituées de matière minérale (plus de 80%), comme le montrent les 2 modèles et la Figure 13 suivants :

$$F_{PIM} = 20 \bullet W^{0.47} \bullet (1 - e^{-0.56 \bullet TPM}) \quad (n=196, R^2=0.64)$$

et

$$F_{POM} = 20 \bullet W^{0.59} \bullet (1 - e^{-0.06 \bullet TPM}) \quad (n=196, R^2=0.67)$$

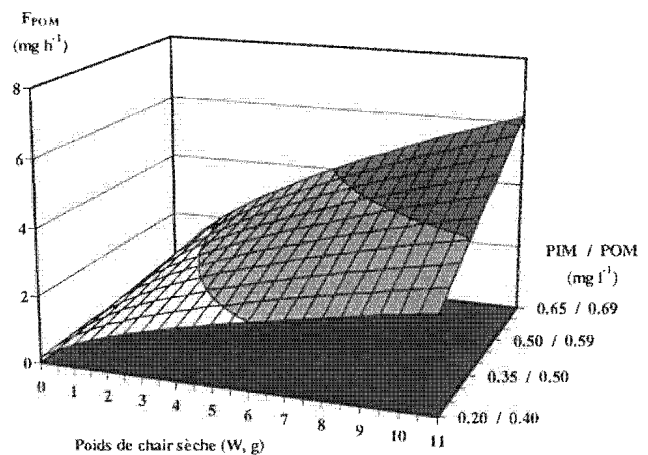
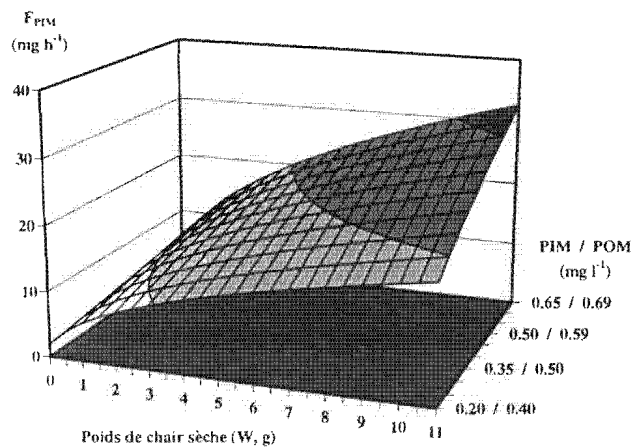


Figure 13 - Composition minérale-organique des fèces. Les fèces sont majoritairement constituées de matière minérale (F_{PIM}). La fraction organique représente moins de 20 % (F_{POM}) de la production totale.

Discussion

De nombreuses études ont montré l'influence de la matière en suspension sur la physiologie du bivalve, mais généralement pour des variations importantes de la matière en suspension (e.g. Foster-Smith, 1975; Winter, 1976; Bayne *et al.*, 1993; De Villiers & Hodgson, 1993; Mac Donald & Ward, 1994; Cranford & Hargrave, 1994; Iglesias *et al.*, 1996; Arifin & Bendell-Young, 1997; Barillé *et al.*, 1997a; Bayne, 1998; Cranford *et al.*, 1998; Hawkins *et al.*, 1998a). Très peu de travaux ont étudié l'effet de petites variations de la concentration particulaire (Mac Donald & Ward, 1994) et aucun ne se trouve dans l'étendue des variations de notre étude (0.6-1.3 mg l⁻¹). Or, il est apparu que même ces petites variations pouvaient induire des variations significatives de la biodéposition et donc de la physiologie chez *P. margaritifera* en milieu lagunaire.

Ainsi, l'une des particularités originales, démontrée ici, est que *P. margaritifera* produit des pseudofèces dans un milieu pourtant très peu turbide. Le seuil de production de pseudofèces est, en effet, très bas (~ 0.2 mg l⁻¹) et représente le seuil le plus bas observé chez les bivalves : en milieu naturel, le seuil de production de pseudofèces classiquement admis était de l'ordre de 3 mg l⁻¹ (Tableau 3).

Tableau 3 - Valeurs des seuils de production de pseudofèces chez les bivalves. *P. margaritifera* présente les seuils les plus bas.

Espèces	Type de nourriture	Seuil de production de PF (mg l ⁻¹)	Références
<i>Mytilus edulis</i>	Seston naturel	2.6	Widdows <i>et al.</i> (1979)
"	Régime artificiel	3	Bayne <i>et al.</i> (1993)
<i>Mytilus trossolus</i>	Régime artificiel	~ 1.4	Arifin & Bendell-Young (1997)
<i>Crassostrea virginica</i>	Seston naturel	3	Haven & Morales-Alamo (1966)
<i>Crassostrea gigas</i>	Seston naturel	4.6	Deslous-paoli <i>et al.</i> (1992)
<i>Cerastoderma edule</i>	Seston naturel	~ 3	Iglesias <i>et al.</i> (1996)
<i>Arca zebra</i>	Seston naturel	> 3.1	Ward & MacDonald (1996)
<i>Solen cylindraceus</i>	Seston naturel	~ 5	De Villiers & Hodgson (1993)
<i>Mya arenaria</i>	Régime artificiel	~ 1	Bacon <i>et al.</i> (1998)
<i>Placopecten magellanicus</i>	Régime artificiel	~ 1	Bacon <i>et al.</i> (1998)
"	Seston naturel	~ 3	Cranford & Hargrave (1994)
<i>Pinctada imbricata</i>	Seston naturel	~ 3.1	Ward & MacDonald (1996)
<i>Pinctada margaritifera</i>	Seston naturel	0.2	Cette étude

Les pseudofèces produits par *P. margaritifera* dans le lagon de Takapoto sont principalement constitués de matière minérale (> 80 %). Les valeurs d'efficacité de sélection organique-minérale (SE, %) varient autour de 60 % : *P. margaritifera* est donc capable de rejeter préférentiellement le matériel minéral dans les pseudofèces, enrichissant ainsi en matière organique la fraction ingérée, comme beaucoup d'autres bivalves (Hawkins *et al.*, 1998a). Néanmoins, les valeurs de SE trouvées ici sont plus fortes que celles trouvées dans

d'autres milieux pour *P. margaritifera* (Hawkins *et al.*, 1998b) ou *P. imbricata* (Ward & MacDonald, 1996). De nouveaux travaux sur l'efficacité de sélection restent à entreprendre.

Par contre, la production de fèces, quant à elle, présente des valeurs beaucoup plus courante situées dans la moyenne des productions obtenues chez les bivalves. L'efficacité d'absorption (AE, %), mesurée chez *P. margaritifera*, augmente de 40 % à 70 % en fonction de la teneur en matière organique du tube digestif (Figure 14) conformément au modèle générique proposé par Bayne *et al.* (1987).

Efficacité d'absorption (AE, %)

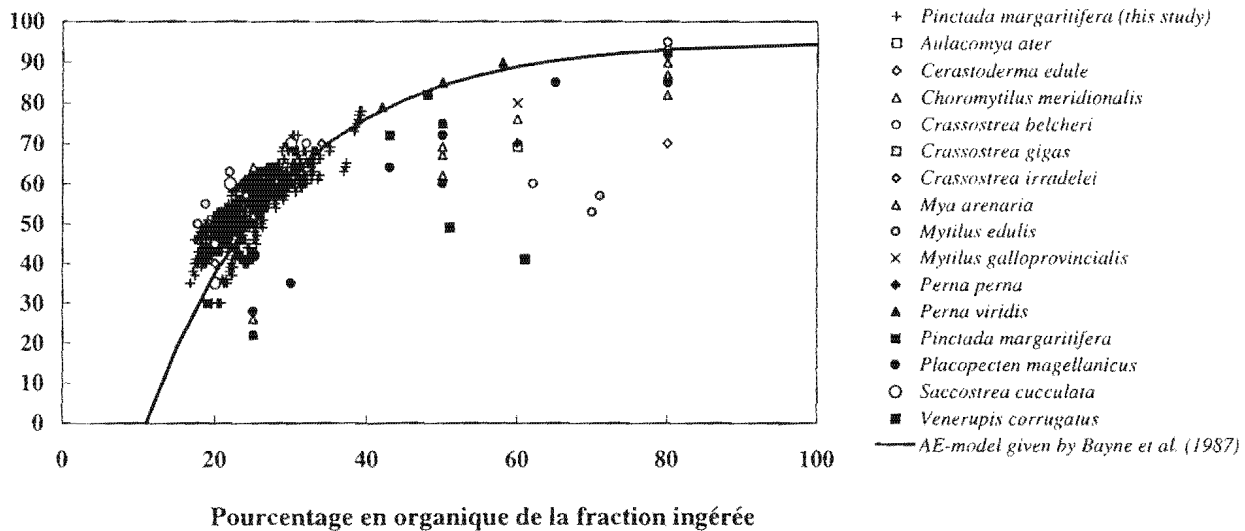


Figure 14 - Revue des valeurs d'efficacité d'absorption obtenues sur 16 espèces de bivalves dans des conditions de faible charge sestonique. Données extraites de : Van Erkom Schurink & Griffiths (1992) ; Cranford & Hargrave (1994) ; Stenton-Dozey & Brown (1994) ; Iglesias *et al.* (1996) ; Hawkins *et al.* (1998a, 1998b) ; MacDonald *et al.* (1998) ; Cranford *et al.* (1998).

La courbe noire a été obtenue en appliquant le modèle donné par Bayne *et al.* (1987) sur les données obtenues sur *P. margaritifera* par Hawkins *et al.* (1998b) ($AE = 95.11 (\pm 0.05 SE) [1 - e^{-5.59 (\pm 1.58 SE) (OC/100 - 0.11 (\pm 0.03 SE))}]$, $R^2 = 0.96$).

2.2.2 L'Excrétion Azotée, U

Matériel et méthode

L'étude de l'excrétion azotée a été menée en laboratoire (juillet-août 1996) et a consisté à (1) identifier les principales formes azotées excrétées par l'huître perlière pour un régime alimentaire proche des conditions naturelles ; (2) établir les relations entre les taux d'excrétion de ces différentes formes et le poids de chair sèche (W, g). Pour les besoins de l'expérience, plusieurs d'huîtres perlières (n=36, tailles variées) ont été isolées dans des enceintes individuelles et l'augmentation de la concentration des différentes formes azotées (azote total, urée, azote ammoniacal, azote nitreux et nitrique) a été mesurée pendant une durée de 1 heure après ouverture des valves. Une comparaison par rapport à une enceinte témoin (*i.e.* sans huître perlière) a permis de calculer l'excrétion azotée individuelle.

Résultats

Parmi les différentes formes chimiques étudiées, il apparaît que l'azote ammoniacal est la forme majoritaire de l'excrétion azotée chez *Pinctada margaritifera*. En moyenne, cette forme représente 86 % de l'azote total, l'urée 10%, les nitrites et nitrates 4% (Tableau 4). La production d'acides aminés est apparue insignifiante.

Tableau 4 : Composition azotée de l'excrétion.

	Pourcentage
Azote ammoniacal (NH ₃ ,4)	86
Urée	10
Nitrite et nitrate	4
Autres	~0

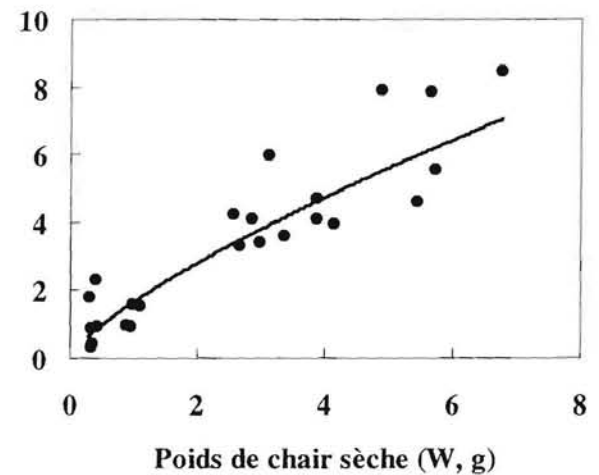
D'une façon générale, les mesures ont montré que l'excrétion azotée est aussi une fonction allométrique du poids de chair sèche. L'équation reliant l'excrétion d'azote total (U , $\mu\text{mol N}_{\text{Total}} \text{h}^{-1}$) et W (g) est la suivante (Figure 15) :

$$U = 1.66 W^{0.76}$$

$$(R^2=0.79, n=36)$$

Figure 15 - Excrétion d'azote total (en $\mu\text{mol N}_{\text{Total}} \text{h}^{-1}$) en fonction du poids de chair sèche (W , g) chez *Pinctada margaritifera*. ►

$U_{\text{N-Total}} (\mu\text{mol N-Total h}^{-1})$



Discussion

Vincendeau & Robert (1987) ont montré que si l'excrétion d'azote total est constante au cours d'une année, sa composition varie en fonction de la saison. Pour l'instant, peu de données sont disponibles pour analyser les variations de la composition de l'excrétion azotée chez *P. margaritifera*. Néanmoins, la relative stabilité des conditions environnementales du milieu lagunaire de Takapoto laisse penser que ces variations sont faibles.

Ainsi, chez *P. margaritifera*, l'azote ammoniacal constitue le principal produit de l'excrétion azotée, comme chez beaucoup d'autres bivalves (e.g. synthèse in Bayne & Newell, 1983). Cette caractéristique place donc *P. margaritifera* parmi les bivalves dit ammoniotéliques.

Le deuxième produit majoritairement excrété est l'urée. La valeur moyenne trouvée chez *P. margaritifera* (environ 10 % de l'azote total excrété) est proche des valeurs couramment trouvées (Vincendeau & Robert, 1987).

Si pour beaucoup bivalves des régions tempérées, l'excrétion d'acides aminés peut être parfois importante (e.g. de 3% à 29 % chez *Mytilus edulis*, Bayne & Scullard, 1977 ; de 20% à

30 % chez *Donax serra* et *D. sordidus*, Cockcroft, 1990 ; jusqu'à 68 % dans certaines conditions chez *Crassostrea gigas*, Vincendeau & Robert, 1987), elle est apparue négligeable chez *P. margaritifera*.

Comme pour les autres fonctions physiologiques, l'excrétion a été reliée au poids de l'organisme par une fonction allométrique ($Y=aW^b$), avec un exposant (b), égal à 0.7, très proche des valeurs moyennes trouvées dans la littérature (Ansell & Sivadas, 1973 ; Bayne & Scullard, 1977 ; Cockcroft, 1990 ; Yukihiro *et al.*, 1998a). Le coefficient de proportionnalité (a) trouvé dans notre étude (*i.e.* $1.7\mu\text{mol h}^{-1}$) est aussi dans la moyenne des valeurs obtenues chez d'autres bivalves. Travaillant sur *P. margaritifera* en Australie, Yukihiro *et al.* (1998a) trouvent une valeur moyenne pour a de $4.1\mu\text{mol h}^{-1}$ légèrement plus forte que celle de notre étude.

D'une façon générale, l'excrétion azotée chez *P. margaritifera* ne semble présenter aucune originalité et son rôle dans le bilan énergétique risque donc d'être très restreint, comme dans la plupart des études déjà réalisées dans ce domaine (*e.g.* Navarro & Winter, 1982 ; Peck *et al.*, 1987 ; Stenton-Dozey & Brown, 1994 ; Yukihiro *et al.*, 1998a).

2.2.3 La Respiration, R

La respiration de *P. margaritifera* a été étudiée par Robert *et al.* (1995, 1999) et nous ne reprenons ici que les quelques éléments nécessaires à la compréhension complète de cette synthèse.

Matériel et méthode

La respiration de l'huître perlière a été mesurée *in situ* à deux occasions (juillet 1994, mars 1997). L'expérience a consisté à mesurer la décroissance de la concentration en oxygène dans des enceintes closes pour des huîtres perlières de tailles variées ($n=113$), placées en condition naturelle. La respiration ainsi mesurée correspond à une respiration dite de routine.

Résultats

La consommation en oxygène augmente de $1\text{ mg d'O}_2\text{ h}^{-1}$ pour une huître perlière de 1 g de poids de chair sèche à $4\text{ mg d'O}_2\text{ h}^{-1}$ pour une huître perlière de 10 g de poids de chair sèche. Aucune différence dans le niveau de respiration n'a pu être mise en évidence entre la saison chaude ($T=30^\circ\text{C}$) et la saison fraîche ($T=27^\circ\text{C}$). Un modèle (Figure 16) décrivant la consommation d'oxygène (R , $\text{mg d'O}_2\text{ h}^{-1}$) en fonction du poids de chair sèche (W , g) a été ajusté :

$$R = 0.84 \cdot W^{0.72} \quad (n=113, R^2=0.76)$$

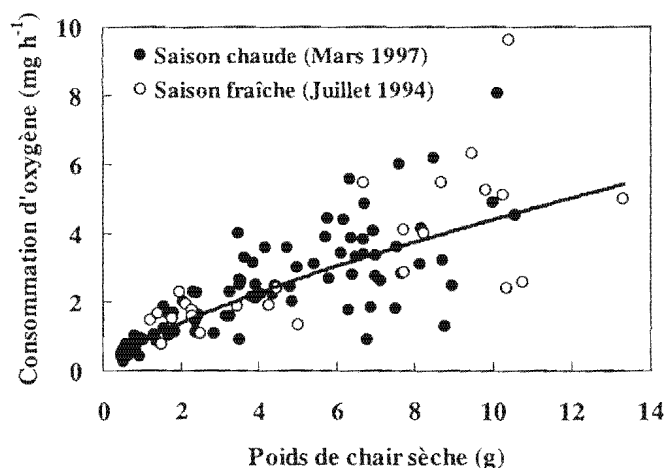


Figure 16 - Consommation d'oxygène (en $\text{mg d'O}_2\text{ h}^{-1}$) en fonction du poids de chair sèche chez *P. margaritifera*.

Discussion

La respiration reflète les pertes d'énergie par l'organisme lors du métabolisme. Ce coût métabolique peut parfois dépasser l'énergie absorbée, et l'animal puise alors dans ses réserves. Les valeurs de respiration trouvée chez l'huître perlière sont dans la moyenne des valeurs trouvées chez les autres bivalves placés dans des conditions naturelles (Bayne & Newell, 1983).

La respiration est généralement fonction la température. En Polynésie, l'amplitude thermique de l'eau du lagon entre l'été et l'hiver austral (< 4 °C) ne semble pas suffisante pour modifier le niveau respiratoire chez *P. margaritifera*.

Néanmoins, les expériences, présentées ici, ont été réalisées à 27°C et à 30°C. Or, lors des périodes El Niño, la température de l'eau du lagon de Takapoto peut augmenter jusqu'à 31,5°C. Il est alors possible, qu'avec de telle valeur, la température joue un rôle sur la respiration. De nouvelles études, travaillant sur une gamme de température plus large, seraient à envisager.

2.3 Utilisation la matière disponible

Le « *scope for growth* », SFG, se définit comme la matière (et l'énergie) disponible pour la croissance. Il se calcule par la différence entre l'assimilation et la respiration (Bayne et Newell, 1983). Pendant des périodes de faible disponibilité nutritive, SFG est négatif, et l'animal utilise ses réserves pour assurer son métabolisme de maintenance. Dès que SFG devient positif, la matière disponible autorise la croissance (en soma, Pg et en coquille, Ps) et la reproduction (Pr). Or l'allocation de matière vers la reproduction, *i.e.* l'effort de reproduction (ER, %), n'est généralement pas constant au cours du cycle de vie. D'une façon générale, il existe peu d'études sur l'effort de reproduction chez les bivalves (Lucas *et al.*, 1978 ; Bayne & Newell, 1983 ; Thompsom, 1984), et aucune étude n'était disponible sur *P. margaritifera*.

Matériel et méthode

L'expérience sur l'allocation de matière a été effectuée en laboratoire. Elle a consisté à élever, pendant 1 mois, 3 stocks de 40 huîtres perlières en conditions complètement contrôlées. Chacun de ces stocks correspond à un groupe d'âge différent (1 an, 2 ans et 3 ans). Les conditions d'élevage ont été maintenues très proches des conditions lagonaires (TPM < 1 mg l⁻¹, T=28°C).

Les croissances mensuelles en soma et en coquille ont été respectivement notées Pg et Ps. A la fin du suivi, l'émission des gamètes a été déclenchée par choc thermique, la récolte des gamètes a permis l'estimation de la production gamétiques (Pr) et de l'effort de reproduction $ER (\%) = Pr / (Pr + Pg + Ps)$.

Au cours de l'expérience, certaines huîtres perlières ont émis leurs gamètes spontanément dans les bacs d'élevage. Pour ces huîtres perlières, l'émission de gamètes, à la fin du suivi lors du déclenchement artificiel, a été, soit inexistante, soit relativement faible. Dans ces cas, ces huîtres perlières n'ont pas été prises en compte dans l'estimation de ER.

Résultats

L'effort de reproduction augmente progressivement avec l'âge de huître perlière. Il est en moyenne de 9 % pour le groupe d'âge 1 an, 22 % pour le groupe d'âge 2 ans et 34 % pour le groupe d'âge 3 ans (Figure 17). Une équation logistique entre Er (%) et l'âge de l'huître perlière a été adaptée à ces données, en faisant les deux hypothèses suivantes :

- (1) l'effort de reproduction est pratiquement nul pour de très jeunes huîtres perlières (< 1 an);
- (2) l'effort de reproduction atteint une valeur seuil quand l'huître perlière vieillit, fixée arbitrairement à 60 %.

Avec ces conditions, l'équation logistique décrivant l'évolution de ER (%) avec l'âge (en année) est la suivante:

$$Er (\%) = 60 / (1 + 74 \cdot e^{-1.4 \cdot \text{age}})$$

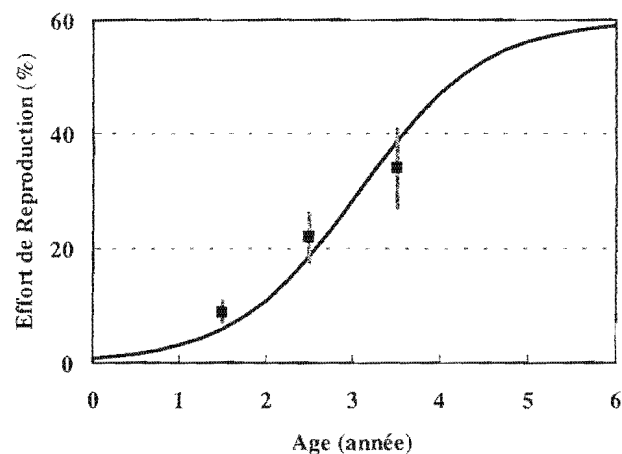


Figure 17 : Évolution de l'effort de reproduction avec l'âge de l'huître perlière.

Discussion

Les valeurs obtenues sur l'effort de reproduction chez *P. margaritifera* sont dans la moyenne des valeurs obtenues chez les bivalves (Lucas *et al.*, 1978 ; Bayne & Newell, 1983 ; Thompsom, 1984). Par ailleurs, l'augmentation de l'effort de reproduction avec l'âge a déjà été démontrée antérieurement (e.g. Thompsom, 1984).

Cette première expérimentation a donc permis de fournir des informations quantitatives chez *P. margaritifera*, indispensables à la construction d'un modèle de croissance comprenant un compartiment reproduction (e.g. Barillé *et al.*, 1997b). Afin d'être intégrée au modèle de croissance, une fonction logistique a été proposée, mais elle souffre à l'heure actuelle d'un manque de données pour des individus âgés (> 5 ans). De nouvelles expérimentations sont donc à envisager afin de compléter ces premières estimations.

2.4 Conclusion : écriture du modèle de croissance

Une fois converties en équivalent carbone et extrapolées à 24 h, les équations précédemment décrites (Tableau 5) peuvent être réunies au sein de l'équation générale du bilan journalier chez un bivalve (unité des flux en Carbone j^{-1}) :

$$Pg + Ps + Pr = FR - (PF+F+R+U)$$

La consommation, FR, se déduit à partir : (1) du taux de filtration, CR ; (2) de l'efficacité de rétention moyenne, RE_i , calculée pour chaque compartiment taxinomique i de la matière en suspension (picoplancton, nanoplancton et microplancton) ; (3) de la concentration moyenne en carbone organique particulaire de chaque compartiment taxinomique i , POC_i .

Si on note W_{soma} , $W_{coq.}$ et W_{gonade} les poids de matière sèche du soma, de la coquille et de la gonade, (variables d'état du modèle), l'équation générale du modèle devient :

$$(dW_{soma}/dt) + (dW_{coq.}/dt) + (dW_{gonade}/dt) = [CR \cdot \sum (RE_i \cdot POC_i)] - [PF+F+R+U]$$

La résolution de ces équations différentielles permet de fournir séparément la croissance de la coquille, du soma et de la gonade.

Afin de simuler les émissions de gamètes, une fonction supplémentaire a été ajoutée au modèle : dès que le poids de la gonade, W_{gonade} , dépasse une valeur seuil, il y a émission de l'intégralité des gamètes (W_{gonade}). Cette valeur seuil a été fixée égale au rapport gonado-somatique le plus élevé que l'on peut observer en condition naturelle (*i.e.* 0.30).

Par ailleurs, en faisant l'hypothèse que, pour des huîtres perlières greffées, le dépôt de nacre se fait à la même vitesse sur le nucleus que sur la coquille, le modèle permet aussi de simuler la calcification sur la perle et d'en déduire, par exemple, le temps nécessaire pour obtenir une perle commercialisable (*i.e.* perle possédant une couche de nacre supérieure à 1 mm).

D'un point de vue technique, l'écriture du modèle de croissance a été réalisée sous le logiciel de modélisation Stella en utilisant le langage orienté objet. Les équations différentielles ont été intégrées par résolution numérique en utilisant la méthode dite de Runge-Kutta d'ordre 4.

Toute modélisation sans de solides observations est vaine, et tout modèle doit être confirmé par des observations de terrain, lors d'une étape clé : la **validation**.

Tableau 5 - Bilan de la paramétrisation du modèle de croissance de *P. margaritifera*

Acronyme	Valeur	Unité	Description ou commentaire	Références
VARIABLES D'ETAT				
Coquille		g	Biomasse de coquille (matière sèche)	
Soma		g	Biomasse somatique (matière sèche)	
Gonade		g	Biomasse en gonade (matière sèche)	
VARIABLES FORCANTES				
POM		mg l ⁻¹	Matière organique particulaire en suspension	
PIM		mg l ⁻¹	Matière inorganique particulaire en suspension	
POC _i		mg C l ⁻¹	Concentration en carbone organique particulaire pour chaque compartiment trophique i	
FONCTIONS PHYSIOLOGIQUES				
Taux de filtration : $CR = a_{CR} \times PIM^{b_{CR}} \times POM^{c_{CR}} \times W^{d_{CR}}$				
a _{CR}	647.04	l j ⁻¹ g ⁻¹	Terme de proportionnalité	Pouvreau <i>et al.</i> (1999b)/Chapitre 3
b _{CR}	-0.42	-	Paramètre d'ajustement	"
c _{CR}	0.96	-	Paramètre d'ajustement	"
d _{CR}	0.61	-	Exposant allométrique	"
Consommation : $FR_{POM} = CR \times \text{Somme} (a_{RE}/100 \times POC_i)$				
a _{REbactéries}	2	%	Efficacité de rétention moyenne pour les bactéries	Dufour & Torrétón (1996)
a _{REcyanobactéries}	6	%	" pour les cyanobactéries	Pouvreau <i>et al.</i> (1999a)/Chapitre 2
a _{REpicodétritus}	12	%	" pour le picodétritus	"
a _{REpicoeucaryotes}	15	%	" pour les picoeucaryotes	"
a _{REphytoplancton}	60	%	" pour le phytoplancton	"
a _{REzooplancton}	60	%	" pour le zooplancton	"
a _{REmicrodétritus}	60	%	" pour le microdétritus	"
a _{REprotozoaires}	60	%	" pour les protozoaires	Pouvreau <i>et al.</i> (1999a) / S. Legall (Comm. Pers.)
Production de PF : $PF_{POM} = a_{PF_{POM}} \times (PIM - MIN_{PF}) \times POM \times W^{b_{PF_{POM}}}$				
a _{PF_{POM}}	32.16	mg C d ⁻¹ g ⁻¹	Terme de proportionnalité	Pouvreau <i>et al.</i> (1999b)/Chapitre 3
MIN _{PF}	0.18	mg l ⁻¹	Seuil de production de PF	"
b _{PF_{POM}}	1	-	Exposant allométrique	"
Production de Faeces : $F_{POM} = a_{FPOM} \times (1 - e^{-b_{FPOM} \times TPM}) \times W^{c_{FPOM}}$				
a _{FPOM}	480.00	mg C h ⁻¹ g ⁻¹	Valeur asymptotique	Pouvreau <i>et al.</i> (1999b)/Chapitre 3
b _{FPOM}	0.06	-	Terme de proportionnalité	"
c _{FPOM}	0.59	-	Exposant allométrique	"
Excrétion azotée (urée et acides aminés): $U = a_U \times W^{b_U}$				
a _U	0.02	mg C d ⁻¹ g ⁻¹	Terme de proportionnalité	Pouvreau <i>et al.</i> (1998a)
b _U	0.78	-	Exposant allométrique	"
Respiration : $R = RQ \times a_R \times W^{b_R}$				
a _R	7.38	mg C d ⁻¹ g ⁻¹	Terme de proportionnalité	Robert <i>et al.</i> (1999)
b _R	0.73	-	Exposant allométrique	"
RQ	0.92	%	Coefficient respiratoire	"
Effort de Reproduction : $ER = a_{ER} / (1 + b_{ER} \times e^{-c_{ER} \times R^e})$				
a _{ER}	0.60	-	Valeur asymptotique	Chapitre 5
b _{ER}	74	-	Paramètre d'ajustement	"
c _{ER}	1.4	an ⁻¹	Paramètre d'ajustement	"
Formation de coquille et de la perle : $H_{shell} = a_H W^{b_H}$; $T_{shell} = a_T W^{b_T}$				
H _{coquille}		mm	Hauteur de coquille	Chapitre 4
a _H	23.56	-	Terme de proportionnalité de la relation taille-poids	"
b _H	0.31	-	Exposant allométrique	"
T _{coquille}		mm	Épaisseur de la coquille	"
a _T	1.30	-	Terme de proportionnalité de la relation taille-poids	"
b _T	0.34	-	Exposant allométrique	"
T _{perle}	1.2	mm	Épaisseur de la couche de nacre d'une perle commercialisable	"
T _{fin}		mois	Temps pour obtenir une perle commercialisable	"
Autres coefficients				
E _c	0.6	%	Allocation de matière vers la coquille / soma	Chapitre 5
Eff	0.8	%	Rendement d'utilisation des gamètes (lors des régressions)	"
RGS _{max}	0.29-0.30	%	Rapport gonado-somatique maximum	"
Ash _{Coq}	0.95	%	Pourcentage en cendre de la coquille	Chapitre 4
Ash _{Gonade}	0.12	%	Pourcentage en cendre de la gonade	"
Ash _{Soma}	0.11	%	Pourcentage en cendre de la soma	"

* Conversion, en utilisant 1 mg O₂ = 0.696 ml O₂ & 1 ml CO₂ = 0.53 mg C

3 VALIDATION DU MODÈLE

Afin de vérifier la validité du modèle, les croissances simulées du soma, de la gonade et/ou de la coquille ont été comparées aux croissances observées *in situ* sur des huîtres perlières en élevage. Une première phase de validation a été effectuée sur des observations de 1997-98, une deuxième sur des données acquises antérieurement en 1990-91 (Buestel *et al.*, 1993 & 1995).

3.1 Acquisition des données nécessaires à la validation

Un suivi de la croissance d'huîtres perlières en élevage a été effectué en 1997-98 parallèlement à l'acquisition des paramètres du milieu (*i.e.* variables forçantes du modèle). Généralement, après le collectage, les huîtres perlières sont élevées pendant 4 à 5 ans. Le suivi de la croissance 1997-98 a donc été réalisé sur 3 groupes d'âge : des huîtres perlières de 1 an (collectées en mars 1996), des huîtres perlières de 2 ans (collectées en mars 1995) et des huîtres perlières de 3 ans (collectées en mars 1994). Selon un pas de temps bimensuel, des prélèvements de 40 individus au sein de chacune de ces 3 populations ont permis de suivre la croissance en chair, en gonade et en coquille sur pratiquement l'intégralité d'un cycle d'élevage.

Le suivi 1997-98, très fin, n'a pu être réalisé qu'en un seul site du lagon de Takapoto (Site 1, extrémité SW de l'atoll). Mais, en contrepartie, il a permis une description très détaillée de la croissance. Globalement, il est apparu que les croissances en coquille, en chair et en gonade suivent des modèles empiriques de Von Bertalanffy ou logistiques (Figure 18) sans aucune grande tendance saisonnière. Seules la chair et la gonade montrent quelques variations saisonnières avec un léger ralentissement durant l'été austral. En outre, la gonade présente de nombreuses variations pondérales au cours de l'année, et ce d'autant plus que les huîtres perlières sont âgées. L'hypothèse la plus probable est que ces variations pondérales sont dues à des phénomènes de gamétogenèse, suivis ou non d'émission de gamètes et/ou de régression. L'huître perlière peut donc se reproduire plusieurs fois par an, ceci rejoint les observations qualitatives réalisées par l'analyse des stades de maturité (Tranter, 1958d; Thielley, 1993; Buestel *et al.*, 1995; Garcia-Dominguez *et al.*, 1996).

Cette reproduction quasi-continue est expliquée par une gamétogenèse très rapide (*i.e.* approx. 1 mois). Cette rapidité des cycles de gamétogenèse a déjà été observée chez d'autres bivalves en milieu chaud (*e.g.* Sphigel, 1989). Ainsi, au vu de la faible amplitude thermique de l'eau du lagon (approx. 4°C) la température ne semble pas constituer un facteur limitant à la gamétogenèse : *P. margaritifera* mais aussi les autres organismes de ces lagons sont, en quelque sorte, thermorégulés par leur milieu de vie quasi-constant, ce qui leur permet de développer une stratégie de reproduction opportuniste très différente des stratégies conservatrices (réserve puis gamétogenèse) des milieux tempérés.

Antérieurement, en 1990-91, un suivi du milieu et de la croissance avait été effectué selon un pas de temps mensuel (Buestel *et al.*, 1993 & 1995). Ce suivi est, certes, moins détaillé, mais il a l'avantage d'avoir été réalisé en trois sites différents du lagon de Takapoto (Sites 1, 2 et 3). En outre, il a permis de montrer que la variabilité de la croissance est faible au sein du lagon de Takapoto.

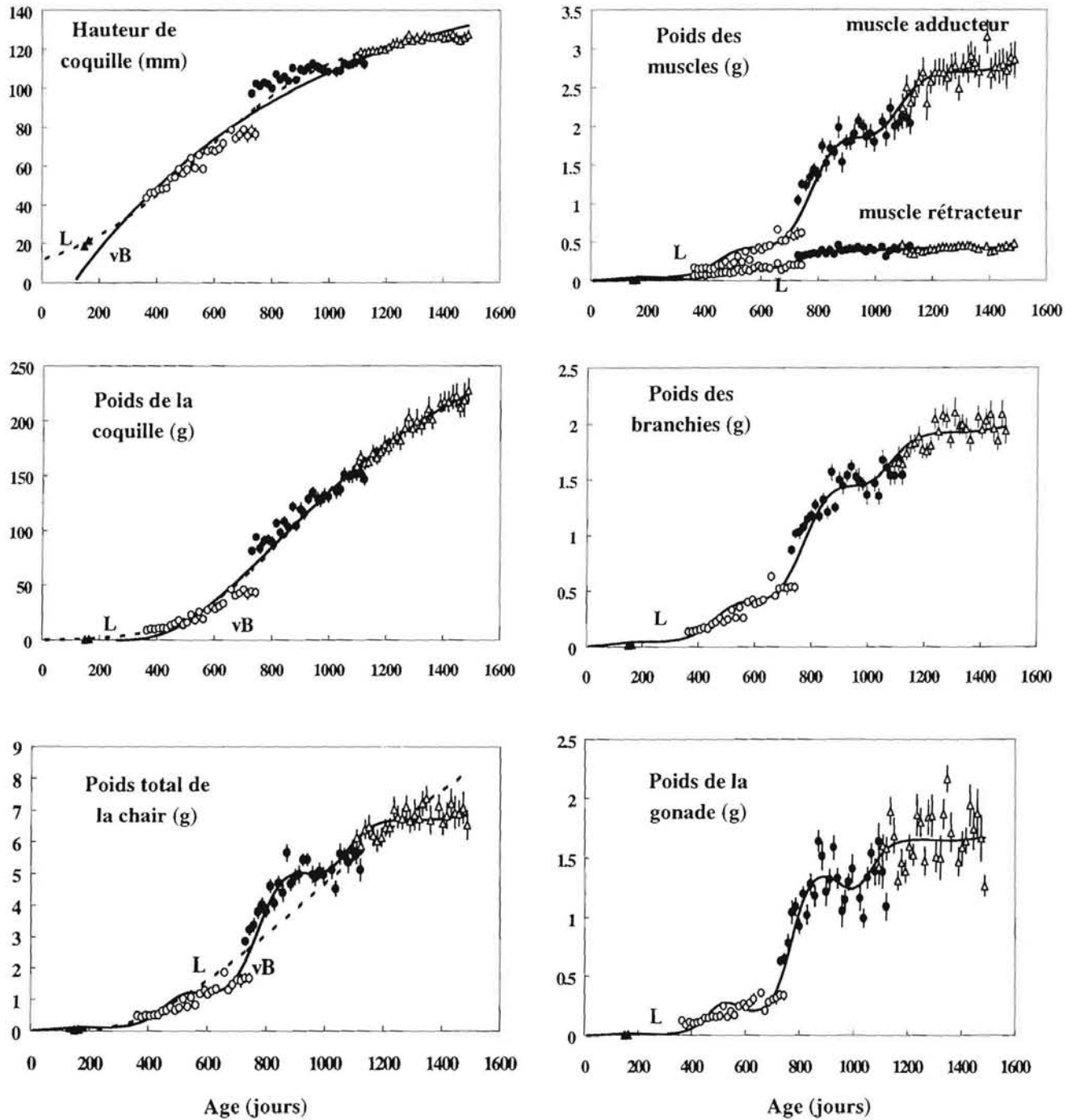


Figure 18 - Croissance de *Pinctada margaritifera* en élevage au cours du cycle annuel 1997-98 pour trois pseudo-cohortes (groupe d'âge 1 an : ○ ; groupe d'âge 2 ans : ● ; groupe d'âge 3 ans : Δ). Quelques données disponibles sur le groupe d'âge 0 ont été représentées (▲). Les modèles ajustés sont des modèles empiriques, soit logistiques (L), soit de Von Bertalanffy (vB).

Ainsi, les résultats de ces deux suivis ont permis de valider le modèle déterministe de croissance, et ce à deux niveaux : (1) une validation très fine des trois variables d'état (chair, coquille, gonade) mais en un seul site; (2) une validation moins fine d'une seule des trois variables (chair) mais en trois sites différents du lagon de Takapoto.

3.2 Validation sur 1997-98

La Figure 19 décrit l'adéquation entre les simulations du modèle et les observations pour chacune des trois variables d'état (coquille, chair totale et gonade). Pour la croissance en coquille, l'adéquation est très élevée ($R^2=0.99$). A l'exception d'une légère surestimation du modèle en fin de suivi pour le groupe d'âge 1 an, le modèle prédit de façon très satisfaisante la croissance observée. Pour la croissance de la chair totale (soma + gonade), l'adéquation est elle aussi très élevée ($R^2=0.98$). Composante saisonnière et fluctuations mensuelles sont reproduites par le modèle de façon satisfaisante pour les trois groupes d'âge. Néanmoins, on constate systématiquement une surestimation du modèle à la fin du suivi (été austral 1998) et ce, pour les trois groupes d'âge. Pendant l'été austral 1998, la Polynésie a été affectée par le phénomène El Niño, et l'eau du lagon de Takapoto a augmenté anormalement jusqu'à 31.5 °C en mars 1998. Dans la conceptualisation du modèle, la température n'a pas été retenue en tant que variable forçante compte tenu de (1) la faible amplitude thermique de l'eau du lagon de Takapoto pour les années normales (26.5-30°C) ; (2) de l'absence d'effet de la température sur les différentes fonctions physiologiques étudiées (filtration et respiration, notamment).

Par contre, en condition El Niño, l'hypothèse d'un rôle de la température, sur les fonctions physiologiques est à envisager. Le métabolisme respiratoire augmente généralement avec la température, et par conséquent le "scope for growth" diminue. Un tel phénomène expliquerait le ralentissement observé et non simulé par le modèle, puisque pour l'instant l'effet de la température n'a pas encore été intégré au modèle. Cet aspect serait à étudier en vue d'une amélioration du modèle. Néanmoins, à l'exception de ce point, la simulation de croissance en chair est tout à fait satisfaisante.

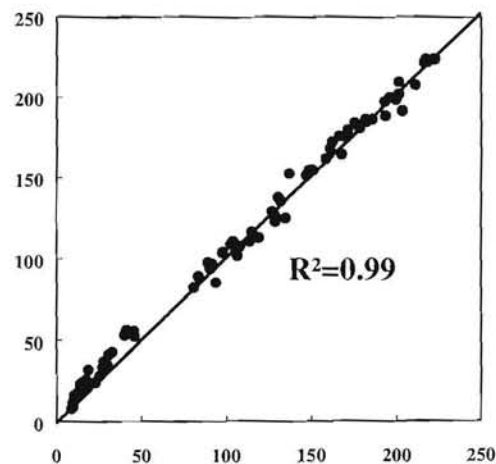
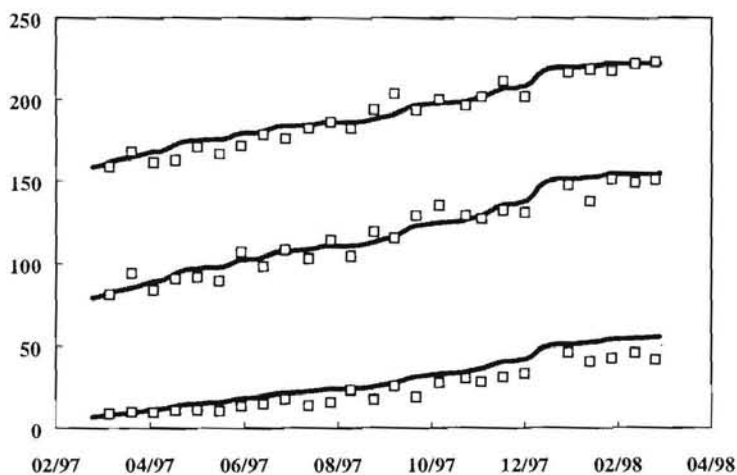
Enfin, pour la croissance en gonade, l'adéquation quoique que légèrement plus faible que pour les autres variables forçantes ($R^2=0.92$) reste satisfaisante. Les phénomènes d'augmentation puis de diminution du poids de la gonade, observés au cours du cycle annuel, sont expliqués par le modèle de façon assez satisfaisante. Ce qui nous permet une meilleure interprétation du cycle de reproduction de *P. margaritifera* en milieu lagonaire :

(1) Les phénomènes d'émission de gamètes sont au nombre de 4 pour le groupe d'âge 3 ans, de 2 pour le groupe d'âge 2 ans, et d'un seul pour le groupe d'âge 1 an. L'huître perlière produit de petites quantités de gamètes à chaque émission (*i.e.* < 10 % du poids de chair) mais ce, plusieurs fois par an.

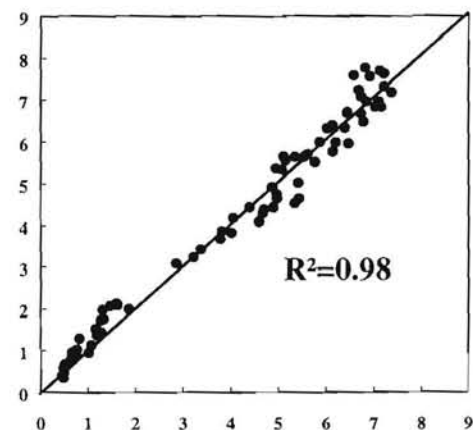
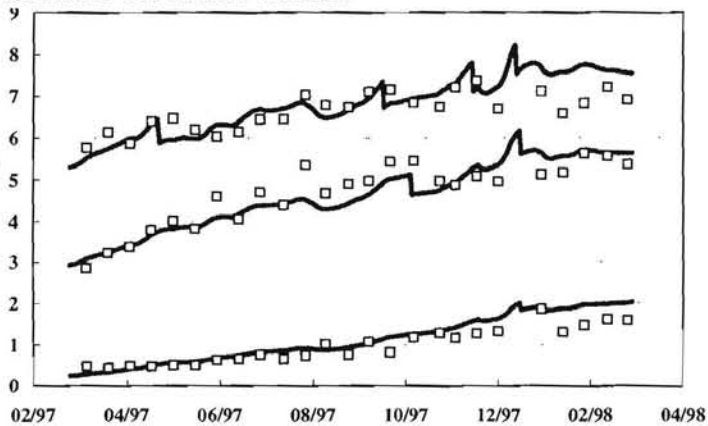
(2) Des phénomènes de régression peuvent survenir. La diminution du poids de la gonade observée en août 1997, principalement pour les groupes d'âge 2 et 3 ans, ne correspond pas à une émission de gamètes mais est à relier à un phénomène d'amaigrissement dû à une période de moindre disponibilité en nourriture.

Les données de collectage, qui permettraient de confirmer (en partie) la simulation des émissions de gamètes, sont rares et parcellaires. Néanmoins, d'après Prou *et al.* (1999), l'été austral est une période de collectage plus favorable à Takapoto, alors que le collectage en hiver austral est faible. Ce constat tend à valider les émissions de gamètes et les phénomènes de régression prédits par le modèle.

Croissance en coquille



Croissance en chair totale



Croissance en gonade

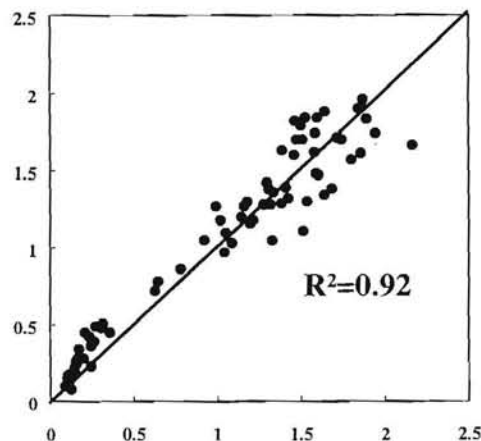
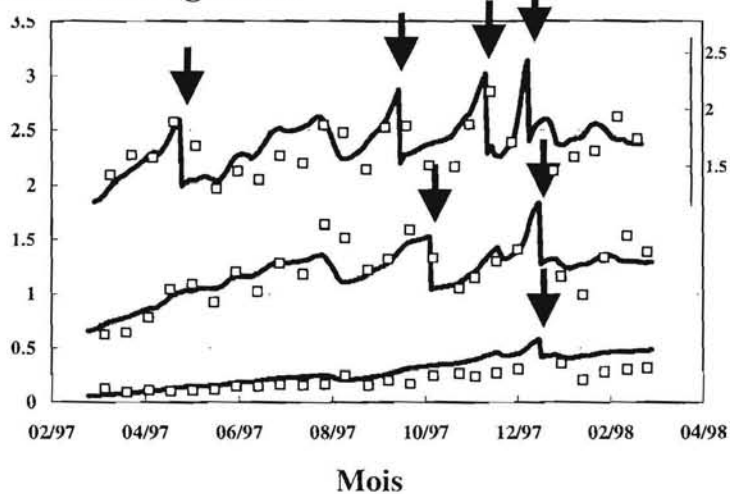


Figure 19 - Validation du modèle sur l'année 1997-98: comparaison des croissances observées (carré blanc) et simulées (ligne noire) pour chacun des 3 groupes d'âges. Les graphiques de droite indiquent le fort degré de corrélation entre prédictions (axe des ordonnées) et observations (axe des abscisses). La droite correspond à l'équation $Y=X$.

3.3 Validation sur 1990-91

D'une façon globale, la Figure 20 montre que les croissances simulées et observées sont en concordance pour les trois sites. Cette deuxième validation a permis de montrer que le modèle pouvait aussi s'appliquer sur d'autres sites du lagon de Takapoto.

Néanmoins des divergences localisées apparaissent distinctement en cours de cycle. L'une des premières explications réside dans le faible taux d'échantillonnage des variables forçantes (PIM et POM) : l'échantillonnage mensuel qui a été réalisé est, en effet, moins précis qu'un échantillonnage hebdomadaire compte tenu des variations de courts termes dans ce milieu. Ce manque de précision entraîne successivement des surestimations et des sous-estimations. Celles-ci s'annulent plus ou moins sur le long terme permettant à la prédiction du poids final d'être assez satisfaisante.

3.4 Conclusion : fiabilité du modèle

Le modèle de croissance développé sur *P. margaritifera* reproduit de façon satisfaisante les observations. La qualité de l'adéquation entre simulation et observation dépend cependant de la variable forçante étudiée (Coquille, Soma et Gonade).

La meilleure adéquation a été obtenue pour la croissance en coquille. Les prédictions concernant la formation de la nacre devraient donc être assez fiables. Ainsi, en faisant l'hypothèse que le dépôt de nacre se fait à la même vitesse sur la coquille que sur le nucleus greffé, la prédiction du temps de formation d'une perle à partir de données du milieu est envisageable. Cet aspect très pratique du modèle est présenté dans le chapitre suivant.

En ce qui concerne la croissance en chair, une certaine divergence a été constatée entre simulation et observation. Pour le cycle annuel 1997-98, ces divergences ont été constatées surtout en fin de suivi (Janvier-Mars 1998) et ont été reliées au phénomène météorologique El Niño. Pour le cycle annuel 1990-91, les divergences sont plutôt à relier au plan d'échantillonnage pas assez représentatif des variations du milieu. A l'exception de ces deux cas de divergences, le modèle reproduit fidèlement les observations.

Concernant les aspects quantitatifs de la reproduction, l'outil de modélisation a pleinement rempli son rôle explicatif. Il permet même de proposer des pistes pour de futurs projets scientifiques portant sur l'étude de la reproduction de *P. margaritifera* :

- (1) Ainsi les plans d'échantillonnage mensuels (*e.g.* Tranter, 1958 d, Thielley, 1993) sont à bannir dans ces milieux. Dans notre étude, nous avons augmenté la fréquence d'échantillonnage (prélèvement bimensuel), mais cette fréquence reste encore trop faible. Des études très fines (pluri-hebdomadaire) pendant 2 mois à différentes occasions dans l'année amèneront des résultats supplémentaires significatifs. Cependant, le coût de telles opérations, dû à l'éloignement des atolls, serait considérable. Une approche en laboratoire, avec un régime alimentaire adéquat, constitue un compromis satisfaisant.
- (2) La température n'a pas été intégrée au modèle, pourtant, en dehors des épisodes El Niño, les simulations du modèle sont satisfaisantes. Par conséquent, il apparaît que (1) la température a un rôle secondaire lors des années "normales", (2) la concentration en POM et PIM est le facteur le plus déterminant dans les phénomènes de gamétogenèse ou de régression. On rejoint ici les travaux réalisés sur *P. margaritifera* en Australie par Yukihiro *et al.* (1998a, 1998b, 1999). Ces auteurs ont, en effet, concentré leur effort sur

l'effet de la concentration particulaire de la matière en suspension en délaissant complètement, dans un premier temps, l'effet de la température.

- (3) D'une façon générale, émissions de gamètes et collectage ne sont pas forcément liés. Le recrutement est en effet une variable liée à l'environnement. Néanmoins, dans un milieu fermé et quasi-constant comme celui de Takapoto, la relation est probablement meilleure que dans des milieux variables. C'est probablement pourquoi les simulations d'émission de gamètes générées par le modèle sont en accord avec les données recueillies par enquête sur le collectage. L'effort à fournir pour améliorer le modèle en vue de prédire le collectage reste encore très important. Le suivi de la concentration des larves dans le milieu est certainement la meilleure solution à l'heure actuelle, pour prédire les périodes favorables à la pose des collecteurs.

A notre connaissance, ce modèle construit sur *P. margaritifera* constitue le premier modèle écophysiologique de croissance disponible chez un bivalve tropical. Inspiré des modèles établis pour des bivalves de région tempérées, e.g. *Crassostrea gigas* (Bacher *et al.*, 1991), *Dreissena polymorpha* (Schneider, 1992), *Mytilus edulis* (Van Haren & Kooijmann, 1993), *Ostrea edulis* (Haure, comm. pers.), le modèle construit ici sur *P. margaritifera* présente, en outre, trois originalités :

- (1) il connecte tous les compartiments du réseau trophique à la croissance du bivalve ;
- (2) il simule une reproduction de type opportuniste, *i.e.* sans phase de mise en réserve préliminaire ;
- (3) il reproduit la croissance de la coquille, mais aussi celle de la perle sur la base du "scope for growth".

Même si il mérite des améliorations, ce premier modèle obtenu sur *P. margaritifera* peut être qualifié de globalement valide et fiable. Par conséquent, son utilisation pratique peut être envisagée.

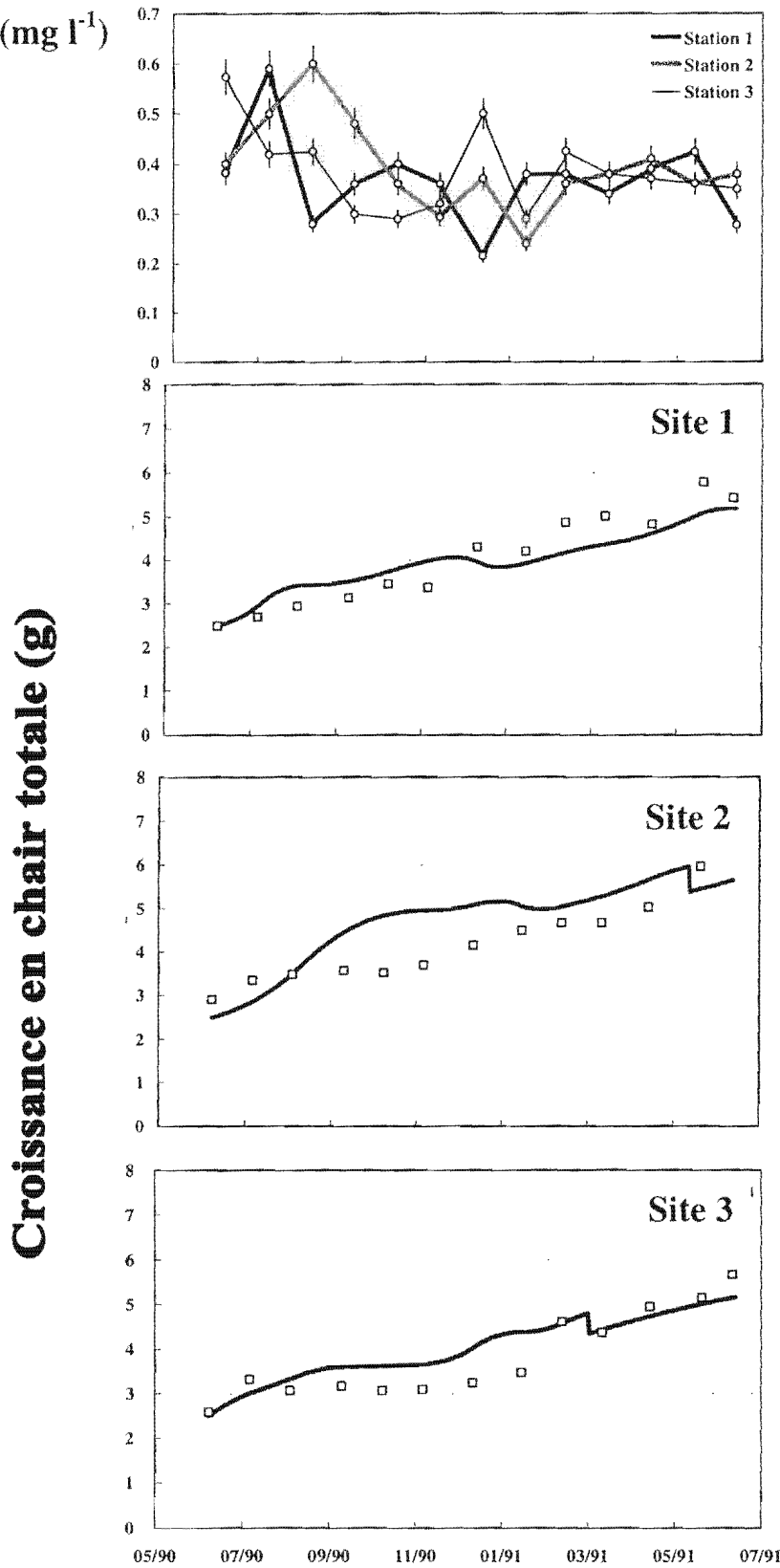


Figure 20 - Validation du modèle sur l'année 1990-91. Le premier graphique décrit les variables forcées (POM, mg l⁻¹). Les 3 graphiques suivants décrivent l'adéquation entre simulations (ligne noire) et observations (carré blanc) pour la croissance en chair totale en 3 sites différents.

4 APPLICATIONS DU MODÈLE

Une fois validé, ce modèle a pu être utilisé, et ce à 2 niveaux :

Sur un plan scientifique, il a permis non seulement de fédérer l'ensemble des travaux menés sur le milieu de vie et la physiologie de l'huître perlière, mais aussi (1) de comprendre le rôle de ce bivalve dans le réseau trophique, (2) de mieux percevoir sa stratégie de reproduction et (3) de quantifier à chaque pas de temps les flux générés par l'huître perlière.

Sur un plan pratique, il a fourni des éléments utiles à la profession mais aussi à l'administration en charge de la gestion des lagons.

4.1 Applications scientifiques

4.1.1 Comportement nutritionnel de *P. margaritifera*

Généralement, les fonctions physiologiques chez les bivalves sont étudiées séparément (*e.g.* Riisgard, 1988 ; Defossez & Daguzan, 1995 ; Bougrier *et al.*, 1995 ; Haure *et al.*, 1998 pour les plus récents) ou de façon plus synthétique en calculant des bilans de matière sur une période donnée (*e.g.* Stenton-Dozey & Brown, 1994 ; Iglesias *et al.*, 1996 ; Arifin & Bendell-Young, 1997 ; Bacon *et al.*, 1998 ; Yukihiro *et al.*, 1998a & 1998b, 1999 pour les plus récents). Mais rares sont les études qui intègrent, d'une façon quantitative, l'ensemble des résultats acquis sur la physiologie et le milieu de vie d'un bivalve. Généralement ces études se servent d'outils de modélisation (*e.g.* Bacher *et al.*, 1991 ; Schneider, 1992 ; Van Haren & Kooijmann, 1993 ; Barillé *et al.*, 1997b).

Le modèle développé ici a permis d'intégrer, ensemble, la plupart des lois physiologiques obtenues séparément sur l'huître perlière, mais aussi la plupart des résultats concernant le réseau trophique lagonaire. La validité du modèle permet, en retour, de confirmer la fiabilité de ces résultats et des conclusions qui en découlent. Ainsi, un fonctionnement global de l'huître perlière au sein du réseau trophique a pu être proposé.

Dans les lagons polynésiens, la concentration en matière particulaire disponible aux élevages est faible (*e.g.* Sournia & Ricard, 1976 ; Buestel *et al.*, 1995 ; Charpy *et al.*, 1997). De plus une majorité de cette matière est sous forme picoplanctonique (Charpy *et al.*, 1992 ; Charpy & Blanchot, 1996 ; Charpy & Blanchot, 1998). L'huître perlière n'étant pas adaptée à retenir efficacement ce picoplancton (Pouvreau *et al.*, 1999a), la disponibilité en nourriture dans ce milieu apparaît d'autant plus faible pour les élevages. Pourtant, l'huître perlière montrent paradoxalement des croissances rapides. Certains bivalves (*i.e.* les bénitiers) grandissent eux aussi assez rapidement dans ces mêmes milieux, et ce, grâce à leur symbiose avec des zooxanthelles (*e.g.* Klumpp & Lucas, 1994). En l'absence de cette symbiose, *P. margaritifera* a développé une autre stratégie : elle filtre de très grande quantité d'eau afin d'en extraire une quantité suffisante de nourriture pour satisfaire sa croissance. Si lors des premières expériences (Jonquière *et al.*, 1995), les résultats obtenus sur le taux de filtration paraissaient très élevés par rapport aux valeurs moyennes de la bibliographie, les nouvelles études engagées sur *P. margaritifera* (Pouvreau *et al.*, 1998a, Pouvreau *et al.*, 1999a & 1999b), mais aussi sur d'autres huîtres perlières (Addessi, 1999 ; Yukihiro *et al.*, 1998a, 1998b & 1999) ont confirmé cette adaptation originale des huîtres perlières à leur milieu oligotrophe.

Un autre résultat, tout à fait original, a été démontré : dans ces milieux pourtant oligotrophes, *P. margaritifera* produit des pseudofèces. Ces pseudofèces sont principalement constituées de matière minérale et apparaissent, par conséquent, comme un moyen pour *P. margaritifera*, d'enrichir en matière organique son bol alimentaire. Une très récente étude sur la même espèce en Australie confirme aussi cette particularité (Yukihira et al., 1999).

Enfin, le reste de la physiologie est assez banale : l'absorption, la respiration et l'excrétion sont dans la moyenne des valeurs rencontrées dans la bibliographie.

Cette stratégie trophique, démontrée d'un point de vue quantitatif par le modèle, permet d'expliquer, de façon satisfaisante, les rapides taux de croissance observés chez ce bivalve non symbiotique, malgré la pauvreté des eaux environnantes.

4.1.2 Croissance et stratégie de reproduction

Si la croissance a été globalement bien étudiée chez *P. margaritifera* (Sims, 1993 & 1994; Buestel *et al.*, 1995; Leduc, 1997; cette étude), les connaissances sur la reproduction restent, malgré trois travaux (Tranter, 1958d ; Thielley, 1993 ; Buestel *et al.*, 1995), assez confuses : aucun cycle précis de reproduction en Polynésie n'a pu être dégagé et l'effort de reproduction n'avait jamais été estimé jusqu'à l'étude de Gangnery (1997).

De plus, d'une façon générale, les modèles de croissance chez les bivalves intègrent difficilement la reproduction. Dans le cas d'un bivalve tropical, à notre connaissance, aucun modèle n'était jusqu'alors disponible. Si de nouvelles études sont nécessaires, ce modèle a permis d'éclaircir ou de confirmer différents aspects de la reproduction de l'huître perlière en Polynésie française.

Dans les lagons polynésiens, la température de l'eau descend rarement en dessous de 25°C (à l'exception de l'archipel des Gambiers) et par conséquent ce paramètre ne peut donc pas constituer un facteur limitant comme c'est le cas en milieux tempérés. La température n'a effectivement pas été incorporée dans le modèle, pourtant les variations du poids de la gonade ont été fidèlement reproduite par le modèle. Ainsi, plutôt que la température, la concentration en matière organique (POM) constitue, en fait, un facteur clé dans la gamétogenèse chez *P. margaritifera* en Polynésie. Ainsi en l'absence de réserve chez l'huître perlière, la gamétogenèse a lieu dès que la POM est suffisante ("scope for growth" positif) et à l'inverse, une succession de périodes défavorables ("scope for growth" négatif) entraîne un phénomène de régression. La stratégie de reproduction de *P. margaritifera* est donc opportuniste et se distingue des stratégies conservatrices développées par beaucoup de bivalves en milieu tempéré.

Le modèle a aussi permis de confirmer d'une façon quantitative que la gamétogenèse pouvait être extrêmement, rapide de l'ordre du mois, comme cela avait déjà été démontré chez d'autres bivalves en milieu tropical (*e.g.* Sphigel, 1989).

Enfin, l'absence de conditions limitantes dans le milieu favorise l'asynchronisme de la gamétogenèse chez l'huître perlière. Si, à chaque observation, généralement plus de 70% des individus sont dans des stades assez proches, une fraction présente toujours des stades différents, témoignant d'un certain asynchronisme. Le modèle ne tient pas compte de cette asynchronisme et concerne, en fait, un individu moyen. Ce phénomène d'asynchronisme ne pourra être abordé que par l'introduction de variabilité dans un futur modèle.

4.1.3 Bilan de carbone

Au delà de cette description qualitative de l'écophysiologie, le modèle peut aussi être utilisé pour calculer très précisément et de façon quantitative tous les flux générés par l'huître perlière, au cours de son cycle d'élevage et en fonction des variations du milieu.

Ainsi un bilan de carbone a pu être calculé pour chacun des groupes d'âges (1, 2 et 3 ans) à l'échelle annuelle. Pour un animal adulte (*i.e.* 3-4 ans), la consommation moyenne est de 27.7 g C an⁻¹. Plus de 40 % du carbone consommé est, ensuite, perdu par biodéposition, notamment sous la forme de fèces, les pseudofèces ne représentent en effet qu'une perte de 8 %. Dans ce bilan, l'excrétion est apparue négligeable (< 0.5 % du carbone consommé) et la respiration représente 37 %. Ainsi, sur l'ensemble du carbone consommé, seulement 14 % est incorporé dans les tissus. Enfin, sur ces 14 %, une partie (4%) est perdue lors des différentes émissions de gamètes au cours de l'année.

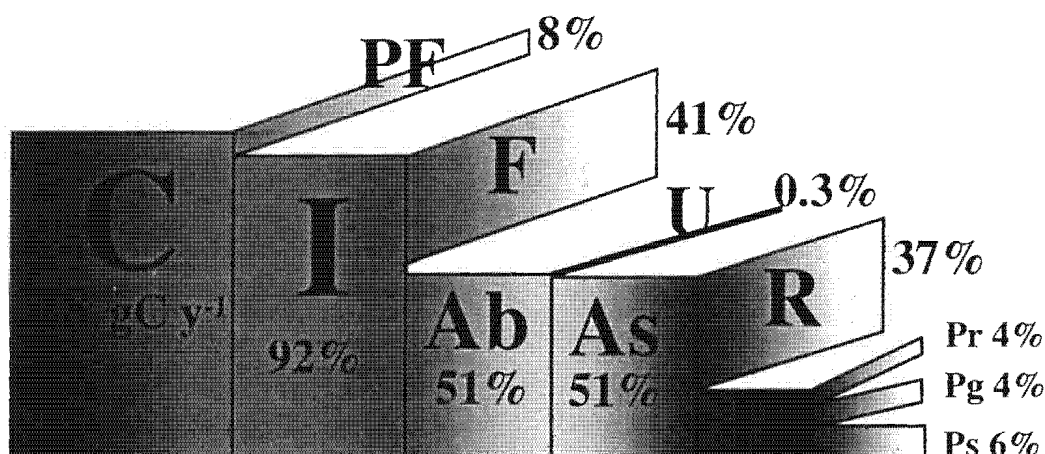


Figure 21 - Bilan en carbone (g C ind⁻¹ an⁻¹) pour une huître perlière de 3 ans. C = Consommation, PF = Pseudofaeces, I = Ingestion, F = Faeces, Ab = Absorption, U = Excretion, As = Assimilation, R = Respiration, P = Production, Pr = Production et émission de gamètes, Pg = Production somatique, Ps = Production de coquille.

De nombreuses études ont estimé des bilans de matière ou d'énergie chez les bivalves (Tableau 6), mais aucune ne s'est servie d'un modèle déterministe pour le calcul. L'estimation fournie par un modèle est, néanmoins, la meilleure estimation puisqu'elle correspond au bilan annuel calculé jour après jour en fonction des variations journalières du milieu. Par comparaison, avec les résultats sur les bilans disponibles dans la bibliographie, il s'avère que le bilan de *P. margaritifera* est dans la moyenne des valeurs couramment trouvées (Tableau 6).

Tableau 6 - Revue bibliographique sur les bilans énergétiques chez les mollusques. Le bilan calculé chez *P. margaritifera* est très proche du bilan moyen calculé à partir de ce tableau. Les valeurs sont exprimées en % et correspondent généralement à des individus âgés de 2 ans.

Espèces	PF+F	U	As	R	Pr	Pg	Ps	Références
Gastropodes								
<i>Haliotis tuberculata</i>	21.0	0.6	78.4	31.1	5.3	12.0	30.0	Peck <i>et al.</i> (1987)
<i>Patella vulgata</i>	59.0	-	41.0	31.0	5.3	12.0	30.0	Wright & Hartnoll (1981)
<i>Crepidulata fornicata</i>	45.0	-	55.0	48.0	1.6	4.6	0.8	Deslous-Paoli <i>et al.</i> (1983)
Bivalves								
<i>Mercenaria mercenaria</i>	58.7	12.4	28.9	18.6	4.7	5.6	-	Hibbert (1997)
<i>Venerupis corrugatus</i>	55.2	0.1	44.8	23.4		21.0*		Stenton-Dozey & Brown (1994)
<i>Scrobicularia plana</i>	39.3	-	60.6	41.9	6.0	12.7	-	Hugues (1970)
<i>Mytilus edulis</i>	47.5	-	52.5	46.0	-	4.5	2.0	Boromthanarat (1986)
"	30.0	-	-	57.0	-	-	-	Sukhotin (1992)
<i>Mytilus chilensis</i>	38.2	2.1	61.8	25.9	-	-	-	Navarro & Winter (1982)
<i>Patinopecten yessoensis</i>	34.6	-	65.4	43.6	4.9	21.8	-	Fuji & Hashizume (1974)
<i>Crassostrea gigas</i>	73.8	-	26.2	21.2	0.9	2.8	1.4	Deslous-Paoli & Héral (1984)
"	62.6	-	37.4	-	-	-	-	Soletchnik <i>et al.</i> (1996)
<i>Ostrea edulis</i>	30.7	-	69.3	29.0	5.5	6.4	-	Rodhouse (1979)
<i>Pinctada maxima</i>	42.5	1.8	57.5	17.2		38.3*		Yukuhira <i>et al.</i> (1998)
<i>Pinctada margaritifera</i>	49.0	1.7	51.0	19.7		29.4*		"
"	39.0	2.0	59.0	35.0	4.0	6.0	9.0	Pouvreau <i>et al.</i> (1998)
"	48.0	0.3	52.0	35.0	2.0	6.0	9.0	Cette étude
Moyenne globale	45.5	2.6	52.6	32.7	4.0	8.6	11.7	

4.2 Applications pratiques

4.2.1 Applications utiles aux perliculteurs

En fonction des variations du milieu, le modèle de croissance permet de simuler et de prédire :

- la croissance de l'huître perlière sur tout son cycle d'élevage ;
- la reproduction et le collectage ;
- la croissance et le temps de formation d'une perle.

Prédiction des performances de croissance

Connaissant l'évolution de la matière en suspension (PIM et POM), le modèle calcule la croissance journalière, mensuelle, ou annuelle de la coquille et de la chair d'une huître perlière en élevage. Il permet ainsi d'estimer les conditions optimales pour avoir une croissance maximale. A l'inverse, il peut prédire les performances de croissance en fonction d'une zone dans un lagon. Ce qui peut être utile en matière d'aménagement des zones conchylicoles.

La reproduction et le collectage

Le modèle simule la gamétogenèse et prédit les phénomènes d'émission de gamètes. Il a confirmé que (1) l'émission de gamètes peut avoir lieu pratiquement toute l'année grâce à une gamétogenèse très rapide (de l'ordre du mois) ; (2) une diminution, même très faible, pendant quelques semaines, de la POM suffit à entraîner des phénomènes de régression. Par exemple, le modèle a prédit pour l'année 1997-98 des émissions de gamètes en octobre, en décembre, en janvier, et en mai, et l'absence d'émissions pendant l'hiver austral. Or, ces résultats de simulation sont en accord avec les collectages observés à Takapoto (Prou *et al.*, 1999). Des travaux sont, néanmoins, encore nécessaires afin de rendre complètement valide cet aspect du modèle.

La croissance d'une perle

En faisant l'hypothèse que le dépôt de nacre sur le nucleus de la perle se fait à la même vitesse que celui sur la coquille de l'huître porteuse, le modèle calcule le temps nécessaire pour former une perle commercialisable (couche de nacre déposée > 1 mm). Ainsi, pour des huîtres perlières de 3-4 ans, et dans les conditions de nourriture du lagon de Takapoto, le temps nécessaire, prédit par le modèle, est de 16-18 mois. Ce temps simulé est très proche du temps réellement observé, ce qui valide le fonctionnement du modèle également sur cet aspect.

Or, quand l'huître perlière grandit, elle consacre proportionnellement de plus en plus d'énergie et de matière à la reproduction, et donc de moins en moins à la construction de nacre : par conséquent, le dépôt journalier de nacre décroît progressivement avec l'âge de l'huître perlière (Figure 22). Ainsi, en supposant qu'il soit possible de greffer une jeune huître perlière âgée de 1 an, le temps de la formation de la perle chuterait alors à moins de 8 mois, d'après le modèle. Dans la même optique, des huîtres perlières stériles (*e.g.* des huîtres

perlières triploïdes) consacraient pratiquement toute leur énergie à la croissance en chair, mais aussi en nacre : le temps de formation d'une perle deviendrait alors bien inférieur à 18 mois. Bien que des validations de terrain par des expériences ciblées sont à envisager, on constate ici que le modèle ouvre des voies en matière de projet de recherche à venir.

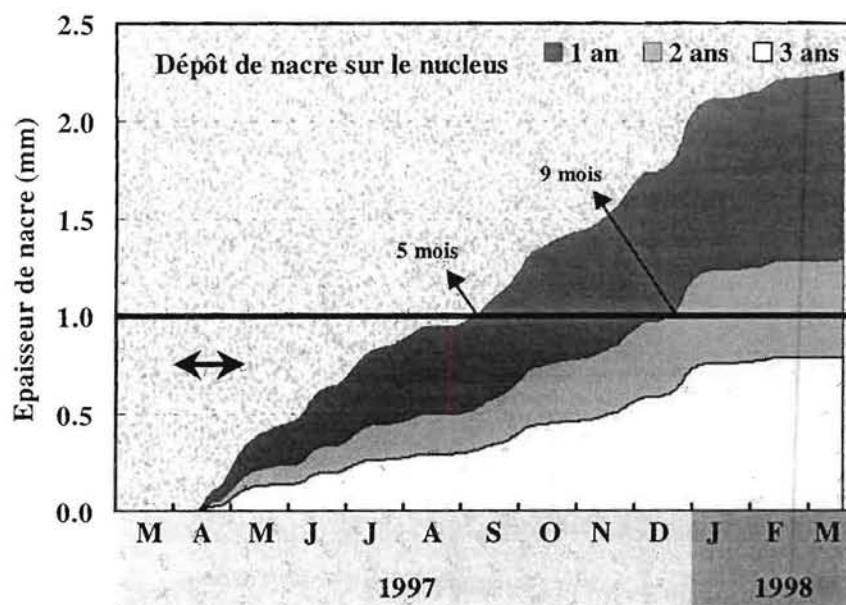


Figure 22 - Dépôt de nacre sur le noyau en fonction de l'âge de l'huître porteuse. La greffe « théorique » aurait eu lieu au début mars 97. Le temps de développement des cellules nacrées dans la poche perlière a été fixé à 1 mois. Dans ce cas, il faudrait 6 mois, chez une huître de 1 an pour obtenir une couche de 1 mm d'épaisseur, 10 mois chez une huître de 2 ans, et 17-18 mois chez une huître de 3 ans. Ces chiffres sont des simulations théoriques du modèle et méritent des validations de terrain.

4.2.2 Applications utiles à la gestion des lagons

Le modèle de croissance a aussi été utilisé pour des calculs de **capacité trophique**, à l'échelle locale (filières) et à l'échelle globale (lagon de Takapoto).

La capacité trophique : approche locale

A partir des résultats du modèle, la prise de nourriture d'une filière d'élevage a pu être évaluée. Or, en fonction de l'orientation du courant, l'activité de filtration d'une filière peut entraîner une diminution de la concentration en nourriture pour une filière juxtaposée (*e.g.* Fréchette *et al.*, 1989). Ainsi, dans le cas d'une zone d'élevage, des phénomènes de déplétion peuvent apparaître, et ce d'autant plus que les courants irriguant ces zones sont faibles (Figure 23). Dans notre étude, le modèle de croissance a été utilisé pour:

- (1) calculer la déplétion
- (2) évaluer le niveau à partir duquel cette déplétion avait des répercussions négatives sur la croissance.

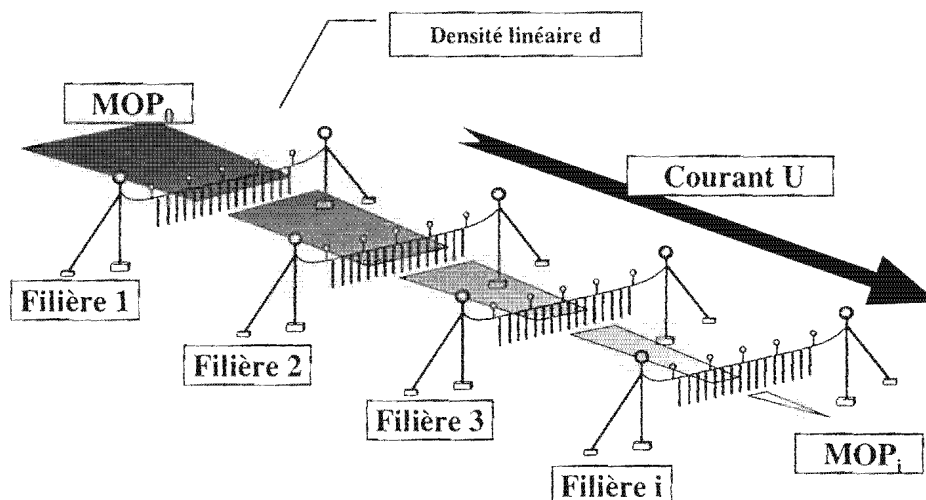


Figure 23 - Illustration des phénomènes de déplétion pouvant affecter les zones d'élevage d'huîtres perlières. La déplétion après la $i^{\text{ème}}$ filière ($D_i = MOP_i / MOP_0$) est une fonction du courant U et de la densité linéaire d sur chaque filière.

D'une façon générale, pour des déplétions supérieures à 20% , les effets suivants sont à prévoir dans les élevages :

- (1) diminution de la croissance en chair et en coquille ;
- (2) diminution du nombre d'émissions de gamètes par an ;
- (3) allongement du temps de formation d'une perle.

Or, à l'aide du modèle de croissance, des calculs de déplétion ont montré que, dans ces milieux oligotrophes, des déplétions supérieures à 20 % peuvent arriver très rapidement, et notamment dès que les courants lagunaires deviennent inférieurs à 1 cm s^{-1} (Figure 24).

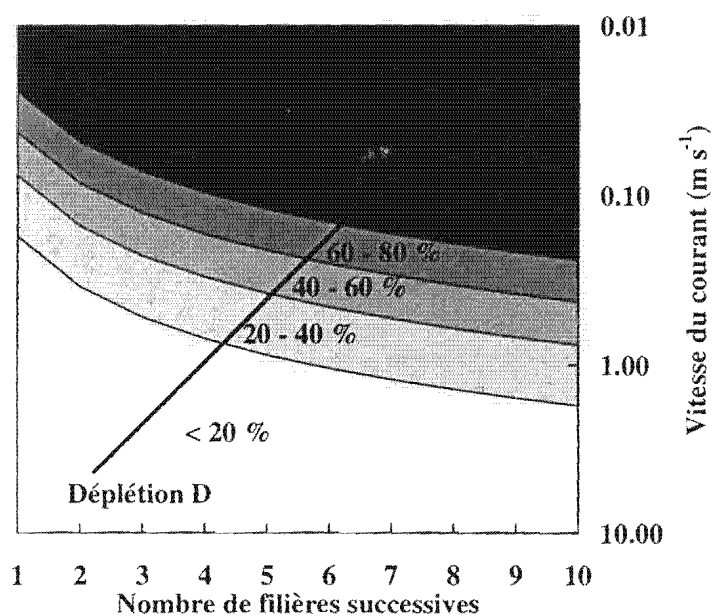


Figure 24 - Estimation du facteur de déplétion en fonction du nombre de filières juxtaposées dans une même zone d'élevage et de la vitesse du courant irriguant cette zone. Sur cette abaque, la densité linéaire par filière est fixée à 20 ind m^{-1} (valeurs moyennes rencontrées dans les élevages à l'heure actuelle).

Ces premières conclusions méritent d'être vérifiées sur le terrain par des expérimentations ciblées, néanmoins, il convient de conseiller de suivre les mesures suivantes :

1. Éviter les densités trop fortes sur les filières (collecteurs chargés, chapelets trop rapprochés), une densité de 20 individus par mètre linéaire de filière est conseillée. De même, l'élevage en panier-lanterne est peu recommandé.
2. Éviter de concentrer des filières surtout dans les zones peu renouvelées. Ainsi, les zones où les courants lagonaires sont souvent inférieurs à 1 cm s^{-1} sont à éviter.
3. Éviter la présence et empêcher le développement des compétiteurs sur les cordes et les structures d'élevage.

Le cas des mortalités de 1985

Ces mêmes calculs de déplétion ont été appliqués au système d'élevage couramment utilisé dans les années 80. A cette époque, le système de culture (*i.e.* la plate-forme, Figure 25) favorisait les fortes densités locales d'huîtres perlières.

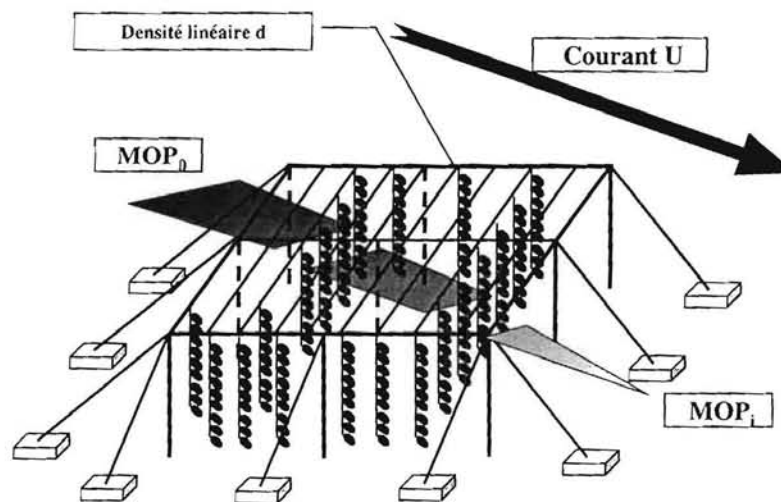


Figure 25 - Illustration des phénomènes de déplétion pouvant affecter les zones d'élevage d'huîtres perlières. Dans les années 1980, le système de culture était la plate-forme. La plate-forme faisant en moyenne 6 m de côté, les phénomènes de déplétion pouvaient déjà arriver au sein du même structure d'élevage, et ce en fonction du nombre de perche (ligne transversale) par plate-forme

En reprenant les mêmes calculs que précédemment, il est apparu que des déplétions supérieures à 20 % pouvaient arriver beaucoup plus fréquemment et ce, au sein d'une seule et même structure, comme le montre la Figure 26. Dans les cas où ces plates-formes se trouvaient concentrées sur des mêmes zones d'élevage, les phénomènes de déplétion prenaient alors beaucoup plus d'ampleur que dans les systèmes de filières utilisés à l'heure actuelle (Figure 24). Affaiblies périodiquement par plusieurs séries de carence dans la nourriture disponible, les élevages devaient à l'époque être plus sensibles aux maladies.

Ainsi, plutôt qu'un problème de dépassement de la capacité trophique à l'échelle globale, il semble plus probable que ce sont des phénomènes de déplétion au sein des structures d'élevage qui ont été responsables des mortalités observées en 1985.

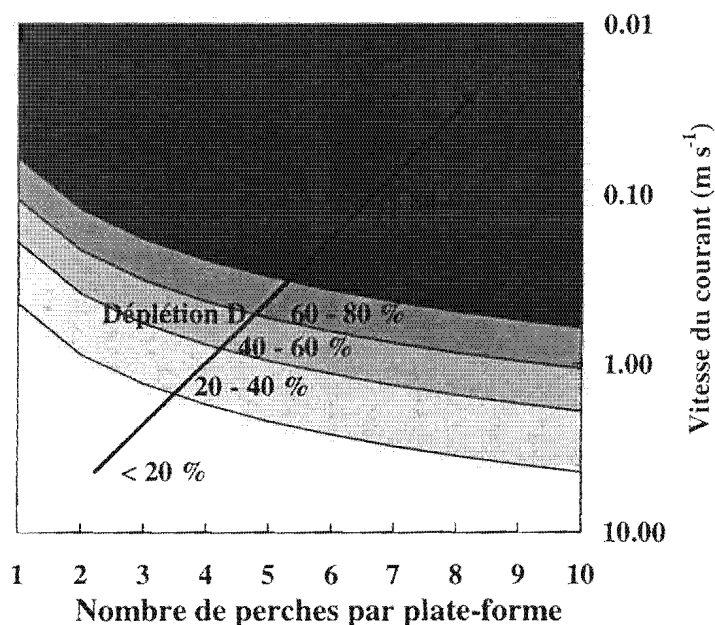


Figure 26 - Estimation du facteur de déplétion en fonction du nombre de perches par plate-forme et de la vitesse du courant irriguant cette zone. Sur cette abaque, la densité linéaire par perche est fixée à 20 ind m⁻¹ (par homogénéité avec le cas précédant).

La capacité trophique : approche globale

De récentes estimations de stocks (Prou *et al.*, 1999 ; Addessi 1997a ; Zanini 1995) ont permis d'évaluer l'importance de chacune des espèces de bivalves (naturelles ou cultivées) présentes dans l'écosystème lagunaire de Takapoto. En faisant l'hypothèse que la physiologie de la plupart des mollusques filtreurs de Takapoto est proche de celle de *P. margaritifera*, la consommation de chacune de ces populations a pu être estimée.

Le réseau trophique planctonique a été étudié au travers de différentes études (*e.g.* Sournia & Ricard, 1976 ; Renon, 1977 ; Blanchot *et al.*, 1989 ; Charpy & Charpy-Roubaud, 1990 ; Charpy *et al.*, 1992 ; 1994 ; Charpy, 1996 ; Vacelet *et al.*, 1996, Charpy *et al.*, 1997 ; Charpy & Blanchot, 1998 ; Loret, 1998 ; Niquil, 1998). L'ensemble de ces études a permis d'estimer la composition taxinomique de la matière en suspension et la production primaire planctonique moyennes dans ces milieux.

L'ensemble de tous ces résultats a permis de fournir une vision moyenne du fonctionnement de l'écosystème lagunaire de Takapoto (Figure 27). La consommation des stocks cultivés (huîtres perlières et bivalves compétiteurs associés) ne représente que 0.2 tCj⁻¹. Ce chiffre est très faible par comparaison à : (1) la production primaire (60 t C j⁻¹) et (2) la consommation des stocks naturels de bivalves (22 t C j⁻¹).

Il apparaît donc qu'à l'échelle du lagon, les stocks cultivés n'occupent, à l'heure actuelle, qu'une place négligeable dans l'écosystème lagonaire : la capacité trophique globale n'est donc *a priori* pas atteinte. Néanmoins, ceci ne doit pas faire oublier les problèmes de déplétion qui peuvent survenir à des échelles plus locales.

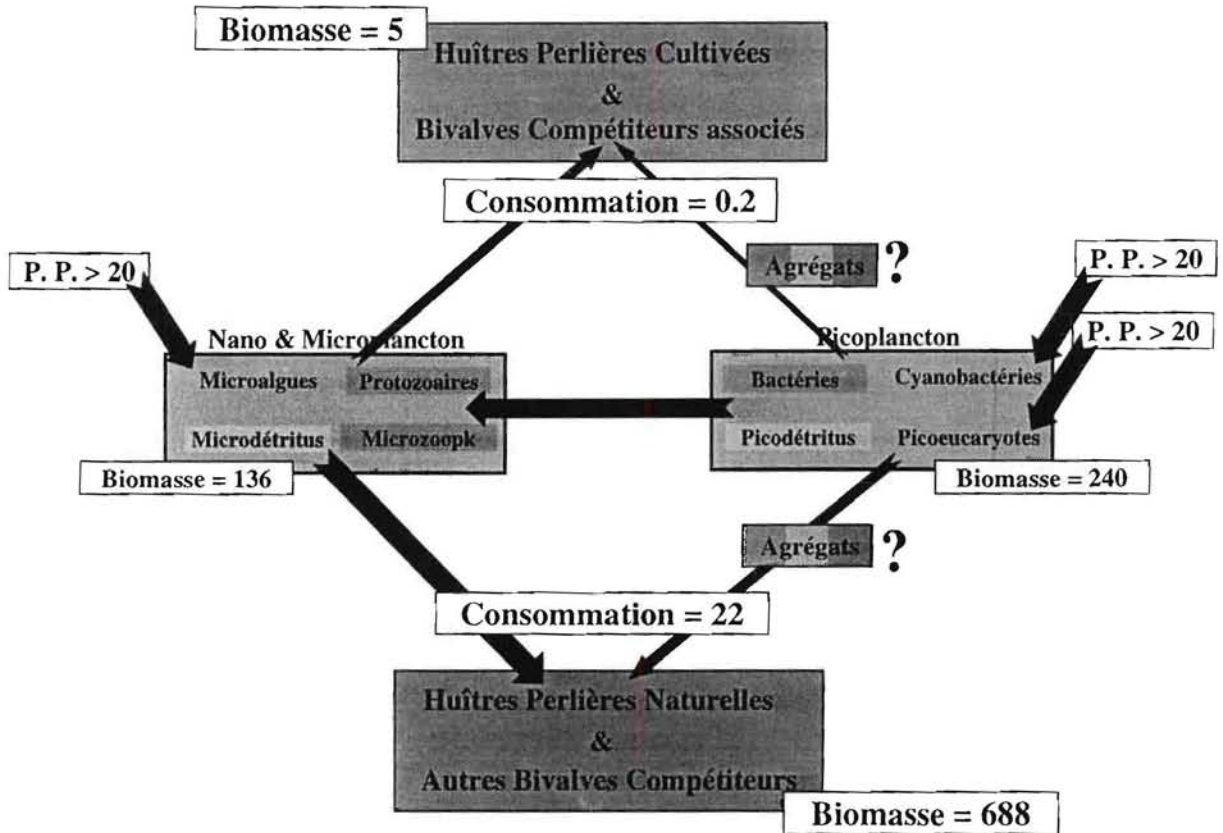


Figure 27 : Vision moyenne de l'écosystème lagonaire de Takapoto. Les biomasses sont exprimées en tonnes de carbone à l'échelle du lagon, et les flux (consommation et production primaire P.P.) en tonnes de carbone par jour.

4.3 Conclusion : perspectives du modèle

Le modèle de croissance développé sur *P. margaritifera* est assez prometteur aussi bien pour les scientifiques que pour les professionnels de la perliculture (administration et perliculteurs). Néanmoins, en tant que premier modèle de croissance chez un bivalve tropical, il nécessiterait des améliorations.

Tout d'abord, établi sur l'atoll de Takapoto, il convient de généraliser ce modèle aux autres atolls. Cette généralisation impose de tester, au préalable, les différentes fonctions physiologiques du modèle (CR, PF, F, R) dans des conditions de milieux plus variées (plus large gamme de matière en suspension et de température).

Les variables forçantes agissant sur le modèle sont actuellement la PIM et la POM. La POM est partitionnée selon un pourcentage fixe dans les différents compartiments taxinomiques du milieu en faisant l'hypothèse d'un réseau trophique à l'état d'équilibre. Si les systèmes lagunaires se prêtent bien à de telles hypothèses, un suivi plus détaillé de la matière en suspension permettrait certainement d'améliorer les sorties du modèle.

Si aucun modèle de croissance n'était jusqu'à lors disponible chez un bivalve tropical, l'intégration de la reproduction avec l'auto-déclenchement des émissions de gamètes constitue aussi un aspect relativement nouveau. Les résultats obtenus lors de la simulation de la reproduction sont assez encourageants et les prédictions des pics de collectage à partir de l'utilisation du modèle pourraient donc devenir envisageables.

Or, le collectage est le talon d'Achille de la profession : certains atolls, défavorables, ne collectent pas, et l'absence de saisonnalité peut rendre difficile les prévisions de collectage dans les atolls favorables. La prédiction du collectage à partir des données du milieu *via* l'utilisation du modèle serait donc très intéressante. Dans cet objectif, il conviendrait de réaliser tout un programme axé sur la reproduction, pour laquelle il reste à l'heure actuelle, malgré cette récente étude, encore beaucoup de travail à faire surtout sur les aspects quantitatifs.

Une dernière nouveauté du modèle réside dans la simulation de la croissance de la perle. Cet aspect du modèle est basé sur l'hypothèse que le dépôt de nacre sur le nucléus se fait à la même vitesse que celui sur la coquille. Or, les simulations du modèle sur temps de formation de la perle sont en complet accord avec les observations, ce qui valide l'hypothèse initiale. La simulation de la croissance en coquille de même que celle de la croissance en gonade repose sur la loi d'allocation de la matière. Cette loi revêt un caractère primordial dans le modèle. Or, elle a été estimée à partir d'une seule expérimentation réalisée en laboratoire. Il convient donc là aussi de valider plus fortement ce résultat.



CHAPITRE I :

**La matière particulaire
des eaux du lagon de Takapoto**

Ce chapitre a été proposé pour publication dans Oceanologica Acta

Soumis le 17 juillet 1998

Accepté le 20 mai 1999

RÉSUMÉ

Afin de connaître l'environnement hydrobiologique (nourriture disponible, température, salinité...) dans lequel se développent les huîtres perlières en élevage, un vaste plan d'échantillonnage a été mis au point en 1990 dans le lagon de Takapoto. Ce chapitre présente l'analyse de ces résultats en corrélation avec des paramètres météorologiques clés afin d'essayer de comprendre la dynamique de ce milieu lagonaire.

La matière particulaire en suspension dans l'eau (fraction minérale et organique, resp. PIM et POM, mg l⁻¹) retenue sur filtre GF/C, a été étudiée au cours d'un cycle annuel et sur

l'ensemble du lagon. L'échantillonnage mensuel de plusieurs paramètres représentatifs de la nourriture des bivalves a permis de confirmer et d'affiner les connaissances concernant l'hydrobiologie du lagon de cet atoll. L'étude de la variabilité de ces paramètres a montré, sur la période considérée (1990-1991), une remarquable stabilité spatiale du milieu. D'un point de vue temporel, il ressort que la variabilité saisonnière est

Paramètres mesurés	Moyenne annuelle (+/- IC)
<i>Température</i>	29 +/- 0,1 °C
<i>Salinité</i>	39,2 +/- 0,5 ‰
<i>Seston minéral (PIM)</i>	0,53 +/- 0,07 mg/l
<i>Seston organique (POM)</i>	0,35 +/- 0,03 mg/l
<i>Protéines</i>	32 +/- 1,6 µg/l
<i>Lipides</i>	24 +/- 1,2 µg/l
<i>Glucides</i>	21 +/- 1,1 µg/l
<i>Chlorophylle a</i>	0,28 +/- 0,03 µg/l
<i>Phéopigments</i>	0,13 +/- 0,01 µg/l
<i>Contenu énergétique (P,L,G)</i>	2,06 +/- 0,09 J/l

peu marquée, que la météorologie locale (vent, précipitations) influence les variations de court terme, et qu'un rythme nycthéméral affecte certains paramètres. En l'absence de grande variation les moyennes annuelles fournissent une bonne estimation du niveau des paramètres mesurés.

Compte tenu des critères habituels utilisés pour les mollusques bivalves, la capacité nutritive du milieu paraît peu importante : le contenu énergétique de l'eau relatif au matériel particulaire, avec une valeur moyenne de 2 J l⁻¹, est environ 10 fois plus faible que dans les zones tempérées. En revanche, les variations temporelles étant réduites, la nourriture particulaire est toujours disponible. Des premiers éléments en matière de capacité trophique sont fournis et montrent que les élevages jouent un rôle négligeable au sein de l'écosystème par rapport aux bivalves compétiteurs.

ABSTRACT

In order to understand the environment in which pearl oysters are cultivated, a large sampling scheme has been performed in 1990 in the Takapoto lagoon. This chapter analyses results of this sampling scheme in relation with meteorological data in order to give a better understanding of the lagoon dynamic.

Total particulate matter (TPM, mg l⁻¹), inorganic and organic particulate matter (PIM and POM mg l⁻¹) have been studied during one year and in the whole lagoon. Monthly sampling of

several parameters

representative of bivalve food confirm and precise knowledge on Takapoto lagoon hydrobiology.

Study of the variability of these parameters showed a remarkable spatial stability within the lagoon. Temporal variations showed low seasonal trend.

Local meteorology (wind, precipitation) had an influence on short term

variability. Night and day rhythm affected also some parameters. Because there is no great variation, annual means give a good estimation of measured parameters.

Carrying capacity appears to be low : energetic content of particulate material in waters is about 2 J l⁻¹, ten times lower than in temperate areas. On the opposite, seasonal effect is reduced and particulate food is always available. Preliminary results on carrying capacity are also given and show that cultivated pearl oysters play an insignificant role on the system in comparison with the bivalves trophic competitors population.

Measured parameters	Annual mean (+/- CI)
<i>Temperature</i>	29 +/- 0,1 °C
<i>Salinity</i>	39,2 +/- 0,5 ‰
<i>Particulate Inorganic matter (PIM)</i>	0,53 +/- 0,07 mg/l
<i>Particulate Organic matter (POM)</i>	0,35 +/- 0,03 mg/l
<i>Proteins</i>	32 +/- 1,6 µg/l
<i>Lipids</i>	24 +/- 1,2 µg/l
<i>Carbohydrates</i>	21 +/- 1,1 µg/l
<i>Chlorophyll a</i>	0,28 +/- 0,03 µg/l
<i>Phaeopigments</i>	0,13 +/- 0,01 µg/l
<i>Energy content of P,L,C</i>	2,06 +/- 0,09 J/l

INTRODUCTION

Au cours des quinze dernières années, la production de perles noires à partir de l'élevage de l'huître perlière à lèvres noires, *Pinctada margaritifera*, a pris une extension et une importance économique considérables en Polynésie Française. Avec une production annuelle d'environ 5,5 tonnes de perles en 1996, pour une valeur à l'exportation d'environ 840 millions de Francs et près de 8000 emplois directs, la perliculture est parvenue au deuxième rang des ressources du territoire après le tourisme. Ce rythme de développement entraînant un risque de surexploitation du milieu a mis en exergue la notion de capacité trophique des sites d'élevages. Afin d'étudier ce thème un programme pluridisciplinaire de recherche (le Programme Général de Recherche sur la Nacre) a été mis en œuvre en 1992 et l'atoll de Takapoto a été choisi comme site atelier pour y mener les travaux.

Les caractéristiques du milieu de cet atoll ont déjà été étudiées par les travaux de Sournia et Ricard (1976), Guérédrat et Rougerie (1978), Chevalier *et al.* (1979), Salvat et Richard (1985), Rougerie (1979, 1995). Sournia et Ricard (1976) mettent en évidence que le milieu est plus pauvre que l'océan en sels minéraux mais plus riche en phytoplancton. Ils montrent aussi la forte productivité du système benthique. S'ils observent une forte homogénéité spatiale des paramètres physico-chimiques, ils font en outre l'hypothèse de variations saisonnières et inter annuelles dans l'hydrobiologie du lagon sans toutefois la démontrer. Enfin, ces auteurs concluent que l'atoll de Takapoto fonctionne comme un système échangeant très peu avec l'extérieur. En revanche, Rougerie (1979, 1995) envisage la possibilité d'échanges entre le lagon et l'océan via la structure poreuse de la couronne récifale. Dans tous les cas, ces différents auteurs estiment le temps de résidence des masses d'eau à plusieurs années. Des travaux plus récents (Charpy *et al.*, 1992 ; Charpy et Blanchot, 1996 et 1998 ; Charpy, 1996) ont montré que le phytoplancton était dominé par des cyanobactéries du genre *Synechococcus* de petite taille (<1 μm), très abondantes (61 % de la biomasse phytoplanctonique totale) et très productives (55 % de la production primaire totale).

L'huître perlière *Pinctada margaritifera* est élevée au sein des eaux du lagon et les connaissances des relations entre ce bivalve et son milieu sont actuellement très fragmentaires. Les rares études concernant la nutrition de *Pinctada margaritifera* (Nasr, 1984; Alagarwami *et al.*, 1989) et celle d'autres espèces voisines comme *P.fucata* (Alagarwami *et*

al., 1983; Chellam, 1987) et *P. martensii* (Chang *et al.*, 1988) indiquent que, comme la plupart des bivalves, l'huître perlière est un organisme filtreur se nourrissant de particules en suspension dans l'eau et en particulier de phytoplancton. Une étude sur la disponibilité spatio-temporelle de la nourriture potentielle de l'huître perlière devait être entreprise. Le programme général de recherche sur la nacre (PGRN), créé en 1992, donnait l'opportunité d'effectuer un suivi du milieu sur un cycle annuel, sur l'ensemble du lagon. Buestel *et al.* (1993) présente une première analyse des données obtenues. Très synthétique, cette analyse ne traite que d'une partie des données, et n'approche pas les relations entre les paramètres hydrobiologiques et les conditions météorologiques. La présente étude reprend l'ensemble des données acquises, et les analyse en relation avec la météorologie afin de dégager les grandes sources de variations des paramètres hydrobiologiques susceptibles d'influencer les huîtres en élevage.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Site étudié et généralités sur le milieu hydrologique de l'atoll

L'atoll de Takapoto est situé dans la partie nord-ouest de l'archipel des Tuamotu, par 14°30' de latitude sud et 145°20' de longitude ouest, à environ 500 km dans le nord-est de Tahiti. Allongé selon un axe SW-NE, il est de forme elliptique. La partie émergée de la couronne récifale entoure un lagon de 18,7 km de long et 4,4 km de largeur moyenne, soit une surface d'environ 81,7 km². Il n'y a pas de passe mais la couronne récifale est interrompue par des chenaux peu profonds ou hoas (Chevalier *et al.*, 1979) qui ne permettent que des échanges d'eau limités avec l'océan. Le lagon a une profondeur moyenne de 23 mètres (Sournia et Ricard, 1976) avec un maximum à 55 m. Le volume d'eau est estimé entre 1,3 km³ (Sournia et Ricard, 1976) et 2,3 km³ (Yann Morel, Comm. Pers.). En considérant une entrée d'eau de 0,3 km³ par an au travers de hoas peu fonctionnels, Sournia et Ricard (1976) estiment à 4 ans le temps de résidence (temps moyen de séjour d'une masse d'eau venue de l'extérieur) et à 17 ans le temps de renouvellement quasi-total (99 %) du lagon.

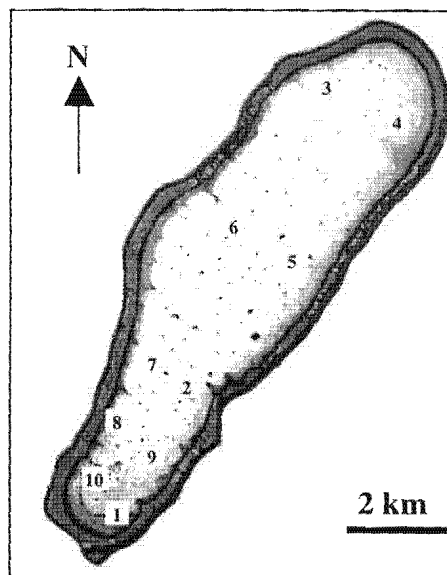


Figure 1 : Atoll de Takapoto et distribution spatiale des 10 sites de prélèvement.

Paramètres étudiés

L'estimation de la nourriture disponible pour les bivalves nécessite l'étude spatio-temporelle des paramètres caractérisant le mieux la matière particulaire accessible aux bivalves du milieu conchylicole considéré. Face aux manques de connaissances particulières concernant la nourriture des huîtres perlières sur le site de Takapoto, les paramètres étudiés sont les mêmes que ceux qui sont communément mesurés dans les études de capacité trophique concernant les bivalves en milieux tempérés (Héral *et al.*, 1983 b; Héral *et al.*, 1989). De même le choix de la porosité du filtre (GF/C de porosité nominale égale à 1,2 µm) a été fait en prenant en compte les caractéristiques courantes des branchies des bivalves (Mohlenberg & Riisgard, 1978 ; Bayne & Newell, 1983 ; Riisgard, 1988 ; Jorgensen, 1990).

