

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

THÈSE de DOCTORAT

présentée par :

Joël HAURE

pour l'obtention du grade de DOCTEUR de l'École Pratique des Hautes Études

TESTAGE DE SOUCHES D'HUÎTRES PLATES *OSTREA EDULIS* TOLÉRANTES A *BONAMIA OSTREAE* : ÉLEVAGE CONTRÔLÉ, ÉCOPHYSIOLOGIE ET MODÉLISATION DE LA CROISSANCE.

soutenue le 08 Septembre 1999 devant le jury composé de :

BENYAMIN Yves	Président du jury
LE PENNEC Marcel	Rapporteur
MATHIEU Michel	Rapporteur
BAUD Jean-Pierre	Examineur
BOUDRY Pierre	Examineur
HÉRAL Maurice	Examineur

Directeur de thèse : BENYAMIN Yves

REMERCIEMENTS

Au terme de cette étude, je tiens à manifester ma reconnaissance aux membres du jury :

Mr Y BENYAMIN, Directeur du Laboratoire Evolution et Organisation Moléculaire de la Motilité Cellulaire de l'EPHE de Montpellier, qui a accepté ma candidature à la préparation de ma thèse EPHE, je le remercie également de présider ce jury et des corrections qu'il a apporté à ce travail.

Mr J.P. BAUD, actuellement adjoint au directeur des Ressources Aquacoles de l'IFREMER et qui a été pendant treize ans mon responsable de laboratoire (LCPL) et durant l'élaboration de ce travail. Il m'a fait confiance, et m'a apporté aide et soutien sans ménager sa peine ni son temps. J'ai trouvé en lui un interlocuteur efficace avec qui j'ai pu échanger des idées et dissiper les doutes. Je le remercie très sincèrement.

Je remercie les Professeurs M. LEPENNEC de l'Université de Bretagne Occidentale et M. MATHIEU de l'Université de Caen pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ce travail et des remarques qu'ils ont formulées.

Mr M. HERAL, Directeur du CREMA qui a bien voulu associer ses compétences et connaissances scientifiques à l'examen de ce travail et d'appartenir au jury, je tiens à lui exprimer ici, toute ma gratitude.

Je remercie Mr P. BOUDRY, généticien à l'IFREMER de Ronces les bains qui m'a fait le plaisir et l'amitié de se libérer au dernier moment pour être examinateur dans ce jury de thèse. J'espère que nos collaborations futures seront nombreuses et fructueuses.

Je tiens également à remercier :

Mme A.L. BARILLE-BOYER pour m'avoir initié aux joies de la modélisation, dans sa technique mais aussi dans sa philosophie.

Mme F. LAUNAY, Secrétaire du LCPL, qui a assuré avec beaucoup de soins la frappe de ce manuscrit, je la remercie vivement de sa gentillesse et de sa disponibilité.

Ma reconnaissance va également à toute l'équipe de la station du LCPL dont la compétence, le soutien, et la bonne humeur ont largement contribué à l'élaboration de cette étude.

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION	1
2. GENERALITES	5
2.1 L'hûître plate (<i>Ostrea edulis</i>)	5
2.2 La bonamiose.....	8
2.3 Production de phytoplancton.....	9
2.4 Origine du matériel biologique (<i>Ostrea edulis</i>) étudié	10
3. ELEVAGE EXPERIMENTAL DE L'HUÎTRE PLATE.....	13
3.1 Introduction	13
3.2 Matériels et Méthodes.....	13
3.2.1 Le matériel biologique	13
3.2.2 Le dispositif expérimental.....	14
3.2.3 Alimentation en eau de mer et distribution de phytoplancton (<i>Skeletonema costatum</i>)	15
3.2.4 Suivi hydrobiologique	15
3.2.5 Suivi de la production expérimentale de <i>Ostrea edulis</i>	18
3.3 Résultats	18
3.3.1 Le milieu d'élevage	18
3.3.2 Les huîtres.....	21
3.4 Discussion.....	28
3.4.1 Le milieu d'élevage	28
3.4.2 Les huîtres.....	30
4. APPROCHE DE L'ETUDE ECOPHYSIOLOGIQUE DE L'HUÎTRE PLATE DANS UN SYSTEME D'ELEVAGE INTENSIF	33
4.1 Introduction	33
4.2 Influence de la température sur la filtration et la consommation d'oxygène d' <i>Ostrea edulis</i> : Détermination des coefficients allométriques.....	34
4.2.1 Matériels et méthodes.....	34
4.2.2 Résultats	36
4.2.3 Discussion.....	39
4.3 Approche de la sélection d' <i>Ostrea edulis</i> sur la croissance avec l'outil physiologique.....	47
4.3.1 Matériels et méthodes.....	48
4.3.2 Résultats	53
4.3.3 Discussion.....	56
4.4 Modélisation de la croissance d' <i>Ostrea edulis</i> en élevage intensif	57
4.4.1 Matériels et méthodes.....	58
4.4.2 Résultats	71
4.4.3 Discussion.....	75
5. CONCLUSION GENERALE.....	79
BIBLIOGRAPHIE	82

1. INTRODUCTION

L'huître plate est restée très longtemps la seule huître consommée en France. Gouletquer et Héral (1997) rapportent qu'au début de notre ère, elle était expédiée jusqu'à Rome et que pendant plusieurs siècles les gisements naturels ont été largement exploités. Cette surexploitation a conduit, dès 1750, à la publication d'arrêtés visant à réglementer la pêche, notamment pendant la période de reproduction. Les premières cultures d'huîtres se sont développées dans les marais salants atlantiques qui étaient peu à peu abandonnés par les paludiers à cause du déclin technique et économique de leur activité. Entre 1853 et 1859, les premières récoltes de naissain sur piquets de bois furent un succès. L'ostréiculture était née.

Cependant, au 19^{ème} siècle, la production encore récente de l'huître plate (*Ostrea edulis*) ne pouvait satisfaire à une demande de plus en plus importante. Des huîtres creuses (*Crassostrea angulata*) furent alors importées en France en provenance du Portugal. Au cours d'un de ces transports, un bateau malmené par la tempête a dû rejeter sa cargaison dans l'estuaire de la Gironde, entraînant l'implantation de cette espèce sur les côtes françaises.

Jusqu'en 1920, la production ostréicole était équivalente entre les deux espèces. Dès lors, la production d'huîtres plates a été affectée par une maladie inexpliquée qui a favorisé le développement de l'huître portugaise. Par la suite, la culture de l'huître plate a connu un nouvel essor, de courte durée, essentiellement localisé en Bretagne, alors que *Crassostrea angulata* est demeurée largement dominante dans les autres sites conchylicoles (Gouletquer et Héral, 1997).

Pendant les années 60, la production de l'huître plate se situe entre 10000 et 20000 tonnes. L'huître portugaise subit d'importantes mortalités et disparaît des côtes françaises en 1971 suite à la propagation de la «maladie des branchies» (iridovirus).

En 1972, du naissain de l'huître asiatique *Crassostrea gigas* est importé et cultivé avec succès sur le littoral français (Grizel et Héral, 1991).

A la fin des années 60, *O. edulis* connaît en France une attaque parasitaire (*Marteilia refringens*) qui cause des mortalités dans les élevages estuariens (Grizel et al., 1974). Les élevages sont alors transférés en eau profonde mais un nouveau protozoaire, *Bonamia ostreae*, apparaît en 1970 et accélère le déclin de la production d'huîtres

plates. En 1974, les productions nationales de *O. edulis* et *C. gigas* étaient respectivement de 2120 tonnes et 131000 tonnes (source F.A.O) (fig. 1).

La diversification des espèces élevées en conchyliculture est indispensable pour élargir le marché, et pour minimiser les risques pathologiques qui peuvent mettre en péril l'activité professionnelle des cultures marines orientées traditionnellement vers la monoculture. Cependant, l'ostréiculture française connaît de nos jours une situation de quasi-monoculture avec l'huître japonaise. Ainsi, l'huître plate n'est plus produite que dans quelques zones en Bretagne et en Méditerranée (Etang de Thau).

Des essais de nouvelles techniques d'élevage basées sur des diminutions de densités ou/et des mélanges entre *C. gigas* et *O. edulis* n'ont pas donné de résultats significatifs pour permettre la relance de la production à grande échelle.

Par ailleurs, des essais d'introduction et d'acclimatation d'espèces du genre *Ostrea* ont été tentés dans l'espoir de trouver une variété d'huître plate à la fois performante, et résistante à la bonamiose. Le résultat des études menées sur *Ostrea chilensis* (Grizel et al., 1983), *Ostrea denselamellosa* (Le Borgne et Le Penec, 1983), *Ostrea angasi* (Bougrier et al. , 1986) et *Ostrea puelchana* (Pascual et al. , 1991) ne permet pas aujourd'hui d'envisager l'élevage de ces espèces sur le littoral français.

En parallèle, différents travaux ont permis de comprendre le cycle d'infestation de *B. ostreae* (Comps, 1983 ; Montes et al., 1994) et d'isoler ce protozoaire (Mialhe et al., 1988).

Au début des années 90, l'IFREMER a débuté un programme de sélection de l'huître plate résistante ou tolérante à *B. ostreae* (Martin et al., 1993). Des lignées ont été obtenues par pression de sélection, grâce à un protocole de purification du parasite qui a permis l'infection expérimentale des huîtres par inoculation des protozoaires purifiés (Hervio et al., 1995). Ces lignées ont été reproduites entre elles afin d'obtenir des générations successives d'huîtres plates mises au contact de *B. ostreae* par injection en laboratoire ou par contact avec le protozoaire dans un milieu naturel infesté (Naciri-Graven et al., 1998).

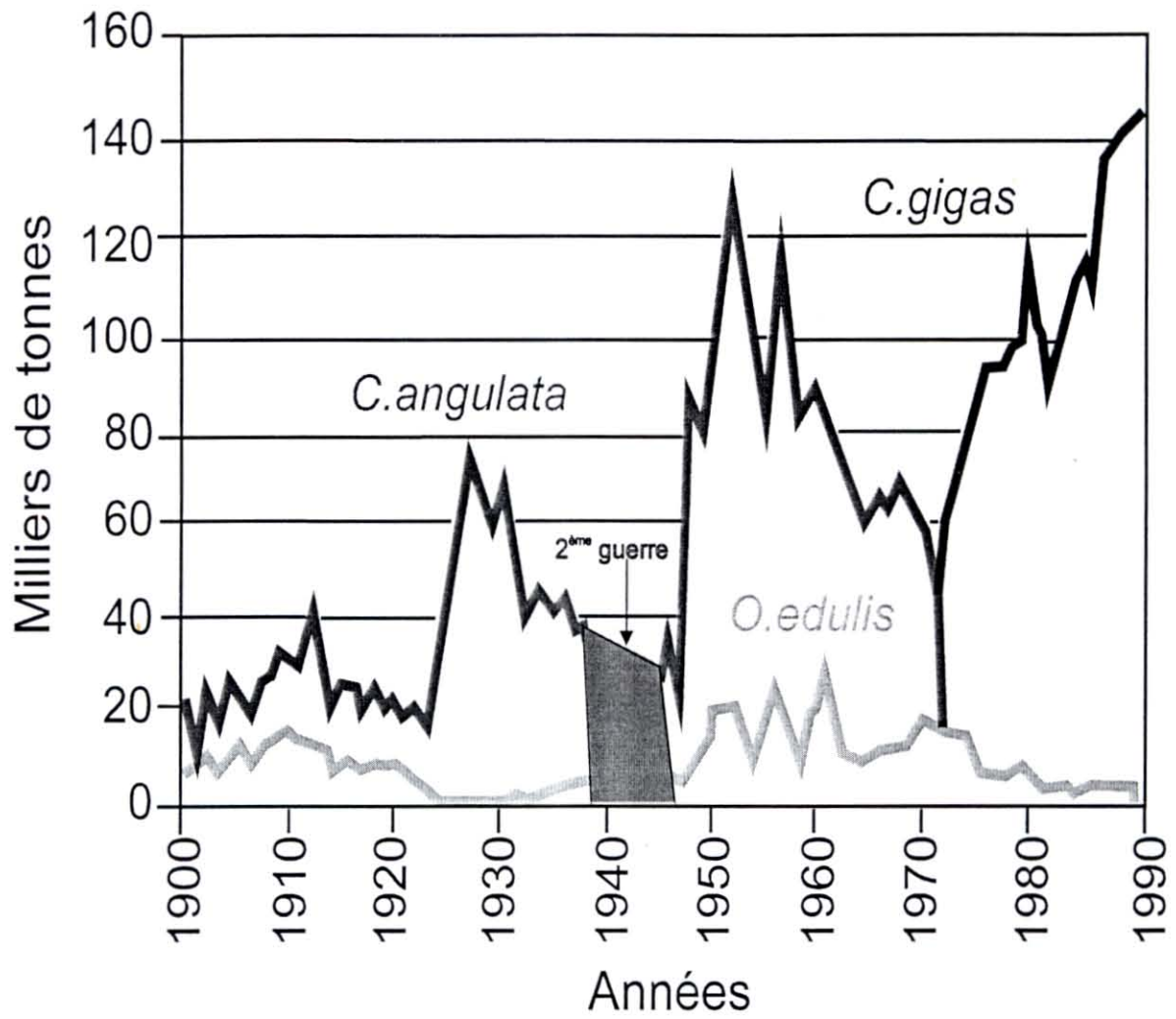


Fig 1 : Production ostréicole en France depuis le début du siècle (d'après Goulletquer & Héral, 1997).

Parallèlement, des comparaisons de croissance et de survie ont été mises en œuvre essentiellement dans deux types d'écosystèmes.

- Un milieu d'élevage naturel connu pour la présence de *B. ostreae* et situé en eau profonde dans la région Bretagne sud (Martin *et al.*, 1993),
- Un élevage contrôlé en bassin avec apport continu de nourriture phytoplanctonique dans les Pays de la Loire à proximité de la baie de Bourgneuf (Naciri-Graven *et al.*, 1999 ; Baud *et al.*, 1997).

Les élevages en bassins se sont effectués à l'IFREMER de Bouin (Vendée) et permettent grâce au contrôle de nombreux paramètres (nourriture, débits, oxygénation) de comparer statistiquement la croissance des différentes générations d'huîtres plates sélectionnées entre elles et par rapport à un ou plusieurs témoins.

Le programme de sélection vise d'abord à isoler des animaux résistants ou tolérants à la bonamiose, mais s'attache aussi depuis peu, à améliorer les performances de croissance. La présente étude s'inscrit comme une contribution à ce dernier axe de recherche.

Elle a pour objectifs de traiter les points suivants :

- synthèse de trois années de croissance de l'huître plate en bassins contrôlés (Naciri-Graven *et al.*, 1999 ; Baud *et al.*, 1997) ;
- étude écophysiological de l'huître plate et modélisation de sa croissance en bassin ;
- mise en évidence de critères physiologiques pertinents qui serviraient de base à la sélection de géniteurs, afin d'améliorer les performances de croissance des futures générations d'huîtres plates.

2. GENERALITES

2.1 L'huître plate (*Ostrea edulis*)

Répartition géographique

De manière originelle, on trouve l'huître plate en Atlantique, de la Norvège (65^{ème} degré de latitude Nord), jusqu'au Maroc (Cap Ghir), ainsi qu'en Méditerranée, en Mer Noire et en Mer Adriatique (Marteil, 1976). Aujourd'hui, on la trouve aussi, aux Etats Unis, au Canada et au Japon, où elle a été importée pour y être élevée (Launey, 1998).

Physiologie des bivalves marins (filtration et respiration)

L'huître plate est un mollusque bivalve (tab 1) caractérisé par une cavité palléale importante et un organe branchial composé de deux branchies constituées, chacune d'elles, d'une double série de feuillets. Chacun de ces deux feuillets est fixé soit à la masse viscérale (feuillelet interne), soit au manteau (feuillelet externe). Les feuillets ont un aspect plissé dû aux filaments qui les composent (Marteil, 1976). Les feuillets sont reliés entre eux par des cils délimitant des espaces ou *ostia* qui permettent à l'eau de traverser la branchie (Deslous-Paoli, 1993). La branchie est à l'origine de l'induction d'un courant d'eau qui traverse la cavité palléale grâce aux battements de cils latéraux, situés sur les filaments branchiaux. Cette circulation d'eau permet de couvrir les besoins en oxygène de l'huître, par la ventilation des surfaces respiratoires fortement vascularisées (principalement la branchie mais aussi le manteau), et d'apporter les éléments nutritifs nécessaires à son alimentation (fig. 2). Une fois piégées par les cils latéro-frontaux du filtre branchial, les particules en suspension sont enrobées de mucus et acheminées par des cils frontaux vers les « sillons nourriciers » qui alimentent la bouche. Un pré-tri s'effectue au niveau des branchies en éliminant les particules les plus grossières. Un autre tri est observé à proximité de la bouche par les palpes labiaux divisés en quatre parties égales. Selon Bernard (1974), ces organes pourraient dissocier les particules du mucus avant l'ingestion et rejeter les matières indésirables vers l'extérieur, sous forme de pseudofèces.

Embranchement	Mollusques
Classe	Bivalves
Ordre	Filibranches
Famille	Ostreidae
Genre	<i>Ostrea</i>
Espèce	<i>edulis</i>
Origine	Côte atlantique européenne
Coquille	Valve gauche bombée Bord des valves plissé et feuilleté
Fécondation	Interne
Reproduction	Espèce hermaphrodite consécutive Changement de sexe annuel ou au cours d'une même saison
Nutrition	Planctophage, suspensivore

Tableau 1 : Position systématique et particularités morphologiques d'*Ostrea edulis*

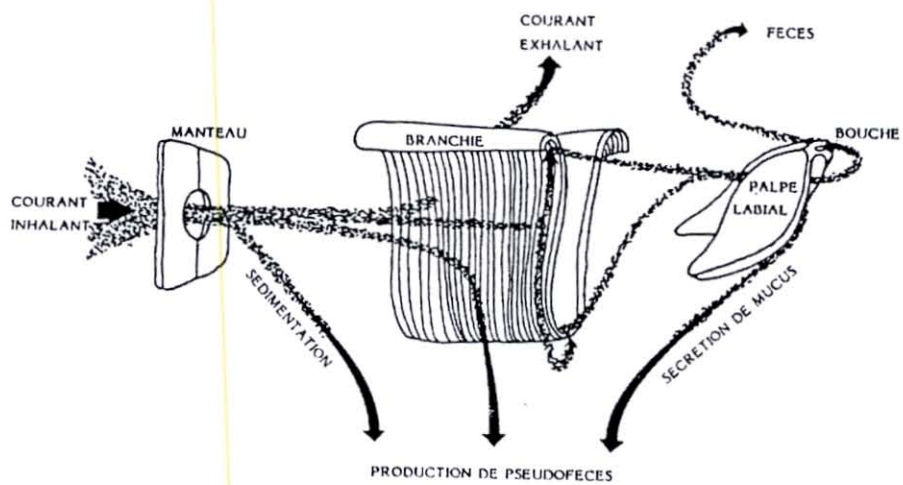


Figure 2 : Représentation des différentes voies de déplacement des particules dans la cavité palléale des bivalves (Bernard, 1974).

Reproduction

Les huîtres du genre *Ostrea* sont incubatrices, larvipares. Ce sont des espèces hermaphrodites asynchrones, à sexualité consécutive rythmique (Marteil, 1976). Elles peuvent en effet, changer de sexe plusieurs fois au cours de la même saison de reproduction. Ce sont des animaux généralement protandriques, c'est à dire qu'elles sont mâles la première année de reproduction.

Dans le milieu naturel (Morbihan), la reproduction peut s'étaler de juillet à mi-septembre avec une intensité de production variable à chaque émission de gamètes (Langlade, com. pers.). A chaque émission, *Ostrea edulis* peut produire entre 500 000 et 1 500 000 ovocytes contre 20 à 100 millions chez *Crassostrea gigas* (Martin et al., 1997).

Lors de la reproduction, les mâles libèrent leurs gamètes dans l'eau qui sont pompés par la femelle, et la fécondation a lieu dans la cavité palléale. Selon certains auteurs, l'incubation des larves peut durer de 8 à 10 jours (Korringa, 1947 ; Marteil, 1960). Les larves véligères sont expulsées dans le milieu à une taille de 160 à 200 µm. Elles mènent une vie pélagique qui, pour Marteil (1976) peut durer de 8 à 14 jours pour des températures variant de 18-20° C à 15-16° C. A la suite de quoi, la larve pédivéligère cherche un support pour se fixer, elle mesure alors, 260 à 290 µm (Martin et al., 1997).

2.2 La bonamiose

Le genre *Bonamia* a été décrit comme étant proche des Haplosporidies (Pichot et al., 1980). Deux espèces ont été à ce jour recensées, *Bonamia ostreae* (Pichot et al., 1980) et *Bonamia sp.* (Dinamani et al., 1987), respectivement parasites des huîtres *Ostrea edulis* et *Tiostrea lutaria*.

Bonamia ostreae est responsable d'une maladie infectieuse et contagieuse, la bonamiose et se développe dans le cytoplasme des hémocytes.

Le cycle de développement a été observé par Comps (1983) en microscopie électronique. Les parasites unicellulaires se divisent par scissiparité dans les hémocytes de l'hôte qui après rupture, libèrent d'autres parasites.

D'après Grizel (1985), la bonamiose peut être décelée chez des huîtres de tous âges, mais le naissain est en général peu parasité. Van Banning (1990) apporte des

éléments supplémentaires, et propose un cycle d'infection qui passerait par un premier stade dans le tissu ovarien. Ces études pourraient expliquer certaines caractéristiques de la maladie, énoncées par Launey (1998) :

- La maladie se développerait seulement chez les individus femelles. Hors, dans ses deux premières années, *Ostrea edulis* est le plus souvent mâle, et moins sensible au parasite. Ceci peut expliquer l'intérêt majeur d'améliorer les performances de croissance de l'huître plate dans un délai de deux ans, avant que *Bonamia ostreae* ne la détruise.
- L'infection aurait une période de développement dans l'ovaire, et une phase finale dans les hémocytes.
- Le cycle ovarien de l'huître plate déterminerait l'évolution du parasite. Ainsi, lors de la gamétogenèse, le parasite se développe, et tue l'hôte à la fin des émissions gamétiques (fin de l'été ou début d'automne), puis lâche des formes infectieuses pouvant se propager sur d'autres huîtres femelles.

2.3 Production de phytoplancton

Dans les années 80, la D.D.A. (Direction Départementale de l'Agriculture de Vendée) a mené un programme de prospection en divers points du littoral de la baie de Bourgneuf, dans l'espoir de trouver des nappes d'eau douce, pour l'irrigation de zones agricoles. En réalité, il a été découvert une importante réserve d'eau salée souterraine de 150 km² s'étendant sous l'île de Noirmoutier et sous le continent. Ces nappes aquifères sont piégées dans des calcaires éocènes fracturés, sous une couche d'argile, entre 5 et 15 m de profondeur (Moreau, 1996). Cette quantité d'eau est très importante puisqu'elle a été estimée à plusieurs milliards de m³. De plus, son exploitation peut aller jusqu'à plusieurs dizaines de m³/h, sans observer dans la majeure partie des cas, un abaissement significatif du niveau d'eau dans les forages.

L'eau souterraine se caractérise par une richesse en sels nutritifs, notamment en azote minéral dissous. D'après Moreau (1996), les forages analysés au pourtour de la baie de Bourgneuf présentent toujours des concentrations supérieures à 20 µmoles N.l⁻¹, alors que l'eau de mer se situe le plus souvent à des concentrations de 0 à 4 µmoles N.l⁻¹. La forme ammoniacale (NH₄⁺) est majoritaire puisqu'elle constitue plus de 80% de la réserve totale de l'azote minéral (Moreau, 1996).

La température constante de l'eau de forage (tableau 2) permet, au moyen d'un échangeur et selon les besoins, de réchauffer ou refroidir l'eau de mer. Le faible pH et la forte teneur en fer interdisent l'utilisation de cette eau en contact direct avec les coquillages, sans un traitement préalable.

Les caractéristiques chimiques de l'eau souterraine (tableau 2) constituent une richesse nutritive qui a permis la production de microalgues marines pour l'alimentation de mollusques bivalves (Baud et al., 1990).