Les paramètres mesurés sont au nombre de dix pour les caractéristiques de l'eau (huit paramètres concernent directement la matière en suspension, et deux le milieu hydrologique) et au nombre de cinq pour les conditions météorologiques globales:

- **Seston total** (noté **TPM**): il représente la totalité de la matière particulaire contenue dans l'eau et retenu sur le filtre. Il se décompose en **seston minéral** (ou matière inorganique particulaire, notée **PIM**) et **seston organique** (ou matière organique particulaire, notée **POM**).
- **Protéines, lipides et glucides particuliers** : leur somme, une fois convertie en énergie, est considérée comme un bon indice de la totalité de nourriture *assimilable* par les mollusques (Widdows *et al.*, 1979).
- **Chlorophylle a** et **phéopigments**, qui reflètent l'abondance du phytoplancton. Ce dernier constitue habituellement l'une des principales sources de nourriture des bivalves.
- **Température de l'eau** et **salinité**, afin de connaître les caractéristiques physiques essentielles du milieu de vie des huîtres perlières.
- **Ensoleillement, précipitations, température de l'air, vent** (direction et force), **pression atmosphérique**, afin d'analyser l'influence des conditions météorologiques sur les paramètres hydrobiologiques (ces données sont issues des relevés de Météo-France effectués par la station automatique de Takarua, atoll voisin situé à 10 km de Takapoto).

D'autres études, menées en parallèle dans le cadre du PGRN, analysent, quant à elle, la composition taxinomique de la matière en suspension (bactéries, cyanobactéries, phytoplancton, protozoaires, zooplancton, détritiques). Il y sera fait appel dans la discussion.

Niveau moyen et variabilité des paramètres

Afin de dégager les grandes sources de variabilité et d'estimer au mieux la valeur moyenne des paramètres étudiés, différents plans d'échantillonnage complémentaires ont été menés. Il n'existait pas à notre connaissance de travaux réalisés sur une année et sur l'ensemble du lagon pour les paramètres présentés. Un premier plan d'échantillonnage, le plus complet, avait pour objectif de dégager les grandes sources de variabilité. Ce plan a été complété, d'une part par une approche spatiale plus fine (10 sites, Figure 1), et d'autre part par des suivis ponctuels d'une durée de 24 h.

Analyse des grandes sources de variabilité

Un plan d'échantillonnage *stratifié du second degré* (Scherrer, 1983) a été entrepris. Un jour par mois et pendant tous les mois (**strate**) d'octobre 1990 à septembre 1991, trois sites (**unités primaires**) très distants (Sites 1, 2 et 3; Figure 1) ont été suivis. Afin de prendre en compte une éventuelle variabilité journalière, cinq échantillons d'eau (**unités secondaires**) sont prélevés entre 6 et 18 heures selon un pas de temps de 3 heures à une profondeur équivalente pour les 3 sites (8 m pour le site 1 et 10m pour les sites 2 et 3). Comme il n'était pas possible d'échantillonner les 3 sites durant la même journée, leur échantillonnage a été réparti sur trois jours consécutifs.

Pour ce plan, l'ensemble des paramètres (15) cités précédemment a été suivi sur un an, 5 fois par jour et pendant 3 jours par mois, soit 180 observations. Cette matrice 15 x 180 a été analysée par la méthode de l'Analyse en Composante Principale Normée (ACP).

Cette approche qualitative a ensuite été complétée par une estimation de la moyenne annuelle et une description quantitative des tendances dégagées par l'ACP. L'estimateur de la moyenne annuelle et de sa variance sont les suivants :

$$\bar{\bar{y}} = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m \sum_{u=1}^k y_{iju}}{nmk}$$

$$Var(\bar{\bar{y}}) = \frac{\sum_{i=1}^n Var(\bar{y}_i)}{n^2}$$

Avec

$$Var(\bar{y}_i) = \frac{(1 - m/M) * \sum_{j=1}^m (\bar{y}_{ij} - \bar{\bar{y}}_i)^2}{m} + \frac{m(1 - k/K) * \sum_{j=1}^m \sum_{u=1}^k (y_{iju} - \bar{y}_{ij})^2}{mkM * m(k - 1)}$$

Avec:

n : Nombre de renouvellement (12 mois, strate) ;

m : Nombre de jours (unités primaires) échantillonnés dans un mois ;

k : Nombre de prélèvements effectués (unités secondaires) dans une journée ;

y_{iju} : Valeur du u^{ème} prélèvement de la j^{ème} journée du i^{ème} mois.

Etude de la variabilité spatiale

En l'absence de variations spatiales périodiques, l'échantillonnage systématique s'avère aussi efficace et plus pratique à réaliser que l'échantillonnage aléatoire simple. Le suivi spatial a donc été effectué en dix points du lagon répartis systématiquement sur sa surface (Figure 1). Pour rendre compte de la variabilité dans la colonne d'eau, deux niveaux de profondeur ont ensuite été choisis : le niveau 1 correspond à la profondeur d'élevage des huîtres (environ 10 mètres), le niveau 2 se situe à 3 mètres au dessus du fond (Tableau 1).

Tableau 1: Profondeur (m) des différents niveaux de prélèvement pour chaque site échantillonné. Les sites 1 et 10 ne sont pas assez profonds pour permettre un deuxième niveau d'échantillonnage.

Sites	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10
Niveau 1	8	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Niveau 2	-	17	26	22	24	37	28	26	24	-
Profondeur du site	10	20	30	25	27	40	30	30	26	13

La prospection de ces sites a été effectuée dans un temps minimum (de 6 à 11 heures du matin) afin d'éviter toute variabilité supplémentaire due à l'évolution journalière éventuelle des cycles biologiques. Cet échantillonnage a été réalisé une fois par mois, pendant 15 mois (juillet 1990 à septembre 1991) pour la température, la salinité, la teneur en protéines, lipides et glucides particuliers. Pendant les quatre derniers mois, la matière particulaire, la chlorophylle *a* et les phéopigments ont également été mesurés.

Il s'agit du même type de plan que précédemment, à savoir un plan stratifié (sur le mois) et du deuxième degré (10 sites et deux niveaux de profondeur). Pour chaque paramètre, une analyse de variance à trois critères de classification, mois, site et profondeur (*modèle aléatoire croisé à échantillons de même effectif*, Dagnelie 1975) permet d'analyser conjointement la variabilité saisonnière et spatiale (horizontale et verticale). L'ensemble des résultats de chaque analyse de variance est synthétisé dans un tableau général reprenant les différents paramètres et les différents niveaux.

Etude de la variabilité nycthémérale

Pour étudier l'ampleur des variations nycthémérales et détecter la présence de rythmes éventuels, un *échantillonnage systématique à différentes occasions* a été réalisé selon un pas de temps de 3 heures et sur une période de 24 heures. En pratique, les prélèvements effectués lors de l'échantillonnage analysant les grandes sources de variabilité ont été occasionnellement complétés de manière à couvrir un cycle de 24 heures. Ce fut le cas pour un jour en janvier (site 1 à 8m), un autre en février (site 2 à 10m) et un dernier en mars 1991 (site 3 à 10m). Tous les paramètres ont été pris en compte à cette occasion.

Techniques de mesure

Prélèvements et filtration

La *température* et la *salinité* sont mesurées respectivement au thermomètre à mercure au dixième de degré et au réfractomètre à 0,25 pour mille près.

Les prélèvements d'eau sont effectués par pompage. Le volume prélevé est fonction du paramètre étudié et du type d'échantillonnage (aspect pratique lié au transport des échantillons en glacières). L'oligotrophie du milieu impose la filtration de volumes d'eau importants pour correspondre à la sensibilité des méthodes de pesée ou dosages.

- TPM, PIM, POM : 4 l en général et 3 l lors de la prospection spatiale des 10 sites.
- Protéines : 6 l
- Lipides et glucides : 4 l
- Chlorophylle *a* et phéopigments : 1 l

Sur le site de prélèvement, la pompe est réglée au minimum de son débit, environ 0,5 mètre cube par heure. L'eau pré-filtrée à 200 µm est conservée en glacière, en bidons de dix litres, puis au laboratoire, dans un réfrigérateur.

Après une homogénéisation soignée, les différents volumes nécessaires sont répartis dans des éprouvettes graduées et sont filtrés selon les modalités décrites par Aminot et Chaussepied (1983). Les filtres employés sont des filtres Whatman GF/C de 1,2 µm de rétention moyenne.

Protocoles d'analyse

Chlorophylle a et phéopigments

Les protocoles utilisés pour la mesure de la chlorophylle *a* sont issus de Aminot et Chaussepied (1983). Les dosages sont effectués au fluorimètre TURNER, après extraction à l'acétone à 90 % et étalonnage à partir de chlorophylle *a* pure du commerce. Quelques millilitres d'hydroxycarbonate de magnésium à 0,5 % sont placés sur le filtre avant la filtration

pour assurer une bonne conservation des échantillons. Les filtres sont conservés congelés à moins 18°C dans des tubes à hémolyse protégés de la lumière.

Matière en suspension

Les filtres GF/C pour la mesure du seston sont préalablement placés dans une nacelle d'aluminium, calcinés (une heure à 500 °C) puis rincés à l'eau distillée et séchés à l'étuve à 60 °C pendant une heure. Ils sont ensuite pré-pesés. Une fois le volume filtré, le filtre est rincé au formiate d'ammonium ou à l'eau distillée. Il est conservé dans une boîte de pétri dans un congélateur à -18°C. Après transport, le filtre est remis à l'étuve une heure à 60°C et pesé au dixième de mg près (détermination de **TPM**). Il est ensuite placé au four à 500°C pendant une heure pour la détermination du poids de matière minérale (**PIM**) et par différence du poids de matière organique (**POM**).

Protéines, glucides et lipides

Les filtres sont préalablement calcinés pendant une heure à 500°C. Ils sont conservés congelés à moins 18°C dans des tubes à hémolyse. Les protéines sont dosées par la méthode de Lowry *et al.* (1951) après extraction par la soude normale. Le résultat est exprimé en mg d'équivalent albumine de bœuf. Les lipides totaux extraits par un mélange de chloroforme et méthanol (Bligh & Dyer, 1959) sont analysés selon la technique de Marsh et Weinstein (1966). Le résultat est donné en mg d'équivalent tripalmitate. Les sucres sont déterminés par la méthode de Dubois *et al.* (1956) selon le protocole de Malara et Charra (1972). Les résultats sont exprimés en mg d'équivalent glucose. Ces différents paramètres sont convertis en énergie selon les coefficients suivants :

- Chlorophylle *a* : 2,8 J/μg (Héral *et al.*, 1983 b)
- Protéines : 23,64 J/mg (Brody, 1945)
- Glucides : 17,15 J/mg (Brody, 1945)
- Lipides : 39,5 J/mg (Brody, 1945)

RÉSULTATS

Données météorologiques globales sur la période d'étude

Les paramètres météorologiques pour l'ensemble de la période d'étude (octobre 1990 - septembre 1991) sont présentés sur les Figures 2 et 3. La température de l'air (Figure 2) montre une tendance saisonnière avec un minimum en août 1991 de 26.8 °C (+/- 0.1 SE) et un maximum en avril 1991 de 28.9 °C (+/- 0.05 SE). Les précipitations sont plus fortes de novembre à mai avec des cumuls mensuels supérieurs à 100 mm (excepté pour avril) et beaucoup plus faible de juin à octobre avec des cumuls mensuels toujours inférieurs à 100 mm (Figure 2). D'une façon générale les mois les plus ventés correspondent à l'hiver austral (de juin à octobre), à l'exception du mois de janvier 1991 (Figure 3). La moyenne mensuelle des vitesses de vent approche ou dépasse alors 6 m s⁻¹. La direction la plus fréquente est de dominante Est (alizés E-NE ou E-SE) mais un schéma saisonnier existe avec l'apparition des vents de dominante NW en été austral (lors du passage des systèmes dépressionnaires) et de dominante SE (« Mara'amu ») en hiver austral (Figure 3).

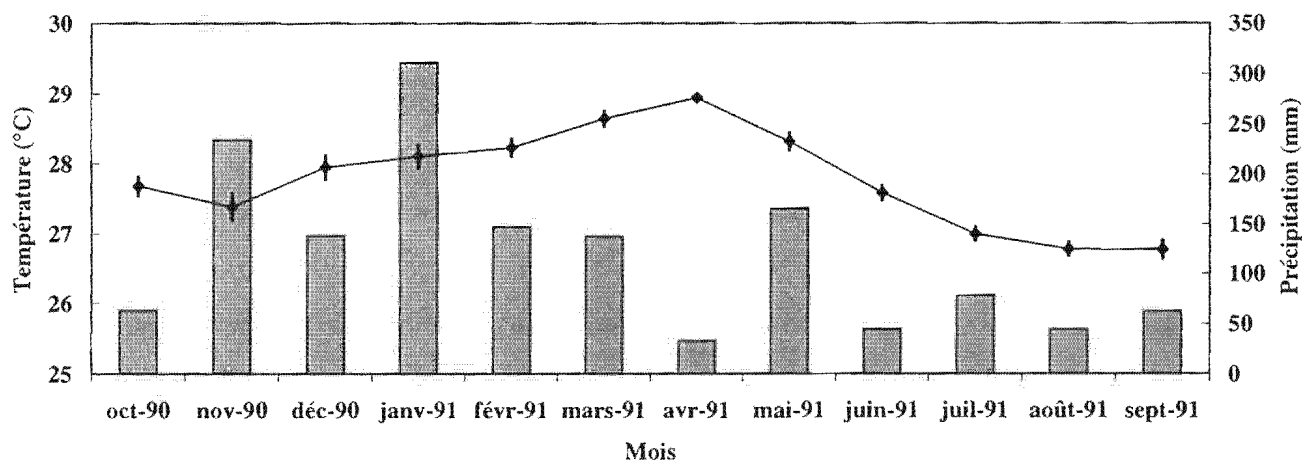


Figure 2 : Moyenne mensuelle (+/- SE) de la température de l'air (◆) et cumul mensuel des précipitations mesurés à Takarao (atoll voisin de Takapoto). Source Météo-France.

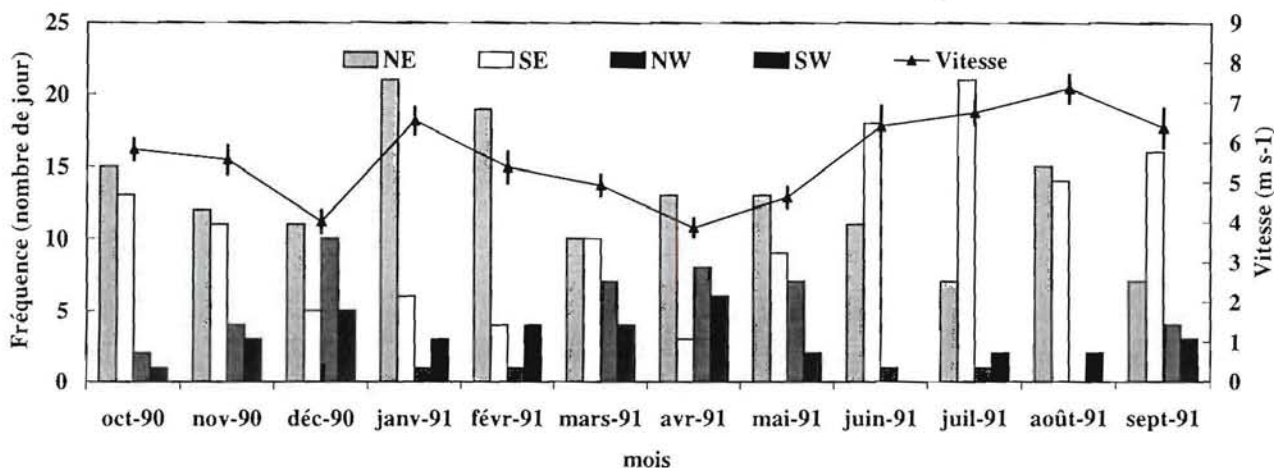


Figure 3 : Fréquences mensuelles des directions du vent et moyenne mensuelle (+/- SE) des vitesses de vent mesurées à Takarao (atoll voisin de Takapoto). Source Météo-France.

Analyse des grandes sources de variabilité

L'ACP réalisée sur la matrice des 15 paramètres x 180 observations a montré que les axes factoriels 1, 2 et 3 expliquaient respectivement 18,4 %, 17,9 % et 10,9% de la variabilité totale. D'une façon générale, la variabilité se trouve assez dispersée sur l'ensemble des axes. Les deux premiers axes synthétisent 36 % de la variabilité, il en est de même pour le plan factoriel 1-3. L'analyse de la projection des variables et du nuage des observations a révélé que seul le premier plan factoriel méritait une description détaillée. La projection des variables et des individus sur le plan factoriel 1-2 est présentée sur la Figure 4. Une analyse par cadran (I, II, III et IV) est effectuée.

Dans le **cadran I**, la projection des variables montre une forte proximité entre la matière minérale (**PIM**), la force et la direction du vent, la pression atmosphérique et de façon moindre la matière organique (**POM**). Ces variables sont diamétralement opposées à la variable température de l'eau. Les observations de ce cadran ont toutes été faites en hiver austral et plus précisément en juillet, août, septembre et octobre. Ainsi la matière minérale est plus élevée à cette période, saison pendant laquelle soufflent les vents les plus forts qui sont généralement des alizés (direction Est à Sud-Est). C'est aussi à cette saison que la température de l'eau est la plus faible. Cette période se caractérise aussi par des hautes pressions (conditions anticycloniques).

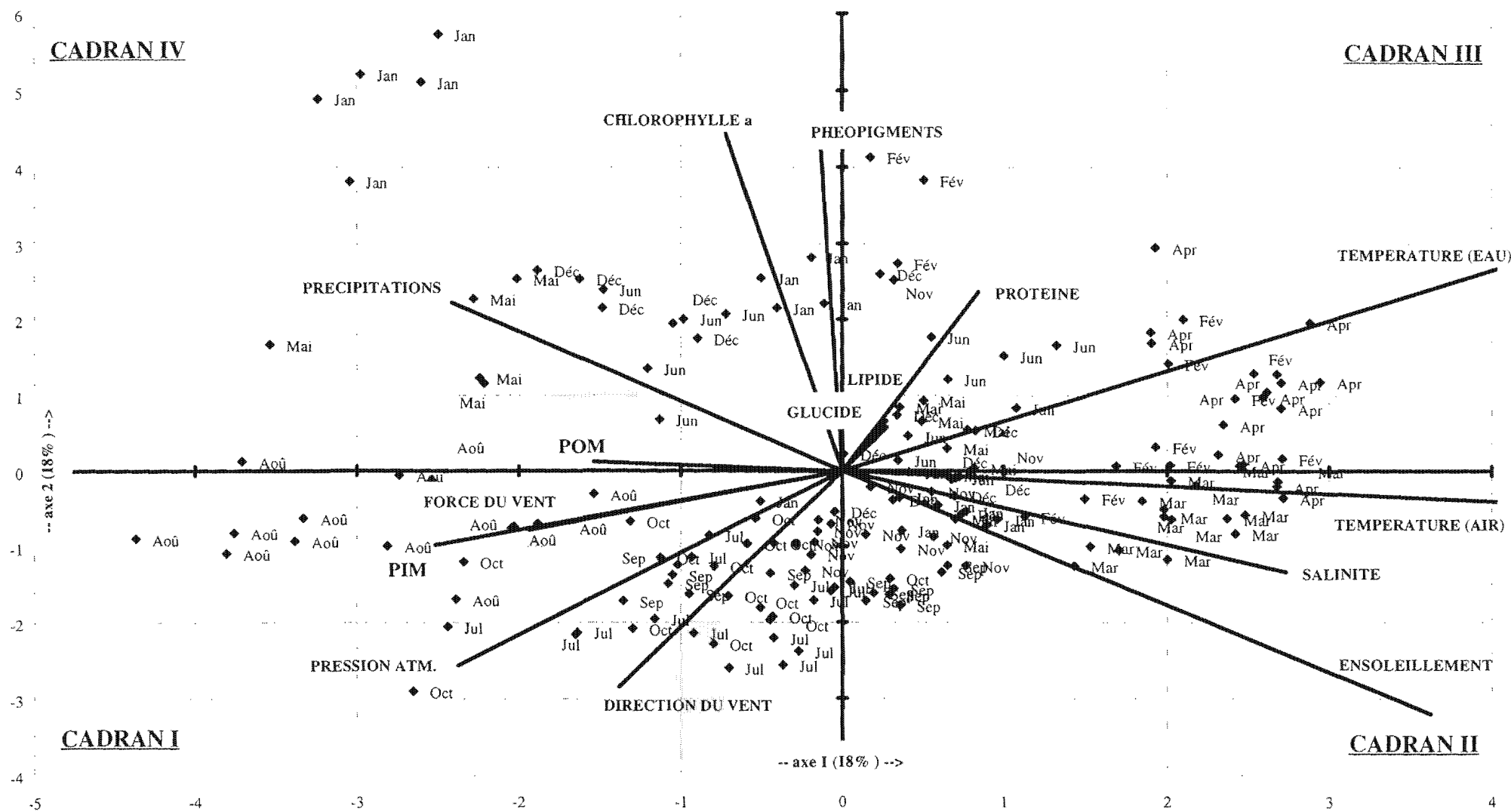


Figure 4: Plan factoriel 1-2 de l'ACP menée sur les 15 variables et les 180 observations. Chaque observation (◆) a été affectée d'un indicateur du mois de prélèvement.

Dans les **cadran II et III**, le nuage des variables montre une forte proximité entre l'ensoleillement, la température de l'air, la salinité de l'eau, la température de l'eau et la teneur en protéines (à un degré moindre). Ces variables sont diamétralement opposées à la variable précipitations. Les observations de ces cadrans sont constituées par des prélèvements réalisés en été austral et principalement février, mars et avril. Ainsi il ressort que les plus fortes salinités sont atteintes durant les mois les plus secs de l'été austral lorsque l'ensoleillement et les températures sont maximales (février, mars, avril). La teneur en protéines semble aussi plus élevée à cette période.

Le **cadran IV** regroupe principalement les mois de décembre, janvier et mai et les variables précipitations, chlorophylle *a*, phéopigments et dans une moindre mesure la variable matière organique (POM).

Seules les variables lipides et glucides et certaines observations des mois de novembre, mai et juin sont mal représentées sur ce premier plan factoriel. Cependant l'étude des plans factoriels ultérieurs n'apporte rien de plus.

Ainsi, l'interprétation du premier plan factoriel de cette ACP a permis de dégager un effet saisonnier net entre (1) l'hiver austral (juillet-octobre), période de hautes pressions caractérisée par des alizés forts entraînant une augmentation de la teneur en matière minérale (PIM) et un abaissement de la température de l'eau ; (2) la fin de l'été austral (février-avril) caractérisée par des salinités plus fortes et des températures élevées dues à un ensoleillement fort et des pluviométries plus faibles, la teneur en protéines semblent aussi plus fortes à cette période; (3) le début de l'été austral (décembre-janvier) dominé par les nuages et la pluie, où les teneurs en pigments chlorophylliens sont généralement un peu plus élevées.

Description détaillée par paramètre

Température

Les sites 1, 2 et 3 subissent de façon identique la même tendance saisonnière, source prédominante de variation de la température (Figure 6). L'amplitude annuelle de variation thermique est de 4°C, la température variant entre 26,5°C et 30,5°C. Le cycle annuel évident se décompose en une période relativement fraîche de juillet à septembre entre 26,5°C et 27,5°C (hiver austral) et une période chaude de décembre à avril entre 29,5°C et 30,5°C (été austral). Il en résulte une moyenne annuelle de la température de **29°C (+/- 0,09 IC)**.

Salinité

Il n'existe aucune différence entre les trois sites (Figure 6). Sur la période étudiée, la salinité varie de 38,5 à 40 ‰. Si aucun cycle précis ne peut être mis en évidence, il apparaît néanmoins que la salinité est la plus forte en mars et en avril, mois les plus chauds et les plus secs. La valeur moyenne annuelle est de **39,2 ‰ (+/- 0,5 IC)**.

Matière en suspension

Pour la fraction organique (POM) aucun cycle saisonnier ne peut être mise en évidence et aucun des sites ne se distingue des autres (Figure 6). Les valeurs de POM varient de façon chaotique entre 0,20 mg/l à 0,50 mg/l. En revanche, une tendance à la diminution de la matière minérale (PIM) en été austral (de janvier à avril) est constatée (Figure 6). Les valeurs proche de 0,30 mg/l en avril passent à plus de 0,80 mg /l en hiver austral avec une variante selon les sites puisque le site 3 présente des valeurs généralement moins élevées que celles des sites 1 et 2. Les moyennes annuelles sont **0,53 mg/l (+/- 0,07 IC)** pour PIM, **0,35 mg/l (+/- 0,03 IC)** pour POM.

Le contenu en matière organique représente en moyenne 50% de la TPM. Cependant OC varie assez fortement entre 20% et 80% (Figure 5). Il décroît légèrement quand TPM augmente, mais la régression linéaire est faiblement significative ($R^2=0.10$, Figure 5).

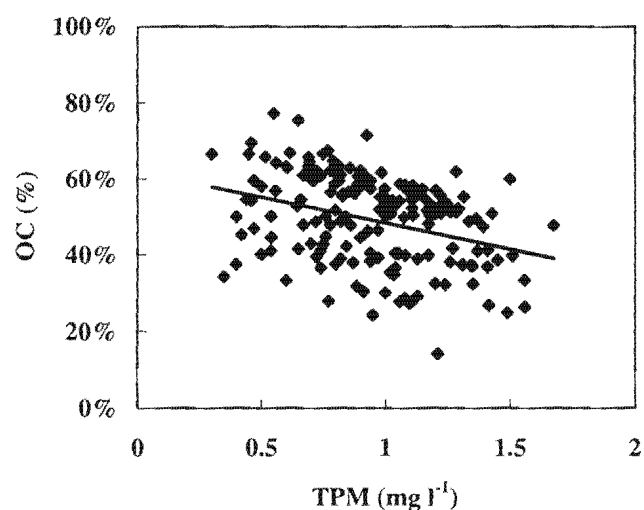


Figure 5 : Relation entre OC (%) et TPM (mg/l) pour la matière en suspension du lagon de Takapoto. ►

Chlorophylle a et phéopigments

Le niveau en chlorophylle *a* et en phéopigments atteint son maximum pendant l'été austral (plus particulièrement en janvier, février et avril). Si peu de différences apparaissent entre les trois sites, des décalages dans le temps semblent exister : le site 1 atteint son maximum de chlorophylle *a* en février alors que les sites 2 et 3 l'avait déjà atteint en janvier. Une estimation de la moyenne annuelle de ces deux paramètres donne **0,28 µg/l (+/- 0,03 IC)** pour la chlorophylle *a* et **0,13 µg/l (+/- 0,01 IC)** pour les phéopigments.

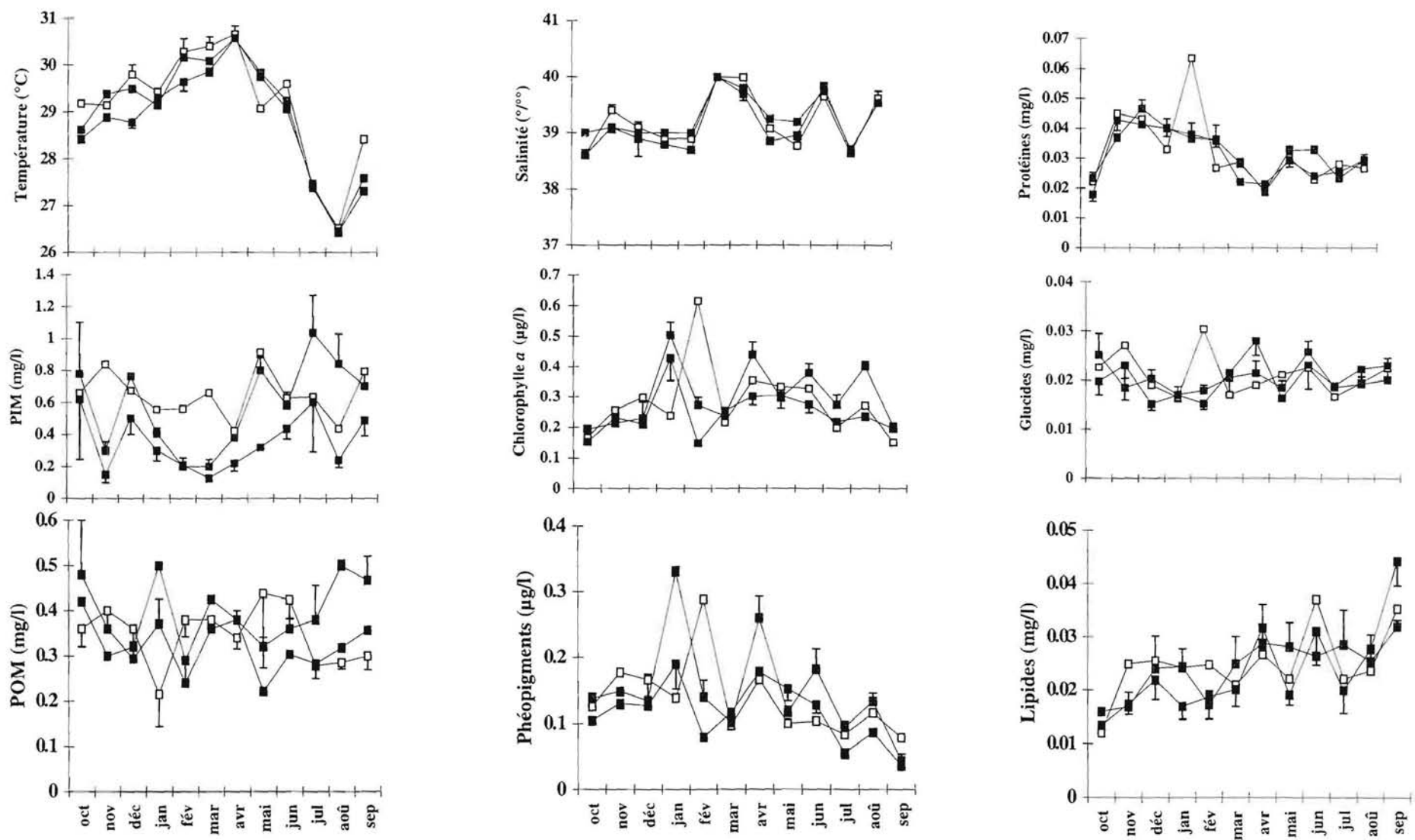


Figure 6 : Variations saisonnières de la température, de la salinité, de matière minéral (PIM), de la matière organique (POM), de la chlorophylle *a*, des phéopigments et des P,L,G pour chacun des trois sites (S1 en blanc, S2 en gris, et S3 en noir). Pour plus de clarté, les barres d'erreur (SE) n'apparaissent que pour deux des trois sites.

Protéines, lipides et glucides

Seule la teneur en protéines présente une tendance saisonnière nette : les valeurs obtenues en été austral (35 $\mu\text{g/l}$ +/- 3,5 IC) sont significativement différentes (ANOVA, facteur saison, $p < 0,05$) de celles de l'hiver austral (25 $\mu\text{g/l}$ +/- 2,5 IC). Pour les lipides et glucides, aucune tendance saisonnière n'a pu être extraite. L'estimation des moyennes annuelles de ces trois composants biochimiques est la suivante :

Protéines 32 $\mu\text{g/l}$ (+/- 1,6 IC)

Lipides 24 $\mu\text{g/l}$ (+/- 1,2 IC)

Glucides 21 $\mu\text{g/l}$ (+/- 1,1 IC)

Il convient de remarquer que la somme des constituants biochimiques ne représente que 80 $\mu\text{g/l}$, soit 22 % de la matière organique (POM=350 $\mu\text{g l}^{-1}$). Par conséquent une grande partie de la matière organique est réfractaire à ce type d'analyses biochimiques.

Le contenu énergétique de la matière en suspension dans l'eau a été calculé de deux manières différentes, soit en utilisant les conversions énergétiques des Protéines, Lipides, Glucides, soit en utilisant ceux des pigments chlorophylliens. Dans les deux cas, le contenu énergétique n'est qu'une combinaison linéaire des variables précédentes, les estimations du contenu énergétique moyen sont :

via les Protéines, lipides, glucides 2,06 J/l (+/- 0,09 IC) ;

via les Pigments chlorophylliens 1,18 J/l (+/- 0,12 IC)

La composante phytoplanctonique ne représente que la moitié du contenu énergétique global de la POM, qui lui même risque d'être sous estimé. Ceci indique l'existence d'au moins une autre composante importante dans la POM du lagon.

Analyses complémentaires

Echantillonnage spatial fin

Cet échantillonnage a été mené sur 10 sites. Pour l'ensemble des paramètres la différence inter-mois est significative ($p < 0,05$), alors que les différences spatiales, dues au site ou à la profondeur, sont plus occasionnelles (Tableau 2). Le mois constitue là aussi la plus grande source de variabilité pour les paramètres étudiés.

Tableau 2 : Tableau récapitulatif des ANOVA (Mois / Site / Profondeur) pour chacun des paramètres. Le premier chiffre indique la somme des carrés des écarts, le chiffre entre parenthèse correspond au nombre de degré de liberté, le chiffre en italique correspond au seuil de signification.

Paramètres	Facteur Mois	Facteur Site	Facteur Profondeur	SC Résiduelle
<i>Température</i>	330.15 (12) <i>0.00</i>	1.60 (9) <i>0.04</i>	0.81 (1) <i>0.00</i>	18.95 (211)
<i>Salinité</i>	54.69 (13) <i>0.00</i>	1.45 (9) <i>0.10</i>	0.004 (1) <i>0.84</i>	21.12 (218)
<i>Seston minéral</i>	2.63 (3) <i>0.03</i>	3.54 (9) <i>0.18</i>	0.003 (1) <i>0.91</i>	14.84 (55)
<i>Seston organique</i>	0.65 (3) <i>0.00</i>	0.20 (9) <i>0.83</i>	0.01 (1) <i>0.59</i>	2.26 (55)
<i>Chlorophylle a</i>	0.34 (4) <i>0.00</i>	0.06 (9) <i>0.14</i>	0.18 (1) <i>0.04</i>	0.30 (71)
<i>Phéopigments</i>	0.14 (4) <i>0.00</i>	0.01 (9) <i>0.38</i>	0.01 (1) <i>0.02</i>	0.09 (71)
<i>Glucides</i>	4635.72 (14) <i>0.00</i>	899.87 (9) <i>0.03</i>	242.87 (1) <i>0.02</i>	11858.56 (245)
<i>Lipides</i>	9903.13 (14) <i>0.00</i>	1495.12 (9) <i>0.00</i>	74.54 (1) <i>0.26</i>	14162.45 (245)
<i>Protéines</i>	13916.07 (14) <i>0.00</i>	677.60 (9) <i>0.20</i>	48.81 (1) <i>0.35</i>	13376.53 (245)

Les différences entre les deux niveaux de profondeur sont significatives ($p < 0,05$) pour la température, la chlorophylle a, les phéopigments et les glucides (Tableau 3). La température est très légèrement plus élevée (+ 0,1 °C) dans la couche de sub-surface qu'à proximité du fond. Les glucides présentent une concentration de 20,9 µg/l dans la couche superficielle contre 18,9 µg/l à 3 mètres au dessus du fond. A l'inverse la teneur en pigments chlorophylliens est plus élevée vers le fond (+ 0,05 µg/l). Dans tous les cas, ces différences sont extrêmement faibles.

Tableau 3 : Moyenne et intervalle de confiance en fonction de la profondeur des paramètres pour lesquels l'ANOVA a montré un effet significatif.

Paramètres	Moyenne à 8 m de la surface	Moyenne à 3 m au dessus du fond
Température	28.3 ° C (+/- 0.05)	28.2 ° C (+/- 0.05)
Chlorophylle a	0.25 µg/l (+/- 0.02)	0.28 µg/l (+/- 0.02)
Phéopigments	0.10 µg/l (+/- 0.01)	0.12 µg/l (+/- 0.01)
Glucides	20.9 µg/l (+/- 1.1)	18.9 µg/l (+/- 1.4)

Les différences entre les sites ne sont significatives que pour trois paramètres : la température, les glucides et les lipides. Les sites 1 et 10 présentent les températures les plus élevées (Figure 7). Ce résultat est à relier au fait que ce sont les sites dont la profondeur est la plus faible (Figure 7). Pour les glucides, les sites déficitaires sont ceux du sud de l'atoll (1, 10, 9, 8 et 2), alors que les sites du centre et du nord de l'atoll ont des valeurs légèrement plus fortes. Pour les lipides, seul le site 2 apparaît déficitaire (Figure 7). Ce site est le plus proche des « hoas » de Orapa, donc vraisemblablement soumis davantage à l'influence océanique. D'une façon générale ces différences spatiales, statistiquement significatives, sont très faibles.

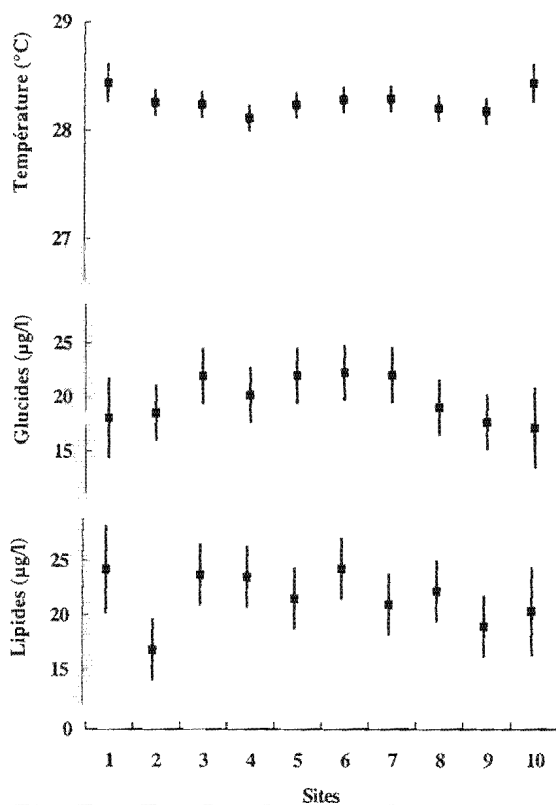


Figure 7 : Moyennes et intervalle de confiance de la température, des glucides, et des lipides en fonction du site (seuls paramètres dont les niveaux varient en fonction des sites).

Variation nycthémerale

Des variations nycthémerales évidentes ont été mesurées pour 4 paramètres : la température, la chlorophylle *a*, les lipides et les glucides (Figure 8). Les suivis de 24 heures montrent globalement le même schéma d'évolution : les niveaux des paramètres sont au minimum le matin à 6 h, et augmentent dans la journée pour atteindre leur maximum vers la fin de l'après-midi (15 h-18 h) puis redescendent lentement pour reprendre une valeur proche de celle de la veille à 6 h du matin.

Ainsi une augmentation journalière de la température de l'eau peut atteindre 0,7 °C entre 6 h et 14 h. La chlorophylle *a* augmente durant la journée jusque vers 18 h et diminue durant la nuit (en revanche les phéopigments ne suivent aucune tendance journalière particulière). La quantité moyenne de lipides augmente de 15 µg/l à 6 h à 35 µg/l à 18 h et la quantité moyenne de glucides avec une valeur minimale de 18 µg/l à 6 h atteint 23 µg/l à 16 h.

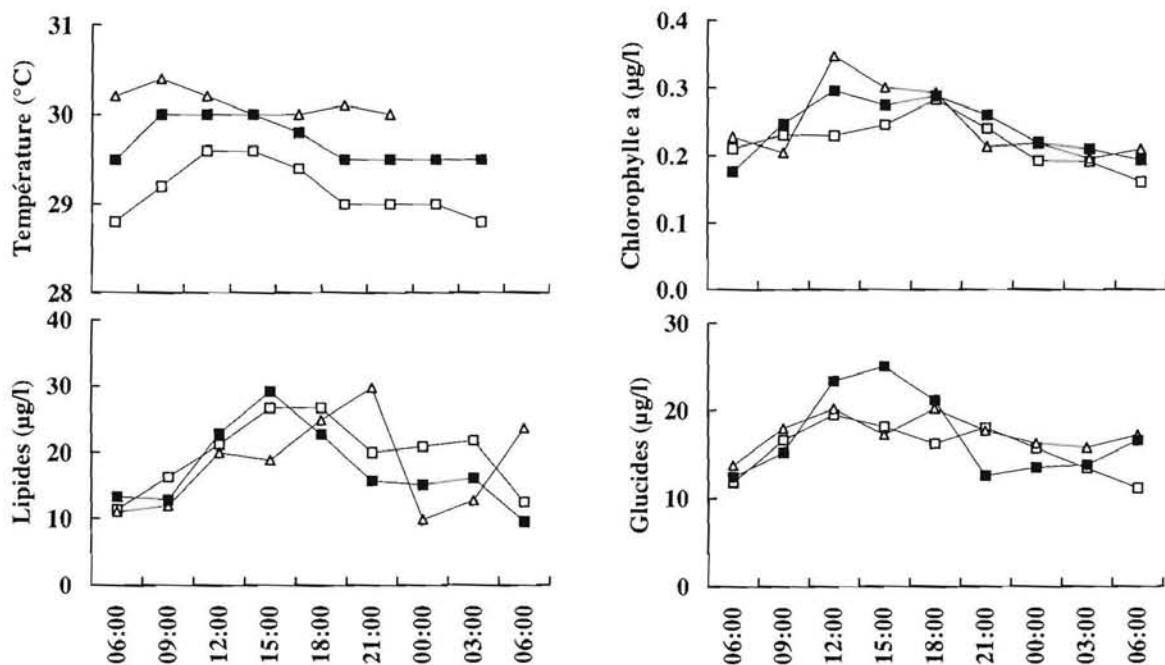


Figure 8 : Variations nycthémerales mesurées sur 4 paramètres lors de trois journées ensoleillées de l'été austral (10 janvier au site 1, 11 février au site 2 et 15 mars 1991 au site 3).

Influence des conditions météorologiques

L'analyse en composante principale a montré une corrélation entre la teneur en matière minérale et le vent. Une étude plus approfondie sur les sites 1, 2 et 3 confirme cette relation. La Figure 9 montre l'effet du site, l'effet de la direction du vent et de l'interaction (tous ces facteurs sont significatifs, ANOVA, $p < 0.05$) sur la concentration en matière minérale (PIM). Ainsi par vent de dominante nord, le site 1 présente les valeurs de PIM les plus élevées, alors que les sites 2 et 3 présentent des valeurs beaucoup plus faibles. Par vent de dominante SE (« Mara'amu ») la matière minérale diminue au site 1 alors qu'elle augmente pour les sites 2 et 3 par comparaison avec la situation précédente. En ne considérant qu'un seul site (Site 1) et les vents de dominante Nord (ceux qui ont le plus d'effet sur ce site) une relation positive et significative ($R^2 > 0,5$) a pu être établie entre la PIM et la vitesse du vent (Figure 9), alors que la POM reste totalement indépendante des conditions de vent ($R^2 = 0$).

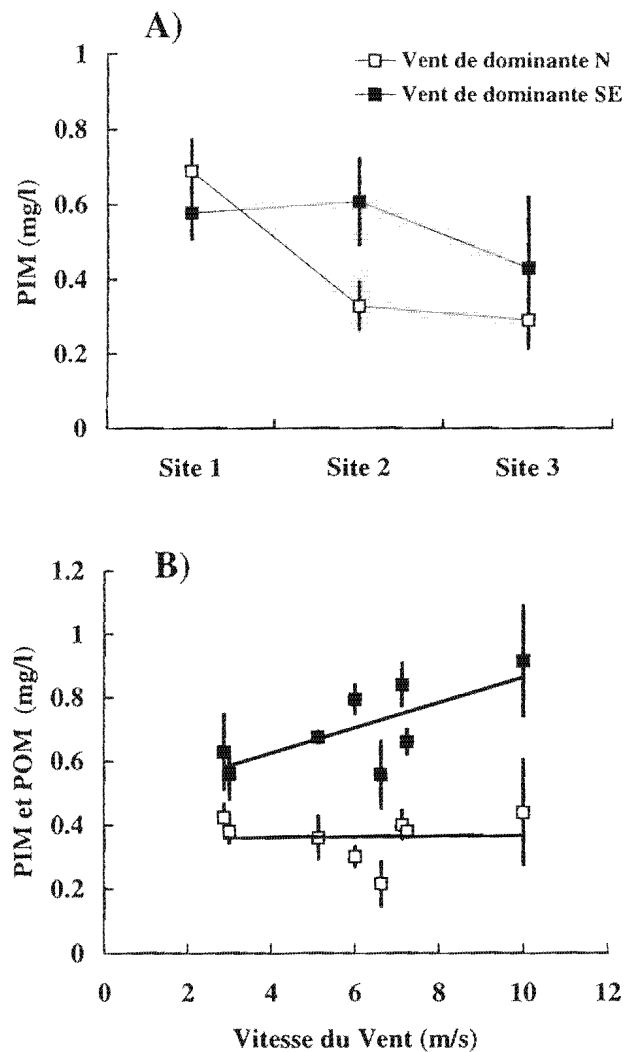


Figure 9 : A) Moyenne (+/- ES) pour trois sites (S1, S2 et S3) et en fonction de deux conditions de vent différentes. Dans les deux cas les vitesses de vent sont supérieures à 4 m/s ; B) Relation établie au site 1 pour des vents de dominante nord entre la vitesse du vent et la teneur en matière minérale (PIM, ■) et organique (POM, □).

DISCUSSION

Une saisonnalité restreinte, un rythme nyctéméral apparent

Une évolution cyclique de la température est mise en évidence, elle est tout à fait comparable à celle décrite par Rougerie (1979) lors de suivi en 1976 et 1977 où il constate un cycle annuel de la température de l'eau du lagon avec un minimum en août vers 26,5°C et un maximum en mars-avril vers 30°C. En 1977, il mesure une température moyenne annuelle de 28,2°C, alors que la moyenne sur notre année d'observation est de 29°C. Cet écart peut s'expliquer par des conditions météorologiques un peu différentes entre les deux années. Il apparaît aussi que la température de l'eau du lagon est totalement reliée à la température de l'air, mais l'amplitude de variation est plus forte pour l'eau que pour l'air, qui affiche une moyenne journalière maximum de 29°C seulement. Une tendance saisonnière se retrouve aussi pour la teneur en protéines, plus forte en saison chaude qu'en saison fraîche. Pour la chlorophylle *a*, cette étude montre l'existence d'un niveau plus élevée en saison chaude. Guérédrat & Rougerie (1978) constatent la même caractéristique et envisagent l'existence d'un cycle annuel pour ce paramètre. Cependant pour d'autres années d'étude (Charpy, 1996) ou pour d'autres lagons (Delesalle, 1990) aucune périodicité ou tendance saisonnière n'ont pu être mise en évidence. Si cette tendance saisonnière existe réellement, elle reste néanmoins de faible amplitude. A des degrés moindre la salinité et la matière minérale suivent elles aussi de légères tendances saisonnières, qui sont à relier aux variations des conditions météorologiques. Sur deux années d'observation, Rougerie (1979) mesure des variations de la salinité entre 37,6 ‰ et 41,2 ‰ qu'il relie lui aussi aux conditions météorologiques locales (précipitation - évapotranspiration) ainsi qu'aux entrées d'eau océanique par les hoas.

Aucune tendance saisonnière n'est mise en évidence pour les autres paramètres mesurés. Ainsi l'alternance des saisons n'a qu'une influence restreinte sur les cycles biologiques, et il n'apparaît pas de période déficitaire. Les élevages d'huîtres perlières ne semblent donc jamais confrontés à des périodes de raréfaction de la nourriture.

Un rythme nyctéméral de la température est observé. Sournia et Ricard (1976) constatent également une augmentation de 0,5°C entre des observations faites à 7 heures et à 14 heures. Par ailleurs, un cycle journalier a aussi été mis en évidence pour les teneurs en chlorophylle *a*, en glucides et en lipides. Ceci est à rapprocher des observations de Charpy *et al.* (1992) qui constatent une augmentation du nombre de cyanobactéries au cours de la journée. Ces augmentations seraient dues aux divisions des cellules du phytoplancton durant le jour. La consommation de ces cellules durant la nuit expliquerait le retour à un niveau plus bas le matin. Delesalle (1990) observe la même évolution, lors d'un suivi nyctéméral à Mataiva, : la chlorophylle *a* passe de 0,13 µg/l à 6 heures à 0,33 µg/l à 18 heures et décroît ensuite. Il fournit la même explication que Charpy *et al.* (1992), à savoir un « broutage nocturne » par le zooplancton. Ainsi des cycles journaliers rythment de façon non négligeable l'écosystème lagonaire.

Un milieu très homogène sur un bilan annuel, mais l'existence de stratifications spatio-temporelles ponctuelles

En ce qui concerne la température, nos résultats confirment l'isotropie constatée en août 1975 (Sournia & Ricard, 1976). Il apparaît donc qu'à l'échelle annuelle, aucune différence spatiale n'existe pour la température. Les valeurs de chlorophylle *a* données par Sournia & Ricard (1976) durant l'hiver austral 1975 (variation de 0,14 à 0,46 µg/l) s'inscrivent dans la gamme trouvée ici. En revanche, sur un bilan annuel, nous n'avons pas mis en évidence de différence spatiale comme signalée par ces auteurs. Leur étude n'a porté que sur une courte période (une semaine en août 1975). Des études plus longues dans les lagons de Moorea, Matavai, et Moruroa (Delesalle, 1990) mettent en évidence des différences spatiales, mais ces lagons sont ouverts, les entrées océaniques jouant un rôle important.

Seul un léger gradient de la matière minérale semble exister entre l'extrémité NE et l'extrémité SW du lagon. Ce gradient est à relier aux conditions de vent. Puisque ce vent est très généralement de secteur E-NE, l'extrémité SW de l'atoll est plus souvent exposée aux phénomènes de remise en suspension. Ce schéma n'est plus valide quand les alizés de SE (Mara'amu) de l'hiver se mettent à souffler.

Les mesures d'oxygène (Rougerie, 1979) montrent une parfaite oxygénation de l'ensemble du lagon : de 5,7 à 7,0 ml/l en surface, l'oxygène ne descend pas en dessous de 4,8 ml/l au niveau du fond. Une telle homogénéité implique aussi l'existence de processus de mélange. Parce que les arrivées d'eau par les hoas et à travers la couronne récifale sont négligeables, seul le vent peut être à l'origine d'une dynamique lagonaire à Takapoto. Rougerie (1979) met en évidence une circulation interne due au vent. Bien que très faible, cette circulation générale est à l'origine d'un lent brassage des eaux du lagon et de leur homogénéisation.

Il convient donc de retenir que pour la plupart des paramètres étudiés et sur un bilan annuel, les différences spatiales sont très restreintes (aussi bien horizontalement que verticalement). Ainsi l'absence de passe, ou de fortes entrées d'eau océanique, fait du lagon de Takapoto un milieu particulièrement homogène. De temps à autres, des gradients localisés peuvent apparaître, responsable d'un bruit de fond à l'échelle annuelle, mais le lent brassage réalisé par les faibles courants lagonaires (Rougerie, 1979) réajuste périodiquement les niveaux. Il s'avère donc que les élevages sont globalement toujours soumis aux mêmes conditions de nourriture au sein du lagon de Takapoto.

L'influence des conditions météorologiques dans les variations à court terme

Notre étude a mis en évidence une relation directe entre le vent et le niveau en matière minérale. Ceci traduit l'existence d'un phénomène de remise en suspension dû au vent. Ce phénomène a été mesuré au site 1 (8 m de profondeur), mais aussi au site 2 (17 m de profondeur). Ainsi ces phénomènes de remise en suspension qui modifient le contenu et la qualité du seston peuvent affecter une large partie de la masse lagonaire (les zones de 20 m de profondeur ou moins représentent plus de 40 % de la surface du lagon). Dans un milieu où la matière particulaire représente environ 1 mg/l, l'apport par remise en suspension peut jouer un rôle important. Cette étude ne met en évidence qu'une modification de la teneur en matière minérale, cependant Charpy (1996) montre à Takapoto qu'une stratification sur la chlorophylle *a* existe en période de calme mais disparaît dès que le vent souffle. Charpy *et al.* (1997) observent aussi que le vent entraîne la remise en suspension de matière organique d'origine benthique et Torréton et Dufour (1997) montrent l'existence d'une corrélation positive entre le vent et l'abondance en bactéries. Arfi et Bouvy (1995) et Arfi *et al.* (1993) travaillant sur un autre milieu lagonaire tropical ont montré que la remise en suspension due au vent pouvait modifier complètement le réseau trophique de ce milieu.

Magnier et Wauthy (1976) montrent, pour la température, un gradient faible mais significatif du NE vers le SW en décembre 1974. Cette situation faisant suite à une période très pluvieuse et venteuse. Un an après, en novembre 1975, les mêmes auteurs constatent l'absence de stratification qu'ils relient à des conditions météorologiques relativement calmes. Ils montrent aussi l'influence des conditions météorologiques sur l'existence ou non d'une stratification haline.

Il apparaît donc que les conditions météorologiques jouent un rôle déterminant dans les variations à court terme de la matière particulaire des eaux du lagon. Ces petites variations apparaissent comme un bruit de fond inexplicable lors d'un bilan annuel. Par ailleurs des conditions particulières (longue période de calme, fortes précipitations...) risquent d'avoir des répercussions à court terme non négligeables sur le lagon.

La composition de la Matière Organique Particulaire (POM)

Cette étude s'est limitée à une quantification de la matière organique sans en donner la composition taxinomique. D'une façon générale, cette matière en suspension regroupe les cyanobactéries, les bactéries, les micro-algues et les protozoaires (protistes), le zooplancton, les agrégats ainsi que la matière détritique.

Les cyanobactéries présentes dans la colonne d'eau à Takapoto sont du genre *Synechococcus*. Charpy *et al.* (1992) mesurent, en juin 1991, une concentration de *Synechococcus* variant de 54 000 à 191 000 cellules/ml. Cette concentration augmente avec la profondeur et l'heure de la journée. Ils démontrent qu'elles ont toutes une taille inférieure à 3 μm et que 82 % d'entre elles sont inférieures à 1 μm . Des mesures plus récentes démontrent l'existence d'un organisme < 1 μm , le *Prochlorococcus*, dont l'abondance varie entre 10 000 et 50 000 cellules par ml (Charpy & Blanchot, 1996).

Des observations récentes montrent que les bactéries occupent une place importante en nombre, avec en moyenne 1,2 million de cellules par ml, mais qu'elles ne représentent qu'une faible biomasse et surtout une faible production, environ 10% de la production phytoplanctonique (Torréton et Dufour, 1996).

L'abondance en micro-algues, beaucoup plus faible, est d'environ 4000 cellules par ml (Charpy *et al.*, 1992). Mais cette concentration semble très variable, Sournia & Ricard (1976) donnent un intervalle de variation de 2 à 2000 cell./ml. Ces micro-algues ont toutes une taille supérieure à 2 μm . Quantitativement, il existe une nette dominance des dinoflagellés (> 50%).

La population algale est ensuite constituée par les coccolithophoridés (25%) puis les diatomées (Sournia et Ricard, 1976).

Si peu de données existent à l'heure actuelle sur le nano et micro-zooplancton (les protozoaires), le méso-zooplancton a été étudié par Renon (1977). La biomasse moyenne est de 47 à 61 mg/m³. Cette biomasse varie en fonction du rythme nyctéméral (elle passe en moyenne de 8 mg/m³, le jour, et 73 mg/m³ la nuit) et la profondeur. Elle est composée pour l'holoplancton de copépodes (notamment *Paracalanus parvus*, *Acartia fossae*, et *Calanopia minor*), d'appendiculaires, d'amphipodes, et de chaetognathes (*Sagitta oceania*) et pour le méroplancton de larves de poissons, de gastéropodes et de bivalves. On note la présence de méduses, le "kea kea" (*Linuche unguiculata*), entre décembre et avril. Elles peuvent épisodiquement se multiplier de façon très importante en formant de véritables "blooms" ou floraison (Sournia et Ricard, 1975 a). Cette composition du zooplancton lagonaire est très différente de celle observée par le même auteur dans les « hoa » et dans l'océan. Renon (1977) en conclut qu'il existe une forte indépendance entre l'écosystème lagonaire et l'écosystème océanique. Cependant cet auteur n'étudie pas le nanozooplancton, dont le rôle en tant qu'intermédiaire trophique entre les cyanobactéries, les bactéries et l'huître perlière est supposé.

La concentration en chlorophylle *a* reflète la biomasse en micro-algues et en partie la biomasse des cyanobactéries. Charpy *et al.* (1992) trouvent une valeur moyenne de 0,31 µg/l en juin 1991 qui est proche du résultat de 0,46 µg/l trouvé en août 1975 par Sournia et Ricard (1976) (Tableau 4). Les rapports P/B sont compris entre 1 et 2 selon les études. La biomasse phytoplanctonique est donc au minimum intégralement renouvelée en 1 journée. Ceci rejoint les observations sur les taux de croissance du phytoplancton dans les eaux tropicales oligotrophes (Furnas, 1991). Ainsi même si la teneur en MOP apparaît faible, les taux de renouvellement semblent forts.

Tableau 4 : Phytoplancton et production primaire dans le lagon de Takapoto.

Nature des particules	Référence	Dates des mesures	Abondance (Cell./ml)	Biomasse Chlo <i>a</i> (µg/l)	Biomasse C (µg/l)	Production (µgC/l/j)	P/B (j-1)
<i>Phytoplancton > 2 µm</i> (<i>Micro-algues</i>)	Sournia & Ricard (1975)	août-74	2	0,10	6	12,2	-2
	Sournia & Ricard (1976)	août-75	20-2000	0,46	27,6	4 - 31	-1
	Charpy <i>et al.</i> (1992)	juin-91	3700	0,10	6	13 - 16	-2
<i>Phytoplancton < 2 µm</i> (<i>Cyanobactéries</i>)	Charpy <i>et al.</i> (1992)	juin-91	135 000	0,21	17,2	19 - 24	-1

Comparaison avec d'autres milieux

Température

La température du lagon de Takapoto suit le même schéma d'évolution que celle de l'océan environnant, mais avec une amplitude plus élevée. Ceci s'explique par le confinement des eaux et l'absence de relation avec l'océan. Guérédrat et Rougerie (1978) mesurent pour l'eau océanique une amplitude de l'ordre de 2°C, entre un minimum à 27,2 °C en août 1976 et un maximum à 29,2 °C en janvier 1977. La température évolue de façon similaire dans d'autres lagons en tenant compte de leur degré d'ouverture : à Tahiti, Renon (1978) décrit une évolution de la température de 26°C en août à 30°C en février dans le lagon de Faa'a.

Salinité

Le lagon de Takapoto présente une salinité intermédiaire entre un atoll ouvert comme Rangiroa, où la salinité est de 35,9 ‰ (Gros *et al.*, 1980), c'est à dire celle de l'océan et un atoll fermé en voie de comblement comme Tairao, où Chevalier et Salvat (1976) mesurent une salinité de 43 ‰. Notons que le milieu océanique environnant Takapoto présente une salinité de 36 ‰ (Guérédrat & Rougerie, 1978). Une telle différence traduit bien le confinement du lagon de Takapoto vis à vis de l'océan. La salinité semble fluctuer entre 38 et 41 ‰ d'après les différentes données de la littérature (Magnier & Wauthy, 1976 ; Rougerie, 1979 ; Sournia & Ricard, 1976 ; la présente étude). Outre les problèmes d'étalonnage des appareils, ces fluctuations sont imputables aux variations de pluviométrie d'une année sur l'autre (Magnier & Wauthy, 1976).

TPM

Des différences existent avec les lagons d'îles hautes de Polynésie où Ricard & Rougerie (1980) trouvent une charge sestonique variant entre 2 et 10 mg/l dans le lagon de Port Phaeton à Tahiti, due à l'apport des rivières affluentes. Des mesures dans le lagon fermé de Scilly (Archipel de la Société) fournissent des valeurs de 6 à 14 mg/l (Ricard & Delessalle, 1981). Blanchot *et al.*, (1989) mesurent à Tikehau (atoll ouvert des Tuamotu) en avril 1986 une charge sestonique de 2 mg/l et montrent que 80 % des particules la constituant présentent une taille inférieure à 3 µm.

Chlorophylle a et phéopigments

En avril 1986, Blanchot *et al.* (1989) estiment une concentration moyenne de chlorophylle *a* de 0,25 µg/l dans l'atoll de Tikehau. Cette valeur est du même ordre de grandeur que celle de notre étude. Pourtant ces derniers utilisent des filtres Whatman GF/F. Il semblerait donc que notre technique de filtration associant filtres GF/C et hydroxycarbonate de magnésium soit équivalente. Dans cette même étude, il est montré que 90 % de la chlorophylle *a* est extraite de particules inférieures à 3 µm. Il en est de même à Takapoto, où Charpy *et al.* (1992) estiment que 89 % des particules chlorophylliennes ont une taille inférieure à 3 µm.

Le Tableau 5 permet de comparer la teneur en chlorophylle *a* mesurée à Takapoto avec celle d'autres milieux de Polynésie Française et du Pacifique. Cette constance d'un niveau très bas de pigments chlorophylliens constatée dans cette région du pacifique s'oppose aux conditions des milieux tempérés où la valeur absolue est beaucoup plus élevée et la composante saisonnière beaucoup plus forte (1 à 20µg/l) (Héral *et al.* , 1983 *b*, Gouilletquer, 1989 et Parache & Massé, 1987).

Tableau 5 : Tableau comparatif de la teneur en chlorophylle *a* dans différents écosystèmes coralliens (atolls et îles hautes).

Site de prélèvements	Teneur lagonaire en µg/l	Teneur océanique en µg/l	Référence
<i>Amanu (Tuamotu)</i>	0.14	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Haraiki (Tuamotu)</i>	0.32	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Hikueru (Tuamotu)</i>	0.20	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Hiti (Tuamotu)</i>	0.25	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Kauehi (Tuamotu)</i>	0.15	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Marokau (Tuamotu)</i>	0.21	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Mururoa (Tuamotu)</i>	0.22-0.40	0.08	Rougerie (1980)
<i>Nihiru (Tuamotu)</i>	0.13	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Raiatea (Tuamotu)</i>	0.10-0.30	-	Rougerie (1980)
<i>Rangiroa (Tuamotu)</i>	0.16	0.05	Charpy et al. (1997)
"	0.10-0.20	0.08	Gros et al. (1980)
<i>Reka-Reka (Tuamotu)</i>	0.43	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Taiaro (Tuamotu)</i>	0.32	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Takapoto (Tuamotu)</i>	0.23	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Tekokota (Tuamotu)</i>	0.03	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Tepoto sud (Tuamotu)</i>	0.17	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Tikehau (Tuamotu)</i>	0.17	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Toau (Tuamotu)</i>	0.14	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Tuanake (Tuamotu)</i>	0.14	0.05	Charpy et al. (1997)
<i>Punaauia (Tahiti)</i>	0.12	0.09	Martin (1989)
<i>Port Phaeton (Tahiti)</i>	0.20	0.09	Ricard & Rougerie (1980)
<i>Taotoi (Moorea)</i>	0.20	0.10	Ricard (1980)
<i>Tiahura (Moorea)</i>	0.10	0.20	Legendre et al. (1988)
<i>Tiahura (Moorea)</i>	0.05-0.46	0.03-0.21	Delesalle (1990)
<i>Hiva-oo (Marquises)</i>	2.32	2.32	Sournia (1976)
<i>Kaneobe Bay (Hawaï)</i>	1.00-2.30	-	Taguchi & Laws (1987)

Protéines, Lipides, Glucides

Ce type de dosage est utilisé pour définir la nourriture potentielle des bivalves (Widdows *et al.* 1979 ; Héral *et al.* 1980, 1983 *b* ; Parache & Massé, 1987 ; Gouletquer, 1989 ; Navarro & Thompson, 1995). La somme des PLG est en moyenne de 77 µg/l et elle représente 22% du seston organique. Par conséquent cette méthode ne permet pas d'analyser la totalité des composants. En milieu tempéré, Menzel & Ryther, 1970 ; Strickland, 1972 ; Widdows *et al.* 1979 ; Héral *et al.*, 1980 et Parache & Massé, 1986 montrent que la somme des constituants biochimiques qu'ils mesurent représente moins de 20 % du seston organique, ces pourcentages pouvant varier saisonnièrement.

Le fait que la somme des PLG ne représente que 22 % du seston organique signifie que comme dans de nombreux autres sites une bonne partie de la matière organique particulaire réfractaire aux analyses biochimiques est d'origine détritique. Ceci est à rapprocher des travaux de Charpy & Charpy-Roubaud (1990) qui montrent à Tikehau que 85% du carbone organique particulaire est d'origine détritique, ce chiffre apparaît en total concordance avec les 20 % de matière non détritique dans la présente étude. A contrario, Navarro & Thompson (1995) extraient 70 % des constituants biochimiques lors du bloom estival en milieu sub-arctique, c'est à dire à une période où la matière détritique occupe une place minoritaire.

Les différents constituants de la matière organique à Takapoto sont à peu près également distribués avec environ 1/3 pour chacun et par conséquent une teneur en lipides particulièrement élevée. Travaillant sur un autre milieu, Parache & Massé (1987) donnent une teneur en lipide équivalente et rattachent cette forte teneur en lipides à l'abondance des dinoflagellés riches en acides gras essentiels. La même explication peut être avancée pour le lagon de Takapoto, puisque Sournia & Ricard (1976) donnent les dinoflagellés comme largement majoritaires dans le lagon. Ces valeurs élevées en lipides sont originales par rapport aux milieux tempérés où les protéines et les glucides y sont largement dominants par rapport aux lipides qui ne représentent généralement que 10% (Héral *et al.*, 1980).

Les valeurs des rapports protéines/chlorophylle *a* (en moyenne 113), glucides/chlorophylle *a* (en moyenne 70) et protéines /glucides (en moyenne 1.6) se rapprochent des valeurs données par différents auteurs pour du phytoplancton vivant (Antia *et al.*, 1963 ; Mac Allister *et al.*, 1960).

Contenu énergétique

L'énergie apportée par les PLG est considérée comme directement assimilable par les bivalves. Sa valeur moyenne d'environ 2 joules par litre est faible mais remarquablement constante tout au long de l'année. La part apportée par le phytoplancton est de l'ordre de 60%. A titre de comparaison, en milieu tempéré (Marennes-Oléron, France) l'énergie des PLG varie entre 10 et 120 J/l et la part du phytoplancton varie entre 25 et 40% (Gouletquer, 1989), en milieu sub-arctique (Logy Bay, Canada), le contenu énergétique est de 5 J/l et atteint 15 J/l en période de bloom (Navarro & Thompson, 1995).

La valeur énergétique moyenne du seston organique (POM) est de 5,6 J/mg, supérieure à la valeur mesurée à Marennes-Oléron de 3,6 J/mg par Héral *et al.* (1980).

CONCLUSION

Les plans d'échantillonnage menés en 1990-91 sur le lagon de Takapoto ont montré un milieu spatialement très homogène pour l'ensemble des paramètres étudiés tant sur le plan horizontal que vertical. Si comme Sournia & Ricard (1976) ou Magnier & Wauthy (1976) l'ont observé, il peut apparaître d'éventuelles stratifications spatiales pour certains paramètres, celles-ci ne sont qu'occasionnelles, de courtes durées, et s'inversent aléatoirement. Seule la matière minérale semble désobéir à cette règle, la partie du lagon sous le vent semble est, en effet, enrichie en particules minérales par rapport à la partie au vent. *Nous en retiendrons cependant qu'à l'échelle annuelle, et pour la majorité des paramètres, le lagon de Takapoto apparaît comme isotrope.*

Du point de vue de la variabilité temporelle, seule la température obéit à un schéma clair avec une composante saisonnière bien marquée. Si cette tendance saisonnière est encore visible dans une moindre mesure pour la chlorophylle *a*, la teneur en protéines, la salinité, et la matière minérale, les autres paramètres suivent des règles de variation différentes liées à de courtes échelles de temps de l'ordre de la journée à quelques jours. *Les conditions météorologiques ont vraisemblablement un rôle essentiel* dans ces variations comme le montre l'influence de l'agitation sur la composition en seston minéral, où celle des précipitations sur la salinité. Sournia & Ricard (1976) avaient déjà conclu que l'échelle de temps des processus biologiques était vraisemblablement très courte, de l'ordre de quelques jours. Ces auteurs ont remarqué également qu'il n'y avait pas de reproductibilité des biomasses et des abondances phytoplanctoniques entre deux années consécutives. Ainsi, la saisonnalité

de la température, de l'ensoleillement et des précipitations ne suffit pas complètement à forcer le système à l'échelle annuelle.

Une approche spatio-temporelle plus fine permettrait de comprendre le paradoxe entre une hétérogénéité spatiale de court terme et une isotropie à l'échelle annuelle. Des travaux de courantologie (Guérédrat & Rougerie, 1978) ont mis en évidence l'existence d'une dérive superficielle est-ouest et d'un contre-courant en profondeur, particulièrement influencés par les conditions de vent et responsable du lent brassage des eaux lagunaires. Ce brassage semble jouer un rôle primordial dans ce milieu, puisque le temps de résidence des masses d'eau étant de plusieurs années (Magnier & Wauthy, 1976), il faut voir cet écosystème comme quasiment fermé surtout en comparaison avec des atolls fortement ouverts tels que Rangiroa.

La matière particulaire est peu abondante et, de ce point de vue, ce milieu peut être défini comme ayant une *capacité trophique faible* pour les bivalves. Il y a là une contradiction avec le fait que les atolls fermés de type Takapoto sont caractérisés par une certaine richesse en bivalves (Richard, 1985 ; Intès, 1988 ; 1990). Ce paradoxe ne peut trouver d'explication que si l'on tient compte de la production primaire élevée de ces milieux (Sournia & Ricard, 1975 *a* et 1975 *b*; 1976 ; Charpy *et al.*, 1992 ; Charpy & Charpy-Roubaud, 1990 ; Charpy et Blanchot, 1996 et 1998).

Ainsi la nourriture potentielle pour les bivalves (dont l'huître perlière) est apparemment faible, mais elle est toujours disponible dans l'espace (brassage des eaux dû au vent), dans le temps (absence de saisonnalité marquée, l'amplitude thermique est inférieure à 5°C) et est affectée de rapides turn-over de l'ordre de la journée, ou de l'ordre de plusieurs jours dus notamment aux conditions météorologiques (vent et ensoleillement). Ces conclusions sont à prendre en compte pour de futurs plans d'échantillonnage de l'hydrobiologie d'un atoll. Ainsi, dans le but d'estimer de façon assez fine la nourriture disponible aux élevages, un suivi temporel plus fin (i.e. plusieurs fois par mois) et relié à la météorologie apparaît indispensable, l'approche spatiale apparaît quant à elle secondaire.



CHAPITRE II :

La rétention et la filtration chez l'huître perlière :

Approche en laboratoire.

Ce chapitre a été proposé pour publication dans Aquaculture

Soumis le 9 décembre 1998

Acceptée le 16 Février 1999

Réf: Aquaculture, 176 (1999) 295-314

RÉSUMÉ

Dans les eaux oligotrophiques des lagons d'atoll, où l'huître perlière *Pinctada margaritifera* vit et est cultivée, la production primaire est principalement due au picoplanton (<2 µm), et la matière particulaire totale ne dépasse jamais 1.5 mg l⁻¹, comme nous l'avons montré dans le chapitre I. Afin d'expliquer les rapides taux de croissance réalisés par l'huître perlière dans ces milieux apparemment pauvres, l'efficacité de rétention (RE), le taux de filtration (CR), et les structures branchiales ont été analysés en laboratoire dans un premier temps.

Les efficacités de rétention absolue (RE, %) de plusieurs algues ont été mesurées par prélèvements simultanés de l'eau dans le siphon inhalant et le siphon exhalant de l'huître perlière. RE varie de 15 % pour des particules de 1 µm (cyanobactérie, *Aphanocapsa* sp.) à 98 % pour des particules de 5 µm (micro-algues, *Chaetoceros gracilis* et Tahitian *Isochrysis* aff. *galbana*), et n'a montré aucune relation avec le poids de chair sèche (W, g). La mesure du taux de filtration (CR, l h⁻¹) de différentes algues a aussi été menée en suivant la progressive décroissance de la concentration algale autour de l'huître en utilisant deux méthodes (systèmes fermés/ systèmes ouverts). Les deux méthodes donnent les mêmes résultats : les plus faibles taux de filtration ont été obtenus avec *Aphanocapsa* sp. (algue la plus petite), les plus forts avec *C. gracilis* et T-Iso (micro-algues les mieux retenues).

Lorsque l'algue utilisée pour estimer CR est retenue à 100 %, la mesure de CR devient équivalente à une mesure du débit palléal ou taux de pompage (PR, l h⁻¹) et a été relié au poids de chair sèche (W, g) par la relation $PR \sim CR = 25.88 W^{0.57}$. Le coefficient *a* de proportionnalité de cette équation, 25.88 l h⁻¹, est le plus fort jamais publié dans la littérature concernant les bivalves.

La surface des branchies chez l'huître perlière (GA, mm²) est apparue élevée (de 1000 à 12000 mm²), et suit l'équation $GA = 3502 W^{0.67}$. Le taux de pompage par unité de surface de branchies (5 ml mm² h⁻¹) est parmi les plus fortes valeurs publiées pour les bivalves. L'activité de pompage pour des animaux en élevage est donc très forte et s'explique par (1) une grande taille des branchies et (2) une utilisation maximale des capacités de pompage par surface de branchies.

Les observations microscopiques des filaments branchiaux ont montré l'absence de cirres latéro-frontaux développés, ce qui implique que l'huître perlière n'est pas adaptée à retenir efficacement les pico-particules, pourtant si abondantes dans son milieu.

Dans les lagons de Polynésie, la quantité de matière particulaire disponible aux élevages est faible. Cependant, les capacités de pompage de *Pinctada margaritifera* sont élevées à tel point qu'elles apportent une nourriture suffisante à l'huître, même malgré sa faible efficacité à retenir les petites particules. Cette stratégie trophique donne une explication aux rapides taux de croissance observés chez ce bivalve non symbiotique vivant dans des eaux pauvres.

ABSTRACT

In the oligotrophic waters of tropical atoll lagoons where *Pinctada margaritifera* lives and is farmed, primary production is mainly due to picoplankters ($< 2 \mu\text{m}$) and total particulate matter never exceeds 1.5 mg l^{-1} . To understand the paradoxical growth of pearl oysters in such poor trophic conditions, retention efficiency (RE), clearance rate (CR) and gill structure of *P. margaritifera* were investigated. Absolute retention efficiencies (RE, %) of several algae were measured by simultaneous sampling of water in inhalant and exhalant pearl oyster currents. RE varied from 15% for $1 \mu\text{m}$ particles (cyanobacteria *Aphonocapsa* sp.) to 98% for $5 \mu\text{m}$ particles (algae *Chaetoceros gracilis* and Tahitian *Isochrysis* aff. *galbana*) and was independent of dry tissue weight (W, g). Measurements of clearance rate (CR, l h^{-1}) of several algae in relation to oyster size were also carried out by monitoring the removal rate of particles in closed and flowing systems. Both systems gave the same results: the lowest CR were obtained with *Aphonocapsa* sp. suspension and the higher values with the best retained algae (*Chaetoceros gracilis* and Tahitian *Isochrysis* aff. *galbana*.). When well-retained algae are used, CR becomes equivalent to pumping rate (PR, l h^{-1}) and was then related to dry tissue weight (W, g) as follows $\text{PR} \sim \text{CR} = 25.88 \text{ W}^{0.57}$. The proportionality coefficient of this equation, $25.88 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$, is the highest ever published for bivalve molluscs. Gill area (GA, mm^2) is high, from 1000 to 12 000 mm^2 , and follows the equation $\text{GA} = 3502 \text{ W}^{0.67}$. The pumping rate per unit gill area ($5 \text{ ml mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) is one of the highest reported values. Pumping activity in undisturbed pearl oysters and in conditions close to pearl farming sites is very high because of (1) a high relative size of gill and (2) a maximal use of the pumping capacity per unit gill area. Microscopic observation of gill filaments showed the lack of eu-latero-frontal cirri, which implies that pearl oyster are not adapted to retain pico-sized particles. Consequently, amounts of particulate matter directly available to the pearl oyster are low in lagoon environment. However, *Pinctada* pumping activity is very high, in such a way that even inefficient capture of small particles provide sufficient nutriments. This trophic strategy gives an explanation to the rapid growth of this non-symbiotic bivalve in poor waters.

Key-Words

Pearl oyster - *Pinctada margaritifera* - Tropical lagoon - Retention efficiency - Clearance rate - Gill area - French Polynesia

INTRODUCTION

Farming of the black-lipped pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Linnaeus, 1758) var. *cumingi* (Reeve) is the main aquaculture activity in the lagoons of French Polynesia, the production of pearls adding up to approx. 5-6 metrics tons in 1997. In natural conditions pearl oysters live close to the substrate and presumably feed upon bedload-delivered particles. Conversely, cultivated pearl oysters are hung on long-lines in mid-water (10 m from the surface), and can feed only on suspended particles. In order to prevent over-exploitation of lagoons by farming (see review by Héral *et al.*, 1989 ; Grant *et al.*, 1993 ; Kashiwai, 1995) a research program entitled Programme Général de Recherche sur la Nacre, PGRN, was initiated in 1991. The main objective of PGRN was to gain new knowledge on pearl oysters and lagoon waters with the aim to model the carrying capacity of pearl farming sites.

In the lagoon environment, food availability for cultivated pearl oysters is restricted due to low particulate organic matter, POM (Sournia and Ricard, 1976). Moreover, POM is dominated by picoplanktonic communities e.g. picoeukaryotes, cyanobacteria and bacterioplankton (Charpy *et al.*, 1992; Charpy and Blanchot, 1996, 1998; Torréton and Dufour, 1996; Charpy *et al.*, 1997) which are not efficiently retained by bivalves. Despite these apparently unfavourable trophic conditions, cultivated pearl oysters are abundant and grow vigorously. One way to explain this paradox is to examine the mechanism involved in food acquisition by *P. margaritifera*.

Food uptake depends on : (1) retention efficiency (RE) which is the fraction of particles of a given size retained during one single passage across the gill, and (2) pumping rate (PR) defined as the volume of water processed by the bivalve per unit time. PR can be indirectly estimated by the calculation of clearance rate (CR), which is evaluated from the rate of removal of particles from the water per unit time. RE, PR and CR have been widely studied in numerous species of bivalves (Davids, 1964; Vahl, 1972; Winter, 1976; Mølhenberg and Riisgård, 1978; Bayne and Newell, 1983; Wilson, 1983; Riisgård, 1988; Jørgensen, 1990; Barillé *et al.*, 1993), but have scarcely been investigated in *P. margaritifera*.

In lagoons, environmental conditions (e.g. food concentration, food quality, temperature, salinity and water current) which are fairly constant overtime (Pouvreau *et al.*, 1998b) are presumably not the main factors controlling food acquisition. The capacity to adjust RE and CR is primarily set by the anatomical characteristics of the gills. Indeed, RE for 1 μm particles depends partly on the presence and the size of eu-latero-frontal cirri (Mølhenberg and

Riisgård, 1978 ; Riisgård, 1988 ; Barillé *et al.*, 1993). Furthermore, CR (or PR) is directly related to gill area, GA (Meyhöfer, 1985 ; Riisgård, 1988 ; Jones *et al.*, 1992). Therefore, the aim of the present work was twofold : (1) experimentally investigate *P. margaritifera* RE and CR in relation to body weight and for various particle sizes ; (2) to understand underlying mechanisms and anatomical structure which govern food acquisition in this bivalve. To compare filtration of *P. margaritifera* to that of other bivalves, reported RE, CR and GA measurements were reviewed, in order to point out the adaptations which allow pearl oyster to succeed under apparently adverse food conditions.

MATERIALS AND METHODS

Biological material

Pearl oysters, *P. margaritifera*, originated from Takapoto lagoon cultures and were obtained from the Polynesian Department of Marine Resources (SRM). Experiments were conducted at the IFREMER-COP laboratory in Tahiti, French Polynesia. Upon arrival, pearl oysters were first stocked in Vairao lagoon for several weeks before being moved to our laboratory facilities. When cleared of epibionts, pearl oysters were held in open-flow tanks for at least one week before being used for experimentation. Oyster tanks were supplied with water pumped at mid-depth in Vairao lagoon. Laboratory conditions mimicked the oligotrophic lagoon environment : temperature, salinity and oxygen content were kept constant at 28°C, 36‰ and 100% oxygen saturation, respectively. Total particulate matter (TPM) was maintained at approximately 1 mg l⁻¹ by feeding pearl oysters on cultivated algae (Tahitian *Isochrysis* aff. *galbana*, T-Iso) at low natural concentration (approx. 10 000 cells ml⁻¹).

After acclimation, three sets of experiments were carried out in order to : (1) study gill structure ; (2) measure retention efficiency; and (3) estimate clearance rate. At the end of each experiment, pearl oysters were measured for shell height (dorso-ventral axis, H, mm) and dry soft tissue weight (W, g) determined after a complete freeze-drying cycle.

Gill structure

Eu-latero-frontal cirri

Transverse sections of *P. margaritifera* demibranch were fixed in 3% glutaraldehyde buffered with sodium cacodylate and postfixed in >1% osmium tetroxide. Specimens were embedded in epoxy resin. Semi-thin sections (0.5 to 1 µm) were stained with toluidine blue and examined under a microscope.

Gill area

The relationship between total gill area (GA, mm²) and dry tissue weight (W, g) was established on 68 pearl oysters (32 to 120 mm shell height). After dissection, intact demibranchs were removed and properly spread out. Area measurements were to the nearest 1 mm² using a video camera linked to an image analysis system (SAMBA system, TITN Answare Corp., Grenoble, France). Gill images obtained by the camera were firstly digitised. Then, outline of each gill image was delimited and pixels inside the outline were enumerated

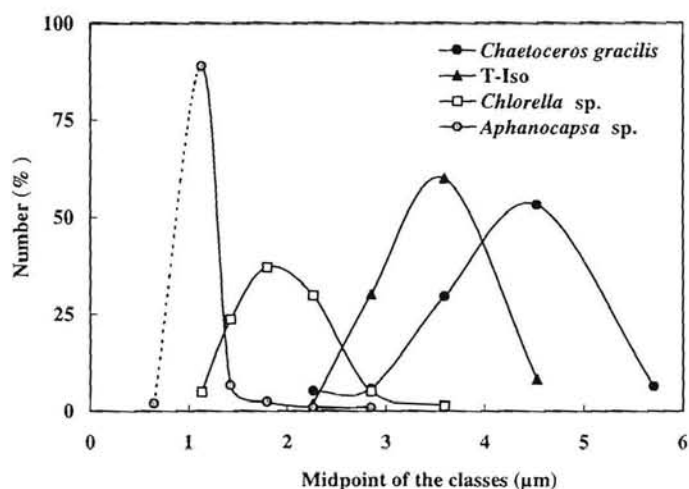
by a specific program giving the demibranch area. GA was then determined as demibranch area multiplied by 8, since the four V-shaped demibranchs are equally sized. GA does not take into account gill plication and the curvature of the individual filaments. Consequently our measurement slightly under-estimates the actual total gill area. Gill contraction upon dissection was avoided by using MgCl₂ solution. The relationship between total dry gill weight (GW, g) and dry tissue weight (W, g) was estimated from 3319 dissected pearl oysters.

Retention efficiency

Retention efficiency was measured for various sizes of particle in eight pearl oysters (40 to 120 mm in shell height) in an experimental set-up similar to the system described by Mølhenberg and Riisgård (1978). Pearl oysters were placed in 8 l glass beakers. The particle size distribution and abundance was estimated in water samples taken just up stream and down stream from the gill by means of glass tubes placed in front of the inhalant and exhalant apertures. To ensure the exclusive collection of exhalant water, the tip of the tube collecting outgoing water had a shape similar to the siphon aperture but slightly smaller. Samples (50 ml) were taken every 5 minutes after oyster shell opening. The total particle count and particle size distribution were determined in each water sample using a Coulter Counter TA II model fitted with a 70 or a 100 µm aperture. Measurements were made with a coincidence coefficient less than 5%. All sizes are expressed as Equivalent Spherical Diameter (ESD). In nearly spherical particles, ESD is indeed a fairly accurate estimator of the actual diameter. Particle concentration was estimated in 15 size classes ranging from 1 to 32 µm. Preliminary tests showed that results between 1 and 2 µm were reliable.

Particles used to estimate RE were cultured unicellular algae, chosen to cover a size range from 1 to 6 µm (Fig. 1). All selected algae were spherical or ellipsoidal, except *C. gracilis* which has four setae. Therefore, in this latter species, ESD presumably underestimates the actual size of the particle and the corresponding retention efficiency was probably slightly overestimated.

Fig. 1 : Size distribution of the different algae used in this study. Size is expressed as Equivalent Spherical Diameter (ESD). Dash line indicates that this part of the curve has been extrapolated, since counter measures below 1.2 µm are less reliable.



Pearl oysters were transferred into glass beakers filled with 0.22 μm filtered lagoon water, and only fully open pearl oysters (i.e. with extended siphon) were selected. As soon as the pearl oyster was fully open, the glass-tubes were set in front of the inhalant and exhalant siphons and algae were added into the beaker in a random order. Between two contiguous algae testing, the water contained in the beaker was slowly replaced by 0.22 μm filtered water having the same physico-chemical characteristics (temperature, salinity, oxygen content). An aeration system and a magnetic stirrer ensured suspension homogeneity without disturbing oysters. Measurements of retention were performed using a constant seston load (approx. 0.70 mg l^{-1}) which was maintained below the threshold for pseudofaeces production. Total particulate matter (TPM, mg l^{-1}) tested were close to the lagoonal water load (Sournia and Ricard, 1976 ; Charpy and Blanchot, 1996, 1998 ; Charpy, 1996 ; Pouvreau *et al.*, 1998b). TPM level was adjusted via the control of algae concentration in the beaker : e.g. 15 000 cells ml^{-1} (+/-25%) for *Chaetoceros gracilis* and T-Iso ; 25 000 cells ml^{-1} (+/-25%) for *Chlorella* sp. and 50 000 cells ml^{-1} (+/-25%) for *Aphonocapsa* sp. Before each measurement, a rapid test was performed with *C. gracilis*, microalgae for which RE was complete, to ensure that the glass tube was correctly placed in front of the exhalant aperture, and that samples collected was only exhalant water. Retention efficiency was calculated for each size class as follows :

$$\text{RE}_k = 100 \times \frac{(C_i - C_e)}{C_i}$$

where

RE_k : retention efficiency for the size class k (%)

C_i : concentration of algae in the inhalant siphon (cells ml^{-1})

C_e : concentration of algae in the exhalant siphon (cells ml^{-1})

RE_k for each size class was estimated from mean of duplicate measurement in 8 pearl oysters (i.e. $n=8 \times 2$) The mean of these measurements was considered as the best estimate of retention efficiency for the considered size class.

Clearance rate

Two complementary series of experiments were performed. In a first set of experiments, CR was estimated in a closed system for each of the algae previously used to estimate RE. Then, CR was controlled in an open-flow system using the alga exhibiting one of the highest RE (i.e. *Chaetoceros gracilis* or T-Iso). This system allowed us to measure CR on a great number of pearl oysters in order to estimate accurately the relationship between CR and W.

The closed experimental system for CR estimation was the same as for RE measurement. The exponential decrease in algal concentration was followed in the beaker over time until 50% of the algae had been removed (i.e. less than half an hour). CR corresponding to each algal taxon was calculated using four pearl oysters and according to the formula of Coughlan (1969).

$$CR = \frac{Vx \ln(C_0/C_t)}{t}$$

where

CR : clearance rate (notional volume of water cleared of particles per unit time, in $l\ h^{-1}$)

V : volume of water in litres

t : time in hours

C_0 and C_t : particle concentrations at times t_0 and t in particles l^{-1}

Further experiments were conducted in an open-flow system. This system was made of four Plexiglas chambers (volume : 2.7 l), which allowed measurement of the clearance rate in three pearl oysters simultaneously, the fourth chamber being used as control (without oyster). Pearl oysters (n=43) were selected to cover a wide range of size and weight (40 to 144 mm shell height). They were placed successively in the flow-through chambers and kept undisturbed. The algal concentration was monitored in the water entering and leaving each chamber by continuously measuring *in vivo* fluorescence. The selected algae was T-Iso, since the best proportionality term coefficient between *in vivo* fluorescence and algal concentration were obtained with this algae. Low concentrations of chlorophyll were measured with a sensitive fluorimeter (Model Jenway IC 6800, INFOLAB-CHIMIE, France) connected to a data acquisition station, itself connected to a microcomputer (data sampling rate was 5 measures s^{-1}).

Concentration in the inflowing water (C_1) was maintained constant around 10 000 – 15 000 cells ml^{-1} (TPM around 0.70 $mg\ l^{-1}$) and flow rate (F) in each chamber was adjusted to prevent the pearl oysters from removing more than ~ 30% of the particles. Individual clearances rates (CR, $l\ h^{-1}$) were estimated by measuring the consumption of T-Iso added into the chamber and calculated according to the formula of Hildreth and Crisp (1976) :

$$CR = F \times (C_1 - C_2) / C_0$$

where :

C_1 : concentration of particles (fluorescence) in the inflowing water

C_2 : concentration of particles (fluorescence) in the outflowing water

C_0 : particle concentration immediately around the pearl oyster

F : flow rate of water through the chambers ($l\ h^{-1}$).

As the pearl oyster was placed in the chamber so that its inhalant aperture was as close as possible to the inflowing water, C_0 was approximated by C_1 .

Statistical procedures

Relationships presented herein were established by linear regression (with $Y = a + bX$ or $Y = aX^b$ equations), except for the retention curve, which was obtained by non linear method using a least squares algorithm developed by Marquardt (1963). RE curve equation was as follow :

$$RE(\%) = \frac{100}{(a + b \times c^{Sz})}$$

where

RE : retention efficiency

a , b , and c : parameters estimated by non linear regression

Sz : size of the particle (midpoint of the size classe estimated by Coulter Counter)

The goodness-of-fit of each regression was assessed using standard statistics (correlation coefficient, R-squared and probability level). An analysis of covariance (Sokal and Rohlf, 1969) was performed on CR and RE values in order to test for algae and oyster weight effects. When it was necessary, a posteriori tests were performed using LSD method.

RESULTS

Gill structure

P. margaritifera gill area (GA) ranged between 1000 and 12 000 mm² for 68 pearl oysters in a shell height range between 40 and 120 mm (Fig. 3 I). GA was not isometric with body dimensions (Fig. 3 I) and (Fig. 3 II) since it scaled with (shell height)^{1.89} and with (dry tissue weight)^{0.67}. The relation between dry gill weight and dry tissue weight was nearly isometric (*b*-value ~ 1), with a slope GW/W of 0.320 (Fig. 3 III).

Microscopic observation of gill ordinary filaments showed well-developed frontal and lateral cilia and absence of eu-latero-frontal cirri (Fig. 2).

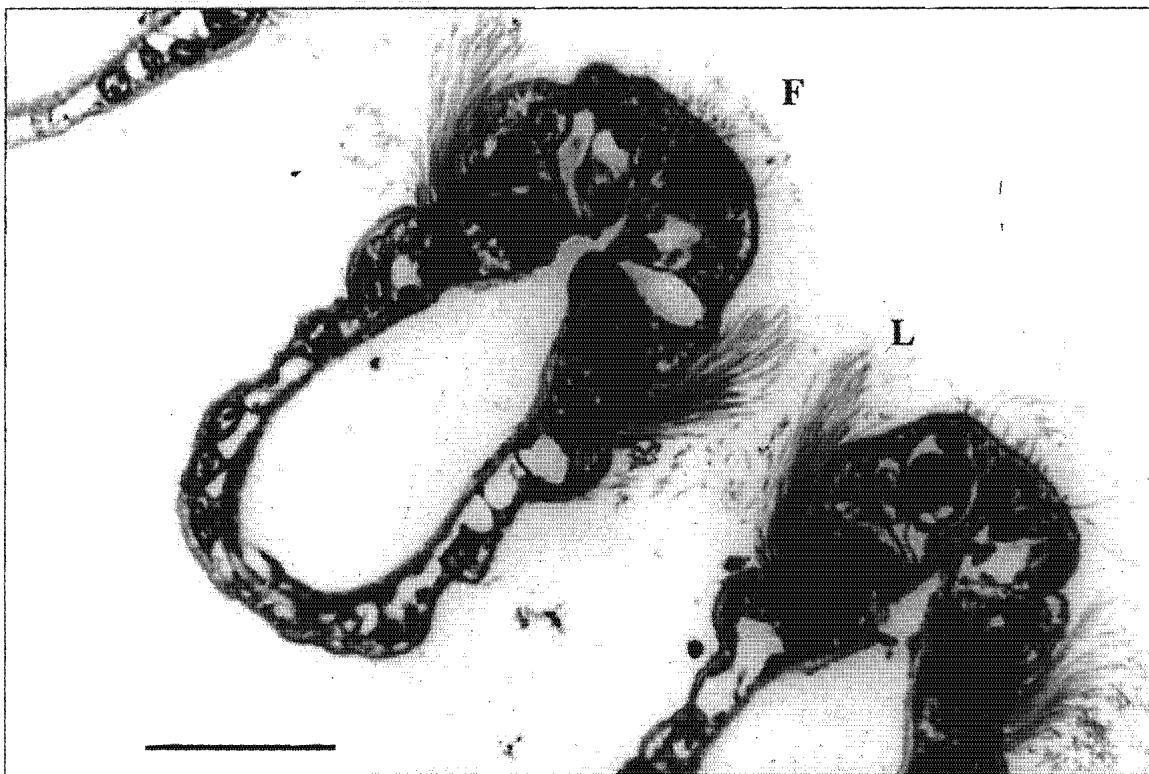


Fig. 2 : Transverse section through ordinary filament of *Pinctada margaritifera* showing the lack of eu-laterofrontal cirri. F : frontal cilia ; L : lateral cilia. Semi-thin section, toluidine blue, bar =20µm.

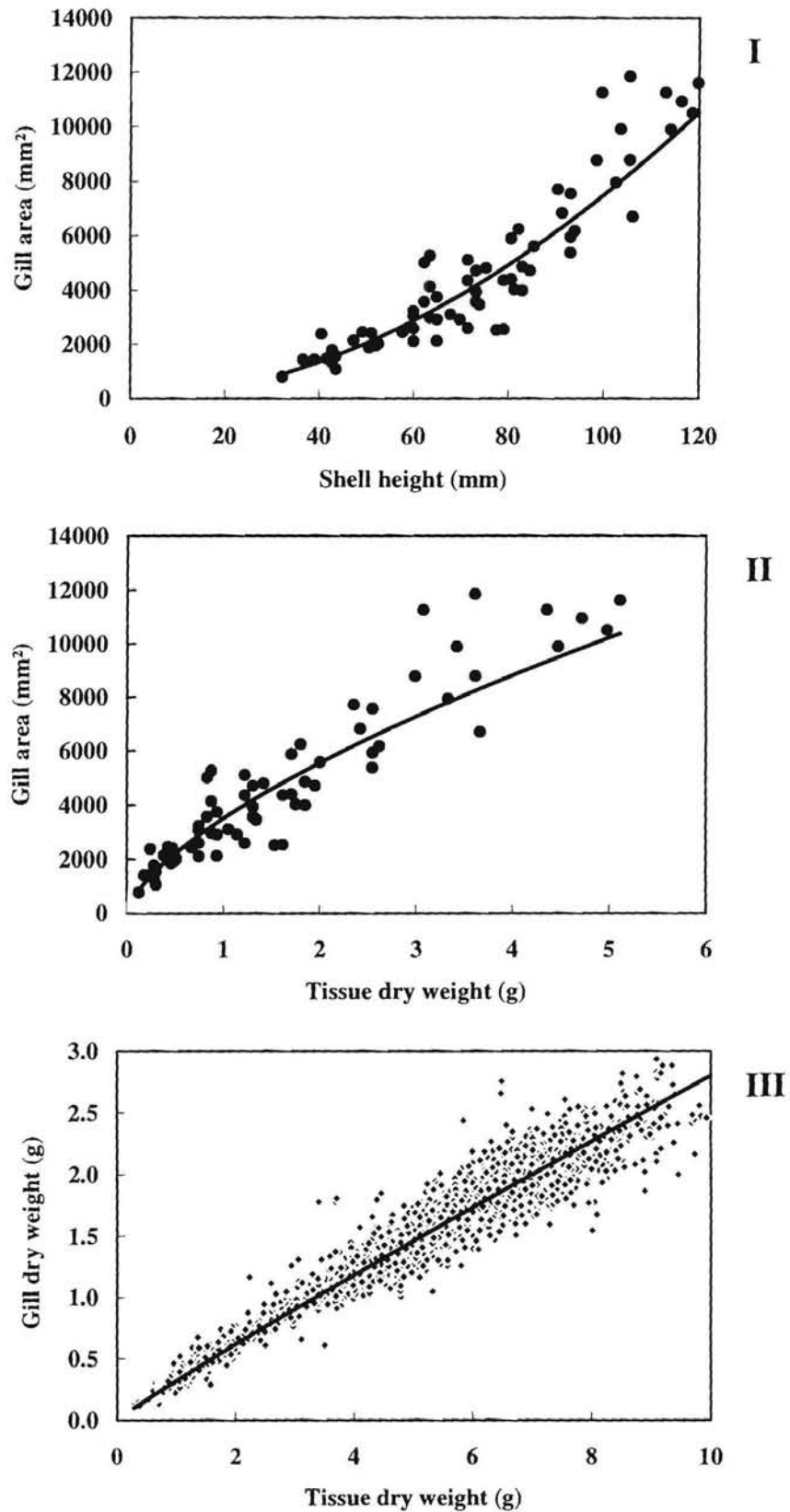


Fig. 3 : Relation between : I - gill area (GA, mm²) vs shell height (H, mm² ; n=68), II - gill area (GA, mm²) vs dry tissue weight (W, g ; n=68), III- dry gill weight (GW, g) vs dry tissue weight (W, g ; n=3319). Regression equations were $GA=1.320H^{1.886}$ (n=68, $r^2=0.863$, $P < 0.0001$) for plot I, $GA = 3502.448 W^{0.665}$ (n= 68 ; $r^2= 0.863$; $P < 0.0001$) for plot II and $GW = 0.320 W^{0.940}$ (n=3319 ; $r^2= 0.991$; $P < 0.0001$) for plot III.

Retention efficiency

In *P. margaritifera*, particles larger than 5 µm were 100% retained (Fig. 4). As the size of algae diminished, a progressive decrease in RE was observed, 1 µm particles being retained with an efficiency of less than 15%. RE was modelled as a function of particle size according to the following equation :

$$RE(\%) = \frac{100}{(1 + 52.16 \times 0.137^{5z})}$$

Even though pearl oysters used in this study covered a large size range (from 56 to 151 mm shell height), no significant effect of the animal body size on the RE was observed (ANCOVA, d.f.=61, F-ratio=1.209, *P*>0.05).

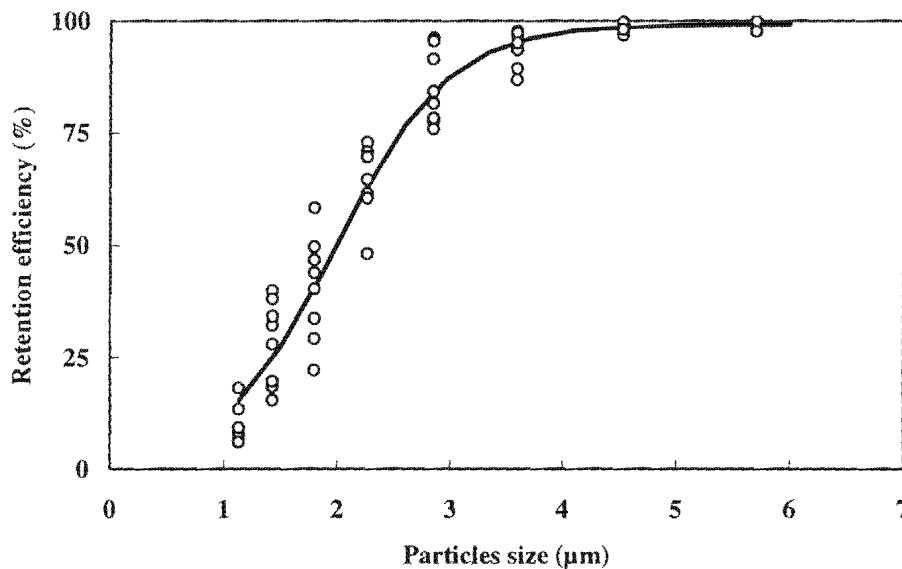


Fig. 4 : Particle retention efficiency as a function of particle diameter (ESD) in *Pinctada margaritifera*. Each value is the mean of at least two measurements on each of the 8 pearl oysters studied.

Since the coulter counter channel did not exactly corresponded to each algal modal class, the actual RE of the algae tested were re-calculated using the

Table 1 : Mean retention efficiency of each species of algae used during experimentation.

Species of algae	Medium size of algae (µm)	Retention efficiency (%)
<i>Chaetoceros gracilis</i>	4.1	98
Tahitian <i>Isochrysis</i> aff. <i>galbana</i>	3.4	94
<i>Chlorella</i> sp.	1.9	47
<i>Aphanocapsa</i> sp.	1.2	17

algae modes from Fig. 1 in the previous equation. T-Iso and *Chaetoceros gracilis* were nearly entirely retained (94

and 98% efficiency, respectively) while only 15% of *Aphonocapsa* sp. was retained by the gills in one passage (Table 1).

Clearance rate

CR in relation to the algal tracer used

Pearl oysters in the same weight range showed a significant algal size-related CR (ANCOVA, d.f.=14, F-ratio=59.495, $P < 0.05$, Fig. 5 I). A posteriori multiple range test (LSD method) evidenced statistical differences between all groups except between *Chaetoceros gracilis* and T-Iso (Fig. 5 I). The highest clearance rates were obtained with *C. gracilis* or T-Iso (approx. $25 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$) and the lowest with *Aphonocapsa* sp. (approx. $1 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$). Values of clearance obtained with *Chlorella* sp. ranged between these two limit values.

CR in relation to dry tissue weight and gill area

The clearance rate for T-Iso ranged between 10 l h^{-1} and 80 l h^{-1} according to an allometric relationship with W. The equation relating CR (l h^{-1}) and W (g) is illustrated in Fig. 5 II and described by the following equation :

$$\text{CR} = 25.876 \text{ W}^{0.573} \quad (\text{n} = 43 ; \text{r}^2 = 0.911 ; \text{P} = 0.0001)$$

Clearance rate increased with gill area according to an isometric relationship (Fig. 5 III) and was described by the following equation :

$$\text{CR} = 0.005 \text{ GA} \quad (\text{n} = 43 ; \text{r}^2 = 0.832 ; \text{P} = 0.0001)$$

The y-intercept was not significantly different from 0 ($P > 0.01$) and was suppressed in the regression computing. The volume pumped per unit of gill area ($5 \text{ ml h}^{-1} \text{ mm}^{-2}$) was independent of body size.