Différentes microalgues ont été testées sur cette eau, parmi les plus utilisées en aquaculture de mollusques. Aujourd'hui, *Skeletonema costatum* est la diatomée la plus largement cultivée sur eau salée souterraine en prégrossissement et grossissement de bivalves (Baud et al., 1990 ; Baud et Bacher, 1990). Cette diatomée semble parfaitement adaptée au milieu de culture puisé dans le sous-sol et autorise des productions extérieures en grands volumes (100 m³) et de concentration cellulaire pouvant aller jusqu'à 2.10⁶ cellules/ml. Des études physiologiques préliminaires, ont montré que l'utilisation alimentaire de *Skeletonema costatum* par *Ostrea edulis* était satisfaisante (Haure et Baud, 1993).

Salinité (‰)	pH	NH ₄ ⁺ (μmol.l ⁻¹)	PO ₄ ³⁻ (μmol.l ⁻¹)	SiO ₃ ⁻ (μmol.l ⁻¹)	Fe ₂ ⁺ (mg.l ⁻¹)	Temp (°C)
31,1	7,08	342,2	28,4	252,8	1-5	14

Tableau 2 : Caractéristiques physico-chimiques de l'eau de forage de la station IFREMER de Bouin (Baud et al., 1991)

2.4 Origine du matériel biologique (*Ostrea edulis*) étudié

En 1985, a débuté, à l'écloserie de l'IFREMER de Ronce les bains, un programme de sélection de population d'huîtres plates tolérantes au protozoaire *Bonamia ostreae*. Le schéma de sélection général a été largement décrit par Launey (1998) et simplifié dans cette étude, dans le but de préciser l'origine des populations d'huîtres étudiées

(schéma 1). Des techniques de purification du protozoaire (Hervio et *al.*, 1995) ont permis une inoculation du parasite purifié sur des géniteurs âgés de 4 à 5 ans et provenant de la baie de Quiberon. Les individus survivants ont donné naissance à une première lignée d'animaux (L85) obtenue par la ponte en masse impliquant une centaine de géniteurs. Des générations successives ont été obtenues en 1990 (L85-F2) puis en 1993 (L85-F3) et ont été inoculées par du parasite purifié. Les animaux ayant survécu à la pression de sélection ont été testés dans le milieu naturel (baie de Quiberon, Paimpol) par rapport à des lots témoins non inoculés. Les résultats ont montré en moyenne, de meilleures survies chez les familles d'huîtres sélectionnées que sur les familles témoins (Launey, 1998). En 1987, des animaux sauvages de la baie de Quiberon ont été récoltés et une partie d'entre eux ont été inoculés. A partir de ces animaux, une première famille d'une nouvelle lignée (L89-F1) a été obtenue en 1989 par ponte en masse à l'écloserie de l'IFREMER de Ronces les Bains. En 1992, une deuxième famille (L89-F2) a été produite, toujours par ponte en masse, à partir d'individus F1 inoculés. En 1993, des croisements interlignées ont été réalisés (L89-F1xL85-F2) de manière à optimiser l'effet de tolérance des populations au parasite, mais les résultats de survie n'ont présenté que des résultats intermédiaires entre les performances des lignées prises séparément (Naciri-Graven et *al.*, 1998). De plus, Naciri-Graven et *al.* (1998) signalent des baisses de performances de croissance en deuxième génération de la lignée L85, et que ceci suggère l'existence d'une dépression de consanguinité associée aux trop fortes pressions de sélection. Par ailleurs, les pontes en masse ne permettent pas de contrôler le nombre de parents fondateurs d'une famille et celle-ci descendrait d'un nombre limité de géniteurs. Pour améliorer la consanguinité, il a été décidé de croiser, en 1993, des géniteurs de L89-F1 avec un lot d'huîtres plates non inoculé (F0(ni)). Le résultat de ce croisement a fait l'objet en 1994 (animaux de 1 an) et en 1995 de la présente étude (schéma 1). En 1995, il a été mis au point un technique de croisement biparental pour le contrôle des croisements, dans le but de maximiser la base génétique des populations sélectionnées. Ceci a été réalisé à partir de géniteurs de deuxième génération pour la lignée 85 (L85-F2) et de première génération pour la lignée 89 (L89-F1). Cette dernière ont été étudiée dans ce présent travail en 1996 (animaux de 1 an (L89-F2)).

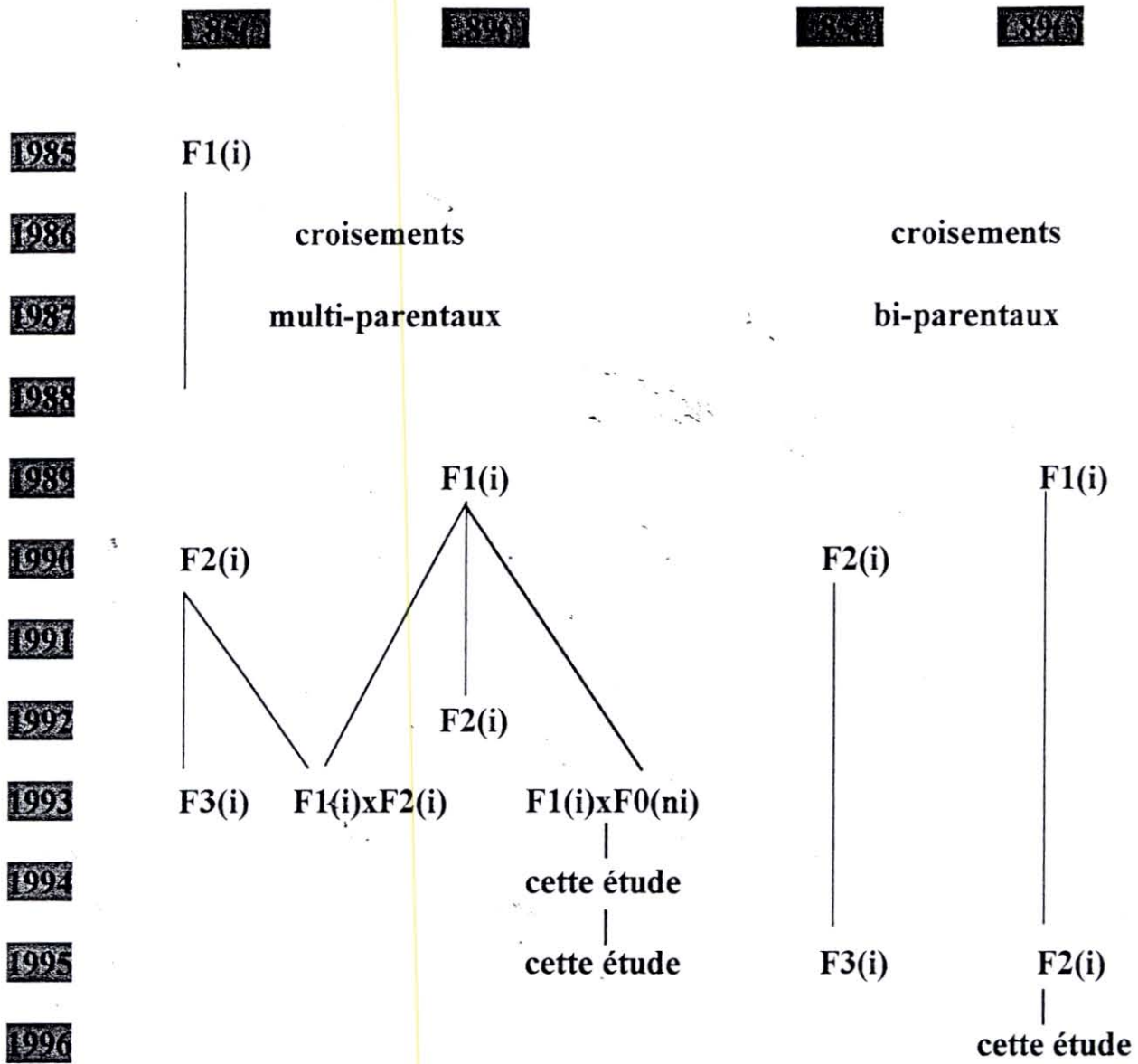


Schéma 1 : Représentation du programme de sélection d'*Ostrea edulis* pour la résistance à *Bonamia ostreae*.

3. ELEVAGE EXPERIMENTAL DE L'HUÎTRE PLATE

3.1 Introduction

L'obtention de souche d'huîtres plates tolérantes au *Bonamia ostreae* permet d'envisager à terme la relance de l'élevage artisanal dans les écosystèmes conchylicoles côtiers. Avant cela, il convient toutefois de tester les populations sélectionnées par rapport à des individus témoins n'ayant pas subi de pression de sélection au protozoaire. Des essais ont été effectués en mer (Martin et al., 1993), mais également en système contrôlé avec apport de phytoplancton, à l'IFREMER de Bouin. Dans ce dernier cas, l'objectif était multiple :

- Optimiser l'élevage intensif de l'huître plate en tenant compte de la faisabilité biologique, mais également économique, dans le souci d'un transfert à la profession.
- Déterminer les conditions optimales de croissance d'*Ostrea edulis* à la seule fin d'obtenir des réponses rapides et pour orienter les travaux de sélection situés en amont. Cette approche est au service de l'expérimentation et ne se soucie pas des exigences économiques (Naciri-Graven et al., 1999 ; Baud et al., 1997).

Ce chapitre propose une synthèse de trois années de suivi expérimental (1994, 1995, et 1996) (Naciri-Graven et al., 1999 ; Baud et al., 1997), où les objectifs précédemment décrits sont abordés.

3.2 Matériels et Méthodes

Au cours des trois années, les expérimentations se sont déroulées d'avril à novembre qui sont les époques les plus favorables à la croissance de l'huître plate. Selon Walne et Mann (1970), la croissance d'*Ostrea edulis* est très faible, voire nulle, au-dessous d'un seuil thermique de 5°C. Un suivi analytique et périodique a été réalisé sur le matériel biologique vivant et dans le milieu d'élevage.

3.2.1 Le matériel biologique

Les lots d'huîtres plates étudiées en 1994 et 1996 ont été produites au cours du printemps de l'année précédente, et sont issus du programme de sélection, initié par l'écloserie IFREMER de Ronce les Bains, qui a débuté en 1985. Deux lignées d'huîtres plates tolérantes au *Bonamia ostreae* ont été obtenues en 1985 puis en 1989 par pression de sélection (Hervio et al., 1995). Cette étude a été réalisée sur des

animaux issus, par descendance, de ces lignées. Les huîtres ont été transférées, à une taille de 1 à 2 mm dans la nurserie de la station IFREMER de Bouin où elles ont été prégressées jusqu'au début des expérimentations. Pour chacune des générations sélectionnées et tolérantes à *Bonamia ostreae*, correspond une population témoin d'huîtres plates, de même âge, provenant de géniteurs naturels de la baie de Quiberon n'ayant pas subi de pression de sélection au parasite.

En 1994 et 1996, les huîtres étudiées avaient le même âge (11 mois) au mois d'avril. Le poids total moyen de départ des huîtres témoins (1994) et des familles tolérantes (1994 et 1996) ne présentaient pas de différences significatives et se situait entre 8,1 et 8,8 g ($P=0,102$, $n=30$). Les familles témoins (1996), d'un poids moyen de 5,6 g étaient significativement inférieures aux trois autres ($P<0,001$, $n=30$) (tableau 3).

Le matériel biologique utilisé en 1995 est issu des populations d'huîtres de l'expérimentation de 1994. Les populations témoins et tolérantes étaient donc âgées de deux ans et avaient un poids total moyen respectif de $32,3 \pm 2,0$ g et $31,5 \pm 3,8$ g sans présenter de différence significative ($P=0,101$; $n=30$) (tableau 3).

3.2.2 Le dispositif expérimental

Les études de croissance ont été réalisées dans des bassins bétonnés de différentes tailles, selon l'année considérée. En 1994, ils étaient de 2 m^3 (2 m x 1 m et 1 m de profondeur), alors qu'en 1995 et 1996 le volume des bassins étaient de 8 m^3 (7,70 m x 1,90 m et 0,55 m de profondeur). Les huîtres sont distribuées par famille, et en fonction de leur taille, à raison de 200 (1994 et 1996) ou 100 (1995) dans des casiers ajourés de 1 m x 0,50 m. Ces casiers sont empilés les un sur les autres sur 4 niveaux (fig. 3).