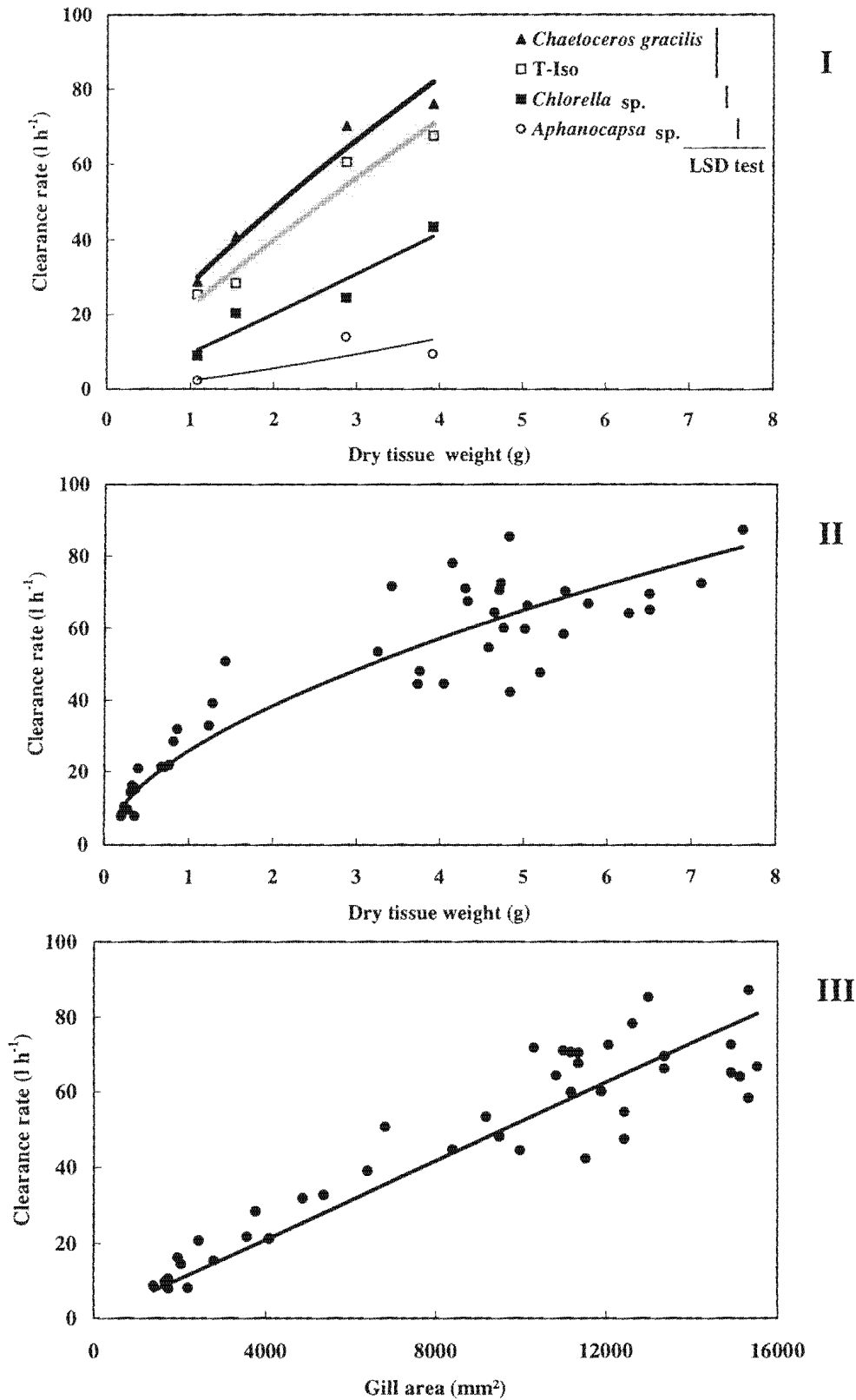


Fig. 5 : Clearance rate of *Pinctada margaritifera* (CR l h⁻¹). I - CR as a function of the species of algae used (a posteriori tests showed no difference between T-Iso and *C. gracilis*, near the legend) ; II - Allometric relationship between CR and W ($CR = 25.876 \times W^{0.573}$, $n = 43$; $r^2 = 0.911$; $P = 0.0001$); III - Isometric relationship between CR and GA ($CR = 0.005 \times GA$, $n = 43$; $r^2 = 0.832$; $P = 0.0001$). CR in (II) and (III) was obtained by using T-Iso as tracer. As this alga was retained with high efficiency (94%), CR was a fairly accurate measure of the actual pumping rate PR.

DISCUSSION

Gill Structure

In *P. margaritifera*, gill weight (GW) represent approx. 30% of the total tissue weight, and gill area (GA) is large, ranging from 1 000 to 12 000 mm² for pearl oysters sizing between 40 to 120 mm shell height. Relationships between GW and W have seldom been established. Tsuchiya (1981) found that dry gill weight averaged 13% of the total tissue weight in *Patinopecten yessoensis*, a value which is very low in comparison with that of *P. margaritifera*.

The lack of GW vs W relationship reports contrasts with the relative abundance of published GA vs W equations. The latter relationship is generally modelled as $Y=aW^b$, *b*-value being often close to 0.67 (see Table 2 and also Hughes, 1969; Vahl, 1973; Hawkins *et al.*, 1990; Jones *et al.*, 1992; Franz, 1993). On the contrary, *a*-values exhibit a larger range of variation among bivalves, from 285 mm² g⁻¹ in *Macoma nasuta* (Meyhöfer, 1985) to 7 490 mm² g⁻¹ in *Geukensia demissa* (Franz, 1993).

When only bivalves living in habitats with comparable turbidity levels are considered, *P. margaritifera* shows the highest *a*-value (3 502 mm² g⁻¹, Table 2). This specificity remains all the more valid when considering studies where turbidity is higher : *a*-value was found equal to 974 in *Cerastoderma edule* (Hawkins *et al.*, 1990), 1 820 in *Mytilus edulis* (Jones *et al.*, 1992), 1 942 in *Corbicula fluminea* and 2 560 in *Dreissena polymorpha* (recalculated from Payne *et al.*, 1995). *Geukensia demissa* is the only species reported in the literature exhibiting a relative gill area higher than in *P. margaritifera*. But for this species, the important development of gill constitutes in fact a response to food-limitations at high shore levels (Franz, 1993).

Table 2 : Comparisons between regressions of gill area (mm²) and pumping or clearance rate (l h⁻¹) of well-retained algae against pearl oyster tissue dry tissue weight (g) for several species living in low turbidity level. Brackets indicate that the equation was obtained on pearl oysters in different conditions.

Species	Gill area (mm ²) vs tissue dry weight (g)	PR (l h ⁻¹) or CR (l h ⁻¹) related to W (g)	References
<i>Clinocardium nuttallii</i>	594 W ^{0.79}	3.06 W ^{0.80}	Meyhöfer (1985)
<i>Macoma nasuta</i>	285 W ^{0.63}	0.08 W ^{0.85}	Meyhöfer (1985)
<i>Mytilus californianus</i>	2740 W ^{0.69}	7.97 W ^{0.71}	Meyhöfer (1985)
<i>Chlamys hastata</i>	2216 W ^{0.91}	8.71 W ^{0.94}	Meyhöfer (1985)
<i>Mytilus edulis</i>	2458 W ^{0.66}	7.45 W ^{0.66}	Mølhenberg and Riisgård (1979)
<i>Crassostrea gigas</i>	2610 W ^{0.72}	[4.82 W ^{0.44}]	Barillé (pers. comm.) / Bougrier et al. (1995)
<i>Pinctada margaritifera</i>	3502 W ^{0.67}	25.88 W ^{0.57}	This study

Pumping capacity

Clearances rate are classically determined by indirect methods. Most of these methods are based on the measurement of the removal of suspended matter from a known volume of water in closed or open-flow systems (for theoretical basis see Coughlan, 1969; Hildreth and Crisp, 1976; Winter, 1976). In this work, we have used both systems. CR of T-Iso for 1 g DW pearl oyster was 25.10 l h⁻¹ in closed system, and 25.88 l h⁻¹ in open-flow system, showing that both methods led to similar results. Another approach to the evaluation of CR has been proposed and consists in collecting biodeposits (reviewed by Iglesias *et al.*, 1998). This second method, which is easy to set-up *in situ* in lagoon environment, will be the aim of further field experiments.

Pumping rate (PR) is generally determined by so-called direct methods which consist of measuring exhalant water flow (Vahl, 1972, 1973; Hildreth, 1976; Meyhöfer, 1985; Famme *et al.*, 1986; Jørgensen, 1990; Jones *et al.*, 1992; Bunt *et al.*, 1993). Our study shows that when the alga used as a tracer is retained with low efficiency (i.e. *Aphanocapsa* sp. or *Chlorella* sp.), clearance rate underestimates markedly the volume of water which actually flows through the gills (i.e. PR). Hence, in such cases, measurements of retention efficiency are mandatory to estimate PR from CR. T-Iso being retained with 94% efficiency, we considered that, for this species, CR-model obtained here constitutes a first good estimate of PR. Nevertheless, since a little part of T-Iso may escape through the gill, CR measurements using

T-Iso may slightly underestimate the actual PR. Therefore, further laboratory studies of *P. margaritifera* filtration would use larger tracer ($> 6 \mu\text{m}$ dia.).

To assess *in situ* the actual PR, Buestel and Pouvreau (unpublished data) measured exhalant flow in a 3-year-old (120 mm, 6.1 g dry tissue weight pearl oyster) using a micro-flowmeter placed in front of the exhalant aperture. Exhalant current reached then 5 cm s^{-1} , while exhalant aperture area was estimated to 4.3 cm^2 . These results lead to an *in situ* PR of 77.4 l h^{-1} , while the theoretical value given by the CR-model obtained in the present work would be 73.8 l h^{-1} . This concordance supports our contention that our CR-model obtained in laboratory with T-Iso is a reliable model of the actual *in situ* PR, with nevertheless a risk of slight underestimation. Further field experiments will attempt to assess *in situ* PR.

In low turbidity conditions, pearl oyster exhibits a very high clearance rate which follow the allometric equation $25.88 \times (\text{dry tissue weight})^{0.57}$. There is extensive literature on clearance and pumping rates in bivalves and many authors have related CR or PR to W by fitting power models (i.e. $y = aW^b$, Table 3).

Typically, the exponent coefficient (*b*-value) ranges between 0.38 and 0.94 (mean value = 0.67). The value obtained in *P. margaritifera* is in the lower half of that range (0.57). In comparison with reported values for bivalves (Table 3, range : 0.08 to $11.6 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$), the *a*-value (CR for well-retained algae in a 1 g DW pearl oyster) found in *P. margaritifera* is remarkably high ($25.88 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$). Seston load is known to affect pumping capacity (Winter, 1973, 1976; Bayne and Newell, 1983; Burky *et al.*, 1985; Defossez and Daguzan, 1995; Lei *et al.*, 1996). Therefore it is not surprising that *P. margaritifera* counteracted low ambient turbidity via high PR. This study strengthens the speculation by Hawkins *et al.* (1998), who compared feeding behaviour of four tropical bivalves to that of temperate bivalves, that “average of clearance rate may be faster in the tropical species studied here”.

The comparison of the PR per unit of gill area (PR/GA) in bivalves gives some insight into the mechanisms which may explain the high pumping capacity observed in *P. margaritifera*. In most species, PR/GA occurs within the range 0.4 and $4.1 \text{ ml mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (Foster-Smith, 1975; Mølhenberg and Riisgård, 1979; Meyhöfer, 1985; Jones *et al.*, 1992), a high value of $5.2 \text{ ml mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ having been reported in *Clinocardium nuttallii* (Meyhöfer, 1985). The high PR/GA ratio obtained in *P. margaritifera* ($5 \text{ ml h}^{-1} \text{ mm}^{-2}$) combined with an elevated relative GA contributes to the explanation of the high pumping capacity observed in *P. margaritifera*.

Table 3 : Allometric relationship between pumping or clearance rate (PR or CR, l h⁻¹) and body size (W, g dry tissue weight) of different suspension-feeding bivalves. Information about concentration of particulate matter and temperature is given as far as possible.

Species	PR or CR (l h ⁻¹) on W (g)	Turbidity	Suspended matter (mg l ⁻¹)	Concentration of algae (cells ml ⁻¹)	Temperature (°C)	References
<i>Clinocardium nuttallii</i>	3.06 W ^{0.80}	Low	-	-	13	Meyhöfer (1985)
<i>Macoma nasuta</i>	0.08 W ^{0.85}	Low	-	-	13	Meyhöfer (1985)
<i>Chlumys hastata</i>	8.71 W ^{0.94}	Low	-	-	13	Meyhöfer (1985)
<i>Aulacomya ater</i>	0.89 W ^{0.81}	Low	TPM = 3	-	15	Van Erkom Schurink and Griffiths (1992)
<i>Perna perna</i>	2.55 W ^{0.88}	Low	TPM = 3	-	15	Van Erkom Schurink and Griffiths (1992)
<i>Choromytilus meridionalis</i>	3.49 W ^{1.00}	Low	TPM = 3	-	15	Van Erkom Schurink and Griffiths (1992)
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	4.08 W ^{1.06}	Low	TPM = 3	-	15	Van Erkom Schurink and Griffiths (1992)
<i>Mytilus californianus</i>	7.97 W ^{0.71}	Low	-	-	13	Meyhöfer (1985)
"	1.31 W ^{0.44}	Low to medium	-	-	15	Mean value from Bayne et al. (1976)
<i>Mytilus edulis</i>	7.45 W ^{0.66}	Low	POM < 0.3	2 000 to 10 000	10-13	Mølhenberg & Riisgård (1979)
"	1.78 W ^{0.70}	-	-	-	10-12	Jones et al. (1992)
"	2.41 W ^{0.74}	Low	TPM = 1.07	20 000	12	Winter (1973)
"	1.31 W ^{0.73}	Low	TPM = 2.13	40 000	12	Winter (1973)
"	3.90 W ^{0.60}	Low	-	2 000 to 6 000	10	Vahl (1973)
"	1.27 - 3.90 W ^{0.38 - 0.74}	Low to medium	-	2 000 to 40 000	10 - 15	Range of the values given in Winter (1976)
<i>Mytilus chilensis</i>	0.79 - 1.55 W ^{0.58 - 0.59}	Low	TPM = 0.80 - 2.14	15 000 to 40 000	12	Navarro and Winter (1982)
<i>Cerastoderma edule</i>	2.00 W ^{0.58}	Low	-	3 400 to 7 400	10	Vahl (1972)
"	11.60 W ^{0.70}	Low	POM < 0.3	2 000 to 10 000	10-13	Mølhenberg and Riisgård (1979)
<i>Cerastoderma echinatum</i>	4.22 W ^{0.62}	Low	POM < 0.3	2 000 to 10 000	10-13	Mølhenberg and Riisgård (1979)
<i>Cerastoderma lamarecki</i>	2.72 W ^{0.74}	Low	-	18 000	18-21	Sanina (1976)
<i>Modiolus modiolus</i>	6.00 W ^{0.75}	Low	POM < 0.3	2 000 to 10 000	10-13	Mølhenberg and Riisgård (1979)
<i>Arctica islandica</i>	5.55 W ^{0.62}	Low	POM < 0.3	2 000 to 10 000	10-13	Mølhenberg and Riisgård (1979)
<i>Mercenaria mercenaria</i>	2.60 W ^{0.74}	Medium	-	-	19	Coughlan and Ansell (1964)
"	1.24 W ^{0.80}	Low	-	25 000	28	Riisgård (1988)
<i>Geukensia demissa</i>	6.20 W ^{0.83}	Low	-	25 000	28	Riisgård (1988)
<i>Argopecten irradians</i>	- 6.20 W ^{0.83}	Low	-	25 000	28	Riisgård (1988)
"	4.74 W ^{0.82}	Low	-	-	24	Chipman and Hopkins (1954)
<i>Dreissena polymorpha</i>	0.25 W ^{0.48}	Medium	TPM = 12	-	20	Lei et al. (1996)
<i>Tapes decussatus</i>	3.28 W ^{0.54}	Medium	TPM = 20 - 40	-	19	Recalculated from Defosse and Daguzan (1995)
<i>Ruditapes philippinarum</i>	2.88 W ^{0.44}	Medium	TPM = 20 - 40	-	19	Recalculated from Defosse and Daguzan (1995)
<i>Musculium partumeium</i>	0.21 W ^{0.75}	Medium	TPM = 7 - 26	-	2 - 20	Mean value of Burky et al. (1985)
<i>Didacna longipes</i>	0.61 W ^{0.52}	Medium	-	60 000	18 - 21	Sanina (1976)
<i>Didacna trigonooides</i>	1.32 W ^{0.75}	Medium	-	39 000	18 - 21	Sanina (1976)
<i>Venerupis corrugatus</i>	1.90 - 3.62 W ^{0.61}	Medium	TPM = 6.7 - 9.7	-	13 - 18	Stenton-Dozey and Brown (1994)
<i>Ostrea edulis</i>	6.55 W ^{0.46}	Low to medium	-	2 300 to 25 000	20-22	Recalculated from Figure 7 of Walne (1972)
<i>Crassostrea gigas</i>	4.82 W ^{0.44}	Medium	-	-	19	Bougrier et al. (1995)
"	2.28 W ^{0.73}	Medium	-	100 000	20	Gerdes (1983)
<i>Crassostrea virginica</i>	6.80 W ^{0.73}	Low	-	25 000	28	Riisgård (1988)
<i>Pinctada margaritifera</i>	25.88 W ^{0.57}	Low	POM < 0.3	10 000	28	This study

Retention efficiency

Retention efficiency can be determined by either direct or indirect ways. Even though indirect methods have been mostly used (Haven and Morales-Alamo, 1970; Mølhenberg and Riisgård, 1978; Palmer and Williams, 1980; Riisgård, 1988; Barillé *et al.*, 1993), they only allow an estimation of the relative retention efficiency (see Wilson, 1983). The absolute RE, i.e. the percentage of particles of a specific size removed from the suspension in a single passage through the gills (Wilson, 1983), is generally determined by direct methods, in which cannulation of the bivalve is needed (e.g. Jørgensen *et al.*, 1984). In the present study, we followed a direct method in which water samples were withdrawn, via glass tubes, just up stream and down stream from the gill. Because inhalant and exhalant apertures in *P. margaritifera* are large, cannulation was unnecessary, which prevented further disturbance of the animal. Using this method, absolute RE was estimated in undisturbed *P. margaritifera*. It appeared that RE of 100% was obtained for particle sizes above 5 μm while most of the 1 μm -particles passed through the gills. This RE spectrum agrees with two other studies conducted on *Pinctada* sp. Dufour and Torr ton (1996) showed that retention of free living bacteria (0.4 μm dia.) was only 1/38 th of the value obtained with Tahitian *Isochrysis* aff. *galbana*. This corresponds to an RE of 2.5%. Ward and MacDonald (1996) working on *Pinctada imbricata* fed under various conditions of natural seston load measured RE around 75% for 3 μm -particles and 100% for 6 μm -particles. These concordances suggest that our RE model is reliable and may be an efficient tool to analyse interactions between the bivalve and its natural environment.

Eu-latero-frontal cirri are well-known for participating in the retention of small particles (Table 4). Accordingly, *P. margaritifera*, which have no eu-latero-frontal cirri, poorly retained 1 μm -particles. This deficit is surprising given the relative abundance of pico-plankton in Polynesian lagoons, i.e. more than 60% of the total organic matter in suspension (e.g. Charpy and Blanchot, 1996, 1998; Dufour and Torr ton, 1996). *P. margaritifera* offset this low efficiency in retaining pico-planktonic particles by feeding on higher trophic levels such as protists (micro-algae and protozoa) and aggregates (assemblages of mucus, detritus and bacteria etc...). These large particles thus play the role of trophic link between pearl oysters and pico-plankton (Le Gall *et al.*, 1997 ; Dupuy *et al.*, 1999). Protists and aggregates are found at very low concentration (< 1 mg l⁻¹) in the water around long-lines of *P. margaritifera* are grown. This scarcity is compensated by the fact that *P. margaritifera* can sustain very high pumping activity providing sufficient nutrition to support its high growth rate.

Table 4 : Size of particles retained with 100% and 50% efficiency by some bivalves (star (*) indicated that value was obtained by extrapolation of the curve of the retention efficiency).

Species	Size for 100 % Retention Efficiency	Size for 50 % Retention Efficiency	Retention Efficiency for 1µm particles	Observation on seston load	Source
Eu-latero-frontal cirri well-developed					
<i>Arctica islandica</i>	3	<1	70%	10 000 alg./ml	Mølhenberg and Riisgård, 1978
<i>Cultellus pellucidus</i>	4	1	50%	10 000 alg./ml	Mølhenberg and Riisgård, 1978
<i>Mercenaria mercenaria</i>	4	2	* 30%	-	Riisgård, 1988
<i>Cardium edule</i>	3	1.5	35%	10 000 alg./ml	Mølhenberg and Riisgård, 1978
<i>Cardium glaucum</i>	4	1.1	50%	-	Jørgensen et al., 1984
<i>Mytilus edulis</i>	4	1	50%	10 000 alg./ml	Mølhenberg and Riisgård, 1978
Reduced eu-latero-frontal cirri					
<i>Ostrea edulis</i>	5	2	5%	10 000 alg./ml	Mølhenberg and Riisgård, 1978
"	4			10 000 alg./ml	Wilson, 1983
<i>Crassostrea gigas</i>	4	3	* 0%	1.34 mg/l	Barillé et al., 1993
"	13	7	* 0%	64.37 mg/l	Barillé et al., 1993
<i>Crassostrea virginica</i>	3	1-2	* 10%	>1 millions part./ml	Haven and Morales-Alamo, 1970
"	3.5	1.5	* 40%	1.45 mg/l	Palmer and Williams, 1980
"	> 5	1.7	* 30%	6.54 mg/l	Palmer and Williams, 1980
"	6	2.5	* 30 %	-	Riisgård, 1988
Eu-latero-frontal cirri lacking					
<i>Argopecten irradians</i>	6	4	0%	0.88 mg/l	Palmer and Williams, 1980
"	6	3	* 5%	10.89 mg/l	Palmer and Williams, 1980
"	5	2.5	0%	-	Riisgård, 1988
<i>Pecten septemradiatus</i>	6.5	4	* 20%	10 000 alg./ml	Mølhenberg and Riisgård, 1978
<i>Pecten opercularis</i>	6	4	* 20%	10 000 alg./ml	Mølhenberg and Riisgård, 1978
<i>Placopecten magellanicus</i>	8	3	* 20%	< 5 mg/l	Mac Donald and Ward, 1994
<i>Monia squama</i>	6	3	* 0%	-	Jørgensen et al., 1984
<i>Pinctada margaritifera</i>	5	2	* 15%	10 000 alg./ml	This work

Working on other tropical bivalves inhabiting the same lagoon (i.e. *Pinctada maculata*, *Arca ventricosa* and *Chama iostoma*), Addessi and Payri (1998) also measured high CR, especially in *P. maculata*, which also exhibits rapid growth. Tropical bivalves have developed two different strategies to grow fast in low ambient seston conditions : (1) Tridacnidae, and especially *Tridacna gigas*, are symbiotic and use photosynthates from their zooxanthellae to ensure rapid growth (Klumpp and Griffiths, 1994) ; (2) Non-symbiotic bivalves, and especially *Pinctada* sp., process large amount of water in order to gain sufficient energy.

Under such conditions, the carrying capacity of lagoons for shellfish aquaculture is certainly limited and may depend strongly on plankton turn-over and water mixing around rearing long-lines. Further work will attempt to quantify this capacity.



CHAPITRE III :

Filtration et biodéposition chez l'huître perlière :

Approche in situ.

Ce chapitre a été proposé pour publication dans Aquaculture

Soumis le 25 février 1999

Acceptée le 15 mai 1999

RÉSUMÉ

Au cours de précédents travaux (Chapitre 2), les capacités de filtration de l'huître perlière ont été abordées en laboratoire dans des conditions proches de celles du milieu de Takapoto. La présente étude s'attache à étudier *in situ*, i.e. dans le lagon de Takapoto, le taux de filtration et la biodéposition de l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*, au cours de plusieurs expériences de terrain menées entre 1996 et 1998 et en fonction des conditions météorologiques, dont le rôle sur les processus de nutrition est supposé (cf Chapitre 1).

Au cours de chaque expérience, les suivis de la matière particulaire totale (TPM, mg l⁻¹), de la matière particulaire inorganique (PIM, mg l⁻¹) et de la matière organique particulaire (POM, mg l⁻¹) ont été effectués, et reliés aux conditions météorologiques locales, notamment la vitesse du vent. Les variations de TPM, PIM et POM ainsi mesurées ont montré une relation direct avec les processus d'alimentation de *Pinctada margaritifera*.

Le taux de filtration (CR, l h⁻¹ g⁻¹) est en moyenne de 22 l h⁻¹ g⁻¹, et varie en fonction de POM et PIM selon l'équation $CR = 26.96 PIM^{-0.42} POM^{0.96} W^{0.61}$ avec W = poids de chair sèche. L'activité de filtration mesurée est la plus forte jamais étudiée chez les bivalves dans leur habitat naturel.

La production de pseudofèces (PF, mg h⁻¹) commence pour des très faibles valeurs de charge en PIM et POM, les seuils de productions respectifs étant de 0.17 mg l⁻¹ et 0.28 mg l⁻¹. PF varie en fonction de PIM et POM selon l'équation : $PF = 32.6 (POM - 0.28) (PIM - 0.17) W^{0.77}$. Chez les autres bivalves, les pseudofèces sont généralement observés pour des valeurs de seston (PIM et POM) beaucoup plus fortes. Les pseudofèces récoltés ont montré qu'ils étaient principalement constitués de matière minérale (plus de 80 % en poids).

La production de fèces (F, mg h⁻¹) varie en fonction de la charge en seston total (TPM, mg l⁻¹) selon l'équation $F = 20 W^{0.49} (1 - e^{-0.66 TPM})$. La quantité et la composition des fèces chez l'huître perlière se situent dans les valeurs couramment mesurées chez les bivalves.

Afin d'assurer son développement dans les milieux lagunaires, l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*, a développé une stratégie trophique consistant à filtrer de grande quantité d'eau afin d'acquérir suffisamment d'énergie pour satisfaire sa forte croissance. Ce travail *in situ* confirme complètement les expériences menées jusqu'à lors en laboratoire. Il permet en outre d'estimer les quantités perdues par biodéposition.

ABSTRACT

In situ clearance rate and biodeposition of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, were followed during several field experiments from 1996 to 1998 in the lagoon of Takapoto. Serial measurements of total particulate matter (TPM, mg l⁻¹), particulate inorganic matter (PIM, mg l⁻¹), and particulate organic matter (POM, mg l⁻¹) were related to meteorological conditions, especially wind speed. These variations in load and composition of seston induced direct changes in feeding processes of *P. margaritifera*.

Clearance rate (CR, l h⁻¹) averaged 22 l h⁻¹ g⁻¹ and varied with POM, PIM and W according to the following equation : $CR = 26.96 PIM^{0.42} POM^{0.96} W^{0.61}$ with W = dry tissue weight. This pumping activity appeared to be the highest of those mentioned for bivalves species in their natural habitats.

Pseudofaecal production (PF, mg h⁻¹) started for very low PIM (0.17 mg l⁻¹) and POM load (0.28 mg l⁻¹) in water and followed the equation : $PF = 32.6 (POM - 0.28)(PIM - 0.17) W^{0.77}$. In other bivalve species, pseudofaeces are generally observed for higher PIM or POM levels. These pseudofaeces were mainly constituted of mineral matter (more than 80% in weight).

Faecal production (F, mg h⁻¹) varied also according to seston load and the equation describing the faecal biodeposition was : $F = 20 W^{0.49} (1 - e^{-0.66 TPM})$. The quantity and the composition of the faecal biodeposits were in a range commonly found in literature.

This work confirms by *in situ* experiments previous results obtained in laboratory and especially that *Pinctada margaritifera* has developed a trophic strategy which consists in processing large amounts of water to gain sufficient energy in poor waters. But this work also showed that meteorological conditions have indirect influences on feeding processes of pearl oyster by modifying significantly the concentration and the composition of seston.

Key Words : *Pinctada margaritifera* - Tropical lagoon - Filter feeding behaviour - Seston - Clearance rate - Biodeposition.

INTRODUCTION

Black pearl aquaculture plays a main economic role in French Polynesia. Today, the annual production is six metric tons of pearls. After the large scale mortality which decimated cultivated pearl oysters from several atolls in 1985, French Polynesia decided to set up a general research programme on the pearl oyster, so-called PGRN. As the main objective was to assess the carrying capacity of the lagoon for oyster farming, ecosystem modelling was considered as an useful approach. One of the first steps in ecological modelling consists in building a physiological model accounting for the growth of the cultivated bivalve. Such models have already been achieved for various species of farmed molluscs (Ross and Nisbet, 1990; Bacher *et al.*, 1991; Schneider, 1992; Willows, 1992; Raillard *et al.*, 1993; Van Haren and Kooijman, 1993; Barillé *et al.*, 1997b) but none has been proposed until now for the growth of the black-lipped pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Linné, 1758) var. *cumingi* (Reeve), in a lagoon environment.

To set up such a growth model, the physiological functions which govern gains and losses in the bivalve budget have to be known. Up to now, few works have focused on the physiology of *P. margaritifera* : a first estimation of clearance rate under realistic laboratory conditions, with algal concentrations similar to those found in Polynesian lagoons, showed that pearl oysters have the ability to process large volume of water (Jonquière *et al.*, 1995; Pouvreau *et al.*, 1998a). In a recent study, Yukuhira *et al.* (1998) working in Australian waters also came to the same conclusion ; that *P. margaritifera* as well as *P. maxima* are « ...exceptional bivalves in terms of energy fluxes. ». Moreover, Pouvreau *et al.* (1999) showed that the pearl oyster was unable to efficiently catch pico-particles (< 2 µm), whereas a great part of organic matter in the lagoon environment is close to 1 µm. To explain the paradoxically fast growth of pearl oysters in such poor waters, these authors pointed out that clearance activity is so high that > 2 µm particles provided sufficient energy to the bivalve.

However, connections to field conditions are not concrete in these 4 previous works. Pouvreau *et al.* (1998b) showed that seston parameters vary according to meteorological conditions. So, effects of these variations (even restricted) on feeding processes have to be taken into consideration in order to compute an *in situ* realistic growth model. *In situ* relationships between feeding behaviour and seston variations have been widely studied in other bivalves (e.g. Bayne *et al.*, 1993; De Villiers and Hodgson, 1993; Iglesias *et al.*, 1996; Ward and MacDonald, 1996; Arifin and Bendell-Young, 1997; Barillé *et al.*, 1997a; Bacon *et al.*, 1998;

Cranford *et al.*, 1998; MacDonald *et al.*, 1998; Hawkins *et al.*, 1998a, b for the most recent) but had never been investigated in *P. margaritifera* in its natural lagoon environment. Recently, Hawkins *et al.* (1998b) gave some details on *in situ* feeding processes of *P. margaritifera* (erroneously named *margarifera*) in a different environment, a mangrove system in Malaysia. Water temperature is almost identical between Malaysia and Polynesia (around 28 °C). But, on the other hand, in the mangrove, seston abundance (TPM) is higher, i.e. from 6 to 40 mg l⁻¹, the organic content (6 to 22%) and the salinity (27.9 ‰) are lower compared to water of the Takapoto lagoon, characterised by very low TPM values (around 1 mg l⁻¹), high organic content (>50 %) and high salinity (39 ‰). Such differences between environment presumably influence *P. margaritifera* feeding processes : Hawkins *et al.* (1998b) measured effectively low CR in Malaysian waters compared to those obtained in Polynesian waters by Jonquière *et al.* (1995) and Pouvreau *et al.* (1998a, 1999). The aim of the present study is to directly estimate feeding processes of pearl oyster in its lagoon environment for various seston concentration and composition.

Several methods are used to estimate bivalves feeding processes, especially clearance rate, CR, (see Coughlan, 1969 ; Widdows, 1985 ; Iglesias *et al.*, 1998). CR can be evaluated from the decrease in particle concentration in water surrounding the bivalve ; however, this method cannot be easily used during field experiments without disturbing the bivalves. Furthermore it does not allow the quantification of pseudofaecal products, which constitutes the first source of energy loss. On the other hand, the biodeposition method (Iglesias *et al.*, 1992 ; Cranford and Hargrave, 1994 ; Iglesias *et al.*, 1998) is easy to set up *in situ* and the results reflect the studied bivalve behaviour.

In the present work, *in situ* biodeposition rate (pseudofaeces, PF, and faeces, F) and clearance rate (CR) were quantified in relation to pearl oyster body size in the lagoon of Takapoto Atoll (Tuamotu Island - French Polynesia). As the feeding behaviour may change according to weather-induced changes in temperature and particulate matter, these measurements were obtained for different meteorological conditions. In order to precisely relate environment and feeding behaviour of the bivalves, mathematical formulations are proposed for CR, PF and F production of *P. margaritifera* in lagoons. These mathematical functions will be integrated in a deterministic growth model in future work.

MATERIALS AND METHODS

Physical environment

The study was carried out in the SW extremity lagoon of Takapoto atoll, in the Tuamotu Island of French Polynesia (Figure 1). This atoll (Latitude 14°30' S, and longitude 145°20' W) is 18.7 km long and 4.4 km large with an area of 81.7 km² (Sournia and Ricard, 1976). Mean depth of the lagoon is 23 m, with a maximum of 55 m. Volume of waters is estimated between 1.3 km³ (Sournia et Ricard, 1976) and 2.28 km³ (Yann Morel, *pers comm*). Because of restricted exchanges with the ocean, the average time of residence of water is evaluated to 4 years, and total replacement to 17 years (Sournia & Ricard, 1976). No tidal current is observed in the lagoon (absence of channel into the coral ring), so the mass of water could only be stirred and homogenised by regular trade winds. Therefore spatial variations of the potential food of pearl oyster (i.e. particulate organic matter, POM) are low in this lagoon (Pouvreau *et al.*, 1998b). Conversely, temporal variations strongly correlated with meteorological events were often observed. The experiments were carried out at various periods, over more than one year, in order to encounter different weather conditions.

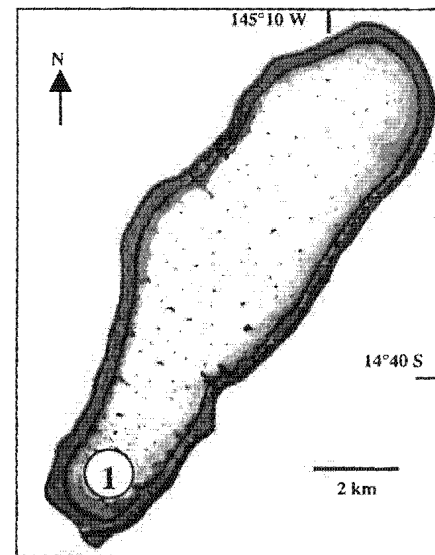


Figure 1 : Takapoto atoll and location of the studied site (1)

Field experiments

Sampling scheme : Three field investigations were performed from June 1996 to November 1997. The first survey (June 1996) corresponded to the beginning of austral winter (lower temperature, higher pressure, low precipitation), the second occurred in March 1997 during the austral summer (higher temperature, lower pressure, and heavy rains), and the third occurred during November 1997 (intermediary season). Each field trip lasted 10 days. The experiment consisted in : (1) separately collecting all the faeces and pseudofaeces biodeposits produced by oysters of various size over several nycthemeral cycles and (2) following the variations in particulate organic and inorganic matter (POM and PIM, mg l⁻¹) during the same time. Twenty nycthemeral series of biodeposition measurements were performed during the 3 field trips.

Biological material : 196 pearl oysters in a size range from 5 to 18 cm shell height (i.e. 1 year to 5 year-old) were used. During each of the 3 surveys, pearl oysters were collected from long-lines located in the SW extremity of Takapoto lagoon. They were cleaned of epibionts and then transferred to a line (6 m deep) near the field sub-marine experimental facilities, where they were hanged for an acclimatisation period of two days (or more) in order to avoid stress of pearl oysters during measurements. After experiments, pearl oysters were analysed for height (H, dorso-ventral axis), dry soft tissue weight (W, obtained from freeze-drying) and dry shell weight (W_{shell} , obtained from drying at 60°C during 48 h). Each of the physiological functions presented in this work depend upon the dry tissue weight (W, g).

Feeding behaviour and experimental design : In order to build an efficient biodeposits collector, preliminary diving observations were necessary to describe *in situ* behaviour and biodeposits processing of pearl oysters. These observations (Buestel, *unpubl.*) revealed that bundles of white, sticky pseudofaeces, entangled in mucus were carried slowly along the inside edge of the mantle to the labial palps. They were then rejected outside near the pallial fold at the extremity of gills and fell vertically. The brown faeces arriving in the supra-branchial chamber were discharged in the powerful exhalant water current (Figure 3).

According to these observations, a simple apparatus (Figure 2) devoted to collect quantitatively and separately PF and F biodeposits was conceived. Four pearl oysters were fixed on a round PVC plate (80 cm in diameter). A hole was drilled in the plate, adjusted under the point of reception of pseudofaeces. Four collectors (pots) were screwed under the plate, so that the pseudofaeces could sink in. Faeces were collected as follows : 4 cylindrical pipe of 10 cm wide and 80 cm long were fixed horizontally, just behind each of the four pearl oysters, completely channelling the

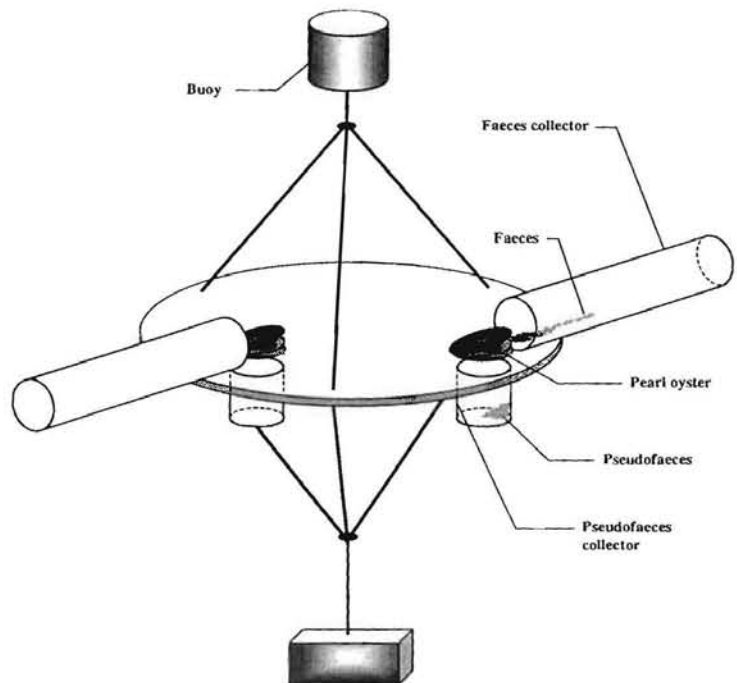
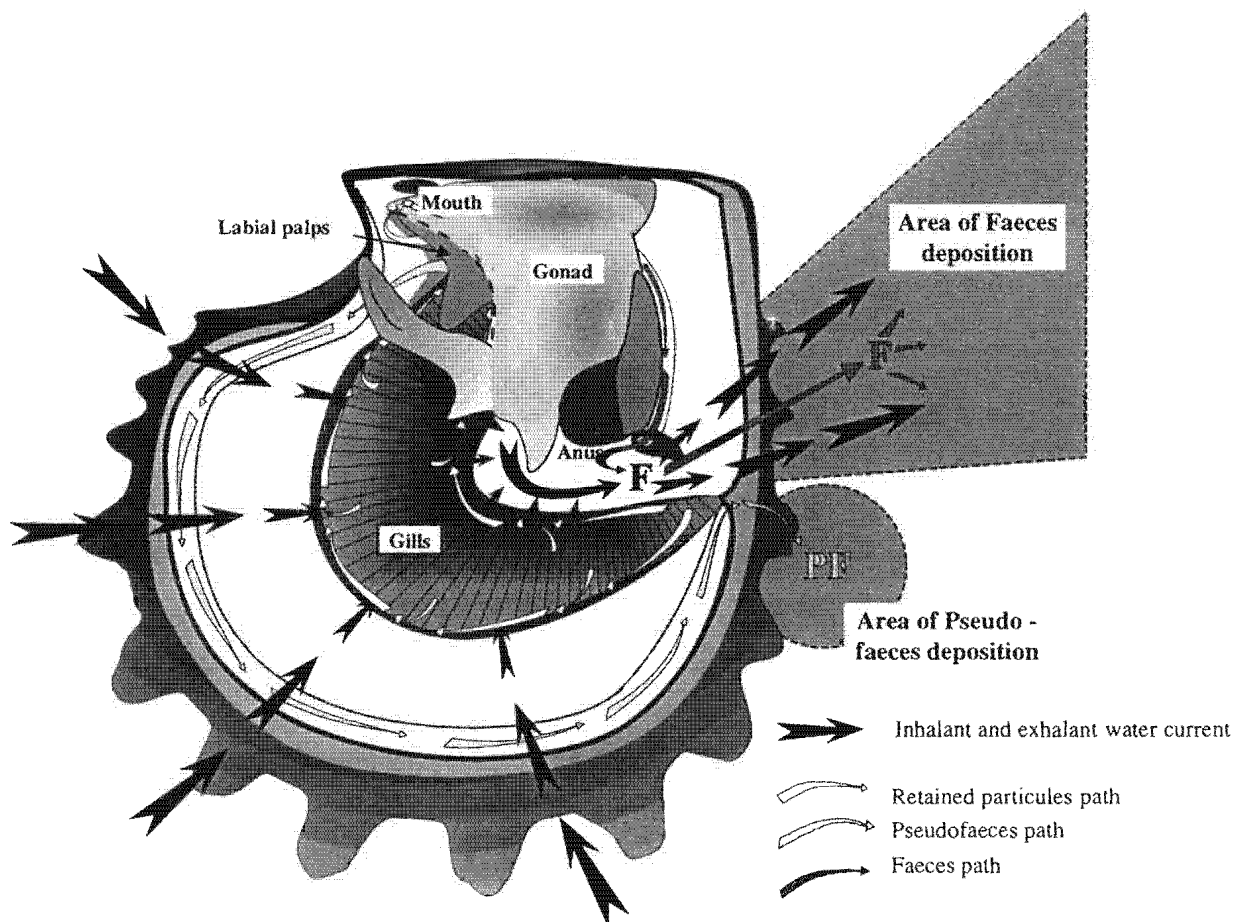


Figure 2 : Description of the experimental design

exhalant current, so that the faeces carried out by the exhalant current settled in the pipe. At the end of biodeposits collection, each pot and pipe was carefully unscrewed by a diver and closed by a screwed-cap. The size of the pipe and collectors were adapted to the oysters size, in order to avoid losses of biodeposits, to obtain a better separation between faeces and pseudofaeces, and to minimise the stress for the individuals. Finally, such apparatus allowed (1) to quantitatively collect biodeposits, except for the very large pearl oyster (6 years old and more) for which the losses being estimated as less than 5% ; (2) to efficiently separate the pseudofaeces from the faeces (if some melting occurred, manual intervention was still possible, thanks to the great differences in colour and form between PF and F) ; (3) to avoid the natural sedimentation in horizontal pipes and to assess it in the vertical collectors by means of control collectors. This biodeposits collector was preliminary tested before *in situ* experimentation, and showed a good efficiency when natural water currents were low (less than 0.1 m s^{-1}), a condition always encountered during the study inside the lagoon. Five biodeposits collectors composed of four units were built, so that a maximum of 20 pearl oysters could be simultaneously sampled.



© IFREMER 1994, D. Buestel and S. Pouvreau

Figure 3 : Processing of water and path of the retained particulate matter in the pearl oyster.

Experimental procedures : During each surveys, pearl oysters were transferred on the submarine biodeposits collectors and we waited for a 24 h acclimation period which allowed collection of representative faeces in a cord form, indicating that the intestinal transit was complete. Regular scuba-diving showed that pearl oysters remained open and closed or inactive oysters were discarded. Collection of biodeposits began at 9 h a.m. and was performed during 24 h, in order to cover a complete nycthemeral cycle.

Meteorological and hydrobiological parameters : Meteorological data (air temperature, atmospheric pressure, precipitation, wind speed and direction) were obtained by Météo-France. Physical parameters of water (temperature, salinity and oxygen content) were continuously monitored using an automatic acquisition station. Particulate matter was measured during each nycthemeral cycle, as follows : 3 samples (5 l) of water were collected every 3 hours by pumping, near the biodeposits facilities at 6 m depth and filtered on 47 mm GF/C filters ($n=27$ for each cycle). After a careful rinsing with isotonic ammonium formate, filters were dried overnight at 60°C and weighed to obtain the Total Particulate Matter (TPM, mg l^{-1}) in suspension. Ash remaining after a complete combustion at 500°C during at least 4 h gave an estimate of the Particulate Inorganic Matter (PIM, mg l^{-1}) and losses by ignition an estimate of the Particulate Organic Matter (POM, mg l^{-1}). For each 24 hours cycle, the daily mean of TPM, PIM and POM was then computed on at least 27 values. The ratio of organic content (OC, %) indicated the quality of the seston.

Physiological determinations

Biodeposits measurements : PF and F production (mg dry wt h^{-1}) were calculated for active pearl oysters. Diving observations showed that the " apparent " time activity (T) of pearl oysters was generally around 24 hours per day, since in lagoons pearl oysters are never emerged. The following data were collected :

PF : Production of pseudofaeces (mg dry wt. h^{-1})

PF_{PIM} : Production of pseudofaeces, inorganic part ($\text{mg ash dry wt. h}^{-1}$)

PF_{POM} : Production of pseudofaeces, organic part ($\text{mg ash-free dry wt. h}^{-1}$)

OC_{PF} : Organic content of pseudofaeces.

Similar notations were used for faeces production (F, F_{PIM} , F_{POM} , OC_{F}).

Clearance rate : Clearance rate (CR, $l\ h^{-1}$) was calculated by using the biodeposits method (Iglesias *et al.*, 1992 ; reviewed by Iglesias *et al.*, 1998). This method is based on the assumption that inorganic matter is not significantly absorbed during digestion (Cranford and Grant, 1990) : the sum of ash weight contained in pseudofaeces and faeces ($PF_{PIM}+F_{PIM}$) is then equal to the weight of inorganic matter retained on the gill. The clearance rate (CR, $l\ h^{-1}$), i.e. volume of water totally cleared of particles per hour, is calculated as follows :

$$CR = (PF_{PIM}+F_{PIM})/PIM.$$

Pumping rate (PR, $l\ h^{-1}$), i.e. the amount of water which pass through the gill, was estimated from CR assuming that PIM particles are retained with a 100% efficiency. Since size of PIM particles are generally above $2\ \mu m$ (Buigues, 1982), this assumption is reasonable.

Mathematical formulation : Clearance rate (CR), PF and F production were modelled according to environmental (TPM, PIM or POM) or internal (W) parameters. Model building was based on : (1) biological assumptions, from the literature analysis, completed by diving or laboratory observations by the authors, and (2) statistical criteria. Biological assumptions were the following :

(1) All physiological functions are related with the body size of bivalves by an exponential relationship (Review by Bayne and Newell, 1983, and Winter, 1976). In this respect, physiological functions have to be expressed as follow : $Y=f(W^b)$.

(2) The seston load and composition may influence PR or CR (Foster-Smith, 1975; Winter, 1976; De Villiers and Hodgson, 1993; Barillé and Prou, 1993; Defosse and Daguzan, 1995; Iglesias *et al.*, 1996; Ward and Mac Donald, 1996; Arifin and Bendell-Young, 1997) even in low turbidity water (Mac Donald and Ward, 1994). For example, CR is positively correlated to POM or chlorophyll a (Mac Donald and Ward, 1994 ; Cranford and Gordon, 1992). On the opposite, PIM may have a negative effect on CR (Barillé and Prou , 1993 ; Ward and Mac Donald, 1996). Accordingly, CR would be expressed as follow : $Y= f(TPM\ or\ PIM, POM, W^b)$.

(3) Biodeposits production increases with the seston load (De Villiers and Hodgson, 1993; Cranford and Hargrave, 1994; Mac Donald and Ward, 1994; Ward and Mac Donald, 1996; Arifin and Bendell-Young, 1997; Barillé *et al.*, 1997a; Hawkins *et al.*, 1998a). However, some mechanisms are specific to PF or F production. PF production results from a complicated crossed effect of PIM and POM, because of sorting efficiency. Below a minimal value of PIM or POM, PF production becomes significant (Barillé *et al.*, 1997a) ; this

so-called PF threshold may be different for POM and PIM. Above these value, PF production increases according to PIM and POM concentration. Then, PF production would be expressed as follow : $PF=f [(PIM-PIM_{min}), (POM-POM_{min}), W^b]$. F production increases with the seston load until maximal intestinal transit time is reached, the gut being full. Afterwards, F production remains constant with a plateau F_{max} (Barillé *et al.*, 1997a). In low TPM conditions, F production may often be below the theoretical F_{max} value. So, F_{max} was fitted by eyes for a 1g dry tissue weight pearl oyster, looking at the entire set of data and was called F_{max-1g} . Then, F production model is expressed as follow : $F=f (F_{max-1g}, TPM, W^b)$.

By considering the previous biological assumptions and after several tests, the most appropriate equations retained for summarising the main physiological processes are :

$$CR = a (POM^b * PIM^c).W^d \quad (a)$$

$$PF = a (POM-POM_{min}).(PIM-PIM_{min}).W^c \quad (b)$$

$$PF_{PIM} = a' (POM-POM_{min}).(PIM-PIM_{min}).W^{c'} \quad (c)$$

$$PF_{POM} = a'' (POM-POM_{min}).(PIM-PIM_{min}).W^{c''} \quad (d)$$

$$F = F_{max-1g}.(1-e^{-k.TPM}).W^d \quad (e)$$

$$F_{PIM} = F_{max-1g}.(1-e^{-k'.TPM}).W^{d'} \quad (f)$$

$$F_{POM} = F_{max-1g}.(1-e^{-k''.TPM}).W^{d''} \quad (g)$$

Parameters were all fitted by least-squares non-linear regressions (Marquardt, 1963). Statistical analysis were conducted under Statgraphic's Plus software. When useful, these functions were standardised to represent value for an oyster of 1 g dry tissue weight by using the following formula: $Y_{standardised} = Y_{measured} * W^{-allom}$ with *allom* equal to the allometric exponent estimated in equations (a) to (g).

RESULTS

Hydrobiological conditions

Meteorological characteristics

During the first cruise (June 1996), the weather was dry and sunny (Table 1). Dominant winds were regular trade wind, blowing from NE. Daily mean air temperature was 27.4°C, while a minimum of 26°C had usually been recorded in August. Atmospheric pressure was high, from 1011.8 to 1014.8 hPa. Conditions encountered during the first field trip are representative of the austral winter (fresh and dry season). In March 1997 (cruise 2), two different weathers were observed : a very sunny and hot weather with low wind (NE) and high pressure (1015.4 hPa), and a fresh and cloudy weather with rainfall and irregular westward (SW-NW) winds with low air pressure (1008.5 hPa), characteristic of austral summer (hot and rainy season with low pressures). The last field trip was characterised by increasing E-SE winds, whose local name is "Mara'amu" and by scarce light rain (increasing at the end of the field trip). Such conditions, often encountered during austral winter, are uncommon in November, and may be due to the occurrence of El Niño Southern Oscillation in 1997.

Table 1 : Summary of meteorological and hydrobiological parameters for each survey (mean value and range).

	Survey 1 <i>from 2/06/96 to 10/06/96</i>	Survey 2 <i>from 14/03/97 to 24/03/97</i>	Survey 3 <i>from 06/11/97 to 14/11/97</i>
<i>Meteorological parameters</i>			
Air temperature (°C)	27.4 (27.2 - 27.5)	28.1 (26.6 - 29.1)	28.3 (27 - 29.1)
Duration of sunshine (h)	9.6 (8.1 - 10.2)	8.8 (4.1 - 11.1)	8.2 (0 - 10.5)
Precipitations (mm)	3.1 (0 - 2)	90.2 (0 - 42.7)	95.8 (0 - 45.4)
Atmospheric pressure (hPa)	1012.8 (1011.8 - 1014.8)	1011.9 (1008.5 - 1015.4)	1014.5 (1012.6 - 1015.6)
Wind direction	NE	NW / SW	SE
Wind speed (km h ⁻¹)	23 (7 - 40)	16 (0 - 36)	18 (0 - 40)
<i>Hydrobiological parameters</i>			
Water temperature (°C)	27 (26.5 - 27.5)	30 (27.5 - 31.5)	29 (27 - 29.5)
Salinity (‰)	38 (37.8 - 38.2)	39 (38.7 - 39.1)	38 (37.8 - 38.2)
Oxygen pressure	over saturation	over saturation	over saturation
TPM (mg l ⁻¹)	1.00 (1.10 - 0.93)	1.05 (0.81 - 1.25)	0.89 (0.70 - 1.29)
PIM (mg l ⁻¹)	0.37 (0.26 - 0.48)	0.48 (0.33 - 0.46)	0.38 (0.28 - 0.63)
POM (mg l ⁻¹)	0.63 (0.61-0.66)	0.58 (0.54-0.48)	0.51 (0.42-0.66)
OC (%)	63	55	57

Winds were carefully monitored because of their potential role on the resuspension of the particulate matter (Figure 4). During the first experiments, NE winds were initially strong (35 km/h), before decreasing to 20 km/h. This NE direction corresponding to the main axis of the lagoon, the water was very rough at the studied site. In March 1997, winds coming from East and North were weak for the first part of the field experiments and became strong afterwards turning to NW-SW. During the last experiment, winds null at the beginning increased progressively up to more than 30 km/h at the end of the experiment, while orientating from E-SE directions.

Particulate matter characteristic

Total particulate matter (TPM) mean was around 1 mg l^{-1} for the 3 surveys, with 60 % of organic matter (OC, Table 1). However, day-to-day variations of TPM in quantity and quality was noticed in relation to the wind conditions (Figure 4) :

- During experiment 1, POM remained constant near 0.63 mg l^{-1} , whereas PIM showed a slow decrease from 0.48 mg l^{-1} (CI=0.10; n=27) to 0.26 mg l^{-1} (CI=0.06; n=27).
- During experiment 2, the highest value of TPM (1.25 mg l^{-1} ; CI=0.15; n=15) was reached for a maximal wind velocity (25 km h^{-1}) at the middle of the survey. Afterwards, TPM showed a slow decrease, simultaneous to the wind velocity decrease (Figure 4). At the end of the survey, TPM was equal to 0.81 mg l^{-1} (CI=0.05; n=15).
- During experiment 3, TPM values showed a characteristic pattern. TPM was low at the beginning of the survey averaging 0.70 mg l^{-1} (CI=0.09; n=18) and mainly composed of organic matter (OC>60%). TPM increased during the survey, reaching 1.29 mg l^{-1} (CI=0.13; n=18), whereas the OC decreased slowly to 50 %. TPM was easily related to the one wind velocity exhibiting the same progressive increase (Figure 4).

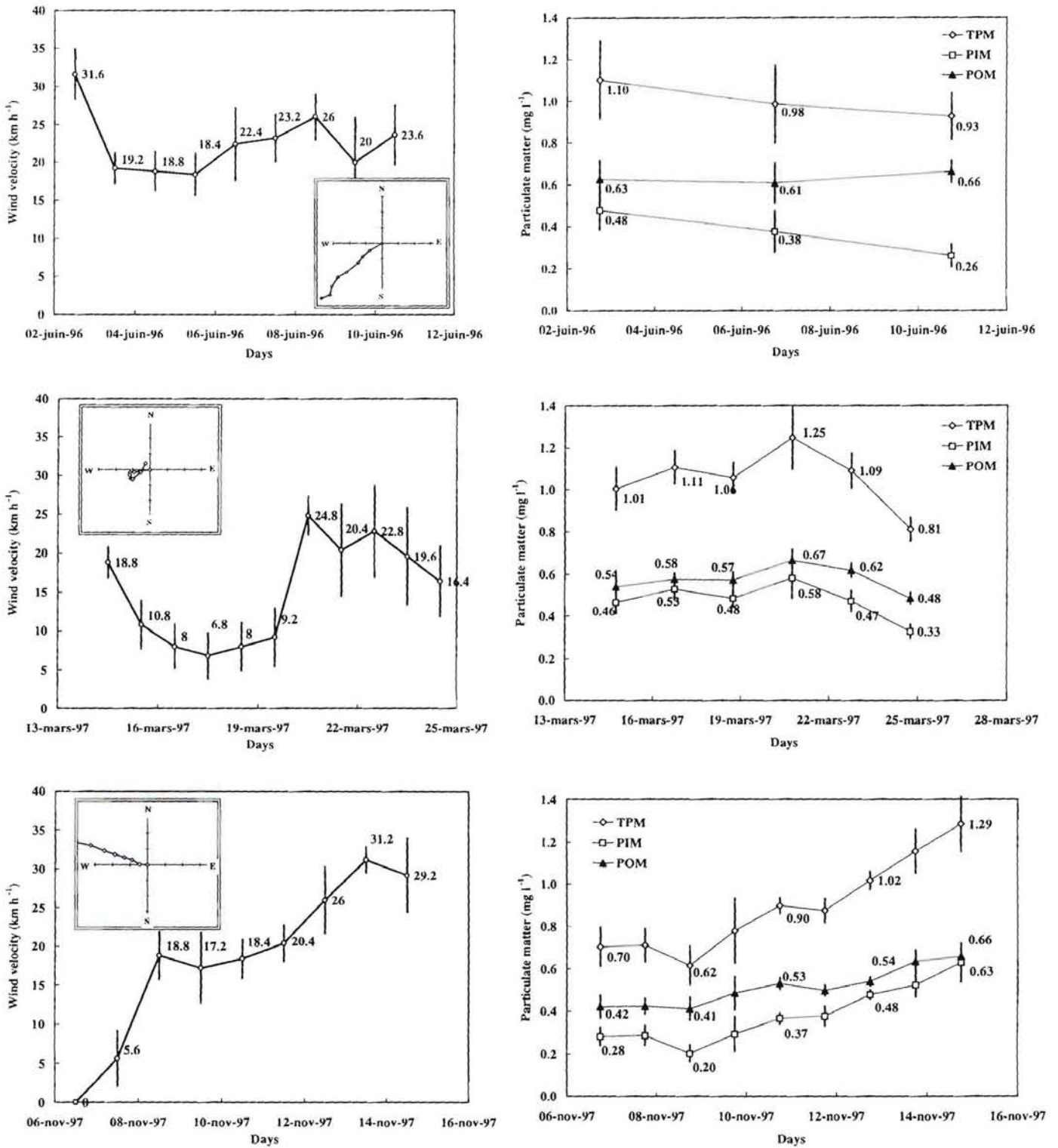


Figure 4 : Simultaneous variations between seston load (TPM, PIM and POM +/- CI) and wind velocity for each survey. Small hodogram graphs integrates speed and direction of wind during each survey.

Physiological functions

Clearance rate (CR)

The CR (Figure 5a) varied approximately from 10 l h⁻¹ for a young pearl oyster (< 1 g dry tissue weight) to more than 120 l h⁻¹ for 5 years old pearl oyster (> 10 g dry tissue weight). When computing the correlation coefficient matrix (Table 2), it appeared that W was the prominent factor acting on the CR ($r=0.79$, $P<0.0001$). POM (and related OC) had also a significant effect ($r=0.32$, $P<0.0001$), whereas the PIM had a small negative effect on CR ($r=-0.08$, $P=0.05$). The TPM had virtually no effect ($P>0.1$) in the range of value encountered in this lagoon.

A regressive model was computed on CR data as follows :

$$\text{CR} = 26.96 (\pm 2.52 \text{ SE}) \bullet \text{PIM}^{-0.42} (\pm 0.05 \text{ SE}) \bullet \text{POM}^{0.96} (\pm 0.11 \text{ SE}) \bullet \text{W}^{0.61} (\pm 0.04 \text{ SE})$$

$$(n=196, R^2=0.75, F_{\text{ratio}} = 1179.95, P<0.05)$$

Data were adequately fitted by the model (Figure 6) : the residual analysis did not reveal any unforeseen trend and the residual distribution was not asymmetric (coefficient of skewness = 0.01). For typical values of PIM and POM encountered in the lagoon, a tri-dimensional representation (Figure 7a) showed that the CR increased with the pearl oysters size, while remaining fairly independent of POM or PIM variations. The lower CR values (< 5 l h⁻¹) were observed for small individual (0.1 g dry tissue weight) and the higher values (~ 95 l h⁻¹) for larger individual (11 g dry tissue weight).

For a theoretical range of variation in PIM and POM, the standardised values of CR (Figure 7b) vary between 12.6 l h⁻¹ g⁻¹, for low values of POM (0.37 mg l⁻¹) and high values of PIM (0.65 mg l⁻¹), and 35.4 l h⁻¹ g⁻¹ for high POM (0.66 mg l⁻¹) and low PIM (0.20 mg l⁻¹). When POM and PIM varied according to the typical pattern encountered in the lagoon, standardised values of CR showed less variation and remained nearly equal to 22 l h⁻¹ g⁻¹ (dark bold line in Figure 7b).

Table 2 : Coefficient correlation (r) matrix between physiological function and independent variables. Value in italic are the significance level associated to the r-value.

Physiological function	W	TPM	POM	PIM	OC
CR	0.7901 <i>0.00</i>	0.1019 <i>0.16</i>	0.3227 <i>0.00</i>	-0.0804 <i>0.05</i>	0.2903 <i>0.00</i>
PF	0.5223 <i>0.00</i>	0.6207 <i>0.00</i>	0.4345 <i>0.00</i>	0.6017 <i>0.00</i>	-0.4070 <i>0.00</i>
PF _{PIM}	0.5137 <i>0.00</i>	0.6321 <i>0.00</i>	0.4535 <i>0.00</i>	0.6050 <i>0.00</i>	-0.4001 <i>0.00</i>
PF _{POM}	0.5521 <i>0.00</i>	0.5038 <i>0.00</i>	0.2717 <i>0.00</i>	0.5462 <i>0.00</i>	-0.4377 <i>0.00</i>
F	0.7204 <i>0.00</i>	0.4263 <i>0.00</i>	0.3647 <i>0.00</i>	0.3661 <i>0.00</i>	-0.1959 <i>0.01</i>
F _{PIM}	0.6968 <i>0.00</i>	0.4357 <i>0.00</i>	0.3825 <i>0.00</i>	0.3672 <i>0.00</i>	-0.1872 <i>0.01</i>
F _{POM}	0.7674 <i>0.00</i>	0.3219 <i>0.00</i>	0.2202 <i>0.00</i>	0.3158 <i>0.00</i>	-0.2217 <i>0.00</i>

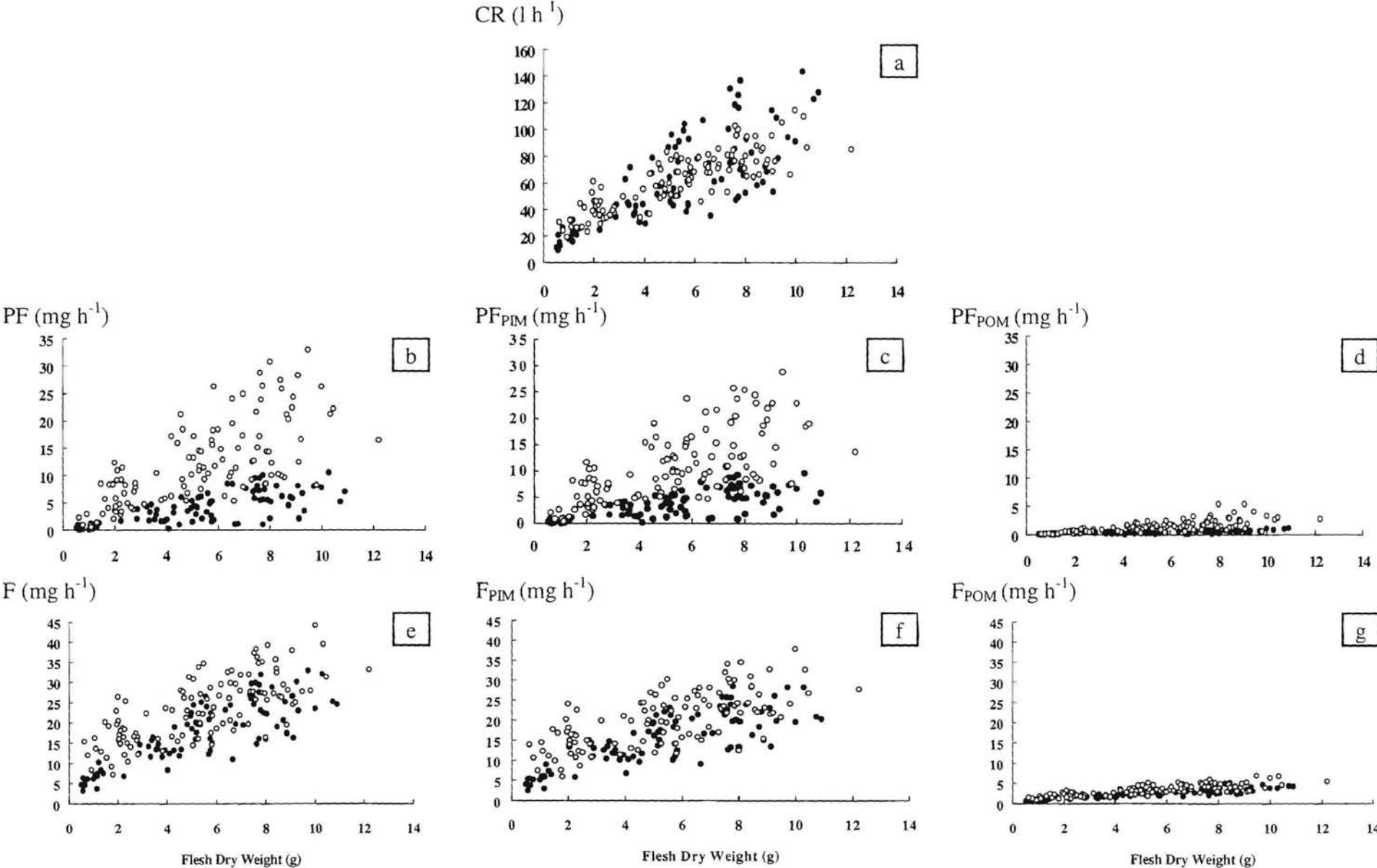


Figure 5: Physiological responses (CR, PF and F production) according to pearl oyster weight and TPM load (● low TPM, i.e.< 1 mg l⁻¹ ; ○ high TPM, i.e.> 1 mg l⁻¹).

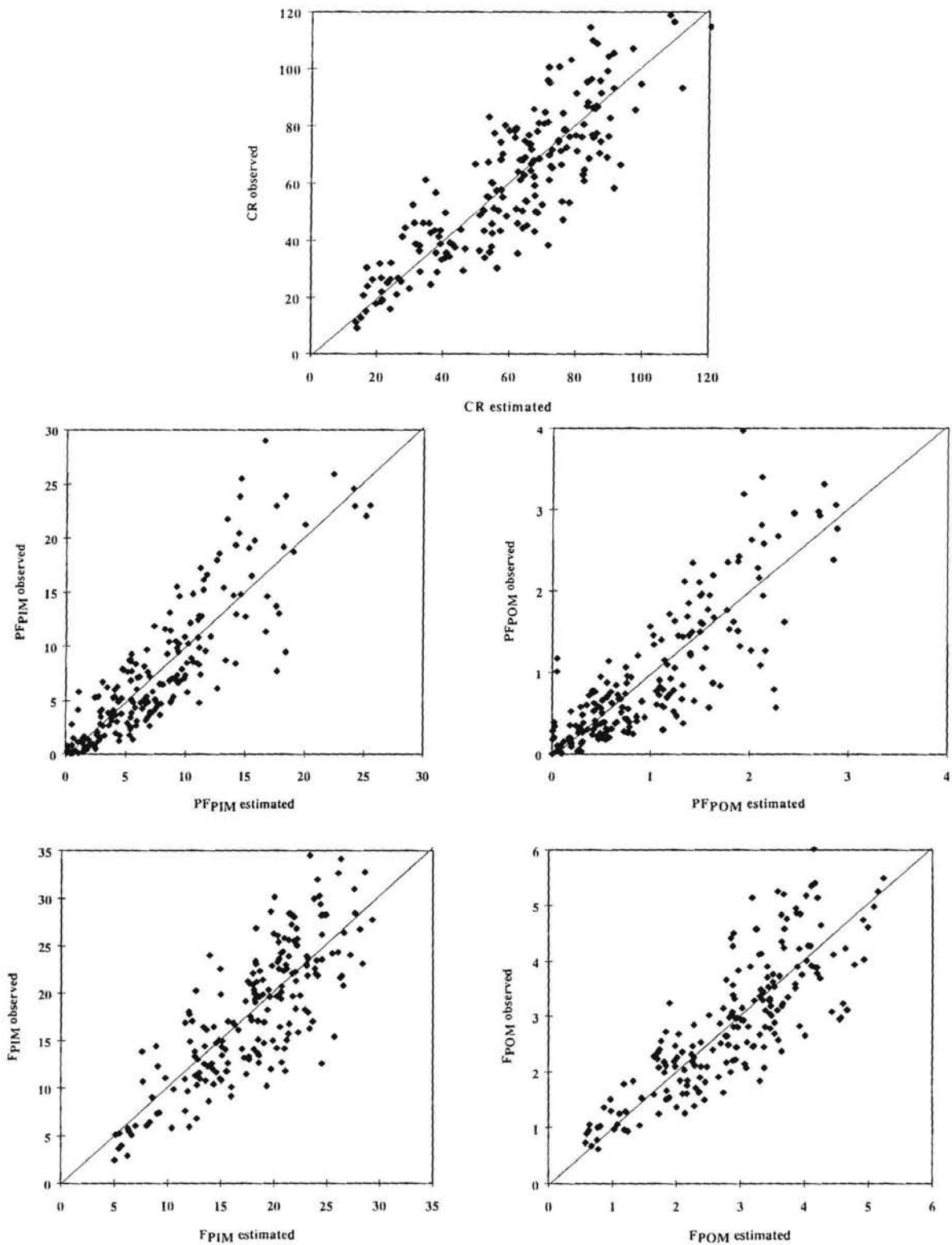


Figure 6 : Comparison between estimation obtained by models and field observation. The fine line corresponds to the equation $y=x$.

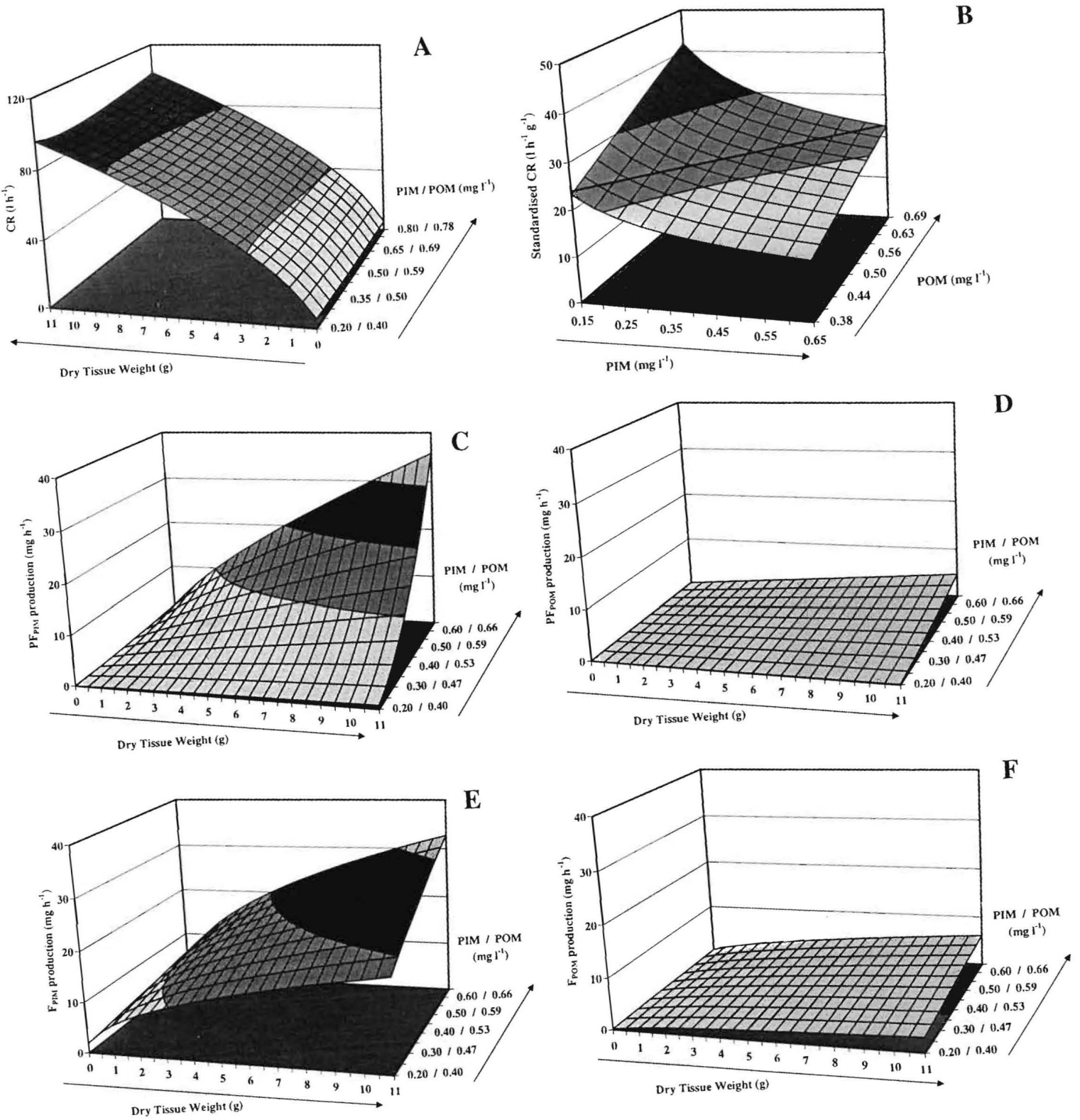


Figure 7 : Tri-dimensional model for CR (a and b) according to the dry tissue weight (W, g) and PIM/POM realistic concentration. Model for PF and F production (e-f) for mineral and organic parts.

Pseudofaeces production

The PF production was clearly related to W and TPM (Figure 5b). For low TPM (<0.6 mg l⁻¹), there was no significant PF production (<1 mg h⁻¹), the PF-threshold being just below this TPM value. Maximal values for PF production (approx. 35 mg h⁻¹) were observed for 5 years old pearl oysters exposed to high seston load (1.25 mg l⁻¹). Within these two limits, various PF production values were observed, depending on W, PIM and POM.

The model minimising as well as possible the sum of squares was as follows :

$$PF = 32.57 (\pm 6.43 \text{ SE}) \bullet [POM-0.28 (\pm 0.05 \text{ SE})] \bullet [PIM - 0.17 (\pm 0.02 \text{ SE})] \bullet W^{0.77 (\pm 0.06 \text{ SE})}$$

$$(n=196, R^2=0.75, F_{\text{ratio}} = 424.25, P<0.05)$$

PF were mainly constituted of mineral matter (more than 80 %, Figure 5c). OC_{PF} showed a progressive decrease from 20 % for low values of TPM, to 10 % when TPM was high (Figure 8).

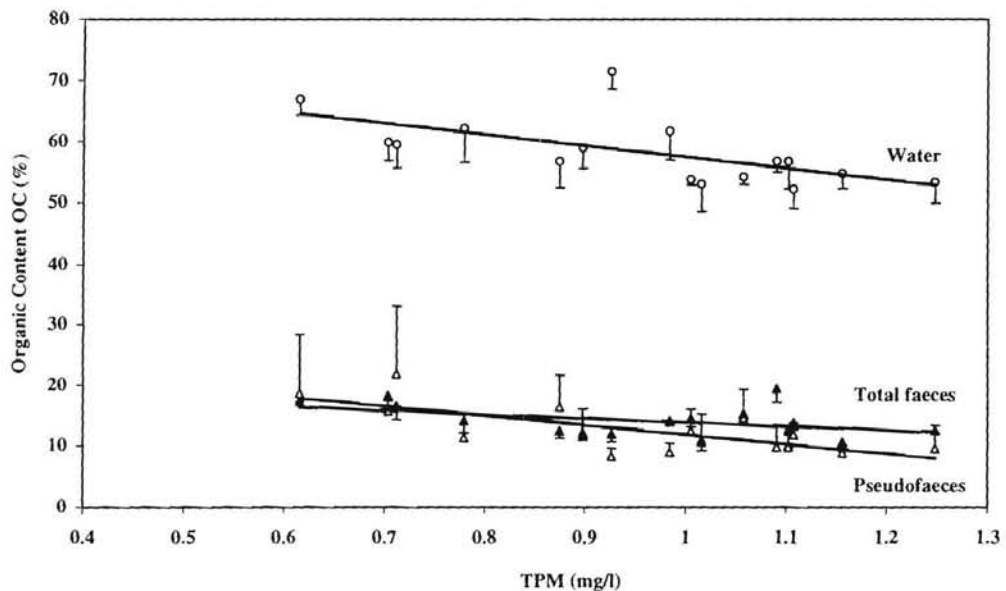


Figure 8 : Organic content (OC, %) of water, rejected and egested ration according to the increase in TPM concentration in water. OC of PF and F are considerably lower than OC in water.

Regressive models on PF production data were as follows :

$$PF_{PIM} = 32.16 (\pm 6.00 \text{ SE}) \bullet [POM-0.30 (\pm 0.04 \text{ SE})] \bullet [PIM - 0.16 (\pm 0.02 \text{ SE})] \bullet W^{0.74 (\pm 0.06 \text{ SE})}$$

$$(n=196, R^2=0.75, F_{\text{ratio}} = 429.09, P<0.05)$$

$$PF_{POM} = 0.52 (\pm 0.55 \text{ SE}) \bullet [POM+1.06 (\pm 1.75 \text{ SE})] \bullet [PIM - 0.19 (\pm 0.02 \text{ SE})] \bullet W^{0.97 (\pm 0.08 \text{ SE})}$$

$$(n=196, R^2=0.69, F_{\text{ratio}} = 294.43, P<0.05)$$

For the last equation, the POM-threshold parameter was not significant (SE > estimation), and allometric coefficient was close to 1. A more simple equation was then computed :

$$\text{PF}_{\text{POM}} = 1.34 (\pm 0.09 \text{ SE}) \bullet \text{POM} \bullet [\text{PIM} - 0.18 (\pm 0.02 \text{ SE})] \bullet \text{W}$$

$$(n=196, R^2=0.69, F_{\text{ratio}}= 583.66, P<0.05)$$

The R^2 values evidenced a good accuracy between model and field observations (Figure 6). A residual analysis did not reveal typical trend, and the coefficient of skewness never exceeded 0.6.

The theoretical PIM-threshold for PF production was nearly the same for the 3 equations, and therefore an average value of $0.17 (\pm 0.02 \text{ SD}) \text{ mg l}^{-1}$ could be considered. The POM-threshold could only be defined for PF and PF_{PIM} : it was close to $0.29 (\pm 0.04 \text{ SD}) \text{ mg l}^{-1}$. The allometric effect of W was only significant on PF and PF_{PIM} with a value of $0.75 (\pm 0.06 \text{ SE})$. The PF_{POM} followed a pattern different from PF_{PIM} , presumably because of mucus production which was not assessed, while it may constitute a significant part of the organic content of PF. For typical seston values encountered in the lagoon, 3-D figures showed that calculated PF production varied from 0 mg h^{-1} to 40 mg h^{-1} according to W, PIM and POM (Figure 7c and Figure 7d). Standardised values of the PF production varied from 0 to $6 \text{ mg h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ according to the crossing effect of PIM and POM.

Faeces production

F production was clearly related to W and more weakly to TPM (Figure 5e). The minimal values were around 5 mg h^{-1} for a young pearl oyster, and reached 40 mg h^{-1} for oldest individuals. The general model for F production was :

$$\text{F} = \text{F}_{\text{max-1g}} \bullet \text{W}^{0.49 (\pm 0.03 \text{ SE})} \bullet (1 - e^{-0.66 (\pm 0.06 \text{ SE}) \times \text{TPM}})$$

$$(n=196, R^2=0.66, F_{\text{ratio}}= 2040.20, P<0.05)$$

An assessment of $\text{F}_{\text{max-1g}}$ was made from the entire set of data (Figure 5) for a pearl oyster of 1 g dry tissue weight. The higher values of F production never exceeded 20 mg h^{-1} even for the highest seston load ($\sim 1.5 \text{ mg l}^{-1}$). So $\text{F}_{\text{max-1g}}$ was considered as equal to 20 mg h^{-1} .

The faeces were mainly constituted of mineral matter (more than 80 %, Figure 5f) and F_{POM} (Figure 5g) was very low as PF_{POM} . Two others models gave the specific composition of faecal biodeposits :

$$\text{F}_{\text{PIM}} = 20 \bullet \text{W}^{0.47 (\pm 0.03 \text{ SE})} \bullet (1 - e^{-0.56 (\pm 0.05 \text{ SE}) \times \text{TPM}})$$

$$(n=196, R^2=0.64, F_{\text{ratio}}= 1872.61, P<0.05)$$

$$\text{F}_{\text{POM}} = 20 \bullet \text{W}^{0.59 (\pm 0.04 \text{ SE})} \bullet (1 - e^{-0.06 (\pm 0.00 \text{ SE}) \times \text{TPM}})$$

$$(n=196, R^2=0.67, F_{\text{ratio}}= 1747.63, P<0.05)$$

When plotting observed values against computed ones, a good fitting was observed (Figure 6). No suspicious trend could be extracted from residual analysis. The exponential coefficient

was around 0.5 for the mineral faecal production, but was higher for the organic one. As observed for the PF production, the organic matter in faeces followed a pattern slightly different of mineral matter one.

For typical seston values encountered, a 3-D representation (Figure 7e and Figure 7f) showed that the calculated F production varied from 2 mg h⁻¹ to 38 mg h⁻¹. Standardised values of F production varied from 6 mg h⁻¹ to 12 mg h⁻¹ depending on the TPM level. The higher F values was reached when the TPM was at its higher level, thus indicating that the full capacity of the digestive processes was not reached, even for the highest seston loads measured on this station.

DISCUSSION

Seston composition

Suspended particulate organic matter is low in Polynesian lagoon waters. In this study, TPM never exceed values above 2 mg l^{-1} and the mean value of POM was equal to $\sim 0.6 \text{ mg l}^{-1}$. These data are consistent with previous studies performed on this lagoon by numerous authors (e.g. Sournia and Ricard, 1976 ; Charpy *et al.*, 1997 ; Charpy and Blanchot, 1998).

The particulate matter is mainly constituted of detritus (more than 60 %, Blanchot *et al.*, 1989). The 40% living part is composed of cyanobacteria (Charpy *et al.*, 1992 ; Charpy and Blanchot, 1996), free living bacteria (Dufour and Torrèton, 1996), picoeukaryotes (Charpy and Blanchot, 1996 ; 1998), micro-algae and protozoa (Blanchot *et al.*, 1989 ; Loret, 1998).

Our results suggest that a part of the suspended organic matter (sometimes > 50 % of TPM) is due to resuspension processes and, then, may have a benthic origin. Sand or mud of Polynesian lagoons bottom are well-known to be highly productive (Sournia, 1976) so that resuspension processes may incorporate significant input in the water column, especially in shallow areas.

The potential role played by the benthic production in the entire water column has never been studied in Takapoto lagoon. In another environment, Arfi *et al.* (1993) showed a strong correlation between PIM, chlorophyll *a* and wind, and concluded that in shallow areas, wind induced increase in available food for planktonic feeders, and constituted the major factor controlling the productivity of the system.

In a very static and closed system as Takapoto lagoon, it is tempting to speculate that wind may play a significant role in increasing the potential amount of food for cultivated pearl oysters, by way of resuspension processes and water mixing. Size of the particulate matter which is resuspended is not known, but these particles are generally embedded in mucus to constitute large and fragile structure called aggregates or « marine snow » (Johannes, 1967 ; Marshall, 1968; Coles and Strathmann, 1973). Since size of marine snow is generally higher than $2 \mu\text{m}$, it would be retained on pearl oyster gills with a high efficiency (Pouvreau *et al.*, 1999).

Trophic strategy of pearl oyster

In the range of typical seston values encountered in the lagoon, *in situ* clearance rate of *Pinctada margaritifera* can be approximated by the general equation $CR \text{ (in l h}^{-1}\text{)} = 22 W^{0.61}$ (in g). The proportionality coefficient of this equation (*a*-value), equal to $22.0 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$, is the highest ever mentioned in bivalve literature. From laboratory experiments (Pouvreau *et al.*, 1999), a similar value (25.9 l h^{-1}) was estimated, by using various methods different from those in this study. The concordance between these data showed that: (1) laboratory conditions of Pouvreau *et al.* (1999) faithfully mimicked Polynesian lagoonal conditions, and (2) the new method used in the present work to estimate *in situ* clearance rate is reliable. Yukuhiro *et al.* (1998) also measured high clearance activity in *Pinctada* sp., but the *a*-value found by these authors was slightly lower (12.3 l h^{-1}), probably because of laboratory conditions. Working *in situ* in a Malaysian mangrove, Hawkins *et al.* (1998b) concluded also that clearance activity in *Pinctada* sp. was higher than in temperate species. They found a lower *a*-value (approx. $5.5 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$), but for a range of TPM from 10 to 23 mg l^{-1} , i.e. more than 10 times higher than in the present study. These various data suggest a direct relationship between TPM and CR, and further experimentation should be conducted to establish an accurate model for a large range of seston concentrations and compositions.

In Polynesian atoll lagoons, large variations in TPM are never encountered (Charpy *et al.*, 1997) except during a cyclone which remains a scarce event in French Polynesia. On the other side, wind-induced resuspension processes involve small variations in seston quantity and quality (organic content) which exhibit small variations in feeding processes. In this way, our CR model has been improved in comparison with Pouvreau *et al.* (1999) by incorporating PIM and POM effects. The new formulation, $CR = 26.96 \text{ PIM}^{-0.42} \text{ POM}^{0.96} W^{0.61}$, shows that POM has a positive effect whereas PIM a negative one. This more elaborate model when applied to other environments gives reliable results : for example, Pouvreau *et al.* (1999) measured a standardised *a*-value for CR equal to $25.9 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ for pearl oysters fed a concentration of *Isochrysis* aff. *galbana* equal to $8\,000 \text{ cell ml}^{-1}$. By applying the PIM (0.18 mg l^{-1}) and POM (0.44 mg l^{-1}) contents of this algae suspension in our model, the calculated *a*-value averaged $25.19 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$, which is virtually identical to the *a*-value (25.9 l h^{-1}) effectively measured by Pouvreau *et al.* (1999). This model is more precise, and strengthens the conclusion made previously by Pouvreau *et al.* (1999) that in poor waters of lagoon environment, *Pinctada margaritifera* succeed and grow vigorously by processing large amounts of water in order to gain sufficient energy.

Seston load is indeed well-known to influence clearance activity, but also other physiological functions. Several reviews deal with the effect of quality and quantity of suspended matter on the entire feeding behaviour and physiology of suspension-feeding molluscs (Foster-Smith, 1975; Winter, 1976; Bayne *et al.*, 1993; De Villiers and Hodgson, 1993; Cranford and Hargrave, 1994; MacDonald and Ward, 1994; Iglesias *et al.*, 1996; Arifin and Bendell-Young, 1997; Barillé *et al.*, 1997a; Bayne, 1998; Cranford *et al.*, 1998; Hawkins *et al.*, 1998a). Nevertheless, only a few works deal with the effect of small variation in seston load (MacDonald and Ward, 1994), and no works are in the range of our study (from 0.6 to 1.2 mg/l). In this range, PF production is the physiological function most affected in *P. margaritifera*. For TPM < 0.40 mg l⁻¹, PF production was trivial, and only appeared when PIM reached 0.17 mg l⁻¹ and POM 0.30 mg l⁻¹. These 2 values defined the so-called pseudofaeces threshold. This threshold for *Pinctada margaritifera* in lagoonal environments is very low. We are not aware of other comparable data from bivalves species and usually, pseudofaeces thresholds are above 1 mg l⁻¹ (Table 3).

Table 3 : Value of pseudofaeces threshold and PF production among several bivalves species under low turbidity environment. *Pinctada margaritifera* produces pseudofaeces at very low seston level

Species	Food	Range of seston load (mg l ⁻¹)	Organic content of seston (%)	Pseudofaeces threshold (mg l ⁻¹)	PF production (mg h ⁻¹ g ⁻¹)	References
<i>Mytilus edulis</i>	natural seston			2.6		Widdowset al. (1979)
"	experimental diet close to natural conditions	1 - 10	50 - 70	3	0 - 2	Bayne et al. (1993)
<i>Mytilus trossulus</i>	experimental diet close to natural conditions	1.4 - 15.7	60 - 70	> 1.4	0 - 29.6	Arifin and Bendell-Young (1997)
<i>Crassostrea virginica</i>	natural seston			3		Haven and Morales-Alamo (1966)
<i>Crassostrea gigas</i>	natural seston	10		4.6	18	Desioux-paoliet al. (1992)
<i>Cerastoderma edule</i>	natural seston			> 3		Iglesias et al. (1996)
<i>Arca zebra</i>	natural seston	3 - 12	20 - 30 *	> 3.1	0 - 1	Ward and MacDonald (1996)
<i>Solen cylindraceus</i>	natural seston			~ 5		DeVilliers and Hodgson (1993)
<i>Mya arenaria</i>	experimental diet close to natural conditions	1 - 14	50	~ 1	0.1 - 0.3	Baconet al. (1998)
<i>Placopecten mugellanicus</i>	experimental diet close to natural conditions	1 - 14	50	~ 1	2 - 10	Baconet al. (1998)
"	natural seston	1 - 2.5	45 - 65	> 3	0	Cranford and Hargrave (1994)
<i>Pinctada imbricata</i>	natural seston	3 - 12	20 - 30 *	> 3.1	4.8 - 16*	Ward and MacDonald (1996)
<i>Pinctada margaritifera</i>	natural seston	0.4 - 1.5	50 - 60	> 0.4	0 - 10.2	This study

Recalculated by using POM/POC~2 ratio

Above this threshold, PF production increased rapidly with increasing TPM and reached $6 \text{ mg h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ for the highest TPM values encountered in the lagoon. Increase in PF according to the rise in seston quantity is often reported (e.g. Bayne *et al.*, 1993; De Villiers and Hodgson, 1993; Cranford and Hargrave, 1994; MacDonald and Ward, 1994; Iglesias *et al.*, 1996; Ward and MacDonald, 1996; Arifin and Bendell-Young, 1997; Barillé *et al.*, 1997a; Bacon *et al.*, 1998; Hawkins *et al.*, 1998a). Such a finding implicates that PF production is a way for pearl oyster to regulate its ingestion in quality and/or quantity. PF were white and mainly constituted of CaCO_3 (more than 80 % in weight), which indicated that *P. margaritifera* were able to selectively improve the organic content of the ingested ration, relative to filtered matter, by preferentially rejecting mineral-rich particles as pseudofaeces. In an apparently unfavourable environment, fast growth in *P. margaritifera* stems from an ingenious combination between a high clearance activity and an efficient sorting ability. Nevertheless, *P. margaritifera* seems not to prosper in lagoon of Polynesian High Island (e.g. Tahiti, Moorea...). These lagoons are well-known to exhibit higher seston loads than in atoll lagoons, especially because of turbid freshwater inputs. It is tempting to speculate that when seston load increases strongly ($10\text{-}50 \text{ mg l}^{-1}$), selection ability of *P. margaritifera* is less efficient. Further works will focus on this selection efficiency, in order to determine the optimal conditions for pearl oyster farming.

For the moment, we can give preliminary advice for pearl farming in Polynesia. Cultivated pearl oysters on long lines will process and clarify large volumes of a surrounding poor water. Such a clearance activity implies for pearl culture that local density should be avoided and concessions should be kept far from each other. In the same way, lagoon area, exposed to water current ensuring enough food renewal, would be the most appropriate farming site. In several Polynesian atolls of The Tuamotu archipelago, water exchanges and mixing are allowed by wind activity. At some occasions (El Niño events), winds are weak during several days, inducing increases in water temperature and/or stratification. Such accidents may cause mortality in pearl oyster farms, if local density is too high. Further works (using modelling tools) will attempt to define the optimal density necessary to ensure growth of cultivated pearl oyster according to water current.



CHAPITRE IV :

**Suivi *in situ* de la croissance
de l'huître perlière en élevage**

Ce chapitre a été proposé pour publication dans Aquaculture

Soumis le 15 avril 1999

RÉSUMÉ

Au cours des précédents chapitres, nous avons analysé comment l'huître perlière s'est adaptée à la pauvreté du milieu lagonaire. En outre, nous avons estimé les gains et les pertes de matière occasionnés lors de l'alimentation. Une fois dans l'organisme, l'énergie métabolisable est destinée à la maintenance, mais aussi à la croissance en chair, en coquille et en gamètes (i.e. la reproduction). Le présent chapitre étudie la croissance en chair et en coquille sur plusieurs pseudo-cohortes d'huîtres perlières en élevage par l'intermédiaire d'un suivi annuel réalisé dans le lagon de Takapoto.

La mesure de la croissance en coquille et en chair a été effectuée tous les 15 jours, de mars 1997 à avril 1998, sur 3 classes d'âge successives par prélèvement d'un échantillon de 40 individus au sein de chaque population. En même temps, les paramètres hydrobiologiques (température, salinité, matière en suspension, concentration en oxygène) connus pour avoir une influence sur la croissance des bivalves ont été suivis une fois par semaine.

La croissance en coquille est rapide pendant les trois premières années de vie et semble se ralentir à partir de la quatrième année. La hauteur de coquille (H, mesurée en mm selon l'axe dorso-ventral) est en moyenne de 44, 85, 115, et 127 mm pour des huîtres d'âge respectifs 1 an, 2 ans, 3 ans et 4 ans ; les poids moyens de matière sèche sont respectivement de 9, 60, 155 et 223 g pour la coquille et de 0.5, 2.3, 5.6, 6.8 pour la chair. Ces mesures confèrent à la courbe de croissance une allure caractéristique chez les bivalves et les paramètres du modèle de Von Bertalanffy obtenu sont $H_{\infty} = 160.48 \text{ mm (+/- 6.60 SE)}$, $k = 0.038 \text{ mois}^{-1} (+/- 0.004 \text{ SE})$ and $t_0 = 3.73 \text{ mois (+/- 0.66 SE)}$.

Bien que la nourriture potentielle mesurée autour des structures d'élevage *via* la matière organique particulaire (POM, mg l^{-1}) ne montre aucune tendance saisonnière évidente, les huîtres perlières présentent des taux de croissance plus faibles pendant la saison chaude (novembre- avril), si bien qu'un modèle saisonnier de croissance est plus approprié pour la chair.

Une nouvelle méthode pour mesurer facilement sur le terrain l'âge des huîtres perlières est aussi proposée, ainsi qu'un ensemble d'équations reliant les paramètres biométriques entre eux (mensurations et poids de matière sèche de la coquille mais aussi de la chair et des organes séparés). Des informations complémentaires sont aussi fournies sur la composition moyenne de la coquille et de la chair chez *P. margaritifera* (contenu en eau, contenu en cendre, composition biochimique, valeur énergétique).

L'analyse bibliographique des données de croissance de *P. margaritifera* laisse penser qu'une certaine variabilité existe dans la croissance entre les différents lagons de Polynésie Française. Des suivis rigoureux dans plusieurs lagons apparaissent indispensables, afin de surveiller les performances de croissance, indice de la bonne santé des cheptels en élevage.

ABSTRACT

Black-lip pearl oysters, *Pinctada margaritifera* var. *cumingi*, were studied for an annual cycle of *in situ* growth from March 1997 to April 1998 in the lagoon of Takapoto atoll (Tuamotu archipelago - French Polynesia). Growth measurements of shell and soft tissue were taken every 15 days on 3 successive age group of cultivated pearl oysters. In the same time, hydrobiological parameters (temperature, salinity, suspended particulate matter, oxygen concentration) known to have influence on bivalve growth were followed every weeks.

The growth in shell appears to be fast up to the third year and thereafter it is retarded. Shell of *P. margaritifera* attains a height H (dorso-ventral measurement) of ~ 44, 85, 115 and 127 mm at the end of 12th, 24th, 36th, and 48th months and the corresponding averages in dry shell weight are ~ 9, 60, 155 and 223 g, whereas the dry tissue weight are ~ 0.5, 2.3, 5.6 and 6.8 g. This confers to the growth curve a type characteristic of lamellibranch shells and the estimated Von Bertalanffy growth parameters for shell height are $H_{\infty} = 160.48$ mm (+/- 6.60 SE), $k = 0.038$ month⁻¹ (+/- 0.004 SE) and $t_0 = 3.73$ months (+/- 0.66 SE).

Whereas the potential food, measured by quantify the amount of suspended particulate organic matter (POM, mg l⁻¹) around system culture, does not show any seasonal trend, adults of *P. margaritifera* exhibit reduced growth rate in soft tissue during the warm season (November-April) so that a seasonal growth model for tissue growth was more appropriate. A new method to easily determine, in field, age of individuals is proposed and a set of numerous equations give the relationships between length and weight for shell, tissue, and separated organs. Additional information are also given on the composition of flesh and shell (water content, ash content, gross biochemical composition, energetic value). Variability in growth between lagoons of the Tuamotu archipelago is also demonstrated and need further investigations.

Key Words : *Pinctada margaritifera* - Growth - Tropical lagoon - Atoll - Length-weight relations ship - Biochemical composition - Matter in suspension.

INTRODUCTION

The black-lip pearl oyster occurs throughout in the Indo-Pacific region but is really abundant in the atoll lagoons of the French Polynesia where it is cultivated for its lucrative black pearls. The culture technique which showed great variations during the last twenties years tend to stabilise up to now : spat settles onto artificial materials placed into the lagoon (spat collectors) and are left on the collectors for up to six months. Then, they are transferred on juvenile ongrowings systems (lantern nets) waiting to be drill through the posterior ear in order to be hung on a downlines suspended together on subsurface long-line systems. Pearl-seeding operations begin at about 2 years of age, and pearl is produced approx. 18 months after implantation.

Up to now, density of cultivated pearl oyster is increasing dramatically in several atoll lagoon. An important research program (PGRN) is undergoing to determine carrying capacity (see review from Héral *et al.*, 1989; Grant *et al.*, 1993; Kashiwai, 1995) of atoll lagoons. In order to reach this aim, a first step is to build an physiological model which explains growth of pearl oyster according to its environment. This kind of models have already been achieved on other species (Ross and Nisbet, 1990; Bacher *et al.*, 1991; Schneider, 1992; Willows, 1992; Raillard *et al.* 1993; Van Haren and Kooijman, 1993; Barillé *et al.*, 1997) but nothing was done up to now on *Pinctada margaritifera* in its lagoon environment.

In order to build an *in situ* physiological model of growth, the entire feeding processes rates were studied on field experiment (Pouvreau *et al.*, 1998a; Pouvreau *et al.*, 1998b; Pouvreau *et al.*, 1999; previous chapters), but study of growth and reproduction of *P. margaritifera* is also an essential condition to test the adequacy and the reliability of the model. Furthermore studying growth rates is twofold : (1) flesh growth rates constitute indicators of pearl oyster health and suitability of the environment as they represent the integrated response of the entire physiological activity of the organisms ; (2) shell growth rate would give precious information on pearl growth rate since shell increment and deposition of nacreous matter on the implanted nucleus are strongly correlated (Coeroli and Mizuno, 1985).

Growth rates in bivalve could be estimated by several combined methods : (1) analysis of size-classes in the population; (2) observation of growth rings; (3) measurement of marked individuals; (4) successive sampling in several known and aged cohorts. Using at less one of these methods, growth rates have been measured in numerous populations of marine bivalves in temperate area (e.g. Mason, 1957; Mann, 1979; Bayne and Worrall, 1980; Richardson *et*

al., 1982; Rodhouse *et al.*, 1984; Thompson, 1984; Mac Donald and Thompson, 1985; Hilbish, 1986), but more scarcely for bivalves in tropical or sub-tropical area (Chellam, 1978; Velez and Epifanio, 1981; Rio-Portilla *et al.*, 1992; Numaguchi, 1994; Saucedo and Monteforte, 1997; Taylor *et al.*, 1998). Concerning *P. margaritifera*, measurement of growth rates are poorly documented, especially in French Polynesia. Some data of *P. margaritifera* growth rates are available for variety *cumingi* in the Cook Islands (Sims, 1993 and 1994), for variety *erythraensis* in the Red Sea (Nasr, 1984 and Elnaiem, 1984) and in India (Chellam, 1978 and 1988). There is only two preliminary studies on growth of *P. margaritifera* var. *cumingi* in French Polynesia lagoon water (Coeroli *et al.*, 1984 and Buestel *et al.*, 1995).

Our present work attempt to estimate *in situ* growth in shell and in flesh of 3 age-groups of pearl oysters cultivated in the lagoon of Takapoto Atoll (Tuamotu Island - French Polynesia) according to hydrobiological conditions and during one year (1997-1998). This study deals especially with growth in shell and tissue. Reproduction of *Pinctada margaritifera* constitutes the subject of a further work.

MATERIALS AND METHODS

Studied site

Growth of cultivated pearl oysters was studied in Takapoto lagoon. Takapoto atoll is located in the Tuamotu Island of French Polynesia. This atoll (Latitude 14°30' S, and longitude 145°20' W) is 18.7 km long and 4.4 km large, and presents an area of 81.7 km². Mean depth of the lagoon is 23 m, with a maximum at 55 m. Volume of waters is estimated between 1.3 km³ (Sournia and Ricard, 1976) and 2.3 km³ (Yann Morel, pers. comm.). Exchanges with the ocean are very restricted because of absence of channel into the coral ring. Homogeneity in the body water is permitted by regular trade winds. Sometimes, calm conditions may occur especially during warm season (November to April) causing apparition of occasional stratification.

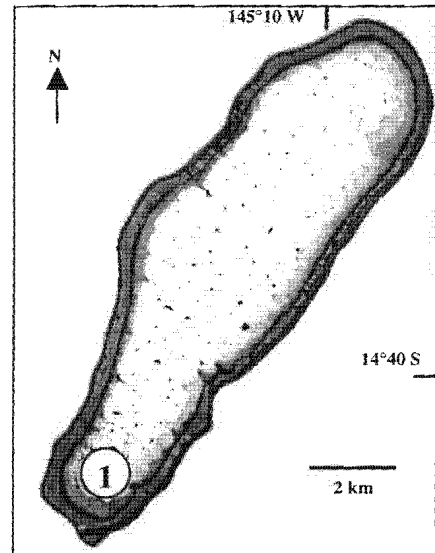


Figure 1: Takapoto atoll and its lagoon (from SPOT picture). Cultivated oysters studied in this work were located at station 1.

Total Particulate Matter (TPM, mg l⁻¹) and especially its organic part (POM, mg l⁻¹) which constitutes the potential food for pearl oyster are rather low (Pouvreau *et al.*, 1998b, and chapter 1). These authors showed that if spatial variations of these parameters are not important in the lagoon, temporal variations are predominant. That's why in order to estimate accurately the range and the source of its variations, TPM was followed every weeks during one year from March 1997 to April 1998 at station 1 (Figure 1) where experimental long-lines were installed. Characteristics of weather (especially air temperature and wind in velocity and in direction) were also monitored in the same time by the Meteo-France meteorological station of Takaroa (atoll close from Takapoto). Physical parameters (temperature, salinity and O₂ concentration) of water were also recorded by the SRM Takapoto field laboratory with the help of HYDROLAB multi-parameters probe.

Water for suspended particulate matter (triplicate of 5 l) was pumped once in a week always at the same hours (14 h), pre-filtered at 200 µm, collected in dark bottle and brought back to the laboratory as fast as possible. Seston were collected by filtration on pre-combusted (500°C for 4h) and pre-weighed 47 mm Wathman GF/C filters. After copiously rinsing with isotonic ammonium formate in order to expel salt, filters were dried overnight at 60°C and weighed to give the total particulate matter retained on the filter (TPM in mg dry wt liter⁻¹). The weight of

ash remaining after combustion at 500°C during a minimum of 4 h gave the value of mineral matter (PIM in mg ash dry wt liter⁻¹) and losses by ignition gave the organic matter (POM in mg ash free dry wt liter⁻¹).

Growth measurement

Biological material

Estimated growth rates were made by sacrificial sampling of pearl oysters in a known population reared at a single station (station 1) in the SW extremity of Takapoto lagoon (see Figure 1). Cultivation of these pearl oysters was conducted by the SRM field laboratory. Cultivation techniques were very close from those commonly used in professional farm. Suspended long-lines were immersed at 7 meter deep and pearl oysters were ear hanging on downline at low density (< 20 oysters m⁻³) except for young oysters (age group 1) which were arranged in lantern nets where density was somewhat higher. Growth was followed during one year (from March 1997 to April 1998) on three age groups (pseudo-cohorts) : 1, 2 and 3 year-old at the beginning of the study. In order to have some complementary data on age group 0, 80 very young pearl oysters (collected in October 1996, i.e. 5 months-old) were also measured at the beginning of the study. The age groups were reckoned based on the last summer spat fall and incertitude on age because of lapse of time in collecting spat was estimated at +/- 2 months. Pearl oysters from the first age group were naturally settled on collectors between February and April 1996, pearl oysters from age group 2 were naturally collected between February and April 1995, and pearl oysters from age group 3 between February and April 1994.