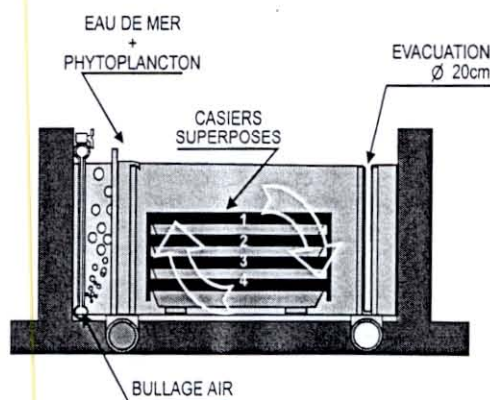


Figure 3 : Coupe d'un bassin expérimental d'élevage intensif de l'huître plate.

En 1994 et 1996, un dédoublement a été effectué en juin pour réduire la densité d'élevage à 100 huîtres/casier, de manière à éviter un encombrement trop important des huîtres par rapport à la surface des casiers.

3.2.3 Alimentation en eau de mer et distribution de phytoplancton (*Skeletonema costatum*)

L'eau de mer est enrichie en permanence avec l'apport d'une diatomée *Skeletonema costatum* produite sur eau salée souterraine dans des bacs en béton de 100 m³ (voir ch. Généralités). L'apport théorique de nourriture phytoplanctonique et le débit d'eau de mer enrichie sont résumés dans le tableau 3.

Une étude écophysiological réalisée à la fin de l'année 1994 a permis de définir les exigences physiologiques de l'huître creuse (*Crassostrea gigas*) en relation avec le débit et la ration alimentaire (nombre de cellules/jour/huître de *Skeletonema costatum*) (Haure et Baud, données non publiées). Les résultats de ces travaux ont été adoptés à priori pour une croissance optimale de l'huître plate en 1995 et 1996. En revanche, en 1994, les caractéristiques d'élevage ont été choisies de manière à réduire au mieux le coût de production, dans l'espoir de pouvoir envisager le transfert des techniques vers la profession aquacole. Une étude économique de la filière de production intensive de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* en marais a montré qu'une réduction des coûts de pompage, et de production de phytoplancton pouvait améliorer sensiblement la rentabilité de ce type d'élevage (IFREMER Bouin, données non publiées). Ainsi, on constate dans le tableau 3 que les débits en eau de mer enrichie et la ration alimentaire sont nettement inférieurs en 1994 par rapport à 1995 et 1996.

Les débits d'eau de mer et de phytoplancton sont mesurés et régulés quotidiennement.

3.2.4 Suivi hydrobiologique

La plupart des paramètres physico-chimiques ont été relevés quotidiennement, et dans la mesure du possible, à heure fixe (10 heures) dans le bassin d'élevage. La concentration en matière particulaire, exprimée en énergie (j.l⁻¹) a été estimée une fois par semaine, sur un échantillon d'eau (1 l), préfiltré à 250 µm, à l'entrée et à la sortie des bassins d'élevage.

Tableau 3 : Caractéristiques d'élevage et données initiales des lots d'huîtres plates *Ostrea edulis* selon les années.

	Poids moyen (g)		Densité par casier	Densité par casier	Débit (l/h/huître) Eau	Ration alimentaire	Nbcel/ μ l de
	Témoin	Tolérante	(avril)	(juin)	de mer + phyto	Nbcel/j/huître	mélange
Année 1994	8.08 (0.43)	8.09 (0.58)	200	100	0.4 à 0.8	0.5 à 1.4 10^9	40
Année 1995	32.30 (2.0)	31.50 (3.82)	100	100	4 à 5	3 10^9	30
Année 1996	5.56 (0.28)	8.80 (0.19)	200	100	4 à 5	2 à 4 10^9	34

() : Intervalle de confiance au seuil de 5%.

Oxygène

La concentration en oxygène est mesurée ponctuellement, en pourcentage de saturation par rapport à un étalonnage du 100 % effectué dans un milieu saturé en oxygène, au moyen d'un oxymètre de terrain YSI modèle 58.

Salinité

Elle est estimée au 1/10^{ème} de g/kg à l'aide d'un salinomètre WTW.LF 96 étalonné avec de l'eau de mer normale après correction de la température.

Température

Les variations journalières de température sont appréciées au moyen d'un thermomètre enregistreur mini-maxi précis au degré Celsius.

Energie particulaire

Selon Widdows *et al.*, (1979) et Héral *et al.*, (1980), une estimation de la teneur en lipides, protéines et glucides de la matière en suspension représente, de manière générale, la nourriture particulaire disponible pour les mollusques.

La fraction particulaire de l'eau a été recueillie sur filtre Whatman GF/C préalablement calciné. Les dosages colorimétriques ont été effectués avec un spectrophotomètre à double faisceau HITACHI U-2000.

- Les protéines (P) ont été dosées selon la méthode de Lowry *et al.*, (1951) et exprimées en mg.l⁻¹ d'équivalent d'albumine de bœuf.
- Les lipides (L) ont été extraits dans un mélange de chloroforme et méthanol (Bligh et Dyer, 1959) et sont dosés selon la technique de Marsh et Weinstein (1966). Ils sont exprimés en mg.l⁻¹ d'équivalent acide tripalmitique.
- Les glucides (G) ont été dosés selon la méthode de Dubois *et al.*, (1956) et sont exprimés en mg.l⁻¹ d'équivalent glucose.

Ces résultats ont permis de calculer l'énergie particulaire, exprimée en joules par litre selon l'équation établie en 1945 par Brody.

$$E (j.l^{-1}) = 23,65 \times P (mg.l^{-1}) + 17,16 \times G (mg.l^{-1}) + 39,56 \times L (mg.l^{-1}).$$

3.2.5 Suivi de la production expérimentale de *Ostrea edulis*

Les études ont été suivies sur une période de 8 mois. Selon l'année d'étude, des prélèvements de 30 à 40 huîtres étaient effectués toutes les semaines, voire tous les quinze jours pour relever l'évolution de différents paramètres biométriques.

Mesures pondérales

Le poids total de l'huître vivante est mesuré individuellement au 1/10^{ème} de g.

Après ouverture de l'animal, la chair est égouttée sur papier absorbant, puis congelée avant d'être lyophilisée pendant 48 heures. La chair sèche est alors stockée dans un dessiccateur et pesée au 1/100^{ème} de g. Le poids des coquilles est estimé au 1/10^{ème} de g.

Indice de condition

Les indices de condition sont des combinaisons mathématiques qui donnent des valeurs numériques, souvent sans unité et permettent d'apprécier certains phénomènes qui ne sont pas directement mesurables, tel que l'état physiologique des individus.

L'indice physiologique utilisé dans cette étude est celui de Lawrence et Scott (1982) dont la formule est la suivante :

$$\text{I.C} = 1000 \times \text{Poids sec de chair (g)} / (\text{Poids total de l'huître vivante (g)} - \text{Poids de coquille frais (non séché) (g)})$$

Bodoy et *al.*, (1986) montrent que cet indice présente, parmi d'autres, la plus forte sensibilité et la plus petite variabilité sans être dépendant de l'âge de l'animal. Par ailleurs, il est simple à calculer et donne une appréciation du taux de remplissage du volume intervalvaire par la chair de l'huître.

3.3 Résultats

3.3.1 Le milieu d'élevage

Température (fig. 4a)

Les températures moyennes de l'eau, calculées sur la durée totale des élevages étaient en 1994 de $16,2 \pm 0,8$ °C (n=128), en 1995 de $17,4 \pm 0,5$ °C (n=214) et de $17,1 \pm 0,5$ °C (n=197) en 1996. Une analyse de variance ne montre pas de différences significatives (au seuil de 5%) entre les années d'étude.

Les températures moyennes augmentent d'avril (moyennes de 10,5 à 14,0 °C) à fin juillet début août où elles atteignent leurs valeurs maximales (23,0 à 25,5 °C). Elles diminuent par la suite jusqu'en novembre (4,0 à 6,0 °C).

Salinité (fig. 4b)

L'évolution générale de la salinité, au cours des trois années d'étude, traduit une augmentation des valeurs d'avril à août-septembre et une diminution par la suite. Les salinités moyennes sont de $32,9 \pm 0,3$ ‰ (n=128) en 1994, $34,2 \pm 0,2$ ‰ (n=141) en 1995, et $34,4 \pm 0,2$ ‰ (n=188) en 1996. Une analyse de variance montre que les salinités étaient significativement inférieures en 1994 ($P < 0,001$) par comparaison avec 1995 et 1996.

Oxygène (fig. 4c)

Le pourcentage d'oxygène qui traduit la disponibilité de cet élément dans l'eau était la plupart du temps supérieur à 80%. Cependant, lors d'une panne générale du réseau électrique survenue le 25 juin 1995, le taux d'oxygène a chuté à 10%. Cet incident, préjudiciable à la physiologie de l'huître, s'est produit en fin de semaine et n'a pu être immédiatement rétabli. La durée de désoxygénation a pu être estimée à 24 heures. Hormis cet épisode accidentel, les taux d'oxygène ont varié de 66,9 à 114,4% durant les trois années étudiées. Les valeurs minimales mesurées se situent en période estivale (juillet, août).

Energie particulaire (fig. 4d)

L'énergie mesurée à l'entrée des bassins et véhiculée par l'eau de mer est directement dépendante de la densité cellulaire des cultures de phytoplancton. Ces cultures sont utilisées, en moyenne, après trois jours de croissance. Durant cette période, les facteurs climatiques qui ne peuvent être maîtrisés, conditionnent le développement de la biomasse de microalgues.

Les concentrations moyennes en énergie particulaire qui ont été observées étaient en 1994, 1995 et 1996 respectivement de $64,0 \pm 3,7$ j.l⁻¹ (n=48), $56,2 \pm 6,4$ j.l⁻¹ (n=29) et $61,2 \pm 9,4$ j.l⁻¹ (n=16). Une analyse de variance ne montre pas de différences significatives entre les trois années d'étude ($P=0,116$).

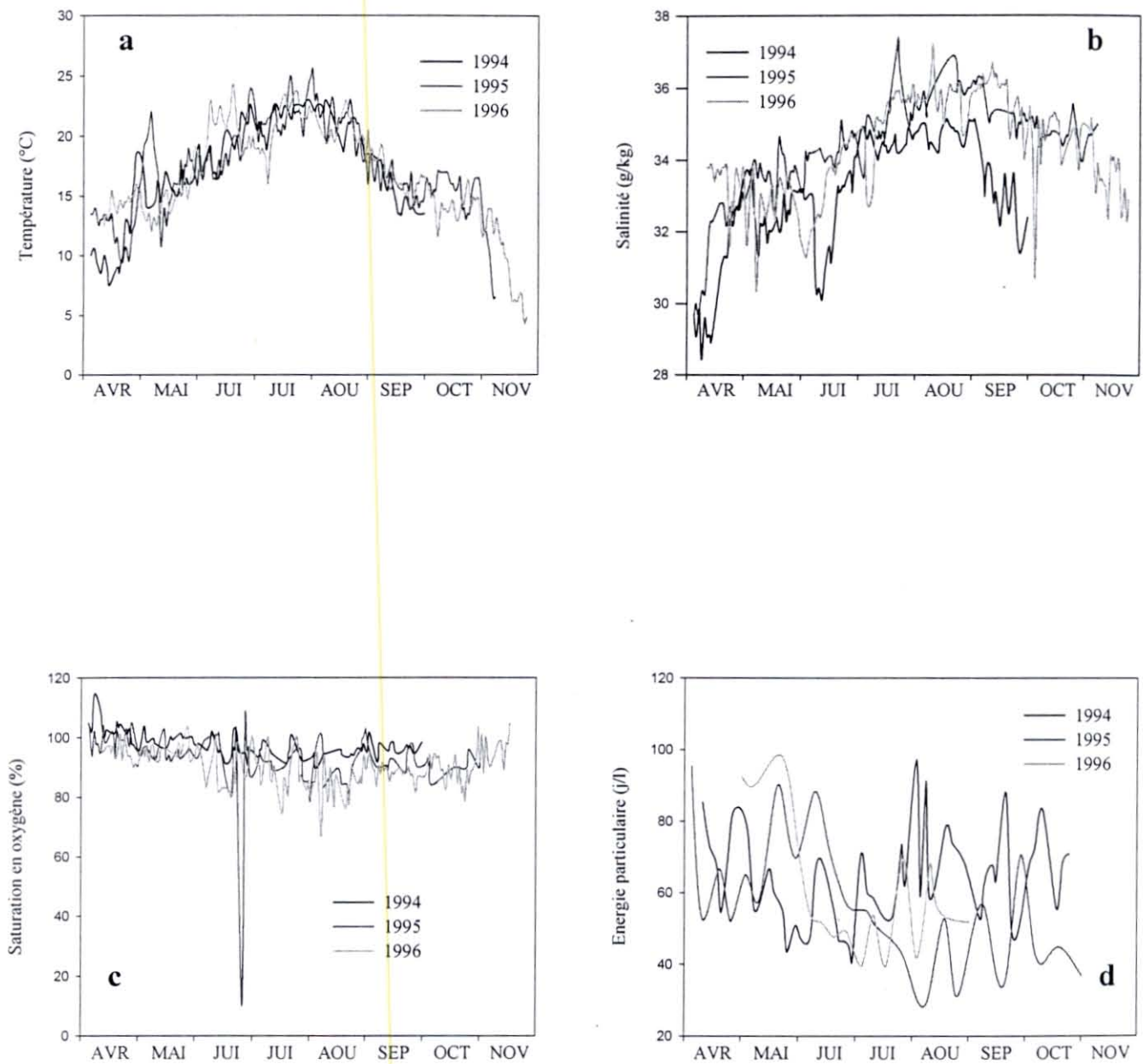


Figure 4 : Evolution des principaux paramètres du milieu d'élevage relevés au cours des expérimentations.

La prise de nourriture dans les bassins et par les animaux a été calculée comme suit :

$$\% \text{ de prise} = [\text{Energie à l'entrée (j.l}^{-1}) - \text{Energie de sortie (j.l}^{-1})] / \text{Energie à l'entrée (j.l}^{-1}).$$

En l'absence d'un bac témoin sans huîtres, la consommation énergétique a été considérée dans cette étude, comme la rétention totale du système de production (huîtres + infrastructures).

En 1995 et 1996 la prise de nourriture a varié respectivement de 8,3 à 52,8% et 4,4 à 43,8%, autour d'une moyenne de 19,8 et 24,3% (fig. 5). En revanche, elle variait peu en 1994 mais ne cessait d'augmenter d'avril à juin où elle a atteint 88,2%. La consommation énergétique moyenne en 1994 était de 70,5%.

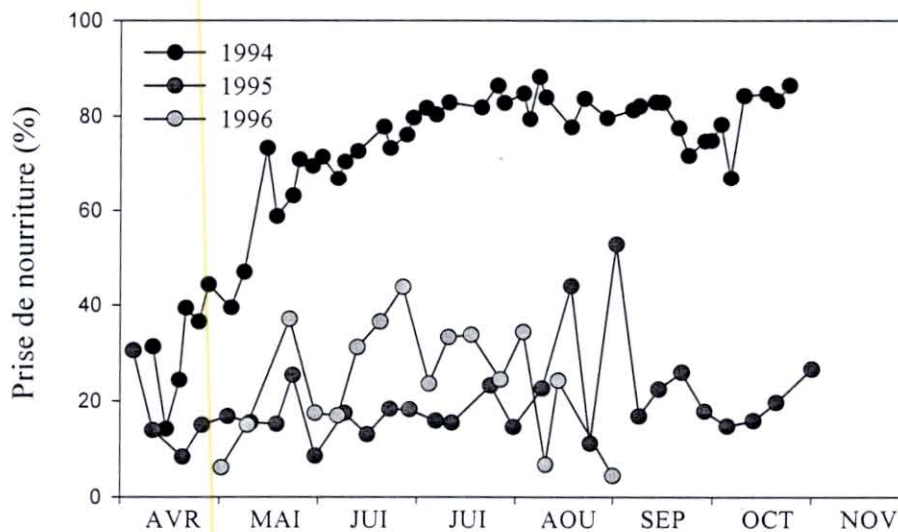


Figure 5 : Evolution de la prise de nourriture pour les trois années.

3.3.2 Les huîtres

Le suivi expérimental des huîtres plates en 1996 n'a pris en compte que l'évolution du poids total des animaux et de leur survie. Pour les années 1994 et 1995, les paramètres biométriques sont présentés par année. L'évolution des souches tolérantes est présentée avec celle des lots témoins qui leur sont associés.

Poids total (1994 et 1995)

En 1994, l'évolution du poids total des lots tolérants et témoins semble linéaire d'avril (respectivement 8,09 et 8,08 g) à début novembre (respectivement 28,9 et 26,5 g) (fig. 6.a). Une analyse de variance montre une différence significative entre les deux souches au profit du lot tolérant ($P < 0,001$; $n=62$).

Lors de la deuxième année d'expérimentation (1995), la croissance est linéaire d'avril à juin pour les deux populations et semble stopper jusqu'à début août. Puis la croissance pondérale reprend jusqu'en novembre mais plus lentement que pendant la phase printanière (fig. 7a). Une analyse de variance montre que la croissance pondérale est significativement supérieure pour le lot tolérant par rapport au témoin ($P < 0,01$; $n=160$).

Poids de coquille (1994 et 1995)

Pendant les deux années étudiées, le poids de coquille suit sensiblement la même évolution que le poids total (fig. 6b et fig. 7b). Une analyse de variance montre que pour 1994 et 1995, la croissance de la coquille des lots tolérants était significativement supérieure à celle des lots témoins.

Poids de chair sèche (1994 et 1995)

Comme le montre la figure 6c, la croissance tissulaire progresse irrégulièrement durant la période d'élevage. On observe deux phases de croissance, l'une au printemps et l'autre de début août jusqu'à début novembre. Pendant la période estivale, on constate un amaigrissement qui représente à peu près 24% du poids sec pour le lot témoin et 15% du poids sec pour le lot tolérant.

Une analyse de variance ne montre pas de différences significatives du poids sec entre la population témoin et tolérante ($P=0,725$; $n=120$). A la fin de l'étude, les poids secs sont identiques, quelle que soit l'origine de la population (0,56 g) et l'accroissement de chair sur la durée totale de l'élevage a été de 100%.

En 1995, un incident technique n'a pu permettre de mesurer les poids de chair sèche en juillet. On constate un accroissement de la chair pendant la période printanière, suivi d'une stabilisation des poids secs d'août à octobre suivie d'une diminution en novembre (fig. 7.c). Toutes populations confondues, le poids sec moyen était situé en

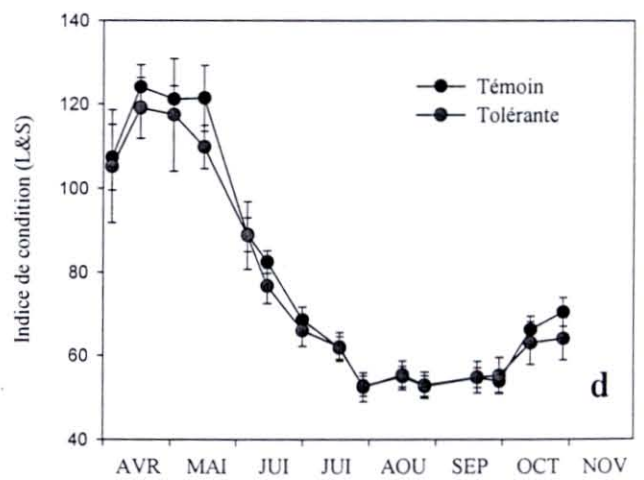
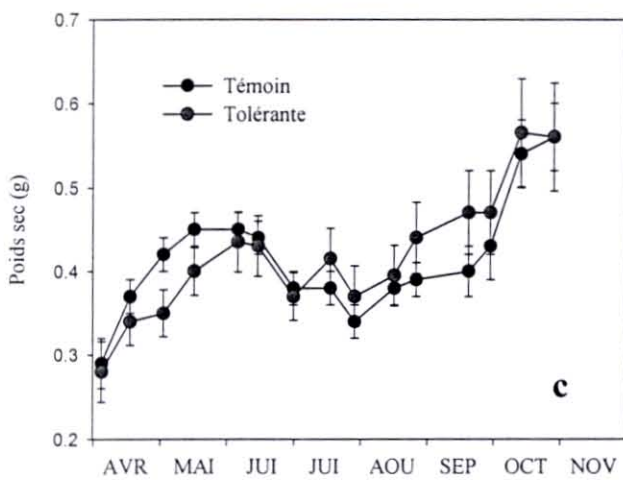
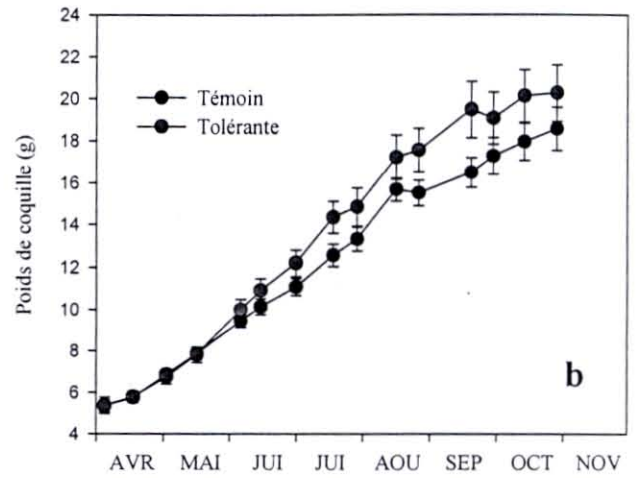
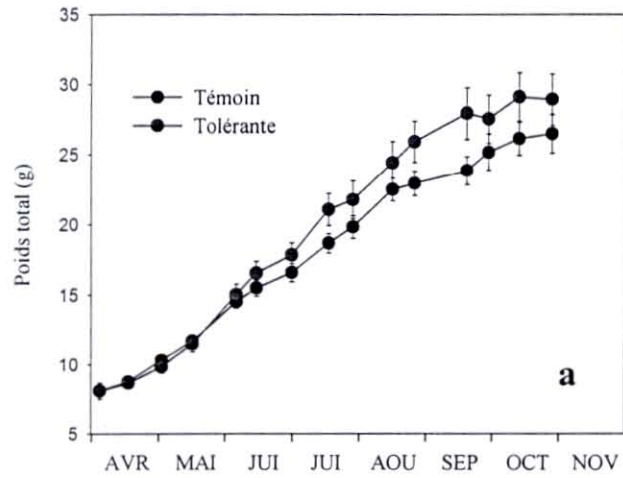


Figure 6 : Evolution des principaux paramètres biométriques des huîtres plates élevées en 1994