Every 15 days and during 1 year, a sample of 40 individuals was randomly taken in each age group. These sampled pearl oysters were cleaned of the fouling organisms and sent by aircraft to Tahiti island where they were measured, weighed and dissected for various analysis. Biometry measurements were conducted on the whole samples whereas composition analysis (biochemical parameters, ash and energy content) were made on a sub-samples (randomly chosen).

Biometry

Shell measurements were made according to Hynd (1955) and are described in Table 1. In Polynesian lagoon, pearl oyster shell shows regular externally concentric lines or striations which occur generally more than 10 times a year. These lines are generally formed at intervals of 2 to 8 mm. Sometimes this interval is more reduced and striations get crowded, resulting in a growth ring. This observation was used by Pandya (1976) to determine age in *Pinctada*

fucata cultivated in Gulf of Kutch (India) since this growth ring appears every year in summer. In our case, *P. margaritifera* does not show such repetitive yearly growth ring and sometimes striations crowded certainly because of culture condition. We focused our effort on striations increment by counting the number of striations every 4 months in a sub-sample of each of the 3 age groups pearl oysters. If growth striations can be easily counted on young cleaned shells, a problem occurred for larger oyster, i.e. shell was often worn in the vicinity of the umbo, and counting became difficult. In this case, we delimited an area (characterised by its length) where counting was impossible and we used for this area, the counting of an equivalent area measured on younger pearl oyster assuming that (1) growth in length and number of striations were highly correlated and (2) inter-annual variation was insignificant. This method give the number of growth striations (S) according to pearl oysters age.

Total wet weight (after 5 min of draining) and total dry tissue weight (after a complete freeze-drying cycle) were measured for each individuals. Dry shell weight (both valves) was obtained after drying at 60°C for 72 h. After dissection, adductor muscle, retractor muscle, gills (+mantle) and gonad (+digestive gland) were measured for individual wet and dry weight.

Table 1 : Dimensions and acronyms used for measurement of shells of *Pinctada margaritifera*.

Parameters	Name in other study	Measurements (always on the right shell)	Acronyms	Units
Total length (dorso-ventral axis)		<i>From the heel to the furthest edge of non-nacreous border, excluding digitate processes and taking into account the curve of the shell</i>	L	mm
Total height (dorso-ventral axis)	Dorso-ventral measurement in Gervis and Sims (1992)	<i>From the heel to the furthest edge of non-nacreous border, excluding digitate processes without taking into account the curve of the shell</i>	H	mm
Height of nacreous layer		<i>From the heel to the furthest edge of nacreous border without taking into account the curve of the shell</i>	H _{nac}	mm
Breadth of nacreous layer (antero-posterior axis)	Anteroposterior measurement in Gervis and Sims (1992)	<i>From the anterior edge of nacreous border to the posterior one parallel to the heel and without taking into account the curve of the shell</i>	B _{nac}	mm
Thickness of shell (Total heel depth)		<i>Thickness of the valve at the hinge line on dissected valve</i>	T	mm
Diameter	Dorso-ventral measurement in Sims (1994)	<i>From the umbo to the furthest edge of non-nacreous border, excluding digitate processes without taking into account the curve of the shell</i>	D	mm

Tissue composition analysis

Tissue water content was determined by difference between wet and dry weight and was obtained on the whole sample for each age group.

Gill (+mantle), muscles and gonad (+ digestive gland) were analysed separately after have been pulverised for its proximate biochemical components, energy value and ash content. Biochemical components (proteins, lipids and carbohydrates) of muscle and gonad (+ DG) were followed every month for 15 pearl oysters chosen according to a random sampling among the initial sample, whereas gill(+mantle) and shell powder were only analysed only on pooled samples and at two occasions during the study. Proteins were determined using the Lowry *et al.* (1951) method after extraction with normal sodium hydroxide. Total lipids were extracted with a mixture of chloroform and methanol (Bligh and Dyer, 1959) and analysed using the Marsh and Weinstein (1966) method. Total carbohydrates precipitated with 99% ethanol, were determined by the Folin method described by Dubois *et al.* (1956).

Organ energy value was determined with a Parr instrument micro-calorimeter at several occasions during the year.

Ash content of each organ was followed on a sub-sample of 10 individuals every 15 days after ignition in a muffle furnace at 500 C during 12 h. An acronym for each of these numerous variables was used (Table 2).

Table 2 : Acronym for each of the 36 variables used for weight and composition measurements

Parameters	Shell	Soft Tissue	Adductor Muscle	Retractor Muscle	Gills + Mantle	Gonad + Dig. Gland
Weight of dry matter (<i>W</i> , g)	W _{shell}	W _{tissue}	W _{mu1}	W _{mu2}	W _{gill}	W _{gonad}
Water content (<i>WC</i> , %)	WC _{shell}	WC _{tissue}	WC _{mu1}	WC _{mu2}	WC _{gill}	WC _{gonad}
Ash content (<i>AC</i> , %)	AC _{shell}	AC _{tissue}	AC _{mu1}	AC _{mu2}	AC _{gill}	AC _{gonad}
Protein content (<i>P</i> , %)	P _{shell}	P _{tissue}	P _{mu1}	P _{mu2}	P _{gill}	P _{gonad}
Lipid content (<i>L</i> , %)	L _{shell}	L _{tissue}	L _{mu1}	L _{mu2}	L _{gill}	L _{gonad}
Total Carbohydrates content (<i>G</i> , %)	G _{shell}	G _{tissue}	G _{mu1}	G _{mu2}	G _{gill}	G _{gonad}

Statistical analyses

Length-weight relationships were estimate according to the equation $Y=aX^b$.

Absolute growth rate, i.e. the cumulative increase with respect to time, was calculated as the slope of the regression of growth data vs time assuming that growth is nearly linear in each age group.

Cumulating all data from the three age-groups, growth in both shell and flesh was expressed as a function of age determined thanks to empirical growth models fitted on height and weight. Four models were used :

(1) Annually growth of shell in length was described by the typical and well-known Von Bertalanffy model (1938) already applied on growth curves in *Pinctada* genus :

$$Y = Y_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}] = Y_{\infty} [1 - e^{-(a-kt)}]$$

(2) Annually growth in shell weight or in tissue weight was directly derived from the previous equation by using the extended Von Bertalanffy model (Richards, 1959), as follows :

$$Y = Y_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}]^b = Y_{\infty} [1 - e^{-(a-kt)}]^b$$

(3) Results of the extended Von Bertalanffy model are compared with results obtained by a logistic model, which is a derivation of the general model proposed by Schnute and Richards (1990) :

$$Y = Y_{\infty} / [1 + k e^{(a-kt)}]$$

(4) Seasonal variations observed in tissue weight were took into account by incorporate oscillation (e.g. Buestel and Laurec, 1976; Pauly and Gaschütz, 1979; Bodoy, 1982; Buestel *et al.*, 1987) into the logistic model. Equation became :

$$Y = Y_{\infty} / [1 + k e^{(a-kt - \alpha \sin \omega(t-\varphi))}], \text{ where}$$

Y : height or weight at time t ;

Y_{∞} : constant representing the asymptotic (or theoretical maximum) length or weight ;

t : age

k : rate at which asymptotic value is approached

b : exponent value from the length-weight relationship in shell

t_0 or a : adjustment parameters without biological meanings

α : amplitude of the oscillation

$\omega = 2\pi/12$ when t is expressed in month

φ : phase displacement which permit to locate the annual slowing down in growth

Models were fitted by the Marquardt algorithm within Statgraphic's plus Software. We used Von Bertalanffy equation in our work in order to permit comparison with other previous works (Sims, 1994) however some other equation following more general model (Schnute and Richards, 1990) would be systematically more appropriate (Roff, 1980).

RESULTS

Environmental parameters

Long time series data of water parameters (temperature, salinity and oxygen level, POM and PIM) showed that annual variations are nearly insignificant except for temperature (Figure 2).

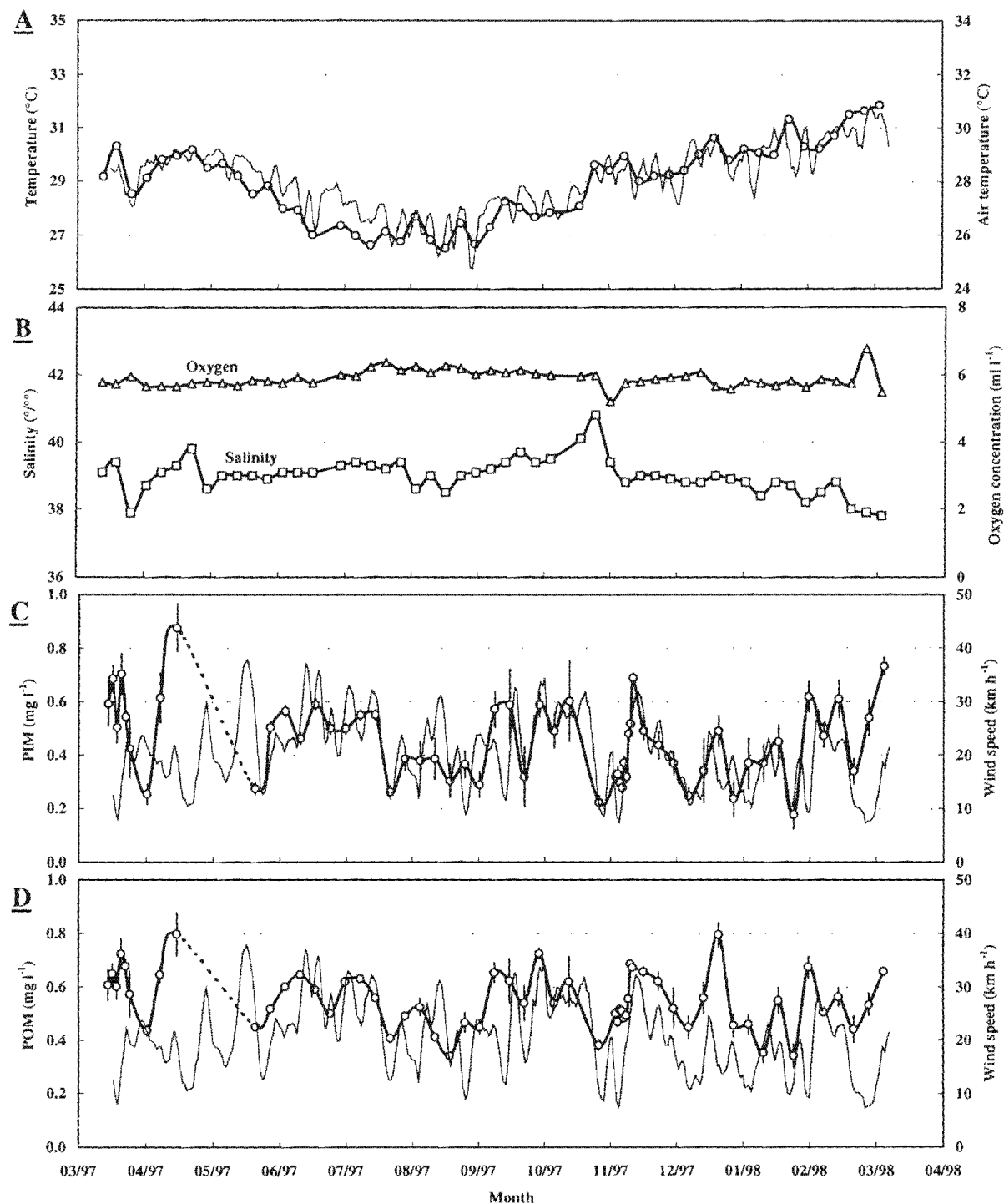


Figure 2 : Temporal variations (from March 1997 to March 1998) of water parameters measured at station 1 (Depth = 7 m) in Takapoto lagoon in the vicinity of the cultivated pearl oysters. A : Water temperature (Thick line) and Air temperature (Fine Line) ; B: Water salinity and oxygen concentration ; C : Particulate inorganic matter (PIM, +/- SE ; thick line) and wind speed (Fine line) ; D : Particulate organic matter (POM, +/- SE ; thick line) and wind speed (Fine line).

Lagoon water temperature varied between 26 °C during fresh season (minimum in August) and 30 °C during austral summer (maximum in March or April) and followed a clear seasonal pattern strongly linked with the air temperature (Figure 2A). Salinity varied 38 ‰ to 42 ‰ with a hazy seasonal pattern. Increases of salinity happened generally during austral summer. Oxygen concentration was fairly constant over the period around 6 ml l⁻¹ (Figure 2B). Mineral and organic particulate matter (PIM and POM, mg l⁻¹; Figure 2C and 2D) varied respectively between 0.20 and 0.90 mg l⁻¹ and between 0.30 mg l⁻¹ and 0.90 mg l⁻¹. These variations did not exhibit any seasonal trend. However, lower POM and PIM values were reached during July and August whereas higher ones were reached in austral summer. TPM variations and especially PIM variations were strongly related to wind speed variations (Figure 2C).

Biometry and length-weight relationships

Table 4 shows regression statistics for very large samples (n=3319) except for diameter parameter (D, mm) which showed the same values than total height (H, mm) and was only measured on a small sub-samples. As a general case, coefficient of determination (R²) was very high (> 0.95) indicating that model fitting was highly significant.

Concerning shell dimension, the power exponent of each equation was very closed from 1.00 demonstrating that growth in length and breadth was isometric. The height H and the diameter D (also called Dorso-Ventral Measurement, DVM) appeared to be the same kind of measurement for shell length (D= 1.02 H, R²=0.99, n=30). The relationship between the total length L (which includes the curve of the shell) and the height H was isometric, which implied that the curve of shell did not varied with the age. The nacreous height (H_{nac}) and breadth (B_{nac}) represented respectively 75 % and 78 % of the total height H (H_{nac}=0.75 H and B_{nac}=0.78 H). The heel depth T (thickness of the shell) was a measure less correlated to shell growth (R² = 0.83) and the relationship between these two variables could not be completely considered as isometric : exponent value was equal to 1.06 (+/- 0.008 SE).

Table 3 : Regression statistics for the 12 biometrical parameters measured on pearl oysters in this study. Data on gill area (GA, mm²) have been added in this table but came from another study (Pouvreau *et al.* 1999).

Y	X	Equation	R ²	n	p
<i>Shell dimensions</i>					
D	H	1.07 (+/- 0.008 SE) H ^{1.00 (+/- 0.002 SE)}	0.99	30	0.0000
L	H	1.07 (+/- 0.008 SE) H ^{0.99 (+/- 0.001 SE)}	0.99	3319	0.0000
H _{nac}	H	0.75 (+/- 0.006 SE) H ^{1.03 (+/- 0.002 SE)}	0.99	3319	0.0000
B _{nac}	H	0.78 (+/- 0.012 SE) H ^{1.00 (+/- 0.003 SE)}	0.96	3319	0.0000
T	H	0.047 (+/- 0.002 SE) H ^{1.06 (+/- 0.008 SE)}	0.83	3319	0.0000
<i>Length weight relationships</i>					
W _{shell}	L	5.88 10 ⁻⁵ (+/- 2.38 10 ⁻⁶ SE) L ^{3.06 (+/- 0.008 SE)}	0.97	3319	0.0000
W _{shell}	H	6.81 10 ⁻⁵ (+/- 2.78 10 ⁻⁶ SE) H ^{3.07 (+/- 0.009 SE)}	0.97	3319	0.0000
W _{shell}	H _{nac}	16.81 10 ⁻⁵ (+/- 5.75 10 ⁻⁶ SE) H _{nac} ^{2.96 (+/- 0.007 SE)}	0.98	3319	0.0000
W _{shell}	B _{nac}	19.81 10 ⁻⁵ (+/- 8.66 10 ⁻⁶ SE) B _{nac} ^{2.99 (+/- 0.01 SE)}	0.96	3319	0.0000
W _{shell}	T	1.04 (+/- 0.035 SE) T ^{2.45 (+/- 0.02 SE)}	0.84	3319	0.0000
W _{tissue}	L	8.77 10 ⁻⁶ (+/- 4.06 10 ⁻⁷ SE) L ^{2.77 (+/- 0.01 SE)}	0.97	3319	0.0000
W _{tissue}	H	9.94 10 ⁻⁶ (+/- 4.54 10 ⁻⁷ SE) H ^{2.78 (+/- 0.01 SE)}	0.97	3319	0.0000
W _{tissue}	H _{nac}	2.26 10 ⁻⁵ (+/- 9.04 10 ⁻⁷ SE) H _{nac} ^{2.67 (+/- 0.009 SE)}	0.98	3319	0.0000
W _{tissue}	B _{nac}	2.60 10 ⁻⁵ (+/- 1.21 10 ⁻⁶ SE) B _{nac} ^{2.71 (+/- 0.01 SE)}	0.96	3319	0.0000
W _{tissue}	T	0.06 (+/- 0.002 SE) T ^{2.18 (+/- 0.02 SE)}	0.84	3319	0.0000
<i>Organs sizes</i>					
W _{tissue}	W _{shell}	0.061 (+/- 0.0007 SE) W _{shell} ^{0.90 (+/- 0.003 SE)}	0.97	3319	0.0000
W _{mu1}	W _{shell}	0.015 (+/- 0.0002 SE) W _{shell} ^{0.99 (+/- 0.003 SE)}	0.96	3319	0.0000
W _{mu2}	W _{shell}	0.021 (+/- 0.0004 SE) W _{shell} ^{0.58 (+/- 0.004 SE)}	0.85	3319	0.0000
W _{gill}	W _{shell}	0.022 (+/- 0.0002 SE) W _{shell} ^{0.85 (+/- 0.002 SE)}	0.97	3319	0.0000
W _{gonad}	W _{shell}	0.011 (+/- 0.0002 SE) W _{shell} ^{0.95 (+/- 0.005 SE)}	0.91	3319	0.0000
W _{shell}	W _{tissue}	23.673 (+/- 0.115 SE) W _{tissue} ^{1.08 (+/- 0.003 SE)}	0.97	3319	0.0000
W _{mu1}	W _{tissue}	0.326 (+/- 0.0009 SE) W _{tissue} ^{1.10 (+/- 0.002 SE)}	0.99	3319	0.0000
W _{mu2}	W _{tissue}	0.128 (+/- 0.0007 SE) W _{tissue} ^{0.65 (+/- 0.004 SE)}	0.89	3319	0.0000
W _{gill}	W _{tissue}	0.320 (+/- 0.0008 SE) W _{tissue} ^{0.94 (+/- 0.001 SE)}	0.99	3319	0.0000
W _{gonad}	W _{tissue}	0.212 (+/- 0.001 SE) W _{tissue} ^{1.08 (+/- 0.004 SE)}	0.96	3319	0.0000
GA	W _{tissue}	3502.448 (+/- 107.7 SE) W _{tissue} ^{0.66 (+/- 0.03 SE)}	0.86	68	0.0001
GA	H	1.320 (+/- 0.832 SE) H ^{1.88 (+/- 0.06 SE)}	0.86	68	0.0001

Concerning length-weight relationship, dry shell weight scaled with (length or breadth dimensions)³ with a very high adequacy (R² > 0.96) except for the relation with thickness of shell T where exponent value was equal to 2.45 and R² value was lower (0.84). Dry tissue weight scales with (length or breadth dimensions)^{-2.67-2.78} and (thickness)^{-2.18}.

Concerning organs sizes, most of the relationship were nearly isometric with exponent *b*-values between 0.85 and 1.10, except for retractor muscle weight (W_{mu2}, g) which exhibited an allometric relationship with tissue or shell weight (*b*-values equals to 0.60). Dry shell weight was nearly 24 times greater than dry tissue weight. The relative contribution of each organ to the entire tissue weight was roughly equal to 46 % for adductor + retractor muscle, 32 % for gill (+mantle) and 21 % for and gonad (+ digestive gland).

Growth

Age determination

The number of striations S showed a very regular increase (Figure 3) with the pearl oyster age. This relation is described by the following regression : $S = 1.176 (+/- 0.036 \text{ SE}) T + 16.58 (+/- 1.13 \text{ SE})$ with age (T) in month. The slope a was equal to 1.17 (+/- 0.036 SE) striations by months, i.e. one striation increment every 26 days. But the line did not pass through the origin ($b = 16.58 +/- 1.13 \text{ SE}$) which tends to show that striations increment would be higher during the first year of the pearl oyster life cycle. So, the counting of striations, S , appeared to be a reliable method to determine the age of a given pearl oyster : age (in months) was roughly equal to $(S-16.6)/1.18$ except for very young oyster. Figure 3 showed also the good cross-checking in number of striations between the 3 pseudo-cohort. The three age groups were highly complementary.

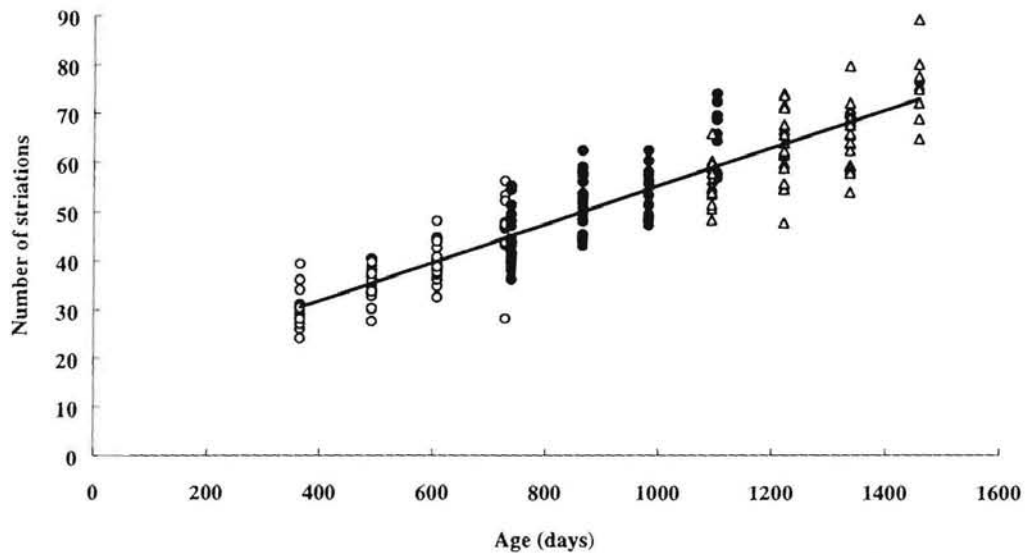


Figure 3 : Number of striations according to the age of pearl oyster (age group 1 : \circ ; age group 2 \bullet ; age group 3 : Δ). A linear regression was fitted with a high adequacy ($R^2 = 0.91$) on these data. Number of striations $S = 1.176 (+/- 0.036 \text{ SE})T + 16.58 (+/- 1.13 \text{ SE})$ with T , age in month.

Growth rate

Shell height (H , mm)

In all the sample, shell height followed a normal distribution. The modal value but also the variance in the sample increased progressively according to the time (Figure 4). Monthly mean of height are presented in Table 4. From March 1997 to April 1998, H increased steadily from 44 to 76.5 mm for age group 1 pearl oysters, from 97.6 to 113.3 mm for age group 2 and from 117.1 to 126.8 for age group 3. This gives a mean total increase in shell height ΔH of 32.7 mm y^{-1} for age group 1, 15.6 mm y^{-1} for age group 2 and 8.1 mm y^{-1} for age group 3.

Table 4 : Basic statistics of *in situ* growth in shell height, in heel depth, in shell weight and in tissue weight of the 3 age groups of pearl oysters.

Month	Shell Height (mm)						Heel depth (mm)					
	Year class 1		Year class 2		Year class 3		Year class 1		Year class 2		Year class 3	
	Monthly mean	SD	Monthly mean	SD	Monthly mean	SD	Monthly mean	SD	Monthly mean	SD	Monthly mean	SD
Mar.	44.0	2.7	97.6	3.7	117.1	6.1	2.8	0.5	5.3	0.6	7.2	1.0
Apr.	46.5	2.7	101.9	4.5	118.8	5.8	2.9	0.5	5.8	0.7	8.1	1.0
May	48.2	3.0	102.7	5.6	119.4	5.9	2.5	0.5	5.4	0.6	7.5	0.8
June	51.4	4.6	103.7	6.1	119.7	5.9	3.1	0.5	5.9	0.8	8.0	0.9
July	56.4	4.6	104.9	5.5	121.6	6.8	3.2	0.6	6.0	0.8	7.9	1.0
Aug.	61.2	5.9	107.4	5.7	123.1	7.9	3.6	0.5	6.4	0.8	8.2	1.0
Sep.	62.4	6.2	109.5	6.0	126.1	7.2	4.0	0.6	6.7	0.8	8.5	1.0
Oct.	63.2	7.1	111.7	6.2	125.4	7.4	4.1	0.5	7.0	0.9	8.4	1.0
Nov.	68.0	6.1	110.7	7.1	126.1	7.6	4.6	0.6	7.1	0.8	8.7	0.9
Dec.	70.3	5.6	108.9	4.2	126.4	4.6	4.5	0.5	7.0	0.6	8.6	0.7
Jan.	76.5	7.1	109.0	7.6	126.4	6.5	4.6	0.6	6.5	1.0	8.2	1.2
Feb.	77.5	7.9	112.4	5.6	127.1	8.1	4.9	0.6	6.5	0.9	8.4	1.3
Mar.	76.8	10.2	113.1	7.1	125.2	8.4	5.1	0.6	7.2	0.9	8.9	1.2
(Apr.)	76.5	10.5	113.3	6.7	126.8	8.2	5.2	0.7	7.1	0.9	8.8	1.3
Growth rate (year ⁻¹)	32.7		15.6		8.1		2.3		1.9		1.7	

Month	Flesh Dry Weight (g)						Shell Dry Weight (g)					
	Year class 1		Year class 2		Year class 3		Year class 1		Year class 2		Year class 3	
	Monthly mean	SD	Monthly mean	SD	Monthly mean	SD	Monthly mean	SD	Monthly mean	SD	Monthly mean	SD
Mar.	0.5	0.1	2.9	0.4	5.8	0.9	8.9	1.7	81.0	10.7	158.5	21.8
Apr.	0.5	0.1	3.3	0.6	6.0	0.8	9.8	2.1	88.8	15.0	164.3	18.0
May	0.5	0.1	3.9	0.7	6.4	1.1	10.9	2.4	91.1	14.3	166.4	20.3
June	0.6	0.1	4.2	0.8	6.1	1.1	11.9	2.9	97.9	16.4	168.9	20.5
July	0.7	0.1	4.4	0.8	6.3	0.9	15.5	3.5	102.8	14.6	178.8	24.2
Aug.	0.9	0.3	5.2	0.9	6.9	1.2	19.3	5.9	112.8	16.8	183.9	27.2
Sep.	0.9	0.3	4.9	0.8	6.9	1.1	21.6	6.0	117.1	19.0	198.6	27.1
Oct.	1.0	0.3	5.4	0.6	6.8	1.4	23.1	7.0	131.8	15.4	196.6	31.5
Nov.	1.2	0.3	4.9	0.8	7.0	1.2	29.1	7.3	127.9	18.2	198.7	26.6
Dec.	1.3	0.4	5.0	0.8	7.0	1.4	31.9	7.6	131.2	18.6	206.3	31.9
Jan.	1.6	0.5	4.8	0.9	6.9	1.2	43.2	8.5	136.1	19.9	217.3	26.7
Feb.	1.5	0.4	5.6	0.9	7.0	1.4	44.1	10.6	149.8	18.8	219.6	32.4
Mar.	1.6	0.6	5.5	1.0	6.9	1.5	42.7	14.2	150.9	21.1	217.5	32.9
(Apr.)	1.7	0.5	5.4	1.1	6.8	1.6	43.0	13.7	149.6	22.7	223.4	42.5
Growth rate (year ⁻¹)	1.2		2.7		1.1		33.8		69.9		59.0	

Table 5 : Daily growth rate for several parameters measured on *P. margaritifera*. This rates is derived from the slope of the linear regression of the parameters expressed according to the time (in days).

Parameters	Units	Daily growth rate					
		Year class 1		Year class 2		Year class 3	
		Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE
L	(mm ⁻¹ d ⁻¹)	0.104	0.002	0.039	0.002	0.029	0.002
H	(mm ⁻¹ d ⁻¹)	0.095	0.002	0.034	0.002	0.024	0.002
H _{nac}	(mm ⁻¹ d ⁻¹)	0.082	0.001	0.034	0.001	0.022	0.002
B _{nac}	(mm ⁻¹ d ⁻¹)	0.074	0.001	0.027	0.002	0.017	0.002
T	(µm ⁻¹ d ⁻¹)	7.2	0.2	4.1	0.2	3.1	0.3
W _{shell}	(mg ⁻¹ d ⁻¹)	109.0	2.0	184.0	5.0	175.0	7.0
W _{tissue}	(mg ⁻¹ d ⁻¹)	3.681	0.086	5.299	0.230	2.514	0.311
W _{mu1}	(mg ⁻¹ d ⁻¹)	1.206	0.156	2.294	0.101	1.418	0.033
W _{mu2}	(mg ⁻¹ d ⁻¹)	0.372	0.010	0.204	0.021	0.138	0.026
W _{gill}	(mg ⁻¹ d ⁻¹)	1.228	0.028	1.529	0.065	0.811	0.082
W _{gonad}	(mg ⁻¹ d ⁻¹)	0.666	0.022	1.272	0.095	0.357	0.122

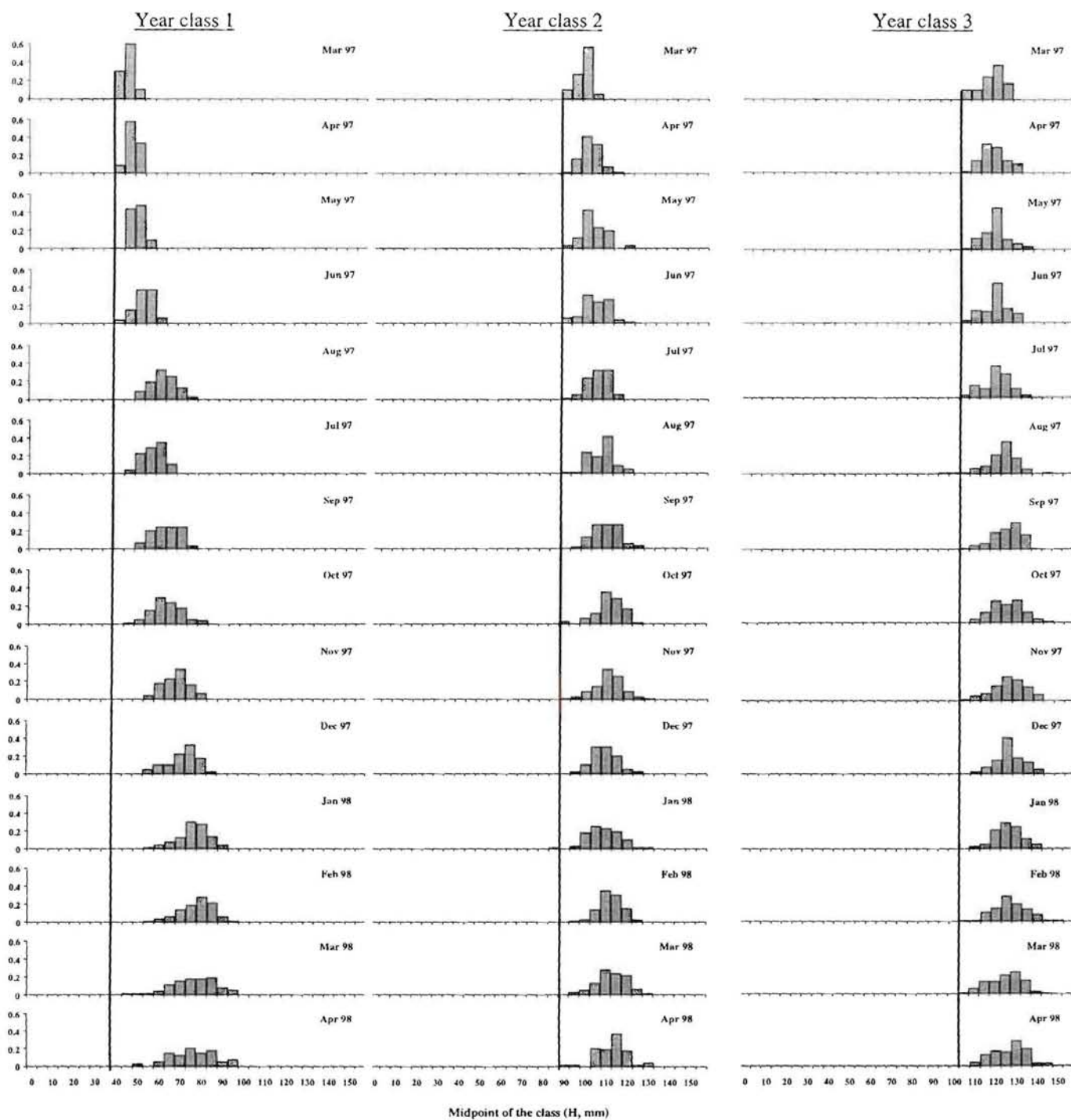


Figure 4 : Growth in length (H, mm) followed by the distribution frequency (%) progression.

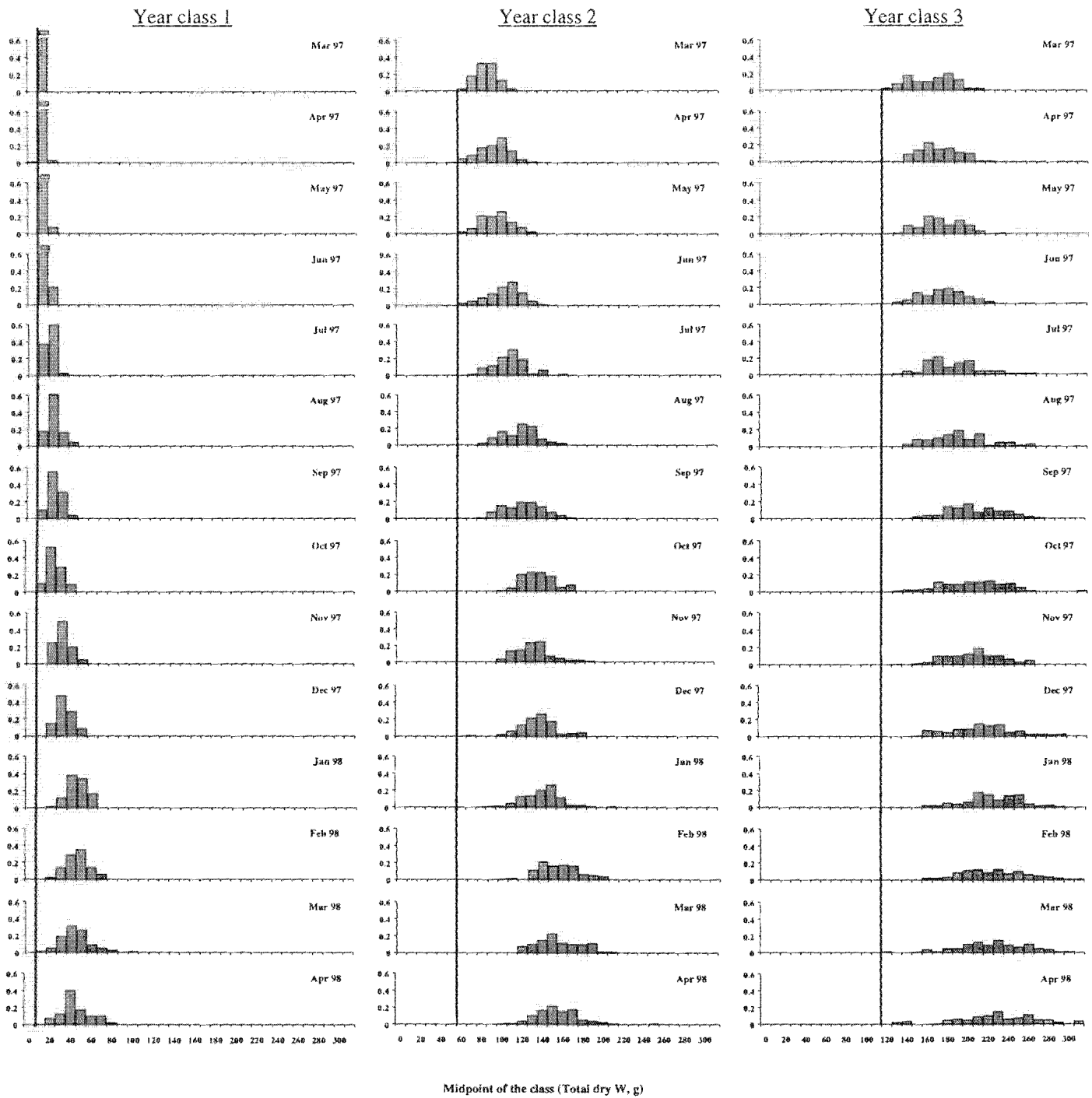


Figure 5 : Growth in weight (Total dry W, g) followed by the distribution frequency (%) progression.

As it is shown on Figure 6, H increased steadily during the first two years of the life cycle, slower after with an asymptotic phase above 140 mm for >4 year-old oysters. No seasonal trend were observed in growth rate (Table 6) and the daily mean increment in shell height (Table 5) was respectively equal to $95 \mu\text{m d}^{-1}$ for age group 1, $34 \mu\text{m d}^{-1}$ for age group 2 and $24 \mu\text{m d}^{-1}$ for age group 3. So highest growth rate in shell length were reached in the two earlier years of the pearl oyster life.

Shell weight (W_{shell} , g)

Pattern followed by dry shell weight was totally different than for H since increments in shell weight were higher in older oysters. Indeed from March 1997 to April 1998, H increased steadily from 8.9 to 43.0 g for age group 1 pearl oysters, from 81.0 to 149.6 g for age group 2 and from 158.5 to 223.4 g for age group 3. This gave a mean total increase in shell weight ΔW_{shell} of 33.8 g for age group 1, 69.9 g for age group 2 and 59.0 g for age group 3 (Table 4). Figure 6 showed that increase in weight was steady but more important for >2 year-old pearl oyster without any asymptotic phase. No seasonal trend were observed in monthly growth rate (Table 6) and a daily increment in shell weight was calculated for each age group : 109 mg d^{-1} for age group 1, 184 mg d^{-1} for age group 2 and 175 mg d^{-1} for age group 3. Values for age groups 2 and 3 were significantly not different and were higher than those obtained for age group 1. So shell growth rate in weight is more important in older oyster.

Tissue weight (W_{tissue} , g)

Tissue growth followed also a different pattern than the two previous parameters. From March 1997 to April 1998, tissue weight increased steadily from 0.5 to 1.7 g for age group 1 pearl oysters, from 2.9 to 5.4 g for age group 2 and from 5.8 to 6.8 g for age group 3. Annual gain in dry tissue weight ΔW_{tissue} was equal to approx. 1.2 g for age group 1, 2.7 g for age group 2 and 1.1 g for age group 3 (Table 4). Growth rate was higher for 2 year-old pearl oysters and Figure 6 showed that growth in tissue weight followed a typical logistic pattern. Growth was effectively slower for young oysters, increased for 2 year-old pearl oyster and showed an asymptotic phase for older individuals. Furthermore, flesh was affected by numerous temporal short-scales variations especially in the age groups 2 and 3. Monthly growth rates (Table 6) for these two previous age groups exhibited seasonal differences : monthly growth rates during warm season (November 97 to March 98) were nearly null (Table 6) so that growth was mainly achieved before (i.e. between March and November 97). Such pattern implied a seasonal effect in tissue growth which was not really apparent when studying only shell growth. In this case, estimation of a daily increment in tissue weight (Table 5) is less accurate.

Table 6 : Growth rates for shell and tissue according to the age group and the season. When no difference exists between seasons, growth was calculated for the whole year.

	Year classes 1		Year classes 2		Year classes 3	
	from March 97 to November 97	from November 97 to March 98	from March 97 to November 97	from November 97 to March 98	from March 97 to November 97	from November 97 to March 98
<i>Growth rate of shell in length (mm month⁻¹)</i>	2.872 (+/- 0.267 IC)		0.991 (+/- 0.221 IC)		0.728 (+/- 0.158 IC)	
<i>Growth rate of shell in weight (g month⁻¹)</i>	3.260 (+/- 0.364 IC)		5.531 (+/- 0.581 IC)		5.261 (+/- 0.492 IC)	
<i>Growth rate of tissue in weight (g month⁻¹)</i>	0.111 (+/- 0.014 IC)		0.277 (+/- 0.082 IC)		0	0.143 (+/- 0.047 IC)

Each of the separated organs showed the same seasonal pattern (Figure 6) except retractor muscle for which weight exhibited a very slow increase, not proportional with growth of the other organs (see above) and for gonad (+digestive gland) weight which showed great variability for more than 2 year-old pearl oysters.

Empirical growth model

Von Bertalanffy equations described accurately shell growth in length, but logistic form provided better fits to shell and tissue growth in weight.

Shell growth in length

The Von Bertalanffy equation was fitted to the shell growth in height as follows :

$$H = 160.48 (1 - e^{-0.038 (t-3.73)}) \text{ with } R^2=0.96$$

This model provided an estimate of the asymptotic length H_{∞} and an estimate of the growth parameter k . H_{∞} was found to be equal to 160.48 mm (+/- 6.60 SE), whereas k was equal to 0.038 month⁻¹ (+/- 0.004 SE). The value of t_0 was found to be 3.73 months (+/- 0.66 SE).

Nevertheless, fitting was not really good for young oysters and a logistic pattern would be more appropriate (Figure 6). The logistic curve equation was as follows :

$$H = 129.21 / (1 + e^{(2.31 - 0.127 t)}) \text{ with } R^2=0.97$$

Adequacy between model and observations was better ($R^2=0.97$) especially for young oyster.

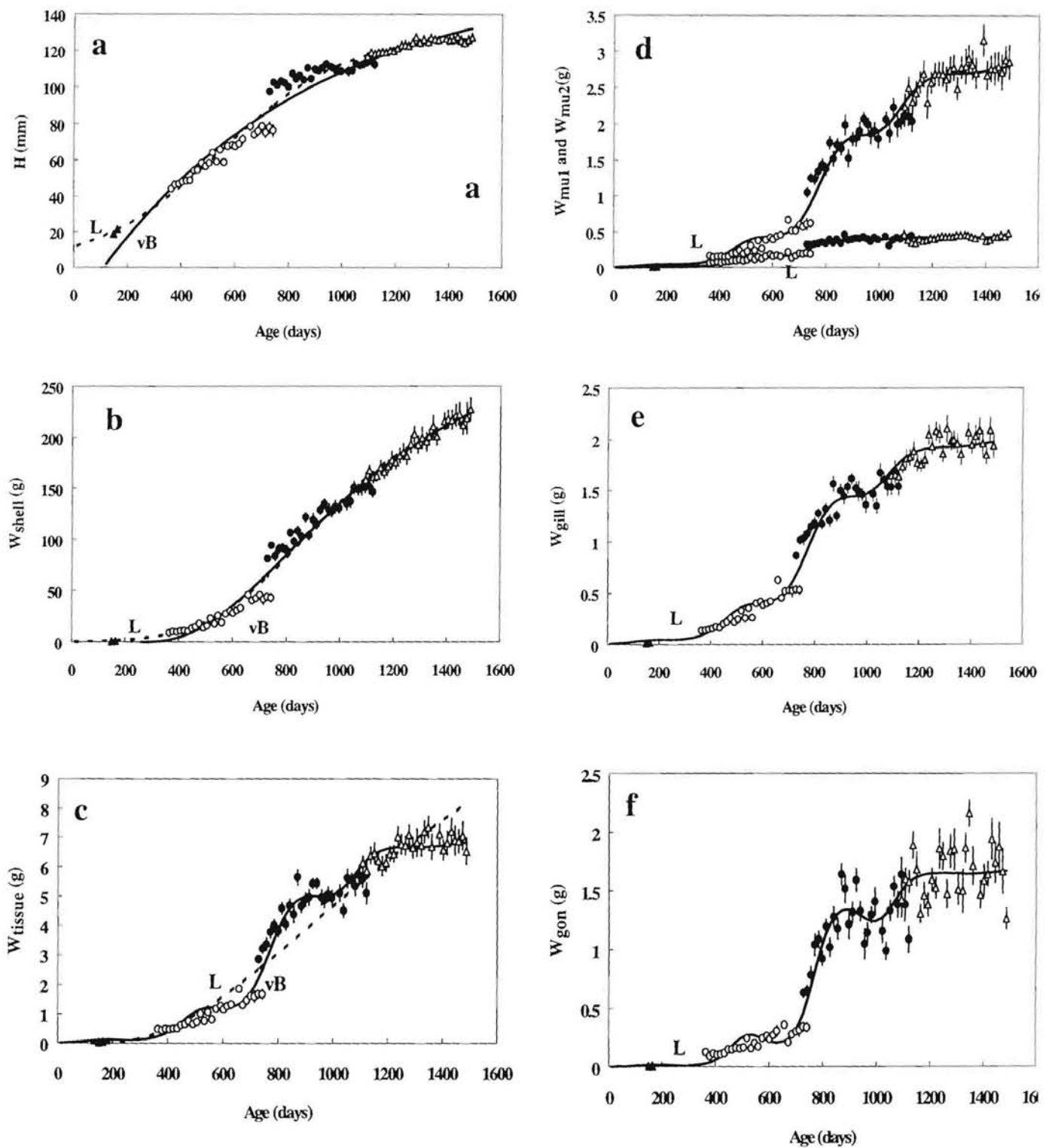


Figure 6 : *Pinctada margaritifera* : growth and fitting of Von Bertalanffy and logistic growth models for shell height (a), shell weight (b), tissue weight (c), muscles weight (d), gill weight (e) and gonad weight (f) at age in days of the three age group (age group 1 : \circ ; age group 2 : \bullet ; age group 3 : Δ). Some available data on age group 0 (\blacktriangle) are also given.

Shell growth in weight

The extended Von Bertalanffy equation was applied on data growth of shell weight, by using the exponent value ($b \sim 3$, see Table 3) of the shell length-weight relationship. The equation became :

$$W_{\text{shell}} = 292.55 (1 - e^{-0.06 (t-8.73)})^3 \text{ with } R^2=0.99$$

The theoretical asymptotic mean value for shell weight $W_{\text{shell } \infty}$ was equal to 292.55 g (+/- 12.01 SE), the growth parameter k was equal to 0.061 month⁻¹ (+/- 0.004 SE) and adjustment parameter t_0 was equal to 8.73 months (+/- 0.66 SE). As for previous parameter, a logistic curve exhibited a better adjustment for young individuals and the new equation was :

$$W_{\text{shell}} = 241.75 / (1 + e^{(2.10 - 0.110 t)}) \text{ with } R^2=0.98.$$

The asymptotic value for shell weight became lower (241.75 g +/- 6.30 SE).

Tissue growth

As in the previous case, the data suggest a sigmoidal growth form, so that logistic model would provide an accurate fit. Results given by fitting the extended Von Bertalanffy model are summarised in the following equation:

$$W_{\text{tissue}} = 13.94 (1 - e^{-0.038 (t-3.919)})^{2.78} \text{ with } R^2=0.95$$

The theoretical mean value for tissue weight $W_{\text{Tissue } \infty}$ was equal to 13.94 g (+/- 0.65 SE), $k = 0.038$ month⁻¹ (+/- 0.004 SE) and $t_0 = 3.92$ months (+/- 0.75 SE). Model adequacy is not good, especially for high value : $W_{\text{Tissue } \infty}$ seemed to over-estimated. Furthermore, tissue growth data showed also repetitive seasonal oscillations so that a more complete model incorporating seasonal effect was preferable. Then, equation became :

$$W_{\text{tissue}} = 6.90 / (1 + e^{(5.58 - 0.208 t - 0.435 \sin(2\pi/12 (t-1.427))}) \text{ with } R^2=0.98$$

This new model exhibited a very good fitting with the data. In that case, asymptotic value for tissue weight $W_{\text{tissue } \infty}$ given by this equation became equal to 6.90 g (+/- 0.09 SE). Rate at which this asymptotic value is approached was equal to 0.208 month⁻¹ (+/- 0.010 SE) and α a measure of the amplitude of the oscillation was equal to 0.435 g (+/- 0.061 SE). Phase displacement averaged 1.427 month (+/- 0.239 SE). Adequacy with observations and values predicted by the model is really good ($R^2=0.98$ and see Figure 6). This model demonstrated that growth in flesh exhibited seasonal variations especially for >2 year-old pearl oysters.

Individual organs growth

Compared to total tissue weight, increases in individuals organs weight followed similar patterns and the same kind of models was applied. Parameters estimates of all these models are given in Table 7.

Table 7 : Value (+/- SE) of the growth model parameters for separate organs and total soft tissue.

	Asymptotic value (g)	Growth rate (g month ⁻¹)	Amplitude of oscillation (g)	Phase displacement (month)	Adjustement parameter
	W_{∞}	k	α	ϕ	a
<i>Adductor muscle</i>	2.838 +/- 0.045	0.196 +/- 0.010	0.348 +/- 0.059	1.399 +/- 0.290	5.528 +/- 0.269
<i>Retractor muscle</i>	0.424 +/- 0.006	0.248 +/- 0.023	0.463 +/- 0.109	1.394 +/- 0.377	5.401 +/- 0.464
<i>Gill</i>	1.998 +/- 0.030	0.194 +/- 0.010	0.342 +/- 0.059	1.585 +/- 0.305	5.173 +/- 0.249
<i>Gonad (+viscera)</i>	1.395 +/- 0.297	0.251 +/- 0.024	0.765 +/- 0.145	1.395 +/- 0.297	6.658 +/- 0.605
<i>Total soft tissue</i>	6.904 +/- 0.095	0.208 +/- 0.010	0.435 +/- 0.061	1.427 +/- 0.239	5.578 +/- 0.261

Models for adductor muscle and gill growth showed a very good adequacy to data ($R^2 \sim 0.98$, Figure 6). Retractor muscles and gonad (+digestive gland) exhibited small-scale variations which affected adequacy between data and growth model as indicated by larger SE and lower R^2 values (Figure 6).

Asymptotic values for adductor muscle, retractor muscle, gill and gonad were respectively equal to 2.84, 0.42, 2.00 and 1.39 g. The sum of this 4 asymptotic values (W_{∞}) was in total accordance with the asymptotic value obtained in the previous growth model for the entire tissue weight. Rate at which this value is reached (k) was nearly the same for gill and adductor muscle. This parameter is higher for retractor muscle and gonad. Indeed, asymptotic value for retractor muscle is reached earlier in the life cycle (Figure 6). Oscillation amplitude was around 0.3-0.4 except for gonad which showed greater oscillation (Table 7). Phase displacement and adjustment parameters were nearly equal in each of the 4 equations, respectively around 1.4 and 5.6.

Mean tissue composition

As a general case, composition of organs remained relatively constant during the year and annual means are provided in Table 8.

Table 8 : Annual mean of several parameters of the composition of shell and soft tissue.

	Shell			Soft tissue			
	Total	Prismatic layer	Nacreous layer	Total	Muscles	Gills	Gonad+Viscera
Pearl oysters aged between 1 and 2 years							
Water content (% of total WW)	7.72 +/- 0.22	-	-	78.90 +/- 0.04	76.79 +/- 0.04	82.01 +/- 0.07	76.51 +/- 0.07
Ash content (% of total DW)	95.28 +/- 0.07	93.82 +/- 0.14	96.02 +/- 0.20	12.58 +/- 0.29	10.24 +/- 0.25	16.98 +/- 0.35	10.93 +/- 0.27
Proteins content (% of organic DW)	31.45 +/- 1.54	61.22 +/- 3.59	10.67 +/- 0.10	48.81 +/- 0.64	51.60 +/- 0.61	51.41 +/- 0.82	38.58 +/- 0.43
Lipids content (% of organic DW)	1.86 +/- 0.09	1.58 +/- 0.13	2.07 +/- 0.06	6.99 +/- 0.12	3.71 +/- 0.06	8.98 +/- 0.16	11.16 +/- 0.20
Carbohydrates content (% of organic DW)	4.66 +/- 1.01	5.09 +/- 0.20	4.36 +/- 1.58	4.96 +/- 0.17	3.41 +/- 0.11	2.00 +/- 0.13	12.99 +/- 0.38
Energy content(J/mg total DW)	-	-	-	18.80 +/- 0.18	19.59 +/- 0.17	17.24 +/- 0.18	19.45 +/- 0.19
Pearl oysters aged between 2 and 3 years							
Water content (% of total WW)	4.88 +/- 0.19	-	-	79.04 +/- 0.04	75.32 +/- 0.04	83.49 +/- 0.06	77.06 +/- 0.06
Ash content (% of total DW)	95.54 +/- 0.08	93.82 +/- 0.14	96.02 +/- 0.20	11.86 +/- 0.34	8.02 +/- 0.22	17.30 +/- 0.49	12.49 +/- 0.38
Proteins content (% of organic DW)	28.92 +/- 1.36	61.22 +/- 3.59	10.67 +/- 0.10	47.95 +/- 0.64	50.56 +/- 0.72	49.60 +/- 0.63	41.33 +/- 0.51
Lipids content (% of organic DW)	1.89 +/- 0.08	1.58 +/- 0.13	2.07 +/- 0.06	6.72 +/- 0.13	3.31 +/- 0.06	7.41 +/- 0.19	12.07 +/- 0.20
Carbohydrates content (% of organic DW)	4.62 +/- 1.08	5.09 +/- 0.20	4.36 +/- 1.58	5.88 +/- 0.27	6.38 +/- 0.17	2.22 +/- 0.37	9.22 +/- 0.31
Energy content(J/mg total DW)	-	-	-	18.75 +/- 0.25	19.64 +/- 0.22	17.51 +/- 0.26	18.57 +/- 0.31
Pearl oysters aged between 3 and 4 years							
Water content (% of total WW)	4.66 +/- 0.12	-	-	79.47 +/- 0.04	75.23 +/- 0.04	84.21 +/- 0.05	77.73 +/- 0.05
Ash content (% of total DW)	95.42 +/- 0.04	93.82 +/- 0.14	96.02 +/- 0.20	11.30 +/- 0.30	7.45 +/- 0.21	16.92 +/- 0.42	11.97 +/- 0.34
Proteins content (% of organic DW)	27.35 +/- 1.25	61.22 +/- 3.59	10.67 +/- 0.10	47.88 +/- 0.95	49.25 +/- 0.76	51.46 +/- 1.58	41.10 +/- 0.58
Lipids content (% of organic DW)	1.90 +/- 0.08	1.58 +/- 0.13	2.07 +/- 0.06	6.59 +/- 0.23	3.07 +/- 0.04	7.67 +/- 0.56	11.91 +/- 0.22
Carbohydrates content (% of organic DW)	4.60 +/- 1.12	5.09 +/- 0.20	4.36 +/- 1.58	6.61 +/- 0.19	7.72 +/- 0.25	1.92 +/- 0.05	10.01 +/- 0.25
Energy content(J/mg total DW)	-	-	-	18.87 +/- 0.10	20.07 +/- 0.07	16.86 +/- 0.11	18.95 +/- 0.14

Water content of the shell was low and decreased according to the age of oyster from 7.7 % for 1-year-old oysters to 4.7 % for 3-year-old oysters. Water content of total tissue was high around 79 % and independent of the age. Taken separately, organs exhibited a different pattern : water content in gill was higher and increased with the age of oyster from 82 to 84% whereas water content in gonad (+DG) was lower and increased also with the pearl oyster age from 76.5% to 77.7%. Water content in muscles followed a different pattern with a decrease from 76.9% to 75.2% according to the age of oyster (Table 8).

Ash content of the shell was very high around 95% and independent of the age. The prismatic layer of shell showed lower value in ash content around 93.8% whereas nacreous layer showed higher value around 96 %. Ash content of tissue decreased with age of oyster from 12.6% to 11.3% especially due to the ash content of muscles which decreased from 10.2% to 7.4%. Ash content of gill was higher around 17 % and ash content of gonad (+DG) was lower between 10.9% to 12.5%.

Proteins content in the shell decreased with the age of oyster from 31.4% to 27.3%. Prismatic layer was enriched in proteins (61.2%) in comparison with the low proteins content of nacreous layer (10.7%). Flesh proteins content was around 48 %, gill and muscles were more proteins-rich (> 49 %) than gonad (+DG) for which proteins content ranged from 38.6 to 41.3%.

Lipids content was very low in shell (around 2%), low in muscles (around 3.5%), medium in gills (around 8%) and higher in gonad (+DG) around 12 %.

Total carbohydrates content was low in shell with a mean value of 4.6%. Value in flesh increased from 5.0 % for 1-year-old oysters to 6.6 % for 3-year-old oyster. This increase was mainly due to increase in muscles for which carbohydrates content increased from 3.4 to 7.7 % with the age of oyster. Carbohydrates content in gill remained fairly constant at a low level around 2 % and gonad (+DG) showed higher level 13% for 1-year-old oyster to 9-10% for older oyster.

The total energy content was calculated only for tissue. Value remained fairly constant and independent of the age of oyster averaged 18.8 J mg total DW⁻¹. Muscles and gonad have in general higher values above 19 J mg total DW⁻¹, whereas gill showed a lower energy content inferior to 17.5 J mg total DW⁻¹. Expressed in ash-free dry weight, the energy content of pearl oyster tissue became equal to 21.4 J mg AFDW.

DISCUSSION

Lagoon environment variability

Polynesian lagoon water and especially Takapoto lagoon are characterised by very low POM and PIM concentrations in comparison with other shellfish area where bivalves food resources have been examined. In Polynesian water, POM was well-studied concerning its taxonomic composition (e.g. Charpy 1996 ; Charpy *et al.*, 1997 ; Charpy and Blanchot, 1998), whereas less is known about its annual variation.

In this work, and thanks to a more suitable sampling scheme, we confirmed the assumption previously made by Buestel *et al.* (1995) and Pouvreau *et al.* (1998a) that organic matter is available all around the year. Thus, period of starvation presumably not occurs in pearl oysters population. There was only one parameter, i.e. temperature, which really showed seasonal variations. But this parameter could not constitute an inhibitor factor for pearl oyster growth, as it is the case in temperate environment, since minimal value (reached in August) averaged 26°C. Oxygen concentration and salinity were very constant, respectively roughly equal to 6 ml l⁻¹ and 39 ‰. Thus, no season is unfavourable to pearl oyster growth. In the way, inter-annual variability of water parameters seems also to be very restricted : for example, the annual mean values for the potential food, POM, obtained in station 1 was respectively equal to 0.56 (±0.06 SE) mg l⁻¹ in 1990-91 (Chapter 1), and 0.57 mg l⁻¹ (±0.03 SE) in 1997-98 (this study), indicating convincingly the lack of inter-annual variability.

On the other hand, POM exhibits a small-scale variability. This variability is partly explained by meteorological conditions, especially wind velocity indicating that short scale variations in meteorological parameters may have influences on pearl oyster growth rate. This conclusion fits well with one of the first observation of the pacific ocean made by Marshall (1968) : “no great increases, such as occur in temperate waters ; such small increases as did come were apparently correlated with strong winds, which may have stirred up nutrient material from the bottom...”.

As a conclusion, we can affirm that, in lagoon environment, variability in potential food and in other water parameters known to have influence on bivalve growth is rather low and is partly due to meteorological conditions. So that, no factors could really act as an inhibitor for pearl oysters growth, and although level of POM is low, POM is always available to permit regular growth of pearl oyster.

Pearl oyster growth

The growth of an animal is the total result of many interacting endogenous and exogenous factors. Among endogenous factors, age is presumably the most important, since when bivalve grows old, energy and matter allocated to reproductive output increases. On the other side, exogenous factors are related to environment (food supply and temperature) and farming conditions (density, depth, competitor).

Endogenous factors

Growth rates are directly related to the bivalve age. Growth in pearl oyster was fast up to the third year and thereafter it became retarded. Most of the studies (e.g. Nalluchinnappan *et al.*, 1982 ; Nasr, 1984 ; Gervis and Sims, 1992 ; Numaguchi, 1994) who investigated pearl oyster growth lead to the same conclusion.

Among the different growth rate obtained, variation in nacreous deposition according to the age is full of interest. Increment in nacreous deposition was equal to $7.2 \mu\text{m days}^{-1}$ during the second year of the life cycle. This rate was in total accordance with Caseiro (1993) which measured mean values between 6.4 and $11.2 \mu\text{m days}^{-1}$. But our study also showed that this value decreased dramatically with the age of pearl oyster and reached a mean value of $3.1 \mu\text{m days}^{-1}$ during the fourth year of life cycle. This information implies for pearl seeding operations and farming management that sooner the nucleus is implanted, greater is the rate of nacreous deposition on this nuclei, and shorter is the time to obtain a marketable pearl. Further investigations will be perform in that way.

The decrease observed in the increment of nacreous deposition is not consistent with the fact that heel depth or shell height is used as a good indicator for age determination as Tranter (1958a), Thielley (1993) or Sims (1993, 1994) do. This work showed effectively that the best non destructive indicator of age for *P. margaritifera* in Polynesian water was certainly the increment in growth striation, since annual growth ring (Pandya, 1976) are not well-defined in *P. margaritifera*. The rate in striation (approx. 1 month^{-1} for > 1 year-old pearl oyster) could be related to the monthly periodicity of lunar cycle since in lagoon environment tide are insignificant and pearl oyster are never emerged. Tagging experiment would specify this assumption and further works would be performed in that way.

Decrease with age in growth rate in shell and in somatic tissue is strongly linked with the progressive investment in reproduction. The part of the scope for growth which is allocated to reproduction is called the reproductive effort, ER. Thompson (1984) showed that reproductive costs could explain differential growth in *Mytilus edulis* and reviewed the relation between

growth rate and reproductive effort. This feature will be the aim of a further paper on reproduction.

Environmental factors

When restricting study to shell growth (in length or in weight), no seasonal trend could be really extracted and that's a reason why a great part of authors which had work on growth of *Pinctada* genus in tropical environment (Saucedo and Monteforte, 1997 ; Sims, 1993 and 1994 ; Gervis and Sims, 1992 ; Coeroli *et al.*, 1984) did not have revealed any seasonality in growth.

Yet, working on tissue growth, it appeared that seasonal variation occurred. Thus, tissue growth showed slowing down in austral summer (warm season) especially for >2-year-old pearl oysters, and this observation is also in total accordance with Leduc (1997) which measured an important decline in tissue weight during the third summer of the life of pearl oyster inhabiting an other Polynesian lagoon (Rangiroa - Tuamotu archipelago).

Bivalve growth increments are known to be strongly influenced by environmental conditions such as food supply and water temperature (e.g. Thompson, 1984). In our study, the slowing down in growth observed in summer could not really be related to food concentration (Particulate Organic Matter) since this factor remain relatively constant. As a general case, in temperate area, rise in temperature is favourable for bivalve growth (numerous studies, e.g. Richardson *et al.*, 1982), but in an environment of low food availability, rise in temperature which results in an increased metabolic energy expenditure may cause also a reduction in the rate of growth (Mann, 1979 ; Bayne and Worrall, 1980 ; Sebens, 1982) as it may be the case in our study. For example Gokhale *et al.* (1954) assumed that pearl oysters *Pinctada fucata* of the Gulf of Kutch grew vigorously in winter months and ceased in summer. This observation was confirmed by Pandya (1976) who reported that growth rate was higher between 19 and 28°C than between 28 to 32°C. Such decreases at higher temperatures were also shown on various species (e.g. Laing *et al.*, 1987 ; del Rio-portilla *et al.*, 1992).

Reducing in growth rate in summer may also be due to reproduction output (i.e. spawning event), since spawning losses may represent a significant part of the total tissue. Seasonality in reproduction will be examined in further works.

Farming conditions

Depth, stocking density and bio-fouling are known to have influence on the pearl oysters growth (Chellam, 1978; Nasr, 1984; Elnaeim, 1984; Buestel *et al.*, 1995; Leduc, 1997). We tried as much as possible to maintain control on this three factors. Density on long lines for age groups 2 and 3 was low and typical of those which is currently apply by pearl-farmer. That may explained the good adequacy between the two age groups we observed. Age group 1 grew into culture baskets where density and bio-fouling may have retarded a little growth and this may explained the fact that, at the end of experiment, pearl oyster of age group 1 did not reach completely the size of pearl oyster of age group 2. But this feature may also be explained by little differences in water parameters (especially food supply) between years.

For *P. margaritifera*, the warm season seems to be high risk-period where mortality may occurred for the two following reasons : (1) temperature are high (sometimes above 31 °C in Takapoto lagoon), and (2) wind is generally lower and wind-induced water currents become weaker causing temporary lower renewal of water around rearing (i.e. decline in food concentration oxygen availability due to depletion). This two reasons may explained the high mortality which outcame in system culture in 1985-1986. Such explanation have already been brought to explain mortality of *P. fucata* in Ohmura bay in 1976 (Numaguchi, 1994). A first depletion model will attempt to precise these features in a next paper.

Comparison with other species and/or with other area

Tissue composition

The single overall mean value of 21.4 J mg⁻¹ ash free dry weight as the energy value of flesh for *P. margaritifera* is within the range normally found for marine bivalves. For example mean value of flesh energy content was equal to 21.8 J mg⁻¹ for *Mytilus edulis* (Bayne and Worrall, 1980), 22.4 J mg⁻¹ for *Crepidulata fornicata* (Deslous-Paoli and Héral, 1986) and 20.2 J mg⁻¹ for *Crassostrea gigas* (Héral and Deslous-Paoli, 1983). Working on *P. margaritifera* and *P. maxima*, Yukihiro *et al.* (1998) found respectively a mean energy value of 16.22 and 15.41 J mg⁻¹ for dry tissue weight. These values seems lower than those commonly found in literature or in our study (i.e. 18.8 J mg⁻¹ for dry weight).

The average percentages of proximate biochemical composition of soft tissue of *P. margaritifera* cultivated in the lagoon of Takapoto were compared to those found in other bivalves (see review in Deslous-Paoli and Héral, 1988). Water and ash content are quite similar to those found for numerous bivalves species in temperate area (Mann, 1979; Deslous-Paoli and Héral, 1986; Robert *et al.*, 1993) or in subtropical area (McConchie *et al.*, 1988). With a mean value around 48 % of the total ash free dry weight, proteins content is in the medium of the range given by literature. On the other hand, lipids and total carbohydrates contents with a mean value respectively around to 6 % and 5 % remained among the lowest values found in literature : lipids vary generally between 4 to 22 % and total carbohydrates between 0 to 30 % (review in Deslous-Paoli and Héral, 1988). Tissue composition and especially biochemical composition is strongly related to gonad development, and the temporal short-scale variations which may occurred in *P. margaritifera* for these parameters will be described and analysed relatively to gametogenesis in a further work. Nevertheless, the low values obtained in lipids and carbohydrates content all around the year indicated certainly that no reserves are available in *P. margaritifera*, which has developed a different strategy of reproduction (i.e. opportunistic strategy) than in temperate bivalves (i.e. conservative strategy).

Shell measurements

Growth parameters are poorly documented for the genus of *Pinctada* and concern especially growth of shell in length. Nevertheless growth parameters and especially those concerning shell are important for pearl farming since growth in shell can be related to rate of nacreous deposition on the nuclei, determining the time necessary to produce a marketable pearl. Table 9 showed that growth rate in *P. margaritifera* was higher than those measured in *P. fucata* or in *P. mazatlanica*. Unfortunately, no comparable data are available on *P. maxima* which certainly exhibits the highest growth rate of the *Pinctada* genus (Gervis and Sims, 1992 ; Yukihiro *et al.*, 1998a).

Table 9 : Yearly increment in shell height (mm year⁻¹) for several species and subspecies of *Pinctada* genus.

Species	Subspecies	Area	Growth rate of shell in height (mm year ⁻¹)			References
			Year classes 1	Year classes 2	Year classes 3	
<i>Pinctada margaritifera</i> var <i>erythraensis</i>		Dongonab Bay (Red Sea)	~ 50 mm	~ 40 mm	-	Nasr (1984)
		Dongonab Bay (Red Sea)				Elnaiem (1984)
		Low density (100 m ²)	~ 52 mm	~ 28 mm	~ 23 mm	
		High density (600 m ²)	~ 35 mm	-	-	
<i>Pinctada margaritifera</i> var <i>cumingi</i>		Manihiki (Cook Islands)	~ 31 mm	~ 19 mm	-	Sims (1994)
		Suwarro (Cook Islands)	-	~ 14 mm	-	Sims (1994)
		Rakahanga (Cook Islands)	-	~ 16 mm	-	Sims (1994)
		Rangiroa (French Polynesia)	~ 34 - 40 mm	~ 23 - 26 mm	-	Leduc (1997)
		Takapoto (French Polynesia)	~ 40 mm	~ 20 mm	~ 10 mm	Coeroli <i>et al.</i> (1984)
		"		~ 27 mm	-	Buestel <i>et al.</i> (1995)
		"	~ 33 mm	~ 16 mm	~ 8 mm	This study
<i>Pinctada mazatlanica</i>		Baja califomia (Mexico)	~ 25 mm	-	-	Saucedo and Monteforte (1997)
		"	~ 40 mm	-	-	Gaytan-mondragon <i>et al.</i> (1993)
<i>Pinctada fucata</i>	<i>vulgaris</i>	Gulf of Mannar (India)	-	~ 12 mm	-	Chellam (1978)
		Tuticorin harbour (India)	~ 17 mm	~ 11 mm	-	Chellam (1988)
	<i>martensii</i>	Ohmura Bay (Japan)	~ 12 mm	~ 15 mm	-	Wada (1991)

The k-parameter of the Von Bertalanffy growth equation is also useful to compare growth rate between species or area. Table 10 gives a review of Von Bertalanffy parameters estimated on growth of various bivalves inhabited several kind of area. k-parameter values ranges between 0.09 to 1.38 and higher values were always obtained for bivalves living in warm climate. Value obtained on *P. margaritifera* in our study averaged 0.46 year⁻¹ (0.038 month⁻¹). This value is in total accordance with those obtained on the same species in same environment : 0.35 obtained by Sims (1994) in Cook Islands, between 0.37 and 0.42 range of value calculated from Leduc (1997) working in Rangiroa lagoon and 0.76 value calculated from Coeroli *et al.* (1984) working on Takapoto atoll in the earlier of the 80's. This k-value is higher than those obtained on species from temperate area (0.09 to 0.24, Table 10) but remains lower than other values obtained for *Pinctada* genus in other area (0.90 to 1.38 in Table 10).

Table 10 : Value of Von Bertalanffy growth parameters for various species of bivalves according several climatic area. Stars (*) indicates that parameters were re-calculated from the original data.

Climatic area	Species	Growth in shell length			References
		Linf (mm)	k (mm y ⁻¹)	t0 (y)	
Subartic (Canada)	<i>Placopecten magellanicus</i>	146.0 - 176.5	0.16 - 0.24	-0.88 - 1.26	Thompson (1985)
	<i>Mytilus edulis</i>	108.6	0.19	0.35	Thompson (1984)
Temperate (England)	"	81.3 - 93.8	0.22 - 0.24	1.04 - 1.32	Bayne and Worrall (1980)
	"	67.0 - 89.0	0.09 - 0.15	-0.44 - 1.31	Rodhouse <i>et al.</i> (1984)
Mediterranean (France)	<i>Ruditapes decussatus</i>	65.9	0.3	-0.09	Garcia (1993)
Tropical (French polynesia and Cook Islands)	<i>Pinctada margaritifera</i> var <i>cumingi</i>	181.7	0.35	-	Sims (1994)
	"	175.1 - 177.6	0.37 - 0.42	- 0	Leduc (1997) *
	"	160.5	0.46	0.31	This study
	"	148.9	0.76	0.11	Coeroli <i>et al.</i> (1984) *
Desert (Red sea)	<i>Pinctada margaritifera</i> var <i>erythraensis</i>	125.5	1.24	0.50	Elnaeim (1984) *
Subtropical (California)	<i>Pinctada mazatlanica</i>	84.9	1.38	0.16	Saucedo and Monteforte (1997) *
Tropical (India)	<i>Pinctada fucata</i>	57.4 - 67.4	1.06 - 1.15	-	Velayudhan <i>et al.</i> (1996)
	-	79.3	0.90	0.04	Chellam (1988)

* (re-) calculated from the original data given by the authors.

The asymptotic length of shell (L_{∞}) depend especially of the species. Value obtained on *Pinctada margaritifera* var. *cumingi* varied according to the authors. If some very large individuals (more than 300 mm) have already been reported in scarce occasions (Coeroli *et al.*, 1984), general mean is roughly equal to 170 mm. L_{∞} found by recalculation of Leduc's data (1997) ranged between 175.1 to 177.6 mm in Rangiroa atoll whereas Sims (1994) found higher values (a mean of 181.7 mm) in Cook Islands. In a very recent work, Yukihiro *et al.* (1998a) measured maximal length around 150 mm in Australia waters and our calculations give a mean value around 160.5 mm.

L_{∞} -value are lower for *P. margaritifera* var. *erythraensis* which averaged 125.5 mm in the Red sea (Elnaeim, 1984) but also for *P. fucata* and *P. mazatlanica* (respectively 79.3 and 84.9 mm). These three smaller species which exhibit faster growth rates have a shorter live with a life expectancy of only approx. 4 years (Gervis and Sims, 1992). L_{∞} -value is certainly higher in *Pinctada maxima* but less data are available on this species : Yukihiro *et al.* (1998a) reported maximum shell height above 200 mm.

When comparing L_{∞} or k of *P. margaritifera* with other species and/or area, it appeared that this species grows fast and attains large size in Takapoto lagoon. These comparisons tend to moderate the erroneous assumption of « dwarfism » of the pearl oyster which inhabit the Takapoto lagoon.

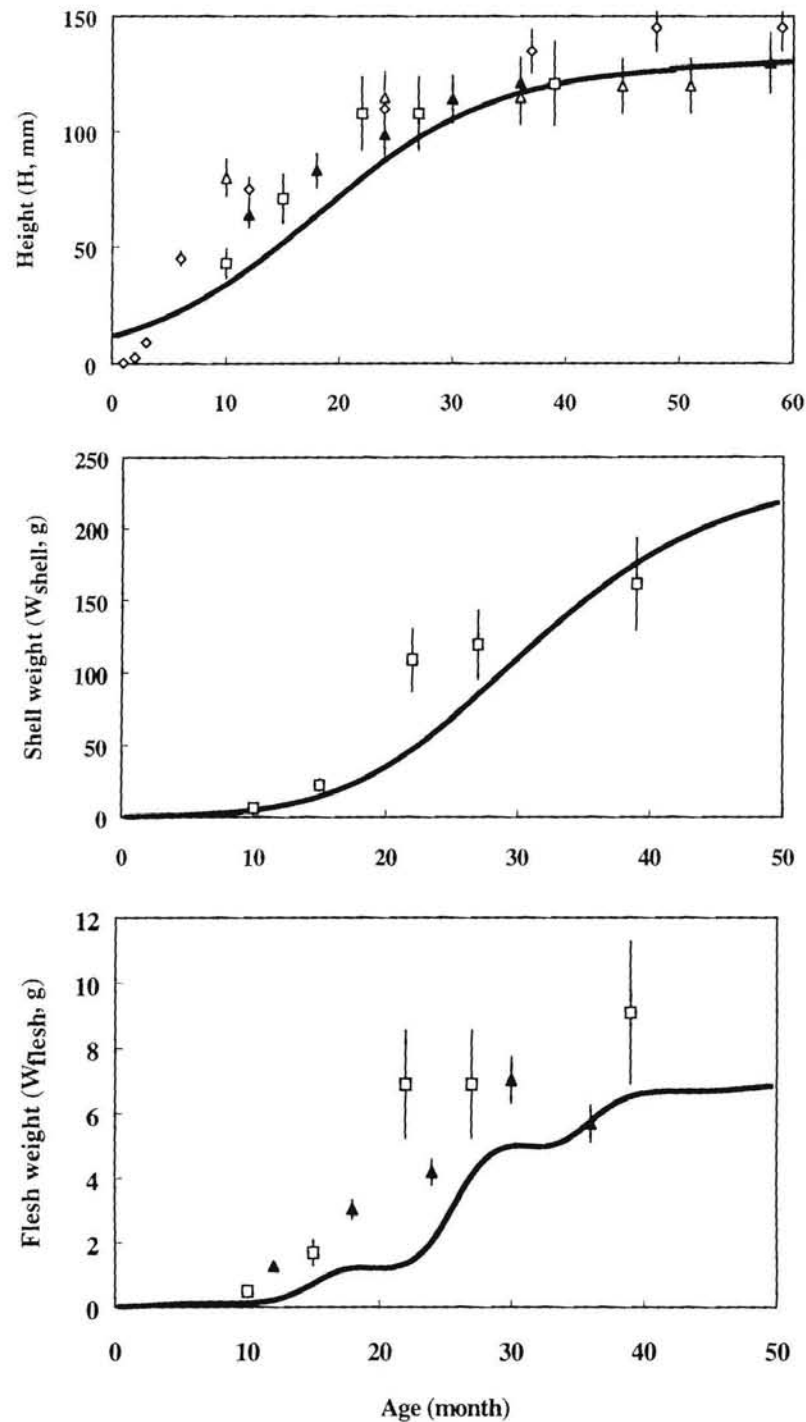


Figure 7 : Comparison of results on growth (in shell height, in shell weight and in tissue weight) obtained in this work () with data (mean values \pm SE) coming from other study (□ : Elnaeim, 1984 ; ◇ : Coeroli *et al.*, 1984 ; △ : Sims, 1993 ; ▲ : Leduc 1997).

Tissue weight

Results of growth rate in weight are very scarce for *Pinctada* genus and we are not aware of any extended Von Bertalanffy model on growth in weight for *Pinctada* sp. Nevertheless, some data on shell and tissue weight are available for *P. fucata* in Chellam (1988), for *P. margaritifera* var. *erythraensis* in Elnaeim (1984) and for *P. margaritifera* var. *cumingi* in Leduc (1997). If values obtained on *P. fucata* were strongly different from our study, values on shell weight obtained on *P. erythraensis* by Elnaeim (1984) were very closed from our values (see Figure 7). Value on tissue weight were always higher in Elnaeim (1984) but followed the same pattern than in our study with a great increase around the age of the first maturity. Leduc (1997) provided tissue growth rate in *P. margaritifera* var. *cumingi* cultivated in another Polynesian lagoon (Rangiroa - Tuamotu archipelago). This authors showed that weight in soft tissue was generally higher (Figure 7) than in our study, with sometimes great declines observed principally for adult oyster during the warm season. Such declines are probably due to spawning in higher proportion than in our study. Comparison between pearl oyster growth in Takapoto and in Rangiroa tends to show that if growth in shell length is likely the same, growth in tissue weight seems to be strongly different. Variability in growth between lagoon need to be study not only for external parameters (height or size), but also for internal features (flesh, gill, maturity).

At last, we can conclude that the black-lipped pearl oyster *Pinctada margaritifera* var. *cumingi* shows relative fast growth in Polynesian waters, although POM is rather low. On the other hand, some other species as *P. maxima* or sub-species as *P. margaritifera* var. *erythraensis* may also exhibited fast growth rate in Polynesian water and then may constitute potential candidates for further diversification project. This assumption is confirmed by the very recent work from Yukihiro *et al.* (1998a) which demonstrated that *P. maxima*, which typically inhabits habitats characterised by higher amount of particulate matter in suspension than those of *P. margaritifera*, can also exhibit high efficiency in growth under low food suspensions as it is the case in Polynesian lagoon water. Several trials need to be engaged in that way.



CHAPITRE V :

La reproduction de l'huître perlière :

Aspects quantitatifs

Ce chapitre a été proposé pour publication dans Aquatic Living Resources

Soumis le 25 février 1999

RÉSUMÉ

Le précédent chapitre a permis de mesurer la croissance en chair et en coquille pour des huîtres perlières en élevage. Mais il fournit peu de détails sur la reproduction et son coût, i.e. production de gamètes (Pr) et effort de reproduction (ER). Travaillant sur le même plan d'échantillonnage que précédemment, nous estimons, dans ce chapitre, de façon quantitative la reproduction de l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*. Ce suivi *in situ* est aussi complété par une approche en laboratoire sur des huîtres de même âge et de même origine.

Le suivi annuel a permis de montrer qu'en l'absence d'inhibition hivernale de la température, l'huître perlière est prête à pondre tout au long de l'année, grâce à des cycles de maturation très rapides, i.e. de l'ordre du mois, et ne réalise pas de réserves (stratégie de reproduction « opportuniste »). Ce suivi a aussi permis d'estimer la quantité de gamètes émise à chaque émission (Pr, mg). Pr est directement reliée au poids de chair de l'huître (W_{Tissue} , g) par la relation $Pr_{\text{in situ}} = 0.09 \times W_{\text{Tissue}}$. Cette relation a été vérifiée aussi lors de l'expérience en laboratoire.

L'expérience en laboratoire a permis : (1) de confirmer la relation précédente; (2) de démontrer la rapidité des cycles de maturation ; (3) d'analyser l'effet de la température sur la reproduction. Pour ce dernier aspect, la température, testée entre 26°C et 31°C (minimum hivernal, maximum estival), n'a aucun effet sur Pr. Enfin, il a été montré que l'effort de reproduction ER, i.e. la part consacrée à la reproduction dans l'ensemble des productions d'un bivalve, augmente avec l'âge de l'huître perlière de environ 9 % chez des huîtres de 1 an, à 22 % chez des huîtres de 2 ans et à 35 % chez des huîtres de 3 ans. L'importance croissante de la reproduction dans le bilan des productions justifie pleinement son intégration dans un modèle déterministe de croissance.

Mots-clés : gamétogenèse ; maturation ; aquaculture tropicale ; cycle de reproduction .

ABSTRACT

Pearl oyster reproduction has previously been examined for qualitative feature, but reproductive costs, i.e. gametes production (Pr) and reproductive effort (ER), were never estimated. Pr and ER were investigated during field and laboratory experiments.

During field experiment, the annual reproductive cycle of pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, cultivated in Takapoto lagoon, was examined at bimonthly intervals between March 1997 and March 1998 and conducted on three pseudo-cohorts (1 year, 2 years and 3 years). It showed that pearl oyster breeds continuously throughout the year, thanks to a very fast maturation cycle (approx. 1 month), and does not realise any storage ("opportunistic" reproductive strategy).

This *in situ* sampling showed also that gamete production (Pr, mg) is directly related to dry tissue weight (W_{Tissue} , g) as follows : $Pr_{\text{in situ}} = 0.09 \times W_{\text{Tissue}}$. Laboratory experiment confirmed this relation, and demonstrated also that pearl oyster is able to spawn every month. Moreover, this experiment showed also that temperature within the range observed in Takapoto lagoon (26-31°C) has strictly no effect on maturation and Pr.

Finally, the reproductive effort ER, calculated as the ratio between Pr and the total productions P, increases with the pearl oyster age from 9 % in 1 year-old pearl oyster to 35 % in 3 year-old pearl oysters. In that respect, reproductive effort have to be take into consideration in further works focusing on the building of deterministic growth model.

Key-words : Gametogenesis ; Maturation ; Tropical aquaculture ; Reproductive cycle.

INTRODUCTION

A partir d'un certain âge, la reproduction peut occuper une place très importante dans le bilan énergétique d'un bivalve (*e.g.* Lucas *et al.*, 1978 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1986 ; 1988) et dépasser la production somatique (Bayne et Worrall, 1980). Il est donc indispensable de l'étudier quantitativement afin de l'intégrer dans un modèle écophysiologique de croissance.

Basé sur les concepts de la bioénergétique des bivalves, ce type de modèle implique l'étude des différentes fonctions physiologiques du bilan énergétique. Si les mécanismes de la nutrition ont déjà fait l'objet de récents travaux chez l'huître perlière (Buestel *et al.*, 1995 ; Jonquière *et al.*, 1995 ; Robert *et al.*, 1995 ; Pouvreau *et al.*, 1998a), rien n'était disponible sur les aspects quantitatifs de la reproduction.

En effet, jusqu'à maintenant, la reproduction de l'huître perlière *Pinctada margaritifera* a été principalement abordée d'un point de vue qualitatif et ce par trois auteurs : Tranter (1958d) en Australie, Thielley (1993) et Buestel *et al.* (1995) en Polynésie Française. Il ressort de ces différents travaux que : (1) l'âge à la première maturité varie entre 6 mois et 2 ans selon les auteurs (Thielley, 1993 ; Tranter, 1958d) ; (2) *P. margaritifera* est hermaphrodite protandre (Tranter, 1958d) ; (3) le sex-ratio est équilibré à partir de 3-4 ans pour les populations naturelles, mais fortement déséquilibré en faveur des mâles pour les populations en élevage (Thielley, 1993 ; Buestel *et al.*, 1995) ; (4) une certaine confusion existe quant au cycle de reproduction.

Sur ce dernier aspect, les divergences entre auteurs sont en effet assez importantes. Par exemple, Tranter (1958d) écrit « Grand (1895) found an abundance of genital products during all seasons. Seurat is reported to have found spawning to be continuous, but most intense between July and October.../... Ranson (1952) declared categorically that the pearl oysters of Tuamotu do not have functional gonads during winter ». De même, Thielley (1993) met en évidence l'existence de deux émissions de gamètes majeures : l'une en janvier - février, l'autre en septembre-octobre, alors que si Buestel *et al.* (1995) confirme ces 2 périodes, ils observent aussi des émissions en mars-avril et en juillet-août. Malgré ces divergences, on peut cependant retenir que l'huître perlière en Polynésie Française peut pondre à plusieurs reprises pratiquement toute l'année.

Les connaissances sur l'aspect quantitatif de la reproduction chez l'huître perlière sont pratiquement inexistantes. Seuls Buestel *et al.* (1995) et Pouvreau *et al.* (1998a) donnent quelques estimations préliminaires.

L'objectif de cette étude est donc de donner une estimation de la production de gamètes, Pr, de l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*, en fonction de son âge et d'estimer l'effort de reproduction, ER, i.e. la part d'énergie et/ou de matière allouée à la reproduction dans un bilan énergétique par rapport aux autres productions de l'organisme (Hirshfield et Tinkle, 1975 ; Lucas, 1982). Une telle étude est d'autant plus délicate à réaliser compte tenu du cycle de reproduction variable de l'huître perlière.

L'approche choisie, adaptée de Lucas (1982), est la suivante : (1) un suivi *in situ* bimensuel de la maturation et de la croissance, afin de connaître précisément les périodes de émission de gamètes au moyen d'indicateurs biométriques, microscopiques, biochimiques et énergétiques et de mesurer *in situ* la production de gamètes, par une méthode indirecte (Pr) ; (2) une expérience complémentaire en laboratoire, visant à compléter le suivi *in situ* par une estimation directe de la production de gamètes (Pr) et de l'effort de reproduction (ER) lors d'émissions de gamètes provoquées en conditions contrôlées permettant la récolte des gamètes émis.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Expérience *in situ*

L'objectif de cet expérience est double : (1) suivre l'évolution annuel des stades de maturité sur des huîtres perlières en élevage d'âge différent, afin de juger des périodes probables de reproduction et de la rapidité des cycles de maturation ; (2) déduire de l'ensemble des données une production *in situ* de gamètes à chaque émission (Pr_{insitu} , mg) par une méthode dite indirecte.

Plan d'échantillonnage : Trois stocks d'huîtres perlières, d'âge différent (1, 2 et 3 ans +/- 2 mois), ont été élevés dans le lagon de l'atoll de Takapoto de mars 1997 à avril 1998. Afin de suivre la croissance et la reproduction au sein de chaque stock, un tirage aléatoire simple de 40 individus est effectué selon un pas d'échantillonnage bimensuel.

Suivi des paramètres globaux de croissance : Après ouverture des valves, la chair d'huître est séparée de la coquille. Sur la coquille sont mesurées les variables : hauteur extérieure (L, mm), hauteur intérieure (H, mm), hauteur et largeur de nacre (H_{nac} , B_{nac} , mm), épaisseur au talon (T, mm) puis poids de la coquille sèche (W_{shell} , g, après 24 h à 60°C). Parallèlement, la chair est égouttée sur un papier buvard avant d'être pesée dans son ensemble, puis disséquée au ciseau afin de séparer les organes suivant : le muscle adducteur, le muscle rétracteur du pied, les branchies, le manteau et la gonade. Le poids de matière sèche de chacun de ces organes (W_{mu1} , W_{mu2} , W_{gill} et W_{gonad} , g) est obtenu par lyophilisation pendant une durée variable suivant la taille de l'huître (de 24 h à 72 h). La somme de ces quatre variables donne le poids total de chair W_{tissue} (g). Il faut noter que la dissection ne permet pas d'isoler complètement la gonade du reste de la masse viscérale comprenant principalement la glande digestive. W_{Gonad} correspond donc, en fait, au poids de la gonade et de la glande digestive. Enfin, une calcination au four (500°C pendant 12 heures) du muscle adducteur, du muscle pédieux, des branchies et de l'ensemble gonade+glande digestive, après lyophilisation et broyage, permet de déterminer leur pourcentage respectif en cendre.

Suivi des stades de maturité : La maturation est déterminée directement par observation macroscopique en affectant un stade selon une échelle dite macroscopique. Pour *Pinctada margaritifera*, deux échelles macroscopiques ont été définies par Tranter (1958a, 1958b, 1958c, 1958d, 1958e) et Thielley (1993). Nous proposons une échelle légèrement modifiée adaptée de ces deux précédents travaux (Tableau 1).

Tableau 1 : Enoncé des différentes échelles macroscopiques utilisées lors de l'étude de la maturation de *P. margaritifera*.

<p><u>Échelle de Tranter :</u></p> <p>0 : gonade vide, 1 : gonade partiellement remplie, 2 : gonade presque pleine, 3 : gonade pleine.</p> <p><u>Échelle de Thielley (reprise de l'échelle de Millous, 1980) :</u></p> <p>0 : gonade vide, 1 : peu de produits génitaux, tubules clairsemés, 2 : taux de remplissage faible, teinte crème homogène, 3 : taux de remplissage moyen, teinte crème homogène, 4 : gonade presque pleine, 5 : gonade pleine, turgescente.</p> <p><u>Échelle utilisée dans la présente étude :</u></p> <p>0 : La gonade est vide, et la glande digestive (GD) est visible par transparence, 1 : Les tubules sont visibles (irisation) mais peu développés. GD est parfaitement visible, 2 : Taux de remplissage moyen formant une irisation qui recouvre la moitié de la GD. 3 : La gonade est presque pleine, et la GD est complètement recouverte sauf en quelques endroits restreints. La gonade est aussi bien développée au niveau du pied. 4 : La gonade pleine, turgescente. La GD n'est plus visible.</p>
--

La plupart des auteurs, qui utilisent l'examen macroscopique de la gonade comme méthode principale pour évaluer l'état de maturité, y associent une observation microscopique des gamètes par frottis ou coupes histologiques (Thielley, 1995). Dans ce type d'analyse, il faut veiller à ce que la coupe histologique permette d'observer la gonade dans toute sa longueur (de l'hépatopancréas jusqu'au sac perlier). En effet, Tranter (1958d) a observé chez *Pinctada albina* l'existence d'un gradient de développement des gamètes dans la gonade. Les stades de maturation sont donc aussi déterminés par analyse microscopique (Gabe, 1968) selon une échelle dite microscopique. Il existe deux échelles différentes d'évaluation microscopique décrivant les différents stades d'évolution gonadique : (1) l'échelle de Tranter (1958d), qui compte pour les mâles comme pour les femelles, 5 stades de développement, 3 stades de régression et 1 stade indifférencié ; (2) l'échelle de Thielley (1993), qui compte 4 stades de développement et 2 stades de régression. Ces deux échelles sont basées sur les stades d'évolution des cellules germinales présentes et leurs proportions les unes par rapport aux autres, mais présentent tout de même certaines différences notables (moins de stade chez Thielley (1993) que Tranter (1958d) ; critères de reconnaissance différents). Ces deux échelles n'étant pas identiques, il apparaissait donc utile de définir une nouvelle échelle microscopique inspirée des deux échelles précédentes mais aussi simplifiée afin de rendre pratique son utilisation routinière. Ainsi, seulement 5 stades ont été conservés. L'échelle est présentée par les Figures 1 à 10. L'identification des formes spermatiques et ovocytaires est permise par l'étude de Tranter (1958b).

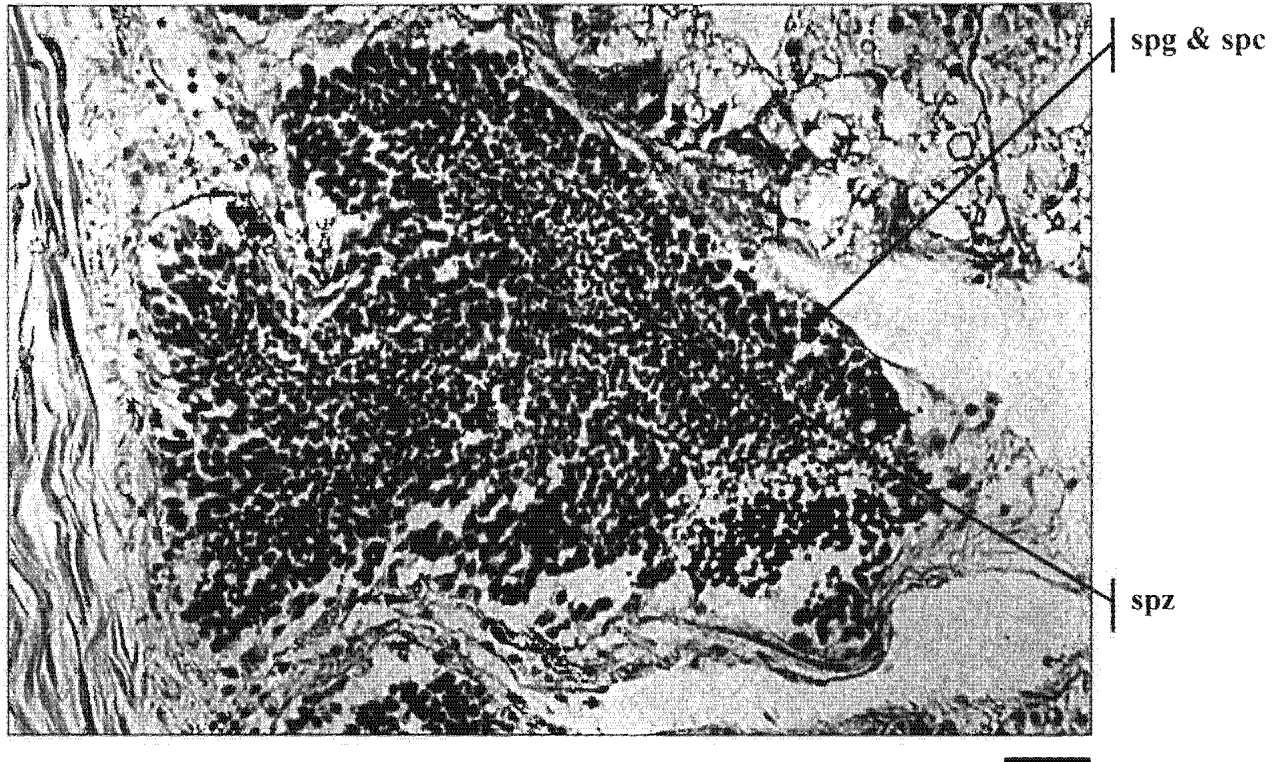


Figure 1 : Gamétogenèse male, stade 1 (barre noire = 20 μ m).

Prédominance des spermatogonies (spg) et des spermatocytes (spc, de 1^{er} et 2^{ème} ordre) par rapport aux spermatozoïdes (spz) dans les proportions 90% - 10%. Les spermatides et les spermatozoïdes sont plutôt positionnés au centre des tubules. Les tubules sont ovoïdes ou ronds.

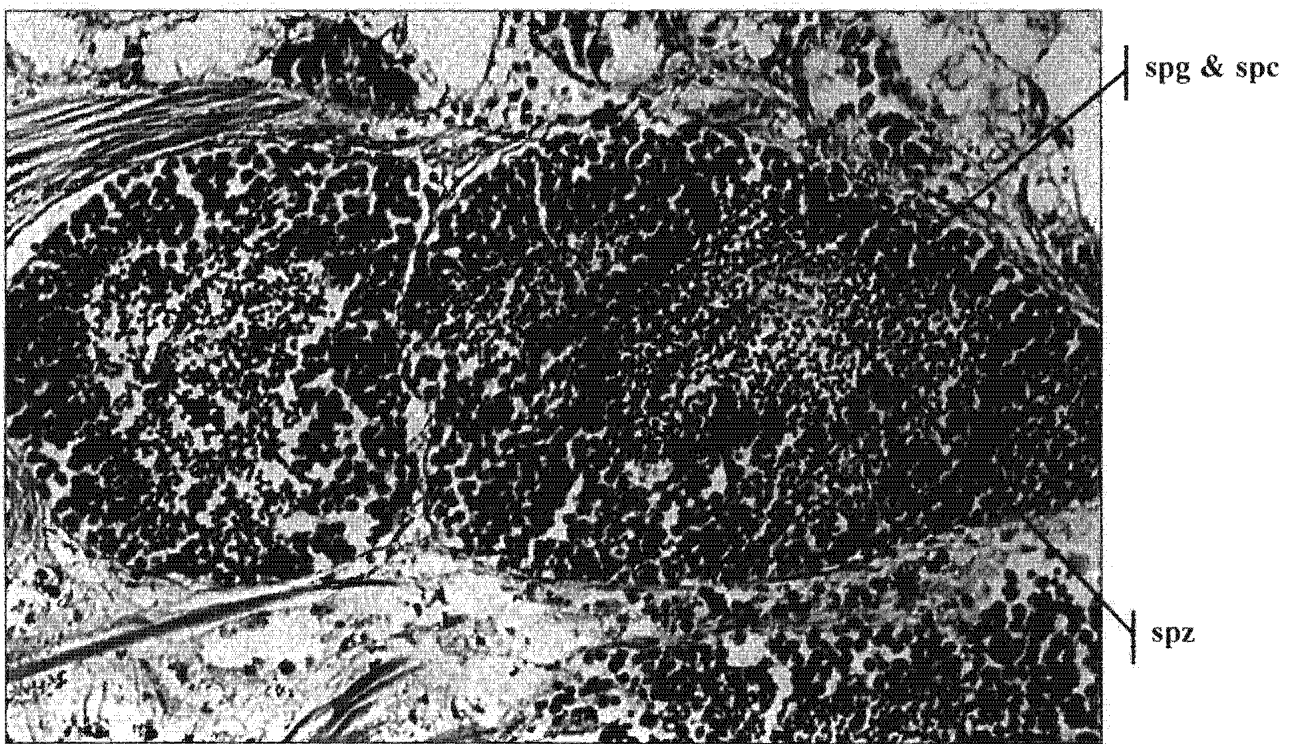


Figure 2 : Gamétogenèse male, stade 2 (barre noire = 20 μ m).

Autant de spermatogonies et de spermatocytes que de spermatozoïdes. Les spermatozoïdes sont situés dans la lumière du tubule alors que les autres types cellulaires plus jeunes sont en position externe. Les tubules sont ovoïdes ou ronds.

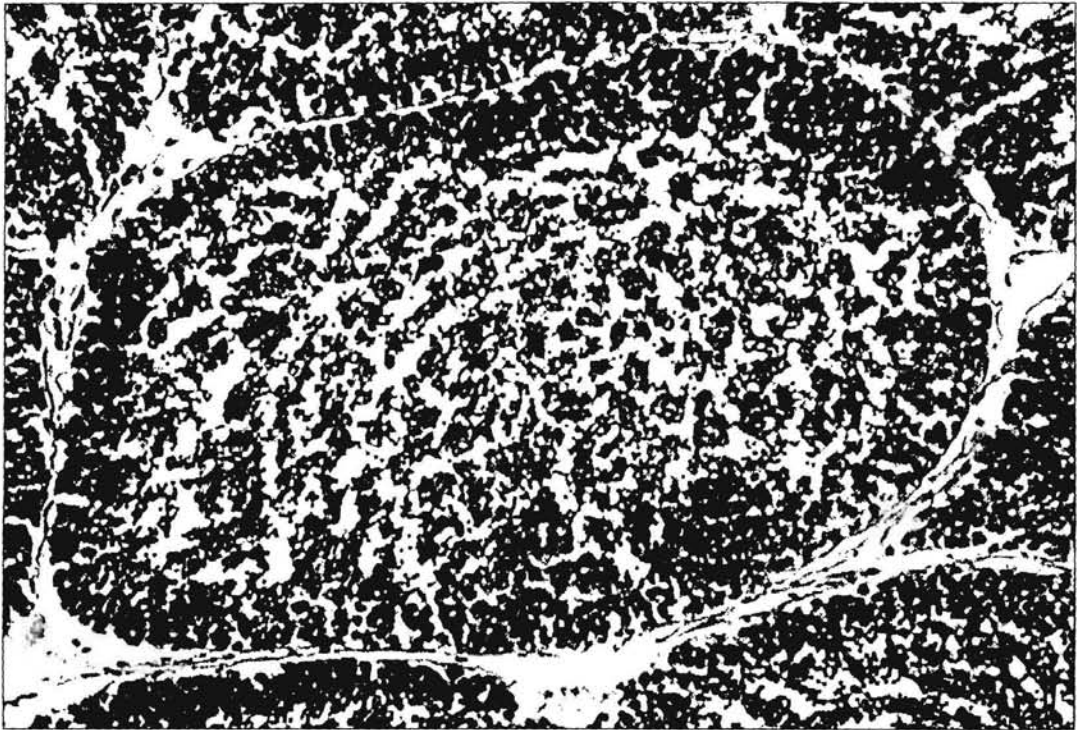


Figure 3 : Gamétogenèse male, stade 3 (barre noire = 20 μ m).

Prédominance des spermatozoïdes (75%). On peut observer très nettement une couronne extérieure formée par les cellules plus jeunes. Les tubules s'arrondissent nettement.

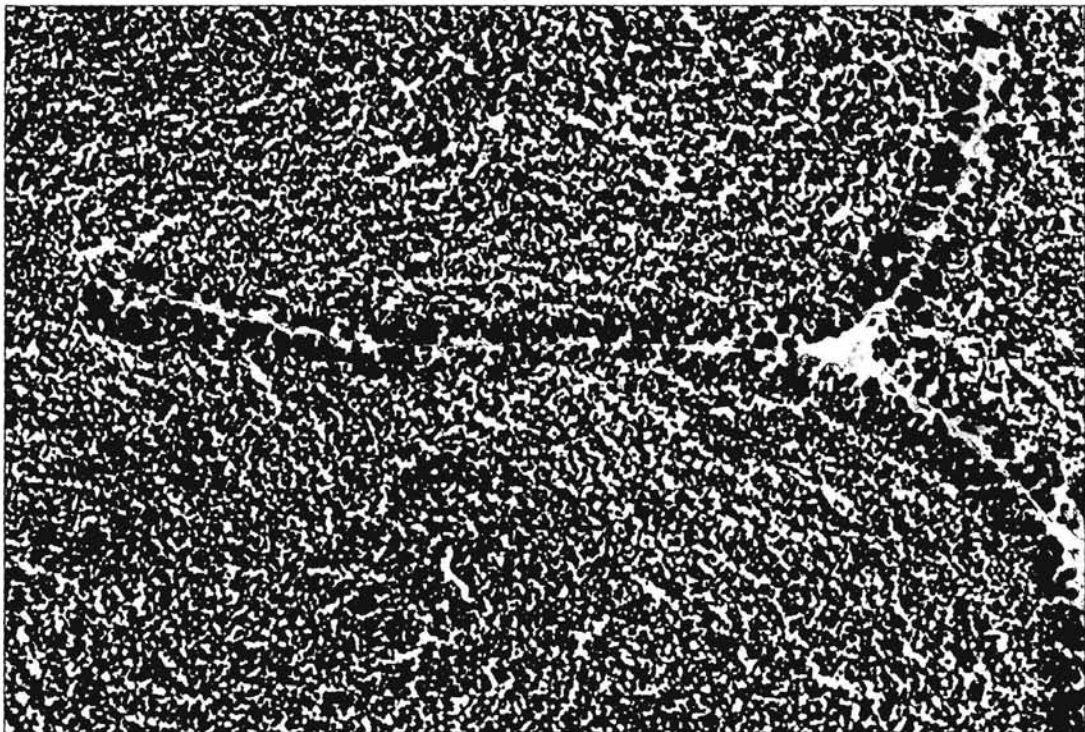


Figure 4 : Gamétogenèse male, stade 4 (barre noire = 20 μ m).

Les spermatozoïdes deviennent largement prédominants (90%). Les tubules ont tendance à fusionner pour former de grands amas. La couronne extérieure de cellules plus jeunes devient discontinue.

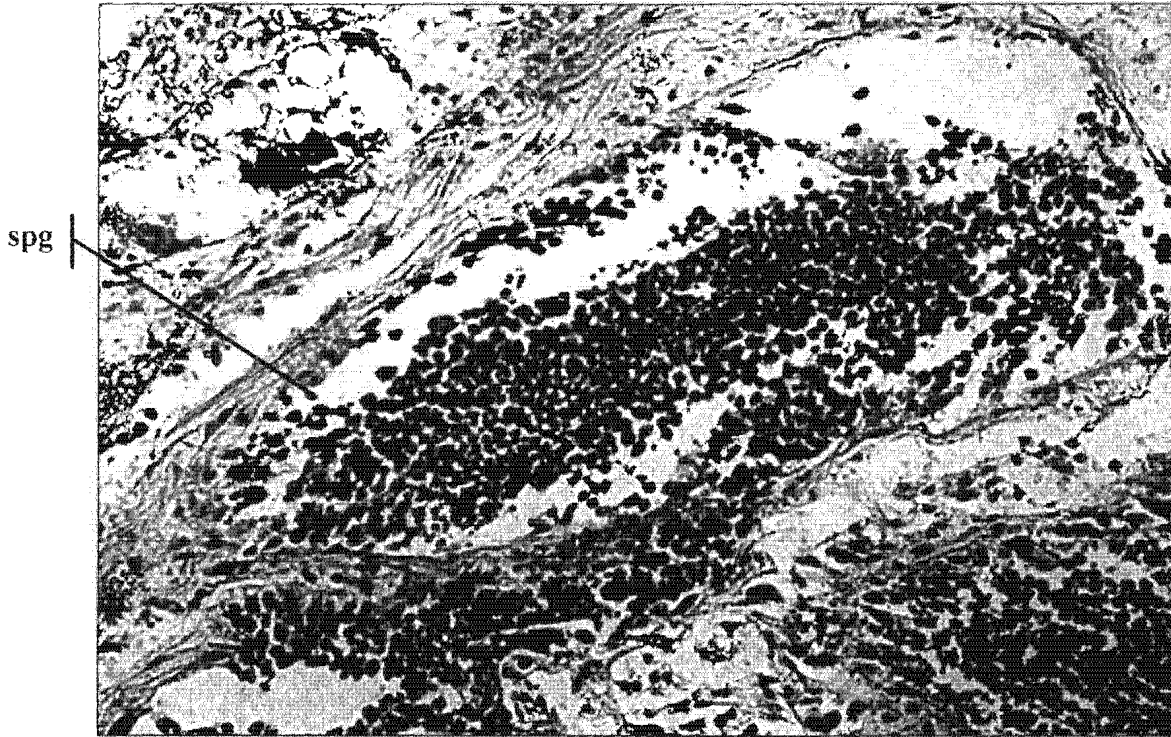


Figure 5 : Gamétogenèse male, stade de régression (barre noire = 20 μ m).

Un vide apparaît entre la paroi du tubule et les premières cellules germinales. Les tubules ne sont plus arrondis mais forment des insinuations. Les cellules germinales sont plus espacées les unes des autres. Dans le cas de la régression totale, les tubules ont disparus pour laisser la place à quelques amas de spermatozoïdes résiduels noyés dans une masse de tissu conjonctif. Il est souvent possible d'observer, associée à une régression, un début de spermatogenèse.

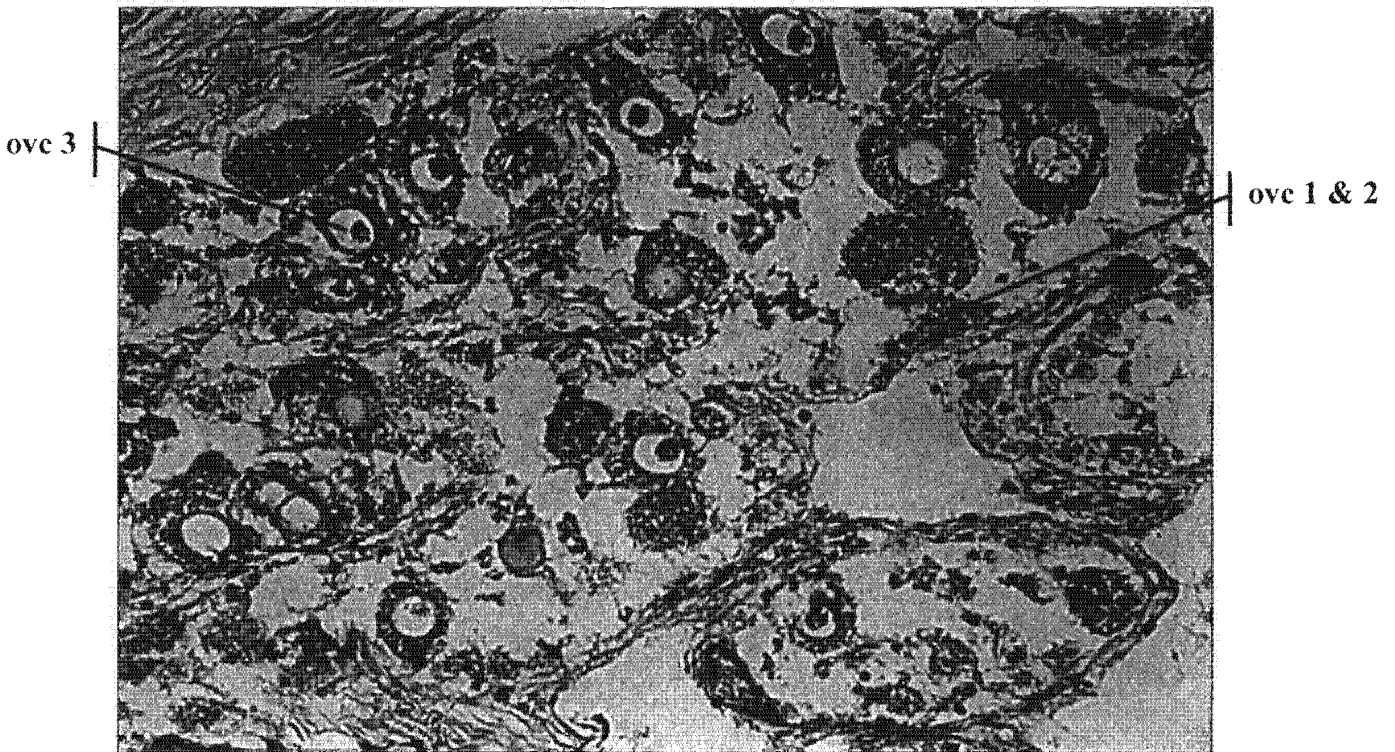


Figure 6 : Gamétogenèse femelle, stade 1 (barre noire = 20 μ m).

Les tubules ne sont pas distincts, mais les cellules germinales sont plus ou moins dispersées dans le tissu conjonctif qui est très abondant. Les ovocytes 1 et 2 sont majoritaires.

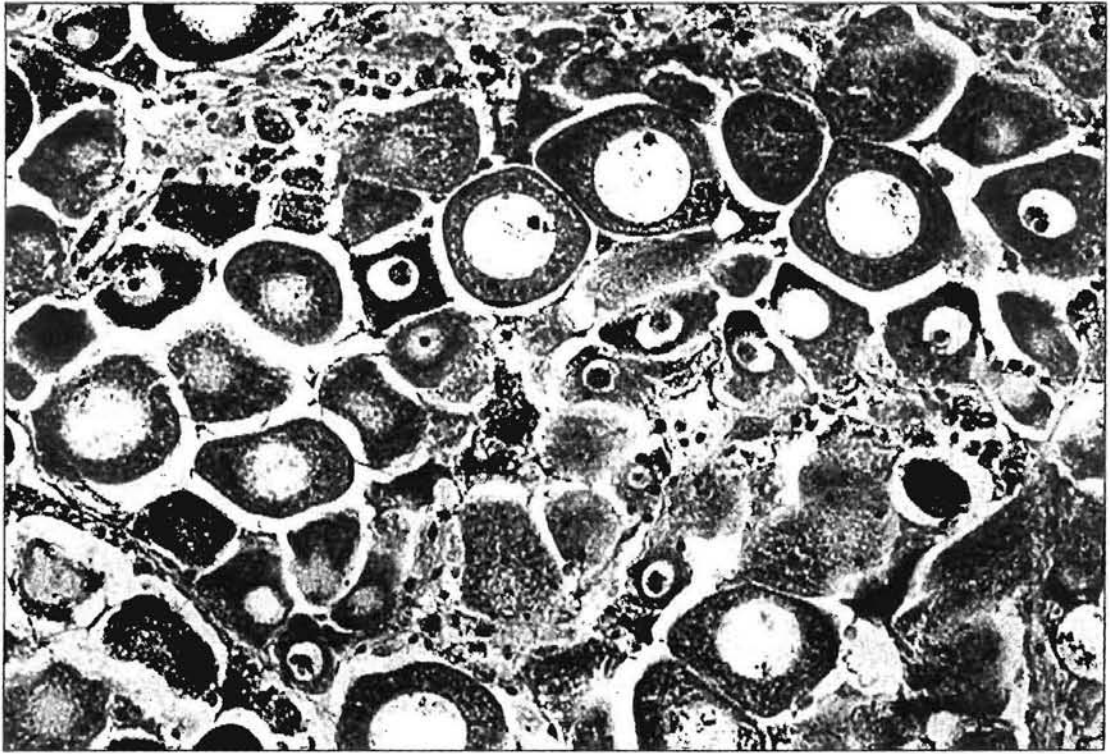


Figure 7 : Gamétogenèse femelle, stade 2 (barre noire = 20 μ m).

Le tissu conjonctif est encore développé. Les tubules commencent à se former, bien qu'étant encore très petits, comprenant à 50% des ovocytes 1, 2 et 50% des ovocytes 3, 4.

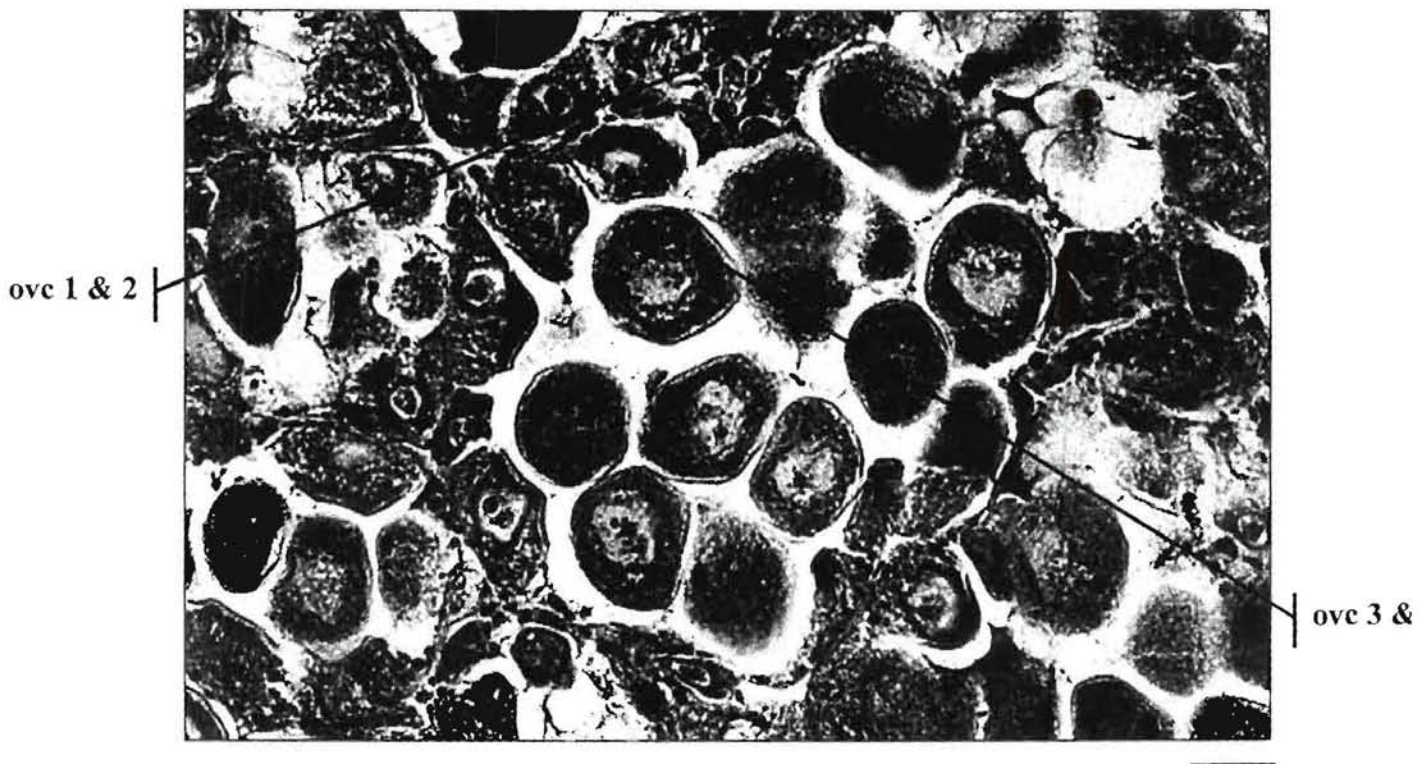


Figure 8 : Gamétogenèse femelle, stade 3 (barre noire = 20 μ m).

Les tubules sont maintenant plus volumineux, de forme ovoïde ou ronde, les contours en sont bien délimités. On n'observe presque plus de tissu conjonctif. Les ovocytes 3 et 4 représentent 80%.

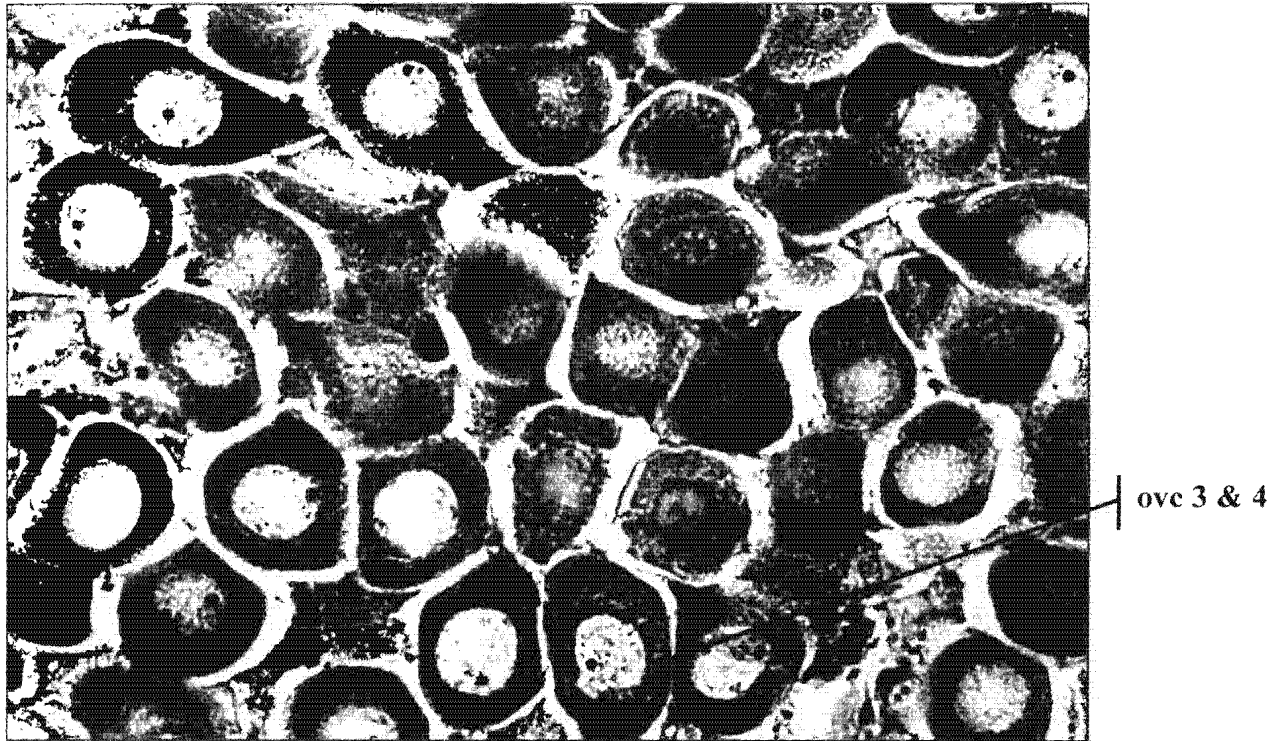


Figure 9 : Gamétogenèse femelle, stade 4 (barre noire = 20 μ m).

Le tissu conjonctif est inexistant. Les ovocytes 4 constituent 99% des cellules germinales présentes ; ils sont collés les uns aux autres, pratiquement tous détachés de la paroi tubulaire. Les tubules sont ovoïdes ou ronds, plus volumineux qu'en stade 3.

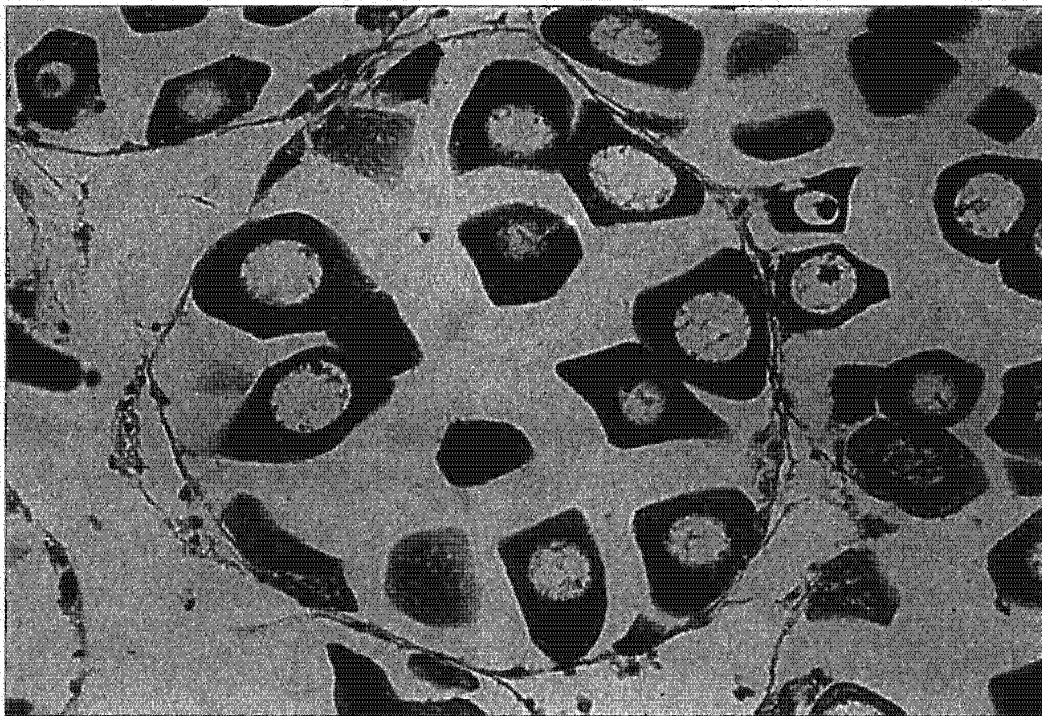


Figure 10 : Gamétogenèse femelle, stade de régression (barre noire = 20 μ m).

La régression s'exprime par des tubules vidés. La régression totale est observée quand on ne trouve plus que quelques ovocytes matures ou en cours de dégénérescence dans du tissu conjonctif. Il n'y a alors plus de tubules.

Suivi des indices gonadiques

De nombreuses formules ont été établies afin de définir des indices gonadiques en mesurant, d'une part, un paramètre relatif à la gonade (poids ou volume) et d'autre part, un autre paramètre supposé relativement stable quel que soit l'état de maturité de l'individu. Nous utiliserons les rapports suivants :

1. le rapport gonado-somatique : $RGS = W_{\text{gonad}}/W_{\text{tissue}}$
2. le rapport gonade-muscle : $RGM = W_{\text{gonad}}/W_{\text{mul}}$
3. le rapport gonade-coquille : $RGC = W_{\text{gonad}}/W_{\text{shell}}$

Lorsqu'il est impossible d'isoler la gonade, comme c'est le cas pour *Pinctada margaritifera*, l'indice gonadique est légèrement modifié puisque le calcul fait intervenir le poids de l'ensemble "gonade + glande digestive".

Suivi des paramètres biochimiques

La composition biochimique des tissus varie en fonction de la gamétogenèse. Dans cette étude, la composition biochimique (protéines, lipides et glucides) du muscle adducteur et l'ensemble gonade+glande digestive sont suivis au cours de l'année selon un pas de temps mensuel. Après lyophilisation et broyage de ces organes, les protéines sont dosées par la méthode de Lowry *et al.*(1951), les lipides par la méthode de Bligh et Dyer (1959) et les glucides (glucides totaux et glycogène) par la méthode de Dubois *et al.* (1956) et rapportés à un poids sec sans cendre.

Mesures de la production de gamètes *in situ* ($Pr_{in situ}$)

Une méthode originale est proposée ici. Le suivi de la croissance sur un an et sur des huîtres perlières de différents groupes d'âge fournit un ensemble de données reliant le poids des gonades (W_{gonad} , g) en fonction du poids total de chair (W_{tissue} , g) sur lequel un modèle linéaire peut être ajusté. Cet ensemble de données peut être éclaté en sous-groupe, un groupe par stade de maturité (microscopique). Ensuite pour chaque stade de maturité, un modèle reliant W_{gonad} à W_{tissue} est ajusté. La différence entre le modèle obtenu pour les stades 4 et celui pour les stades de régression totale donnent le modèle *in situ* de la production de gamètes (Pr , mg) en fonction W_{tissue} .

Expérience en laboratoire

L'objectif de cette expérience est triple : (1) mesurer directement, mais en laboratoire, une production de gamètes Pr_{labo} par récolte des produits émis; (2) en déduire l'effort de reproduction ER ; (3) vérifier la possibilité d'émissions surnuméraires dans de court intervalle de temps (un mois). Cette expérience est réalisée dans des conditions expérimentales proches de celles du milieu Takapoto à deux températures différentes afin de reproduire les conditions « hivernales » (température de l'eau : 26 °C) et les conditions « estivales » (température de l'eau : 31 °C). A notre connaissance, aucune expérience de ce type n'a encore été réalisée sur *Pinctada margaritifera*.

Matériel vivant et protocole d'élevage : Un lot de 120 huîtres (40 par âge) provenant du même stock que précédemment ont été élevées à l'IFREMER-COP (Tahiti) pendant 2 mois (du 5 juin au 15 août 1997) dans 10 bacs en résine polyester de 330 litres chacun. Sur chacune des 2 séries de 6 bacs, 5 bacs comportent des huîtres (12 huîtres par bac) tandis que le 6^{ième} est utilisé comme bac témoin, sans animaux. Les bacs sont alimentés en eau de mer pompée dans le lagon de Vairao (température : 26°C, salinité 37 ‰) puis passée successivement sur un filtre à sable et sur trois filtres synthétiques (5, 5 et 1 µm). Les huîtres perlières sont nourries à partir d'algues cultivées (Tahitian *Isochrysis* aff. *galbana* et *Chaetoceros gracilis*) à raison de 10-15 000 cell. ml⁻¹ afin de reproduire la même quantité de matière organique particulaire (MOP, mg l⁻¹) que celle du lagon de Takapoto. Cette concentration est maintenue constante grâce un apport en continu et un réglage précis des débits. Elle est vérifiée tous les jours à 12 h, par prélèvements de 2 litres d'eau et filtration sur filtre Whatmann GF/C (diamètre 47 mm), au préalable pré-calcinés (2 heures au four à 500°C) et pré-pesés. Après filtration et rinçage au formiate d'ammonium (68 g l⁻¹), les filtres sont placés à l'étuve à 60°C et pesés pour déterminer le seston total (TPM, mg l⁻¹). Ils sont ensuite calcinés 5 heures dans un four à 500°C puis repesés afin d'obtenir la matière inorganique particulaire (PIM, mg l⁻¹). Par déduction est calculée la matière organique particulaire (POM, mg l⁻¹).

La température des bacs est modulable grâce à un système de préchauffage global de l'eau couplée à un système de résistance chauffante présente dans la paroi interne de chaque bac. La moitié des bacs (n=6) sont maintenues à 26°C (température minimale de l'eau du lagon de Takapoto en hiver austral); les 6 autres bacs sont progressivement amenés à 31°C (température maximale de l'eau du lagon de Takapoto de l'été austral). L'aération et l'homogénéisation est assurée par un diffuseur d'air placée au milieu de chaque bac.

Déclenchement des émissions de gamètes : La première série de déclenchement (T_1) a été effectuée un mois après le transfert des huîtres, *i.e.* début juillet 1997. Pour le déclenchement des émissions, les huîtres d'un même bac sont simultanément transférées dans un caisson à 12 compartiments séparés (1 compartiment = 4 litres). Chaque compartiment est muni d'un diffuseur d'air. Le transfert des huîtres perlières dans le caisson a lieu le soir. Le déclenchement artificiel des émissions est obtenu par deux opérations : un stress thermique suivi de l'addition d'une suspension de semence d'huître congelée. Le stress thermique est constitué de deux étapes : (1) une diminution de la température jusqu'à 22°C pendant la nuit, (2) une brusque remontée le lendemain matin (en 30 minutes) de la température jusqu'à 30-31°C. Souvent de meilleurs résultats ont été obtenus par l'addition d'un échantillon de semence congelé dans l'eau des compartiments. Le temps avant obtention d'une émission de gamètes est variable suivant les huîtres, mais généralement inférieur à 1 heure. Il peut arriver qu'aucune émission ne soit déclenchée ou que le simple transfert des huîtres dans le bac récolteur en induise une. Une fois l'émission de gamètes terminée, les huîtres perlières sont retirées, mesurées et replacées dans les bacs d'élevage. Deux échantillons d'eau sont prélevés dans chaque compartiment du caisson (après une parfaite homogénéisation de la suspension). Ces échantillons sont filtrés sur filtre Whatman GF/C selon le même protocole que précédemment. En parallèle, un échantillon témoin (*i.e.* provenant d'une case sans émission) est prélevé et filtré. Parallèlement aux filtrations, des comptages cellulaires du nombre de gamètes sont réalisés sur lames AGASSE-LAFONT (pour estimer des concentrations faibles), MALASSEZ (fortes concentrations) ou THOMA (très fortes concentrations), selon l'intensité des émissions de gamètes. Une deuxième série de déclenchement (T_2) a de nouveau été réalisée, selon le même protocole, 1 mois après ce premier déclenchement T_1 , *i.e.* début août 1997, sur exactement les mêmes huîtres perlières.

Mesure de Pr_{labo} et déduction de ER : la production de gamètes, Pr , est directement déduite de la quantité récoltée sur les filtres, et peut indifféremment être convertie en nombre de gamètes émis grâce aux comptages réalisés. L'effort de reproduction ER, *i.e.* la part de matière allouée au développement des gamètes, peut être exprimé par différents rapports utilisant Pr . Thompson (1984) utilise le rapport suivant :

$$ER_1 = Pr / (Pg + Pr)$$

avec Pg = production somatique ;
 Pr = production de gamètes ;

Ce rapport peut être complété afin de tenir compte de la production de coquille, Ps. La formule devient la suivante:

$$ER_2 = Pr / (Pg+Pr+Ps)$$

avec Pg = production somatique ;
 Pr = production de gamètes ;
 Ps = production de coquille.

Dans le présent travail, les différents termes de production somatiques, Pg et Ps, sont calculés à partir des gains en hauteur de coquille (méthodes non destructives) mesurés à différentes occasions tout au long de l'expérience et des relations taille-poids estimées *in situ* sur des huîtres perlières de même origine. Ces productions sont ensuite converties en carbone en utilisant un rapport de 2 entre la matière organique et le carbone organique.

RÉSULTATS

Expérience *in situ*

Indicateurs- clés de la gamétogenèse

Comparaison échelle microscopique / échelle macroscopique

D'un point de vue relatif, les deux échelles correspondent assez bien (Tableau 2) puisque : (1) les stades 4 observés en microscopie correspondent aux moyennes les plus fortes obtenues pour les stades macroscopiques (respectivement 1.6, 2.4, 2.6 pour les trois âges); (2) réciproquement, les stades 1 observés en microscopie correspondent aux valeurs les plus faibles des stades macroscopiques (respectivement 0.7, 2.1 et 1.6) ; et enfin (3) les régressions partielles (RP) et totales (RT) observées

Tableau 2 : Correspondance entre les stades microscopiques et les stades macroscopiques en fonction de l'âge de l'huître perlière (RP : régression partielle , RT : régression totale).

Stades microscopiques	Stades macroscopiques moyens		
	1 an	2 ans	3 ans
1	0.7	2.1	1.6
2	1.4	2.1	2.1
3	1.5	2.3	2.4
4	1.6	2.4	2.6
RP	1.4	2.1	2.3
RT	1.1	1.3	1.0

en microscopie correspondent à des valeurs assez faibles de stades macroscopiques.

Cependant le Tableau 2 montre aussi que les valeurs affectées pour les stades macroscopiques varient en fonction de l'âge de l'huître observée. Par exemple, un stade 4 observé microscopiquement correspond en moyenne à 1.6 chez les 1 an, 2.4 chez les 2 ans et 2.6 chez les 3 ans. Il convient donc de retenir que bien que l'observation macroscopique traduit assez fidèlement les phénomènes de maturation, elle sous-estime le stade de maturation obtenu par microscopie d'autant plus que l'huître observée est petite. En tenant compte de ces remarques, la gamétogenèse peut être indifféremment décrite par l'une des deux échelles.

Corrélation entre stades et indices biométriques

Chacune des variables biométriques mesurées au cours de cette étude a été testée afin de connaître celles qui sont les plus pertinentes pour suivre la maturation en dehors de l'observation qualitative des stades. Pour une partie d'entre elles, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence (ANOVA, $P > 0.05$) en fonction du stade de maturation. Seuls quatre variables (W_{Gonad} , RGS, RGC, et RGM) ont montré pour chaque groupe d'âge une relation nette avec le stade de maturation (Figure 11). W_{Gonad} , RGS, RGM et

RGC augmentent progressivement avec le stade de maturation. Les rapports RGM et RGC n'apportent pas plus d'information que RGS (Figure 11), et par conséquent seuls RGS est conservé dans les analyses ultérieures.

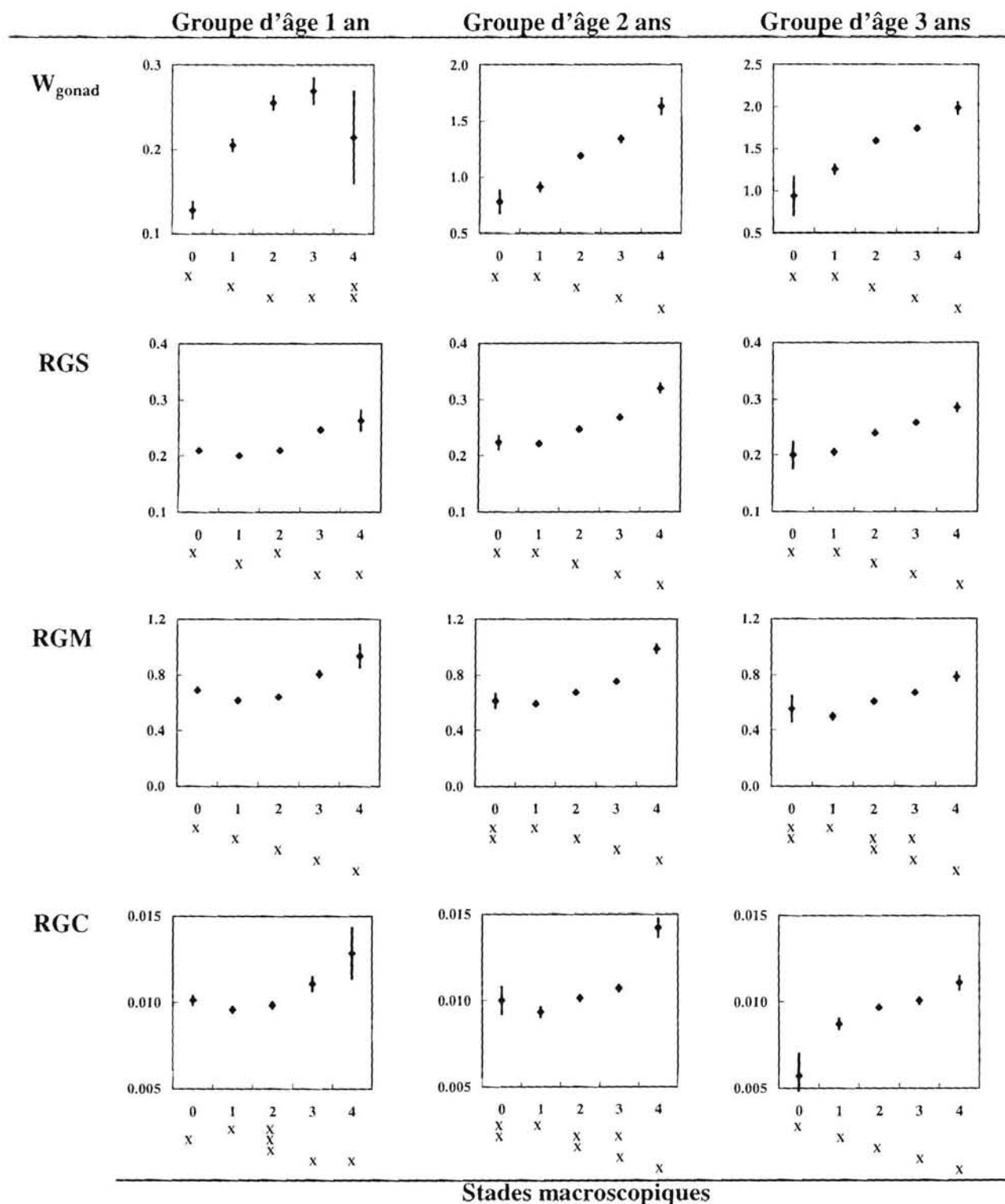


Figure 11 : Moyenne (+/- IC) de différentes variables biométriques en fonction des stades macroscopiques de maturation pour les trois âges. Les résultats du test *a posteriori* de comparaison multiple sont indiqués par x.

La relation entre les stades microscopiques et les moyennes des variables W_{Gonad} et RGS est décrite sur la Figure 12. Les valeurs moyennes augmentent significativement avec les stades de maturation et décroissent avec les stades de régressions (partielles et totales). Ce schéma est cependant meilleur pour RGS que pour W_{gonad} notamment chez les huîtres de 1 an (Figure 12, *test à posteriori*). Les stades de régression partielle et totale se confondent respectivement avec les stades de maturation 3 et 1, excepté pour RGS qui permet une très bonne discrimination des stades de régression totale, *i.e.* la plus faible des valeurs de RGS correspond à des huîtres en régression totale.

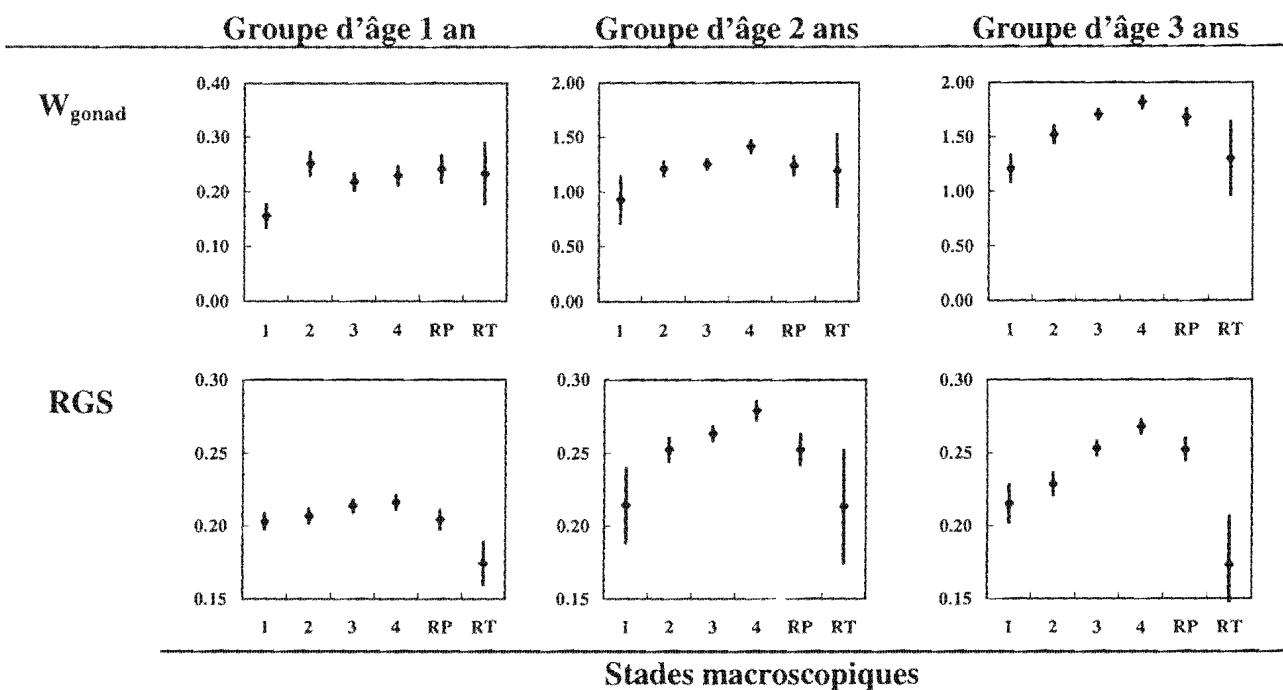


Figure 12 : Moyenne (+/- IC) des variables W_{gonad} et RGS en fonction des stades microscopiques de maturation pour les trois âges.

Suivi *in situ* de la gamétogenèse

Le suivi *in situ* de la gamétogenèse est mené à partir des variables stades de maturité macro- et microscopique, mais surtout à partir des variables W_{gonad} et RGS.

Observation macroscopique :

D'une façon générale, il apparaît : (1) que les huîtres peuvent être en maturation tout au long de l'année, et qu'il n'existe pas de repos sexuel; (2) mais qu'elles sont rarement toutes dans le même stade de maturité (Figure 13). Ces deux résultats rendent donc particulièrement délicate l'analyse des stades de maturité. Néanmoins il semble exister différentes périodes pendant lesquelles la somme des stades 3 et 4 dépasse 50 % des observations, pour au moins les âges 2 et 3. Ces périodes de maturation sont respectivement mai, août, octobre, décembre et février (Figure 13). Notons cependant que l'absence d'échantillons à la fin décembre est préjudiciable et il est possible que la maturation de ce mois soit en fait un phénomène de plus grandes ampleurs.

Observation microscopique

L'observation microscopique révèle aussi l'existence d'un asynchronisme dans les phénomènes de maturation ainsi que la particularité d'une maturation continue tout au long de l'année (Figure 13). En plus, l'observation microscopique permet de situer deux périodes où les phénomènes de régression semblent plus importants : à la fin de l'hiver (août-octobre) et à la fin de l'été (février-mars).

Variations de W_{Gonad}

Ce paramètre quantitatif présente de nombreuses variations de courte durée de l'ordre de 20-30 % plus aisées à décrire et interpréter que les stades (Figure 14). Chez les huîtres de 1 an, la croissance de la gonade est d'abord lente puis augmente plus rapidement à partir de novembre jusqu'en janvier, où une perte de 0.15 g a lieu. Ensuite la croissance reprend jusqu'à la fin du suivi. Pour ce groupe d'âge, une chute majeure et brutale a été observée en janvier. Chez les huîtres perlières de 2 ans, la gonade poursuit sa croissance jusqu'en septembre. A partir de septembre, la gonade ne grandit plus mais présente plusieurs phénomènes d'accumulation suivi d'amaigrissement d'une amplitude identique proche de 0.5 g. Ces amaigrissements ont eu lieu respectivement à la fin août, fin octobre, fin décembre, et en février-mars. Chez les huîtres de 3 ans, le bilan de la croissance de la gonade est pratiquement nulle sur l'année. Par contre la gonade présente de plusieurs variations pendant lesquelles un phénomène d'amaigrissement fait suite à une période d'accumulation. Ces amaigrissements sont supérieurs à 0.5 g et ont lieu en mai, en août, en octobre, en décembre, et en février-mars.

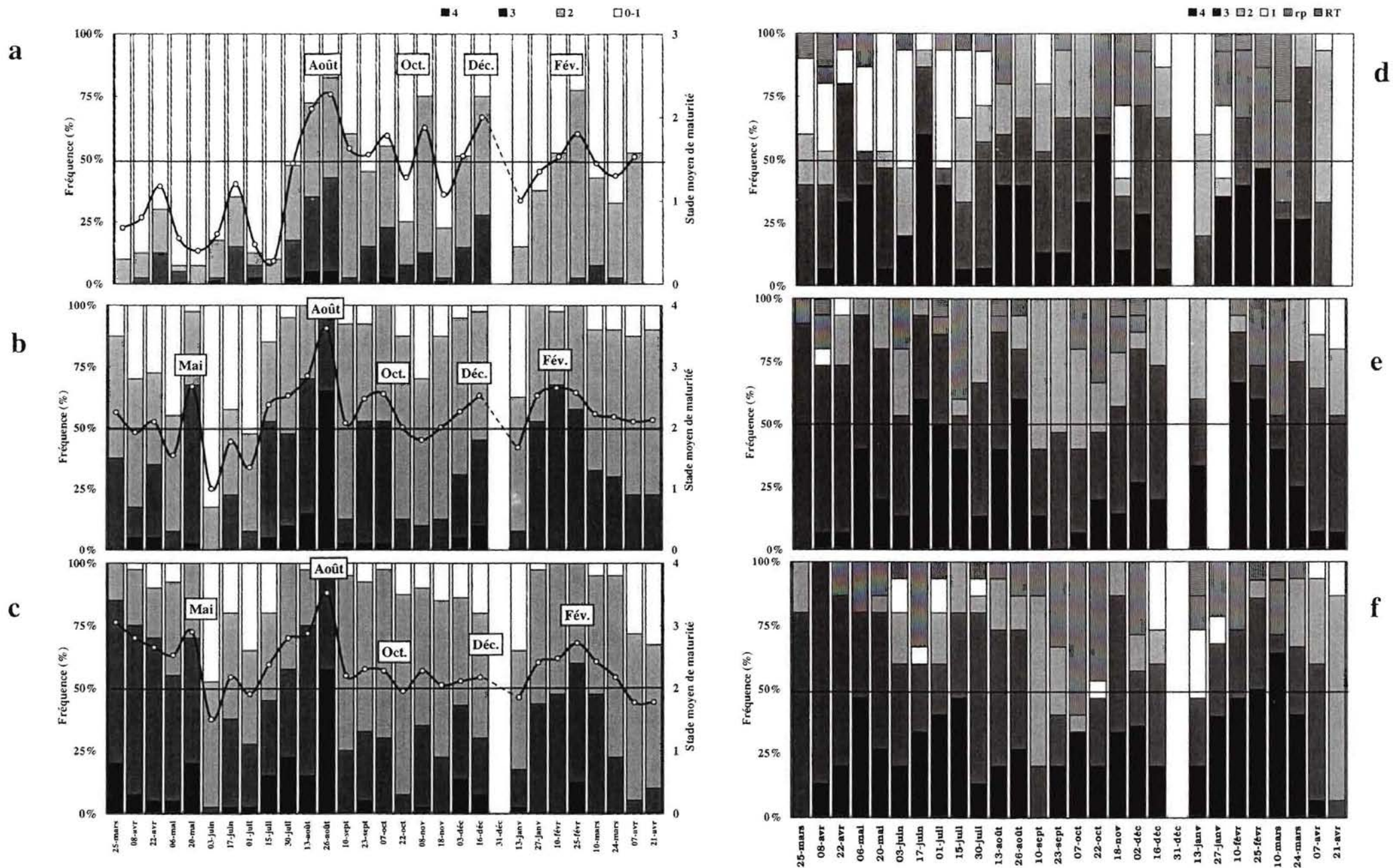


Figure 13 : Stades macroscopiques (a, b et c ; valeur moyenne : o) et stades microscopiques (c, d, et e) de maturation dans les classes d'âge 1, 2 et 3 ans. Rp : régression partielle, RT : régression totale. (Années 1997-98).

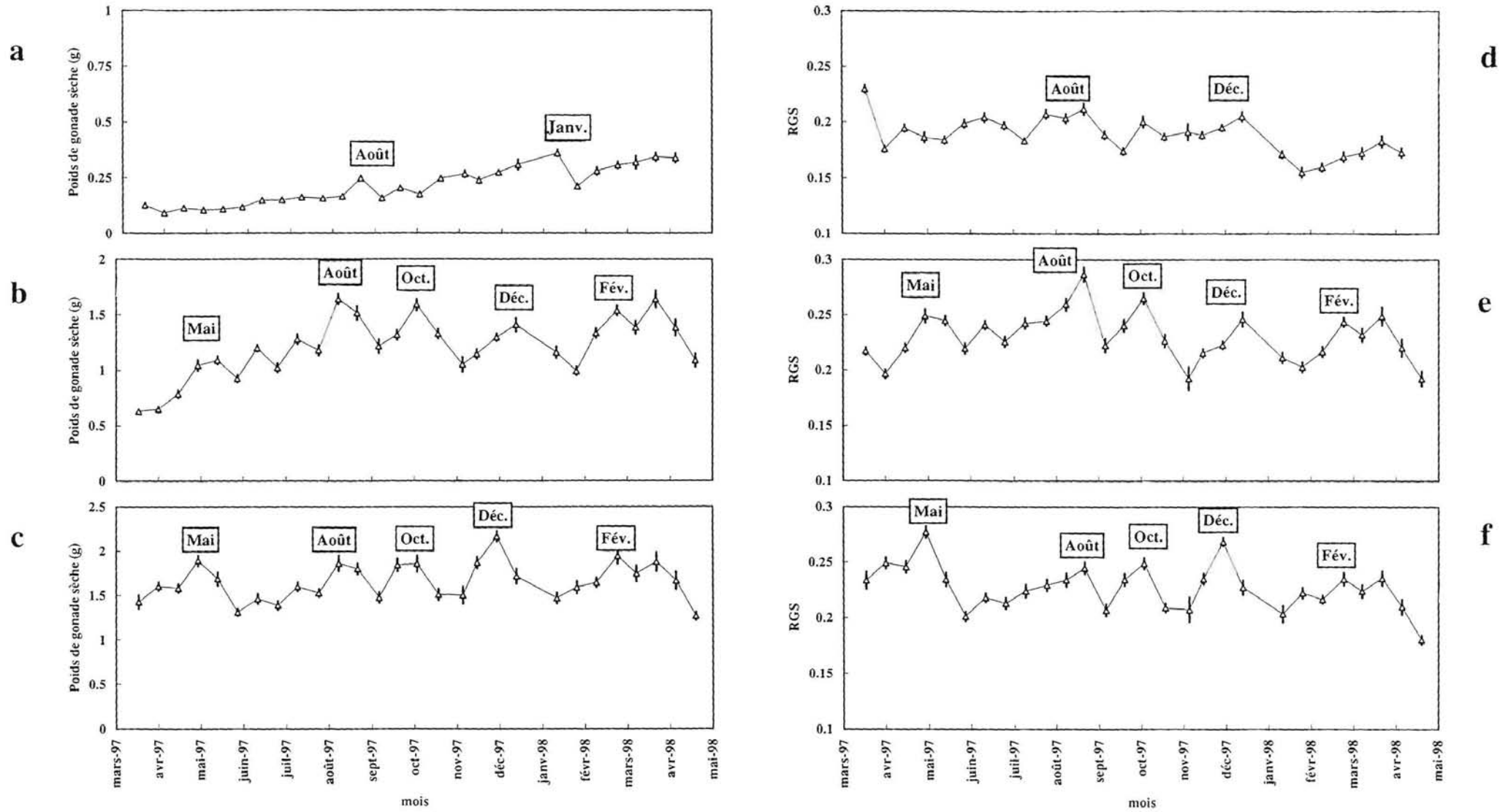


Figure 14 : Poids moyen de gonade sèche (+/- SE) pour les trois groupes d'âge (a, b et c) et valeur du rapport gonado-somatique (+/- SE) pour les groupes d'âge 1, 2 et 3 ans (c, d et e). (Année 1997-98).

Variations du RGS

Chez les huîtres perlières de 1 an (i.e. collectées en mars 1997), le RGS ne présente pas beaucoup de variations, il diminue de façon importante en janvier (Figure 14). Chez les huîtres de 2 et 3 ans, le RGS augmente puis diminue de façon importante à différentes reprises coïncidant avec les phénomènes observés précédemment sur W_{Gonad} (Figure 14). Le RGS ne dépasse jamais 0.30 (définition du RGS maximum).

Synthèse

Si quelques huîtres perlières peuvent présenter des stades avancés dès l'âge de 1 an, la gonade ne semble réellement se développer que dans la deuxième année. Les analyses menées conjointement sur les quatre paramètres représentatifs de la gamétogenèse montrent la possibilité de maturation pratiquement toute l'année avec des phénomènes très rapides de l'ordre du mois. L'amplitude des variations observées sur W_{Gonad} augmente progressivement avec l'âge de l'individu. Ces variations peuvent être raisonnablement expliquées soit par des phénomènes d'émissions de gamètes, soit par des amaigrissements et ont respectivement eu lieu en mai, en août, en octobre, en décembre, en février-mars. En général, les pertes de poids observées sur le suivi de la gonade varient en moyenne de 0.1 à 0.7 g en fonction de l'âge.

Biochimie de la gamétogenèse

La teneur des différents constituants biochimiques au cours de la gamétogenèse est présentée Figure 15. La teneur en protéines du muscle ne varie pas significativement avec la maturation (ANOVA, $P > 0.05$) et reste autour de 51 %, alors que la teneur dans la gonade augmente de 37.5 à 44.7 % avec les stades de maturité. Les lipides diminuent très légèrement de 4.4 à 2.9 % dans le muscle alors qu'ils augmentent significativement dans la gonade de 11.1 % en stade 1 à 14.4 % en stade 4. Les glucides totaux augmentent de 3.1 à 6.9 % dans le muscle entre les stades 0 et 2, puis stagnent pour les stades plus avancés, alors qu'ils diminuent de moitié (de 15.4 à 7.3 %) dans la gonade. Ces glucides sont constitués en majeure partie de glycogène. Cette part va en augmentant avec la maturation : proche de 60-70 % pour les stades 1, elle atteint près de 100 % pour les stades 4 que ce soit dans la gonade ou dans le muscle. En conclusion, il semble que les modifications biochimiques liées à la maturation affectent particulièrement la gonade, et très peu le muscle. Dans la gonade, la maturation se résume à une augmentation des niveaux protéiques et lipidiques, et à une diminution des niveaux glucidiques.

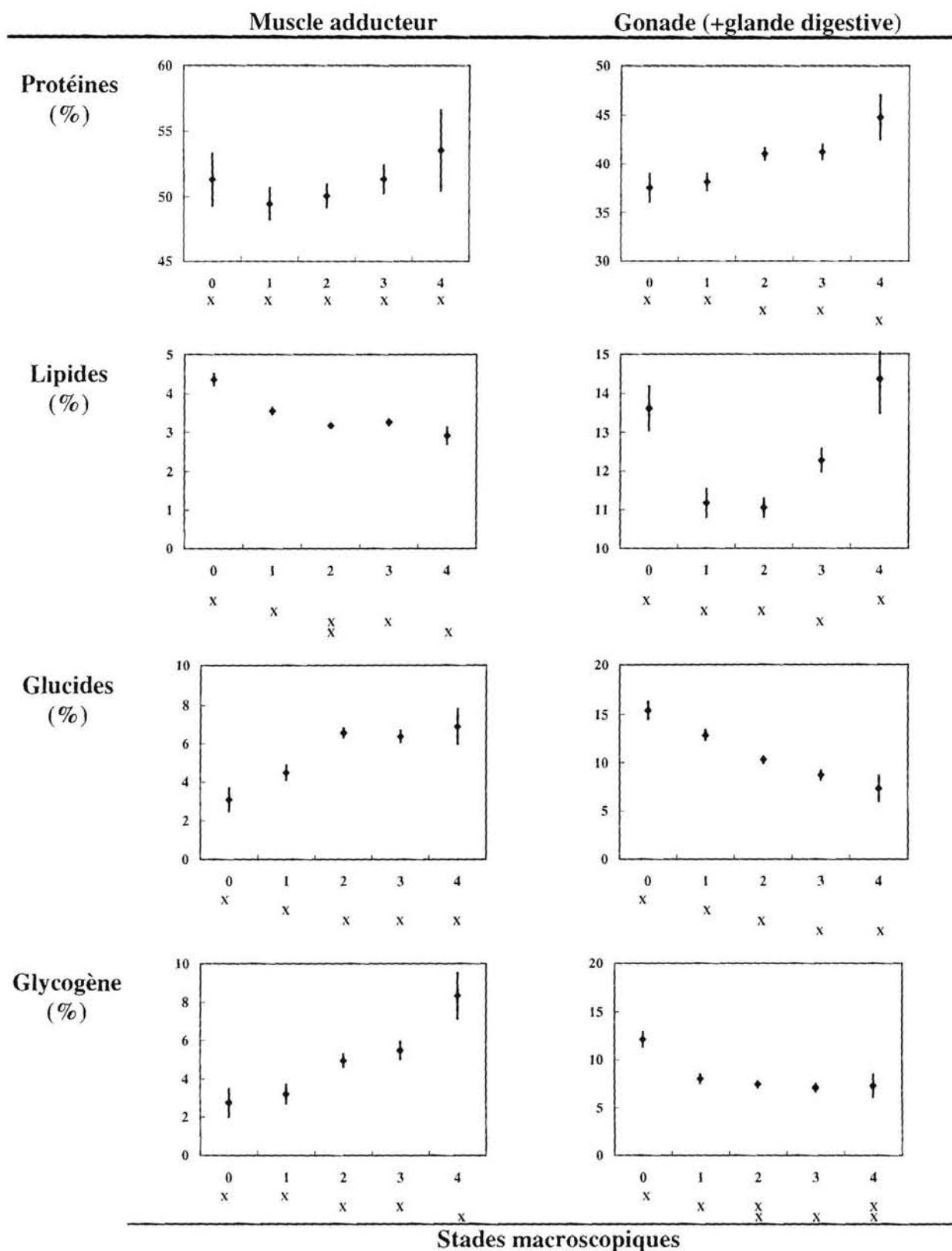


Figure 15 : Teneur des différents constituants biochimiques (% de matière organique, +/- IC) dans le muscle et la gonade en fonction des stades de maturation. Les symboles x indiquent les résultats du test de comparaison multiple.

Estimation in situ de la production de gamètes

Une régression linéaire a été établie entre le poids de gonade sèche (W_{gonad}) et le poids total des tissus (W_{tissue}) pour chacun des stades microscopiques. Les résultats sont présentés dans le Tableau 3. La pente de la droite augmente progressivement avec le stade microscopique de 0.215 (+/- 0.005 SE) pour le stade 1 à 0.270 (+/- 0.003 SE) pour le stade 4. Elle chute à 0.252 (+/- 0.004 SE) pour le stade de régression partielle, et 0.180 (+/- 0.004 SE) pour le stade de régression totale. Les différences entre le stade 4 et le stade de régression totale permettent de calculer la production maximale de gamètes (et de tissus associés) en fonction du poids de chair sèche W_{tissue} :

$$\text{Pr (g)} = 0.090 \text{ (+/- 0.007 SE)} \times W_{\text{tissue}}$$

Tableau 3 : Valeurs des paramètres des régressions linéaires ($Y=aX+b$) entre le poids de gonade sèche (W_{gon}) et le poids total des tissus sec (W) en fonction des stades microscopiques. L'ordonnée à l'origine b était systématiquement non significativement différente de 0 ($p>0.05$) et a donc été supprimée dans chaque estimation.

Stade microscopique	Régression W_{gon} vs W		
	a (+/- SE)	R ²	N
1	0.215 +/- 0.005	0.95	91
2	0.238 +/- 0.003	0.96	194
3	0.258 +/- 0.002	0.97	424
4	0.270 +/- 0.003	0.97	305
RP	0.252 +/- 0.004	0.97	144
RT	0.180 +/- 0.004	0.99	15

Pr est directement proportionnel au poids total de chair de l'huître. La quantité de gamète produite à chaque émission représente donc un peu moins de 10 % du poids de chair totale. Ainsi, une jeune huître perlière d'un peu plus de 1 an émet 90 mg de gamètes lors d'une émission complète. Une huître âgée de 5 ans et plus émet environs 800 mg de gamètes.

Expérience en laboratoire

Cas des émissions accidentelles

Tout au long des deux mois de l'expérience, certaines huîtres ont pondu dans les bacs de stabulation avant les déclenchements contrôlés et les récoltes individuelles T₁ et T₂. Ces émissions « accidentelles » ont été très préjudiciables aux objectifs de l'expérience. Pour ces huîtres, les déclenchements artificiels T₁ et T₂ n'ont pu engendrer que des émissions partielles (voir aucune émission du tout) . Dans ces cas, Pr risque d'être sous-estimé.

Une distinction a donc été faite entre les huîtres pour lesquelles aucune émission « accidentelle » n'a été observée et celles contenues dans les bacs où des émissions « accidentelles » importantes ont été observées. Le Tableau 4 montre que les émissions accidentelles n'ont pas eu lieu dans seulement 2 bacs sur 10. On constate d'ailleurs que les quantités récoltées de gamètes sont beaucoup plus importantes pour ces 2 bacs lors du premier déclenchement (respectivement 2100 mg et 1231 mg) mais aussi lors du deuxième déclenchement (respectivement 559 mg et 645 mg). Ainsi, à l'exception des bacs 4 et 7, la plupart des Pr_{labo} risquent d'être plus ou moins sous-estimés.

Tableau 4 : Bilan par traitement et par bac des émissions accidentelles et déclenchées au cours de l'expérience en laboratoire réalisée du 3 juin au 10 août 1998. T1 correspond au début juillet, et T2 au début août. Les étoiles indiquent le nombre minimum de émissions « accidentelles ».

Traitement	Bac	Pontes accidentelles observées avant T1	Quantité totale récoltée lors du déclenchement T1 (mg)	Pontes accidentelles observées entre T1 et T2	Quantité totale récoltée lors du déclenchement T2 (mg)
<i>Froid</i>	1	*	273	*	23
<i>Froid</i>	2	*	434	-	-
<i>Froid</i>	3	*	172	-	420
<i>Froid</i>	4	-	2100	-	559
<i>Froid</i>	5	**	270	-	-
<i>Chaud</i>	7	-	1231	-	645
<i>Chaud</i>	8	**	61	-	-
<i>Chaud</i>	9	*	468	-	131
<i>Chaud</i>	10	*	261	*	374
<i>Chaud</i>	11	*	530	-	208

Influence de la température

Le nombre total d'émissions de gamètes obtenues par déclenchement sur l'ensemble de l'expérience est pratiquement identique entre les traitements froid et chaud, respectivement $n_{26^{\circ}\text{C}} = 42$ et $n_{31^{\circ}\text{C}} = 46$. Une analyse de variance à trois facteurs (Déclenchement / Température / Classe d'âge) met en évidence une différence significative entre les moyennes de Pr pour les trois classes d'âge ($P < 0.05$) mais la température n'a aucun effet sur la quantité moyenne Pr de gamètes récoltés ($P = 0.59$). Par ailleurs aucune différence sur Pr n'a pu être mise évidence entre les 2 séries de déclenchements T1 et T2 ($P = 0.49$). Ainsi pour une quantité constante de nourriture, la production de gamètes semblent être principalement dépendante de l'âge (*i.e.* du poids de chair) de l'huître perlière. Par ailleurs environ 1 mois après une première émission, l'huître perlière semble capable d'en effectuer une deuxième.

Production de gamètes Pr

Les productions individuelles de gamètes, Pr, ont été dans la plupart des cas sous-estimées puisque au moins 80 % des huîtres élevées ont perdu de façon accidentelle dans les bacs d'élevage sans qu'aucune récolte des gamètes n'ait pu se faire. En outre, il apparaît qu'une même huître perlière a pu émettre des gamètes plusieurs fois au cours de l'expérience. Ainsi, 15 huîtres sur l'ensemble des 120, ont présenté au moins 2 émissions de gamètes (lors des deux déclenchements, T1 et T2, espacés de 4 semaines). Compte tenu du

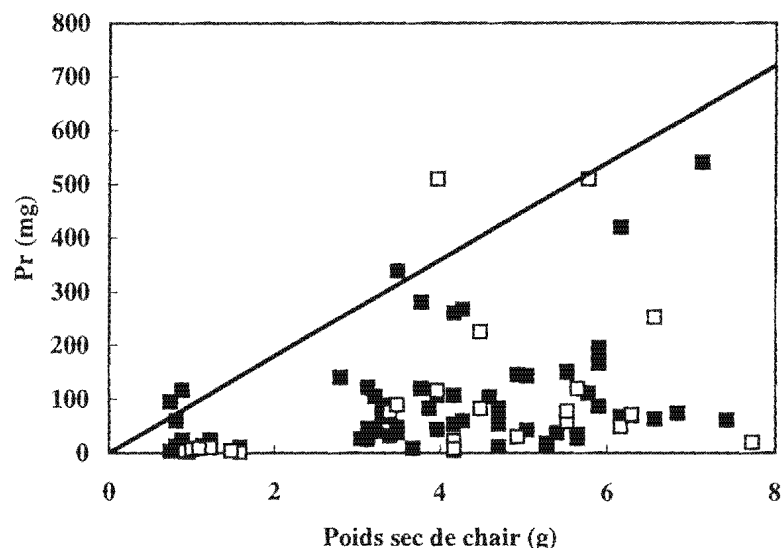


Figure 16 : Production de gamètes (Pr, mg) en fonction du poids de chair sèche. ■ et □ : valeurs obtenues respectivement lors du premier déclenchement artificiel (T₁) et du second déclenchement artificiel (T₂) réalisé 1 mois après.

nombre important d'émissions « accidentelles » donc non-mesurées et non-récoltées, *P. margaritifera* semble pouvoir émettre des gamètes en moyenne une fois par mois. L'ensemble des valeurs de Pr obtenues est représenté sur la Figure 16 et comparé avec le modèle obtenu *in situ* (cf paragraphe précédent). On constate une grande variabilité dans les données expérimentales, *e.g.* une huître perlière adulte peut émettre entre 50 et 600 mg de gamètes.

Cependant pour les émissions maximales, les estimations de Pr *in situ* et de Pr en laboratoire sont en parfaite concordance.

La production de gamètes Pr initialement en mg peut être convertie en nombre de spermatozoïdes émis grâce aux différents comptages effectués selon la relation suivante (Figure 17):

$$\text{Pr (milliard de spz)} = 0.228 (+/- 0.007 \text{ SE}) \times \text{Pr (mg)} \quad (n=58; R^2=0.95; p < 0.05)$$

Chez les femelles, cette relation n'a pu être mise en évidence du fait du nombre trop faible ($n=3$) de femelle dans l'échantillon. Cependant le nombre d'œufs émis était approx. 1000 fois plus faible que celui de spermatozoïdes.

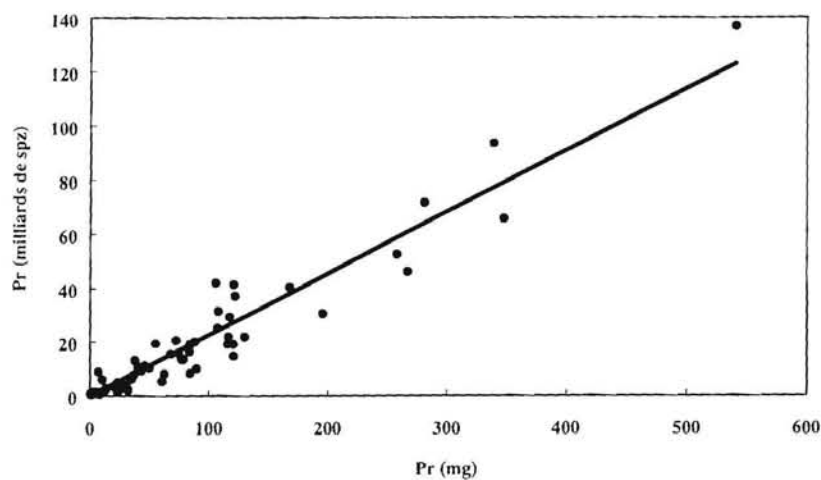


Figure 17 : Relation entre le nombre de gamètes émis (spermatozoïdes) et la quantité de gamètes (en mg) pour les mâles.

Calcul de ER

Pour le calcul de ER, seules les émissions complètes, *i.e.* valeurs de Pr_{labo} obtenues proches du modèle Pr_{in situ}, sont prises en compte. Dans le cas contraire, ER serait sous-estimé.

ER₁ varie de 0.18 chez les huîtres de 1 an à 0.58 à chez les huîtres de 3 ans. ER₂, incluant la production en coquille, suit la même tendance et varie de 0.09 à 0.34 en fonction de l'âge de l'huître. Il apparaît ainsi que si toutes les productions sont pris en compte (*i.e.* ER₂), l'allocation de matière dirigée vers la reproduction représente respectivement 9 %, 22 % et 35 % chez des huîtres perlières de 1, 2 et 3 ans (Tableau 5).

Tableau 5 : Valeurs expérimentales (moyenne et écart-type) des différentes productions (Pr, Pg, Ps) et déduction de l'effort de reproduction (ER) sur un bilan mensuel et pour les trois classes d'âges. ER est calculée selon deux formules différentes : ER₁ = Pr/(Pr+Pg) et ER₂ = Pr/(Pg+Ps+Pr).

Classe d'âge	Pg	Ps	Pr	ER1	ER2
	mg C mois ⁻¹	mg C mois ⁻¹	mg C mois ⁻¹	%	%
1	0.181 (0.01)	0.239 (0.01)	0.041 (0.01)	0.18 (0.048)	0.09 (0.025)
2	0.194 (0.022)	0.313 (0.036)	0.141 (0.05)	0.41 (0.065)	0.22 (0.047)
3	0.153 (0.083)	0.258 (0.141)	0.194 (0.06)	0.58 (0.069)	0.34 (0.063)

DISCUSSION

Cycle de reproduction et cycle de maturation

Le cycle de reproduction (échelle annuelle) est très variable entre les différentes études menées sur l'huître perlière. Cela provient principalement de l'absence d'une saisonnalité forçante dans ces milieux tropicaux. En Australie, Tranter (1958d) met en évidence deux émissions de gamètes majeures : l'une en juillet, l'autre en janvier-février. En Polynésie, Thielley (1993) observe elle aussi deux émissions majeures, l'une en septembre-octobre, l'autre en décembre-janvier tandis que Buestel *et al.* (1995) confirme l'émission de septembre-octobre, mais suppose l'existence d'une autre période en février-mars. Par contre les auteurs s'accordent pour confirmer la possibilité de émissions de gamètes surnuméraires (partielles et/ou asynchrones) tout au long de l'année. Généralement ces conclusions sont uniquement basées sur l'observation des stades macroscopiques et microscopiques. Notre étude montre que le suivi en parallèle de variables biométriques (notamment le poids des gonades) peut fournir de précieux compléments. Ceci nous a permis de proposer un schéma plus clair : l'huître adulte pond pratiquement tout au long de l'année, avec un asynchronisme assez important. Ce cycle est très proche des cycles de reproduction observés par Garcia-Dominguez *et al.* (1996) sur *Pinctada mazatlanica* et par Felix-Pico *et al.* (1991) sur *Argopecten circularis* (voir synthèse, Tableau 6). En outre, le cycle de maturation semble très court, de l'ordre de 1 à 2 mois. Présumée d'après les nombreuses variations du poids de la gonade lors des mesures *in situ*, cette rapidité est confirmée par l'expérience en laboratoire. Lorsque la nourriture est suffisante, la gamétogenèse se déroule en un mois. Travaillant en Israël sur *Ostrea edulis* et *Crassostrea gigas*, Sphigel (1989) montre que le processus de maturation est considérablement raccourci par rapport aux milieux tempérés, *i.e.* de l'ordre de 40 à 50 jours pour *Ostrea edulis* et 50 à 60 jours pour *Crassostrea gigas*.

Cette vitesse de maturation implique : (1) que les plans d'échantillonnage avec un pas mensuel (Thielley, 1993 ; Buestel *et al.*, 1995) risquent de masquer les réels phénomènes de maturation d'autant plus lorsque ces derniers sont courts; (2) les plans d'échantillonnage tous les quinze jours sont plus appropriés, mais leur coût logistique et technique rendent difficile le traitement de grands échantillons, pourtant indispensable à cause de l'asynchronisme plus ou moins marqué de la maturation.

Tableau 6 : Cycle annuel de reproduction chez différentes espèces de bivalves.

Espèce	Zone climatique et latitude	Cycle annuel de reproduction	Synchronisme des pontes	Auteurs
<i>Crassostrea virginica</i>	Zone subtropicale humide, 38-39 °N Zone subtropicale humide, 40-45 °N	1 ponte dès juin, 1 ponte en août-septembre.	oui	Kennedy et al., 1982 Brousseau, 1995
<i>Ostrea virginica</i>	Zone subtropicale humide, 40-45 °N	1 ponte/an en sept-nov.	oui	Loosanoff, 1942
<i>Crassostrea madrasensis</i>	Zone équatoriale humide, 13 °N	2 pontes/an, 1 de mi-avril à juin, 1 en octo-nov.	oui	Stephen, 1980
<i>Pinctada margaritifera</i>	Zone équatoriale humide, 10 °S Zone équatoriale humide, 15 °S Zone équatoriale humide, 15 °S	2 pontes majeures, une en janv-fév, une en juillet. 2 pontes majeures, une en déc-janv, une en sept-oct. 2 pontes majeures, une en février-mars, une en septembre-octobre.	non	Tranter, 1958a Thielley, 1993 Buestel et al., 1995
<i>Pinctada fucata</i>	Zone aride, 25 °S	2 pontes/an, une mineure en janv-fév, une majeure en avril-mai.		Tranter, 1958b
<i>Pinctada mazatlanica</i>	Zone tropicale, 10 °N	Pontes partielles toute l'année avec 2 pics en janv/mars et juin/juillet.	non	Garcia-Dominguez, 1991
<i>Pinctada albina</i>	Zone équatoriale humide, 10 °S	Pontes partielles toute l'année mais 1 pic début hiver austral (avril-mai).	non	Tranter, 1958c
<i>Paphies subtriangulata</i>	Zone tempérée humide, 35-40 °S	2 pontes/an, une en fév-avril, une en sept-nov.	oui	Grant et Creese, 1958
<i>Paphies australis</i>	Zone tempérée humide, 35-40 °N	2 pontes/an, une de août à octobre, une en nov-déc.	oui	Hooker et Creese, 1958
<i>Pecten maximus</i>	Zone méditerranéenne, 40 °N Zone tempérée humide, 48 °N	2 pontes/an, une en mai-juin, une en octobre. Généralement 2 pontes/an, 3 possibles de mai à sept-oct.	non	Roman et Acosta, 1991 Lubet et al., 1991
<i>Argopecten circularis</i>	Zone tropicale, 26-28 °N	Pontes toute l'année mais 2 majeures, 1 totale en mars-avril-mai, 1 partielle en juillet-août.	non	Félix-pico et al., 1991
<i>Placopecten magellanicus</i>	Zone continentale, 41-42 °N	2 pontes/an, 1 totale et synchrone en sept-oct et 1 plus irrégulière en mai-juin.	non	Dibacco et al., 1995

Facteurs environnementaux régissant la maturation

Malgré la possibilité d'émissions tout au long de l'année, l'été austral (décembre-mars) semble tout de même plus favorable à la maturation que l'hiver austral (juin-septembre). Il est tentant de relier cette observation *in situ* à l'évolution de la température comme il est classiquement admis dans les milieux tempérés. La température a en effet été reportée comme le facteur principal dirigeant la reproduction des bivalves marins (*e.g.* Velez et Epifanio, 1981 ; Kennedy *et al.*, 1982 ; MacDonald et Thompson, 1985 ; Navarro et Iglesias, 1995). Cependant dans le lagon de Takapoto, la température de l'eau ne descend jamais en dessous de 26 °C. Par conséquent ce paramètre ne peut pas constituer un facteur inhibiteur de la reproduction comme c'est le cas en milieu tempéré. De plus, les plus hautes valeurs sont de l'ordre de 31 °C, l'amplitude thermique est donc relativement faible. Il est probable que la température ne constitue pas un facteur déterminant de la gamétogenèse dans ces milieux tropicaux, contrairement aux milieux tempérés. Bayne (1976) considère que la température agit aussi dans la synchronisation du cycle de reproduction. En ce sens, l'asynchronisme plus ou moins marqué de la maturation chez *P. margaritifera* confirme le rôle insignifiant de la température. Enfin, l'absence d'effet de la température sur la production de gamète a aussi été confirmé lors de l'expérience en laboratoire.

Plus que la température, la nourriture semble être le facteur clé dans la maturation. En effet, la matière organique en suspension dans l'eau (POM), i.e. nourriture potentielle pour les élevages, présente des variations de courte période (de l'ordre du mois) mais aucune tendance saisonnière. Ainsi l'huître perlière peut être à même de mûrir directement lors des périodes nutritionnelles plus favorables, et dé-mûrir en cas de périodes défavorables. La stratégie de reproduction est donc une stratégie opportuniste. Une telle stratégie se retrouve chez *Mytilus edulis* (Rodhouse *et al.*, 1984). Suivant la ressource alimentaire, *M. edulis* adopte un comportement conservateur avec une émission par an ou un comportement opportuniste avec deux émissions par an ou plus. De même, chez *Placopecten magellanicus*, une grande disponibilité alimentaire a pour conséquence une plus grande production de gamètes, une maturation plus rapide ainsi qu'une meilleure fécondité (MacDonald et Thompson, 1984).

La présence quasi-permanente de stade de régression partielle (tout le contenu gonadique n'a pas été expulsé) a conduit beaucoup d'auteurs (Tranter, 1958d ; Thielley, 1993 ; Buestel *et al.*, 1995) à émettre l'hypothèse d'émissions partielles chez *Pinctada margaritifera*. Si cette hypothèse est difficilement critiquable, elle doit cependant être complétée par une autre hypothèse : la présence de régression peut aussi indiquer des périodes d'arrêt de maturation et de résorption des produits génitaux. Dans ce cas, il s'agit pour l'huître perlière d'un moyen de lutter contre des petites périodes de diminution de la nourriture. Les mois d'hiver (juillet-aôut) se traduisent par une diminution de l'ensoleillement et, par conséquent, la production primaire peut se trouver légèrement ralentie, induisant indirectement un léger ralentissement de la maturation. Ceci peut confirmer en partie l'observation citée par Tranter (1958d) selon lesquelles les glandes génitales de *Pinctada margaritifera* ne seraient pas fonctionnelles pendant l'hiver austral. Plutôt qu'une « non - fonctionnalité », l'hypothèse d'un léger ralentissement nous semble plus approprié. Ainsi, la maturation de l'huître perlière dans ces milieux tropicaux ne doit pas être calculée en terme de (degrés°C x jour) comme c'est le cas dans les milieux tempérés, mais plutôt en terme de (POM x jour).

Le déclenchement des émissions de gamètes

Une fois la gamétogenèse achevée, un stimulus interne ou externe entraîne l'émission. Le stimulus interne peut être dû au rapport gonado-somatique, *i.e.* une mesure du ratio entre la quantité de gamètes et le reste de la masse viscérale. Les stimuli externes sont généralement liés aux brusques variations de température ou de salinité. Chez *Argopecten circularis*, Félix-Pico *et al.* (1991) montrent une influence de la température de l'eau sur le déclenchement des émissions. Moreteau (1983) met en évidence l'influence combinée de la température de l'air et de l'eau sur les fréquences de dates d'émissions de *Littorina rudis*. Lefort et Clavier (1994) montrent aussi une influence de la salinité chez *Mimachlamys gloriosa*. Les émissions seraient dues à une chute de la salinité (de 35‰ à 31‰). Cependant, l'hypothèse de Thielley (1993), selon laquelle les périodes de variations brutales de la température dans le milieu naturel (réchauffement ou refroidissement) entraîneraient des émissions massives avec une déplétion importante des gonades, est à modérer car le milieu ne subit pas réellement de brutales variations de température et de salinité (Bueste *et al.* 1995) notamment parce que les courants sont généralement très faibles et la masse d'eau homogène (Rougerie, 1979). Le stimulus interne (RGS) est peut être le facteur le plus déterminant, d'autant plus que lorsqu'une huître perlière émet ses gamètes, un déclenchement en chaîne a généralement lieu dans le milieu (Pouvreau, observation personnelle).

Par contre en laboratoire, de fortes variations de température ($\Delta T > 3^{\circ}\text{C}$) provoquent effectivement des émissions et la méthode du stress thermique, utilisée pour déclencher artificiellement les émissions, a très bien fonctionné.

Biochimie de la maturation

Si les contenus biochimiques des organes sont bien décrits chez de nombreux bivalves des régions tempérées (*e.g.* Taylor et Venn., 1979 ; Stephen, 1980b ; Deslous-Paoli et Héral, 1986 ; Shafee, 1989), peu de données étaient disponibles sur le genre *Pinctada* (Desai *et al.*, 1979). Il ressort de ces travaux que, généralement, la gonade, la glande digestive, le manteau et le muscle adducteur sont d'importants organes de réserve. Le poids et les niveaux biochimiques de la gonade et des autres organes de stockage présentent une relation inverse. Ainsi, pendant la maturation, les niveaux de protéines et lipides augmentent dans la gonade, et diminuent dans les autres organes de stockage. Généralement la gamétogenèse s'accompagne aussi par une diminution du niveau des glucides. En toute fin de maturation, les glucides sont à leur niveau minimum alors que les protéines et lipides sont à leur niveau maximum dans la gonade. Pendant les périodes d'inactivité gonadique, la tendance est à l'accumulation de glucides.

Chez *Pinctada margaritifera*, des tendances similaires ont été observées. Mais le rôle de stockage du muscle semblent très restreint voire inexistant. Tout semble indiquer que la gonade grossit progressivement avec l'apport de nourriture, fabriquant protéines et lipides et dégradant les glucides. L'huître perlière semble ne pas faire de réserve, et a développé une stratégie de reproduction opportuniste profitant pleinement d'un milieu quasi-constant.

Si les contenus biochimiques des organes sont bien décrits chez de nombreux bivalves des régions tempérées (*e.g.* Taylor et Venn., 1979 ; Stephen, 1980b ; Deslous-Paoli et Héral, 1986 ; Shafee, 1989), peu de données étaient disponibles sur le genre *Pinctada* (Desai *et al.*, 1979). Généralement, la gonade, la glande digestive, le manteau et le muscle adducteur sont d'importants organes de réserve. Le poids et les niveaux biochimiques de la gonade et des autres organes de stockage présentent une relation inverse. Ainsi, pendant la maturation, les niveaux de protéines et lipides augmentent dans la gonade, et diminuent dans les autres organes de stockage. Généralement la maturation s'accompagne aussi par une diminution générale du niveau des glucides. En toute fin de maturation, les glucides sont à leur niveau minimum alors que les protéines et lipides sont à leur niveau maximum dans la gonade. Pendant les périodes d'inactivité gonadique, la tendance est une accumulation de glucides.

Chez *Pinctada margaritifera*, des tendances similaires ont été observées. Mais le rôle de stockage du muscle semblent très restreint voire inexistant. Tout semble indiquer que la gonade grossit progressivement avec l'apport de nourriture, fabriquant protéines et lipides et dégradant les glucides. L'huître perlière semble ne pas faire de réserve, et a développé une stratégie de reproduction opportuniste profitant d'un milieu quasi-constant.

Production de gamètes et effort de reproduction

Cette étude a montré que si les huîtres de 1 an présentent déjà des produits génitaux visibles en macroscopie, la gonade ne montre d'importantes variations de poids qu'à partir de 1,5 an au minimum. L'âge de la première maturité sexuelle est donc une notion ambiguë. Cet âge est de 1 an et moins si seul la présence de gamètes compte, cet âge est au moins de 2 ans en ce qui concerne la quantité de gamètes émis. Tranter (1958d) identifie aussi l'âge à la première maturité sexuelle lors de la deuxième année d'existence, au cours de la première ou de la deuxième saison de reproduction et Thielley (1993) estime cet âge à 6 mois.

A partir d'un an et demi, la production de gamètes représente à chaque émission près de 10 % du poids de chair sèche, et cette valeur semble toujours valable chez des huîtres plus âgées. Les résultats obtenus en laboratoire et ceux obtenus *in situ* sont en parfaite concordance pour ce qui est des émissions maximales. Le modèle de production de gamètes obtenu *in situ* semble donc assez fiable en ce qui concerne les émissions totales. L'existence d'émission de gamètes, plus ou moins aléatoire, n'est cependant pas à ignorer.

Les données de productions de gamètes chez les bivalves sont rares dans la littérature. Il semble cependant que, sur un bilan annuel, *Pinctada margaritifera* investit beaucoup dans la reproduction, plus que *Chlamys opercularis*, ou *Ostrea edulis* quelque soit leur âge (Lucas *et al.*, 1978). Les valeurs obtenues pour un cycle annuel sur une huître perlière adulte semble comparable à celle obtenue chez *Mytilus edulis* (Lucas *et al.*, 1978) ou chez *Crassostrea gigas* (Deslous-Paoli et Héral, 1988).

Si le pourcentage de la production de gamète par rapport au poids total est indépendant de l'âge, l'effort consacré à la reproduction par rapport aux autres productions augmente quant à lui progressivement avec l'âge, entraînant une réduction de l'effort consacré à la coquille et à la chair, *i.e.* l'huître atteint donc irrémédiablement une taille asymptotique. L'effort de reproduction obtenu chez les huîtres de 3 ans, *i.e.* 35 % se trouve dans les valeurs couramment observées chez d'autres bivalves (e.g. Lucas *et al.*, 1978 ; Thompson, 1984 ; et synthèse in Lucas, 1982 et in Bayne and Newell, 1983).

Dans notre étude, le calcul d'un effort de reproduction incluant la production de coquille (ER2), bien que plus réaliste, abaisse artificiellement l'investissement de l'huître perlière dans sa reproduction par rapport à de nombreux travaux qui ne tiennent pas compte de la coquille. D'autres indices, souvent plus complexes, ont aussi été définis pour exprimer l'effort de reproduction (e.g. Calow 1979 ; Williams 1966 ; Lucas, 1992), mais nous n'en avons pas tenu compte dans ce premier travail.

L'étude quantitative de la reproduction chez l'huître perlière a montré que à chaque émission, *P. margaritifera* perd environ 10% de son poids. Pris isolément, ce chiffre est faible. Néanmoins, 4 phénomènes d'émissions de gamètes semblent avoir lieu dans l'année étudiée. Ainsi, sur un bilan annuel, la reproduction constitue donc un investissement significatif, tout autant que dans les milieux tempérés. L'étude n'a porté que sur des individus de 1 à 4 ans. Le coût de la reproduction augmente avec l'âge et il est raisonnable de penser que des huîtres perlières de 5 ans et plus investissent près de 50% du « scope for growth » dans leur reproduction. Ceci reste cependant à confirmer.

La place prise par la reproduction dans le bilan des productions démontre que son étude est indispensable dans tout objectif de modélisation déterministe de la croissance. Un modèle de croissance, expliquant aussi la reproduction, est actuellement en train d'être construit, et fera l'objet de futures publications.



Chapitre VI :
Modèle physiologique de croissance
et capacité trophique

Ce chapitre a été proposé pour publication dans Marine Ecology Progress Series

Soumis le 20 avril 1999

RÉSUMÉ

En reprenant l'ensemble des résultats des chapitres précédents, un modèle écophysiologique a été construit afin de simuler la croissance et la reproduction d'huîtres perlières en élevage dans les conditions lagunaires de l'atoll de Takapoto. Ce modèle est basé sur le concept du bilan énergétique et les équations physiologiques précédemment estimées. Les fonctions d'entrée du modèle sont : le taux de filtration (CR , $l\ h^{-1}$), l'efficacité de rétention (RE_i , %) de chaque type de particules du réseau trophique, les productions de pseudofèces et fèces (PF & F , $mgC\ h^{-1}$), l'excrétion U ($mgC\ h^{-1}$), et la respiration R ($mgC\ h^{-1}$). Le carbone ainsi assimilé (*i.e.* SFG , $mgC\ h^{-1}$) est ensuite partitionné dans chaque variable d'état : tissu somatique, coquille et gonade en fonction de l'effort de reproduction ER (%) augmentant avec l'âge. En faisant entrer dans le modèle la matière en suspension autour des élevages (PIM et POM , $mg\ l^{-1}$) en tant que variables forçantes, et en faisant l'hypothèse que la composition taxinomique de la POM est globalement constante tout au long de l'année, le modèle, compilé sous le logiciel STELLA, prédit l'évolution annuelle du poids total de chair (W_{Tissue} , g poids sec), de la coquille (W_{Shell} , g Ps) et de la gonade (W_{Gonad} , gPs) d'huîtres perlières en élevage. Enfin, faisant l'hypothèse que le dépôt journalier de nacre se fait à la même vitesse sur la coquille que sur le nucleus de la perle, il a été inclus dans le modèle une fonction permettant de calculer le temps nécessaire pour produire une perle commercialisable.

Comparées aux observations obtenues lors du suivi de croissance et reproduction réalisé en 1997–1998 au site 1 du lagon de Takapoto, mais aussi lors des suivis de croissance réalisés antérieurement (1990-1991) en différents sites du lagon de Takapoto, les simulations indiquent que le modèle de croissance obtenu pour *Pinctada margaritifera* fournit des prédictions réalistes et conformes aux observations de terrain aussi bien pour la coquille, la chair, la gonade et la perle. Le modèle prédit aussi les dates de pontes, conformément aux observations.

Parce que les simulations du modèle sont très proches des observations de terrain, nous sommes en droit de penser que notre compréhension du fonctionnement de l'huître perlière, présentée au cours des travaux antérieurs, est satisfaisante. Ainsi l'huître perlière grandit assez rapidement dans les milieux oligotrophes des lagons en filtrant d'importantes quantités d'eau dont elle extrait la plupart des particules $> 2\ \mu m$ (*i.e.* micro-algues, protozoaires, détritiques et micro-zooplancton). Bien que majoritaire dans le milieu lagunaire, les plus petites particules (*i.e.* bactéries, cyanobactéries, et pico-détritiques) jouent un rôle direct négligeable dans le régime alimentaire de l'huître perlière. Par ailleurs, l'absence d'une saisonnalité marquée dans la température de l'eau, et la disponibilité quasi-permanente de POM explique la stratégie de reproduction opportuniste et les rapides cycles de maturation (~ 1 mois) de *P. margaritifera* dans les lagons d'atoll. De légères réductions de POM pendant certains mois de l'année (*e.g.* juillet- août) ralentissent la maturation et retarde la ponte. A l'inverse, des légères augmentations de POM en saison chaude autorise plusieurs événement de ponte successifs. Ceci explique complètement la variabilité des collectages de naissain observés chaque année à Takapoto.

Ce modèle fournit aussi des informations utilisables pour la profession et la gestion de la perliculture :

- (1) En premier lieu, il est apparu que le dépôt de nacre sur la coquille mais aussi sur le nucleus décroît avec l'âge de l'huître porteuse. Cette exploration du modèle suggère qu'il conviendrait de greffer des huîtres perlières plus jeunes. De nouvelles expérimentations sont à engager dans cette voie.

- (2) Ensuite il est apparu que des scénarii de réduction de POM , même faible (20 %), pendant plusieurs mois induisent entre autre une augmentation exponentielle du temps nécessaire pour obtenir une perle commercialisable, mais aussi la disparition progressive des phénomènes de pontes. Ces phénomènes de réduction de POM peuvent notamment survenir lors de phénomènes de déplétion locale quand les courants sont faibles (*i.e.* $< 1\ cm\ s^{-1}$).

- (3) Enfin, à une échelle globale, le modèle a permis de calculer le temps théorique nécessaire pour filtrer l'intégralité du lagon (CT , j). CT serait de plus de 1000 jours pour les huîtres perlières en élevage, et chuterait à moins de 10 jours en prenant en compte tous les bivalves compétiteurs recensés dans le lagon. Ce temps reste cependant encore élevé si on le compare au turn-over de la production primaire (< 1 jour).

Ainsi cet écosystème qualifié de « rapide » devrait pouvoir supporter sans incident une augmentation du stock en élevage, tant que l'on évite les concentrations de filière d'élevage, surtout dans des zones faiblement renouvelées. De futures expérimentations sur les phénomènes de déplétion localisée apparaissent cependant indispensables.

ABSTRACT

A model of bioenergetics of the black pearl oyster (*Pinctada margaritifera*) was built to simulate the growth, the reproduction and the spawning in suspended culture at field sites in Takapoto lagoon (French Polynesia). This model was based on allometric scaling physiological functions and Scope for Growth (SFG) calculations. The input functions were clearance rate (CR, l h⁻¹), retention efficiency (RE, %) for each kind of particle encountered in suspended matter, pseudofaeces and faeces productions (PF and F, mgC h⁻¹), and excretion and respiration rate (U and R, mgC h⁻¹). The assimilated carbon (*i.e.* SFG, mgC h⁻¹) was partitioning to the internal states variables somatic tissue, shell and gonad according to the asymptotic increase of the reproductive effort (ER, %) with the age. Given organic and mineral particulate matter in suspension in lagoon water (POM and PIM, mg l⁻¹) and assuming that the taxonomic composition of POM was fairly constant all over the year, the model predicted annual evolution of total tissue weight (W_{Tissue} , g dry weight), shell weight (W_{Shell} , gDW) and gonad weight (W_{Gonad} , gDW) of pearl oysters of various ages.

Measured tissue and shell growth trajectories but also gonad development of cultivated pearl oysters performed in 1997-98 and in 1990-91 were used to groundtruth the model outputs. Results of the simulations indicated that the *Pinctada* growth model provided realistic growth trajectories for shell and tissue for pearl oysters aged from 1 year to 4 years for both sampling periods. The model also predicted very accurately gonad development and spawning events. Time to produce a marketable pearl (T_{End} , month) was also an output of the model. This time increased directly with the age of the pearl oyster since nacreous deposition was faster in young individuals.

Because of the good agreement between predictions and field observations, we think that the feeding behaviour and growth performances of pearl oysters in poor waters of lagoon were well understood. The black pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, grows vigorously in oligotrophic waters by clearing efficiently very large amount of waters of all > 2 µm particles (*i.e.* micro-algae, protozoans, detritus and zooplankton). Although they are majoritive, smaller particles (*i.e.* cyanobacteria, bacteria and pico-detritus) play an insignificant role in the pearl oyster natural diet. Absence of strong seasonality in water temperature and availability of POM all around the year explain the opportunistic strategy of reproduction of *P. margaritifera* in atoll lagoons : when POM is sufficient during several days, a spawning occurs. A slight decrease observed in POM during winter (July - August) yielded a lack of spawning in this period. On the other hand, a slight increase in availability in POM in summer allowed several spawning events and explained observed patterns in spat collection.

This model provided also valuable information for the management of cultured populations. Scenarios with a progressive decrease in food supply showed that a POM-reduction by 20 % during several months induced a dramatic increase in the time to produce a pearl and progressive disappearance of spawning events. Depletion calculations demonstrated that such reduction in POM concentration may occur around system culture when lagoon currents are low (< 1 cm s⁻¹).

At a global scale, *i.e.* the whole lagoon, the average clearance time, more than 1000 days for cultivated oysters populations, decreased to less than 10 days if all the natural bivalves suspension feeders were taken into account. This "fast" system, *i.e.* with high turn-over time, would presumably support an increase in the cultivated stock, if system units (long-lines) were spaced out as best as possible, with a special carefullness to low-current area, suggesting to conduct further studies on current velocity and POM-depletion measurement within the cultivated areas.

Key Words : Tropical lagoon - Suspension feeding - Carrying capacity - Carbon budget - Scope for growth - Food depletion.

INTRODUCTION

In French Polynesia, the black pearl aquaculture has played an increasing role since 1980. Today, the production is coming up to nearly six metric tons of pearls (*i.e.* 160 millions of dollars). After the large scale mortality which decimated cultivated pearl oysters, *Pinctada margaritifera*, in several atolls in 1985, French Polynesia decided to set up a general research programme on the pearl oyster, called PGRN, the main objective of which was to assess the carrying capacity of a lagoon for oyster farming.

Although the black pearl oyster was naturally one of the most abundant bivalves in the benthic fauna of Polynesian atoll lagoons, the development of pearl culture moved progressively these benthic bivalves into the pelagic environment, since farmers suspend oysters on long-line in mid-waters. Thus, understanding the relationships between cultivated pearl oyster and pelagic food web is essential to study the carrying capacity of a given lagoon. To reach this aim, a first step is to build a deterministic ecophysiological model for cultivated pearl oyster in lagoon environment, explaining individual growth over several years, as a function of food availability and composition. Such a model is very useful since it provides validated bivalves requirements which are required in carrying capacity calculations.

In order to properly link the pearl oyster and the pelagic food web in a deterministic model, a review on all the existing knowledge on seston communities was firstly conducted (see Sournia and Ricard, 1976 ; Blanchot *et al.*, 1989 ; Charpy *et al.*, 1992 ; Charpy and Blanchot, 1996 ; Charpy, 1996 ; Charpy *et al.*, 1997 ; Charpy and Blanchot, 1998 ; Niquil *et al.*, 1998 ; Gonzalez *et al.*, 1998). Combined with a field sampling survey, this review was used to define the environmental factors driving the ecophysiological model.

Physiological models explaining the growth of cultivated molluscs in their environment in relation to food supplies have already been achieved on numerous bivalves species (*e.g.* Ross and Nisbet, 1990 ; Bacher *et al.*, 1991 ; Schneider, 1992 ; Willows, 1992 ; Raillard *et al.* 1993 ; Van Haren and Kooijman, 1993 ; Barillé *et al.*, 1997 ; Barillé-Boyer, 1996 ; Scholten and Smaal, 1998 ; Grant and Bacher, 1998). Generally, these models are based on the Scope for Growth concept and use a complete sequence of steps in nutrition and resources allocation.

This approach is applied here for the first time on *P. margaritifera*. In this respect, all the feeding processes previously studied in Polynesia (Pouvreau *et al.*, 1998a and 1998b; Robert *et al.*, 1998; Pouvreau *et al.*, 1999; this thesis) were integrated in the present model. Furthermore, since adult pearl oysters are able to spawn several times in a year (chapter 5), reproductive effort was also incorporated in this growth model.

Thus, this study firstly present a global dynamic carbon model explaining individual growth but also reproduction of *P. margaritifera* in lagoon environment over several years, as a function of food availability and composition. In order to validate and use the model, simulations of growth and reproduction were systematically tested against measurements. Secondly, a preliminary use of the model in term of carrying capacity is also presented. Carrying capacity is approached at two level : (1) at local scale (*i.e.* the system culture), we tested potential effect of density (POM-depletion) on the growth of pearl oyster ; (2) at a global scale (*i.e.* the whole lagoon), we computed the clearance time of the cultivated and natural bivalves populations.

MATERIALS AND METHODS : THE MODEL

Model design and states variables

Several simplifications were made to streamline the model for which a conceptual design is described on Figure 1. The model uses a balanced carbon budget approach to simulate separately growth in shell and growth in total soft tissue including gonadal part. This model is based on (1) the widely applied (reviewed in Hawkins et al., 1998a) Scope for Growth (SFG) concept (Bayne, 1976); (2) allometric relations between physiological functions and dry tissue weight (W_{Tissue}). The SFG concept, already used in many models (e.g. Ross and Nisbet, 1990 ; Bacher *et al.*, 1991 ; Schneider, 1992 ; Willows, 1992 ; Raillard *et al.* 1993 ; Van Haren and Kooijman, 1993 ; Barillé-Boyer, 1996 ; Barillé *et al.*, 1997 ; Scholten and Smaal, 1998 ; Grant and Bacher, 1998), assumes that energy or matter gained by food acquisition is equal to the energy or matter lost for maintenance, growth and reproduction. In this work, SFG is calculated as the difference between carbon acquired by feeding processes and lost by respiration (supposedly a measure of maintenance) and excretion for one individual, as follows :

$$\text{SFG} = \text{FR} - (\text{PF} + \text{F} + \text{R} + \text{U}), \text{ where}$$

$$\text{SFG} = \text{scope for growth (mg C h}^{-1} \text{ ind}^{-1}\text{)}$$

$$\text{FR} = \text{consumption (retained organic matter, mg C h}^{-1} \text{ ind}^{-1}\text{)}$$

$$\text{PF, F} = \text{pseudofaeces and faeces (mg C h}^{-1} \text{ ind}^{-1}\text{)}$$

$$\text{R} = \text{respiration (mg O}_2 \text{ h}^{-1}\text{, converted in mg C h}^{-1} \text{ ind}^{-1}\text{)}$$

$$\text{U} = \text{urea and amino-acids excretion (mg C h}^{-1} \text{ ind}^{-1}\text{)}$$

If $\text{SFG} > 0$, carbon is partitioning into shell, soma and gonad (Resources allocation). If more carbon is required for maintenance (Respiration) than available from food (Assimilation), SFG becomes negative and carbon is mobilised firstly from gonad, playing their storage role (utilisation of energy reserves). If this last compartment is empty then somatic tissue decreases (utilisation of structural biomass). We assumed that organic part of shell could not be resorbed, and consequently shell weight, breadth and height could not decrease.

For this tropical bivalve, we assume that storage are virtually non-existent, so that as soon as the food supply is sufficient, gonad development starts directly without any previous storage constitution before. Such strategy of reproduction is called “opportunistic” and differs from “conservative” strategy in many temperate bivalves, for which reserves are firstly achieved before gametogenesis.

Therefore, states variables were : (1) Shell, (2) Somatic tissue and (3) Gonadic and gametes tissues. Shell represents the organic matrix. Somatic tissue includes gill, mantle, muscles and digestive gland (+viscera). Gonadic and gametes tissues include developing and matures gametes and plays if necessary a storage role when regression occurs.

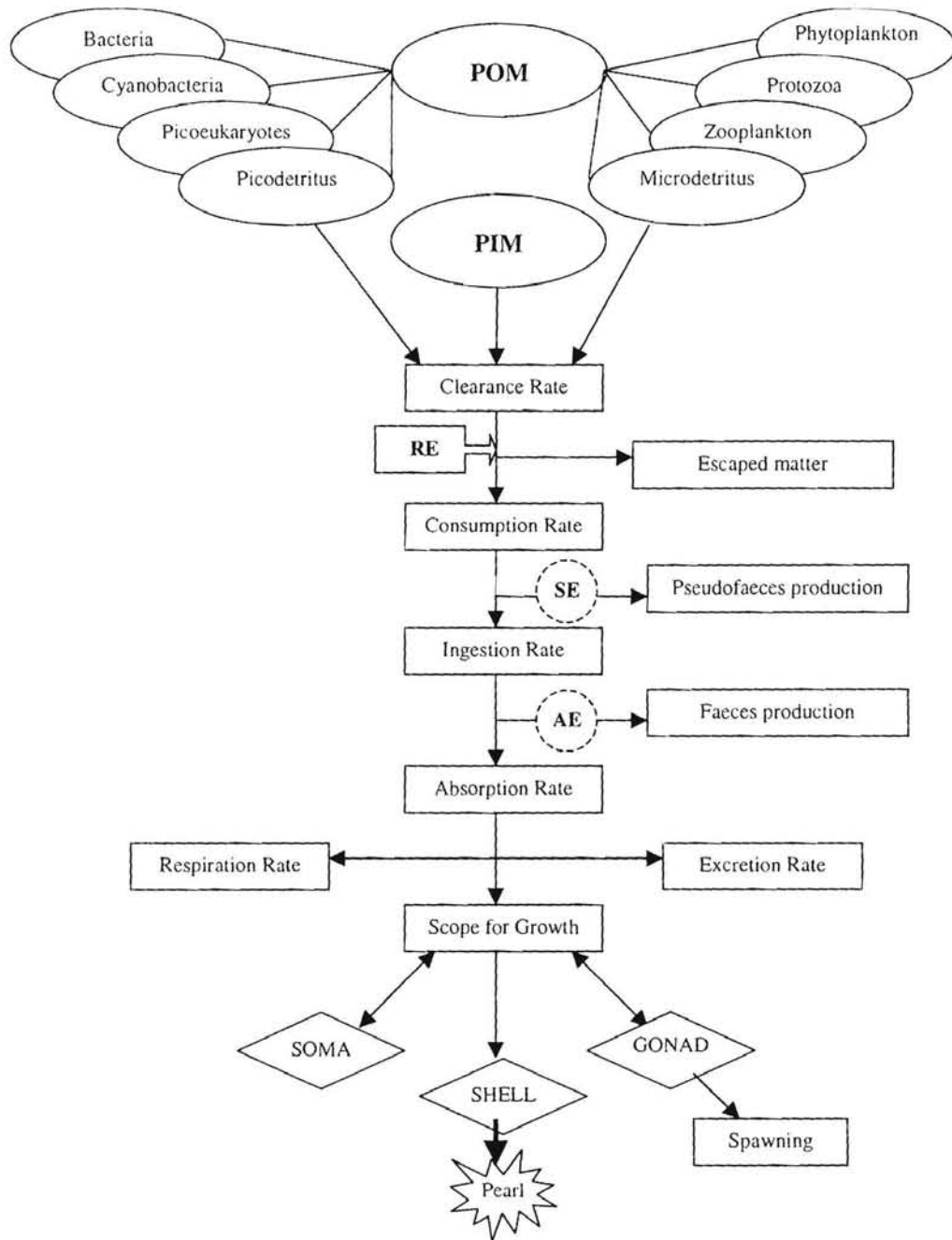


Figure 1 : Schematic of the conceptual pearl oyster growth model.



Environmental factors

Forcing functions in the model were pelagic food concentration and composition in Takapoto lagoon water. Temperature was not taken into account since in this tropical environment seasonal variation are generally weak (amplitude $< 5^{\circ}\text{C}$). Potential food for pearl oysters was expressed as total particulate matter (TPM, mg l^{-1}), and consisted in particulate inorganic matter (PIM, mg l^{-1}) and particulate organic matter (POM, mg l^{-1}). PIM and POM were monitored once a week from march 1997 to march 1998, always at the same hour (2:00 p.m., Figure 2).

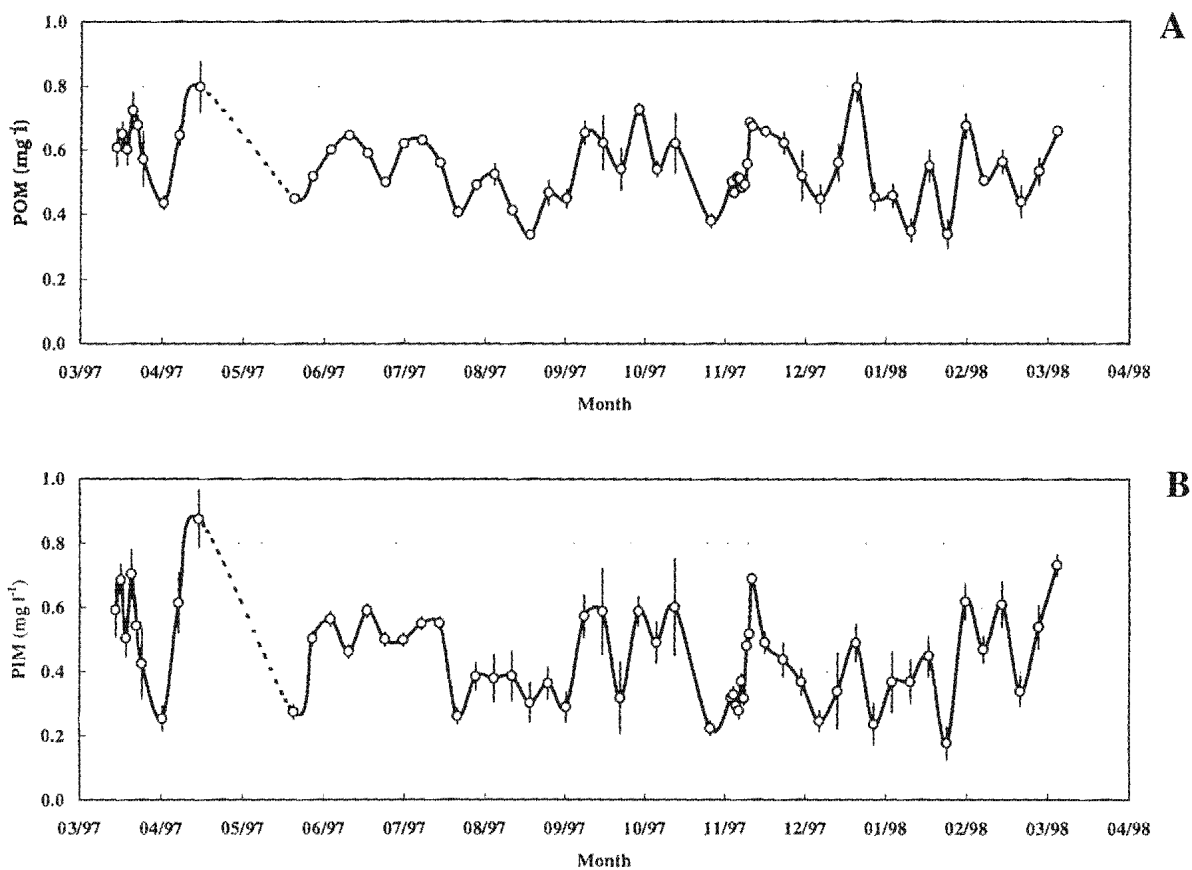


Figure 2 : Annual evolution of forcing function (daily mean value for PIM and POM, mg l^{-1} , +/- SE) during 1997-98 in station 1 of Takapoto lagoon.