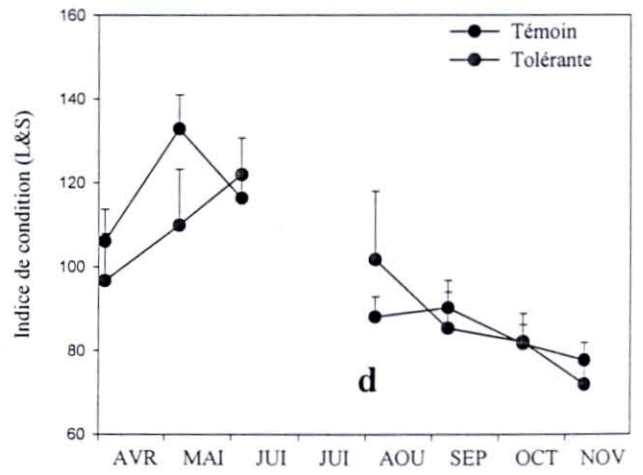
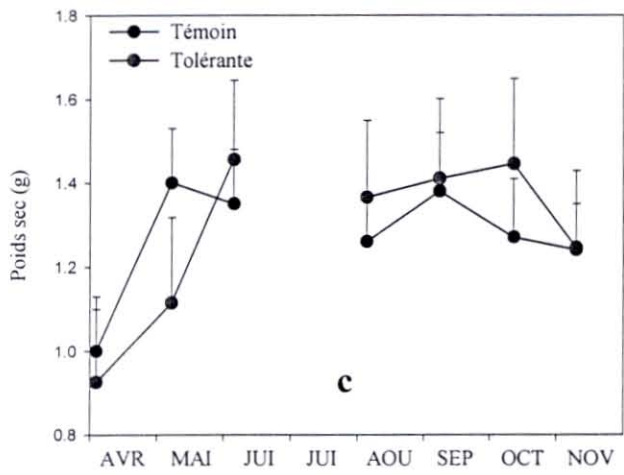
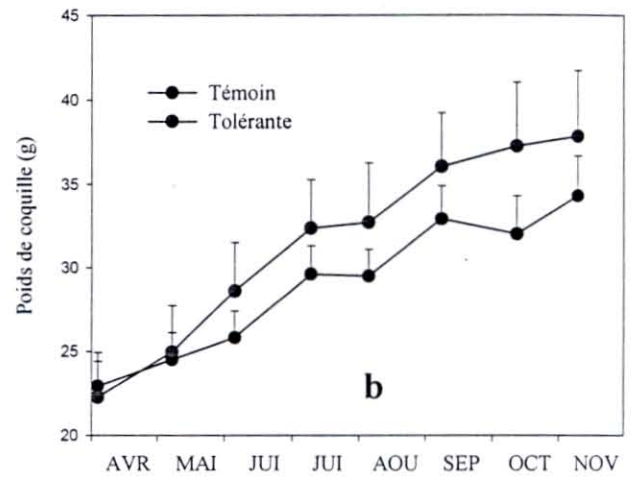
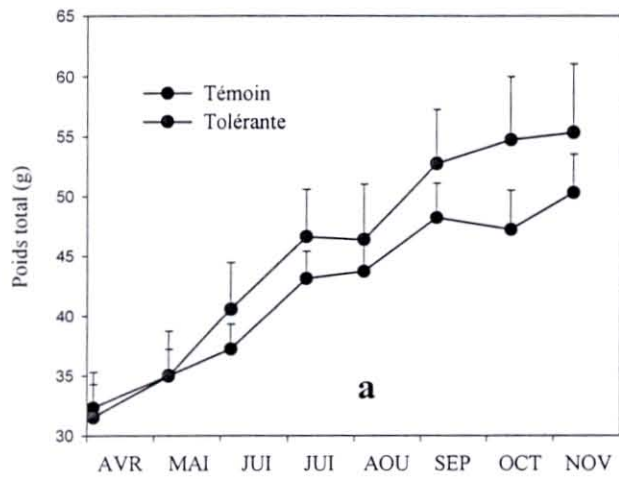


Figure 7 : Evolution des principaux paramètres biométriques des huîtres plates élevées en 1995.

avril, entre 0,92 g et 1,0 g. Le poids maximum est atteint en mai ($1,40 \pm 0,13$ g ; $n=40$) pour le lot témoin et en juin pour la souche tolérante ($1,46 \pm 0,14$ g ; $n=40$). L'accroissement de chair sur la totalité de l'élevage a été de 24,0% pour les huîtres témoins et 34,6% pour les tolérantes. Il n'a pas été relevé de différence significative entre les deux populations étudiées ($P=0,75$; $n=560$).

Indice de condition (fig. 6d et 7d)

L'indice physiologique de Lawrence et Scott (1982) augmente rapidement au printemps. Le maximum est atteint fin avril en 1994 pour les populations témoins et tolérantes (respectivement : 124 et 119), puis les indices diminuent jusqu'au mois de juin (témoins : 52,7 ; tolérantes : 52,5). Une augmentation de cet indice est observée en automne, avec en novembre 70,4 pour les témoins et 64,0 pour les tolérantes. En 1995, les valeurs les plus élevées sont observées en mai (lot témoin : 133) et en juin (lot tolérant : 122) et diminuent par la suite jusqu'à la fin de l'étude (témoins : 77,5 ; tolérantes : 71,7).

Mortalités (figs 8a, 8b, 8c, 8d)

L'évolution des mortalités ponctuelles représente, pour les années 1994 et 1995 une courbe en cloche qui met en évidence une fragilité des huîtres plates pendant la période estivale. C'est à cette époque que les mortalités maximales sont atteintes en 1994 (témoins : 8% en août ; tolérantes : 5,2% en juillet) et en 1995 (témoins : 33,7% en août ; tolérantes 27,2% en août). En 1996, les mortalités sont faibles et augmentent dès la fin juillet de manière identique quelles que soient les lignées (2%), et se stabilisent jusqu'en novembre. Excepté pour 1996, il y a des différences significatives entre les lots. Les lignées témoins présentent des mortalités plus importantes que les tolérantes (1994 : $P<0,01$, $n=448$; 1995 : $P<0,01$, $n=480$).

La figure 8.d présente les mortalités finales et cumulées des trois années étudiées pour les différentes lignées. D'une manière globale, on observe une fragilité plus marquée des huîtres témoins vis à vis des tolérantes de 1994 et 1995.

Comparaison des croissances des trois années étudiées

Les trois années de croissance des huîtres plates tolérantes à *Bonamia ostreae* sont comparées dans les figures 9.a et 9.b. Il apparaît que les pentes de croissance des

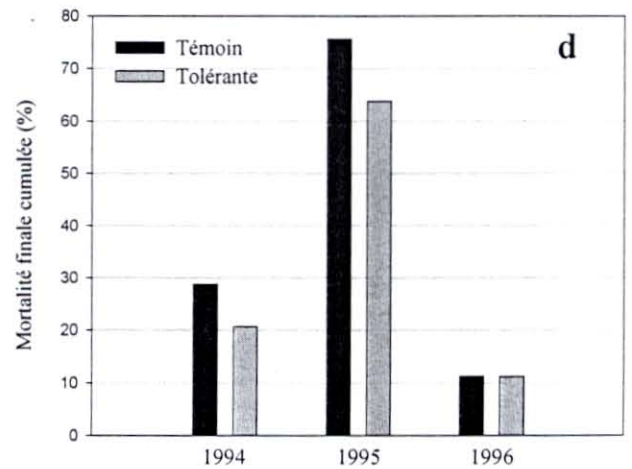
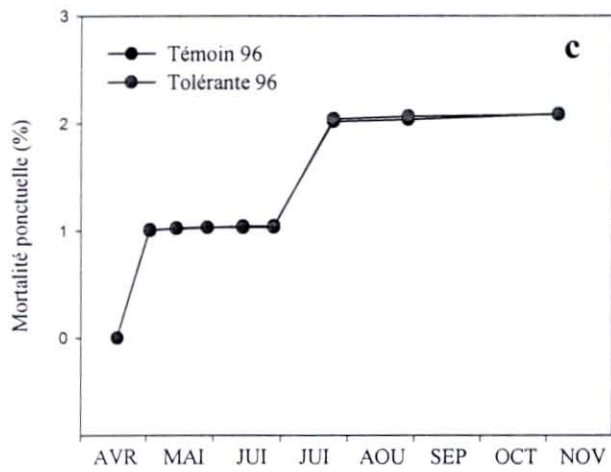
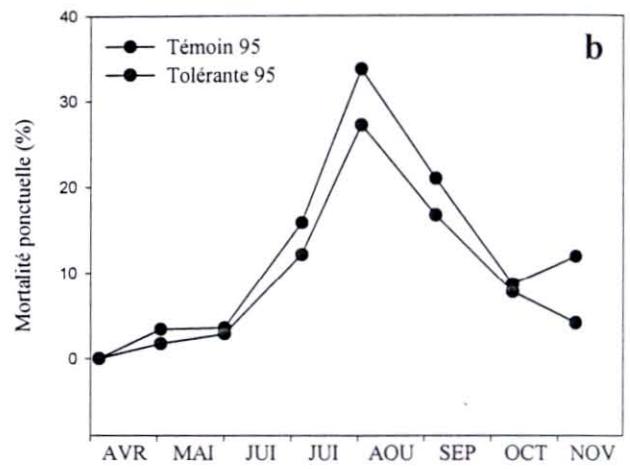
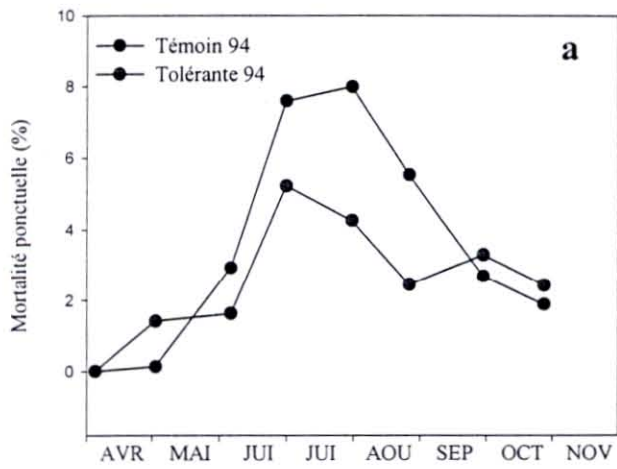


Figure 8 : Mortalités ponctuelles et finales cumulées des huîtres plates élevées lors des trois années étudiées.

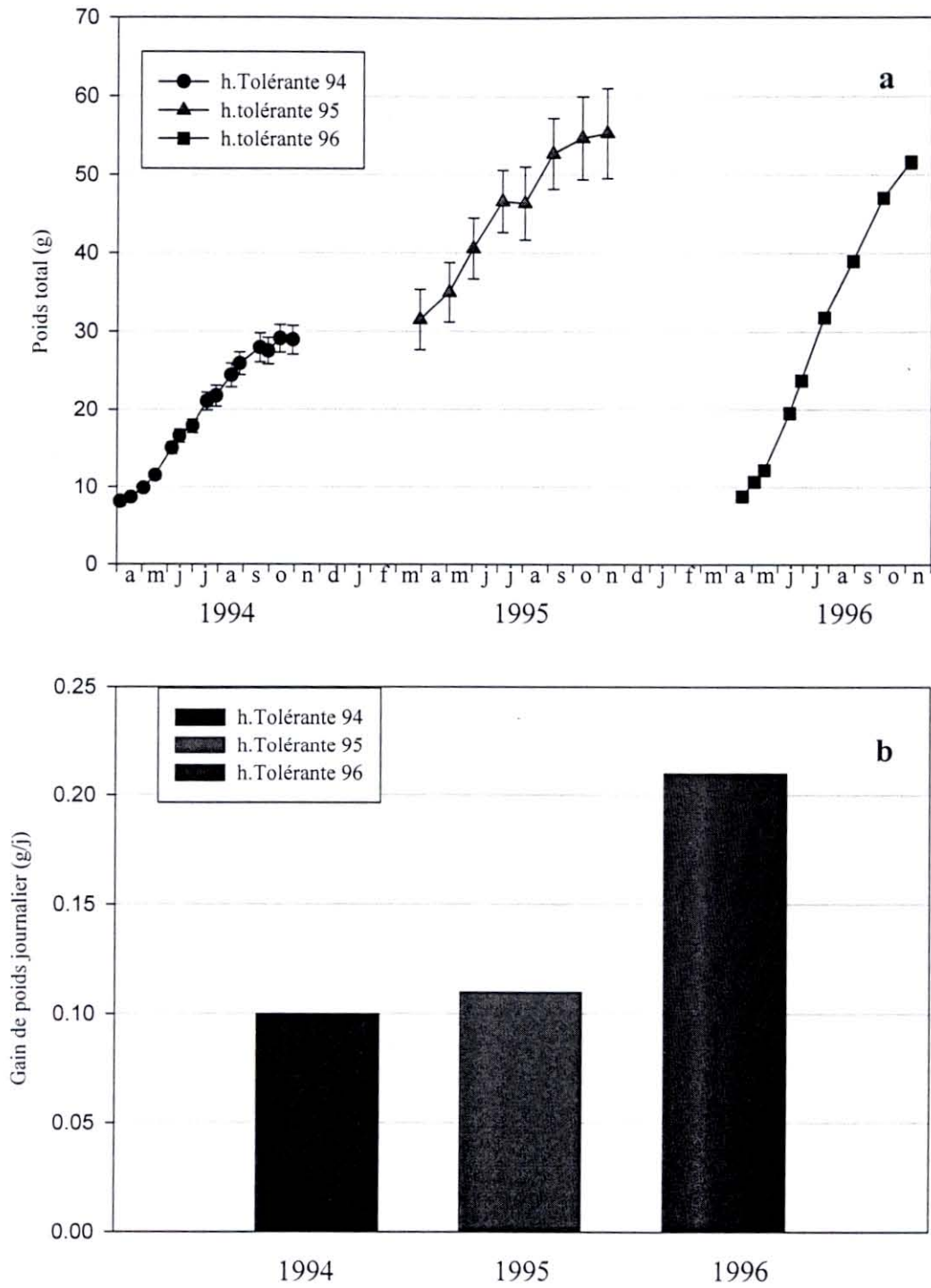


Figure 9 : Comparaison de croissance pondérale moyenne entre les trois années étudiées.

huîtres élevées en 1994 et 1995 sont sensiblement identiques et les gains de poids journaliers sont respectivement de 0,10 et 0,11 g.j⁻¹ et par animal. En 1996, les pentes de croissance sont 2 fois plus élevées et correspondent à 0,21 g.j⁻¹ et par animal.