Since this sampling hour corresponds generally to the daily maximum of seston concentration (Charpy, 1996 ; Pouvreau et al., 1998b), PIM and POM were corrected by 0.7 in order to have a better estimate of the daily mean. POM was converted into carbon (POC, mgC l⁻¹) by using a conversion factor (POM/POC=2).

In *Pinctada margaritifera*, retention efficiency is nearly null for 1 µm particles and becomes maximal for > 5 µm particles (Chapter 2). Therefore, a part of POM cannot be directly retained on *Pinctada margaritifera* gill. In this respect, POM in Polynesian lagoon need to be reviewed so that our model uses POM according to its size as input for consumption.

POM is composed of a living part (bacteria, phytoplankton, protozoan and zooplankton) and detritus part. Free bacteria were the smallest living particles found in lagoonal waters. A part of them are fixed on larger particles but scarce data (Torréton and Dufour, 1996) are not sufficient to establish their importance.

Phytoplankton is divided into two groups : (1) picophytoplankton (< 2µm) which includes prokaryotic cyanobacteria (*Synechococcus* sp. and *Prochlorococcus* sp.) and eukaryotic algae (picoeukaryotes, Charpy and Blanchot, 1998), and (2) phytoplankton, which includes nano and micro-algae. Detritus are also divided into two groups : (1) pico-detritus (<2 µm), and (2) larger detritus called micro-detritus.

Protozoa are mainly constituted of heterotrophic nano- and micro-plankton and include ciliates (loricated or naked), heterotrophic flagellates and dinoflagellates, foraminifers and radiolarians.

Zooplankton is mainly constituted of micro-plankton and includes especially appendiculates and larvae of various species (naupliar copepods and bivalves, crustaceans and polychaetes larvae). Particulate matter > 200 µm (mesoplankton), mainly constituted of metazoans, are not taken into consideration in this work because of their probable absence in the diet of the bivalves.

The contribution of each of these previous compartments to the total particulate organic matter measured every week was supposed to be fairly constant (trophic web in equilibrium) and was estimated after a very exhaustive review performed on seston communities in Polynesian lagoon waters (Table 1).

Table 1 : POC concentration ($\mu\text{gC l}^{-1}$) for the main taxa of the particulate organic matter in Polynesian atoll lagoon. Mean values obtained in mid-waters of Takapoto or Tikehau lagoon during various surveys between 1975 and 1998 were converted into carbon by using the following conversion factor : C/Chlo a = 50 for phytoplankton (Charpy and Charpy-Roubaud, 1990) except for cyanobacteria for which C/Chlo a = 82 (Charpy et al., 1982); POM to POC conversion factor =0.5. Because authors did not used the same size-fractioning, some approximations have been made in the present work. Global mean and contribution of each taxa were computed on the basis of all these published values. The total mean of POC is rather constant and independent of the study around 0.180 mgC l^{-1} , i.e. $\sim \text{POM}=0.40 \text{ mg l}^{-1}$, showing the strong stability of this parameter between years.

Size and taxinomic composition		Sournia and Ricard (1975)	Sournia and Ricard (1976)	Renon (1977)	Blanchot <i>et al.</i> (1989)	Leborgne <i>et al.</i> (1989)	Charpy and Charpy-Roubaud (1990)	Charpy and Charpy-Roubaud (1991)	Charpy <i>et al.</i> (1992)	Charpy <i>et al.</i> (1994)	Vacelet <i>et al.</i> (1996)	Charpy (1996)	Torréon and Dufour (1996)	Torréon <i>et al.</i> (1997)	Charpy <i>et al.</i> (1997)	Charpy and Blanchot (1998)	Loret (1998)	Niquil (1998)	Pouvreau (1999)	This study	Global mean	% of the total POC	
Picoplankton	< 2 μm																						
	<i>Bacteria</i>				17.1		16.8			15.6	2.8		23.0	13.0								14.7	8%
	<i>Cyanobacteria</i>				9.6				16.4	7.5		12.8				12.6						15.8	7%
	<i>Picoeukaryotes</i>				1.8		3.1			5.7		3.7				12.8						62.6	8%
	<i>PicoDetritus</i>				118.0		82.0			60.0												50.0	41%
	<i>POC < 2 μm</i>				146.5		101.9			88.8												143.2	64%
Nano & microplankton	> 2 μm																						
	<i>Phytoplankton</i>				1.2		6.0			4.6	3.8	3.1					7.5	50.3				10.9	6%
	<i>Protozoa</i>				2.8		1.8			0.1							9.6	30.7				9.0	5%
	<i>Zooplankton</i>			3.5	3.0	7.0	1.5			3.9												2.3	2%
	<i>Micro-Detritus</i>				34.3		84.3			38.0												22.5	24%
	<i>250 μm > POC > 2 μm</i>				41.3		93.7			46.6					34.5							105.8	36%
All sizes	<i>Detritic POC</i>				152.3		166.3			98.0								72.5	136.5			122.3	65%
	<i>Living POC</i>				35.5		29.3			37.4								176.5				65.6	35%
	<i>Autotrophic POC</i>	6.0	27.6		12.6		9.1			17.8		19.6			15.6			128.7	19.6			38.3	20%
	<i>Heterotrophic POC</i>				22.9		20.2			19.6								47.7				27.3	15%
	<i>Total POC</i>		160.0		187.8		195.6	192.0		135.4	180.0				115.0			249.0	175.0	195.0		187.9	

Physiological mechanisms formulations

Each term presented in the SFG equation (see previous paragraph) was computed as a function of the forcing variables (exogenous factors) or/and the dry tissue weight, W_{Tissue} (endogenous factor). The physiological functions were studied extensively in previous works and the equations are summarised in Table 2. We must noted that : (1) since annual variations of water temperature are usually $< 5^{\circ}\text{C}$, temperature effects on physiological processes were not taken into consideration; (2) all physiological functions proceeded for 24 h (time activity, T_{activity}) since the cultures are always immersed.

Food acquisition

Pearl oysters obtain their food by processing large amount of waters thanks to a high clearance capacity (Pouvreau *et al.*, 1998a ; Yukuhiro *et al.*, 1998 ; chapter 2 and 3). Using biodeposition method (Iglesias *et al.*, 1998), the clearance rate CR (l h^{-1}) was estimated *in situ* on 196 oysters of various size under several natural seston load conditions (see Pouvreau *et al.*, 1998b; chapter 3), and varied according to the PIM and POM concentration as an allometric function of flesh dry weight W (g), as follows :

$$\text{CR} = 26.96 (\pm 2.52 \text{ SE}) \cdot \text{PIM}^{-0.42 (\pm 0.05 \text{ SE})} \cdot \text{POM}^{0.96 (\pm 0.11 \text{ SE})} \cdot W^{0.61 (\pm 0.04 \text{ SE})}; (n=196, R^2=0.75, p<0.05)$$

The well-developed gill of pearl oysters can retain efficiently only $> 2 \mu\text{m}$ particles (Pouvreau *et al.*, 1999; chapter 2). So each of the previous compartments of seston is differently retained according to its approximate mean size S_z (μm , equivalent spherical diameter) and according to the retention spectrum obtained in chapter 2. The retention spectrum RE (%) exhibited a logistic pattern, as follows :

$$\text{RE} = 100/(1+52.16 \cdot 0.137^{S_z}); (n=16, R^2 = 0.86, p<0.05)$$

Mean size of bacteria, cyanobacteria, pico-detritus, picoeukaryotes was assumed to be roughly equal to respectively $0.4 \mu\text{m}$, $0.8 \mu\text{m}$, $1 \mu\text{m}$ and $1.2 \mu\text{m}$, giving a retention efficiency respectively equal to 2 %, 6 %, 12 % and 15 % for these pico-particles ($< 2 \mu\text{m}$). Micro-particles ($> 2 \mu\text{m}$) were supposed to be retained at 60 %. A part of them would presumably be retained with lower efficiency, an other part with higher efficiency. This feature is tackled in the discussion part. Then, the amount of retained organic matter, FR_{POM} ($\text{mgC h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$) was computed as follows :

$$\text{FR}_{\text{POM}} = \text{CR} \cdot [0.02 \cdot \text{POC}_{\text{bacteria}} + 0.06 \cdot \text{POC}_{\text{cyanobacteria}} + 0.12 \cdot \text{POC}_{\text{picodetritus}} + 0.15 \cdot \text{POC}_{\text{picoeukaryotes}} + 0.6 \cdot \text{POC}_{\text{microparticles}}]$$

Table 2: Model variables and values of the coefficients used in the pearl oyster growth model.

Acronyms	Value	Unit	Description or comment	References
STATES VARIABLES				
SHELL	Function of TIME	g	Biomass of shell	
SOMA	Function of TIME	g	Biomass of soma	
GONAD	Function of TIME	g	Biomass of gonad	
FORCING VARIABLES				
POM	Function of TIME	mg l ⁻¹	Particulate organic matter in suspension	
PIM	Function of TIME	mg l ⁻¹	Particulate inorganic matter in suspension	
POC _i	Functions of TIME	mgC l ⁻¹	Carbon concentration in each POM-compartment i	
FUNCTIONS AND COEFFICIENTS				
Clearance Rate : $CR = a_{CR} \times PIM^{b_{CR}} \times POM^{c_{CR}} \times W^{d_{CR}}$				
a _{CR}	647.04	l d ⁻¹ g ⁻¹	Proportionality coefficient for clearance rate	Chapter 3
b _{CR}	-0.42	-	PIM-exponent coefficient for clearance rate	"
c _{CR}	0.96	-	POM-exponent coefficient for clearance rate	"
d _{CR}	0.61	-	W-exponent coefficient for clearance rate	"
Consumption Rate : $FR_{POM} = CR \times \text{Sum} (a_{REz}/100 \times POC_i)$				
a _{REbacteria}	2	%	<i>Pinctada</i> 's gill mean retention efficiency for bacteria	Dufour and Torrétón (1996)
a _{REcyanobacteria}	6	%	<i>Pinctada</i> 's gill mean retention efficiency for cyanobacteria	Chapter 2
a _{REpicodetritus}	12	%	<i>Pinctada</i> 's gill mean retention efficiency for picodetritus	"
a _{REpicoeukaryotes}	15	%	<i>Pinctada</i> 's gill mean retention efficiency for picoeukaryotes	"
a _{REphytoplankton}	60	%	<i>Pinctada</i> 's gill mean retention efficiency for phytoplankton	"
a _{REzooplankton}	60	%	<i>Pinctada</i> 's gill mean retention efficiency for zooplankton	"
a _{REmicrodetritus}	60	%	<i>Pinctada</i> 's gill mean retention efficiency for microdetritus	"
a _{REprotozoa}	60	%	<i>Pinctada</i> 's gill mean retention efficiency for protozoa	Solange Legall (Pers. Comun.)
PF Production : $PF_{POM} = a_{PF_{POM}} \times (PIM - MIN_{PF}) \times POM \times W^{b_{PF_{POM}}}$				
a _{PF_{POM}}	32.16	mg C d ⁻¹ g ⁻¹	Proportionality coefficient for PF production	Chapter 3
MIN _{PF}	0.18	mg l ⁻¹	PIM-threshold for PF production	"
b _{PF_{POM}}	1	-	W-exponent coefficient for PF production	"
Faeces Production : $F_{POM} = a_{F_{POM}} \times (1 - e^{-b_{F_{POM}} \times TPM}) \times W^{c_{F_{POM}}}$				
a _{F_{POM}}	480.00	mg C h ⁻¹ g ⁻¹	Asymptotical value for F production	Chapter 3
b _{F_{POM}}	0.06	-	TPM-parameter for F production	"
c _{F_{POM}}	0.59	-	W-exponent coefficient for F production	"
Amino-acids and urea excretion Rate : $U = a_U \times W^{b_U}$				
a _U	0.02	mg C d ⁻¹ g ⁻¹	Proportionality coefficient for urea excretion rate	Pouvreau <i>et al.</i> (1998a)
b _U	0.78	-	W-exponent coefficient for urea excretion rate	"
Respiration Rate : $R = RQ \times a_R \times W^{b_R}$				
a _R	7.38	mg C d ⁻¹ g ⁻¹	Proportionality coefficient for respiration rate	Robert <i>et al.</i> (1999)*
b _R	0.73	-	W-exponent coefficient for respiration rate	Robert <i>et al.</i> (1999)
RQ	0.92	%	Respiratory quotient, <i>i.e.</i> moles of CO ₂ liberated per mole of O ₂ consumed	Chapter 1
Reproductive effort : $ER = a_{ER} / (1 + b_{ER} \times e^{-c_{ER} \times age})$				
a _{ER}	0.60	-	Asymptotic value of allocation to gonad (ER)	Chapter 5
b _{ER}	74	-	Rate of maturation acquisition	"
c _{ER}	1.4	year ⁻¹	Rate for reach asymptotic ER	"
Shell and pearl formation : $H_{shell} = a_H \times W^{b_H}$; $T_{shell} = a_T \times W^{b_T}$				
H _{shell}	Model output	mm	Shell Height	Chapter 4
a _H	23.56	-	Coef. of proportionality of the length-weight relationship	"
b _H	0.31	-	Exponent coefficient of the length-weight relationship	"
T _{shell}	Model output	mm	Shell Thickness	"
a _T	1.30	-	Coef. of proportionality of the length-weight relationship	"
b _T	0.34	-	Exponent coefficient of the length-weight relationship	"
T _{pearl}	1.2	mm	Thickness of the nacreous layer for a marketable pearl	"
T _{cond}	Model output	month	Time to obtained a marketable pearl	"
Other coefficients				
Alloc _{Shell}	0.6	%	Fraction of carbon allocated to shell matrix	Chapter 5
Eff	0.8	%	Efficiency storage utilisation	
RGS _{max}	0.29-0.30	%	Maximal gonado-somatic ratio before spawning	Chapter 5
Ash _{Shell}	0.95	%	Ash percentage in shell	Chapter 4
Ash _{Gonad}	0.12	%	Ash percentage in gonad	"
Ash _{Soma}	0.11	%	Ash percentage in soma	"

* Conversion obtained by using 1 mg O₂ = 0.696 ml O₂ and 1 ml CO₂ = 0.53 mg C

Biodeposition

Prior to ingestion, particles poor in organic are rejected as pseudofaeces, thanks to the selection ability of pearl oysters (Pouvreau *et al.*, 1998b). The quantity of organic matter lost in pseudofaeces was measured *in situ* on 196 oysters and varied according to POM, PIM and W, as follows :

$$PF_{POM} = 1.34 (\pm 0.09 \text{ SE}) \cdot POM \cdot [PIM - 0.18 (\pm 0.02 \text{ SE})] \cdot W ; (n=196, R^2=0.69, p<0.05)$$

In order to estimate the organic fraction which is lost through pseudofaeces, organic rejection efficiency (ORE) was calculated *a posteriori* by the model, as follows :

$$ORE = PF_{POM}/FR_{POM}$$

The other part of organic material is ingested. A great part of the ingested organic matter is absorbed during the intestinal transit. The non-absorbed organic material is converted into faeces. Mineral matter is assumed to be not at all absorbed. The organic faeces production was measured *in situ* for various seston load and composition (Pouvreau *et al.*, 1998b), and followed the equation :

$$F_{POM} = 20 \cdot W^{0.59 (\pm 0.03 \text{ SE})} \cdot (1 - e^{-0.06 (\pm 0.06 \text{ SE}) \cdot TPM}) ; (n=196, R^2=0.66, p<0.05)$$

In order to estimate the organic fraction which is really absorbed during the intestinal transit, absorption efficiency (AE) was calculated *a posteriori* by the model, as follows :

$$AE = (FR_{POM} - PF_{POM} - F_{POM}) / (FR_{POM} - PF_{POM})$$

Oxygen consumption and excretion

Routine oxygen consumption (*sensu* Bayne, 1976) was monitored *in situ* on various sizes of animal and at different seasons (Robert *et al.*, 1998). This routine respiration rate represented in fact the metabolic requirements, *i.e.* routine metabolism and overheads for growth and also for reproduction, since a pearl oyster is more or less always in maturation. These authors showed that respiration R (converted in mg C h⁻¹) varied mainly according to W, as follows:

$$R = 0.31 (\pm 0.005 \text{ SE}) \cdot RQ \cdot W^{0.73 (\pm 0.004 \text{ SE})} ; (n=113, R^2=0.76, p<0.05)$$

Knowing the proximal composition of the diet of pearl oyster in its environment (proteins=0.5, carbohydrates=0.25 and lipids=0.25 in MOP of Takapoto lagoon, Chapter I), it was possible to calculate the respiratory coefficient, RQ, *i.e.* moles of CO₂ liberated per mole of O₂ consumed (%), according to Gnaiger (1983). RQ was equal to 0.92, falling in the range given by Hawkins and Bayne (1985). Anaerobic metabolism is supposed to be insignificant since animals are never emerged in lagoon environment.

Dissolved excretion rate, U (urea and amino-acids converted in mg C h⁻¹), was measured in laboratory conditions (Pouvreau *et al.*, 1998a) closed to those which occurred in lagoon environment. Carbon losses appeared when urea and amino-acids were excreted. Urea and amino-acids represented less than 10 % of the total ammonia excreted, and increased with dry flesh weight, as follows :

$$U_{\text{aminoacids, urea}} = 0.85 \cdot 10^{-3} (\pm 0.07 \cdot 10^{-3} \text{ SE}) \cdot W^{0.78 (\pm 0.06 \text{ SE})}; \quad (n=36, R^2=0.84, p<0.05)$$

Resources allocation to growth and reproduction

Rules specifying the animal priorities for resources partitioning are not well-known. Many prior assumptions have been made concerning energy allocation between shell growth, tissue growth and reproductive outputs (see for example Ross and Nisbet, 1990 ; Van Haren and Kooijman, 1993).

If absorbed carbon exceeds uptake for maintenance (Respiration) and losses in excreted urea and amino-acids, the scope for growth (SFG, mgC h⁻¹) is positive and this surplus is partitioning into shell, somatic and gonadic compartments.

Allocation to gonad, *i.e.* reproductive effort (ER), increases with age (*e.g.* Bayne and Worrall, 1980 ; Thompson, 1984 ; Rodhouse *et al.*, 1986). Considering that ER was approximately equal to 0 %, 9 %, 22 % and 35 % for pearl oysters of year class 0, 1, 2, 3 and 4 (experimental data, Chapter 5), a classical logistic pattern according to the age was proposed here to model ER :

$$ER = a_{ER} / (1 + b_{ER} \cdot e^{(-c_{ER} \cdot \text{Age})}), \text{ where}$$

ER = reproductive effort, *i.e.* fraction of resources which is allocated to gonad

Age = age of oyster (year +/- 2 months).

a_{ER} = asymptotic value for ER for old oyster

b_{ER} and c_{ER} = rate of acquisition of the maturity

Part of carbon, which is not driven to gonad, *i.e.* (1-ER), is allocated to soma and shell. Increasing in shell is proportional to increasing in soma with a constant allocation to shell ($\text{Alloc}_{\text{shell}} = 0.6$) and to soma (1- $\text{Alloc}_{\text{shell}}$). This ratio was estimated according to experimental observation on simultaneous growth rates of shell and soma (Chapter 5).

When respiration requirement and excretion losses exceed available absorbed C, SFG becomes negative and C is mobilised from gonadic and gamete tissue, playing a kind of storage role (Regression) : in this case, W_{gonad} decreases with an efficiency (Eff) which was assumed to be <100%. If this last compartment is empty then somatic tissue decreases. We assumed that organic part of shell could not be resorbed, and consequently shell weight,

thickness and height could not decrease. For the present, we make no difference between males and females in energy allocation, since during the 4 first years of life, cultivated pearl oyster are mainly males. The sex inversion causes probably physiological transformation, but we have not enough data to model this aspect.

Spawning

All the authors (Thielley, 1993; Buestel *et al.*, 1995; Gangnery, 1997 ; Chapter 5) who have worked on reproduction of this species in Polynesian lagoon arrived at the same conclusion : pearl oyster is able to spawn several times all around the year. In fact, the reproduction strategy is opportunist : gametogenesis is directly linked with the food availability. When food is sufficient during several weeks (*i.e.* POM x Days), gonad grows due to simultaneous storage and gametes building. Various stressful exogenous factors (*e.g.* change in temperature, in salinity, in atmospheric pressure) are supposed to constitute spawning triggers. Nevertheless endogenous factors can also be involved : in this first model, spawning occurs when gonado-somatic ratio exceed a maximal value ($RGS_{max} > 0.29$, chapter 5). Spawning in pearl oyster is supposed to be complete and instantaneous.

Dry weight of shell, tissue and gonad (W_{shell} , W_{tissue} , and W_{gonad}) are calculated from their respective carbon input and ash ratio (Ash_{Shell} , Ash_{Tissue} and Ash_{Gonad}).

Shell and pearl formation

Dry weight of shell (W_{Shell} , previously defined) is used to compute the shell height (H_{Shell} , mm) and the thickness of shell (T_{Shell} , mm) according to the specific allometric relation (see Table 2).

Assuming that nacreous deposition on shell by mantle activity exhibits the same rate as nacreous deposition on the nucleus implanted in gonad diverticula (this assumption will be discussed in the discussion part), time of pearl formation, t_{end} , can be calculated from the integral function :

$$T_{Pearl} = \int_0^{t_{end}} \frac{dT_{Shell}}{dt} dt, \text{ where}$$

T_{Pearl} = Thickness of the nacreous layer for a marketable pearl.

t_{end} = Time to obtain a marketable pearl.

Depletion calculation

The filtration activity of dense aggregations of bivalves could locally deplete seston in water (Frechette *et al.*, 1989) if the currents that supply seston are too low to replenish completely the ingested particles. Since (1) *Pinctada margaritifera* exhibits high clearance activity, (2) lagoon currents are generally low and (3) food supply limited, depletion conditions are met and depletion accident may arise in culture system according to density and flow velocity (Figure 3).

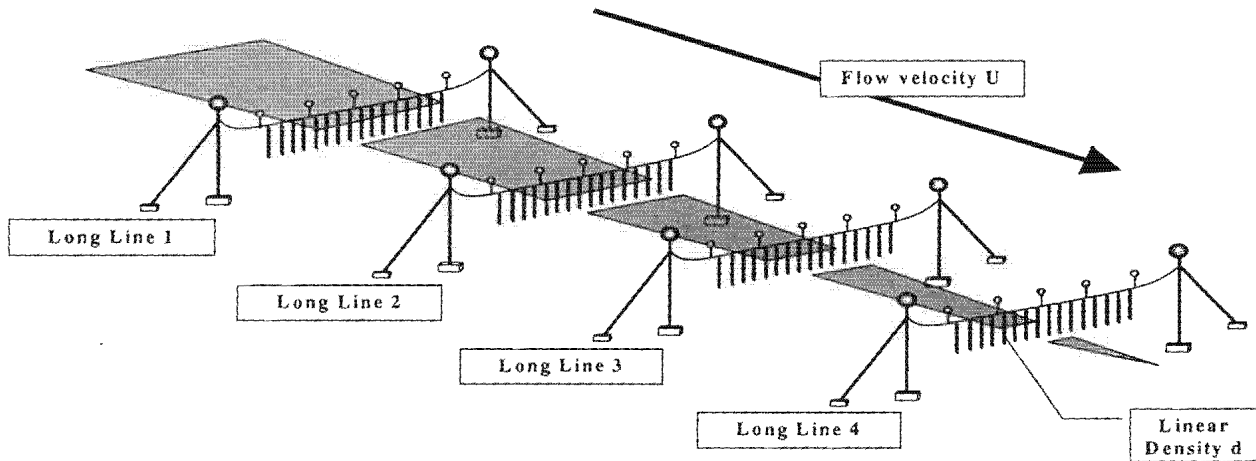


Figure 3 : Long lines systems and food depletion.

The seston concentration $POM(x)$ within a culture of suspended bivalves is determined as a balance between the advection of particles from remote sources (U , flow velocity), the local production of new particles (PP , primary production), and the removal of particles due to feeding of bivalves populations ($d \cdot CR \cdot POM$, density • consumption rate) or sinking (SR , sinking rate), *i.e.* :

$$\frac{\partial POM}{\partial t} = -U \cdot \frac{\partial POM}{\partial x} + PP - d \cdot CR \cdot POM - SR$$

Two assumptions were made to simplify calculations : (1) the local production and the sinking rate are negligible in comparison with advection ($PP \ll U \frac{\partial POM}{\partial x}$ and $SR \ll U \frac{\partial POM}{\partial x}$); (2) the system is in steady state ($\frac{\partial POM}{\partial t} = 0$). With such assumptions, depletion ratio after i long line systems , *i.e.* POM after i long lines / POM entered the system, is equal to :

$$D_i = e^{-\frac{d \cdot CR \cdot i}{U}}, \text{ where}$$

D_i = depletion ratio after i long lines (%)
 d = linear density on long lines (ind. m^{-1})
 CR = clearance rate of pearl oysters ($m^3 s^{-1}$)
 i = number of juxtaposed long lines
 U = flow velocity ($m s^{-1}$)

Simulations and validation

The model was implemented in STELLA software (High Performance Systems, Hannover, NH, USA). List of equations, parameters and variables are presented in Table 2 and Table 3.

Model results (predicted values) were compared to data on shell, soma and gonad growth of various ages-group pearl oysters measured in 1997-1998 (observed values, Chapter 4). This allowed assessment of both the shape of the trajectory of total tissue and shell weight as well as the numerous peak weight observed on gonad compartment. This model was also validated on other pearl oyster growth data acquired in 1990-1991 in the same lagoon (Buestel *et al.*, 1995).

Uncertainty in parameter values affects the prediction of the model. A sensitivity analysis was performed in order to identify input parameters which, when changed by a fixed percentage, yielded either a strong or a weak effect on the model output (i.e. states variables, X). For a

Table 3 : Model equations.

CLEARANCE RATE ($l d^{-1}$) :	
$CR = T \cdot (a_{CR} \cdot PIM^{b_{CR}} \cdot PIM^{c_{CR}} \cdot W^{d_{CR}})$	
CONSUMPTION RATE ($mgC d^{-1}$) :	
$FR_{POM} = CR \cdot S (RE_i \times POC_i)$	
PSEUDOFaecES PRODUCTION ($mgC d^{-1}$) :	
$PF_{POM} = T \cdot OMOc \cdot [a_{PF_{POM}} \cdot POM \cdot (PIM - MIN_{PF}) \cdot W^{d_{PF_{POM}}}]$	
INGESTION RATE ($mgC d^{-1}$) :	
$IR_{POM} = FR_{POM} - PF_{POM}$	
FaecES PRODUCTION ($mgC d^{-1}$) :	
$F_{POM} = T \cdot OMOc \cdot [a_{F_{POM}} \cdot (1 - e^{-b_{F_{POM}} \cdot TPM}) \cdot W^{c_{F_{POM}}}]$	
ABSORPTION RATE ($mgC d^{-1}$) :	
$A_h R_{POM} = IR_{POM} - F_{POM}$	
DISSOLVED EXCRETION RATE ($mgC d^{-1}$) :	
$U = T \cdot a_U \cdot W^{b_U}$	
ASSIMILATION RATE ($mgC d^{-1}$) :	
$A_s R_{POM} = A_h R_{POM} - U$	
RESPIRATION RATE ($mgC d^{-1}$) :	
$R = T \cdot a_R \cdot RQ \cdot W^{b_R}$	
SCOPE FOR GROWTH ($mgC d^{-1}$) :	
$SFG = A_s R_{POM} - R$	
CARBON ALLOCATION ($mgC d^{-1}$) :	
<i>If SFG > 0 :</i>	$ToGONAD = ER \cdot SFG$ $ToSOMA = (1 - ER) \cdot (1 - Alloc_{shell}) \cdot SFG$ $ToSHELL = (1 - ER) \cdot Alloc_{shell} \cdot SFG$
<i>If SFG < 0 :</i>	$ToGONAD = SFG + (1 - Eff) \cdot SFG$ $If GONAD = 0 \text{ then } ToSOMA = SFG + (1 - Eff) \cdot SFG$ $ToSHELL = 0$
SPAWNING (mgC) :	
<i>If RGS > RGS_{max}</i>	SPAWNING = GONAD
DIFFERENTIAL EQUATIONS :	
$dGONAD/dt = ToGONAD$	
$dSHELL/dt = ToSHELL$	
$dSOMA/dt = ToSOMA$	
WEIGHT (g) :	
$W_{Tissue} = SOMA / (1 - Ash_{Tissue}) + GONAD / (1 - Ash_{Gonad})$	
$W_{Gonad} = GONAD / (1 - Ash_{Gonad}) + DG \cdot SOMA / (1 - Ash_{Tissue})$	
$W_{Shell} = SHELL / (1 - Ash_{Gonad})$	
DG = Fraction in weight of the digestive gland in the total tissue weight	

variation of $\Delta p/p$ in % of a single parameter, difference in the output variable $\Delta X/X$ was measured through a sensitivity criterion S :

$$S = \frac{\frac{\Delta X}{X}}{\frac{\Delta p}{p}} = \frac{1}{\frac{\Delta p}{p}} \cdot \frac{\sqrt{\sum_i^n (x_i - X_i)^2}}{\bar{X}}, \text{ where}$$

S = Sensitivity index for a state variable X

x_i = Value of the variable on day i in the new simulation

X_i = Value of the variable on day i in the initial simulation

n = Duration of the simulation

$\Delta p/p$ = Parameter variation

RESULTS

Model evaluation and validation

The growth of the pearl oyster is presented in Figure 4 (A, B, C), expressed as total dry tissue weight (W_{Tissue} , g), dry shell weight (W_{Shell} , g) and dry gonad weight (W_{Gonad} , g), and compared with measured data of 1, 2 and 3 year-old pearl oysters cultivated during the 1997-98 sampling period. The agreement between observation and prediction was fairly good for shell, tissue and also gonad ($R^2=0.99$, $R^2=0.98$ and $R^2=0.92$ respectively, see Figure 4 D, E, F). Shell growth was completely explained as well as gonad development. Modelled total tissue growth appeared to closely follow observed tissue growth except during the warm season (i.e. between December and March) when model have a little tendency to overestimate somatic growth and during the fresh season (i.e. between June and September) for which models showed a slight underestimation. In warm season, water temperatures are generally > 30 °C, whereas in fresh season, water temperature could decrease to 25 °C. Temperature variation may slightly modify pumping activity and O_2 consumption, but such seasonal effects are not take into account in the present model. Except for this last feature, the *Pinctada* growth model showed in general a fairly good reliability and predicted both growth and reproduction for cultivated pearl oysters from 1 year-old to 4 year-old in Takapoto lagoon.

Model was also validated on the basis of growth data of 1.5-year old pearl oysters reared in various station in Takapoto lagoon during the period 1990-91. Model gave also good prediction according to field observations (Figure 5), but agreements between modelled growth trajectories and observed pearl oysters growth were somewhat less good in detail than in the 1997-98 model, certainly because of the low sampling rate of TPM (only one measurement in a month during 1990-91 sampling against 4 measurement in a month in 1997-98).

A sensitivity analysis was performed to test determinant input of the model (Table 4). Parameters were sorted according to their relative influence for each states variables. Parameters which explained 60 % of the total variability were considered as the most influent parameters. In this respect, functions which had major effect on growth were : (1) clearance rate (CR), (2) reproductive effort (ER), and (3) Retention efficiencies (aRE_i). On the other side, some functions had no or reduce effects on the model e.g. excretion rate (U) or (PF).

Specific factors (OMOC, Ash_{Shell} , RGS_{max}) were also influent on the prediction, but there values were supposed to be well-known and fixed. It also appeared that the three states did not exhibited the same response to sensitivity test. Shell was very robust, whereas gonad showed higher sensitivity, and prediction concerning reproduction and spawning may be less reliable.

Table 4 : Results of the sensitivity analysis for variation of $p=1\%$ in each parameter. Parameters are sorted according to their relative importance for each state variable ($\%$ are cumulated $\%$). Values in bold were parameters explaining 60% of the total variability.

Parameters	WShell	%	Parameters	WTissue	%	Parameters	Wgonad	%
<i>Ash_{Shell}</i>	0.79	37	<i>a_{CR}</i>	0.48	6	<i>c_{CR}</i>	1.64	7
<i>a_{CR}</i>	0.17	45	<i>d_{CR}</i>	0.45	12	<i>a_{CR}</i>	1.50	13
<i>c_{CR}</i>	0.16	52	<i>c_{CR}</i>	0.42	18	<i>d_{CR}</i>	1.38	18
<i>d_{CR}</i>	0.15	59	<i>RGS_{max}</i>	0.39	23	<i>RGS_{max}</i>	1.32	24
<i>OMOC</i>	0.11	64	<i>OMOC</i>	0.38	28	<i>OMOC</i>	1.28	29
<i>a_{REmicrodetritus}</i>	0.08	67	<i>a_{REmicrodetritus}</i>	0.36	33	<i>b_{CR}</i>	1.21	34
<i>a_{F_{POM}}</i>	0.08	71	<i>b_{CR}</i>	0.36	38	<i>a_{REmicrodetritus}</i>	1.21	39
<i>b_{F_{POM}}</i>	0.07	74	<i>Alloc_{Shell}</i>	0.34	43	<i>c_{ER}</i>	1.12	43
<i>b_{CR}</i>	0.07	78	<i>c_{ER}</i>	0.34	47	<i>a_{REprotozoa}</i>	1.11	48
<i>b_R</i>	0.07	81	<i>a_{ER}</i>	0.34	52	<i>a_{ER}</i>	1.10	52
<i>c_{F_{POM}}</i>	0.07	84	<i>a_{REpicoeukaryotes}</i>	0.33	56	<i>a_{REpicoeukaryotes}</i>	1.08	56
<i>a_R</i>	0.06	87	<i>a_{REprotozoa}</i>	0.33	61	<i>a_{REphytoplankton}</i>	1.05	61
<i>c_{ER}</i>	0.04	89	<i>Min_{PF}</i>	0.32	65	<i>Min_{PF}</i>	1.05	65
<i>a_{ER}</i>	0.03	90	<i>a_{REphytoplankton}</i>	0.32	69	<i>Alloc_{Shell}</i>	1.04	69
<i>a_{REprotozoa}</i>	0.03	91	<i>a_{REpicodetritus}</i>	0.32	74	<i>a_{REpicodetritus}</i>	1.02	73
<i>Alloc_{Shell}</i>	0.02	92	<i>a_{REzooplankton}</i>	0.32	78	<i>a_{REpicodetritus}</i>	1.02	77
<i>a_{REpicodetritus}</i>	0.02	93	<i>b_R</i>	0.24	81	<i>b_R</i>	0.83	81
<i>a_{REzooplankton}</i>	0.02	95	<i>a_{F_{POM}}</i>	0.23	84	<i>b_{F_{POM}}</i>	0.79	84
<i>b_{PF_{POM}}</i>	0.02	96	<i>b_{F_{POM}}</i>	0.23	88	<i>a_{F_{POM}}</i>	0.79	87
<i>a_{REpicoeukaryotes}</i>	0.02	97	<i>a_R</i>	0.22	91	<i>a_R</i>	0.77	90
<i>Min_{PF}</i>	0.02	98	<i>c_{F_{POM}}</i>	0.22	93	<i>c_{F_{POM}}</i>	0.75	93
<i>a_{REphytoplankton}</i>	0.02	99	<i>b_{ER}</i>	0.12	95	<i>b_{PF_{POM}}</i>	0.42	95
<i>a_{PPFOM}</i>	0.01	99	<i>b_{PF_{POM}}</i>	0.11	97	<i>b_{ER}</i>	0.38	96
<i>b_{ER}</i>	0.01	100	<i>a_{PPFOM}</i>	0.06	97	<i>Eff</i>	0.23	97
<i>a_{REcyanoacteria}</i>	0.00	100	<i>Eff</i>	0.06	98	<i>a_{PPFOM}</i>	0.22	98
<i>RGS_{max}</i>	0.00	100	<i>a_{REcyanoacteria}</i>	0.04	99	<i>a_{REcyanoacteria}</i>	0.14	99
<i>a_{REbacteria}</i>	0.00	100	<i>a_{REbacteria}</i>	0.04	99	<i>Ash_{Gonad}</i>	0.14	99
<i>b_U</i>	0.00	100	<i>Ash_{Gonad}</i>	0.04	100	<i>a_{REbacteria}</i>	0.14	100
<i>Ash_{Soma}</i>	0.00	100	<i>Ash_{Soma}</i>	0.01	100	<i>Ash_{Soma}</i>	0.02	100
<i>a_U</i>	0.00	100	<i>b_U</i>	0.00	100	<i>b_U</i>	0.01	100
<i>Eff</i>	0.00	100	<i>a_U</i>	0.00	100	<i>a_U</i>	0.01	100
<i>Ash_{Gonad}</i>	0.00	100	<i>Ash_{Shell}</i>	0.00	100	<i>Ash_{Shell}</i>	0.00	100

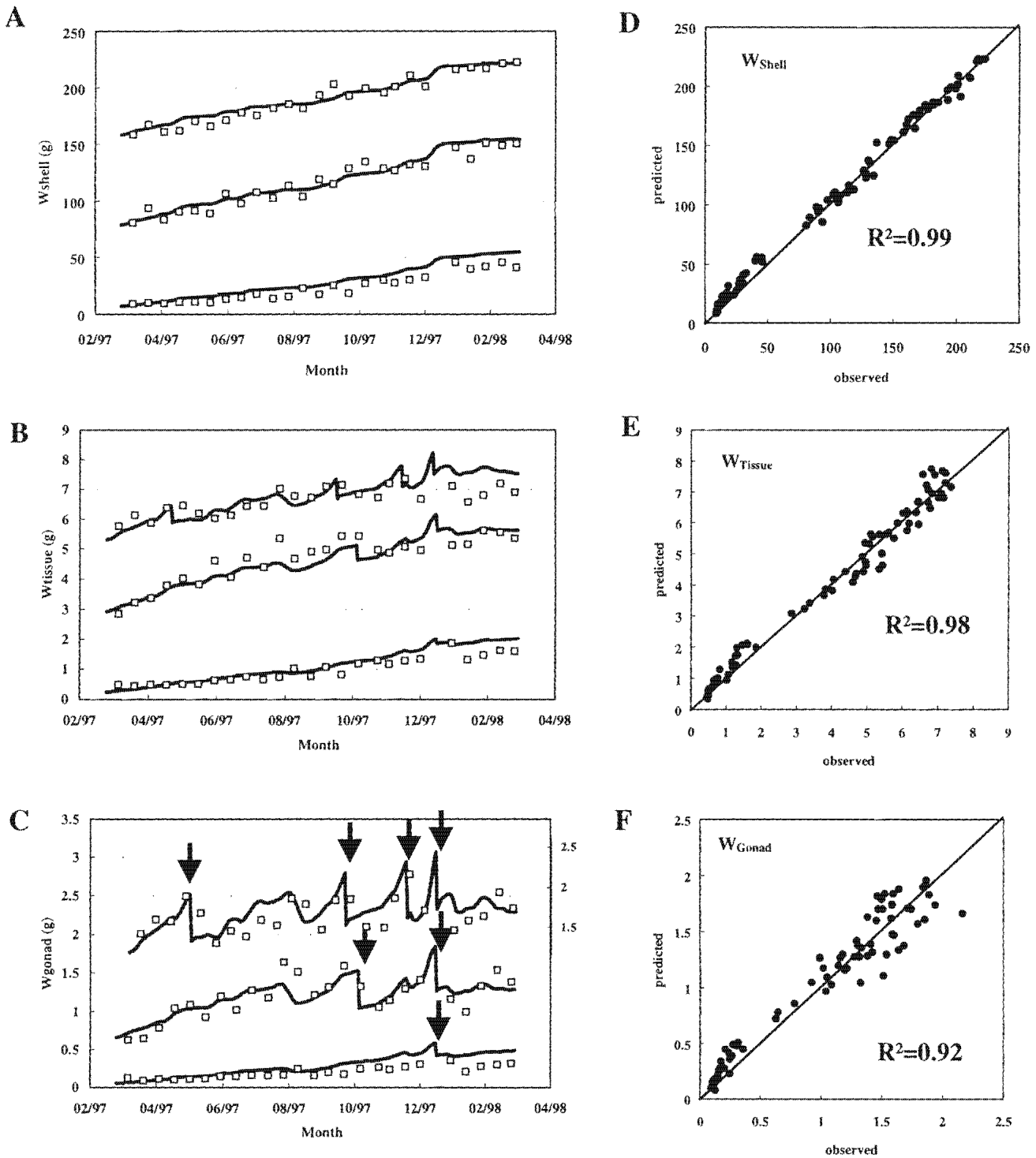


Figure 4 : Results of simulated (thick line) and measured (\square) individual growth of *Pinctada margaritifera* during 1997-98 in the 3 age-groups in station 1 in Takapoto lagoon. A : Growth in shell (dry weight, g) ; B: Growth in total tissue (dry weight, g) ; C : Growth in gonadic tissue (dry weight, g). Arrows indicate spawning events. Plots D, E and F describes predicted value vs observed data for each of the state variables of the growth model.

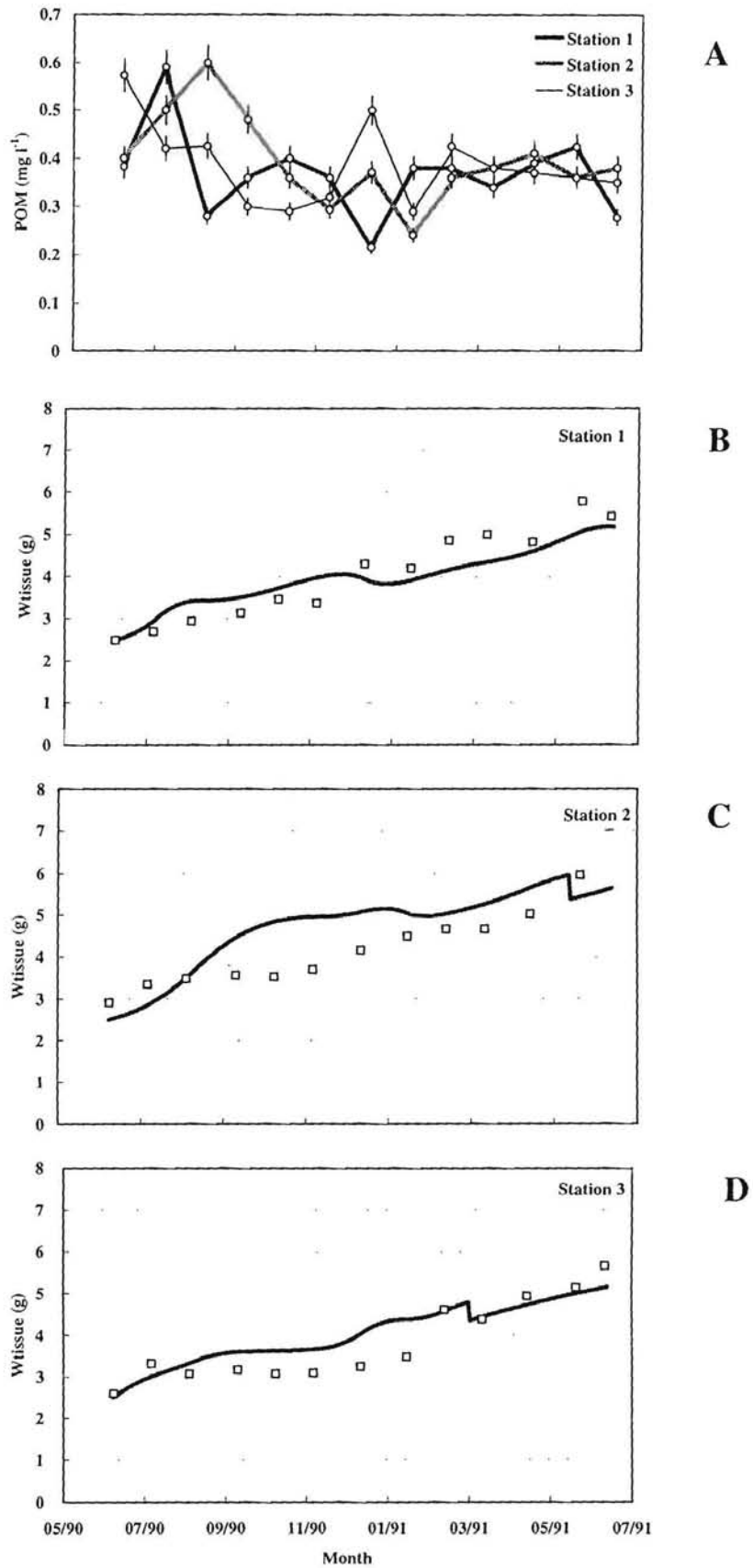


Figure 5 : Validation of the model. A: forcing variables (POM, mg l⁻¹) ; B, C and D : results of simulated (thick line) and measured (□) individual tissue growth of *Pinctada margaritifera* during 1990-91 in three stations in Takapoto lagoon.

Physiological processes

Clearance rate (CR), the main influent function on the model, increased as an allometric function of W_{Tissue} , PIM and POM concentration and was presented on Figure 6a, expressed in $l\ d^{-1}$. *In situ* CR mean value varied roughly from 200 to more than 1500 $l\ d^{-1}$ for a pearl oyster aged from 1 to 4 years. Since CR is positively related to POM concentration and negatively related to PIM concentration, high seston load with high organic content induced a higher clearance activity in December (more than 2000 $l\ d^{-1}$ for 4 years old pearl oyster). On the other side, the lowest clearance values were encountered during winter (July) since PIM was relatively higher than POM. Except for this two observations, no seasonal pattern can be clearly described.

This high clearance activity brought to pearl oyster large amounts of food (Consumption, FR) averaging 20 $mgC\ d^{-1}$ and 80 $mgC\ d^{-1}$ according to the age of pearl oyster (Figure 6b). In accordance with previous results on PR, highest values of FR were encountered in December when seston load and composition were favourable, lowest values in July.

A part of this consumed matter was lost as pseudofaeces. PF occurred all around the year (Figure 6c) and varied roughly from 2 $mgC\ d^{-1}$ to 7 $mgC\ d^{-1}$ according to W_{Tissue} , PIM and POM. The highest values of organic PF were encountered when PIM was the highest (e.g. March–April).

The other part is ingested and losses (i.e. faeces) at the end of the digestive processes is presented on Figure 6d. Faeces production (F) varied in mean from 10 $mgC\ d^{-1}$ to more 30 $mgC\ d^{-1}$ according to the age of pearl oyster. The highest values were encountered when PIM was the highest. The amount of ingested matter which was really absorbed (absorption, Ab) varied in mean from 15 to 35 $mgC\ d^{-1}$. Highest values were directly related to highest POM concentration.

Variation in Ab and in scope for growth (Sfg) are strongly linked since Respiration (R) is independent of PIM and POM concentration in the present model.

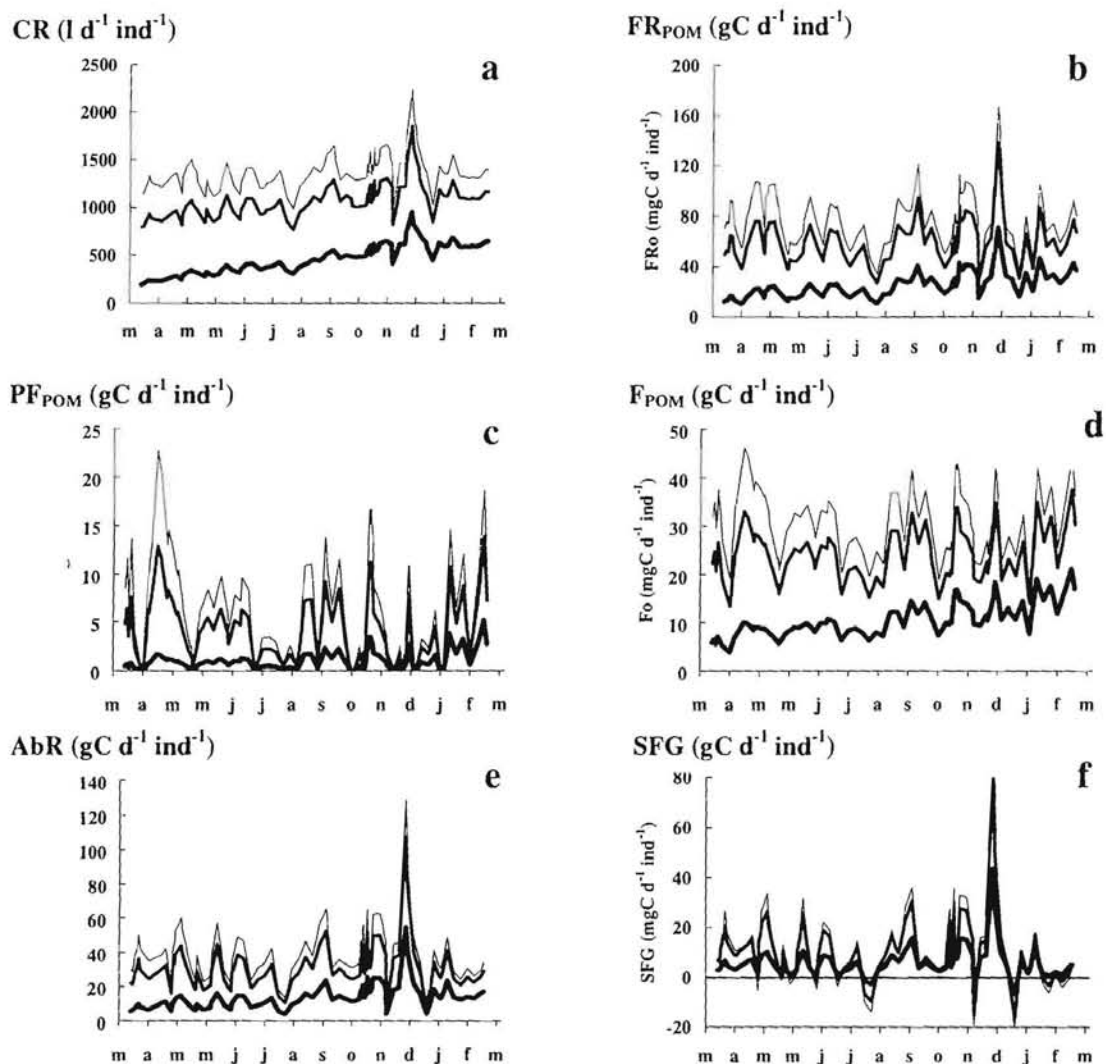


Figure 6 : Annual evolution of the main feeding processes and the scope for growth of *Pinctada margaritifera* for each of the three age-group of pearl oyster (age-group 1 year : thick line ; age-group 2 years : normal line ; age-group 3 years : fine line).

Two *a posteriori* functions were calculated from the model : the Organic Rejection Efficiency (ORE) and the Absorption Efficiency (AE). Their variation according to W, PIM, POM and OC (seston organic content, %) yielded many interesting results. AE was not all related to W, but was clearly related to PIM concentration in water and totally independent from POM concentration (Figure 7a, 7c and 7e). Therefore, when PIM increased, AE decreased. A better relation is obtained between AE and OC (Figure 7e) : AE increased asymptotically from 30 % to 75% when OC increased respectively from 45% to 70%. On the other side, organic Rejection Efficiency (ORE) showed relationship with W since larger oysters exhibited a higher rejection efficiency (Figure 7b). Increasing in ORE was mainly related to PIM

concentration, whereas relation with POM concentration was lower (Figure 7d). Rejection efficiency was nearly null when PIM was $< 0.2 \text{ mg l}^{-1}$ (PF threshold) and increased roughly from 10% for younger individuals to 30 % for the largest ones when PIM concentration reached 0.6 mg l^{-1} . Correlation with OC is also well-demonstrated (Figure 7f).

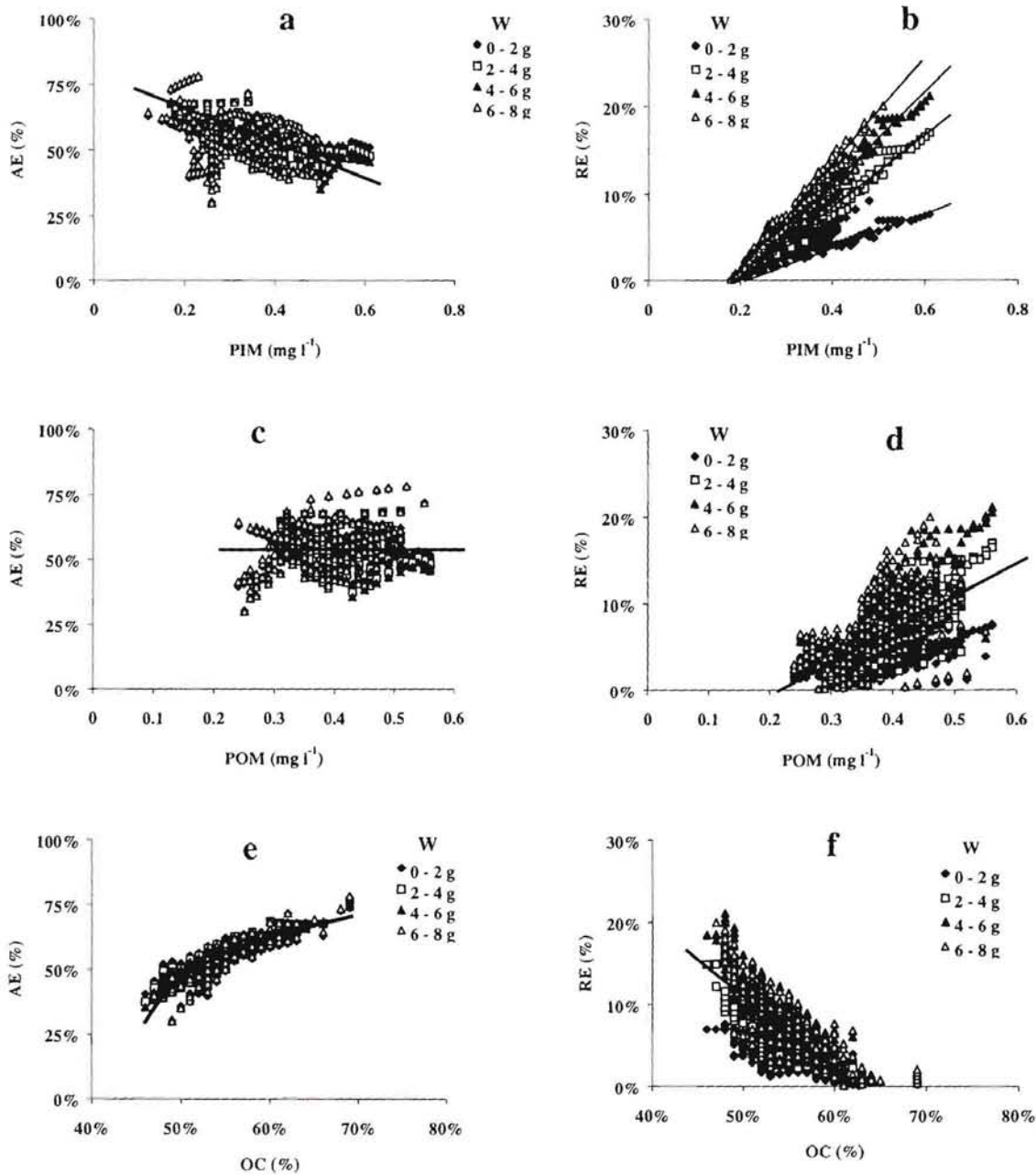


Figure 7: Absorption efficiency (AE, %) and Organic rejection efficiency (ORE, %) according to W, PIM, POM and OC of seston. AE and ORE were calculated by the model.

Carbon budget

The total carbon budget for each of the three age-classes pearl oysters is presented on Figure 8. The total carbon consumed in one year (March 1997-March 1998), which was necessary to explain observed annual growth in each age-class, was respectively equal to 9.3, 21.7 and 27.7 g C ind⁻¹ y⁻¹. More than 40% of the total consumed carbon returned to the ecosystem within biodeposits mainly constituted of faeces. The absorption/consumption ratio was roughly equal to 51-52 %. During respiration processes, pearl oysters lost from 31 % to 37 % of the carbon consumed ration according to the age. Carbon losses due to excretion (urea, amino-acids...) were insignificant (less than 1% of the total consumed carbon). Then, the remaining carbon, between 23 % and 14 % according to the age, is incorporated into growth and reproduction. Shell growth represented the main production for pearl oysters with respectively 13 %, 9 % and 6 % of the total consumed carbon for age class 1, 2 and 3, whereas reproductive output increased according to the age from 1 % to 4 % of the total carbon consumed. The remaining carbon (between 9 % and 4 %) was incorporated in soma.

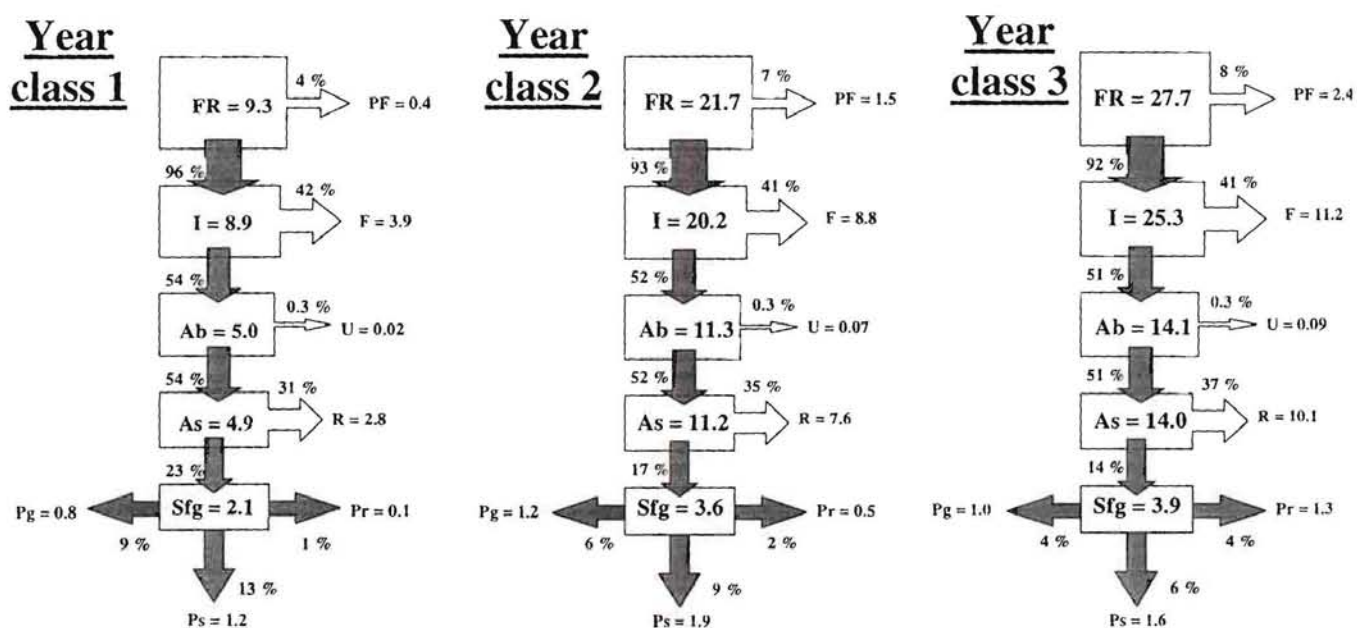


Figure 8 : Carbon budget (g C ind⁻¹ year⁻¹) for three age groups of *Pinctada margaritifera* in Takapoto lagoon between March 1997 and March 1998. Percentage were calculated from the total carbon consumed.

Productions

Two productions were more attentively analysed because of their interest for pearl oyster farming : (1) gonadic production for spawning and spat collection, and (2) shell production for rate of nacreous deposition on shell and nucleus.

Simulated annual evolution of the gonad compartment, *i.e.* gametes and storage, was presented on Figure 4C. In age-class 1, gametes and storage total dry weight increased during the year (acquisition of maturity) and a hypothetically spawning occurred in January 1998. In age-class 2, a large increase was observed during the first 6 months. Then, a first spawning occurred in October, and a successive one in January. In age-class 3, a first spawning was simulated in May, and three successive spawning occurred respectively in October, in December and in January. Model simulated no spawning during winter season. Furthermore during this last season, a decrease in gonadic weight is predicted by the model. It appeared from model simulation that spat collection would be better in summer (at the beginning or at the end).

The intensity (production of gametes, Pr) of each spawning was calculated by the model (Table 5). Pr was proportional to the dry tissue weight of pearl oyster, W_{Tissue} (g), according to linear equation :

$$\text{Pr (g)} = 0.086 W_{\text{Tissue}} \text{ (R}^2=0.99, n=7, p<0.001\text{)}$$

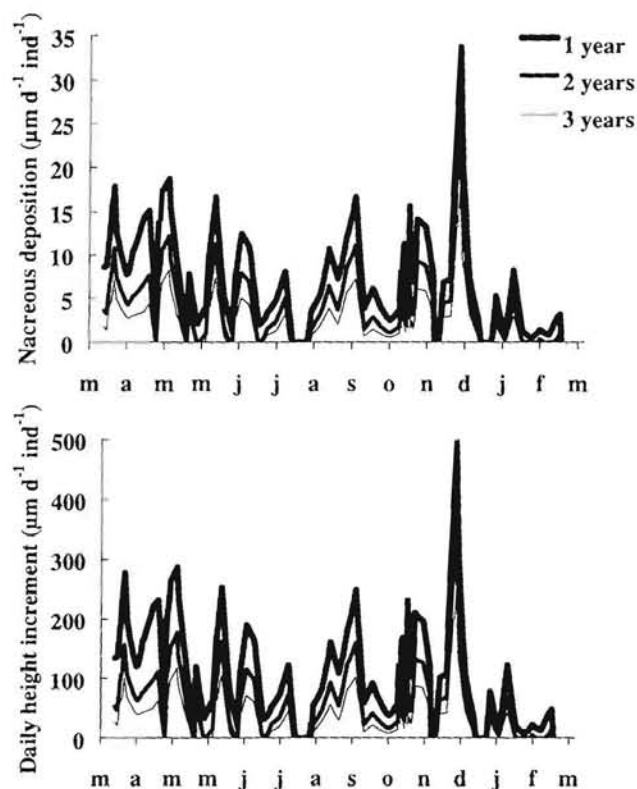
A pearl oyster spawned in mean 100-200 mg in its second years, and more than 700 mg in its fourth year. Spawning in 1 year-old pearl oyster seemed to be insignificant.

Table 5 : Date and intensity (Pr, mg) of the spawning given by the model according to the age and to the tissue weight (W_{Tissue}) of pearl oyster in the 1997-98 period in Takapoto lagoon.

Age of pearl oyster	Date of spawning	Pr (mg)	W (g)
1	07/01/98	172	2.2
2	20/10/97	453	5.1
2	30/12/97	545	6.2
3	10/05/97	545	6.5
3	02/10/97	629	7.4
3	29/11/97	671	7.8
3	27/12/97	705	8.2

Shell formation (nacreous deposition and shell height increasing) was also simulated by the model. Figure 9 showed that nacreous deposition and shell height increment varied according to food annual variations, but also according to the age of pearl oyster. The mean daily nacreous deposition was equal in mean to $7.1 \mu\text{m d}^{-1} \text{ ind}^{-1}$ for a pearl oyster of age class 1. This value decreased to only $2.5 \mu\text{m d}^{-1} \text{ ind}^{-1}$ for pearl oysters of year class 3.

Figure 9 : Simulated annual evolution of the rate of nacreous deposition and the daily increment in shell height ($\mu\text{m d}^{-1} \text{ ind}^{-1}$) in the three age-classes of pearl oyster.



Since a pearl must have a layer of nacre of at least 1 mm to be marketable, time to produce a pearl estimated by the model was roughly equal to 16 months in a 3 years-old pearl oyster. This time would be interestingly reduced in younger animals (Table 6).

Table 6 : Daily mean of nacreous deposition rate ($\mu\text{m d}^{-1} \text{ ind}^{-1}$) on shell (or nucleus) and estimated time for pearl formation according to the age of pearl oyster in Takapoto lagoon.

Age of pearl oyster (Years)	Daily nacreous deposition ($\mu\text{m d}^{-1} \text{ ind}^{-1}$)	Estimated time for pearl formation (month)
1 - 2	7.1	6
2 - 3	4.0	10
3 - 4	2.5	16

Food supply and POM depletion

Since concentration of POM is generally low (*i.e.* never in excess for *P. margaritifera*), a slight decrease would have a great impact on the growth and the reproduction of pearl oysters. We tested the effect of POM decreasing on tissue growth. Figure 10A showed that the decrease in tissue, gonad and shell weight become significant (>20 %) if level in POM is 20 % lower during one year. For > 30% POM reduction around the bivalve, the decrease in tissue and gonad weight is very important (>50 %). Decrease in shell weight is less important since shell is assumed to not be resorbed.

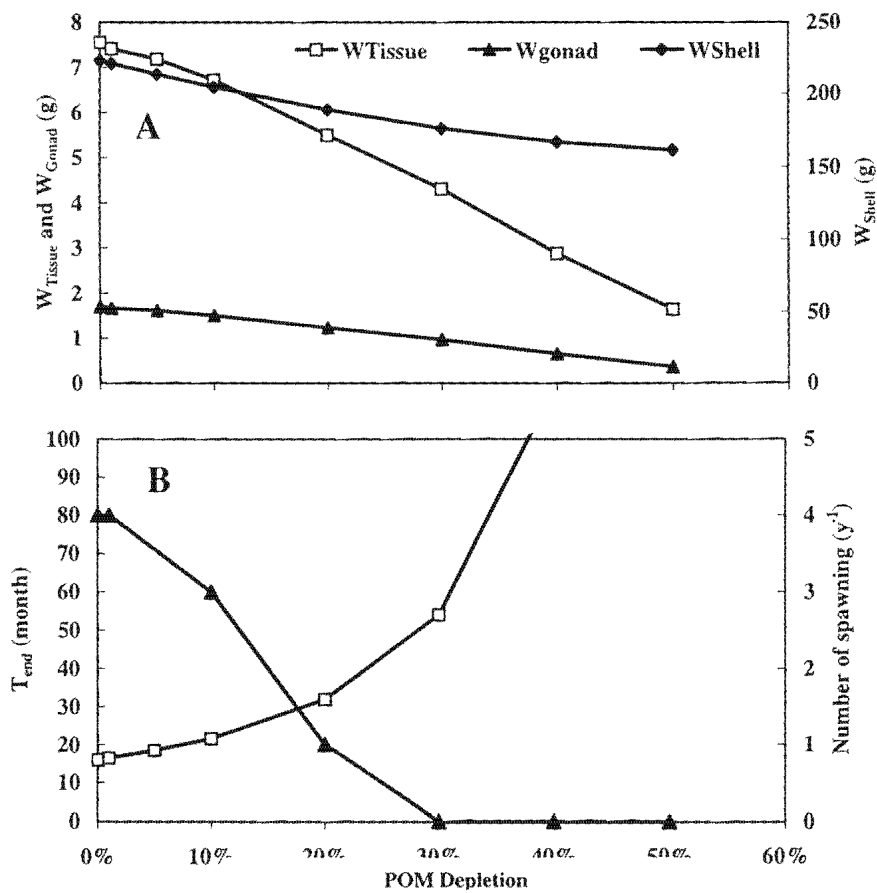


Figure 10 : A : Effect of 1-year-POM depletion on final weight of shell, tissue and gonad for age-class 3 pearl oyster; B : Effect of 1-year-POM depletion on the time necessary to achieve a pearl (T_{End} , \square) and on the number of spawning events in one year (\blacktriangle) for age-class 3 pearl oyster.

Such a POM reduction was also tested on the time to produce a marketable pearl (t_{end} , month) and on the number of spawning (N_{spawn}) by year for a 3-age class pearl oyster (Figure 10B). Both variables showed a high dependence to POM decrease. When POM reduction is equal to 10 %, the number of spawning becomes equal to 3 y^{-1} and time for pearl formation increases to 22 month (initial values were respectively equal to 4 y^{-1} and 16 months). For > 20% POM decrease, t_{end} reaches roughly 30 months and increases dramatically afterwards, while N_{spawn} becomes equal to 1 y^{-1} for 20 % POM reduction and null after. Then, a reduction of 20 % of POM around the bivalve during a long period seems to be a limit which would not be exceeded.

There are several factors which may cause such a POM-reduction. Among these factors, filtration activity of dense aggregations of bivalves is well-known to locally deplete seston, especially when water currents are low, pumping rates of bivalves are high and food supply is limited. Since culture of pearl oyster in lagoon environment meet generally the three conditions, we tested here the cross-effect of both density in culture system and flow velocity on food depletion. Culture system was supposed to be long-lines, and flow direction was preliminary set perpendicular to long lines. In those cases, POM depletion is mainly insignificant (< 20 %) if flow velocity is above 1 cm s⁻¹. On the other side, for flow velocity < 0.1 cm s⁻¹, POM depletion becomes generally high (> 60%). For flow velocity comprised between 0.1 cm s⁻¹ and 1 cm s⁻¹, various cases are encountered according to the number of long-lines and the linear density (see Figure 11).

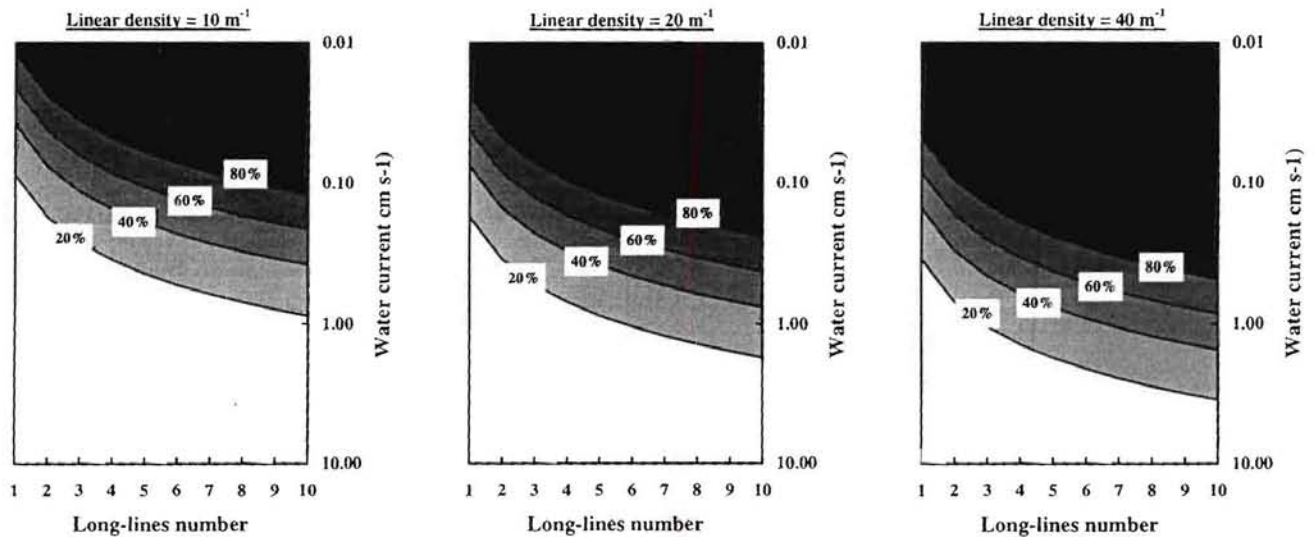


Figure 11 : POM depletion according to the number of successive long-lines, the flow velocity and the linear density in each line. Areas in grey and black represent conditions for which POM depletion is assumed to have negative effects on growth, reproduction and pearl formation.

DISCUSSION

Model validation

This growth model presents the advantages of integrating all the existing knowledge acquired on *Pinctada margaritifera* physiology in Takapoto atoll or in laboratory experiment. Agreement between simulations and observations tend to demonstrate that (1) the input data were well-selected ; (2) the main physiological functions governing the bivalve were well-understood, and (3) parameters estimation errors were presumably low.

Firstly, this model demonstrated that POM > 2 μm (micro-algae, protozoan, micro-zooplankton and detritus) in suspension in Takapoto lagoon water was sufficient to explain observed growth rate. Picoplankton (<2 μm , *e.g.* picoeukaryotes, cyanobacteria, bacteria and picodetritus) played directly an insignificant role in the pearl oyster diet, but ingested by higher trophic levels (*i.e.* protozoan and micro-zooplankton) or incorporated with colloids in large structures (marine snow or aggregates), they may indirectly constitute a determinant variable in the pearl oyster growth.

Secondly, model validated and confirmed all our knowledge and assumptions on the physiology of *Pinctada margaritifera* in its Polynesian lagoon environment. Clearance activity of *P. margaritifera* appeared to be very high : simulated daily mean calculated over a period of one year was roughly equal to 1500 l d^{-1} for adult oysters. This value is in total agreement with previous laboratory or field observations (Yukuhira *et al.*, 1998a ; Pouvreau *et al.*, 1998a and b ; Pouvreau *et al.*, 1999) and confirms Jorgensen assumption (1990) that the capacity for water processing in bivalves is an adaptation to the concentrations of suspended food. Clearance activity was negatively related to PIM and positively related to POM concentration in the seston range commonly observed in Polynesian lagoon water *i.e.* TPM comprised between 0.6 and 1.3 mg l^{-1} . It is reasonable to assume that under higher TPM (so higher PIM), the clearance capacity of *Pinctada margaritifera* would decrease. Yukuhira *et al.* (1998b) have shown that *P. margaritifera* reduces its clearance activity as seston load increases, but these authors fed pearl oysters with algae diet under laboratory conditions and feeding behaviour in natural habitats may be different. Since various atolls (>80) existed in Polynesian archipelago, various TPM concentrations may be encountered, and it would be interesting to study *in situ* variations of *Pinctada* pumping and clearance rate for larger TPM range, in order to apply *Pinctada* growth model in other atoll lagoon. Losses of organic matter as PF was low in *Pinctada margaritifera* since it represented less than 10 % of the carbon

retained on gill. Nevertheless, TPM concentrations showed direct effects on pseudofaeces productions, so that PF production would be further analysed under a wider range of natural seston load in order to test the ability of pearl oyster to live in more turbid waters as those encountered in lagoon of high island of Polynesia (Tahiti, Moorea, Huahine...). In this respect, Yukuhira *et al.* (1998b) gave some precious information, but their study, performed under laboratory conditions, dealt with algae diet which were never encountered in the natural habitats of pearl oysters. Hawkins *et al.* (1998b) but also Ward and MacDonald (1996) showed that *Pinctada* sp. seem to have a low organic selection efficiency (around 20%). Using the same calculation (see Iglesias *et al.* 1992), selection efficiency calculated in this study would be higher (around 60%). This tend to show that under low seston load, *Pinctada margaritifera*, is able to preferentially ingest rich in organic particles rejecting rich in mineral particles in the pseudofaeces. This conclusion which is different from those given by Hawkins *et al.* (1998b) and Ward and MacDonald (1996) need to be verified by specific experiment. Losses as faeces was most important that PF losses. Efficiency of a bivalve to absorb organic matter is often measured trough absorption efficiency, AE. AE was calculated from the model, and therefore constituted not an input as it is the case in numerous models but was really an output depending on various factors (especially PIM and POM). Simulations showed that AE varied between 35 % to 70 % according to organic content (OC, %) of the potential food. Relationship between AE and OC of the ingested ration have been widely described (*e.g.* Hawkins *et al.*, 1998a and 1998b; MacDonald *et al.*, 1998; Bayne *et al.*, 1987 ; Cranford *et al.*, 1998 for the most recent studies).

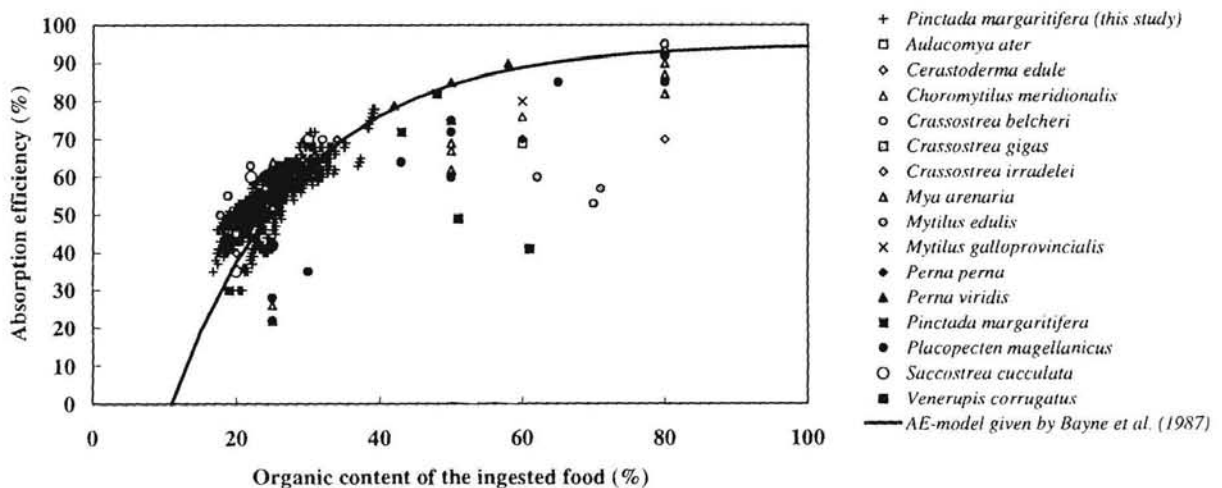


Figure 12 : Review on absorption efficiency in relation to organic content in the ingested ration for 16 species of bivalves. Only low seston load conditions were kept. Values came from : Van Erkom Scurink and Griffiths (1992) ; Iglesias *et al.* (1996) ; Hawkins *et al.* (1998a, 1998b) ; MacDonald *et al.* (1998); Cranford and Hargrave (1994) ; Cranford *et al.* (1998) ; Stenton-Dozey and Brown (1994) and this work.. Thick line : model obtained by applying general equation given by Bayne *et al.* (1987) on data obtained on *P. margaritifera* by Hawkins *et al.* (1998b) ($AE = 95.11 (\pm 0.05 \text{ SE}) [1 - e^{-5.59 (\pm 1.58 \text{ SE}) (OC/100 - 0.11 (\pm 0.03 \text{ SE})^2}]$), $r^2=0.96$, $p<0.001$).

The great part of these works have used the same method (Conover's ash ratio method, 1966). Generally, AE shows a fast increase with increasing of OC independently of the species (Figure 12) and follows the exponential equation, *i.e.* $AE = a (1 - e^{-b (OC_{ING} - c)})$, developed by Bayne *et al.* (1987). Our model results fit totally with this previous results, but also with data obtained by Hawkins *et al.* (1998b) on *Pinctada margaritifera* in a other system. AE is generally independent of body size as reflected the exponent value of the weight allometric relationship which is generally close to zero (Winter, 1976 ; Navarro and Winter, 1982). Results of our model was also very consistent with this general findings.

Excretion was insignificant in the carbon budget (less than 1 %) as it is often the cases in bivalves (see review in Table 7). On the other side, respiration term played a significant role, *i.e.* more than 30 % of the total consumed carbon and increased with the age of oyster.

Table 7 : Review on energy budget of marine molluscs. Values correspond to adult individuals (2 years old) or to mean of several cohorts. Calculations were made on a carbon or energy basis. * indicates that value is the sum of Pr, Pg and Ps.

Species (bivalves and gastropods)	PF+F	U	As	R	Pr	Pg	Ps	References
Gastropods								
<i>Haliotis tuberculata</i>	21.0	0.6	78.4	31.1	5.3	12.0	30.0	Peck <i>et al.</i> (1987)
<i>Patella vulgata</i>	59.0	-	41.0	31.0	5.3	12.0	30.0	Wright and Hartnoll (1981)
<i>Crepidula fornicata</i>	45.0	-	55.0	48.0	1.6	4.6	0.8	Deslous-Paoli <i>et al.</i> (1983)
Bivalves								
<i>Mercenaria mercenaria</i>	58.7	12.4	28.9	18.6	4.7	5.6	-	Hibbert (1997)
<i>Venerupis corrugatus</i>	55.2	0.1	44.8	23.4	21.0 *		-	Stenton-Dozey and Brown (1994)
<i>Scrobicularia plana</i>	39.3	-	60.6	41.9	6.0	12.7	-	Hugues (1970)
<i>Mytilus edulis</i>	47.5	-	52.5	46.0	-	4.5	2.0	Boromthanasarat (1986)
"	30.0	-	-	57.0	-	-	-	Sukhotin (1992)
<i>Mytilus chilensis</i>	38.2	2.1	61.8	25.9	-	-	-	Navarro and Winter (1982)
<i>Patinopecten yessoensis</i>	34.6	-	65.4	43.6	4.9	21.8	-	Fuji and Hashizume (1974)
<i>Crassostrea gigas</i>	73.8	-	26.2	21.2	0.9	2.8	1.4	Deslous-Paoli and Heral (1984)
"	62.6	-	37.4	-	-	-	-	Soletchnik <i>et al.</i> (1996)
<i>Ostrea edulis</i>	30.7	-	69.3	29.0	5.5	6.4	-	Rodhouse (1979)
<i>Pinctada maxima</i>	42.5	1.8	57.5	17.2	38.3 *		-	Yukuhira <i>et al.</i> (1998)
<i>Pinctada margaritifera</i>	49.0	1.7	51.0	19.7	29.4 *		-	"
"	39.0	2.0	59.0	35.0	4.0	6.0	9.0	Pouvreau <i>et al.</i> (1998)
"	48.0	0.3	52.0	35.0	2.0	6.0	9.0	This study
Global mean	45.5	2.6	52.6	32.7	4.0	8.6	11.7	

When comparing all the terms of the carbon budget obtained from this model to those commonly found in literature (see review in Table 7), model results were in total agreement with existing knowledge on that subject obtained on other bivalves or gastropods species.

Model uncertainty

Despite the apparent satisfying reliability of *Pinctada* growth model, some differences still remained between the model and the observed data and may reasonably be explained by several factors which were disregarded.

The first set of disregarded factors was associated with approximation in food sources and composition, the second was probably due to simplification in physiological processes.

Food sources

This *Pinctada* model attempts to incorporate, with a variable efficiency, all kind of particles (living cells and detrital matter) which are encountered in the atoll lagoon mid-waters. The principle of partitioning organic particles in various compartments according to their size and their trophic position was twofold : (1) pearl oysters differentially retains particles according to their size, so that POM cannot be totally incorporated as food for this bivalve; (2) linking pearl oyster growth sub-model with trophic web model would be easier in further works.

Although a wide review has been made to ensure an accurate estimation of the taxinomic composition of the POM, the reality of suspended particles would be much more complex since : (1) aggregates dynamic was not taken into account and (2) food web was supposed to be always in equilibrium.

Less is known about aggregates especially in lagoon environment, but these particles are generally embedded in mucus to constitute large and fragile structure called « marine snow » (Johannes, 1967 ; Marshall, 1968; Coles and Strathmann, 1973). Since size of marine snow is generally higher than 1 μm , it would be retained on pearl oyster gill with a high efficiency. But since these structures are fragile, it is difficult to make any assumption. Further field experiments would be focused on aggregates, and their role in the pearl oyster diet but also in the trophic web.

The second hypothesis, underlying the model inputs, was that food web was in equilibrium, so that contribution of each compartment to the total POM-biomass was roughly constant all around the year. Although this assumption was also the basis of the food web model proposed by Niquil *et al.* (1998) and although seasonal variations are weak in this environment, further field experiments with an appropriate large sampling scheme should be engaged. Such results would be very useful to an ecosystem modelling aim.

Physiological processes

Utilisation of food sources and translation to bivalve tissue involved several steps which were successively simplified to be modelled. These simplifications may have violated some biological features, but simplifications are always necessary to ensure application of the model.

Sensitivity analysis showed that two functions were highly influent on the model : clearance rate and reproductive allocation. If CR was widely estimated (several methods, 200 individuals measured *in situ*, various seston load), reproductive effort was only investigated one time during laboratory experiment. If obtained results were in total agreement with previous study performed on other bivalves, further works would be useful to reinforce the model.

An other source of uncertainty was related to the fact that the temperature effect was assumed to be insignificant. Nevertheless, temperature is commonly incorporated in clearance activity or respiration rate in temperate bivalves (*e.g.* Bougrier *et al.*, 1995 ; Haure *et al.*, 1998). During 1997-98, water temperature varied between 25.5°C and 31.5°C in Takapoto lagoon. This range of variations was more important than in previous years, and may be related to 1997-98 El Niño event. With an amplitude of 6°C, temperature may presumably have a little effect on physiological processes.

Model predictions

This first growth model proposed for cultivated pearl oyster gave information in term of pearl farming management and carrying capacity.

Spat collection

Temperature was commonly assumed as a determinant factors in maturation and spawning. Our model underlies that, in tropical environment, POM must be considered as the main determinant factor. If temperature variations may act as a trigger in spawning, POM allows or not maturation. In winter (June-September), spawning but also spat collection are generally not observed (Brie and Cabral, pers. comm). Our model explains completely such observations by the fact that POM supplies are sufficient during winter months to ensure somatic growth, but insufficient to permit rapid gametogenesis. On the other side, peaks in spat collection are observed several times between November and May, underlying that several spawning events may occur in the same season (Brie and Cabral, pers. comm), as the prediction of our model (4 simulated spawning in adult oysters between October and May). Then, it appeared that this model would be used as a tools to predict peak in spat collection since date to set a collector is often questioning for pearl farmers. Nevertheless, further validation of our model would be necessary, since gonad development was highly sensitive to several factors.

Pearl formation

The model assumes that rate in nacreous deposition is the same on shell or on implanted nucleus. Such assumption is clearly confirmed since time to produce a marketable pearl simulated by the model was roughly the same as the time commonly observed in field (*i.e.* 16-18 months). Furthermore, daily increment of nacreous deposition are in total agreement of those found experimentally by Caseiro (1993). Consequently, simulation concerning pearl formation could be considered as reliable. In this respect, a main result of the model need to be highlighted : rate of nacreous deposition is faster in young oyster. In young oysters, *i.e.* < 2 years old, reproductive effort is low, so that nearly all the scope for growth is devoted to somatic and shell tissue. If these young oysters were able to be nuclei-implanted, time to produce a marketable pearl would be interestingly reduced. But as a general case, young pearl oysters are too small to be easily implanted without damage. So, a compromise would be

found between pearl oyster large enough to be implanted, but not too old to have a low ER : two-years-old pearl oyster, *i.e.* 80 mm in height, would be the best compromise.

In that respect, sterile pearl oysters (*e.g.* triploid individual) would be full of interest since generally nearly all their scope for growth is devoted to somatic tissue and shell building. To our knowledge, no work has been performed in that way in pearl farming.

Carrying capacity

Carrying capacity can be approached at a local scale, *i.e.* density on long-lines and problem of food depletion, or/and at a global scale, *i.e.* total biomass in the whole lagoon and problem of overstocking.

Reasoning at a local scale, model simulations showed that under low current conditions ($< 1 \text{ cm s}^{-1}$), POM depletion might occur. If such conditions should remain for several weeks, a decrease of the growth would outcome, especially in area where long-lines are dense. Rougerie (1979) measured effectively currents from 10 to less than 1 cm s^{-1} according to depth and wind conditions, so POM-depletion may presumably occur. We have no other field data to support such results, but they will be checked in further field works.

Reasoning at a global scale, calculation of the total clearance time associated with primary production time (B/P, in days) would be a good indicator of occasional excess in stocks of bivalves. The clearance time (CT, in days) is defined as “the time that is theoretically needed for the total bivalve filter feeder biomass within an ecosystem to filter particles from a volume of water equivalent to the total system volume” (Dame and Prins, 1998). Using the growth model to estimate the annual mean consumption of *P. margaritifera*, CT was calculated for cultivated pearl oysters but also for natural pearl oysters (Table 8) and extrapolated for other suspension feeding bivalves known in Takapoto lagoon assuming that cultivated pearl oyster and sessile bivalves feed with the same rate and on the same pool of material (*i.e.* suspended matter). If only cultivated pearl oysters were taken into account, the CT was very high, *i.e.* more than 1000 days, in comparison with primary production time (approx. 1 day). In that respect, cultivated pearl oysters would play an insignificant role in the global lagoon ecosystem. On the other side, if all the bivalves having the same retention spectrum, *i.e.* *Pinctada margaritifera*, *Pinctada maculata*, and *Chama iostoma* (see Addessi, 1997b), are taken into consideration, CT decreased to roughly 6 days, whereas production time is approx. equal to 1 day.

Table 8 : Clearance time (days) for each population of suspension-feeding bivalves encountered in the lagoon of Takapoto.

	Population of bivalves	Stock of bivalves (10 ⁶ ind.)	Mean dry tissue weight (g ind ⁻¹)	Individual Consumption (mg C d ⁻¹ ind ⁻¹)	Total Consumption (mT C d ⁻¹)	Total POC in water (5) (mT C)	POC available for bivalves (6) (mT C)	Clearance Time (days)
Stocks on system culture	<i>Cultivated pearl oyster</i>	2 ⁽¹⁾			0.07	376	135	1880
	Class year 1	0.9	1.0	20	0.02			
	Class year 2	0.4	4.0	60	0.02			
	Class year 3	0.4	6.0	75	0.03			
	<i>Associated trophic competitors</i>	(10) ⁽²⁾	0.5	13	0.13	376	135	1041
Natural stocks on bottom	<i>Natural pearl oyster</i>	4 ⁽³⁾	3.0	42	0.17	376	135	810
	<i>Potential trophic competitors</i>							
	<i>Arca ventricosa</i>	635 ⁽⁴⁾	2.0	32	20.2	376	135	7
	<i>Pinctada maculata</i>	31 ⁽⁴⁾	0.5	13	0.4	376	135	347
	<i>Chama iostoma</i>	53 ⁽⁴⁾	1.5	26	1.4	376	135	97
	Total				22.4	376	135	6

¹ Gaby Haumani (pers. comm.)² Assuming a ratio 1/10 between pearl oysters on spat collectors and *P. maculata*³ Zanini (1995)⁴ Adressi (1997)⁵ Calculated using mean value of POC given in this study⁶ Calculated using retention efficiency spectrum of bivalves and taxonomic composition of POC

In this respect, this lagoon environment ranges in fast systems (short turnover times) according to Dame and Prins (1998), and fit well with their assumptions that fast system are generally smaller with denser populations of bivalves. This system differs strongly from Marennes-Oléron Bay (see Héral, 1988), South San Francisco bay or North Inlet where suspension feeders population are dominated by harvested bivalves, which act strongly on the system. In Takapoto lagoon, and presumably other Polynesian lagoon, suspension feeders are dominated by natural bivalves which play the major role on the system. From now, a global (and strongly simplified) vision of the trophic food web in a cultivated ecosystem as Takapoto lagoon can be proposed (Figure 13). This preliminary schema exhibits the same conclusion as previously, i.e. the insignificant role of the cultivated population in the whole system. Thus, concerning pearl farming management, it is concluded that the exploited stock could be increase without any damage since long-lines systems are spaced out as better as possible.

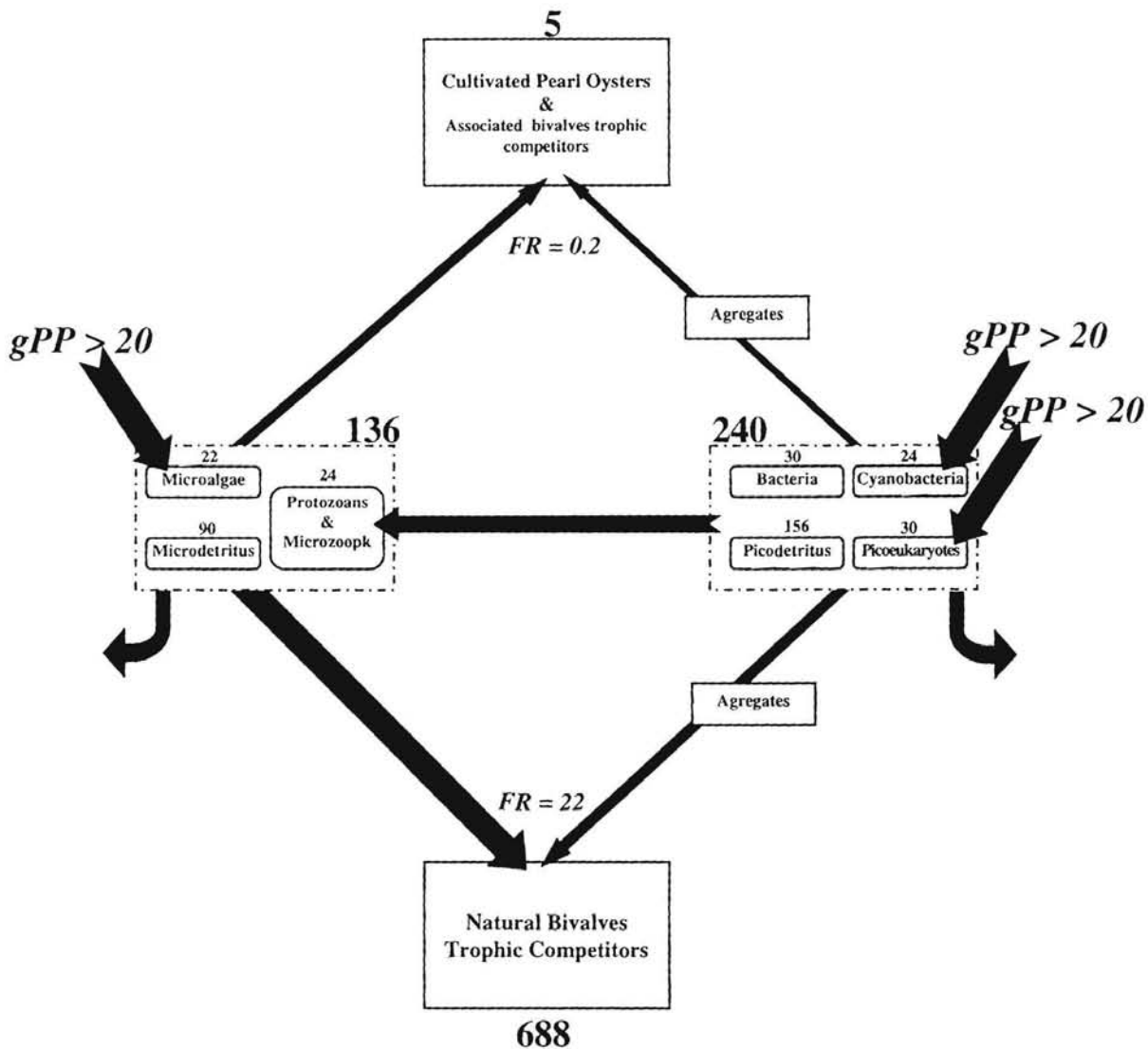


Figure 13 : Conceptual design of the trophic relationship in the pelagic web around cultivated pearl oysters. Biomass are expressed in metric ton of carbon for the whole lagoon (TC), Flux i.e. gross primary production, gPP and bivalve filtration rate, FR (in italics character) are expressed in TC d⁻¹.

CONCLUSION

Simulation of growth and reproduction of an individual pearl oyster under natural food over a period covering a complete rearing cycle gave realistic results. Thus, the model can be used as a useful tool in predicting growth, spawning event and pearl formation. Nevertheless, validation of this model in other lagoons devoted to pearl culture would be necessary.

This model gives first indications on the carrying capacity at a local and global scale. Further works will focus on the interaction (*i.e.* feedback) between pearl oysters and pelagic food web in a more complex trophic web model. Validation of the density effect on food depletion around long-lines would also be necessary.



CONCLUSION GÉNÉRALE

ET PERSPECTIVES

LA RELATION NACRE - MILIEU

Les lagons d'atoll de Polynésie et plus particulièrement l'atoll de Takapoto sont connus pour leur eaux homogènes et relativement pauvres. Cette étude a permis, en outre, de montrer que contrairement aux milieux tempérés, les variations temporelles des milieux lagunaires sont plutôt de l'ordre de la journée voire de la semaine. Ainsi, même si certains paramètres hydrobiologiques montrent des tendances saisonnières (par exemple la température de l'eau), les fluctuations météorologiques de court terme (et notamment le vent) expliquent une part importante de la variabilité observée. Somme toute assez faible, l'amplitude des variations autorise donc les raisonnements basés sur la moyenne.

Les différents suivis annuels analysés dans ce travail indiquent que globalement la matière en suspension dans les eaux du lagon de Takapoto est peu concentrée, de l'ordre de 1 mg l^{-1} , et se compose pour moitié (en masse) de particules minérales (PIM) principalement calcaires. Une synthèse bibliographique approfondie montre aussi que la fraction organique (POM) se compose essentiellement de détritits (plus de 60 % du carbone organique total) et est dominée par des particules de petites tailles ($< 2 \mu\text{m}$), dont les bactéries, les cyanobactéries, et les pico-eucaryotes. La fraction vivante supérieure à $2 \mu\text{m}$ (micro-algues, protozoaires et micro-zooplancton) ne représente qu'un peu plus de 10 % de la matière organique particulaire totale. Pourtant dans ce milieu, à priori peu favorable aux suspensivores, prospèrent différentes espèces de bivalves, dont l'huître perlière.

Afin de résoudre ce paradoxe, l'ensemble des processus nutritionnels étudiés ici et au cours de travaux antérieurs ont été intégrés dans un modèle analytique de croissance. Ce modèle simule, de façon satisfaisante, les croissances observées, ce qui valide ainsi l'ensemble des connaissances acquises jusqu'à lors sur la physiologie de l'huître perlière et ses relations trophiques avec le milieu.

Ainsi, si certains bivalves, comme le bénitier, ont développé une symbiose avec une algue pour satisfaire leurs besoins journaliers, l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*, a adopté une stratégie trophique complètement différente pour grandir rapidement dans ces milieux pauvres : notre étude a en effet montré que ses taux de filtration sont décuplés par rapport à la plupart des autres bivalves étudiés. Ainsi, une huître perlière de 2 ans filtre environ 1500 litres

d'eau par jour, dont elle extrait, avec une efficacité supérieure à 60 %, les particules supérieures à 2 µm, i.e. détritiques mais aussi micro-algues et protozoaires. En outre, cette Pteriidae n'est pas capable de retenir efficacement le pico-plancton malgré sa relative abondance. Cette conclusion est actuellement confirmée par de très récents travaux (Yukihira et al., 1999; Dupuy et al., 1999; Pascale Loret, comm. pers.).

Le reste de sa physiologie de nutrition est apparue, par contre, très classique. Elle est capable de produire des pseudofèces particulièrement riches en particules minérales comme la plupart des bivalves. Par contre le seuil de production de ces pseudofèces est particulièrement bas (<0.2 mg l⁻¹). L'absorption intestinale présente des valeurs couramment mesurées chez les bivalves, en moyenne 55 %, et varie entre 35 % et 80 % en fonction de la fraction en minéral du contenu intestinal.

C'est à nouveau au niveau de la reproduction, que l'huître perlière a démontré une adaptation intéressante à son milieu. En effet, en l'absence de saisonnalité forçante dans les paramètres hydrobiologiques lagunaires, l'huître perlière mature et pond pratiquement tout au long de l'année. Les quantités perdues à chaque ponte sont apparues faibles par rapport aux bivalves des régions tempérées (seulement 10 % du poids de chair sèche est émis à chaque ponte), mais le nombre annuel de pontes est élevé (4 chez les individus adultes). Si une brusque variation de la température peut éventuellement déclencher la ponte, ce paramètre ne présente pratiquement aucune influence sur la maturation. Cette dernière est par contre directement reliée à la matière organique particulaire disponible. Un déficit de cette matière pendant quelques semaines suffit à ralentir voire interdire toute maturation, puisque l'huître ne constitue pas ou peu de réserve. Cette stratégie de reproduction, qualifiée d'opportuniste, a été simulée de façon assez satisfaisante par le modèle.

LA PERLICULTURE DANS L'ÉCOSYSTÈME LAGONAIRE

La qualité de notre modèle de croissance autorise en partie et avec précaution son utilisation à des fins de prédictions et de gestions. Ainsi, il est apparu que, l'impact des huîtres perlières en élevage est somme toute très restreint à l'échelle du lagon : un stock en élevage d'un peu plus d'environ 2 millions d'individus met plus de 1000 jours pour filtrer l'intégralité de la matière particulaire accessible du lagon. Cet impact de la filtration est négligeable si on le compare à la rapidité de reproduction des biomasses par la production primaire dans ces milieux (de l'ordre de la journée). Cependant si l'on considère les organismes compétiteurs (*Pinctada maculata*, mais aussi les épibiontes) liés aux structures d'élevage, ce chiffre peut s'abaisser à quelques centaines de jours, voire quelques jours si l'ensemble des populations de bivalves recensés à Takapoto est pris en compte. Ainsi ce raisonnement nous autorise à penser qu'une augmentation des stocks en élevage d'un facteur 2 sera sans impact sur le milieu, si les structures d'élevage ne favorisent pas le développement d'autres compétiteurs.

Le modèle a aussi permis de tester l'effet de la densité dans les élevages. Si ses résultats nécessitent des validations de terrains, il est cependant apparu que des problèmes de déplétion locale de nourriture peuvent occasionnellement apparaître quand les courants lagonaires sont faibles ($< 1 \text{ cm s}^{-1}$), et ce d'autant plus rapidement que les densités en élevage sont élevées. Ainsi il convient d'espacer au mieux les lignes d'élevage dans la concession et d'éviter des lignes trop chargées. Des zones « bien renouvelées » semblent donc idéales.

La réduction de nourriture que peut engendrer les sur-densités locales a semblé avoir des répercussions directes sur la perle, en augmentant de façon exponentielle le temps nécessaire pour déposer une couche de nacre suffisante sur le nucleus. **Si le modèle mérite des validations sur cet aspect**, il semble néanmoins être fiable, puisqu'il prédit des temps pour la formation de la perle complètement réalistes (i.e. > 16 mois). Dans le même esprit, un résultat marquant du modèle mérite aussi d'être rappelé. Il est apparu, **d'après les simulations**, que le dépôt journalier de nacre sur la coquille, mais aussi sur la perle, décroît avec l'âge de l'huître en raison de l'investissement croissant consacré à la reproduction. En d'autres termes, une huître stérile devrait présenter des dépôts journaliers de nacre beaucoup plus importants, réduisant ainsi le temps de formation d'une perle. Si la qualité finale de la perle obtenue n'en

est pas affectée, l'élevage d'individus triploïdes pourrait donc vraisemblablement devenir très intéressant. Avant toute conclusion hâtive, des expérimentations ciblées doivent donc être mises en œuvre afin de vérifier ce point mis à jour par le modèle.

Ces problèmes de densité locale, directement dues aux fortes capacités de filtration de l'huître perlière, impliquent aussi d'éviter certaines structures ou techniques d'élevage. Par exemple, l'élevage en panier-lanterne, les collecteurs trop chargés, ainsi que les plates-formes risquent d'induire de moins bonnes performances de croissance comparées aux systèmes de mise en chapelet sur filières. Les systèmes utilisés en 1985-86 (plates-formes à forte densité) associés à des périodes de faibles courants (vents faibles) constituent peut être une explication aux épisodes de mortalité observés à l'époque.

PERSPECTIVES

Si la colonne d'eau a été largement étudiée par de récents travaux dans plusieurs lagons de Polynésie Française, un certain nombre de problèmes sont encore à élucider afin d'obtenir une compréhension satisfaisante de l'écosystème. Le rôle des protozoaires a été certainement sous-estimé, la composition et la dynamique des agrégats sont pour ainsi dire inconnues. Pourtant la taille de ces particules fait d'elles des proies privilégiées pour l'huître perlière. Par ailleurs, même si les conditions météorologiques ont montré une influence nette sur certains paramètres hydrobiologiques, la connexion entre les deux types de variables est certainement à améliorer. Car dans ces milieux lagunaires éloignés et dispersés, il est plus aisé d'avoir des informations précises sur la météorologie, que sur l'hydrobiologie. Un suivi fin de la plupart des compartiments taxinomiques cités ici, sur une période d'un an, dans deux lagons aux caractéristiques géomorphologiques différentes, et en liaison avec le suivi de paramètres physico-chimiques et météorologiques, permettraient sans aucun doute une compréhension satisfaisante de la dynamique des écosystèmes lagunaires, permettant aussi leur modélisation. Car si le PGRN a permis la conception simplifiée d'une vision moyenne du réseau trophique autour des élevages (Figure 1), la multiplicité des plans d'échantillonnages, des méthodes et des équipes rend délicat toute modélisation réaliste.

Sur le plan de la physiologie de l'huître perlière, beaucoup de résultats ont été acquis et leur intégration dans un modèle général de croissance a pu être possible, le fonctionnement de ce modèle validant en retour les connaissances acquises. Cependant certains points restent encore à améliorer. Le taux de filtration a été estimé par différentes méthodes indirectes. Si les valeurs obtenues convergent toutes, l'utilisation d'une méthode directe (mesure *in situ* du débit exhalant, *i.e.* taux de pompage, PR) semble néanmoins possible et doit être envisagée. Cette méthode serait, en outre, moins laborieuse que celles utilisées ici, et permettraient donc la mise en routine du suivi de cette fonction-clé du bivalve. D'un point de vue scientifique et fondamental, le coût énergétique de la filtration devrait aussi être abordé, le rendement du pompage réalisé par le système branchial semble, en effet, particulièrement performant chez l'huître perlière.

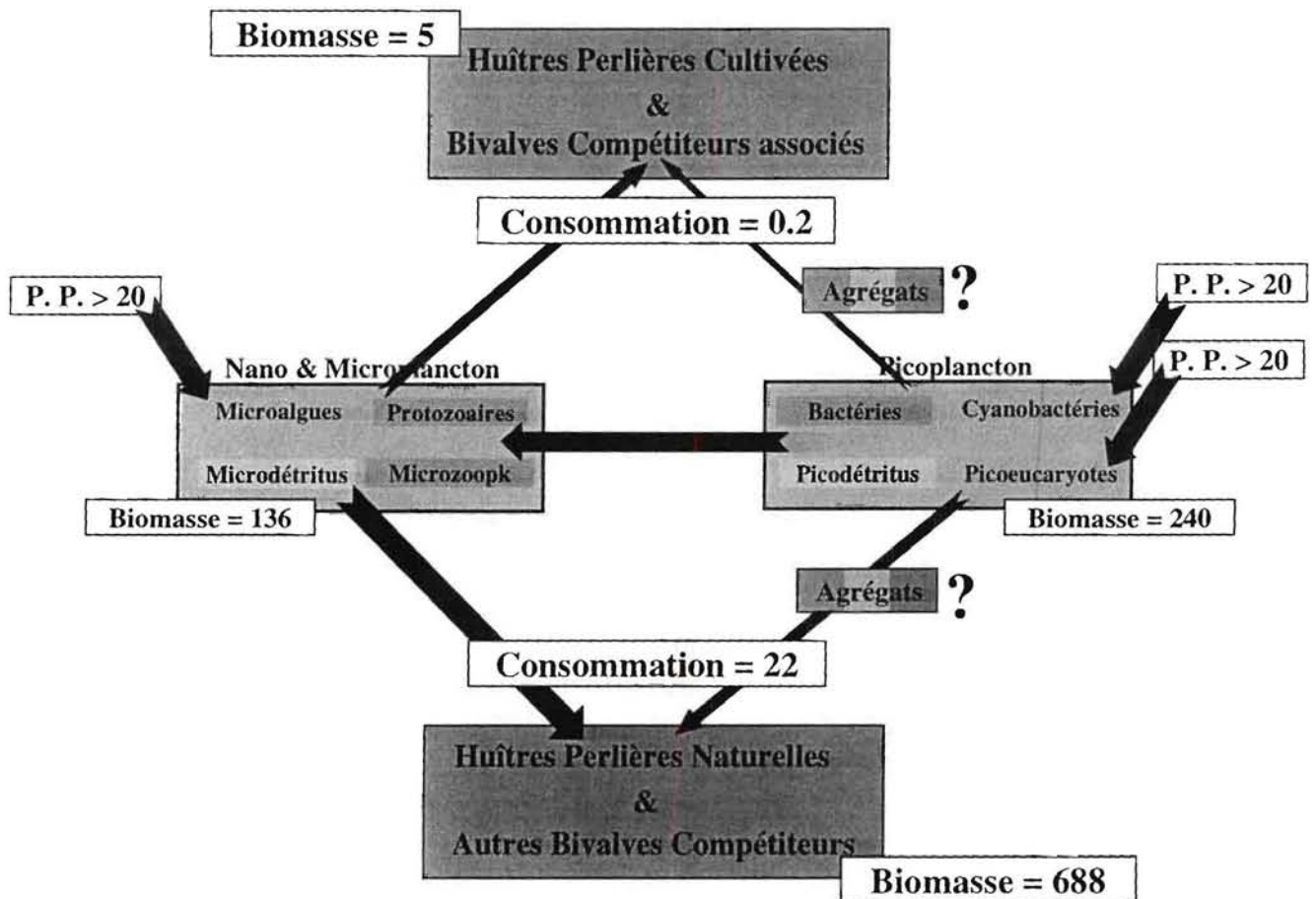


Figure 1 : Schéma conceptuel du réseau trophique autour des élevages d'huîtres perlières.

Les biomasses sont exprimées en TC sur l'ensemble du lagon, les flux (i.e. production primaire, gPP et consommation des bivalves, FR) sont exprimés en TC j⁻¹. Les chiffres sont issus d'une revue bibliographique des travaux menés sur Takapoto y compris ce travail.

Le modèle a essayé de relier au mieux physiologie et dépôt journalier de nacre. Il fournit de premiers résultats, mais il ne s'agit que de simulations. Suivant les pistes indiquées par le modèle, il conviendrait donc de mettre en place une série d'expérimentations reliant le milieu, la physiologie et le dépôt journalier de nacre, afin de déterminer les conditions optimum pour la formation de nacre. Dans le même esprit, l'effet de l'âge de la nacre porteuse sur le dépôt de nacre doit être testé. Si les simulations du modèle sur cet aspect s'avèrent exactes, l'élevage de triploïdes pourrait aussi devenir intéressant.

Tester l'efficacité de *P. margaritifera* (PR, CR, PF, F, AE) dans des conditions de charges en seston plus fortes est aussi à envisager, afin de généraliser le modèle d'écophysiologie à d'autres milieux polynésiens. En effet, si les simulations du modèle ont montré une bonne adéquation avec les observations pour des huîtres perlières d'âge différents, pour des sites d'élevage différents et pour des années différentes, tout ce travail n'a été validé qu'à Takapoto. L'extension de ce modèle à d'autres atolls apparaît plus qu'indispensable. Pour sa validation dans d'autres milieux, ce modèle nécessite des données simultanées de croissance et de matière en suspension. Un réseau de suivi de la croissance et du milieu est actuellement mis en place sur plusieurs atolls soumis à la perliculture, et la connexion avec le modèle sera à faire. Toutes les équations de physiologie de l'huître perlière, ont été acquises à Takapoto, et devraient pouvoir s'adapter aux autres lagons de Polynésie avec un effort moindre. Néanmoins, à l'instar du programme TYPATOLL de l'ORSTOM sur l'hydrobiologie, une expertise préliminaire de la physiologie et de la croissance de l'huître perlière dans différents lagons est souhaitable et permettrait en outre de classer les lagons les plus propices à la perliculture.

Si nous devons étendre notre expérience à d'autres milieux lagonaires, nous devons aussi approfondir notre maîtrise du cycle d'élevage en conditions contrôlées. Dans cet objectif, le modèle et la physiologie, présentés ici, posent de solides bases. Si l'étude sur l'effort de reproduction en laboratoire a montré que nous étions capable de maintenir des huîtres perlières d'âges variées pendant plusieurs mois, rien actuellement nous garantit le succès d'un élevage sur de plus longues durées, et encore moins le succès d'un élevage sur plusieurs générations, pourtant indispensable à tout programme de génétique (sélection de souche, triploïdie...).

Le modèle a aussi apporté de précieuses informations en matière de prédiction des émissions de gamètes. Cependant cet aspect a montré une forte sensibilité à différents paramètres, ce qui rend à l'heure actuelle son usage encore incertain en matière de prévision des périodes de reproduction par exemple. Une consolidation du modèle sur cet aspect est à envisager. Le collectage est en effet le talon d'Achille de la profession : certains atolls, défavorables, ne collectent pas, et l'absence de saisonnalité peut rendre difficile les prévisions de collectage dans les atolls favorables. En ce sens, la mise en routine d'écloserie dans chaque atoll apparaît comme une solution idéale, même si elle semble à l'heure actuelle un peu irréaliste.

En outre, elle permettrait d'éviter le transfert d'huîtres entre atoll, vecteurs de migration de maladies, de parasites, et de compétiteurs.

A ce titre, la monoculture de l'huître perlière, *Pinctada margaritifera* var. *cumingi*, n'est pas sans poser de véritables problèmes. D'autres espèces d'huîtres perlières (e.g. *Pinctada margaritifera* var. *martensii*, mais aussi *Pinctada maxima*) mériteraient d'être importées (avec vigilance) en Polynésie afin de diversifier la production, et d'éviter la monoculture. Ce travail a montré que l'espèce endémique polynésienne était complètement adaptée à vivre dans des eaux très faiblement chargées. Il semble d'ailleurs qu'elle ne se développe pas dans les lagons d'îles hautes généralement plus turbides. Par contre, l'espèce australienne *Pinctada maxima* vit justement dans des milieux plus chargés, et pourrait donc être importée (en respectant une mise en quarantaine rigoureuse) en Polynésie Française afin d'être élevée dans les lagons d'îles hautes. Il y aurait alors diversification de la production (perles dorées et perles noires) et des zones d'élevage (atoll et îles hautes). Enfin des espèces plus adaptées aux eaux des Marquises sont aussi à rechercher afin de procurer à cet archipel une activité économique supplémentaire faisant de la Polynésie Française un producteur de perle de reconnaissance mondiale, à l'heure où la perle blanche japonaise rencontre de sérieux problèmes (e.g. virus Akoya).

~ ~ ~ ~

Le Territoire de Polynésie Française souhaite multiplier par deux, à l'horizon 2005, la production de perles noires. Deuxième activité économique du territoire après le tourisme, la perliculture deviendrait alors la principale activité. Deuxième au rang des productions aquacoles françaises, la perliculture polynésienne serait alors en passe de devenir la première. A l'heure où d'autres pays se lancent dans la production de perles noires (Australie, Iles Cook, Japon, Chine), spécialité polynésienne jusqu'à lors, il convient de redoubler de vigilance sur cette activité. Si cette étude, avec plusieurs autres travaux du PGRN, ont permis de mieux connaître l'huître perlière et son milieu de vie, l'effort consenti par la recherche scientifique française sur l'huître perlière doit être maintenu, voire augmenté, afin de sécuriser l'avenir de cette activité et des populations qui en dépendent en Polynésie Française.



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

A

- Addressi, L., 1997a.** Estimation des stocks de bivalves autres que la nacre dans l'atoll de Takapoto. *Rapport PGRN*. Tahiti. **5** : 11 pp.
- Addressi, L., 1997b.** Ecophysiologie des principaux bivalves autres que la nacre et leurs interactions. *Rapport PGRN*. Tahiti. **3** : 22 pp.
- Addressi, L., Payri, C., 1998.** Nutrition and stock of major sessile bivalves, trophic competitors of the black pearl oyster *Pinctada margaritifera* (Linné, 1758) var. *cumingi* (Jameson) in Takapoto, Tuamotu archipelago, French Polynesia. Oral communication. In: International Society for Reef Studies, European meeting, 1-4 September 1998, Programme and Abstracts. Ecole Pratique des Hautes Etudes (E.P.H.E.), Perpignan, France : pp 7.
- Alagarwami, K., Dharmaraj, A., Chellam, A., Velayudhan, T.S., 1989.** Larval and juvenile rearing of black-lip, pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Linnaeus). *Aquaculture*, **76** : 43-56.
- Alagarwami, K., Dharmaraj, A., Velayudhan, T.S., Chellam, A., Victor, A.C.C., Gandhi, A.D., 1983.** Larval rearing and production of spat of pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould). *Aquaculture*, **34** : 287-301.
- Aminot, A., Chaussepied, M., 1983.** Manuel des analyses chimiques en milieu marin. C.N.E.X.O. (ed.) : 395 pp.
- Anonyme, 1994.** Bilan des Recherches du PGRN, première phase. Rapport de Contrat IFREMER-EVAAM. *Rapport PGRN*, Tahiti. 87 pp.
- Antia, N.J., Mac Allister, C.D., Parsons, T.R., Stepens, K., Strickland, J.D.H. 1963.** Further measurements of primary production using a large volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.* **8** (2) : 166-183.
- Arfi, R., Guiral, D., Bouvy, M., 1993.** Wind induced resuspension in a shallow tropical lagoon. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, **36** : 587-604.
- Arfi, R., M., Bouvy, 1995.** Size, composition and distribution of particles related to wind-induced resuspension in a shallow tropical lagoon. *J. Plankton Res.*, **17** : 557-574.
- Arifin, Z., Bendell-Young, L.I., 1997.** Feeding response and carbon assimilation by the blue mussel *Mytilus trossolus* exposed to environmentally relevant seston matrices. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **160** : 241-253.

B

- Bacher, C., 1989.** Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron : couplage d'un modèle de transport particulière et d'un modèle de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. *Aquat. Living Resour.*, **2** : 199-214.
- Bacher, C., Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., Razet, D., 1991.** Modèle énergétique uniboite de la croissance des huîtres (*Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48** : 391-404.
- Bacher, C., Duarte, P., Ferreira, J.G., Héral, M., Raillard, O., 1998.** Assessment and comparison of the Marennes-Oléron Bay (France) and Carlingford Lough (Ireland) carrying capacity with ecosystem models. *Aquat. Ecol.*, **31** (4) : 379-394.
- Bacon, G.S., MacDonald, B.A., Ward, J.E., 1998.** Physiological responses of infaunal (*Mya arenaria*) and epifaunal (*Placopecten magellanicus*) bivalves to variations in the concentration and quality of suspended particles I. Feeding activity and selection. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **219** : 105-125.

- Barillé, L., Prou, J. 1993. Modeling japanese oyster physiological processes under natural tidal variation in suspended particulate matter. *ICES CM1993/F*, **22** : 1-12
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M., Bougrier, S., 1993. No influence of food quality but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **171** : 91-106.
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M., Razet, D., 1997a. Effects of high natural seston concentration on the feeding, selection, and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **212** : 149-172.
- Barillé, L., Héral, M., Barillé-Boyer, A.L., 1997b. Modélisation de l'écophysiologie de l'huître *Crassostrea gigas* dans un environnement estuarien. *Aquat. Living Resour.*, **10** : 31-48
- Barillé-Boyer, A.L., 1996. Contribution à l'étude des potentialités conchylicoles du Pertuis Breton. *Th. Univ. Aix-Marseilles II*. 311 pp
- Bayne, B.L., 1976. Marine mussels : their ecology and physiology. Cambridge Univ. Press. 506 pp.
- Bayne, B.L., Bayne, C.J., Carefoot, T.C., Thompson, R.J., 1976. The physiological ecology of *Mytilus californianus* Conrad. 1. Metabolism and energy balance. *Oecologia*, **22** : 229-250.
- Bayne, B.L., Worall, C.M., 1980. Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **3** : 317-328.
- Bayne, B.L., Newell, R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: Saleuddin, A.S.M., Wilbur, K.M. (Eds.), *The Mollusca*, Vol. 4, Academic Press, London, pp. 407-515.
- Bayne, B.L., Hawkins, A.J.S., Navarro, E., 1987. Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* L. (Bivalvia: Mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **111** : 1-22.
- Bayne, B.L., Iglesias J.I.P., Hawkins A.J.S., Navarro E., Héral M., Deslous-Paoli J.M., 1993. Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis*: responses to variations in quantity and organic content of the seston. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **73** : 813-829.
- Bayne, B.L., 1998. The physiology of suspension feeding by bivalve molluscs: an introduction to the Plymouth « TROPHEE » workshop. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **219** : 1-19.
- Blanchot, J., Charpy, L., Le Borgne, R., 1989. Size composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago). *Mar. Biol.*, **102** : 329-339.
- Bligh, E.G., Dyer, W.F., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.* **37**, 911-917.
- Bodoy, A., 1982. Croissance saisonnière du bivalve *Donax trunculus* en Méditerranée Nord-Occidentale (France). Proceeding of the 7th International Malacological Congress, Perpignan (France), 31 Aout-7 Septembre 1980. *Malacologia*, **22** (1-2) : 353-358.
- Boromthanasarat, W., 1986. Ecophysiologie de *Mytilus edulis* L. dans le bassin de Marennes-Oléron : Alimentation et bilan d'énergie. Th. Nantes Univ. : 104 pp.
- Bougrier, S., Geairon, P., Deslous-Paoli, J.M., Bacher, C., Jonquières, G., 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance rate and oxygen consumption of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture*, **134** : 143-154.
- Brody, S., 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold, New-York, 309 pp.
- Brousseau, D.J., 1995. Gametogenesis and spawning in intertidal oysters (*Crassostrea virginica*) from western Long Island Sound. *J. Shell. Res.*, **14** (2) : 483-487.
- Buestel, D., Laurec, A., 1976. Croissance de la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* en rade de Brest et en Baie de Saint Brieuc. *Haliotis*, **5** : 173-177.

- Buestel, D., Gérard, A., Guénoles, A., 1987.** Croissance de différents lots de coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* en culture sur le fond dans la rade de Brest. *Haliotis*, **16** : 463-477.
- Buestel, D., Bougrier, S., Tiapari, J., Bougrier, S., Geairon, P., Jonquière, G., Prou, J., Chabirand, J.M., 1993.** Caractéristiques hydrologiques de l'atoll de Takapoto et croissance de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. Perspectives pour la gestion de élevages dans les atolls. In: Actes des Troisièmes Journées de la Recherche en Polynésie Française : les Ecosystèmes. Institut Mathilde Frébault, 27 & 28 Octobre 1993, pp 63-72.
- Buestel, D., Pouvreau, S., Tiapari, J., Bougrier, S., Chabirand, J.M., Geairon, P., Fougerouse, A., 1995.** Ecophysiologie de l'huître perlière : Approche des relations entre la croissance de l'huître *Pinctada margaritifera* et le milieu dans le lagon de Takapoto. IFREMER RIDRV 95-18 RA/Tahiti, 79 pp.
- Buigues, D., 1982.** Sédimentation et diagénèse des formations carbonatées de l'atoll de Mururoa (Polynésie Française) : Volume I. Th. Univ. Paris-Sud, Orsay. N°3353. 203 pp.
- Bunt, C.M., MacIsaac, H.J., Sprules, W.G., 1993.** Pumping rates and projected filtering impact of juvenile zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in western lake Erie. *Can. J. Aquat. Sci.*, **50** : 1017-1022.
- Burky, A.J., Benjamin, R.B., Conover, D.G., Detrick, J.R., 1985.** Seasonal responses of filtration rates to temperature oxygen availability and particle concentration of the freshwater clam *Musculium partuneium* (Say). *Amer. Malac. Bull.*, **3** (2) : 201-212.

C

- Calow, P., 1979.** The cost of reproduction - a physiological approach. *Biol. Rev.*, **54** : 23-40.
- Caseiro, J., 1993.** L'huître perlière de Polynésie. Biominéralisation, Paramètres et processus de croissance, effets chromatiques dans la coquille et la perle de *Pinctada margaritifera*. Th. Univ. Claude Bernard, Lyon I, France. N°217-93, 171 pp.
- Chang, M., Hong, J.S., Huh, H.T., 1988.** Environmental conditions in the pearl oyster culture grounds and food of *Pinctada fucata martensii* (Dunker). *Ocean Research*, **10**, (1) : 67-77.
- Charpy, L., Charpy-Roubaux, C.J., 1990.** Trophic structure and productivity of the lagoonal communities of Tikehau atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Hydrobiologia*, **207** : 43-52.
- Charpy L., Charpy-Roubaud, C.J., 1991.** Particulate organic matter fluxes in a Tuamotu atoll lagoon (French Polynesia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **71** : 53-63.
- Charpy, L., Blanchot, J., Lo, L., 1992.** Contribution des cyanobactéries (*Synechococcus* spp) à la production phytoplanctonique dans un lagon d'atoll fermé (Takapoto Tuamotu Polynésie Française). *CR Acad. Sc. Paris. Life sci.*, **314** (3) : 395-401.
- Charpy, L., Buestel, D., Pouvreau, S., Cabral, P., 1994.** Synthèse des recherches sur l'environnement du lagon de Takapoto. In : Résumé des actions de recherches du PGRN/ partie 1. Rapport PGRN, IFREMER-EVAAM, Tahiti. pp. 1-51.
- Charpy, L., 1996.** Phytoplankton biomass and production in two Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **145** : 133-142.
- Charpy, L., Dufour, P., Garcia, N., 1997.** Particulate organic matter in sixteen Tuamotu atoll lagoons (French polynesia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **151** : 55-65.
- Charpy, L., Blanchot, J., 1998.** Photosynthetic picoplankton in French Polynesian atoll lagoons : estimation of taxa contribution to biomass and production by flow cytometry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **162** : 51-70.

- Chellam, A., 1978.** Growth of pearl oyster *Pinctada fucata* in the pearl culture farm at Veppalodai. *Indian J. Fish.*, **25** : 77-83.
- Chellam, A., 1987.** Biology of pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould). *C. M. F. R. I.* , **39** : 13-20.
- Chellam, A., 1988.** Growth and biometric relationship of pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould). *Indian J. Fish.*, **35** : 1-6.
- Chevalier, J.P., Salvat, B., 1976.** Le lagon de l'atoll de Taiaro. in: Les écosystèmes Lagonaires de Polynésie Française. Etat des Connaissances. ORSTOM (Ed), Papeete, 1984, **1** : 116-117.
- Chevalier, J.P., Denizot, M., Ricard, M., Salvat, B., Sournia, A., Vasseur, P., 1979.** Géomorphologie de l'atoll de Takapoto. *J. Soc. Océanistes*, **35** (62) : 9-18.
- Chipman, V.A., Hopkins, J.G., 1954.** Water filtration by the bay scallop, *Pecten irradians*, as observed with the use of radioactive plankton. *Biol. Bull. Mar. Biol.*, Lab Woods Hole, **107** : 80-91.
- Coeroli, M., De Gaillande, D., Landret, J.P., 1984.** Recent innovations in cultivation of molluscs in French Polynesia. *Aquaculture*, **39** : 45-67.
- Coeroli, M., Mizuno, K., 1985.** Study of different factors having an influence upon the pearl production of the black lip pearl oyster. *Proc. 5th Int. Coral Reef Symp. Tahiti*, 551-556.
- Coles, S.L., Strathmann, R., 1973.** Observations on coral mucus « flocs » and their potential trophic significance. *Limnol. Oceanogr.*, **18** : 673-678.
- Conover, J., 1966.** Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **11** : 338-345.
- Coughlan, J., Ansell, A.D., 1964.** A direct method for determining the pumping rate of siphonate bivalves. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, **29** : 205-213.
- Coughlan, J., 1969.** The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. *Mar. Biol.* **2** : 356-358.
- Cranford, P.J., Grant, J., 1990.** Particle clearance and absorption of phytoplankton and detritus by the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **137** : 105-121.
- Cranford, P.J., Gordon, D.C., 1992.** The influence of dilute clay suspensions on sea scallop (*Placopecten magellanicus*) feeding activity and tissue growth. *Neth. J. Sea Res.*, **30** : 107-120.
- Cranford, P.J., Hargrave, B.T., 1994.** *In situ* time-series measurement of ingestion and absorption rates of suspension-feeding bivalves : *Placopecten magellanicus*. *Limnol. Oceanogr.*, **39** : 730-738.
- Cranford, P.J., Emerson, C.W., Hargrave, B.T., Milligan, T.G. 1998.** *In situ* feeding and absorption responses of sea scallops *Placopecten magellanicus* (Gmelin) to storm-induced changes in the quantity and composition of the seston. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **219** : 45-70.

D

- Dagnélie, P., 1975.** Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. Tome II, (2^e édition), 463 pp.
- Dame, R.F., Prins, T.C., 1998.** Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems. *Aquat. Ecol.*, **31** : 409-421.
- Dauids, C., 1964.** The influence of suspensions of micro-organisms of different concentrations on the pumping and retention of food by the mussel (*Mytilus edulis* L). *Neth. J. Sea Res.*, **2** (2) : 233-249.
- De Villiers, C.J., Hodgson, A.N., 1993.** The filtration and feeding physiology of the infaunal estuarine bivalve *Solen cylindraceus* Hanley 1843. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **167** : 127-142
- Defossez, J.M., Daguzan, J., 1995.** Mesure comparative du débit palléal des bivalves *Tapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum* lors de rapides changements de température et de turbidité. *Cah. Biol. Mar.*, **36** : 299-307.

- Del Rio-Portilla, M.A., Re-Araujo, A.D., Voltolina, D., 1992.** Growth of the pearl oyster *Pteria sterna* under different thermic and feeding conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **89** : 221-227.
- Delesalle, B., 1990.** Ecologie du phytoplancton des lagons de Polynésie Française. Th. Ecole Pratique des Hautes Etudes, 214 pp.
- Desai, K., Hirani, G., Nimavat, D., 1979.** Studies on the Pearl Oyster, *Pinctada fucata* (Gould) : Seasonal biochemical changes. *Indian J. Mar. Sci.*, **8** : 49-50.
- Deslous-Paoli, J.M., Héral, M., 1986.** *Crepidulata fornicata* L. (Gastéropode, Calyptraeidae) dans le bassin de Marennes-Oléron : composition et valeur énergétique des individus et des pontes. *Oceanol. Acta.*, **9** (3) : 305-311.
- Deslous-Paoli, J.M., Héral, M., 1988.** Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquat. Living Resour.* **1** : 239-249.
- Deslous-Paoli, J.M., Héral, M., 1984.** Bilan énergétique d'une population naturelle de *Crepidulata fornicata* L. dans le bassin de Marennes-Oléron. Bases biologiques de l'aquaculture, IFREMER, Actes de Colloques, **1** : 109-124.
- Deslous-Paoli, J.M., Héral, M., Massé, H. 1983.** Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis*, **14** : 79-90.
- Deslous-Paoli, J.M., Lannou, A.M., Geairon, P., Bougrier, S., Raillard, O., Héral, M., 1992.** The effects of food behaviour of *Crassostrea gigas* (Molluscs bivalvia) on natural particulate matter biosedimentation. *Hydrobiologia*, **231** : 85-91.
- Dibacco, C., Robert, G., Grant, J., 1995.** Reproductive cycle of the sea scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791), on Northeastern Georges Bank. *J. Shell. Res.*, **14** (1) : 59-69.
- Dubois, F., Gilles, A., Hamilton, J.K., Rebecs, P.A., Smith, F., 1956.** Colorimetric method for determination of sugar and related substances. *Anal. Chem.*, **28** : 350-356.
- Dufour, P., Torréton, J.P., 1996.** Utilisation of bacterioplankton as a food source by the pearl oyster *Pinctada margaritifera*. In: Lessios HA (ed) *Proc. 8th Int. Symp. Coral Reef Panama*, Abstracts pp. 54.
- Dupuy, C., Le Gall, S., Hartmann, H.J., Breret, M., 1999.** Retention by the oyster *Crassostrea gigas* of ciliates and flagellates from a natural community in Charente oyster ponds : protists as a trophic link between bacterioplankton and benthic suspension-feeders. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **177** : 165-175

E-F

- Elnaeim, A.G., 1984.** Variability in growth of the mother of pearl oyster (*Pinctada margaritifera*) in the Red Sea (Sudan). Th. Dalhousie Univ., 120 pp.
- Famme, P., Riisgård, H.U., Jørgensen, C.B., 1986.** On direct measurement of pumping rates in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*; **92** : 323-327.
- Félix-Pico E.F., Ibarra-Cruz, M.T., Merino-Marquez, R.E., Levy-perez, V.A., Garcia-Dominguez, F.A., Morames-Hernandez, R., 1991.** Reproductive cycle of *Argopecten circularis* in Magdalena Bay, B.C.S., Mexico. IFREMER Actes de colloques, **17** : 151-155.
- Ferreira, J.F., Duarte, P., Ball, B. 1998.** Trophic capacity of Carlingford Lough for oyster culture – analysis by ecological modelling. *Aquat. Ecol.*, **31** (4) : 361-378.
- Foster-smith, R.L., 1975.** The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.), and *Venerupis pullastra* (Montagu). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **17** : 1-22.

- Franz, D.R., 1993.** Allometry of shell and body weight in relation to shore level in the intertidal bivalve *Geukensia demissa* (Bivalvia: mytilidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **174** : 193-207.
- Fréchette, M., Butman, C.A., Geyer, W.R., 1989.** The importance of boundary-layer flows in supplying phytoplankton to the benthic suspension feeder *Mytilus edulis* L. *Limnol. Oceanogr.*, **34** : 19-36.
- Fuji, A, Hashizume, M., 1974.** Energy budget for a Japanese common scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay) in Mutsu Bay. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **25** : 7-19.
- Furnas, M.J., 1991.** Net in situ growth rates of phytoplankton in an oligotrophic, tropical shelf ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* **36** (1) : 13-29.

G

- Gabe, M., 1968.** Techniques histologiques. 1113 p.
- Gaetan-Mondragon, I., Caceres-martinez, C., Tobias-Sanchez, M., 1993.** Growth of the pearl oysters *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* in different culture structures at La Paz Bay, Baja California Sur, Mexico. *J. World Aquac. Soc.*, **24** (4) : 541-546.
- Gaigner, E., 1983.** Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption, Appendix C. In: Polarographic Oxygen Sensors, aquatic and physiological application. Springer-verlag, Berlin,. 340 pp.
- Galois, R., Richard, P., Fricourt, B., 1996.** Seasonal variations in suspended particulate matter in the Marennes-Oléron Bay, France, using lipids as biomarkers. *Est. Coas. Shelf Sci.*, **43** : 335-357.
- Gangnery, A., 1997.** Etude *in situ* et expérimentale de l'effort de reproduction chez l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. Rapport de Stage ESITPA, IFREMER, Tahiti. 88 pp.
- Garcia-Dominguez, F., Ceballos-Vazquez, B.P., Quezada, A.T., 1996.** Spawning cycle of the pearl oyster, *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856), (Pteriidae) at Isla Espiritu Santo, Baja California Sur, Mexico. *J. Shell. Res.*, **15** (2) : 297-303.
- Garcia, F., 1993.** Interprétation des stries valvaires pour l'évaluation de la croissance de *Ruditapes decussatus* L. *Oceanologica Acta*, **16** (2) : 199-203.
- Gerdes, D., 1983.** The pacific oyster *Crassostrea gigas*. Part I. Feeding behavior of larvae and adults. *Aquaculture*, **31** : 195-219.
- Gervis, M.H., Sims, N.A., 1992.** The biology and culture of pearl oysters (Bivalvia: Pteriidae). *Iclarm Stud. Rev.*, **21** : 49 pp.
- Gonzalez, J.M., Torrétón, J.P., Dufour, P., Charpy, L., 1998.** Temporal and spatial dynamics of the pelagic food web in an atoll lagoon. *Aquat. Microb. Ecol.*, **16** : 53-64.
- Gouletquer, P., 1989.** Etude des facteurs environnementaux intervenant sur la production de la palourde japonaise d'élevage *Ruditapes philippinarum*. Th. Univ. Bretagne Occidentale, Brest, n°76. 210 pp.
- Gokhale, S.V., Eswaran, C.R., Narasimhan, R., 1954.** Growth rate of the pearl oyster *Pinctada pinctada* in the Gulf of Kutch with a note on the pearl fishery of 1953. *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, **52** (1) : 124-136
- Grant, J., Dowd, M., Thompson, K., Emerson, C., Hatcher, A., 1993.** Perspectives on field studies and related biological models of bivalve growth and carrying capacity. In: Bivalves Filter Feeders in Estuarines and Coastal Ecosystems Processes. R.F. Dame (Ed.), NATO ASI Series, G33 : 371-421.
- Grant, C.M., Creese, R.G., 1995.** The reproductive cycle of the tuatua *Paphies subtriangulata* (Wood, 1828), in New Zealand. *J. Shell. Res.*, **14** (2) : 287-292.
- Grant, J., Bacher, C., 1998.** Comparative models of mussel bioenergetics and their validation at field culture sites. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*; **219** : 21-44.

- Gros, R., Jarrige, F., Fraizier, A., 1980. Le lagon de Rangiroa. in: Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. Etat des connaissances. ORSTOM (Eds), Papeete, 1984, 1 : 111-113.
- Guéredrat, J.A., Rougerie, F., 1978. Etude physico-chimique et planctonologique du lagon de l'atoll de Takapoto. Rapport ORSTOM, Nouméa. 39 pp.

H

- Haure, J., Penisson, C., Bougrier, S., Baud, J.P., 1998. Influence of temperature on clearance and oxygen consumption rates of the flat oyster *Ostrea edulis* : determination of allometric coefficients. *Aquaculture*, 169 : 211-224.
- Haven, D.S., Morales-Alamo, R., 1966. Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 489-498.
- Haven, D.S., Morales-Alamo, R., 1970. Filtration of particles from suspension by the american oyster *Crassostrea virginica*. *Biol. Bull.*, 139 : 248-264.
- Hawkins, A.J.S., Bayne, B.L., 1985. Seasonal variation in the relative utilization of carbon and nitrogen by the mussel *Mytilus edulis*: budgets, conversion efficiencies and maintenance requirements. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25: 181-188.
- Hawkins, A.J.S., Navarro, E., Iglesias, J.I.P., 1990. Comparative allometries of gut-passage time, gut content and metabolic faecal loss in *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*. *Mar. Biol.*, 105 : 197-204.
- Hawkins, A.J.S., Bayne, B.L., Bougrier, S., Héral, M., Iglesias, J.I.P., Navarro, E., Smith, R.F.M., Urrutia, M.B., 1998a. Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs. *J Exp Mar Biol Ecol* 219: 87-103.
- Hawkins, A.J.S., Smith, R.F.M., Tan, S.H., Yasin, Z.B., 1998b. Suspension-feeding behaviour in tropical bivalve molluscs: *Perna viridis*, *Crassostrea belcheri*, *Crassostrea iradelei*, *Saccostrea cucullata* and *Pinctada margarifera*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 166 : 173-185.
- Héral, M., Razet, D., Maestrini, S., Garnier, J., 1980. Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du Bassin de Marennes-Oléron. Apport énergétique pour la nutrition de l'huître. *C.I.E.M. C. N.* 1980/L, 44 : 14 pp.
- Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., 1983. Valeur énergétique de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. *Oceanol. Acta.*, 6, (2) : 193-199.
- Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., Sornin, J.M., 1983. Transfert énergétique entre l'huître *C. gigas* et la nourriture potentielle dans un bassin ostréicole : premières approches. *Oceanis*, 9 : 169-194.
- Héral, M., 1985. Evaluation of the carrying capacity of the molluscan shellfish ecosystems. Shellfish Culture Development and Management, Aquaculture : 4-9 mars 1985, IFREMER : 297-318.
- Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., Prou, J., 1986. Dynamique des productions et des biomasses des huîtres creuses cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. *C.I.E.M. C. M.* 1986/F : 41 pp.
- Héral, M., Bacher, C., Deslous-Paoli, J.M., 1989. La capacité biotique des bassins ostréicoles. In: L'homme et les Ressources Halieutiques. J.P. Troadec (Ed), IFREMER, pp. 225-259.
- Héral, M., 1991. Approches de la capacité trophique des écosystèmes conchylicoles : synthèse bibliographique. *ICES mar. Sci. Symp.*, 192 : 48-62.
- Hibbert, C.J., 1977. Energy relations of the bivalve *Mercenaria mercenaria* on intertidal mudflat. *Mar. Biol.*, 44 : 77-84.

- Hilbish, J.H., 1986.** Growth trajectories of shell and soft tissue in bivalves: seasonal variation in *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **96** : 103-113.
- Hildreth, D.I., 1976.** The influence of water flow rate on pumping rate in *Mytilus edulis* using a refined direct measurement apparatus. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **56** : 311-319.
- Hildreth, D.I., Crisp, D.J., 1976.** A corrected formula for calculation of filtration rate of bivalve molluscs in an experimental flowing system. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **56** : 111-120.
- Hirshfield, M.F., Tinkle, D.W., 1975.** Natural selection and the evolution of reproductive effort. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.* **72**, 2227-2231.
- Hooker, S.H., Creese, R.G., 1995.** The reproductive biology of pipi, *Paphies australis* (Gmelin, 1790). I. temporal patterns of the reproductive cycle. *J. Shell. Res.*, **14** (1), 7-15.
- Hughes, R.N., 1969.** A study of feeding in *Scobularia plana*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **49** : 805-823.
- Hughes, R.N., 1970.** An energy budget for a tidal flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa). *J. Anim. Ecol.*, **39** : 357-381.
- Hynd, J.S., 1955.** A revision of Australian pearl shells, genus *Pinctada*. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* **6** (1) : 98-137.

I-J-K

- Iglesias, J.I.P., Navarro, E., Alvarez-Jorna, P., Armentia, I., 1992.** Feeding, particle selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentration and quality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **162** : 177-198.
- Iglesias, J.I.P., Urrutia, M.B., Navarro, E., Alvarez-Jorna, P., Larretxea, X., Bougrier, S., Héral, M., 1996.** Variability of feeding processes in the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in response to changes in seston concentration and composition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **197** : 121-143.
- Iglesias, J.I.P., Urrutia M.B., Navarro E., Ibarrola I., 1998.** Measuring feeding and absorption in suspension-feeding bivalves : an appraisal of the biodeposition method. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **219** : 71-86.
- Incze, L.S., Lutz, R.A., True, E., 1981.** Modeling carrying capacities for bivalves molluscs in open, suspended-culture system. *J. World Maricul. Soc.*, **12** (1) : 143-155.
- Intes, A., 1988.** Pearl farming responsible of its own death ? *Proc. 6th Int. Coral Reef Congr.*, Townsville, August 1988, 6 pp.
- Intes, A., Charpy-Roubaux, C., Charpy, L., Lemasson, L., Morize, E., 1990.** Les lagons d'atolls en Polynésie française: bilan des travaux du programme "ATOLL" (Années 1981-1987). *Notes et doc. océanogr. ORSTOM, Tahiti*, **43** : 136 pp.
- Johannes, R.E., 1967.** Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef. *Limnol. Oceanogr.*, **12** (2) : 189-195.
- Jones, H.D., Richards, O.G., Southern, T.A., 1992.** Gill dimensions, water pumping rate and body size in the mussel *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **155** : 213-237.
- Jonquière, G., Amouroux, J.M., Bennett, A., Blanchot, J., Bougrier, S., Buestel, D., Caisey, X., Delesalle, B., Dormoy, J.M., Dufour, P., Geairon, P., Hautefeuille, F., Loret, P., Pagès, J., Pellan, A., Pouvreau, S., Robert, S., Teissier, H., Tiapari, J., Torréton, J.P., 1995.** Etude de la nutrition de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. Action de recherche PGRN **19**. IFREMER, Tahiti. 156 pp.
- Jørgensen, C.B., Kiorboe, T., Mølhenberg, F., Riisgård, H.U., 1984.** Ciliary and mucus-net filter feeding with special reference to fluid mechanical characteristics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **15** : 283-292.

- Jørgensen, C.B., Larsen, P.S., Mølhenberg, F., Riisgård, H.U., 1988.** The mussel pump : properties and modelling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **45** : 205-216.
- Jørgensen, C.B., 1990.** Bivalve filter-feeding : hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen and Olsen (Eds), Denmark, 140 pp.
- Jørgensen, C.B., 1996.** Bivalve filter feeding revisited. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **142** : 287-302.
- Kashiwai, M., 1995.** History of carrying capacity concept as an index of ecosystem productivity (review). *Bull. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst.*, **59** : 81-100
- Kennedy, V.S., Krantz, L.B., 1982.** Comparative gametogenetic and spawning patterns of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) in central Chesapeake Bay. *J. Shell. Res.*, **2** (2) : 133-140.
- Klump, D.W., Lucas, J.S., 1994.** Nutritional ecology of the giant clams *Tridacna tevoroa* and *T. derasa* from Tonga: influence of light on filter-feeding and photosynthesis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **107** : 147-156.

L

- Laing, I., Utting, S.D., Kilada, R.W.S., 1987.** Interactive effect of diet and temperature on the growth of juvenile clams. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **113** : 23-28.
- Le Gall, S., Bel Hassen, M., Le Gall, P., 1997.** Ingestion of a bacterivorous ciliate by the oyster *Crassostrea gigas* : protozoa as a trophic link between picoplankton and benthic suspension-feeders. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **152** : 301-306.
- Leborgne, R., Blanchot, J., Charpy, L., 1989.** Zooplankton of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago) and its relationship to particulate matter. *Mar. Biol.*, **102** : 341-353.
- Leduc, H.T., 1997.** Conséquences de quelques techniques d'élevage de la nacre *Pinctada margaritifera* (Linné, 1758) var. *cumingi* (Jameson, 1901): mortalité et indice de condition. Diplôme E.P.H.E., Univ., Perpignan, 114 pp.
- Lefort, Y., Clavier, J., 1994.** Reproduction of *Annachlamys flabellata*, *Comptopallium radula* and *Mimachlamys gloriosa* (Mollusca : Pectinidae) in the south-west lagoon of New Caledonia. *Aquat. Living Resour.* **7** : 39-46.
- Legendre, L., Demers, S., Delesalle, B., Harnois, C., 1988.** Biomass and photosynthetic activity of phototrophic picoplankton in coral reef waters (Moorea Island, French Polynesia). *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **47** : 153-160.
- Lei, J., Payne, B.S., Wang, S.Y., 1996.** Filtration dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53** : 29-37.
- Lenhardt, X. (1989).** Hydrodynamique des lagons d'atoll et d'île haute en Polynésie Française. Th. Muséum Nat. Hist. Nat., Paris, 156 pp.
- Loosanoff, V. L., 1942.** Seasonal changes in the adult oysters, *Ostrea virginica*, of Long Island Sound. *Biol. Bull.* **83** : 195-206.
- Loret, P., 1998.** Rôle des protistes dans la nutrition de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. Action de recherche n°11. Rapport PGRNII, 38 pp.
- Lowry, O.M., Roseborough, N.I., Farrand, A.L., Randall, R.J., 1951.** Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, **193** : 107-116.
- Lubet, P., Devauchelle, N., Muzellec, M.L., Paulet, Y.M., Faveris, R., Dao, J.C., 1991.** Reproduction of *Pecten maximus* from different fisheries areas : Rade de Brest, Baie de Saint-Brieuc, Baie de Seine. *IFREMER, Actes de colloques*, **17** : 157-163.
- Lucas, A., Calvo, J., Trancart, M., 1978.** L'effort de reproduction dans la stratégie démographique de six bivalves de l'Atlantique. *Haliotis*, **9** : 107-116.

- Lucas, A., 1982. Evaluation of reproductive effort in bivalve molluscs. *Malacologia*, **22** (1-2) : 183-187.
- Lucas, A., 1992. Bioénergetique des animaux aquatiques. Masson éd., Paris, 179 pp.

M-N

- Mac Allister, C.D., Parsons, T.R., Strickland, J.D.H., 1960. Primary productivity at station "p" in the North East Pacific Ocean. *J. cons.*, **25** : 240-259.
- Mac Donald, B.A., Thompson, R.J., 1985. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. I. Growth rates of shell and somatic tissue. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **25** : 279-294.
- Mac Donald, B.A., Thompson, R.J., 1985. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. II. Reproductive output and total production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **25** : 295-303.
- Mac Donald, B.A., Thompson, R.J., 1986. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. III. Physiological ecology, the gametogenetic cycle and scope for growth. *Mar. Biol.*, **93** : 37-48.
- Mac Donald, B.A., Ward J.E., 1994. Variation in food quality and particle selectivity in the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Mollusca: Bivalvia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **108** : 251-264.
- Mac Donald, B.A., Bacon, G.S., Ward, J.E., 1998. Physiological responses of infaunal (*Mya arenaria*) and epifaunal (*Placopecten magellanicus*) bivalves to variations in the concentration and quality of suspended particles II. Absorption efficiency and scope for growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **219** : 127-141.
- Magnier Y., Wauthy B., 1976. Esquisse hydrologique du lagon de Takapoto (Tuamotou). *Cah. O.R.S.T.O.M. Sér. Oceanogr.*, **14**, (4) : 279-287.
- Malara , G., Charra, R., 1972. Dosage des glucides particuliers selon la méthode de Dubois. Note de travail, S.Z. Villefranche sur mer, 5 pp.
- Mann, R., 1979. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **59** : 95-110.
- Marquardt, D.W., 1963. An algorithm for least squares estimation of nonlinear parameters. *J. Soc. Indust. Appl. Math.*, **2** : 431-441.
- Marsh, J.B., Weinstein D., 1966. Simple charring method for determination of lipids. *J. Lipids. Res.*, **7** : 574-576.
- Marshall, N., 1968. Observations on organic aggregates in the vicinity of coral reefs. *Mar. Biol.*, **2** : 50-53.
- Martin, M., 1989. Contribution à l'étude du picoplancton des lagons de Tahiti (Archipel de la société, Polynésie française). DEA, Tahiti Univ., 39 pp.
- Mason, J., 1957. The age and growth of the scallop, *Pecten maximus* (L.), in Manx waters. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **36** : 473-492.
- Mc Conchie, D.M., Mann, A.W., Lintern, M.J., Longman, D., Talbot, V., Gabelish, A.J., Gabelish, M.J., 1988. Heavy metals in marine biota, sediments and waters from the Shark Bay Area, Western Australia. *J. Coastal Res.*, **4** (1) : 37-58.
- Menzel, D.W., Ryther, J.N., 1970. Distribution and cycling of organic matter in the oceans. in: Organic matter in natural waters. D.W. Hood., éditeur. College, Alaska, pp. 31-54.
- Mero, D. (1996) Contribution à l'étude de l'excrétion azotée de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. Rapport ISTOM, Cergy Pontoise (France), 45 pp.
- Meyhöfer, E. 1985. Comparative pumping rates in suspension-feeding bivalves. *Mar. Biol.*, **85** : 137-142.

- Mohlenberg F., Riisgard H.U., 1978.** Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia*, **17**, (2) : 239-246.
- Mølhenberg, F., Riisgård, H.U., 1979.** Filtration rate, using a new indirect technique, in thirteen species of suspension-feeding bivalves. *Mar. Biol.*, **54** : 143-147.
- Moreteau, J.C., 1983.** Relations entre les variations annuelles de température et la fréquence des dates de ponte chez *Littorina rudis* (Mollusque, prosobranchie). *J. moll. Stud.*, **12** : 111-115.
- Nalluchinnappan, I., Sudhendra dev, D., Irulandi, M., Jeyabaskaran, Y., 1982.** Growth of pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould) in cage culture at Kundugal channel, Gulf of Mannar. *Indian J. Mar. Sci.*, **11** : 193-194.
- Nasr, D.H. 1984.** Feeding and growth of the pearl oyster *Pinctada margaritifera* (L.) in Dongonab Bay, Red Sea. *Hydrobiologia*, **110** : 241-245.
- Navarro, E., Iglesias, J.I.P. 1995.** Energetics of reproduction related to environmental variability in bivalve molluscs. *Haliotis.*, **24** : 43-55.
- Navarro, J.M., Thompson, R.J., 1995.** Seasonal fluctuations in the size spectra, biochemical composition and nutritive value of the seston available to a suspension-feeding bivalve in a subarctic environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **125** : 95-106.
- Navarro, J.M., Winter, J.E., 1982.** Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in *Mytilus chilensis* in relation to body size and different algal concentrations. *Mar. Biol.*, **67** : 255-266
- Niquil, N., 1998.** Etude par la modélisation du fonctionnement et de la stabilité du réseau trophique planctonique d'un lagon d'atoll (Takapoto, Polynésie Française). Th. Univ. Perpignan (France). 190 pp.
- Niquil, N., Jackson, G.A., Legendre, L., Delesalle, B., 1998.** Inverse model analysis of the planktonic food web of Takapoto Atoll (French Polynesia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **165** : 17-29.
- Numaguchi, K., 1994.** Growth and physiological condition of the Japanese pearl oyster, *Pinctada fucata martensii* (Dunker, 1850) in Ohmura bay, Japan. *J. Shellfish Res.*, **13** (1) : 93-94.

O-P-Q

- Owen G., Mac Crae J.M., 1976.** Further studies on the latero-frontal tracts of bivalves. *Proc. R. Soc. Lond.*, **194** : 527-544.
- Palmer R.E., Williams, L.G., 1980.** Effect of particle concentration on filtration efficiency of the bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia*, **19** (2) : 163-174.
- Pandya J.A., 1976.** Influence of temperature on growth ring formation in the pearl oyster, *Pinctada fucata* (Gould) of the Gulf of Kutch. *Indian J. Mar. Sci.* **5** : 249-251.
- Parache, A., Massé, H., 1986.** Croissance de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) sur filières en mer ouverte en Méditerranée Nord Occidentale. *Haliotis*, **15** : 163-171.
- Parache, A., Massé, H., 1987.** Influence des facteurs du milieu sur le cycle biologique de *Mytilus galloprovincialis* (LMK) en élevage sur corde dans l'anse de Carteau (Côte Méditerranéenne Française). *Haliotis*, **16** : 137-147.
- Parsons, T.R., Stephens, K., Strickland, J.D.H., 1961.** On the chemical composition of eleven species of marine Phytoplankters. *J Fish Res Bd Canada*, **18** (6) : 1001-1016.
- Pauly, D., Gaschütz, G., 1979.** A simple method for fitting oscillating length growth data, with program for pocket calculator. *I.C.E.S./C.M. 1979/G*, **24** : 26 pp.
- Payne, B.S., Lei, J., Miller, A.C., Hubertz, E.D., 1995.** Adaptive variation in palp and gill size of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and Asian clam (*Corbicula fluminea*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **52** : 1130-1134.

- Peck, L.S., Culley, M.B., Helm, M.M., 1987.** A laboratory energy budget for the ormer *Haliotis tuberculata* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **106** : 103-123.
- Pouvreau, S., Bodoy, A., Buestel, D., 1998a.** Détermination du bilan énergétique chez l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*, et premier modèle écophysiologique de croissance dans le lagon d'atoll de Takapoto. Rapport IFREMER, Tahiti . RI DRV 98-01, 69 pp.
- Pouvreau, S., Buestel, D., Bodoy, A., Jonquière, G., Robert, S., Tiapari, J., Haumani, G., 1998b.** *In situ* feeding processes of pearl oyster *Pinctada margaritifera* according to environmental conditions of Takapoto atoll (Abstract). In: International Society for Reef Studies, European meeting, 1-4 September 1998, Programme and Abstracts. Ecole Pratique des Hautes Etudes (E.P.H.E.), Perpignan, France : pp 148.
- Pouvreau, S., Jonquière, G., Buestel, D., 1999.** Filtration by the pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, under conditions of low seston load and small particle size in tropical lagoon habitat. *Aquaculture*, **176**, 295-314.
- Quemeneur, M., Marty, Y., 1992.** Sewage influence in a macrotidal in a macrotidal estuary : fatty acid and sterol distributions. *Est. Coast. Shelf. Sci.*, **34** : 347-363.

R

- Raillard, O., Deslous-paoli, J.M., Héral, M., Razet, D., 1993.** Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. *Oceanologica Acta* **16** (1) : 73-82.
- Raillard, O., Menesguen, A., 1994.** An ecosystem box model for estimating the carrying capacity of a macrotidal shellfish ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **115** : 117-130.
- Renon, J.P., 1977.** Zooplankton du lagon de l'atoll de Takapoto (Polynésie française). *Ann. Inst. océanogr.* **53**, (2) : 217-236.
- Renon, J.P., 1978.** Hydrologie du lagon de Faaa in Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. in: Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. Etat des connaissances. ORSTOM (Eds), Papeete, 1984, **1** : 94-95.
- Ricard, M., 1980.** La production biologique. In: Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. Etat des connaissances. ORSTOM (Eds), Papeete, 1984, **1** : 147-180.
- Ricard, M., Rougerie, F., 1980.** Baie de Port-Phaeton. in: Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. Etat des connaissances. ORSTOM (Eds), Papeete, 1984, **1** : 92-94.
- Ricard, M., Delesalle, B., 1981.** Le lagon de Scilly. in: Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. Etat des connaissances. ORSTOM (Eds), Papeete, 1984, **1** : 107-109.
- Richard, G., 1985.** Richness of the great sessile bivalves in Takapoto lagoon. *Proc. 5 th. Int. Coral Reef Congr.* Tahiti, May 1985 : 368-371.
- Richards, F.J., 1959.** A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.*, **10** : 290-300.
- Richardson, C.A., Taylor, A.C., Venn, T.J., 1982.** Growth of the queen scallop *Chlamys opercularis* in suspended cages in the firth of clyde. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **62** : 157-169.
- Riisgard, H.U., 1988.** Efficiency of particle retention and filtration rate in 6 species of Northeast American bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **45** : 217-233.
- Robert, R., Trut, G., Laborde, J.L., 1993.** Growth reproduction and gross biochemical composition of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in the Bay of Arcachon France. *Mar. Biol.*, **116** : 291-299.

- Robert, S., Bennett, A., Bernard, F., Blanchot, J., Bougrier, S., Buestel, D., Caisey, X., Cochard, J.C., Dormoy, J.M., Geairon, P., Jonquières, G., Pellan, A., Pouvreau, S., Prou, J., Remoissenet, G., Stiger, V., Tiapari, J., Teissier, H., 1995. Etude de la respiration et de la filtration de l'huître perlière *Pinctada margaritifera* : Action de recherche N°8, Ecophysiologie. Rapport PGRN, IFREMER, Tahiti. 8, pp. 95.
- Robert, S., Pouvreau, S., Buestel, D., Gouletquer, P., Bennett, A., Caisey, X., Tessier, H., Jonquières, G., Tiapari, J., Haumani, G., 1998. Energy budget of the Pearl oyster *Pinctada margaritifera* (L.): *in situ* respiration rate and allometric relationship with oyster dry meat weight. In: Aquaculture and water : fish culture, shellfish culture and water usage. EAS Aquaculture Europe, October 7-10, 1998. *EAS Special publication*, 26 : 239-240.
- Robert, S., Pouvreau, S., Tiapari, J., Bennett, A., Caisey, X., Jonquières, G., Tessier, H., Mero, D., Gouletquer, P., Haumani, G., Buestel, D., Bodoy, A., 1999. Estimation of oxygen consumption and nitrogen excretion of the black lip Pearl oyster, *Pinctada margaritifera* L., as a function of the weight. Poster, WAS 1999.
- Rodhouse, P.G., Roden, C.M., Burnell, G.M., Hensey, M.P., McMahon, T., Ottway, B., Ryan T.H., 1984. Food resource, gametogenesis and growth of *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture: Killary Harbour, Ireland. *Mar. Biol.*, 64 : 513-529.
- Rodhouse, P.G. 1979. A note on the energy budget for an oyster population in temperate estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37 : 205-212.
- Roff, D.A., 1980. A motion for the retirement of the von Bertalanffy Function. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 127-129.
- Roman, G., Acosta, C.P., 1995. Reproductive and reserve storage cycles in *Pecten maximus* reared in suspension. I. soft tissue growth and reproduction. IFREMER, Actes de colloques, 17 : 183-187.
- Ross, A.H., Nibet R.M., 1990. Dynamic models of growth and reproduction of the mussel *Mytilus edulis* L. *Funct. Ecology*, 4 : 777-787
- Rougerie, F., 1979. L'environnement de l'Atoll de Takapoto-Tuamotu. Caractéristiques générales du milieu liquide lagunaire de l'atoll de Takapoto. *J. Soc. Océanistes*, 33 (62) : 35-45.
- Rougerie, F. 1983. Le milieu liquide lagunaire en Polynésie française. Rapport ORSTOM, Tahiti. 41 pp.
- Rougerie, F. 1995. Nature et fonctionnement des atolls des Tuamotu (Polynésie Française). *Oceanol. Acta.*, 18, (1) : 61-78.

S

- Salvat, B., Richard, G., 1985. Atoll de Takapoto, Archipel des Tuamotu. *Proc. 5th. Int. Coral Reef Congr.*, Tahiti, May 1985, 325-367.
- Sanina, L.V., 1976. Rate and intensity of filtration in some Caspian sea bivalve mollusks. *Am. Geophys. U. Transl. Oceanogr.*, 15 : 496-498.
- Saucedo, P., Monteforte, M., 1997. In situ growth of pearl oysters *Pinctada mazatlanica* (Hanley 1856) and *Pteria sterna* (Gould 1851) under repopulation conditions at Bahia de La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Aquaculture Res.*, 28 : 367-378.
- Scherrer, B., 1983. Techniques de sondage en écologie. In: Stratégies d'échantillonnage en écologie, S. Frontier (Ed). Masson éd., pp. 63-162.
- Schneider, D.W., 1992. A bioenergetics model of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, growth in the great lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49 : 1406-1416.
- Schnute J.T., Richards, L.J., 1990. A unified approach to the analysis of fish growth, maturity, and survivorship data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47 : 25-40.

- Scholten, H., Smaal, A.C., 1998.** Responses of *Mytilus edulis* L. to varying food concentrations: testing EMMY, an ecophysiological model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **219** : 217-239.
- Sebens, K.P., 1982.** The limits to indeterminate growth : an optimal size model applied to passive suspension feeders. *Ecology*, **63** : 209-222.
- Shaffe, M.S., 1989.** Reproduction of *Perna Picta* (Mollusca : bivalvia) from the Atlantic coast of Morocco. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **53** : 235-245.
- Shpigel, M., 1989.** Gametogenesis of the European Flat Oyster (*Ostrea edulis*) and Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*) in warm water in Israel. *Aquaculture*, **80** : 343-349.
- Sims, N.A., 1993.** Size, age and growth of the black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (L.) (Bivalvia, pteriidae). *J. Shellfish Res.*, **12** (2) : 223-228.
- Sims, N.A., 1994.** Growth of wild and cultured black-lip pearl oysters, *Pinctada margaritifera* (L.) (Bivalvia, pteriidae). *Aquaculture*, **122** : 181-191.
- Smaal, A.C., Prins, T.C., Dankers, N., Ball, B., 1998.** Minimum requirements for modelling bivalve carrying capacity. *Aquat. Ecol.*, **31** : 423-428.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1969.** Biometry : the principles and practise of statistics in biological research. Freeman, San Francisco, 776 pp.
- Soletchnik, P., Gouletquer, P., Héral, M., Razet, D., Geairon, P., 1996.** Evaluation du bilan énergétique de l'huître creuse *Crassostrea gigas*, en baie de Marennes-Oléron (France). *Aquat. Living Resour.*, **9** : 65-73.
- Sournia, A., Ricard M., 1975a.** Phytoplankton et primary productivity in Takapoto atoll, Tuamotu Islands. *Micronesia*, **11** (2) : 159-166.
- Sournia, A., Ricard M., 1975b.** Production primaire planctonique dans deux lagons de Polynésie Française (île de Moorea et atoll de Takapoto). *C.R. Acad. Sc. Paris.*, **280**, 741-743.
- Sournia, A., 1976.** Primary production of sands in the lagoon of an atoll and the role of foraminiferan symbionts. *Mar. Biol.*, **37** : 29-32.
- Sournia, A., 1976.** Abondance du phytoplankton et absence de récifs coralliens sur les côtes des îles Marquises. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **282** : 553-555.
- Sournia, A., Ricard, M., 1976.** Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, Iles Tuamotu). *Vie et milieu*, **26** (2) : 243-279.
- Stenton-Dozey, J.M.E., Brown, A.C., 1994.** Short-term changes in the energy balance of *Venerupis corrugatus* (Bivalvia) in relation to tidal availability of natural suspended particles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **103** : 57-64.
- Stephen, D., 1980a.** The reproductive biology of the indian oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston), Gametogenetic pattern and salinity. *Aquaculture*, **21** : 139-146.
- Stephen, D., 1980b.** The reproductive biology of the indian oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston), Gametogenetic cycle and biochemical levels. *Aquaculture*, **21** : 147-153.
- Strickland, J.D.H., 1972.** Research on the marine planctonic food web at the Institute of Marine resources : a review of the post seven years of work. *Oceanogr. Mar. Biol. A. Rev.*, **10** : 349-414.
- Sukhotin, A.A., 1992.** Respiration and energetics in mussels (*Mytilus edulis*) cultured in the White Sea. *Aquaculture*, **101** : 41-57.

T-U-V

- Taguchi, S., Laws, E.A., 1987.** Patterns and causes of temporal variability in the physiological condition of the phytoplankton community in Kaneohe Bay, Hawaiï. *J. Plankton Res.*, **9**, (6) : 1143-1157.

- Taylor, A.C., Venn, T.J., 1979.** Seasonal variation in weight and biochemical composition of the tissues of the queen scallop, *Chlamys opercularis*, from the Clyde sea area. *Mar. Biol.*, **59** : 605-621.
- Taylor, J.J., Southgate, P.C., Rose, R.A., 1998.** Effects of mesh covers on the growth and survival of silver-lip pearl oyster (*Pinctada maxima*, Jameson) spat. *Aquaculture*, **162** : 241-246.
- Theisen, B.F., 1982.** Variation in size of gills, labial palps, and adductor muscle in *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from Danish waters. *Ophelia*, **21** (1) : 49-63.
- 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. 233 pp.
- Thielley, M., 1995.** Approches bibliographique et expérimentale de méthodes permettant d'évaluer l'état de maturité sexuelle des bivalves. Rapport interne IFREMER/RA, Brest, 58 pp.
- Thompson, R.J., 1984.** Production, reproductive effort, reproductive value cost in a population of the blue mussel *Mytilus edulis* from a subarctic environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **16** : 249-257.
- Torréton J.P., Dufour P., 1996.** Temporal and spatial stability of bacterioplankton biomass and productivity in an atoll lagoon. *Aquat. Microb. Ecol.*, **11** : 251-261.
- Torréton J.P., Pagès J., Dufour P., Cauwet G., 1997.** Bacterioplankton carbon growth yield and DOC turnover in some coral reef lagoons. Proc 8th Int Symp Coral Reef, Panama, pp 947-952
- Tranter, D.J., 1958a.** Reproduction in australian pearl oysters (Lamellibranchia). I. *Pinctada albina* (Lamarck) : primary gonad development. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* **9** (1) : 135-143.
- Tranter, D.J., 1958b.** Reproduction in australian pearl oysters (Lamellibranchia). II. *Pinctada albina* (Lamarck) : gametogenesis. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* **9** (1) : 144-158.
- Tranter, D.J., 1958c.** Reproduction in australian pearl oysters (Lamellibranchia). III. *Pinctada albina* (Lamarck) : Breeding season and sexuality. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* **9** (2) : 191-216.
- Tranter, D.J., 1958d.** Reproduction in australian pearl oysters (Lamellibranchia). IV. *Pinctada margaritifera* (Linnaeus). *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* **9** (4) : 511-525.
- Tranter, D.J., 1958e.** Reproduction in australian pearl oysters (Lamellibranchia). V. *Pinctada fucata* (Gould). *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, **10** (1) : 45-66.
- Tsuchiya, M., 1981.** Biodeposit production and oxygen uptake by the Japanese common scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay). *Bull. Mar. Biol., Stn Asamushi, Tohoku Univ.* **17** (1) : 1-15.
- Vacelet, E., Arnoux, A., Thomassin, B., 1996.** Particulate material as an indicator of pearl-oyster excess in the Takapoto lagoon (Tuamotu, French Polynesia). *Aquaculture*, **144** : 133-148.
- Vahl, O., 1972.** Porosity of the gill oxygen consumption and pumping rate in *Cardium edule* (L) (Bivalvia). *Ophelia*, **10** : 109-118.
- Vahl, O., 1973.** Pumping and oxygen consumptions rates of *Mytilus edulis* L. of different sizes. *Ophelia*, **12** : 45-52.
- Van Erkom Schurink, C., Griffiths, C.L., 1992.** Physiological energetics of four South African mussel species in relation to body size, ration and temperature. *Comp Biochem Physiol* **101A** (4) : 779-789
- Van Haren, R.J.F., Kooijman, S.A.L.M., 1993.** Application of a dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L.). *Neth. J. Sea Res.*, **31** (2) : 119-133.
- Velayudhan, T.S., Chellam, S., Dharmaraj, S., Victor, A.C.C., Kasim, M., 1996.** Comparison of growth and shell attributes of four generations of the pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould) produced in the hatchery. *Indian J. Fish.*, **43** (1) : 69-77.
- Velez, A., Epifanio, C.E. 1981.** Effects of temperature and ration on gametogenesis and growth in the tropical mussel *Perna perna* (L.). *Aquaculture*, **22** : 21-26.
- Von Bertalanffy, L., 1938.** A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.*, **81** : 181-213.

W-X-Y-Z

- Wada, K.T., 1991.** The pearl oyster, *Pinctada fucata* (Gould) (family Pteriidae). In: Estuarine and marine bivalve culture. Menzel W. (Ed.), CRC press, Boca raton, 362 pp.
- Walne, P.R., 1972.** The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **52** : 345-374.
- Ward, J.E., MacDonald, B.A., 1996.** Pre-ingestive feeding behaviours of two sub-tropical bivalves (*Pinctada imbricata* and *arca zebra*): responses to an acute increase in suspended sediment concentration. *Bull. Mar. Sci.*, **59** (2) : 417-432.
- Widdows, J., 1978.** Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *mytilus edulis*. *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, **58** : 109-124.
- Widdows, J., Fieth, P., Worrall, C.M., 1979.** Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, **50** : 195-207.
- Widdows, J., 1985.** Physiological procedures. In : The effects of Stress and pollution on Marine Animals. Bayne, B.L., Brown, D.A., Burns, K., Dixon, D.R., Ivanovici, A., Livingstone, D.R., Moore, D.M., Stebbing, A.R.D., Widdows, J. (Eds), Praeger Scientific, New York, pp 161-178.
- Williams, G.C. 1966.** Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.*, **100** : 87-690.
- Willows, R.I., 1992.** Optimal digestive investment: A model for filter feeders experiencing variable diets. *Limnol. Oceanogr.*, **37** (4) : 829-847.
- Wilson, J.H. 1983.** Retention efficiency and pumping rate of *Ostrea edulis* in suspensions of *Isochrysis aff galbana*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **12** : 51-58.
- Winter, J.E., 1973.** The filtration rate of *Mytilus edulis* and its dependence on algal concentration measured by a continuous automatic recording apparatus. *Mar. Biol.*, **22** : 317-328.
- Winter, J.E., 1976.** A critical review on some aspects of filter-feeding in lamellibranchiate bivalves. *Haliotis*, **7** : 71-87
- Wright, J.R., Hartnoll R.G., 1981.** An energy budget for a population of the limpet *Patella vulgata*. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **61** : 627-646.
- Yukihira, H., Klumpp, D.W., Lucas, J.S., 1998a.** Effects of body size on suspension feeding and energy budgets of the pearl oysters *Pinctada margaritifera* and *P. maxima*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **170** : 119-130.
- Yukihira, H., Klumpp, D.W., Lucas, J.S. 1998b.** Comparative effects of microalgal species and food concentration on suspension feeding and energy budgets of the pearl oysters *Pinctada margaritifera* and *P. maxima* (Bivalvia : Pteriidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **171** : 71-84.
- Yukihira, H., Klumpp, D.W., Lucas, J.S. 1999.** Feeding adaptations of the pearl oysters *Pinctada margaritifera* and *P. maxima* to variations in natural particulates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **182** : 161-173.
- Zanini, J.M. (1995).** Méthode d'estimation du stock naturel de nacres – *Pinctada margaritifera* – de lagons d'atoll, à travers l'exemple des lagons de Marutea Sud et de Takapoto (Polynésie française). Rapport EPHE-EVAAM. RA 65. Tahiti. 40 p.



ANNEXES

- *Liste des articles soumis*
- *Exemplaires des publications déjà éditées*

LISTE DES ARTICLES SOUMIS

A partir du Chapitre 1 :

BUESTEL D., **POUVREAU S.** Evolution spatio-temporelle de la matière en suspension, nourriture potentielle pour l'huître perlière *Pinctada margaritifera*, dans le lagon de Takapoto (Tuamotu, Polynésie Française). *Oceanologica Acta*, *in press*.

A partir du Chapitre 2 :

POUVREAU S., JONQUIÈRES 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.

A partir du Chapitre 3 :

POUVREAU S., BODOY A., BUESTEL D. *In situ* suspension feeding behaviour of the pearl oyster, *Pinctada margaritifera* : Combined effects of body size and weather-related seston composition. *Aquaculture*, *in press*.

A partir du Chapitre 4 :

POUVREAU S., TIAPARI J., GANGNERY A., LAGARDE F., GARNIER M., TEISSIER H., HAUMANI G., BUESTEL D., BODOY A. Growth of the Black-Lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, in suspended culture under hydrobiological conditions of Takapoto Lagoon (French Polynesia). *Aquaculture*, *submitted*.

A partir du Chapitre 5 :

POUVREAU S., GANGNERY A., TIAPARI J., LAGARDE F., GARNIER M., BODOY A. Estimation *in situ* et en laboratoire de la production de gamètes (Pr) et de l'effort de reproduction (ER) de l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*. *Aquat. Living Res.*, *submitted*.

A partir du Chapitre 6 :

POUVREAU S., BACHER C., HÉRAL M. Ecophysiological model of growth and reproduction of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, in the planktonic food web of Takapoto lagoon (French Polynesia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *submitted*.

EXEMPLAIRES DES PUBLICATIONS DÉJÀ ÉDITÉES

A partir du Chapitre 2 :

POUVREAU S., JONQUIÈRES 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.

A partir du Chapitre 3 :

POUVREAU S., BODOY A., BUESTEL D. *In situ* suspension feeding behaviour of the pearl oyster, *Pinctada margaritifera* : Combined effects of body size and weather-related seston composition. *Aquaculture*, *in press*.

Filtration by the pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, under conditions of low seston load and small particle size in a tropical lagoon habitat

Stéphane Pouvreau^{a,b,*}, Gérard Jonquières^a, Dominique Buestel^c

^a IFREMER COP, BP 7004, Taravao, Tahiti, French Polynesia

^b CREMA, BP 5, 17137 L'Houmeau, France

^c IFREMER-Palavas, Chemin de Maguelone, 34250 Palavas, French Polynesia

Accepted 16 February 1999

Abstract

In the oligotrophic waters of tropical atoll lagoons where *Pinctada margaritifera* lives and is farmed, primary production is mainly due to picoplankters ($< 1 \mu\text{m}$) and total particulate matter $> 1 \mu\text{m}$ never exceeds 1.5 mg l^{-1} . To understand the paradoxical growth of pearl oysters in such poor trophic conditions, retention efficiency (RE), clearance rate (CR) and gill structure of *P. margaritifera* were investigated. Absolute retention efficiencies (in percent) of several algae were measured by simultaneous sampling of water in inhalant and exhalant pearl oyster currents. RE varied from 15% for $1 \mu\text{m}$ particles (cyanobacteria *Aphanocapsa* sp.) to 98% for $5 \mu\text{m}$ particles (algae *Chaetoceros gracilis* and Tahitian *Isochrysis* aff. *galbana*) and was independent of dry tissue weight (W , in grams). Measurements of clearance rate (CR, in litres per hour) of several algae in relation to oyster size were also carried out by monitoring the removal rate of particles in closed and flowing systems. Both systems gave the same results: the lowest CR were obtained with *Aphanocapsa* sp. suspension and the higher values with the best retained algae (*C. gracilis* and Tahitian *Isochrysis* aff. *galbana*). When well-retained algae are used, CR becomes equivalent to pumping rate (PR, in litres per hour) and was then related to dry tissue weight as follows $\text{PR} \sim \text{CR} = 25.88W^{0.57}$. The proportionality coefficient of this equation, $25.88 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$, is the highest ever published for bivalve molluscs. Gill area (GA, in square millimetre) is high, from 1000 to 12000 mm^2 , and follows the equation $\text{GA} = 3502W^{0.67}$. The pumping rate per unit gill area ($5 \text{ ml mm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) is one of the highest reported values. Clearance activity in undisturbed pearl oysters and in conditions close to pearl farming sites is very high because of (1) a high relative size of gill and (2) a maximal use of the pumping capacity per unit gill area. Microscopic observation of gill filaments showed the lack of eu-latero-frontal cirri, which implies that pearl

* Corresponding author. Tel.: +33-5-46-50-94-40; Fax: +33-5-46-50-06-00; E-mail: spouvreau@ifremer.fr

oysters are not adapted to retain pico-sized particles. Consequently, amounts of particulate matter directly available to the pearl oyster are low in lagoon environment. However, *Pinctada* clearance activity is very high, in such a way that even inefficient capture of small particles provide sufficient nutrients. This trophic strategy gives an explanation to the rapid growth of this non-symbiotic bivalve in poor waters. © 1999 Elsevier Science B.V. All rights reserved.

Keywords: Pearl oyster; *Pinctada margaritifera*; Tropical lagoon; Retention efficiency; Clearance rate; Gill area; French Polynesia

1. Introduction

Farming of the black-lipped pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Linnaeus, 1758) var. *cumingi* (Reeve) is the main aquaculture activity in the lagoons of French Polynesia, the production of pearls adding up to nearly 6 metric tons in 1997. In natural conditions, pearl oysters live close to the substrate and presumably feed upon bedload-delivered particles. Conversely, cultivated pearl oysters are hung on long-lines in mid-water (10 m from the surface), and can feed only on suspended particles. In order to prevent over-exploitation of lagoons by farming (see review by Héral et al., 1989; Grant et al., 1993; Kashiwai, 1995), a research program entitled Programme Général de Recherche sur la Nacre, PGRN, was initiated in 1991. The main objective of PGRN was to gain new knowledge on pearl oysters and lagoon waters with the aim to model the carrying capacity of pearl farming sites.

In the lagoon environment, food availability for cultivated pearl oysters is restricted due to low particulate organic matter (POM) (Sournia and Ricard, 1976). Moreover, POM is dominated by picoplanktonic communities, e.g., picoeukaryotes, cyanobacteria and bacterioplankton (Charpy et al., 1992, 1997; Charpy and Blanchot, 1996, 1998; Torrétion and Dufour, 1996) which are not efficiently retained by bivalves. Despite these apparently unfavourable trophic conditions, cultivated pearl oysters are abundant and grow vigorously. One way to explain this paradox is to examine the mechanism involved in food acquisition by *P. margaritifera*.

Food uptake depends on: (1) retention efficiency (RE) which is the fraction of particles of a given size retained during one single passage across the gill, and (2) pumping rate (PR) defined as the volume of water processed by the bivalve per unit time. PR can be indirectly estimated by the calculation of clearance rate (CR), which is evaluated from the rate of removal of particles from the water per unit time. RE, PR and CR have been widely studied in numerous species of bivalves (Davids, 1964; Vahl, 1972; Winter, 1976; Mølhenberg and Riisgård, 1978; Bayne and Newell, 1983; Wilson, 1983; Riisgård, 1988; Jørgensen, 1990; Barillé et al., 1993), but have scarcely been investigated in *P. margaritifera*.

In lagoons, environmental conditions (e.g., food concentration, food quality, temperature, salinity and water current) which are fairly constant overtime (Pouvreau et al., 1998) are presumably not the main factors controlling food acquisition. The capacity to adjust RE and CR is primarily set by the anatomical characteristics of the gills. Indeed, RE for 1 μm particles depends partly on the presence and the size of eu-latero-frontal cirri (Mølhenberg and Riisgård, 1978; Riisgård, 1988; Barillé et al., 1993). Furthermore,

CR (or PR) is directly related to gill area (GA) (Meyhöfer, 1985; Riisgård, 1988; Jones et al., 1992). Therefore, the aim of the present work was 2-fold: (1) to experimentally investigate *P. margaritifera* RE and CR in relation to body weight and for various particle sizes; (2) to understand underlying mechanisms and anatomical structure which govern food acquisition in this bivalve. To compare filtration of *P. margaritifera* with that of other bivalves, reported RE, CR and GA measurements were reviewed, in order to point out the adaptations which allow pearl oyster to succeed under apparently adverse food conditions.

2. Materials and methods

2.1. Biological material

Pearl oysters, *P. margaritifera*, originated from Takapoto lagoon cultures and were obtained from the Polynesian Department of Marine Resources (SRM). Experiments were conducted at the IFREMER-COP laboratory in Tahiti, French Polynesia. Upon arrival, pearl oysters were first stocked in Vairao lagoon for several weeks before being moved to our laboratory facilities. When cleared of epibionts, pearl oysters were held in open-flow tanks for at least one week before being used for experimentation. Oyster tanks were supplied with water pumped at mid-depth in Vairao lagoon. Laboratory conditions mimicked the oligotrophic lagoon environment: temperature, salinity and oxygen content were kept constant at 28°C, 36‰ and 100% oxygen saturation, respectively. Total particulate matter (TPM) was maintained at approximately 1 mg l⁻¹ by feeding pearl oysters on cultivated algae (Tahitian *Isochrysis* aff. *galbana*, T-Iso) at low natural concentration (approximately 10 000 cells ml⁻¹).

After acclimation, three sets of experiments were carried out in order to: (1) study gill structure; (2) measure retention efficiency; and (3) estimate clearance rate. At the end of each experiment, pearl oysters were measured for shell height (dorso-ventral axis, *H*, in millimetres) and dry soft tissue weight (*W*, in grams) determined after a complete freeze-drying cycle.

2.2. Gill structure

2.2.1. *Eu-latero-frontal cirri*

Transverse sections of *P. margaritifera* demibranch were fixed in 3% glutaraldehyde buffered with sodium cacodylate and postfixed in > 1% osmium tetroxide. Specimens were embedded in epoxy resin. Semi-thin sections (0.5 to 1 µm) were stained with toluidine blue and examined under a microscope.

2.2.2. Gill area

The relationship between total gill area (GA, in square millimetres) and dry tissue weight (*W*, in grams) was established on 68 pearl oysters (32 to 120 mm shell height). After dissection, intact demibranches were removed and properly spread out. Area measurements were to the nearest 1 mm² using a video camera linked to an image

analysis system (SAMBA system, TITN Answere, Grenoble, France). Gill images obtained by the camera were firstly digitised. Then, outline of each gill image was delimited and pixels inside the outline were enumerated by a specific program giving the demibranch area. GA was then determined as demibranch area multiplied by 8, since the four V-shaped demibranches are equally sized. GA does not take into account gill plication and the curvature of the individual filaments. Consequently our measurement slightly underestimates the actual total gill area. Gill contraction upon dissection was avoided by using $MgCl_2$ solution. The relationship between total dry gill weight (GW, in grams) and dry tissue weight was estimated from 3319 dissected pearl oysters.

2.3. Retention efficiency

Retention efficiency was measured for various sizes of particle in eight pearl oysters (40 to 120 mm in shell height) in an experimental setup similar to the system described by Mølhenberg and Riisgård (1978). Pearl oysters were placed in 8-l glass beakers. The particle size distribution and abundance was estimated in water samples taken just up stream and down stream from the gill by means of glass tubes placed in front of the inhalant and exhalant apertures. To ensure the exclusive collection of exhalant water, the tip of the tube collecting outgoing water had a shape similar to the siphon aperture but slightly smaller. Samples (50 ml) were taken every 5 min after oyster shell opening. The total particle count and particle size distribution were determined in each water sample using a Coulter Counter TA II model fitted with a 70 or a 100 μm aperture. Measurements were made with a coincidence coefficient less than 5%. All sizes are expressed as Equivalent Spherical Diameter (ESD). In nearly spherical particles, ESD is indeed a fairly accurate estimator of the actual diameter. Particle concentration was estimated in 15 size classes ranging from 1 to 32 μm . Preliminary tests showed that results between 1 and 2 μm were reliable.

Particles used to estimate RE were cultured unicellular algae, chosen to cover a size range from 1 to 6 μm (Fig. 1). All selected algae were spherical or ellipsoidal, except *Chaetoceros gracilis* which has four setae. Therefore, in this latter species, ESD presumably underestimates the actual size of the particle and the corresponding retention efficiency was probably slightly overestimated.

Pearl oysters were transferred into glass beakers filled with 0.22 μm filtered lagoon water, and only fully open pearl oysters (i.e., with extended siphon very) were selected. As soon as the pearl oyster was fully open, the glass tubes were set in front of the inhalant and exhalant siphons and algae were added into the beaker in a random order. Between two contiguous algae testing, the water contained in the beaker was slowly replaced by 0.22 μm filtered water having the same physicochemical characteristics (temperature, salinity, oxygen content). An aeration system and a magnetic stirrer ensured suspension homogeneity without disturbing oysters. Measurements of retention were performed using a constant seston load (approximately 0.70 $mg l^{-1}$) which was maintained below the threshold for pseudofaeces production. Total particulate matter (TPM, in milligrams per litre) tested was close to the lagoonal water load (Sournia and Ricard, 1976; Charpy, 1996; Charpy and Blanchot, 1996, 1998; Pouvreau et al., 1998). TPM level was adjusted via the control of algae concentration in the beaker: e.g., 15 000 cells ml^{-1} ($\pm 25\%$) for *C. gracilis* and T-Iso; 25 000 cells ml^{-1} ($\pm 25\%$) for *Chlorella*

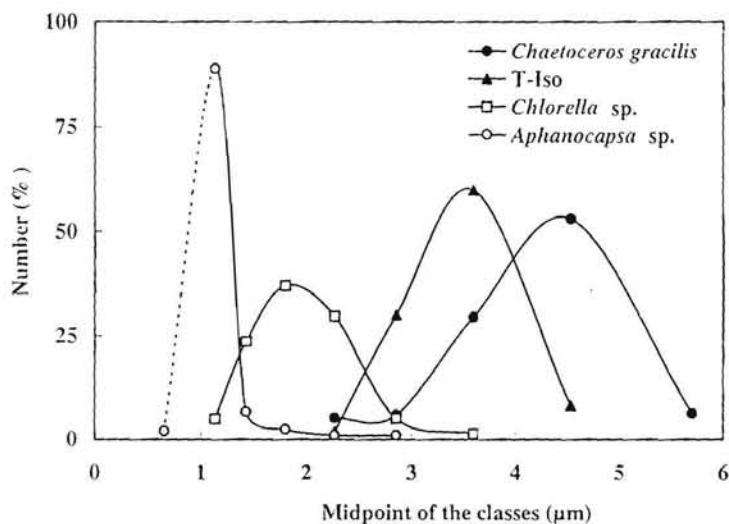


Fig. 1. Size distribution of the different algae used in this study. Size is expressed as Equivalent Spherical Diameter (ESD). Dashed line indicates that this part of the curve has been extrapolated, since counter measures below 1.2 μm are less reliable.

sp. and 50 000 cells ml^{-1} ($\pm 25\%$) for *Aphanocapsa* sp. Before each measurement, a rapid test was performed with *C. gracilis*, microalgae for which RE was complete, to ensure that the glass tube was correctly placed in front of the exhalant aperture, and that samples collected was only exhalant water. Retention efficiency was calculated for each size class as follows:

$$\text{RE}_k = 100 \times \frac{(C_i - C_e)}{C_i}$$

where RE_k is the retention efficiency for the size class k (%); C_i is the concentration of algae in the inhalant siphon (cells ml^{-1}); C_e is the concentration of algae in the exhalant siphon (cells ml^{-1}). RE_k for each size class was estimated from mean of duplicate measurement in eight pearl oysters (i.e., $n = 8 \times 2$). The mean of these measurements was considered as the best estimate of retention efficiency for the considered size class.

2.4. Clearance rate

Two complementary series of experiments were performed. In a first set of experiments, CR was estimated in a closed system for each of the algae previously used to estimate RE. Then, CR was controlled in an open-flow system using the alga exhibiting one of the highest RE (i.e., *C. gracilis* or T-Iso). This system allowed us to measure CR on a great number of pearl oysters in order to estimate accurately the relationship between CR and W.

The closed experimental system for CR estimation was the same as for RE measurement. The exponential decrease in algal concentration was followed in the beaker over

time until 50% of the algae had been removed (i.e., less than half an hour). CR corresponding to each algal taxon was calculated using four pearl oysters and according to the formula of Coughlan (1969).

$$CR = \frac{V \ln(C_0/C_t)}{t}$$

where CR is the clearance rate (notional volume of water cleared of particles per unit time, in litres per hour); V is the volume of water in litres; t is the time in hours; C_0 and C_t are the particle concentrations at times t_0 and t , respectively, in particles per litre.

Further experiments were conducted in an open-flow system. This system was made of four Plexiglas chambers (volume: 2.7 l), which allowed measurement of the clearance rate in three pearl oysters simultaneously, the fourth chamber being used as control (without oyster). Pearl oysters ($n = 43$) were selected to cover a wide range of size and weight (40 to 144 mm shell height). They were placed successively in the flow-through chambers and kept undisturbed. The algal concentration was monitored in the water entering and leaving each chamber by continuously measuring *in vivo* fluorescence. The selected algae was T-Iso, since the best proportionality term coefficient between *in vivo* fluorescence and algal concentration were obtained with this algae. Low concentrations of chlorophyll were measured with a sensitive fluorimeter (Model Jenway IC 6800, Infolab-Chimie, France) connected to a data acquisition station, itself connected to a microcomputer (data sampling rate was 5 measures s^{-1}).

Concentration in the inflowing water (C_1) was maintained constant around 10000–15000 cells ml^{-1} (TPM around 0.70 $mg\ l^{-1}$) and flow rate (F) in each chamber was adjusted to prevent the pearl oysters from removing more than $\sim 30\%$ of the particles. Individual clearances rates (CR, in litres per hour) were estimated by measuring the consumption of T-Iso added into the chamber and calculated according to the formula of Hildreth and Crisp (1976):

$$CR = F(C_1 - C_2)/C_0$$

where C_1 is the concentration of particles (fluorescence) in the inflowing water; C_2 is the concentration of particles (fluorescence) in the outflowing water; C_0 is the particle concentration immediately around the pearl oyster; F is the flow rate of water through the chambers (in litres per hour).

As the pearl oyster was placed in the chamber so that its inhalant aperture was as close as possible to the inflowing water, C_0 was approximated by C_1 .

2.5. Statistical procedures

Relationships presented herein were established by linear regression (with $Y = a + bX$ or $Y = aX^b$ equations), except for the retention curve, which was obtained by nonlinear method using a least squares algorithm developed by Marquardt (1963). RE curve equation was as follows:

$$RE(\%) = \frac{100}{(a + b \times c^{5r})}$$

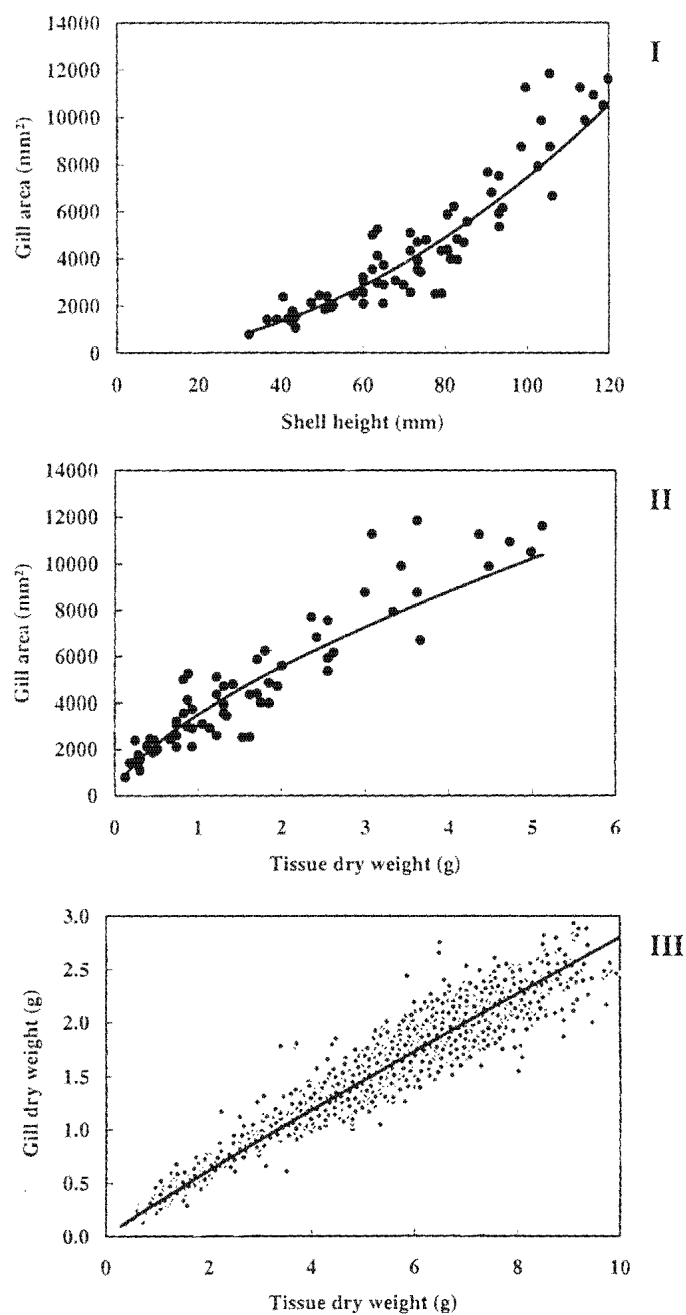


Fig. 2. Relation between: I—gill area (GA, mm²) vs. shell height (H , mm²; $n = 68$), II—gill area (GA, mm²) vs. dry tissue weight (W , g; $n = 68$), III—dry gill weight (GW, g) vs. dry tissue weight (W , g; $n = 3319$). Regression equations were $GA = 1.320H^{1.886}$ ($n = 68$; $R^2 = 0.863$; $P < 0.0001$) for plot I, $GA = 3502.448W^{0.665}$ ($n = 68$; $R^2 = 0.863$; $P < 0.0001$) for plot II and $GW = 0.320W^{0.940}$ ($n = 3319$; $R^2 = 0.991$; $P < 0.0001$) for plot III.

where RE is the retention efficiency; a , b , and c are the parameters estimated by nonlinear regression; Sz is the size of the particle (midpoint of the size class estimated by Coulter Counter).

The goodness-of-fit of each regression was assessed using standard statistics (correlation coefficient, R^2 and probability level). An analysis of covariance (Sokal and Rohlf, 1969) was performed on CR and RE values in order to test for algae and oyster weight effects. When it was necessary, a posteriori tests were performed using LSD method.

3. Results

3.1. Gill structure

P. margaritifera gill area ranged between 1000 and 12000 mm² for 68 pearl oysters in a shell height range between 40 and 120 mm (Fig. 2I). GA was not isometric with body dimensions (Fig. 2I) and (Fig. 2II) since it scaled with (shell height)^{1.89} and with (dry tissue weight)^{0.67}. The relation between dry gill weight and dry tissue weight was nearly isometric (b -value ~ 1), with a slope GW/W of 0.320 (Fig. 2III).

Microscopic observation of gill ordinary filaments showed well-developed frontal and lateral cilia and absence of eu-latero-frontal cirri (Fig. 3).

3.2. Retention efficiency

In *P. margaritifera*, particles larger than 5 μm were 100% retained (Fig. 4). As the size of algae diminished, a progressive decrease in RE was observed, 1 μm particles



Fig. 3. Transverse section through ordinary filament of *P. margaritifera* showing the lack of eu-laterofrontal cirri. F: frontal cilia. L: lateral cilia. Semi-thin section, toluidine blue, bar = 20 μm .

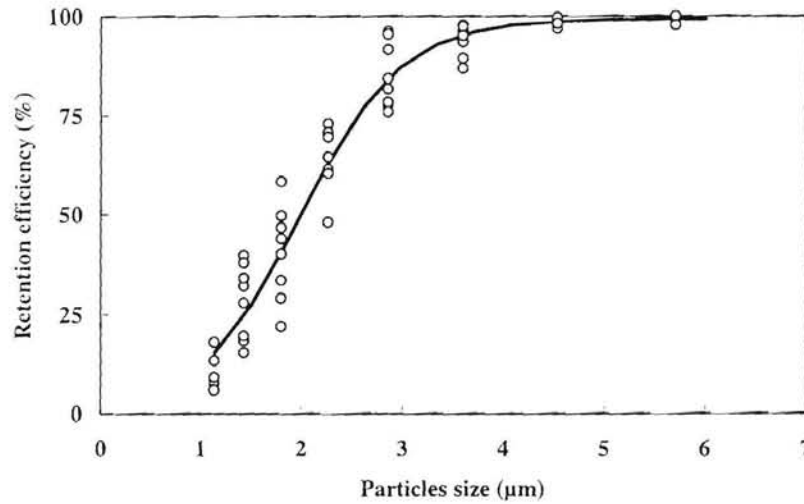


Fig. 4. Particle retention efficiency as a function of particle diameter (ESD) in *P. margaritifera*. Each value is the mean of at least two measurements on each of the eight pearl oysters studied.

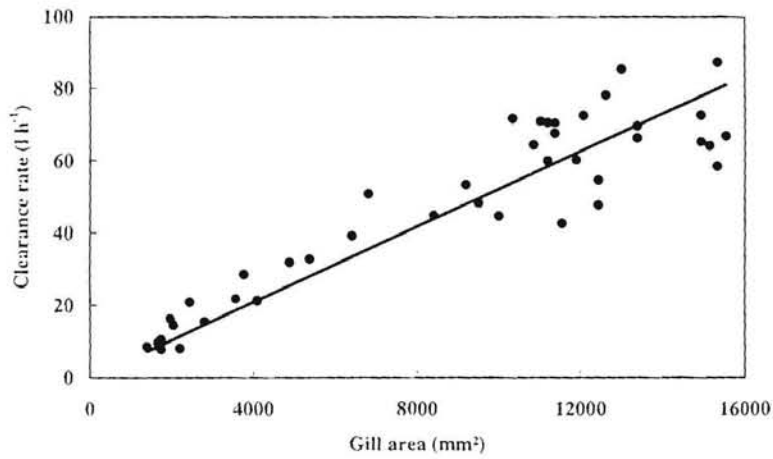
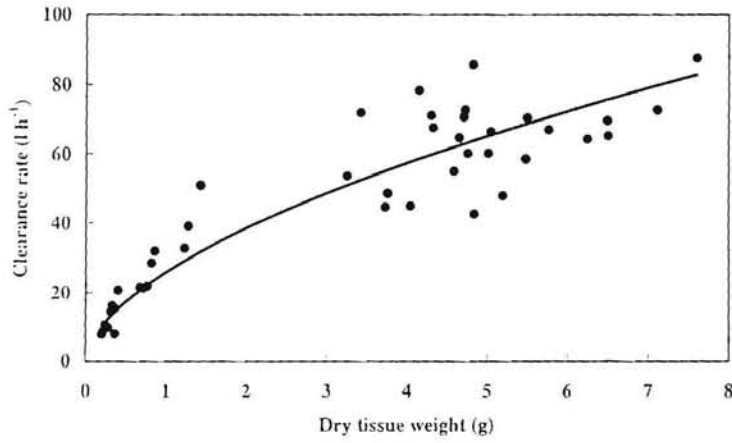
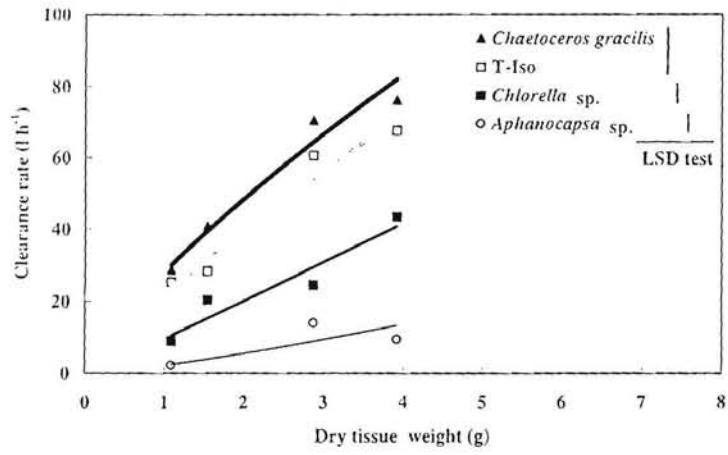
being retained with an efficiency of less than 15%. RE was modelled as a function of particle size according to the following equation:

$$RE(\%) = \frac{100}{(1 + 52.16 \times 0.137^{Sz})}$$

Even though pearl oysters used in this study covered a large size range (from 56 to 151 mm shell height), no significant effect of the animal body size on the RE was observed (ANCOVA, $df = 61$, F -ratio = 1.209, $P > 0.05$). Since the coulter counter channel did not exactly correspond to each algal modal class, the actual RE values of the algae tested were recalculated using the algae modes from Fig. 1 in the previous equation. T-Iso and *C. gracilis* were nearly entirely retained (94% and 98% efficiency, respectively) while only 15% of *Aphanocapsa* sp. was retained by the gills in one passage (Table 1).

Table 1
Mean retention efficiency of each species of algae used during experimentation

Species of algae	Medium size of algae (μm)	Retention efficiency (%)
<i>Chaetoceros gracilis</i>	4.1	98
Tahitian <i>Isochrysis</i> aff. <i>galbana</i>	3.4	94
<i>Chlorella</i> sp.	1.9	47
<i>Aphanocapsa</i> sp.	1.2	17



3.3. Clearance rate

3.3.1. CR in relation to the algal tracer used

Pearl oysters in the same weight range showed a significant algal size-related CR (ANCOVA, $df = 14$, F -ratio = 59.495, $P < 0.05$, Fig. 5I). A posteriori multiple range test (LSD method) evidenced statistical differences between all groups except between *C. gracilis* and T-Iso (Fig. 5I). The highest clearance rates were obtained with *C. gracilis* or T-Iso (approximately $25 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$) and the lowest with *Aphonocapsa* sp. (approximately $1 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$). Values of clearance obtained with *Chlorella* sp. ranged between these two limit values.

3.3.2. CR in relation to dry tissue weight and gill area

The clearance rate for T-Iso ranged between 10 l h^{-1} and 80 l h^{-1} according to an allometric relationship with W . The equation relating CR (l h^{-1}) and W (g) is illustrated in Fig. 5II and described by the following equation:

$$\text{CR} = 25.876W^{0.573} \quad (n = 43; R^2 = 0.911; P = 0.0001)$$

Clearance rate increased with gill area according to an isometric relationship (Fig. 5III) and was described by the following equation:

$$\text{CR} = 0.005\text{GA} \quad (n = 43; R^2 = 0.832; P = 0.0001)$$

The y -intercept was not significantly different from 0 ($P > 0.01$) and was suppressed in the regression computing. The volume pumped per unit of gill area ($5 \text{ ml h}^{-1} \text{ mm}^{-2}$) was independent of body size.

4. Discussion

In *P. margaritifera*, gill weight (GW) represents approximately 30% of the total tissue weight, and gill area (GA) is large, ranging from 1000 to 12000 mm^2 for pearl oysters ranging between 40 to 120 mm in shell height. Relationships between GW and W have seldom been established. Tsuchiya (1981) found that dry gill weight averaged 13% of the total tissue weight in *Patinopecten yessoensis*, a value which is very low in comparison with that of *P. margaritifera*. The lack of GW vs. W relationship reports contrasts with the relative abundance of published GA vs. W equations. The latter relationship is generally modelled as $Y = aW^b$, b -value being often close to 0.67 (see Table 2 and also Hughes, 1969; Vahl, 1973; Hawkins et al., 1990; Jones et al., 1992;

Fig. 5. Clearance rate of *P. margaritifera* (CR, l h^{-1}). I—CR as a function of the species of algae used (a posteriori tests showed no difference between T-Iso and *C. gracilis*, near the legend); II—Allometric relationship between CR and W ($\text{CR} = 25.876 \times W^{0.573}$, $n = 43$; $R^2 = 0.911$; $P = 0.0001$); III—Isometric relationship between CR and GA ($\text{CR} = 0.005 \times \text{GA}$, $n = 43$; $R^2 = 0.832$; $P = 0.0001$). CR in (II) and (III) was obtained by using T-Iso as tracer. As this alga was retained with high efficiency (94%), CR was a fairly accurate measure of the actual pumping rate PR.

Table 2

Comparisons between regressions of gill area (mm^2) and pumping or clearance rate (l h^{-1}) of well-retained algae against pearl oyster tissue dry tissue weight (g) for several species living in low turbidity level. Brackets indicate that the equation was obtained on oysters living in different conditions

Species	Gill area (mm^2) vs. tissue dry weight (g)	PR (l h^{-1}) or CR (l h^{-1}) related to W (g)	References
<i>Clinocardium nuttallii</i>	$594W^{0.79}$	$3.06W^{0.80}$	Meyhöfer (1985)
<i>Macoma nasuta</i>	$285W^{0.63}$	$0.08W^{0.85}$	Meyhöfer (1985)
<i>Mytilus californianus</i>	$2740W^{0.69}$	$7.97W^{0.71}$	Meyhöfer (1985)
<i>Chlamys hastata</i>	$2216W^{0.91}$	$8.71W^{0.94}$	Meyhöfer (1985)
<i>Mytilus edulis</i>	$2458W^{0.66}$	$7.45W^{0.66}$	Molhenberg and Riisgård (1979)
<i>Crassostrea gigas</i>	$2610W^{0.72}$	[$4.82W^{0.44}$]	Barillé (pers. comm.), Bougrier et al. (1995)
<i>Pinctada margaritifera</i>	$3502W^{0.67}$	$25.88W^{0.57}$	This study

Franz, 1993). On the contrary, a -values exhibit a larger range of variation among bivalves, from $285 \text{ mm}^2 \text{ g}^{-1}$ in *Macoma nasuta* (Meyhöfer, 1985) to $7490 \text{ mm}^2 \text{ g}^{-1}$ in *Geukensia demissa* (Franz, 1993). When only bivalves living in habitats with comparable turbidity levels are considered, *P. margaritifera* shows the highest a -value ($3502 \text{ mm}^2 \text{ g}^{-1}$, Table 2). This specificity remains all the more valid when considering studies where turbidity is higher: a -value was found equal to 974 in *Cerastoderma edule* (Hawkins et al., 1990), 1820 in *Mytilus edulis* (Jones et al., 1992), 1942 in *Corbicula fluminea* and 2560 in *Dreissena polymorpha* (recalculated from Payne et al., 1995). *G. demissa* is the only species reported in the literature exhibiting a relative gill area higher than in *P. margaritifera*. But for this species, the important development of gill constitutes in fact a response to food limitations at high shore levels (Franz, 1993).

Clearance rate are classically determined by indirect methods. Most of these methods are based on the measurement of the removal of suspended matter from a known volume of water in closed or open-flow systems (for theoretical basis, see Coughlan, 1969; Hildreth and Crisp, 1976; Winter, 1976). In this work, we have used both systems. CR of T-Iso for 1 g DW pearl oyster was 25.10 l h^{-1} in closed system, and 25.88 l h^{-1} in open-flow system, showing that both methods led to similar results. Another approach to the evaluation of CR has been proposed and consists in collecting biodeposits (reviewed by Iglesias et al., 1998). This second method, which is easy to set up in situ in lagoon environment, will be the aim of further field experiments.

Pumping rate (PR) is generally determined by so-called direct methods which consist of measuring exhalant water flow (Vahl, 1972, 1973; Hildreth, 1976; Meyhöfer, 1985; Famme et al., 1986; Jørgensen, 1990; Jones et al., 1992; Bunt et al., 1993). Our study shows that when the alga used as a tracer is retained with low efficiency (i.e., *Aphanocapsa* sp. or *Chlorella* sp.), clearance rate underestimates markedly the volume of water which actually flows through the gills (i.e., PR). Hence, in such cases, measurements of retention efficiency are mandatory to estimate PR from CR. T-Iso being retained with a nearly 94% efficiency, we considered that, for this species,

CR-model obtained here constitutes a first good estimate of PR. Nevertheless, since a little part of T-Iso may escape through the gill, CR measurements using T-Iso may slightly underestimate the actual PR. Therefore, further laboratory studies of *P. margaritifera* filtration should use larger tracers (> 6 μm diameter).