3.4 Discussion

3.4.1 Le milieu d'élevage

Oxygène

D'après une étude récente (Haure, données non publiées), il semblerait que la plupart des huîtres plates des lots étudiés, seraient capables de réguler et de diminuer leur consommation d'oxygène lorsque le pourcentage de saturation dans l'eau devient inférieur à 75-80% d'O₂. Or, si l'oxygénation de l'huître s'effectue par un phénomène passif d'échange gazeux au niveau des branchies (Bougrier, com.pers.), ceci se traduit par une diminution du taux de pompage. Ainsi, le taux de filtration diminue et aussi par voie de conséquence, la consommation. Une diminution de la saturation d'oxygène (< 75%) pourrait, de ce fait, amener à un ralentissement de la croissance, bien avant d'atteindre un seuil léthal.

Les moyennes de saturation en oxygène relevées durant les trois années étudiées étaient supérieures à 80%. Cependant, des valeurs inférieures et ponctuelles ont été enregistrées, notamment pendant la période estivale où les températures atteignent leurs maxima. Cette période est particulièrement sensible pour *Ostrea edulis* car les besoins en oxygène augmentent avec l'élévation de la température (Walne, 1972 ; Newell et al., 1977 ; Rodhouse, 1978 ; Buxton et al., 1981 ; Hutchinson et Hawkins, 1992 ; Haure et al., 1998).

Température

Les variations de températures ont été similaires durant les trois années étudiées. Les écarts de température observés au cours des différentes études (5 à 25 °C) sont dus à l'absence d'inertie thermique des bassins d'élevage de faible lame d'eau. Toutefois, les températures ont été favorables à la croissance de l'huître plate et sont restées en deçà des limites préjudiciables à sa survie. Child & Laing (1998) observent une survie de 95% sur des populations d'huîtres plates *Ostrea edulis* élevées à 3 °C

pendant 11 semaines. Mann (1979) et Spencer (1988) ont démontré que la croissance d'*Ostrea edulis* est optimale à 20 °C. Wilson (1987) définit un «zéro biologique» de 11 °C au-dessus duquel il y a une croissance significative de la coquille. D'autre part, Buxton et al., (1981) observent que le taux de filtration est optimum entre 15 et 20 °C avec un maximum à 17 °C. Par ailleurs, Haure et al., (1998) ont montré que le taux de filtration de l'huître plate augmentait de manière exponentielle avec la température, entre 10 et 30 °C.

Salinité

Durant les trois années expérimentales, les salinités ont varié de 28,5 à 34,4‰. Hutchinson & Hawkins (1992) montrent que la filtration d'*Ostrea edulis* augmente avec l'élévation de la salinité de 16 à 34‰, mais que les différences ne sont plus significatives au-delà de 28‰.

Energie particulaire

Les concentrations en énergie particulaire étaient semblables pendant les années étudiées. Seuls les débits par individu, et par conséquent les quantités de nourriture journalière et par animal étaient inférieures en 1994 par rapport aux années 1995 et 1996 (tab. 3). Cela s'est traduit par une prise de la nourriture qui a atteint 70% dès le deuxième mois d'élevage en 1994, alors qu'elle ne dépasse pas 19% lors des autres années. Bayne et al (1976) ont montré qu'au-dessus d'un seuil de rétention de 30% du flux énergétique injecté, les conditions nutritionnelles n'étaient pas optimales. Il apparaît ainsi, que l'huître plate appauvrit rapidement le milieu lorsque le débit est inférieur à son activité de filtration. A titre comparatif, Drinnan (1964) trouve, pour *Ostrea edulis*, acclimatée à 18,5 °C, un taux de filtration de 3,39 l/h/g de poids sec sans cendre à 20,0 °C. Wilson (1983), estime une filtration de 4,9 l/h/g de poids sec sans cendre à 20 °C. Haure et al. (1998), déterminent une filtration de 1,0 l/h/g de poids sec à 20 °C et 2,8 l/h/g de poids sec à 30 °C chez l'huître plate nourrie avec la diatomée *Skeletonema costatum*. En 1995 et 1996, les débits ont été fixés entre 4 et 5 l/heure/huître et ont toujours été au-dessus du seuil de filtration critique qui peut appauvrir le milieu par recirculation de l'eau à travers les branchies comme Riisgård (1977) l'a suggéré. D'autre part, la vitesse de déplacement des particules, exprimée

par un courant, peut améliorer les performances de croissance des mollusques par le renouvellement rapide de la nourriture retenue (Wilson, 1987 ; Kirby-Smith, 1972).

3.4.2 Les huîtres

La croissance

La synthèse des trois années d'étude permet une double interprétation des résultats, l'une par rapport aux différents lots, témoins et tolérants, l'autre en fonction des caractéristiques d'élevage.

Pour les années 1994 et 1995, les croissances en poids total et de coquille sont significativement supérieures pour les populations tolérantes par rapport aux lots témoins. Les populations sélectionnées et tolérantes à *Bonamia ostreae* présenteraient en plus, un meilleur potentiel de croissance que les lots témoins. Toutefois, l'analyse des poids secs et d'indices de condition ne différencient pas les lots étudiés. Il semblerait que ces paramètres ne présentent pas de réponse suffisamment sensible pour dissocier les populations dans des systèmes d'élevage tels qu'ils ont été définis dans ces études.

L'analyse des croissances d'huîtres entre 1994 et 1995 quelle que soit la population (témoin ou tolérante), se résume à une étude en fonction de l'âge de l'animal, et du type d'alimentation adopté. En 1994, l'objectif étant d'optimiser l'élevage de l'huître plate pour un transfert vers la profession, les débits d'eau de mer et de phytoplancton avaient été réduits, et le milieu d'élevage était confiné par rapport à celui de 1995. De plus, les animaux étaient âgés de 1 an alors qu'ils avaient 2 ans en 1995. Des études ultérieures ont montré la répartition de l'énergie dans différents compartiments de production (soma, gonade, coquille etc...) en fonction de l'âge d'*Ostrea edulis*. Ainsi, Rodhouse (1978), montre que l'énergie consacrée à la reproduction augmente de manière exponentielle avec la taille et l'âge de l'huître plate. Il fixe autour de cinq ans la période où *Ostrea edulis* consacre le plus d'énergie dans la croissance tissulaire et celle de la coquille. En 1994, la chute en mai-juin de l'indice de condition peut résulter d'une émission gamétique (fig. 6d). Cette diminution s'accompagne d'une perte de poids sec jusqu'à début août. Cet amaigrissement ne peut être attribué au seul effort de reproduction chez une population d'un an (Rodhouse, 1978). L'expulsion des gamètes ayant lieu normalement en une seule fois (Martin et al., 1997), il ne peut s'agir non plus de

pontes successives étalées sur 2 mois. L'hypothèse la plus probable pour expliquer ce phénomène, peut trouver sa justification par l'élévation de la température (jusqu'à 23 °C en moyenne au mois d'août) qui entraîne une augmentation du métabolisme de l'huître plate *Ostrea edulis* (Haure et al., 1998). En effet, les besoins en oxygène s'accroissent et selon Buxton et al., (1981), ils peuvent s'accroître de 2.5 entre 20 et 25 °C. Par ailleurs, la filtration augmente aussi (Haure et al., 1998), mais comme le milieu est appauvri, par un renouvellement trop faible en eau de mer enrichie (0,4 l/h/huître), le bilan énergétique est négatif, et l'animal maigrit. Par la suite, les besoins en oxygène diminuent avec la température. Le bilan énergétique redevient positif et se traduit par une croissance essentiellement somatique à l'approche de l'hiver.

En 1995, les animaux ont deux ans et l'énergie destinée au développement de la gonade pour la reproduction est nettement plus importante que l'année précédente (Buxton et al., 1981). De plus, le milieu était suffisamment alimenté en eau de mer enrichie, et les animaux n'ont à priori jamais souffert de jeûne. Malgré cela, les pentes de croissance observées sur les poids totaux sont identiques à celles de 1994. Ceci peut s'expliquer par l'énergie supplémentaire dépensée en 1995 pour la reproduction par rapport à 1994. Les poids secs sont stables pendant l'été, où les températures sont les plus élevées. Il semblerait qu'il y ait un équilibre entre l'énergie dépensée et l'énergie acquise. L'apport énergétique du milieu couvrirait à la fois les besoins dus à la respiration et ceux dus à la reproduction. Cependant, il n'y a pas comme en 1994, de reprise de croissance tissulaire lorsque les températures diminuent et ce phénomène reste inexpliqué.

La figure 9a permet de synthétiser les résultats obtenus lors des trois années expérimentales. Elle révèle directement, le bilan de la répartition de l'énergie entre la croissance et la reproduction de deux populations d'huîtres plates d'âge différent (énoncé précédemment), mais aussi l'influence que peut entraîner une différence d'alimentation sur la croissance d'individus de même âge. Ainsi, en 1996, les gains de poids journalier sont deux fois plus importants qu'en 1994. Les débits d'eau de mer enrichie et la ration alimentaire par individu étaient, en 1996, sept à huit fois supérieurs à 1994. Ces résultats montrent l'importance de la qualité et de la quantité de l'apport nutritif sur la croissance de jeunes individus (1 an) comparés aux animaux de 2 ans. Les huîtres de 1 an ont un rendement de croissance de coquille et

de soma très intéressant puisqu'elles n'engagent peu ou pas d'énergie dans la reproduction. C'est pourquoi il est indispensable de leur fournir à cet âge là des conditions d'alimentation optimales. Ainsi, les huîtres de 1 an élevées en 1996 obtiennent en 7 mois une croissance à peu près identique à celles qui ont bénéficié de 18 mois d'élevage contrôlé (1994 et 1995). L'insuffisance de l'apport nutritif en 1994 est à l'origine des contre-performances des croissances pondérales observées sur les individus de 1 an.

Mortalités

Les mortalités ponctuelles maximales sont observées pour les trois années étudiées, lors du réchauffement de l'eau au début de l'été. Cependant, alors qu'elles sont importantes en 1994 et 1995, elles sont très faibles en 1996. Les besoins énergétiques importants accompagnant l'élévation de la température peuvent expliquer ce phénomène comme cela a été décrit précédemment. Toutefois si, en 1994, les conditions alimentaires peuvent expliquer ces résultats, il n'en est pas de même en 1995, où la quantité de nourriture apportée semblait satisfaisante. Une chute de l'oxygène dissous (10 %) fin juin, peut expliquer les mortalités importantes que l'on a observées dès juillet 1995. Il est à noter que c'est en période de stress due à une baisse brutale de l'oxygène (1995) ou de l'appauvrissement du milieu par confinement (1994), que l'on peut remarquer une différence significative des mortalités entre les lots tolérants et témoins. Ceci tend à montrer que les huîtres tolérantes au *Bonamia ostreae* sont non seulement plus performantes au niveau de la croissance mais sembleraient aussi moins fragiles aux conditions environnementales critiques (période estivale). Toutefois, lorsque les conditions d'élevage sont optimales en apport nutritif, renouvellement en eau et oxygénation, comme en 1996, les mortalités sont faibles et ne discriminent pas les populations étudiées. Enfin, très peu d'individus ont été parasités par *Bonamia ostreae* (< 10%) durant les trois années étudiées. Ainsi, les mortalités ne peuvent être attribuées au parasite mais, vraisemblablement à la réaction physiologique de l'huître plate face aux conditions d'élevage défavorables.