To assess in situ the actual PR, Buestel and Pouvreau (unpublished data) measured exhalant flow in a 3-year-old (120 mm, 6.1 g dry tissue weight) pearl oyster using a micro-flowmeter placed in front of the exhalant aperture. Exhalant current reached 5 cm s^{-1} , while exhalant aperture area was estimated to be 4.3 cm^2 . These results lead to an in situ PR of 77.4 l h^{-1} , while the theoretical value given by the CR-model obtained in the present work would be 73.8 l h^{-1} . This concordance supports our contention that our CR-model obtained in laboratory with T-Iso is a reliable model of the actual in situ PR, with nevertheless a risk of slight underestimation. Further field experiments will attempt to assess in situ PR.

In low turbidity conditions, pearl oyster exhibits a very high clearance rate which follow the allometric equation $25.88 \times (\text{dry tissue weight})^{0.57}$. There is extensive literature on clearance and pumping rates in bivalves and many authors have related CR or PR to W by fitting power models (i.e., $y = aW^b$, Table 3).

Typically, the exponent coefficient (b -value) ranges between 0.38 and 0.94 (mean value = 0.67). The value obtained in *P. margaritifera* is in the lower half of that range (0.57). In comparison with reported values for bivalves (Table 3, range: 0.08 to $11.6\text{ l h}^{-1}\text{ g}^{-1}$), the a -value (CR for well-retained algae in a 1 g DW pearl oyster) found in *P. margaritifera* is remarkably high ($25.88\text{ l h}^{-1}\text{ g}^{-1}$). Seston load is known to affect pumping capacity (Winter, 1973, 1976; Bayne and Newell, 1983; Burky et al., 1985; Defosse and Daguzan, 1995; Lei et al., 1996). Therefore it is not surprising that *P. margaritifera* counteracted low ambient turbidity via high PR. This study strengthens the speculation by Hawkins et al. (1998), who compared feeding behaviour of four tropical bivalves to that of temperate bivalves, that "average of clearance rate may be faster in the tropical species studied here".

The comparison of the PR per unit of gill area (PR/GA) in bivalves gives some insight into the mechanisms which may explain the high pumping capacity observed in *P. margaritifera*. In most species, PR/GA occurs within the range 0.4 and $4.1\text{ ml mm}^{-2}\text{ h}^{-1}$ (Foster-Smith, 1975; Mølhenberg and Riisgård, 1979; Meyhöfer, 1985; Jones et al., 1992), a high value of $5.2\text{ ml mm}^{-2}\text{ h}^{-1}$ having been reported in *Clinocardium nuttallii* (Meyhöfer, 1985). The high PR/GA ratio obtained in *P. margaritifera* ($5\text{ ml h}^{-1}\text{ mm}^{-2}$) combined with an elevated relative GA contributes to the explanation of the high pumping capacity observed in *P. margaritifera*.

Retention efficiency can be determined by either direct or indirect ways. Even though indirect methods have been mostly used (Haven and Morales-Alamo, 1970; Mølhenberg and Riisgård, 1978; Palmer and Williams, 1980; Riisgård, 1988; Barillé et al., 1993), they only allow an estimation of the relative retention efficiency (see Wilson, 1983). The absolute RE, i.e., the percentage of particles of a specific size removed from the suspension in a single passage through the gills (Wilson, 1983), is generally determined by direct methods, in which cannulation of the bivalve is needed (e.g., Jørgensen et al., 1984). In the present study, we followed a direct method in which water samples were withdrawn, via glass tubes, just up stream and down stream from the gill. Because

Table 3

Allometric relationship between pumping or clearance rate (PR or CR, $l\ h^{-1}$) and body size (W , g dry tissue weight) of different suspension-feeding bivalves. Information about concentration of particulate matter and temperature is given as far as possible

Species	PR or CR ($l\ h^{-1}$) on W (g)	Turbidity	Suspended matter ($mg\ l^{-1}$)	Concentration of algae (cells ml^{-1})	Temperature ($^{\circ}C$)	References
<i>Clinocardium nuttallii</i>	$3.06W^{0.80}$	Low	–	–	13	Meyhöfer (1985)
<i>Macoma nasuta</i>	$0.08W^{0.85}$	Low	–	–	13	Meyhöfer (1985)
<i>Chlamys hastata</i>	$8.71W^{0.94}$	Low	–	–	13	Meyhöfer (1985)
<i>Anlucomya ater</i>	$0.89W^{0.81}$	Low	TPM = 3	–	15	Van Erkom Schurink and Griffiths (1992)
<i>Perna perna</i>	$2.55W^{0.88}$	Low	TPM = 3	–	15	Van Erkom Schurink and Griffiths (1992)
<i>Choromytilus meridionalis</i>	$3.49W^{1.00}$	Low	TPM = 3	–	15	Van Erkom Schurink and Griffiths (1992)
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	$4.08W^{1.06}$	Low	TPM = 3	–	15	Van Erkom Schurink and Griffiths (1992)
<i>M. californianus</i>	$7.97W^{0.71}$	Low	–	–	13	Meyhöfer (1985)
<i>M. californianus</i>	$1.31W^{0.44}$	Low to medium	–	–	15	Mean value from Bayne et al. (1976)
<i>M. edulis</i>	$7.45W^{0.66}$	Low	POM < 0.3	2000 to 10000	10–13	Møllenberg and Riisgård (1979)
<i>M. edulis</i>	$1.78W^{0.70}$	–	–	–	10–12	Jones et al. (1992)
<i>M. edulis</i>	$2.41W^{0.74}$	Low	TPM = 1.07	20000	12	Winter (1973)
<i>M. edulis</i>	$1.31W^{0.73}$	Low	TPM = 2.13	40000	12	Winter (1973)
<i>M. edulis</i>	$3.90W^{0.60}$	Low	–	2000 to 6000	10	Vahl (1973)
<i>M. edulis</i>	$1.27-3.90W^{0.58-0.74}$	Low to medium	–	2000 to 40000	10–15	Range of the values given in Winter (1976)

<i>M. chilensis</i>	0.79–1.55W ^{0.58–0.59}	Low	TPM = 0.80–2.14	15 000 to 40 000	12	Navarro and Winter (1982)
<i>Cerastoderma edule</i>	2.00W ^{0.58}	Low	–	3400 to 7400	10	Vahl (1972)
<i>C. edule</i>	11.60W ^{0.70}	Low	POM < 0.3	2000 to 10 000	10–13	Mølhenberg and Riisgård (1979)
<i>C. echinatum</i>	4.22W ^{0.62}	Low	POM < 0.3	2000 to 10 000	10–13	Mølhenberg and Riisgård (1979)
<i>C. lamarcki</i>	2.72W ^{0.74}	Low	–	18 000	18–21	Sanina (1976)
<i>Modiolus modiolus</i>	6.00W ^{0.75}	Low	POM < 0.3	2000 to 10 000	10–13	Mølhenberg and Riisgård (1979)
<i>Arctica islandica</i>	5.55W ^{0.62}	Low	POM < 0.3	2000 to 10 000	10–13	Mølhenberg and Riisgård (1979)
<i>Mercenaria mercenaria</i>	2.60W ^{0.74}	Medium	–	–	19	Coughlan and Ansell (1964)
<i>M. mercenaria</i>	1.24W ^{0.80}	Low	–	25 000	28	Riisgård (1988)
<i>Geukensia demissa</i>	6.20W ^{0.83}	Low	–	25 000	28	Riisgård (1988)
<i>Argopecten irradians</i>	6.20W ^{0.83}	Low	–	25 000	28	Riisgård (1988)
<i>A. irradians</i>	4.74W ^{0.82}	Low	–	–	24	Chipman and Hopkins (1954)
<i>Dreissena polymorpha</i>	0.25W ^{0.48}	Medium	TPM = 12	–	20	Lei et al. (1996)
<i>Tapes decussatus</i>	3.28W ^{0.54}	Medium	TPM = 20–40	–	19	Recalculated from Defossez and Daguzan (1995)
<i>Ruditapes philippinarum</i>	2.88W ^{0.44}	Medium	TPM = 20–40	–	19	Recalculated from Defossez and Daguzan (1995)
<i>Musculium partiumetium</i>	0.21W ^{0.75}	Medium	TPM = 7–26	–	2–20	Mean value of Burky et al. (1985)
<i>Didacna longipes</i>	0.61W ^{0.52}	Medium	–	60 000	18–21	Sanina (1976)
<i>D. trigonoides</i>	1.32W ^{0.75}	Medium	–	39 000	18–21	Sanina (1976)
<i>Venerupis corrugatus</i>	1.90–3.62W ^{0.61}	Medium	TPM = 6.7–9.7	–	13–18	Stenton-Dozey and Brown (1994)
<i>Ostrea edulis</i>	6.55W ^{0.46}	Low to medium	–	2300 to 25 000	20–22	Recalculated from Fig. 7 of Walne (1972)
<i>Crassostrea gigas</i>	4.82W ^{0.44}	Medium	–	–	19	Bougrier et al. (1995)
<i>C. gigas</i>	2.28W ^{0.73}	Medium	–	100 000	20	Gerdes (1983)
<i>C. virginica</i>	6.80W ^{0.73}	Low	–	25 000	28	Riisgård (1988)
<i>Pinctada margaritifera</i>	25.88W ^{0.57}	Low	POM < 0.3	10 000	28	This study

Table 4

Size of particles retained with 100% and 50% efficiency by some bivalves (* indicate that value was obtained by extrapolation of the curve of the retention efficiency)

Species	Size for 100% retention efficiency	Size for 50% retention efficiency	Retention efficiency for 1 μ m particles	Observation on seston load	Source
<i>Latero-frontal cirri well-developed</i>					
<i>Arctica islandica</i>	3	< 1	70%	10000 algae ml ⁻¹	Mølhenberg and Riisgård, 1978
<i>Cultellus pellucidus</i>	4	1	50%	10000 algae ml ⁻¹	Mølhenberg and Riisgård, 1978
<i>Mercenaria mercenaria</i>	4	2	*30%	-	Riisgård, 1988
<i>Cardium edule</i>	3	1.5	35%	10000 algae ml ⁻¹	Mølhenberg and Riisgård, 1978
<i>C. glaucum</i>	4	1.1	50%	-	Jørgensen et al., 1984
<i>Mytilus edulis</i>	4	1	50%	10000 algae ml ⁻¹	Mølhenberg and Riisgård, 1978
<i>Reduced eu-latero-frontal cirri</i>					
<i>Ostrea edulis</i>	5	2	5%	10000 algae ml ⁻¹	Mølhenberg and Riisgård, 1978
<i>O. edulis</i>	4			10000 algae ml ⁻¹	Wilson, 1983
<i>Crassostrea gigas</i>	4	3	*0%	1.34 mg l ⁻¹	Barillé et al., 1993
<i>C. gigas</i>	13	7	*0%	64.37 mg l ⁻¹	Barillé et al., 1993
<i>C. virginica</i>	3	1-2	*10%	> 1 million part ml ⁻¹	Haven and Morales-Alamo, 1970
<i>C. virginica</i>	3.5	1.5	*40%	1.45 mg l ⁻¹	Palmer and Williams, 1980
<i>C. virginica</i>	> 5	1.7	*30%	6.54 mg l ⁻¹	Palmer and Williams, 1980
<i>C. virginica</i>	6	2.5	*30%	-	Riisgård, 1988
<i>Eu-latero-frontal cirri lacking</i>					
<i>Argopecten irradians</i>	6	4	0%	0.88 mg l ⁻¹	Palmer and Williams, 1980
<i>A. irradians</i>	6	3	*5%	10.89 mg l ⁻¹	Palmer and Williams, 1980
<i>A. irradians</i>	5	2.5	0%	-	Riisgård, 1988
<i>Pecten septemradiatus</i>	6.5	4	*20%	10000 algae ml ⁻¹	Mølhenberg and Riisgård, 1978
<i>P. opercularis</i>	6	4	*20%	10000 algae ml ⁻¹	Mølhenberg and Riisgård, 1978
<i>Placopecten magellanicus</i>	8	3	*20%	< 5 mg l ⁻¹	MacDonald and Ward, 1994
<i>Monia squama</i>	6	3	*0%	-	Jørgensen et al., 1984
<i>Pinctada margaritifera</i>	5	2	*15%	10000 algae ml ⁻¹	This work

inhalant and exhalant apertures in *P. margaritifera* are large, cannulation was unnecessary, which prevented further disturbance of the animal.

Using this method, absolute RE was estimated in undisturbed *P. margaritifera*. It appeared that RE of 100% was obtained for particle sizes above 5 μm , while most of the 1 μm particles passed through the gills. This RE spectrum agrees with two other studies conducted on *Pinctada* sp. Dufour and Torr ton (1996) showed that retention of free living bacteria (0.4 μm diameter) was only 1/38th of the value obtained with Tahitian *Isochrysis* aff. *galbana*. This corresponds to an RE of 2.5%. Ward and MacDonald (1996) working on *Pinctada imbricata* fed under various conditions of natural seston load measured RE around 75% for 3 μm particles and 100% for 6 μm particles. These concordances suggest that our RE model is reliable and may be an efficient tool to analyse interactions between the bivalve and its natural environment.

Eu-latero-frontal cirri are well-known for participating in the retention of small particles (Table 4). Accordingly, *P. margaritifera*, which have no eu-latero-frontal cirri, poorly retained 1 μm particles. This deficit is surprising given the relative abundance of pico-plankton in Polynesian lagoons, i.e., more than 60% of the total organic matter in suspension (e.g., Charpy and Blanchot, 1996, 1998; Dufour and Torr ton, 1996). *P. margaritifera* offset this low efficiency in retaining pico-planktonic particles by feeding on higher trophic levels such as protists (micro-algae and protozoa) and aggregates (assemblages of mucus, detritus and bacteria, etc.). These large particles thus play the role of trophic intermediary between pearl oysters and pico-plankton (Le Gall et al., 1997; Dupuy et al., 1999). Protists and aggregates are found at very low concentration ($< 1 \text{ mg l}^{-1}$) in the water around long-lines of *P. margaritifera* are grown. This scarcity is compensated by the fact that *P. margaritifera* can sustain very high pumping activity providing sufficient nutrition to support its high growth rate.

Working on other tropical bivalves inhabiting the same lagoon (i.e., *Pinctada maculata*, *Arca ventricosa* and *Chama iostoma*), Adessi and Payri (1998) also measured high CR, especially in *P. maculata*, which also exhibits rapid growth. Tropical bivalves have developed two different strategies to grow fast in low ambient seston conditions: (1) Tridacnidae, and especially *Tridacna gigas*, are symbiotic and use photosynthates from their zooxanthellae to ensure rapid growth (Klumpp and Griffiths, 1994); (2) Non-symbiotic bivalves, and especially *Pinctada* sp., process large amount of water in order to gain sufficient energy.

Under such conditions, the carrying capacity of lagoons for shellfish aquaculture is certainly limited, but perhaps fragile and may depend strongly on plankton turn-over and water mixing around rearing long-lines. Further work will attempt to quantify this capacity.

Acknowledgements

This work was carried out at the IFREMER Pacific Oceanological Centre and was supported by the 'Programme G n ral de Recherche sur la Nacre'. We would like to thank all the people from the IFREMER Pearl Oyster laboratory and especially

S. Robert for his support during this study, X. Caisey and J. Tiapiari for supplying the algal cultures, A. Bennett, H. Teissier, J.M. Dormoy and F. Bernard for experimental assistance, Y. Pichot for gill microscopic observation and L. Le Déan for image analysis. We would also thank especially Doctor Solange Legall and Doctor Guy Claireaux from CNRS for their very useful help and valuable comments during the writing of this article.

References

- Addressi, L., Payri, C., 1998. Nutrition and stock of major sessile bivalves, trophic competitors of the black pearl oyster *Pinctada margaritifera* (Linné, 1758) var. *cumingi* (Jameson) in Takapoto, Tuamotu Archipelago, French Polynesia. Oral communication. In: International Society for Reef Studies, European meeting, 1–4 September 1998, Programme and Abstracts. Ecole Pratique des Hautes Etudes (E.P.H.E.), Perpignan, France, 7 pp.
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M., Bougrier, S., 1993. No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 171, 91–106.
- Bayne, B.L., Newell, R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: Saleuddin, A.S.M., Wilbur, K.M. (Eds.), *The Mollusca*, Vol. 4. Academic Press, London, pp. 407–515.
- Bayne, B.L., Bayne, C.J., Carefoot, T.C., Thompson, R.J., 1976. The physiological ecology of *Mytilus californianus* Conrad. I. Metabolism and energy balance. *Oecologia* 22, 229–250.
- Bougrier, S., Geairon, P., Deslous-Paoli, J.M., Bacher, C., Jonquières, G., 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance rate and oxygen consumption of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* 134, 143–154.
- Bunt, C.M., MacIsaac, H.J., Sprules, W.G., 1993. Pumping rates and projected filtering impact of juvenile zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in western lake Erie. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50, 1017–1022.
- Burky, A.J., Benjamin, R.B., Conover, D.G., Detrick, J.R., 1985. Seasonal responses of filtration rates to temperature oxygen availability and particle concentration of the freshwater clam *Musculium partuneium* (Say). *Am. Malacol. Bull.* 3 (2), 201–212.
- Charpy, L., 1996. Phytoplankton biomass and production in two Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 145, 133–142.
- Charpy, L., Blanchot, J., 1996. *Prochlorococcus* contribution to phytoplankton biomass and production of Takapoto atoll (Tuamotu Archipelago). *C. R. Acad. Sci. Paris Life Sci.* 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. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 162, 51–70.
- Charpy, L., Blanchot, J., Lo, L., 1992. Contribution des cyanobactéries (*Synechococcus* sp.) à la production phytoplanktonique dans un lagon d'atoll fermé (Takapoto, Tuamotu, Polynésie Française). *C. R. Acad. Sci. Paris Life Sci.* 314 (3), 395–401.
- Charpy, L., Dufour, P., Garcia, N., 1997. Particulate organic matter in sixteen Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 151, 55–65.
- Chipman, V.A., Hopkins, J.G., 1954. Water filtration by the bay scallop, *Pecten irradians*, as observed with the use of radioactive plankton. *Biol. Bull. Mar. Biol.* 107, 80–91.
- Coughlan, J., 1969. The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. *Mar. Biol.* 2, 356–358.
- Coughlan, J., Ansell, A.D., 1964. A direct method for determining the pumping rate of siphonate bivalves. *J. Cons., Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 29, 205–213.
- Davids, C., 1964. The influence of suspensions of microorganisms of different concentrations on the pumping and retention of food by the mussel (*Mytilus edulis* L.). *Neth. J. Sea Res.* 2 (2), 233–249.
- Defosse, J.M., Daguzan, J., 1995. Mesure comparative du débit palléal des bivalves *Tapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum* lors de rapides changements de température et de turbidité. *Cah. Biol. Mar.* 36, 299–307.
- Dufour, P., Torrétion, J.P., 1996. Utilization of bacterioplankton as a food source by the pearl oyster *Pinctada margaritifera*. In: Lessios, H.A. (Ed.), *Proc. 8th Int. Symp. Coral Reef, Panama*. Abstract, 54 pp.

- Dupuy, C., Le Gall, S., Hartmann, H.J., Breret, M., 1999. Retention by the oyster *Crassostrea gigas* of ciliates and flagellates from a natural community in Charente oyster ponds: protists as a trophic link between bacterioplankton and benthic suspension-feeders. Mar. Ecol. Prog. Ser., in press.
- Famme, P., Riisgård, H.U., Jørgensen, C.B., 1986. On direct measurement of pumping rates in the mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 92, 323–327.
- Foster-Smith, R.L., 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.), and *Venerupis pullastra* (Montagu). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 17, 1–22.
- Franz, D.R., 1993. Allometry of shell and body weight in relation to shore level in the intertidal bivalve *Geukensia demissa* (Bivalvia: Mytilidae). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 174, 193–207.
- Gerdes, D., 1983. The pacific oyster *Crassostrea gigas*: Part I. Feeding behaviour of larvae and adults. Aquaculture 31, 195–219.
- Grant, J., Dowd, M., Thompson, K., Emerson, C., Hatcher, A., 1993. Perspectives on field studies and related biological models of bivalve growth and carrying capacity. In: Dame, R.F. (Ed.), Bivalves Filter Feeders in Estuaries and Coastal Ecosystems Processes. NATO ASI Series G33, pp. 371–421.
- Haven, D.S., Morales-Alamo, R., 1970. Filtration of particles from suspension by the American oyster *Crassostrea virginica*. Biol. Bull. 139, 248–264.
- Hawkins, A.J.S., Navarro, E., Iglesias, J.I.P., 1990. Comparative allometries of gut-passage time, gut content and metabolic faecal loss in *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*. Mar. Biol. 105, 197–204.
- Hawkins, A.J.S., Smith, R.F.M., Tan, S.H., Yasin, Z.B., 1998. Suspension-feeding behaviour in tropical bivalve molluscs: *Perna viridis*, *Crassostrea belcheri*, *Crassostrea iradelei*, *Saccostrea cucullata* and *Pinctada margarifera*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 166, 173–185.
- Héral, M., Bacher, C., Deslous-Paoli, J.M., 1989. La capacité biotique des bassins ostréicoles. In: Troadec, J.P. (Ed.), L'homme et Les Ressources Halieutiques. IFREMER, Paris, pp. 225–259.
- Hildreth, D.I., 1976. The influence of water flow rate on pumping rate in *Mytilus edulis* using a refined direct measurement apparatus. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 56, 311–319.
- Hildreth, D.I., Crisp, D.J., 1976. A corrected formula for calculation of filtration rate of bivalve molluscs in an experimental flowing system. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 56, 111–120.
- Hughes, R.N., 1969. A study of feeding in *Scobularia plana*. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 49, 805–823.
- Iglesias, J.I.P., Urrutia, M.B., Navarro, E., Ibarrola, I., 1998. Measuring feeding and absorption in suspension-feeding bivalves: an appraisal of the biodeposition method. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 219, 71–86.
- Jones, H.D., Richards, O.G., Southern, T.A., 1992. Gill dimensions, water pumping rate and body size in the mussel *Mytilus edulis* L. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 155, 213–237.
- Jørgensen, C.B., 1990. Bivalve Filter-feeding: Hydrodynamics, Bioenergetics, Physiology and Ecology. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark, 140 pp.
- Jørgensen, C.B., Kiorboe, T., Mølhenberg, F., Riisgård, H.U., 1984. Ciliary and mucus-net filter feeding with special reference to fluid mechanical characteristics. Mar. Ecol. Prog. Ser. 15, 283–292.
- Kashiwai, M., 1995. History of carrying capacity concept as an index of ecosystem productivity (review). Bull. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst. 59, 81–100.
- Klumpp, D.W., Griffiths, C.L., 1994. Contributions of phototrophic and heterotrophic nutrition to the metabolic and growth requirements of four species of giant clams (Tridacnidae). Mar. Ecol. Prog. Ser. 115, 103–115.
- Le Gall, S., Bel Hassen, M., Le Gall, P., 1997. Ingestion of a bacterivorous ciliate by the oyster *Crassostrea gigas*: protozoa as a trophic link between picoplankton and benthic suspension-feeders. Mar. Ecol. Prog. Ser. 152, 301–306.
- Lei, J., Payne, B.S., Wang, S.Y., 1996. Filtration dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53, 29–37.
- MacDonald, B.A., Ward, J.E., 1994. Variation in food quality and particle selectivity in the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Mollusca: Bivalvia). Mar. Ecol. Prog. Ser. 108, 251–264.
- Marquardt, D.W., 1963. An algorithm for least squares estimation of non-linear parameters. J. Soc. Ind. Appl. Math. 2, 431–441.
- Meyhöfer, E., 1985. Comparative pumping rates in suspension-feeding bivalves. Mar. Biol. 85, 137–142.
- Mølhenberg, F., Riisgård, H.U., 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. Ophelia 17 (2), 239–246.

- Molhenberg, F., Riisgård, H.U., 1979. Filtration rate, using a new indirect technique, in thirteen species of suspension-feeding bivalves. *Mar. Biol.* 54, 143–147.
- Navarro, J.M., Winter, J.E., 1982. Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in *Mytilus chilensis* in relation to body size and different algal concentrations. *Mar. Biol.* 67, 255–266.
- Palmer, R.E., Williams, L.G., 1980. Effect of particle concentration on filtration efficiency of the bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia* 19 (2), 163–174.
- Payne, B.S., Lei, J., Miller, A.C., Hubertz, E.D., 1995. Adaptive variation in palp and gill size of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and Asian clam (*Corbicula fluminea*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52, 1130–1134.
- Pouvreau, S., Buestel, D., Bodoy, A., Jonquières, G., Robert, S., Tiapari, J., Haumani G., 1998. In situ feeding processes of pearl oyster *Pinctada margaritifera* according to environmental conditions of Takapoto atoll. Oral communication. In: International Society for Reef Studies, European meeting, 1–4 September 1998, Programme and Abstracts. Ecole Pratique des Hautes Etudes (E.P.H.E.), Perpignan, France, 148 pp.
- Riisgård, H.U., 1988. Efficiency of particle retention and filtration rate in 6 species of Northeast American bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45, 217–233.
- Sanina, L.V., 1976. Rate and intensity of filtration in some Caspian Sea bivalve molluscs. *Am. Geophys. Union, Transl. Oceanogr.* 15, 496–498.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1969. *Biometry: The Principles and Practise of Statistics in Biological Research*. Freeman, San Francisco, 776 pp.
- Sournia, A., Ricard, M., 1976. Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, Iles Tuamotu). *Vie Milieu* 26 (2), 243–279.
- Stenton-Dozey, J.M.E., Brown, A.C., 1994. Short-term changes in the energy balance of *Venerupis corrugatus* (Bivalvia) in relation to tidal availability of natural suspended particles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 103, 57–64.
- Torréton, J.P., Dufour, P., 1996. Temporal and spatial stability of bacterioplankton biomass and productivity in an atoll lagoon. *Aquat. Microb. Ecol.* 11, 251–261.
- Tsuchiya, M., 1981. Biodeposits production and oxygen uptake by the Japanese common scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay). *Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi, Tohoku Univ.* 17 (1), 1–15.
- Vahl, O., 1972. Porosity of the gill oxygen consumption and pumping rate in *Cardium edule* (L.) (Bivalvia). *Ophelia* 10, 109–118.
- Vahl, O., 1973. Pumping and oxygen consumptions rates of *Mytilus edulis* L. of different sizes. *Ophelia* 12, 45–52.
- Van Erkom Schurink, C., Griffiths, C.L., 1992. Physiological energetic of four South African mussel species in relation to body size, ration and temperature. *Comp. Biochem. Physiol. A* 101 (4), 779–789.
- Walne, P.R., 1972. The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 52, 345–374.
- Ward, J.E., MacDonald, B.A., 1996. Pre-ingestive feeding behaviours of two subtropical bivalves (*Pinctada imbricata* and *Arca zebra*): responses to an acute increase in suspended sediment concentration. *Bull. Mar. Sci.* 59 (2), 417–432.
- Wilson, J.H., 1983. Retention efficiency and pumping rate of *Ostrea edulis* in suspensions of *Isochrysis galbana*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12, 51–58.
- Winter, J.E., 1973. The filtration rate of *Mytilus edulis* and its dependence on algal concentration measured by a continuous automatic recording apparatus. *Mar. Biol.* 22, 317–328.
- Winter, J.E., 1976. A critical review on some aspects of filter-feeding in lamellibranchiate bivalves. *Haliotis* 7, 71–87.

In situ suspension feeding behaviour of the pearl oyster, *Pinctada margaritifera*: combined effects of body size and weather-related seston composition

S. Pouvreau^{a,b,*}, A. Bodoy^b, D. Buestel^c

^a CREMA, BP 5, L'Houmeau 17137, France

^b IFREMER COP, BP 7004, Taravao, Tahiti, French Polynesia

^c IFREMER-PALAVAS, Chemin de Maguelone, Palavas 34250, France

Accepted 17 May 1999

Abstract

In situ clearance rate (CR) and biodeposition of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, were followed during several field experiments from 1996 to 1998 in the lagoon of Takapoto. Serial measurements of total particulate matter (TPM, mg l^{-1}), particulate inorganic matter (PIM, mg l^{-1}), and particulate organic matter (POM, mg l^{-1}) were related to meteorological conditions, especially wind speed. As a general case, POM and PIM increased with wind speed. Nevertheless, PIM increased faster than POM so that the organic content (OC, %) of the TPM decreased progressively when wind speed increased. These TPM variations induced direct changes in feeding processes of *P. margaritifera*. CR (l h^{-1}) averaged 22 l h^{-1} for a pearl oyster of 1 g dry tissue weight and varied with POM, PIM and dry tissue weight (W , g) according to the following equation: $\text{CR} = 26.96 \text{ PIM}^{-0.42} \text{ POM}^{0.96} W^{0.61}$. This clearance activity appeared to be the highest of those mentioned for bivalve species in their natural habitats. Pseudofaecal (PF, mg h^{-1}) production started for very low PIM load (i.e., 0.17 mg l^{-1}) and POM load (i.e., 0.28 mg l^{-1}) in water and followed the equation: $\text{PF} = 32.6(\text{POM} - 0.28)(\text{PIM} - 0.17)W^{0.77}$. In other bivalve species, PF are generally observed for higher PIM or POM levels. These PF were mainly constituted of mineral matter (more than 80% in weight). Faecal production (F , mg h^{-1}) increased with seston load and reached progressively a plateau (i.e., maximal intestinal transit time) as shown by the equation describing the faecal biodeposition $F = 20 W^{0.49}(1 - e^{-0.66 \text{ TPM}})$. The quantity and the composition of the faecal biodeposit were in a range commonly found in literature. This work confirms, by in situ experiments, previous results obtained in laboratory and especially that *P. margaritifera* has developed a trophic strategy which consists of processing

* Corresponding author. CREMA, BP 5, L'Houmeau 17137, France. Tel.: +33-5-46-50-94-40; fax: +33-5-46-50-06-00; E-mail: spouvreau@ifremer.fr

large amounts of water to gain sufficient energy in poor waters. But this work also showed that meteorological conditions have indirect influences on feeding processes of pearl oyster by modifying significantly the concentration and the composition of seston. © 1999 Elsevier Science B.V. All rights reserved.

Keywords: Tropical bivalve; Tropical lagoon; Filter feeding behaviour; Seston; Clearance rate; Biodeposition

1. Introduction

Black pearl aquaculture plays a main economic role in French Polynesia. Today, the annual production is 6 metric tons of pearls. After the large-scale mortality which decimated cultivated pearl oysters from several atolls in 1985, French Polynesia decided to set up a general research programme on the pearl oyster, so-called PGRN. As the main objective was to assess the carrying capacity of the lagoon for oyster farming, ecosystem modelling was considered as a useful approach. One of the first steps in ecological modelling consists of building a physiological model accounting for the growth of the cultivated bivalve. Such models have already been achieved for various species of farmed molluscs (Ross and Nibet, 1990; Bacher et al., 1991; Schneider, 1992; Willows, 1992; Raillard et al., 1993; van Haren and Kooijman, 1993; Barillé et al., 1997b) but none has been proposed until now for the growth of the black-lipped pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Linné, 1758) var. *cumingi* (Reeve), in a lagoon environment.

To set up such a growth model, the physiological functions which govern gains and losses in the bivalve budget have to be known. Up to now, few works have focused on the physiology of *P. margaritifera*: a first estimation of clearance rate (CR) under realistic laboratory conditions, with algal concentrations similar to those found in Polynesian lagoons, showed that pearl oysters have the ability to process large volume of water (Jonquières et al., 1995; Pouvreau et al., 1998a). In a recent study, Yukuhira et al. (1998), working in Australian waters, also came to the same conclusion: that *P. margaritifera* as well as *P. maxima* are "...exceptional bivalves in terms of energy fluxes." Moreover, Pouvreau et al. (1999) showed that the pearl oyster was unable to efficiently catch pico-particles (< 2 µm), whereas a great part of organic matter in the lagoon environment is close to 1 µm. To explain the paradoxically fast growth of pearl oysters in such poor waters, these authors pointed out that clearance activity is so high that > 2 µm particles provided sufficient energy to the bivalve.

However, connections to field conditions are not concrete in these four previous works. Pouvreau et al. (1998b) showed that seston parameters vary according to meteorological conditions. So, effects of these variations (even restricted) on feeding processes have to be taken into consideration in order to compute an in situ realistic growth model. In situ relationships between feeding behaviour and seston variations have been widely studied in other bivalves (e.g., Bayne et al., 1993; De Villiers and Hodgson, 1993; Iglesias et al., 1996; Ward and MacDonald, 1996; Arifin and Bendell-Young, 1997; Barillé et al., 1997a; Bacon et al., 1998; Cranford et al., 1998; Hawkins et al., 1998a,b; MacDonald et al., 1998 for the most recent) but had never been investi-

gated in *P. margaritifera* in its natural lagoon environment. Recently, Hawkins et al. (1998b) gave some details on in situ feeding processes of *P. margaritifera* (erroneously named *margarifera*) in a different environment, a mangrove system in Malaysia. Water temperature is almost identical between Malaysia and Polynesia (around 28°C). But, on the other hand, in the mangrove, seston abundance (total particulate matter, TPM) is higher, i.e., from 6 to 40 mg l⁻¹, the organic content (OC, 6 to 22%) and the salinity (27.9‰) are lower compared to the water of Takapoto lagoon, characterised by very low TPM values (around 1 mg l⁻¹), high OC (> 50%) and high salinity (39‰). Such differences between environment presumably influence *P. margaritifera* feeding processes: Hawkins et al. (1998b) measured effectively low CR in Malaysian waters compared to those obtained in Polynesian waters by Jonquières et al. (1995) and Pouvreau et al. (1998a, 1999). The aim of the present study was to directly estimate feeding processes of pearl oyster in its lagoon environment for various seston concentration and composition.

Several methods have been used to estimate bivalves feeding processes, especially CR, (see Coughlan, 1969; Widdows, 1985; Iglesias et al., 1998). CR can be evaluated from the decrease in particle concentration in water surrounding the bivalve; however, this method cannot be easily used during field experiments without disturbing the bivalves. Furthermore, it does not allow the quantification of pseudofaecal products, which constitute the first source of energy loss. On the other hand, the biodeposition method (Iglesias et al., 1992, 1998; Cranford and Hargrave, 1994) is easy to set up in situ and the results reflect the studied bivalve behaviour.

In the present work, in situ biodeposition rate (pseudofaeces, PF, and faeces, *F*) and CR were quantified in relation to pearl oyster body size in the lagoon of Takapoto Atoll (Tuamotu Island, French Polynesia). As the feeding behaviour may change according to weather-induced changes in temperature and particulate matter, these measurements were obtained for different meteorological conditions. In order to precisely relate environment and feeding behaviour of the bivalves, mathematical formulations are proposed for CR, PF and *F* production of *P. margaritifera* in lagoons. These mathematical functions will be integrated in a deterministic growth model in future work.

2. Materials and methods

2.1. Physical environment

The study was carried out in the SW lagoon of Takapoto Atoll (Tuamotu Island, French Polynesia). This atoll (Latitude 14°30'S, and longitude 145°20'W) is 18.7 km long and 4.4 km wide with an area of 81.7 km² (Sournia and Ricard, 1976). Mean depth of the lagoon is 23 m, with a maximum of 55 m. Volume of water is estimated between 1.3 (Sournia and Ricard, 1976) and 2.28 km³ (Yann Morel, personal communication). Because of restricted exchange with the ocean, the average residence time of water is estimated at 4 years, and total replacement at 17 years (Sournia and Ricard, 1976). No tidal current is observed in the lagoon (absence of channel into the coral ring), so the mass of water could only be stirred and homogenised by regular trade winds. Therefore,

spatial variations of the potential food for cultivated pearl oysters (i.e., particulate organic matter, POM, in suspension) are low in this lagoon, whereas temporal variations strongly correlated with meteorological events were often observed (Pouvreau et al., 1998b). In that respect, the experiments were carried out at various seasons in order to encounter different weather conditions.

2.2. Field experiments

2.2.1. Sampling scheme

Three field investigations were performed from June 1996 to November 1997. The first survey (June 1996) corresponded to the beginning of austral winter (lower temperature, higher atmospheric pressure, low precipitation), the second occurred in March 1997 during the austral summer (higher temperature, lower atmospheric pressure, and heavy rains), and the third occurred during November 1997 (intermediary season). Each field trip lasted 10 days. The experiment consisted of: (1) separately collecting all the *F* and PF biodeposit produced by oysters of various sizes over several 24-h cycles; and (2) following the variations in particulate organic and inorganic matter (POM and PIM, mg l^{-1}) during the same time. Twenty series of biodeposition measurements were performed during the three field trips.

2.2.2. Biological material

One hundred ninety-six pearl oysters in a size range from 5 to 18 cm shell height (i.e., 1 to 5 years of age) were used. During each of the three surveys, pearl oysters were collected from long-lines located in the SW extremity of Takapoto lagoon. They were cleaned of epibiots and then transferred to a line (6 m deep) near the field sub-marine experimental facilities, where they were hung for an acclimatisation period of 2 days (or more) in order to avoid stress during measurements. After each experiment, the pearl oysters were analysed for height (*H*, dorso-ventral axis), dry soft tissue weight (*W*, obtained from freeze-drying) and dry shell weight (W_{shell} , obtained from drying at 60°C during 48 h). Each of the physiological functions presented in this work depend upon the dry tissue weight (*W*, g).

2.2.3. Feeding behaviour and experimental design

In order to build an efficient biodeposit collector, preliminary diving observations were necessary to describe in situ behaviour and biodeposit processing of pearl oysters. These observations (Buestel, unpublished) revealed that bundles of white, sticky PF, entangled in mucus were carried slowly along the inside edge of the mantle, from the labial palps to the palleal fold at the extremity of gills. They were then rejected outside and fell vertically. On the other hand, the brown faeces arriving in the supra-branchial chamber were discharged in the powerful exhalant water current (Fig. 1).

According to these observations, a simple apparatus devoted to quantitatively collect and separate PF and *F* biodeposit was conceived. Four pearl oysters were fixed on a round PVC plate (80 cm in diameter). A hole was drilled in the plate, adjusted under the point of reception of PF. Four collectors (pots) were screwed under the plate, so that the PF could sink in. Faeces were collected as follows: four cylindrical pipes of 10 cm wide

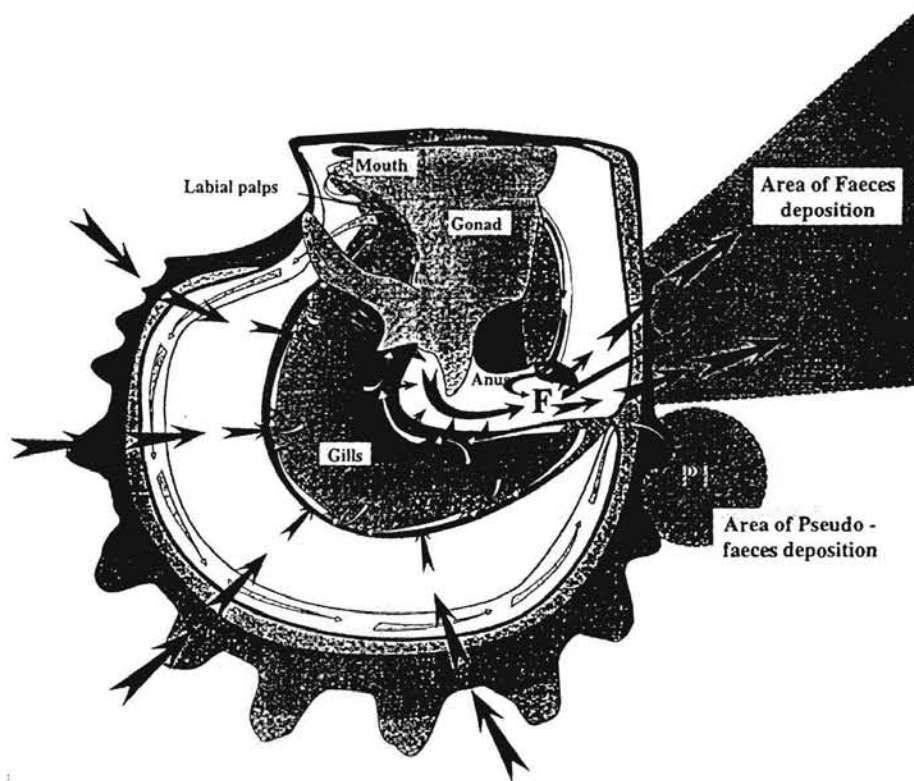


Fig. 1. Processing of water and path of the retained particulate matter in the pearl oyster. (→) Inhalant and exhalant water current; (↪) retained particles path; (↪) pseudofaeces path; (↪) faeces path.

and 80 cm long were fixed horizontally, just behind each of the four pearl oysters, completely channelling the exhalant current, so that the faeces carried out by the exhalant current settled in the pipe. At the end of biodeposit collection, each pot and pipe was carefully unscrewed by a diver and closed by a screwed-cap. The sizes of the pipe and collectors were adapted to the oysters size, in order to avoid losses of biodeposit, to obtain a better separation between *F* and *PF*, and to minimise the stress for the individuals. Finally, such apparatus allowed (1) to quantitatively collect biodeposit, except for the very large pearl oyster (6 years old and more) for which the losses being estimated are less than 5%; (2) to efficiently separate the *PF* from the *F* (if some melting occurred, manual intervention was still possible, thanks to the great differences in colour and form between *PF* and *F*); (3) to avoid the natural sedimentation in horizontal pipes and to assess it in the vertical collectors by means of control collectors. This biodeposit collector was preliminary tested before in situ experimentation, and showed a good efficiency when natural water currents were low (less than 0.1 m s^{-1}), a condition always encountered during the study inside the lagoon. Five biodeposit collectors composed of four units were built, so that a maximum of 20 pearl oysters could be simultaneously sampled.

2.2.4. Experimental procedures

During each survey, pearl oysters were transferred on the submarine biodeposit collectors and we waited for a 24-h acclimation period which allowed collection of representative faeces in a cord form, indicating that the intestinal transit was complete. Regular scuba-diving ensured that pearl oysters remained open. Closed or inactive oysters were discarded. Collection of biodeposit began at 0900 h and was performed during 24 h, in order to cover a complete night and day cycle.

2.2.5. Meteorological and hydrobiological parameters

Meteorological data (air temperature, atmospheric pressure, precipitation, wind speed and direction) were obtained by Meteo-France. Physical parameters of water (temperature, salinity and oxygen content) were continuously monitored using an automatic acquisition station. Particulate matter was measured during each 24-h cycle, as follows: three samples (5 l) of water were collected every 3 h by pumping, near the biodeposit facilities at 6 m depth and filtered on 47 mm GF/C filters ($n = 27$ for each cycle). After a careful rinsing with isotonic ammonium formate, filters were dried overnight at 60°C and weighed to obtain the TPM (mg l^{-1}) in suspension. Ash remaining after a complete combustion at 500°C during at least 4 h gave an estimate of the particulate inorganic matter (PIM, mg l^{-1}) and losses by ignition an estimate of the POM (mg l^{-1}). For each 24-h cycle, the daily mean of TPM, PIM and POM was then computed on at least 27 values. The ratio of OC (%) indicated the quality of the seston.

2.3. Physiological determinations

2.3.1. Biodeposit measurements

The PF and F productions (mg dry wt. h^{-1}) were calculated for active pearl oysters. Diving observations showed that the “apparent” activity time (T) of pearl oysters was generally around 24 h day^{-1} , since in lagoons, pearl oysters are never emerged. The following data were collected:

PF: production of pseudofaeces (mg dry wt. h^{-1});

PF_{PIM}: production of pseudofaeces, inorganic part ($\text{mg ash dry wt. h}^{-1}$);

PF_{POM}: production of pseudofaeces, organic part ($\text{mg ash-free dry wt. h}^{-1}$); and

OCPF: organic content of pseudofaeces.

Similar notations were used for faeces production (F , F_{PIM} , F_{POM} , OC_F).

2.3.2. CR

The CR (l h^{-1}) was calculated using the biodeposit method (Iglesias et al., 1992; reviewed by Iglesias et al., 1998). This method is based on the assumption that inorganic matter is not significantly absorbed during digestion (Cranford and Grant, 1990): the sum of ash weight contained in PF and F ($\text{PF}_{\text{PIM}} + F_{\text{PIM}}$) is then equal to the weight of inorganic matter retained on the gill. The CR (l h^{-1}), i.e., volume of water totally cleared of particles per hour, is calculated as follows:

$$\text{CR} = (\text{PF}_{\text{PIM}} + F_{\text{PIM}}) / \text{PIM}.$$

Pumping rate (PR, l h^{-1}), i.e., the amount of water which passes through the gill, was estimated from CR assuming that PIM particles are retained with a 100% efficiency.

Since sizes of PIM particles are generally above 2 μm (Buigues, 1982), this assumption is reasonable.

2.3.3. Mathematical formulation

CR, PF and F production was modelled according to environmental (TPM, PIM or POM) or internal (W) parameters. Model building was based on: (1) biological assumptions, from the literature analysis, completed by diving or laboratory observations by the authors; and (2) statistical criteria. Biological assumptions were the following.

(1) All physiological functions are related with the body size of bivalves by a common allometric relationship (review by Winter, 1976; Bayne and Newell, 1983). In this respect, physiological functions have to be expressed as follows: $Y = f(W^{\text{allom}})$, where allom is called the allometric exponent. As a general case, allometric exponent is around 0.67 (see review in Pouvreau et al., 1999).

(2) The seston load and composition may influence PR or CR (Foster-Smith, 1975; Winter, 1976; Barillé and Prou, 1993; De Villiers and Hodgson, 1993; Defossez and Daguzan, 1995; Iglesias et al., 1996; Ward and MacDonald, 1996; Arifin and Bendell-Young, 1997) even in low turbidity water (MacDonald and Ward, 1994). For example, PR is positively correlated to POM or chlorophyll a (Cranford and Gordon, 1992; MacDonald and Ward, 1994). Alternatively, PIM may have a negative effect on PR (Barillé and Prou, 1993; Ward and MacDonald, 1996). Accordingly, PR or CR would be expressed as follows: $Y = f(\text{TPM or PIM, POM, } W^b)$.

(3) Biodeposit production increases with the seston load (De Villiers and Hodgson, 1993; Cranford and Hargrave, 1994; MacDonald and Ward, 1994; Ward and MacDonald, 1996; Arifin and Bendell-Young, 1997; Barillé et al., 1997a; Hawkins et al., 1998a). However, some mechanisms are specific to PF or F production.

(a) PF production results from a complicated crossed effect of PIM and POM, because of sorting efficiency. Below a minimal value of PIM or POM, PF production appears (Barillé et al., 1997a); this so-called PF threshold may be different for POM and PIM. Above these values, PF production increases according to PIM and POM concentration. Then, PF production would be expressed as follows: $\text{PF} = f[(\text{PIM} - \text{PIM}_{\text{min}})(\text{POM} - \text{POM}_{\text{min}})W^b]$.

(b) F production increases with the seston load until maximal intestinal transit time is reached, the gut being full. Afterwards, F production remains constant with a plateau F_{max} (Barillé et al., 1997a). To take into account this threshold effect for high TPM values, an asymptotic term (i.e., $1 - e^{-k \cdot \text{TPM}}$) was added in the equation proposed for faecal production. Nevertheless, in low TPM conditions, F production may often be below the theoretical F_{max} value. So, F_{max} was fitted by eye for a 1-g dry tissue weight pearl oyster, looking at the entire set of data and was called $F_{\text{max}-1\text{g}}$. Then, F production model is expressed as follows: $F = f(F_{\text{max}-1\text{g}}(1 - e^{-k \cdot \text{TPM}})W^b)$.

By considering the previous biological assumptions and after several tests, the most appropriate equations retained for summarising the main physiological processes are:

$$\text{CR} = a(\text{POM}^y \cdot \text{PIM}^z)W^b, \quad (1)$$

$$\text{PF} = d'(\text{POM} - \text{POM}_{\text{min}})(\text{PIM} - \text{PIM}_{\text{min}})W^c, \quad (2)$$

$$\text{PF}_{\text{PIM}} = a''(\text{POM} - \text{POM}_{\text{min}})(\text{PIM} - \text{PIM}_{\text{min}})W^{c'}, \quad (3)$$

$$PF_{\text{POM}} = a'''(\text{POM} - \text{POM}_{\text{min}})(\text{PIM} - \text{PIM}_{\text{min}})W^{c''}, \quad (4)$$

$$F = F_{\text{max}-1g}(1 - e^{-k \cdot \text{TPM}})W^d, \quad (5)$$

$$F_{\text{PIM}} = F_{\text{max}-1g}(1 - e^{-k' \cdot \text{TPM}})W^{d'}, \quad (6)$$

$$F_{\text{POM}} = F_{\text{max}-1g}(1 - e^{-k'' \cdot \text{TPM}})W^{d''}, \quad (7)$$

where the superscript letters (b, c, c', c'', d, d' and d'') correspond to the allometric exponent for each physiological function.

Parameters were all fitted by least-squares non-linear regressions (Marquardt, 1963). Statistical analyses were conducted under Statgraphic's Plus software. When useful, these functions were standardised to represent values for an oyster of 1 g dry tissue weight by using the following formula: $Y_{\text{standardised}} = Y_{\text{measured}}^* W^{-\text{allom}}$ with allom equal to the allometric exponent estimated in Eqs. (1)–(7).

3. Results

3.1. Hydrobiological conditions

3.1.1. Meteorological characteristics

During the first cruise (June 1996), the weather was dry and sunny and conditions encountered (Table 1) are representative of the austral winter (fresh and dry season). In March 1997 (cruise 2), two different weather conditions were observed: a very sunny and hot weather and a fresh and cloudy weather with rainfall and irregular westward. These conditions were characteristic of the austral summer (hot and rainy season with low pressures). The last field trip was characterised by increasing E–SE winds, whose local name is “Mara’amu” and by scarce light rain (increasing at the end of the field trip). These conditions, often encountered during austral winter, are uncommon in November, and may be due to the occurrence of El Niño Southern Oscillation in 1997.

3.1.2. Particulate matter characteristics

The mean TPM was around 1 mg l^{-1} during the three surveys, with 60% of organic matter (OC, Table 1). However, day-to-day variations of TPM in quantity and quality were noticed in relation to the wind conditions (Fig. 2).

(a) During experiment 1, POM remained constant near 0.63 mg l^{-1} , whereas PIM showed a slow decrease from 0.48 (CI = 0.10; $n = 27$) to 0.26 mg l^{-1} (CI = 0.06; $n = 27$).

(b) During experiment 2, the highest value of TPM (1.25 mg l^{-1} ; CI = 0.15; $n = 15$) was reached for a maximal wind velocity (25 km h^{-1}) at the middle of the survey. Afterwards, TPM showed a slow decrease, simultaneous to the wind velocity decrease (Fig. 2). At the end of the survey, TPM was equal to 0.81 mg l^{-1} (CI = 0.05; $n = 15$).

(c) During experiment 3, TPM values showed a characteristic pattern. TPM was low at the beginning of the survey averaging 0.70 mg l^{-1} (CI = 0.09; $n = 18$) and mainly composed of organic matter (OC > 60%). TPM increased during the survey, reaching 1.29 mg l^{-1} (CI = 0.13; $n = 18$), whereas the OC decreased slowly to 50%. TPM pattern was easily related to wind velocity pattern exhibiting the same progressive increase (Fig. 2).

Table 1
Summary of meteorological and hydrobiological parameters for each survey (mean value and range)

	Survey 1 from 2/06/96 to 10/06/96	Survey 2 from 14/03/97 to 24/03/97	Survey 3 from 06/11/97 to 14/11/97
Meteorological parameters			
Air temperature (°C)	27.4 (27.2–27.5)	28.1 (26.6–29.1)	28.3 (27–29.1)
Duration of sunshine (h)	9.6 (8.1–10.2)	8.8 (4.1–11.1)	8.2 (0–10.5)
Precipitations (mm)	3.1 (0–2)	90.2 (0–42.7)	95.8 (0–45.4)
Atmospheric pressure (h Pa)	1012.8 (1011.8–1014.8)	1011.9 (1008.5–1015.4)	1014.5 (1012.6–1015.6)
Wind direction	NE	NW/SW	SE
Wind speed (km h ⁻¹)	23 (7–40)	16 (0–36)	18 (0–40)
Hydrobiological parameters			
Water temperature (°C)	27 (26.5–27.5)	30 (27.5–31.5)	29 (27–29.5)
Salinity (ppt)	38 (37.8–38.2)	39 (38.7–39.1)	38 (37.8–38.2)
Oxygen pressure	over saturation	over saturation	over saturation
TPM (mg l ⁻¹)	1.00 (1.10–0.93)	1.05 (0.81–1.25)	0.89 (0.70–1.29)
PIM (mg l ⁻¹)	0.37 (0.26–0.48)	0.48 (0.33–0.46)	0.38 (0.28–0.63)
POM (mg l ⁻¹)	0.63 (0.61–0.66)	0.58 (0.54–0.48)	0.51 (0.42–0.66)
OC (%)	63	55	57

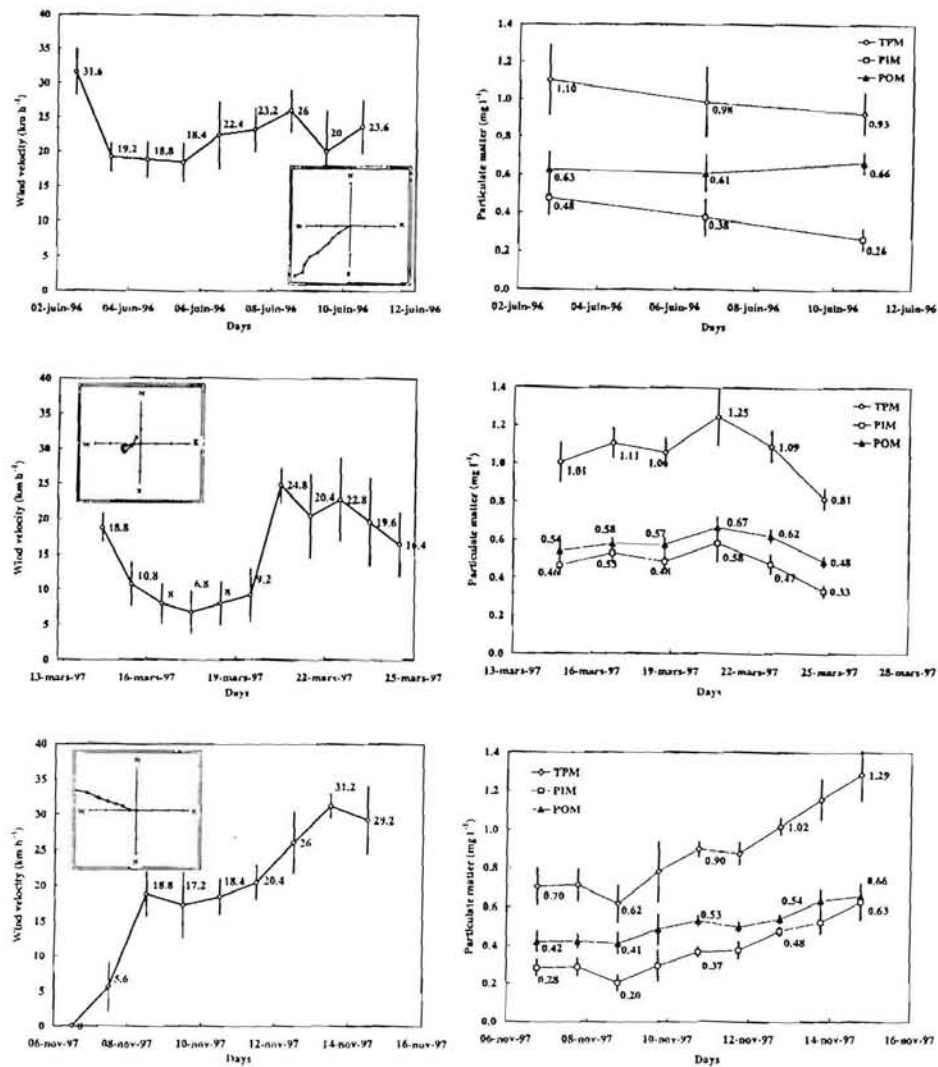


Fig. 2. Simultaneous variations between seston load (TPM, PIM and POM \pm CI) and wind velocity for each survey. Small holo-graph graphs integrate speed and direction of wind during each survey.

3.2. Physiological functions

3.2.1. CR

CR (Fig. 3a) varied from approximately 10 for a young pearl oyster (< 1 g dry tissue weight) to more than 120 l h⁻¹ for a 5-year old pearl oyster (> 10 g dry tissue weight). When computing the correlation coefficient matrix (Table 2), it appeared that *W* was the prominent factor acting on CR ($r = 0.79$, $P < 0.0001$). Concerning seston, Table 2 showed that seston composition had more of an effect than seston concentration. Indeed,

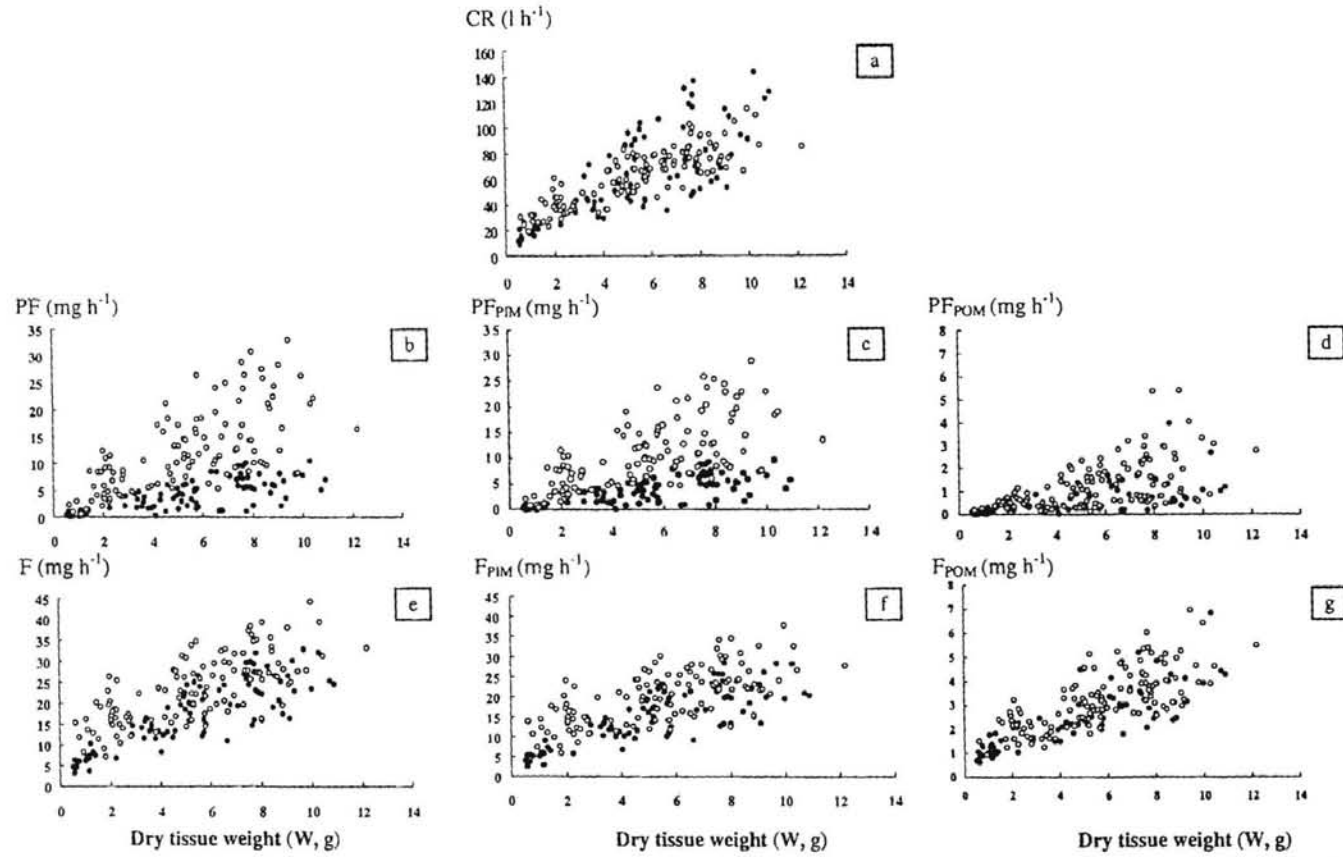


Fig. 3. Physiological responses (CR, PF and *F* production) according to pearl oyster weight and TPM load (●: TPM < 1 mg l⁻¹; ○: TPM > 1 mg l⁻¹).

Table 2

Coefficient correlation (r) matrix (Pearson's coefficient) between physiological function and independent variables

Values in italic are the significance level (P) associated to the r -value (i.e., P -value below 0.05 indicates that the estimated r -value is reliable and that the two variables are correlated).

Physiological functions	W	TPM	POM	PIM	OC
CR	0.7901 <i>0.00</i>	0.1019 <i>0.16</i>	0.3227 <i>0.00</i>	-0.0804 <i>0.05</i>	0.2903 <i>0.00</i>
PF	0.5223 <i>0.00</i>	0.6207 <i>0.00</i>	0.4345 <i>0.00</i>	0.6017 <i>0.00</i>	-0.4070 <i>0.00</i>
PF _{PIM}	0.5137 <i>0.00</i>	0.6321 <i>0.00</i>	0.4535 <i>0.00</i>	0.6050 <i>0.00</i>	-0.4001 <i>0.00</i>
PF _{POM}	0.5521 <i>0.00</i>	0.5038 <i>0.00</i>	0.2717 <i>0.00</i>	0.5462 <i>0.00</i>	-0.4377 <i>0.00</i>
F	0.7204 <i>0.00</i>	0.4263 <i>0.00</i>	0.3647 <i>0.00</i>	0.3661 <i>0.00</i>	-0.1959 <i>0.01</i>
F_{PIM}	0.6968 <i>0.00</i>	0.4357 <i>0.00</i>	0.3825 <i>0.00</i>	0.3672 <i>0.00</i>	-0.1872 <i>0.01</i>
F_{POM}	0.7674 <i>0.00</i>	0.3219 <i>0.00</i>	0.2202 <i>0.00</i>	0.3158 <i>0.00</i>	-0.2217 <i>0.00</i>

POM (and related OC) also had a significant effect ($r = 0.32$, $P < 0.0001$), PIM had a small negative effect on CR ($r = -0.08$, $P = 0.05$), whereas total seston concentration, TPM, had virtually no effect ($P > 0.1$) in the range of values encountered in this lagoon. A regressive model was computed on CR data to take into account all these effects, as follows:

$$CR = 26.96_{(\pm 2.52 \text{ SE})} PIM^{-0.42(\pm 0.05 \text{ SE})} POM^{0.96(\pm 0.11 \text{ SE})} W^{0.61(\pm 0.04 \text{ SE})},$$

$$(n = 196, r^2 = 0.75, F_{\text{ratio}} = 1179.95, P < 0.05).$$

Data were adequately fitted by the model (Fig. 4): the residual analysis did not reveal any unforeseen trend and the residual distribution was not asymmetric (coefficient of skewness = 0.01). For typical values of PIM and POM encountered in the lagoon, a 3-D representation (Fig. 5a) showed that the CR increased with pearl oyster size, while remaining fairly independent of POM or PIM variations. The lower CR values ($< 5 \text{ l h}^{-1}$) were observed for small individual (0.1 g dry tissue weight) and the higher values (95 l h^{-1}) for larger individual (11 g dry tissue weight).

For a theoretical range of variation in PIM and POM, the standardised values of CR (Fig. 5b) varied between $12.6 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$, for low values of POM (0.37 mg l^{-1}) and high values of PIM (0.65 mg l^{-1}), and $35.4 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ for high POM (0.66 mg l^{-1}) and low PIM (0.20 mg l^{-1}). When POM and PIM varied according to the typical pattern encountered frequently in the lagoon, standardised values of CR showed less variation and remained fairly constant around $22 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ (dark bold line in Fig. 5b).

3.2.2. PF production

The PF production was clearly related to W and TPM (Fig. 3b). For low TPM ($< 0.60 \text{ mg l}^{-1}$), there was no significant PF production ($< 1 \text{ mg h}^{-1}$), the PF-threshold

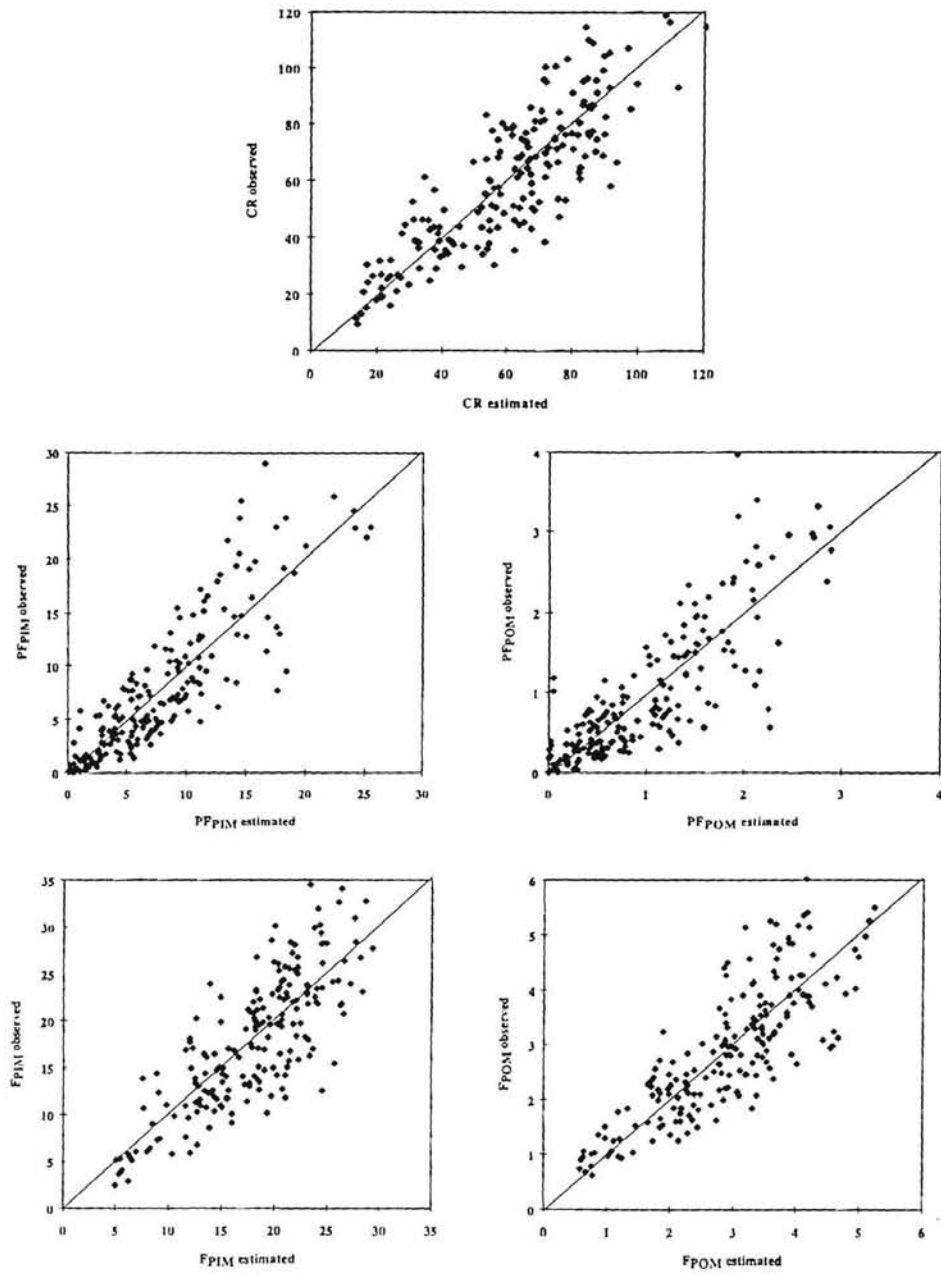


Fig. 4. Comparison between estimation obtained by models and field observation. The fine line corresponds to the equation $y = x$.

being just below this TPM value. Maximal values for PF production (approximately 35 mg h^{-1}) were observed for 5-year old pearl oysters exposed to high seston load

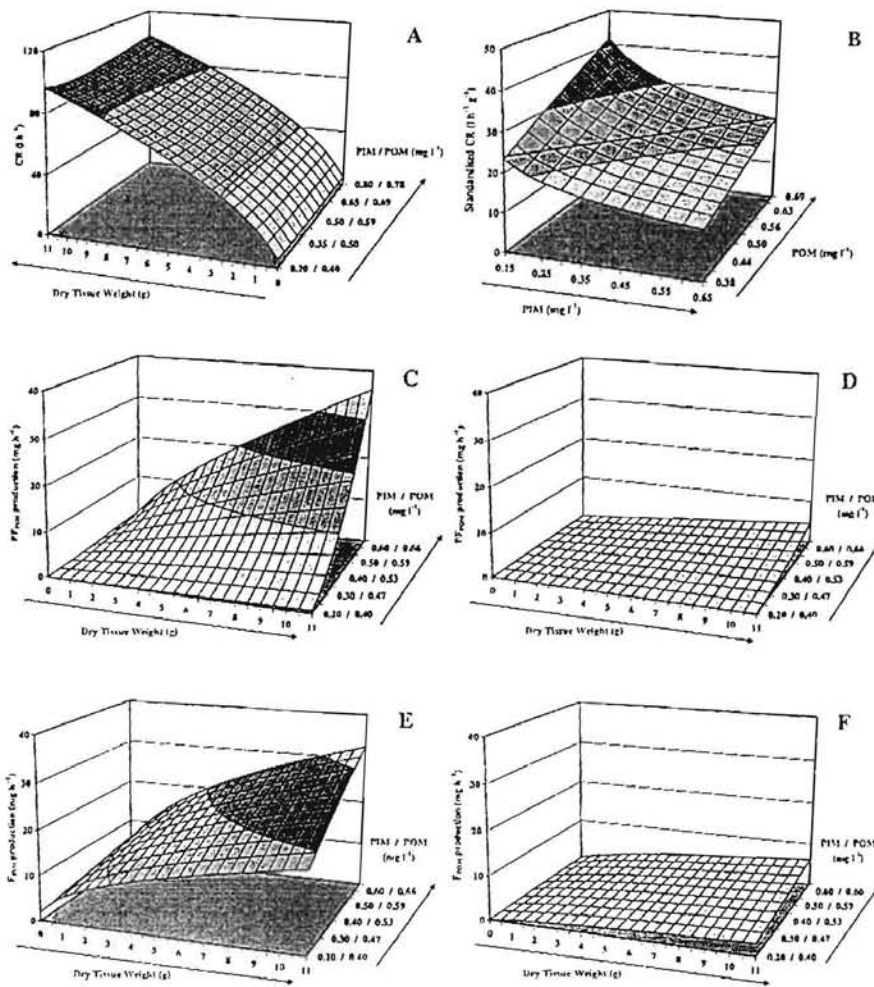


Fig. 5. The 3-D pattern for the main feeding processes (CR, PF and F). (A) 3-D representation for CR model according to PIM/POM realistic concentration and body size W ; (B): 3-D representation for standardised CR model according to PIM/POM realistic concentration; (C and D): 3-D representation for mineral and organic PF production models; (E and F): 3-D representation for mineral and organic F production models.

(1.25 mg l^{-1}). Within these two limits, various PF production values were observed, depending on W , PIM and POM. The model minimising as well as possible the sum of squares was as follows:

$$PF = 32.57_{(\pm 6.43 \text{ SE})} [POM - 0.28_{(\pm 0.05 \text{ SE})}] [PIM - 0.17_{(\pm 0.02 \text{ SE})}] W^{0.77_{(\pm 0.06 \text{ SE})}},$$

$$(n = 196, r^2 = 0.75, F_{\text{ratio}} = 424.25, P < 0.05).$$

PF were mainly constituted of mineral matter (more than 80%, Fig. 3c). OCPF showed a progressive decrease from 20% for low values of TPM, to 10% when TPM was high

(Fig. 6). Regressive models on organic mineral parts of PF production data were as follows:

$$PF_{PIM} = 32.16_{(\pm 6.00 \text{ SE})} [POM - 0.30_{(\pm 0.04 \text{ SE})}] [PIM - 0.16_{(\pm 0.02 \text{ SE})}] \\ \times W^{0.74_{(\pm 0.06 \text{ SE})}},$$

$$(n = 196, r^2 = 0.75, F_{\text{ratio}} = 429.09, P < 0.05),$$

$$PF_{POM} = 0.52_{(\pm 0.55 \text{ SE})} [POM + 1.06_{(\pm 1.75 \text{ SE})}] [PIM - 0.19_{(\pm 0.02 \text{ SE})}] \\ \times W^{0.97_{(\pm 0.08 \text{ SE})}},$$

$$(n = 196, r^2 = 0.69, F_{\text{ratio}} = 294.43, P < 0.05).$$

For the last equation, the POM-threshold parameter was not significant (large SE), and allometric coefficient was close to 1. A more simple equation was then computed:

$$PF_{POM} = 1.34_{(\pm 0.09 \text{ SE})} POM [PIM - 0.18_{(\pm 0.02 \text{ SE})}] W,$$

$$(n = 196, r^2 = 0.69, F_{\text{ratio}} = 583.66, P < 0.05).$$

The r^2 values indicated a good agreement between model and field observations (Fig. 4). A residual analysis did not reveal any typical trend, and the coefficient of skewness never exceeded 0.6.

The theoretical PIM-threshold for PF production was nearly the same for the three equations, and therefore, an average value of $0.17 (\pm 0.02 \text{ SE}) \text{ mg l}^{-1}$ could be considered. The POM-threshold could only be defined for PF and PF_{PIM} : it was close to $0.29 (\pm 0.04 \text{ SE}) \text{ mg l}^{-1}$. The allometric effect of W was only significant on PF and PF_{PIM} with a value of $0.75 (\pm 0.06 \text{ SE})$. Results tended to show that PF_{POM} followed a

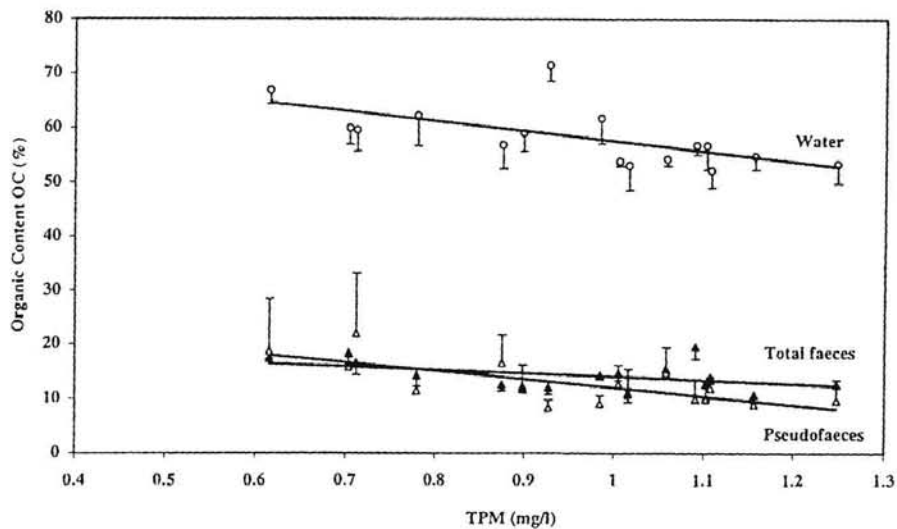


Fig. 6. OC (%) of TPM in water, of the rejected and the egested ration according to the increase in TPM concentration in water. OCPF and OCF are considerably lower than OC in water.

pattern different from PF_{PIM} , presumably because of mucus production which was not assessed, while it may constitute a significant part of the OC in PF.

For typical seston values encountered in the lagoon, 3-D figures showed that calculated PF production varied from 0 to 40 $mg\ h^{-1}$ according to W , PIM and POM (Fig. 5c and d). Standardised values of the PF production varied from 0 to 6 $mg\ h^{-1}\ g^{-1}$ according to the crossing effect of PIM and POM.

3.2.3. Faeces production

F production was clearly related to W and more weakly to TPM (Fig. 3e). The minimal values were around 5 for a young pearl oyster, and reached 40 $mg\ h^{-1}$ for oldest individuals. The general model for F production was:

$$F = F_{\max-1g} W^{0.49(\pm 0.03\ SE)}(1 - e^{-0.66(\pm 0.06\ SE)TPM}),$$

$$(n = 196, \quad r^2 = 0.66, \quad F_{\text{ratio}} = 2040.20, \quad P < 0.05).$$

An assessment of $F_{\max-1g}$ was made from the entire set of data. When looking at Fig. 3, the highest values of F production never exceeded 20 $mg\ h^{-1}\ g^{-1}$ even for the highest seston load ($\sim 1.5\ mg\ l^{-1}$). So $F_{\max-1g}$ was considered equal to 20 $mg\ h^{-1}\ g^{-1}$.

The faeces were mainly constituted of mineral matter (more than 80%, Fig. 3f) and FPOM (Fig. 3g) was very low as PFPOM. To take into account the specific composition of faecal biodeposit, two others models was computed:

$$F_{PIM} = 20 W^{0.47(\pm 0.03\ SE)}(1 - e^{-0.56(\pm 0.05\ SE)TPM}),$$

$$(n = 196, \quad r^2 = 0.64, \quad F_{\text{ratio}} = 1872.61, \quad P < 0.05),$$

$$F_{POM} = 20 W^{0.59(\pm 0.04\ SE)}(1 - e^{-0.06(\pm 0.00\ SE)TPM}),$$

$$(n = 196, \quad r^2 = 0.67, \quad F_{\text{ratio}} = 1747.63, \quad P < 0.05).$$

When plotting observed values against computed ones, a good fit was observed (Fig. 4). No suspicious trend could be extracted from residual analysis. The exponential coefficient was around 0.5 for F_{PIM} , but was higher for F_{POM} . As observed for the PF production, the organic matter in faeces followed a pattern slightly different to mineral matter.

For typical seston values encountered frequently in Takapoto lagoon, a 3-D representation (Fig. 5e and f) showed that the calculated F production varied from 2 to 38 $mg\ h^{-1}$. Standardised values of F production varied from 6 to 12 $mg\ h^{-1}\ g^{-1}$ depending on the TPM level.

4. Discussion

4.1. Seston composition

Suspended POM is low in Polynesian lagoon waters. In this study, TPM never exceed values above 2 $mg\ l^{-1}$ and the mean value of POM was approximately equal to 0.6 $mg\ l^{-1}$. These data are consistent with previous studies performed on this lagoon by

numerous authors (e.g., Sournia and Ricard, 1976; Charpy et al., 1997; Charpy and Blanchot, 1998).

The particulate matter is mainly constituted of detritus (more than 60%, Blanchot et al., 1989). The 40% living part is composed of cyanobacteria (Charpy et al., 1992; Charpy and Blanchot, 1996), free living bacteria (Dufour and Torr ton, 1996), picoeukaryotes (Charpy and Blanchot, 1996, 1998), micro-algae and protozoa (Blanchot et al., 1989; Loret, 1998).

Our results suggest that a part of the suspended organic matter (sometimes > 50% of TPM) is due to resuspension processes and, then, may have a benthic origin. Sand or mud of Polynesian lagoons bottom are well-known to be highly productive (Sournia, 1976) so that resuspension processes may incorporate significant input in the water column, especially in shallow areas.

The potential role played by the benthic production in the entire water column has never been studied in Takapoto lagoon. In another environment, Arfi et al. (1993) showed a strong correlation between PIM, chlorophyll *a* and wind, and concluded that in shallow areas, wind induced increase in available food for planktonic feeders, and constituted the major factor controlling the productivity of the system.

In a very static and closed system as Takapoto lagoon, it is tempting to speculate that wind may play a significant role in increasing the potential amount of food for cultivated pearl oysters, by way of resuspension processes and water mixing. Size of the particulate matter, which is resuspended, is not known, but these particles are generally embedded in mucus to constitute large and fragile structure called aggregates or "marine snow" (Johannes, 1967; Marshall, 1968; Coles and Strathmann, 1973). Since size of marine snow is generally greater than 2 μm , it would be retained on pearl oyster gills with a high efficiency (Pouvreau et al., 1999).

4.2. Trophic strategy of pearl oyster

In the range of typical seston values encountered in the lagoon, in situ CR of *P. margaritifera* can be approximated by the general equation $\text{CR} (\text{l h}^{-1}) = 22 W^{0.61} (\text{g})$. The proportionality coefficient of this equation (*a*-value), equal to $22.0 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$, is the highest ever mentioned in bivalve literature. From laboratory experiments (Pouvreau et al., 1999), a similar value (25.9 l h^{-1}) was estimated, by using various methods different from those in this study. The concordance between these data showed that: (1) laboratory conditions of Pouvreau et al. (1999) faithfully mimicked Polynesian lagoonal conditions; and (2) the new method used in the present work to estimate in situ CR is reliable. Yukuhira et al. (1998) also measured high clearance activity in *Pinctada* sp., but the *a*-value found by these authors was slightly lower (12.3 l h^{-1}), probably because of laboratory conditions. Working in situ in a Malaysian mangrove, Hawkins et al. (1998b) concluded also that clearance activity in *Pinctada* sp. was higher than in temperate species. They found a lower *a*-value (approximately $5.5 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$), but for a range of TPM from 10 to 23 mg l^{-1} , i.e., more than 10 times higher than in the present study. These various data suggest a direct relationship between TPM and CR, and further experimentation should be conducted to establish an accurate model for a large range of seston concentrations and compositions.

Table 3
Value of PF threshold and PF production among several bivalves species under low turbidity environment
P. margaritifera produces PF at very low seston level.

Species	Food	Range of seston load (mg l ⁻¹)	Organic content of seston (%)	PF threshold (mg l ⁻¹)	PF production (mg h ⁻¹ g ⁻¹)	References
<i>Mytilus edulis</i>	natural seston			2.6		Widdows et al. (1979)
	experimental diet close to natural conditions	1-10	50-70	3	0-2	Bayne et al. (1993)
<i>M. trossulus</i>	experimental diet close to natural conditions	1.4-15.7	60-70	> 1.4	0-29.6	Arifin and Bendell-Young (1997)
<i>Crassostrea virginica</i>	natural seston			3		Haven and Morales-Alamo (1970)
<i>C. gigas</i>	natural seston	10		4.6	18	Deslous-Paoli et al. (1992)
<i>Ce. edule</i>	natural seston			> 3		Iglesias et al. (1996)
<i>Arca zebra</i>	natural seston	3-12	20-30*	> 3.1	0-1	Ward and MacDonald (1996)
<i>Solen cylindraceus</i>	natural seston			~ 5		De Villiers and Hodgson (1993)
<i>Mya arenaria</i>	experimental diet close to natural conditions	1-14	50	~ 1	0.1-0.3	Bacon et al. (1998)
<i>Placopecten magellanicus</i>	experimental diet close to natural conditions	1-14	50	~ 1	2-10	Bacon et al. (1998)
	natural seston	1-2.5	45-65	> 3	0	Cranford and Hargrave (1994)
<i>P. imbricata</i>	natural seston	3-12	20-30*	> 3.1	4.8-16*	Ward and MacDonald (1996)
<i>P. margaritifera</i>	natural seston	0.4-1.5	50-60	> 0.4	0-10.2	This study

* Recalculated by using POM/POC-2 ratio.

In Polynesian atoll lagoons, large variations in TPM are never encountered (Charpy et al., 1997) except during a cyclone which remains a scarce event in French Polynesia. On the other side, wind-induced resuspension processes involve small variations in seston quantity and quality (OC) which exhibit small variations in feeding processes. In this way, our CR model has been improved in comparison with Pouvreau et al. (1999) by incorporating PIM and POM effects. The new formulation, $CR = 26.96 PIM^{-0.42} POM^{0.96} W^{0.61}$, shows that POM has a positive effect whereas PIM a negative one. This more elaborate model, when applied to other environments, gives reliable results: e.g., Pouvreau et al. (1999) measured a standardised a -value for CR equal to $25.9 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ for pearl oysters fed a concentration of *Isochrysis* aff. *galbana* equal to $8000 \text{ cell ml}^{-1}$. By applying the PIM (0.18 mg l^{-1}) and POM (0.44 mg l^{-1}) contents of this algae suspension in our model, the calculated a -value averaged $25.19 \text{ l h}^{-1} \text{ g}^{-1}$, which is virtually identical to the a -value (25.9 l h^{-1}) effectively measured by Pouvreau et al. (1999). This model is more precise, and strengthens the conclusion made previously by Pouvreau et al. (1999) that in poor waters of lagoon environment, *P. margaritifera* succeed and grow vigorously by processing large amounts of water in order to gain sufficient energy.

Seston load is indeed well-known to influence clearance activity, but also other physiological functions. Several reviews deal with the effect of quality and quantity of suspended matter on the entire feeding behaviour and physiology of suspension-feeding molluscs (Foster-Smith, 1975; Winter, 1976; Bayne et al., 1993; De Villiers and Hodgson, 1993; Cranford and Hargrave, 1994; MacDonald and Ward, 1994; Iglesias et al., 1996; Arifin and Bendell-Young, 1997; Barillé et al., 1997a; Bayne, 1998; Cranford et al., 1998; Hawkins et al., 1998a). Nevertheless, only a few works deal with the effect of small variation in seston load (MacDonald and Ward, 1994), and no works are in the range of our study (from 0.6 to 1.2 mg l^{-1}). In this range, PF production is the physiological function most affected in *P. margaritifera*. For $TPM < 0.40 \text{ mg l}^{-1}$, PF production was trivial, and only appeared when PIM reached 0.17 mg l^{-1} and POM 0.30 mg l^{-1} . These values defined the so-called PF threshold. This threshold for *P. margaritifera* in lagoonal environments is very low. We are not aware of other comparable data from bivalves species and usually, PF thresholds are above 1 mg l^{-1} (see Table 3).

Above this threshold, PF production increased rapidly with increasing TPM and reached $6 \text{ mg h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ for the highest TPM values encountered in the lagoon. Increase in PF according to the rise in seston quantity is often reported (e.g., Bayne et al., 1993; De Villiers and Hodgson, 1993; Cranford and Hargrave, 1994; MacDonald and Ward, 1994; Iglesias et al., 1996; Ward and MacDonald, 1996; Arifin and Bendell-Young, 1997; Barillé et al., 1997a; Bacon et al., 1998; Hawkins et al., 1998a). Such a finding implicates that PF production is a way for pearl oyster to regulate its ingestion in quality and/or quantity. PF were white and mainly constituted of CaCO_3 (more than 80% in weight), which indicated that *P. margaritifera* were able to selectively improve the OC of the ingested ration, relative to filtered matter, by preferentially rejecting mineral-rich particles as PF. In an apparently unfavourable environment, fast growth in *P. margaritifera* stems from an ingenious combination between a high clearance activity and an efficient sorting ability. Nevertheless, *P. margaritifera* seems not to prosper in lagoon of

Polynesian High Island (e.g., Tahiti, Moorea, etc.). These lagoons are well-known to exhibit higher seston loads than in atoll lagoons, especially because of turbid freshwater inputs. It is tempting to speculate that when seston load increases strongly (10–50 mg l⁻¹), selection ability of *P. margaritifera* is less efficient. Further works will focus on this selection efficiency, in order to determine the optimal conditions for pearl oyster farming.

For the moment, we can give preliminary advice for pearl farming in Polynesia. Cultivated pearl oysters on long lines will process and clarify large volumes of a surrounding poor water. Such a clearance activity implies for pearl culture that local density should be avoided and concessions should be kept far from each other. In the same way, lagoon area, exposed to water current ensuring enough food renewal, would be the most appropriate farming site. In several Polynesian atolls of The Tuamotu archipelago, water exchanges and mixing are allowed by wind activity. At some occasions (El Niño events), winds are weak during several days, inducing increases in water temperature and/or stratification. Such accidents may cause mortality in pearl oyster farms, if local density is too high. Further works (using modelling tools) will attempt to define the optimal density necessary to ensure growth of cultivated pearl oyster according to water current.

Acknowledgements

This work was carried out at the IFREMER Pacific Oceanological Centre and was supported by the "Programme Général de Recherche sur la Nacre" and by financial help of the French Research Minister. We would like to thank all the people from the IFREMER Pearl Oyster laboratory and especially S. Robert and X. Caisey for scuba diving assistance; M. Garnier, J. Tiapiari, G. Jonquières and H. Teissier for their useful help in sample analysis and preparation of each survey; A. Bennett and E. Fougeray for technical help in building apparatus. We would like to also thank the SRM team and especially G. Haumany for their field assistance on Takapoto atoll. Special thanks to P. Levy and C. Bernardino for their help in diving during the last survey. This work had also benefitted from the valuable comments of M. Héral, S. Legall, J. Prou, C. Bacher and S. Bougrier from CREMA in France.

References

- Arfi, R., Guiral, D., Bouvy, M., 1993. Wind-induced resuspension in a shallow tropical lagoon. *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 36, 587–604.
- Arifin, Z., Bendell-Young, L.I., 1997. Feeding response and carbon assimilation by the blue mussel *Mytilus trossolus* exposed to environmentally relevant seston matrices. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 160, 241–253.
- Bacher, C., Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., Razet, D., 1991. Modèle énergétique uniboite de la croissance des huîtres (*Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48, 391–404.
- Bacon, G.S., MacDonald, B.A., Ward, J.E., 1998. Physiological responses of infaunal (*Mya arenaria*) and epifaunal (*Placopecten magellanicus*) bivalves to variations in the concentration and quality of suspended particles: I. Feeding activity and selection. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 219, 105–125.

- Barillé, L., Prou, J., 1993. Modeling Japanese oyster physiological processes under natural tidal variation in suspended particulate matter. ICES 22, 1–12, CM1993/F.
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M., Razet, D., 1997a. Effects of high natural seston concentration on the feeding, selection, and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 212, 149–172.
- Barillé, L., Héral, M., Barillé-Boyer, A.L., 1997b. Modélisation de l'écophysiologie de l'huître perlière *Crassostrea gigas* dans un environnement estuarien. Aquat. Living Resour. 10, 31–48.
- Bayne, B.L., 1998. The physiology of suspension feeding by bivalve molluscs: an introduction to the Plymouth "TROPHEE" workshop. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 219, 1–19.
- Bayne, B.L., Newell, R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: Saleuddin, A.S.M., Wilbur, K.M. (Eds.), The Mollusca, Vol. 4. Academic Press, London, pp. 407–515.
- Bayne, B.L., Iglesias, J.I.P., Hawkins, A.J.S., Navarro, E., Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., 1993. Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis*: responses to variations in quantity and organic content of the seston. J. Mar. Biol. Assoc. UK 73, 813–829.
- Blanchot, J., Charpy, L., Le Borgne, R., 1989. Size composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau atoll (Tuamotu Archipelago). Mar. Biol. 102, 329–339.
- Buigues, D., 1982. Sédimentation et diagénèse des formations carbonatées de l'atoll de Mururoa (Polynésie Française), Vol. 1, No. 3353. Th., Univ. Paris-Sud, Orsay, 203 pp.
- Charpy, L., Blanchot, J., 1996. *Prochlorococcus* contribution to phytoplankton biomass and production of Takapoto atoll (Tuamotu Archipelago). C. R. Acad. Sci. Paris. Life Sci. 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. Mar. Ecol. Prog. Ser. 162, 51–70.
- Charpy, L., Blanchot, J., Lo, L., 1992. Contribution des cyanobactéries (*Synechococcus* sp.) à la production phytoplanktonique dans un lagon d'atoll fermé (Takapoto, Tuamotu, Polynésie Française). C. R. Acad. Sci. Paris Life Sci. 314, 395–401.
- Charpy, L., Dufour, P., Garcia, N., 1997. Particulate organic matter in sixteen Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia). Mar. Ecol. Prog. Ser. 151, 55–65.
- Coles, S.L., Strathmann, R., 1973. Observations on coral mucus "flocs" and their potential trophic significance. Limnol. Oceanogr. 18, 673–678.
- Coughlan, J., 1969. The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. Mar. Biol. 2, 356–358.
- Cranford, P.J., Gordon, D.C., 1992. The influence of dilute clay suspensions on sea scallop (*Placopecten magellanicus*) feeding activity and tissue growth. Neth. J. Sea Res. 30, 107–120.
- Cranford, P.J., Grant, J., 1990. Particle clearance and absorption of phytoplankton and detritus by the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 137, 105–121.
- Cranford, P.J., Hargrave, B.T., 1994. In situ time-series measurement of ingestion and absorption rates of suspension-feeding bivalves: *Placopecten magellanicus*. Limnol. Oceanogr. 39, 730–738.
- Cranford, P.J., Emerson, C.W., Hargrave, B.T., Milligan, T.G., 1998. In situ feeding and absorption responses of sea scallops *Placopecten magellanicus* (Gmelin) to storm-induced changes in the quantity and composition of the seston. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 219, 45–70.
- Defosse, J.M., Daguzan, J., 1995. Mesure comparative du débit palléal des bivalves *Tapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum* lors de rapides changements de température et de turbidité. Cah. Biol. Mar. 36, 299–307.
- Deslous-Paoli, J.M., Lannou, A.M., Geairon, P., Bougrier, S., Raillard, O., Héral, M., 1992. The effects of food behaviour of *Crassostrea gigas* (Molluscs bivalvia) on natural particulate matter biosedimentation. Hydrobiologia 231, 85–91.
- De Villiers, C.J., Hodgson, A.N., 1993. The filtration and feeding physiology of the infaunal estuarine bivalve *Solen cylindraceus* Hanley 1843. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 167, 127–142.
- Dufour, P., Torrèton, J.P., 1996. Utilization of bacterioplankton as a food source by the pearl oyster *Pinctada margaritifera*. In: Lessios, H.A. (Ed.), Proc. 8th Int. Symp. Coral Reef, Panama, pp. 54, Abstract.
- Foster-Smith, R.L., 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.), and *Venerupis pullastra* (Montagu). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 17, 1–22.
- Haven, D.S., Morales-Alamo, R., 1970. Filtration of particles from suspension by the American oyster *Crassostrea virginica*. Biol. Bull. 139, 248–264.

- Hawkins, A.J.S., Smith, R.F.M., Tan, S.H., Yasin, Z.B., 1998a. Suspension-feeding behaviour in tropical bivalve molluscs: *Perna viridis*, *Crassostrea belcheri*, *Crassostrea iradelei*, *Saccostrea cucullata* and *Pinctada margaritifera*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 166, 173–185.
- Hawkins, A.J.S., Bayne, B.L., Bougrier, S., Héral, M., Iglesias, J.I.P., Navarro, E., Smith, R.F.M., Urrutia, M.B., 1998b. Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 219, 87–103.
- Iglesias, J.I.P., Navarro, E., Alvarez-Jorna, P., Armentia, I., 1992. Feeding, particle selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentration and quality. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 162, 177–198.
- Iglesias, J.I.P., Urrutia, M.B., Navarro, E., Alvarez-Jorna, P., Larretxea, X., Bougrier, S., Héral, M., 1996. Variability of feeding processes in the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in response to changes in seston concentration and composition. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 197, 121–143.
- Iglesias, J.I.P., Urrutia, M.B., Navarro, E., Ibarrola, I., 1998. Measuring feeding and absorption in suspension-feeding bivalves: an appraisal of the biodeposition method. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 219, 71–86.
- Johannes, R.E., 1967. Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef. Limnol. Oceanogr. 12 (2), 189–195.
- Jonquières, G., Amouroux, J.M., Bennett, A., Blanchot, J., Bougrier, S., Buestel, D., Caisey, X., Delesalle, B., Dormoy, J.M., Dufour, P., Geairon, P., Hautefeuille, F., Loret, P., Pagès, J., Pellan, A., Pouvreau, S., Robert, S., Teissier, H., Tiapari, J., Torréton, J.P., 1995. Etude de la nutrition de l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*. Action de recherche PGRN no. 19. IFREMER, Tahiti, 156 pp.
- Loret, P., 1998. Rôle des protistes dans la nutrition de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. Action de recherche PGRNII no. 11. CREMA, l'Houmeau, France, 38 pp.
- MacDonald, B.A., Ward, J.E., 1994. Variation in food quality and particle selectivity in the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Mollusca: Bivalvia). Mar. Ecol. Prog. Ser. 108, 251–264.
- MacDonald, B.A., Bacon, G.S., Ward, J.E., 1998. Physiological responses of infaunal (*Mya arenaria*) and epifaunal (*Placopecten magellanicus*) bivalves to variations in the concentration and quality of suspended particles: II. Absorption efficiency and scope for growth. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 219, 127–141.
- Marquardt, D.W., 1963. An algorithm for least squares estimation of non-linear parameters. J. Soc. Ind. Appl. Math. 2, 431–441.
- Marshall, N., 1968. Observations on organic aggregates in the vicinity of coral reefs. Mar. Biol. 2, 50–53.
- Pouvreau, S., Bodoy, A., Buestel, D., 1998. Détermination du bilan énergétique chez l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*, et premier modèle écophysologique de croissance dans le lagon d'atoll de Takapoto. Rapport IFREMER, Tahiti. RI DRV 98-01, 69 pp.
- Pouvreau, S., Buestel, D., Bodoy, A., Jonquières, G., Robert, S., Tiapari, J., Haumani G., 1998. In situ feeding processes of pearl oyster *Pinctada margaritifera* according to environmental conditions of Takapoto atoll. Oral communication. In: International Society for Reef Studies, European Meeting, 1–4 September 1998, Programme and Abstracts. Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE), Perpignan, France, pp. 148.
- Pouvreau, S., Jonquières, G., Buestel, D., 1999. Filtration by the pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, under conditions of low seston load and small particle size in tropical lagoon habitat. Aquaculture (in press).
- Raillard, O., Deslous-Paoli, J.M., Héral, M., Razet, D., 1993. Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. Oceanologica Acta 16, 73–82.
- Ross, A.H., Nibet, R.M., 1990. Dynamic models of growth and reproduction of the mussel *Mytilus edulis* L. Funct. Ecol. 4, 777–787.
- Schneider, D.W., 1992. A bioenergetics model of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, growth in the great lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49, 1406–1416.
- Sournia, A., 1976. Primary production of sands in the lagoon of an atoll and the role of foraminiferan symbiots. Mar. Biol. 37, 29–32.
- Sournia, A., Ricard, M., 1976. Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, Iles Tuamotu). Vie et milieu 26, 243–279.
- van Haren, R.J.F., Kooijman, S.A.L.M., 1993. Application of a dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L.). Neth. J. Sea Res. 31, 119–133.
- Ward, J.E., MacDonald, B.A., 1996. Pre-ingestive feeding behaviours of two sub-tropical bivalves (*Pinctada imbricata* and *Arca zebra*): responses to an acute increase in suspended sediment concentration. Bull. Mar. Sci. 59, 417–432.

- Widdows, J., 1985. Physiological procedures. In: Bayne, B.L., Brown, D.A., Burns, K., Dixon, D.R., Ivanovici, A., Livingstone, D.R., Moore, D.M., Stebbing, A.R.D., Widdows, J., (Eds), *The Effects of Stress and Pollution on Marine Animals*. Praeger Scientific, New York, pp. 161–178.
- Widdows, J., Fieth, P., Worrall, C.M., 1979. Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 50, 195–207.
- Willows, R.I., 1992. Optimal digestive investment: a model for filter feeders experiencing variable diets. *Limnol. Oceanogr.* 37, 829–847.
- Winter, J.E., 1976. A critical review on some aspects of filter-feeding in lamellibranchiate bivalves. *Haliotis* 7, 71–87.
- Yukuhira, H., Klumpp, D.W., Lucas, J.S., 1998. Effects of body size on suspension feeding and energy budgets of the pearl oysters *Pinctada margaritifera* and *P. maxima*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 170, 119–130.

Étude et modélisation des mécanismes impliqués dans la croissance de l'huître perlière, *Pinctada margaritifera*, au sein de l'écosystème conchylicole du lagon de l'atoll de Takapoto (Polynésie Française)

Titre abrégé : Écophysiologie de l'huître perlière et modèle de croissance

RÉSUMÉ

L'huître perlière, *Pinctada margaritifera* (Linné, 1758) var. *cumingi* (Reeve), productrice de perles noires, fait l'objet d'une aquaculture florissante en Polynésie Française. Afin de pérenniser cette activité, un programme de recherche (le PGRN) a été lancé, en 1990, sur l'atoll de Takapoto. L'un des thèmes de ce programme réside dans l'étude de la capacité trophique d'un lagon soumis à une activité de "perliculture". A cet égard, un modèle déterministe expliquant la croissance et la reproduction de *P. margaritifera* à partir des paramètres du milieu (notamment la nourriture disponible) a été mis au point. La construction de ce modèle a impliqué : (1) l'analyse de l'hydrobiologie du lagon; (2) l'étude de la physiologie de *P. margaritifera*; (3) le suivi temporel de la croissance et de la reproduction afin de valider les simulations du modèle. L'analyse de l'hydrobiologie du lagon montre une variabilité spatio-temporelle faible et une teneur en matière organique particulaire (POM, mg l⁻¹), i.e. nourriture potentielle pour les élevages, peu concentrée (~ 0.40 mg l⁻¹). L'étude de la physiologie met en évidence une adaptation exemplaire de *P. margaritifera* à la pauvreté ambiante du milieu : ses capacités de filtration sont décuplées par rapport aux autres bivalves couramment étudiés dans la littérature (~ 400 l j⁻¹ g⁻¹). Le reste de la physiologie (rétention, biodéposition, respiration et excrétion) est banal. L'ensemble de ces processus a ensuite été intégré dans un modèle déterministe de croissance. La concordance entre simulation et observation est satisfaisante, ce qui permet de valider le modèle. Ses applications sont multiples. Sur le plan scientifique, ce modèle valide l'ensemble des acquis sur la physiologie, la croissance et la reproduction. Sur le plan de la perliculture, ce modèle fournit des éléments sur le temps de formation de la perle, le collectage, les densités locales, le choix des zones d'élevage, et la capacité trophique globale d'un lagon.

Mot Clés : bivalves, huîtres perlières, *Pinctada margaritifera*, physiologie, croissance, reproduction, hydrobiologie, atoll, lagon, écosystème, réseau trophique, modélisation, capacité trophique, Polynésie française.

~~~~~

**Study and modelling of mechanisms implied in growth of the black-lipped pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, in the shellfish ecosystem of Takapoto lagoon (French Polynesia)**

*Short title : Pearl oyster physiology and growth model*

**ABSTRACT**

Farming of the black-lipped pearl oyster, *Pinctada margaritifera* var. *cumingi*, is the main aquaculture activity in the lagoons of French Polynesia. In order to prevent over-exploitation by farming, a general research programme called PGRN was set up. A first step was to build a deterministic ecophysiological model for cultivated pearl oysters in lagoon environment, explaining individual growth, but also reproduction of this bivalve over several years, as a function of food availability and composition. The building of this model has implied : (1) to study water characteristics around system culture ; (2) to estimate the main bivalve ecophysiological functions ; (3) to follow *in situ* growth and reproduction of pearl oyster in order to validate model simulations. Sampling of lagoon water characteristics demonstrates that spatio-temporal variations are restricted and concentration in particulate organic matter (POM, mg l<sup>-1</sup>), i.e. potential food for cultivated oysters, is low (0.40 mg l<sup>-1</sup>). Pearl oysters physiological studies demonstrate a very interesting trophic adaptation of *P. margaritifera* to the low ambient POM concentration : filtration capacity is very high (~ 400 l d<sup>-1</sup> g<sup>-1</sup>), the highest ever published in bivalve molluscs. Regarding the other physiological features (retention, biodeposition, respiration, excretion), results are more usual. This entire set of processes were integrated in a deterministic model. Agreements between simulations and observations are fairly good, which allows model validation and its utilisation. Model applications are numerous. In the scientific field, this model validates all the previously acquired knowledge of pearl oyster physiology and lagoon environment. The *Pinctada* model provides also valuable information for pearl farming especially concerning the time to produce a pearl, the spat collection, the density in system culture, the choice of farming site and the carrying capacity of the whole lagoon.

**Key Words :** bivalves, pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, physiology, growth, reproduction, hydrobiology, atoll, lagoon, ecosystem, trophic web, modelling, carrying capacity, French Polynesia.