4. APPROCHE DE L'ETUDE ECOPHYSIOLOGIQUE DE L'HUÎTRE PLATE DANS UN SYSTEME D'ELEVAGE INTENSIF

4.1 Introduction

L'étude écophysio­logique de l'huître plate *Ostrea edulis* est indis­pensable pour la compréhension des relations qui existent entre l'animal et le milieu dans lequel il vit.

Des travaux ont été réalisés dans ce sens lors des études effectuées sur l'huître creuse *Crassostrea gigas* dans différents écosystèmes conchylicoles français. Citons en exemple les travaux réalisés sur Marennes-Oléron par Razet et *al.*, (1990) et Barillé et *al.*, (1997) qui ont étudié le comportement physiologique de l'animal dans une eau provenant directement du milieu naturel (zone ostréicole). En baie de Bourgneuf, Haure et *al.* (1996b) ont recréé en laboratoire la charge particulière naturelle de différents sites d'élevage pour l'étude physiologique de l'huître creuse. Pour l'huître plate *Ostrea edulis* on peut présenter, sans que la liste soit exhaustive, les travaux de Walne (1972), Rodhouse (1978) et Hutchinson & Hawkins (1992) pour l'étude écophysio­logique des animaux en recréant des conditions naturelles du milieu. Cependant, il n'existe apparemment pas d'études similaires effectuées à partir d'un élevage intensif d'huîtres plates. Dans de tels milieux, et contrairement aux écosystèmes conchylicoles, la variabilité des paramètres peut être mieux connue et contrôlée. Dans ce contexte, l'écophysio­logie devient un outil au service de l'optimisation des élevages et permet d'aller au-delà de la seule explication des phénomènes naturels, en agissant sur le milieu pour générer de meilleures performances.

Dans cette étude, les données écophysio­logiques permettront d'aborder une approche de la modélisation de la croissance de l'huître plate *Ostrea edulis* dans un système intensif, tel qu'il a été décrit auparavant. Enfin, une étude essaiera de mettre en évidence les relations qui existent entre la croissance observée de l'huître plate et son comportement physiologique.

Toutefois, avant d'aborder ces deux points, il convient, afin de pouvoir standardiser les résultats physiologiques, de déterminer la relation allométrique entre le poids de l'animal et les deux principales fonctions physiologiques d'un bivalve : la filtration et la consommation d'oxygène (Bayne et Newell, 1983). Cette étude a été réalisée à différentes températures, proches de celles observées en 1994, 1995 et 1996.

4.2 Influence de la température sur la filtration et la consommation d'oxygène d'*Ostrea edulis* : Détermination des coefficients allométriques

L'objectif de cette étude est de définir le taux de filtration qui permet d'estimer l'apport d'énergie pour l'animal et la consommation d'oxygène qui représente la perte d'énergie principale, dans le cas particulier d'un élevage intensif avec apport contrôlé d'eau de mer enrichie avec la diatomée *Skeletonema costatum*. Ces fonctions physiologiques sont étudiées en fonction du poids sec de l'animal et de la température qui représentent deux des paramètres importants dans le calcul des bilans énergétiques (Winter, 1976,1978 ; Bayne et Newell, 1983).

4.2.1 Matériels et méthodes

Matériel biologique

L'étude a été réalisée sur 149 individus pour le calcul de la filtration et 139 pour celui de la consommation d'oxygène. Le poids total individuel des huîtres plates, *Ostrea edulis* était de 5 à 120g et de 0,1 à 2,7g de poids sec. Les individus produits par l'écloserie de l'IFREMER de Ronce les Bains ont été prégressés et élevés à la station de l'IFREMER de Bouin.

Acclimatation

Les expérimentations sont réalisées hors période de reproduction pour éviter les perturbations physiologiques dues au stade de maturation avancée des gonades, comme l'ont constaté Soletchnik *et al.* (1997) sur *Crassostrea gigas*.

En avril 1996, les animaux sont acclimatés à 15, 20, 25 et 30 °C et à 10 °C en janvier 1997. Ces températures correspondent aux températures naturelles observées pendant les périodes de croissance des mollusques élevés à Bouin de mars à novembre (Baud *et al.*, 1990; Baud *et al.*, 1997).

Pour chacune des températures, 50 huîtres sont maintenues, à température expérimentale constante, pendant 15 jours dans un aquarium de 30 litres d'eau de mer filtrée à 1µm. Ces températures expérimentales sont atteintes à raison d'un ajustement journalier de 1°C. Quotidiennement, 15 litres d'eau sont renouvelés et enrichis de 1200 ml de *Skeletonema costatum* d'une concentration de 1,2 à 1,5.10⁶ cell.ml⁻¹.

Mesures physiologiques

La concentration d'algues dans le milieu expérimental est stabilisée entre 40 et 50 cellules de *Skeletonema costatum* par μl d'eau de mer filtrée à $1\mu\text{m}$. Cet apport nutritif représente 6 à 8 mg de matière organique particulaire (MOP) en accord avec les conditions d'élevage intensif de l'huître plate (Baud *et al.*, 1997).

Les salinités sont mesurées au moyen d'un salinomètre WTW au cours de chaque expérimentation. A l'issue des différents cycles de mesures physiologiques, le poids sec de chaque individu est déterminé après 48 heures de lyophilisation.

La filtration individuelle représente le volume d'eau épuré théoriquement à 100% par unité de temps. Elle est mesurée au moyen d'un système expérimental qui a été décrit dans différents ouvrages (Barillé *et al.*, 1993; Soletchnik *et al.*, 1997) et calculée de la façon suivante (Hildreth et Crisp, 1976; Anonyme, 1987):

$$\text{Filtration (l.h}^{-1}\text{)} = D \times [(E-S) / E]$$

D = Débit (l.h^{-1}) pour chaque animal,

E = Nombre de cellules de *Skeletonema costatum* à la sortie d'un bac témoin sans huître. Cette mesure tient compte de la sédimentation dans le bac et correspond à l'entrée de l'unité expérimentale,

S = Nombre de cellules de *Skeletonema costatum* à la sortie de l'unité expérimentale.

La concentration d'algues est estimée par un Multisizer (Coulter, Coultronics, Margency, France). La consommation d'oxygène de chaque animal est mesurée dans des récipients de 150, 300 ou 900 ml selon la taille des individus. Les enceintes sont complétées par de l'eau de mer filtrée, de salinité connue et enrichie en *Skeletonema costatum* de manière identique à la mesure de filtration. L'enregistrement de la concentration d'oxygène s'effectue à l'aide de sondes oxymétriques munies d'un agitateur (Orbisphère laboratoires, Orbisphère France, Maurepas, France) et à température constante.

L'équation $Y = aW^b$, est utilisée pour définir les relations d'allométrie entre la taille de l'individu (W) et la réponse physiologique mesurée (Winter, 1976, 1978 ; Bayne et Newell, 1983). Dans cette équation, Y est la variable dépendante et a et b sont les constantes spécifiques des conditions expérimentales. Un modèle statistique de la consommation d'oxygène et de la filtration est calculé en fonction de deux facteurs

indépendants (température et poids sec) selon l'équation suivante (Bougrier *et al.*, 1995) :

$$Y = [a + (b \times c^T)] \times P^d$$

Y est la fonction physiologique étudiée (filtration ($l \cdot h^{-1}$) ou la consommation d'oxygène ($mg O_2 \cdot h^{-1}$), T ($^{\circ}C$) est la température, P (g) le poids de chair sèche et a, b, c, d sont des constantes.

4.2.2 Résultats

Les tableaux 4 et 5 représentent respectivement pour la filtration et la consommation d'oxygène, les valeurs des constantes de l'équation, $Y = aW^b$, aux températures étudiées.

L'exposant b est dans la majeure partie des cas inférieur à 1 et montre pour cette espèce l'effet du poids sec sur les fonctions physiologiques (Bayne and Newell, 1983). La pente a correspond à la réponse physiologique d'un animal de 1g de poids sec. Il existe un effet significatif ($P < 0,05$) de la température sur l'activité fonctionnelle de *Ostrea edulis*. En effet, les augmentations de température induisent une augmentation de la consommation d'oxygène et de la filtration.

Les relations entre la filtration ainsi que la consommation d'oxygène en fonction de la température et du poids sec de l'huître plate *Ostrea edulis* (figs.10 et 11), peuvent être décrites au moyen de modèles statistiques non linéaires déjà définis par Bougrier *et al.*, (1995) sur l'huître creuse *Crassostrea gigas*:

$$F (l \cdot h^{-1}) = [a + (b \times c^T)] \times P^d$$

avec F=filtration ($l \cdot h^{-1}$), T= température ($^{\circ}C$), P= poids sec (g), $a=0,162 \pm 0,029$; $b=0,072 \pm 0,006$; $c=1,131 \pm 0,007$; $d=0,622 \pm 0,007$; $n=149$; $r^2=0,822$; F (Fisher)=223,981; $p < 0,05$.

et

$$C (mg O_2 \cdot h^{-1}) = [a + (b \times c^T)] \times P^d$$

avec

C= consommation d'oxygène ($mg O_2 \cdot h^{-1}$), T=température ($^{\circ}C$), P= poids sec (g),

Tableau 4 : Relations allométriques de la filtration ($F = aW^b$) de l'huître plate à différentes températures (T).

Périodes	T	a	b	n	r	r ²	E.T.	F
Janvier 1997	10	0,423	0,921	28	0,52**	0,27	0,30	9,46
	15	0,548	0,879	24	0,81**	0,66	0,14	42,22
Mai 1996	20	0,900	0,791	32	0,81**	0,64	0,11	53,92
	25	1,833	0,747	33	0,80**	0,64	0,10	54,3
	30	3,188	0,803	32	0,87**	0,76	0,08	96,37

a et b = constantes, n = nombre d'individus, r = coefficient de corrélation, r² = coefficient de détermination, E.T. = écart type, F = Test F (Fisher).

** (P < 0,01) Analyse de variance hautement significative.

Tableau 5 : Relation allométriques de la consommation d'oxygène ($O_2 = aW^b$) de l'huître plate à différentes températures (T).

Périodes	T	a	b	n	r	r ²	E.T.	F
Janvier 1997	10	0,281	1,079	17	0,71**	0,51	0,28	15,39
	15	0,392	0,940	32	0,80**	0,64	0,13	53,87
Mai 1996	20	0,756	0,825	34	0,85**	0,72	0,09	83,99
	25	1,072	0,886	27	0,87**	0,76	0,10	80,75
	30	1,635	0,726	29	0,82**	0,67	0,10	55,54

a et b = constantes, n = nombre d'individus, r = coefficient de corrélation, r² = coefficient de détermination, E.T. = écart type, F = Test F (Fisher).

** (P < 0,01) Analyse de variance hautement significative.

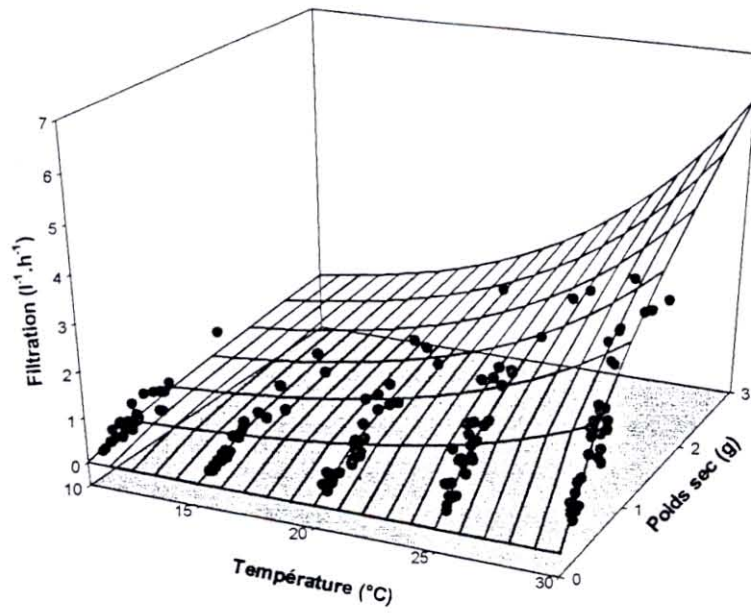


Figure10: Représentation 3-D de la filtration pour *Ostrea edulis*.

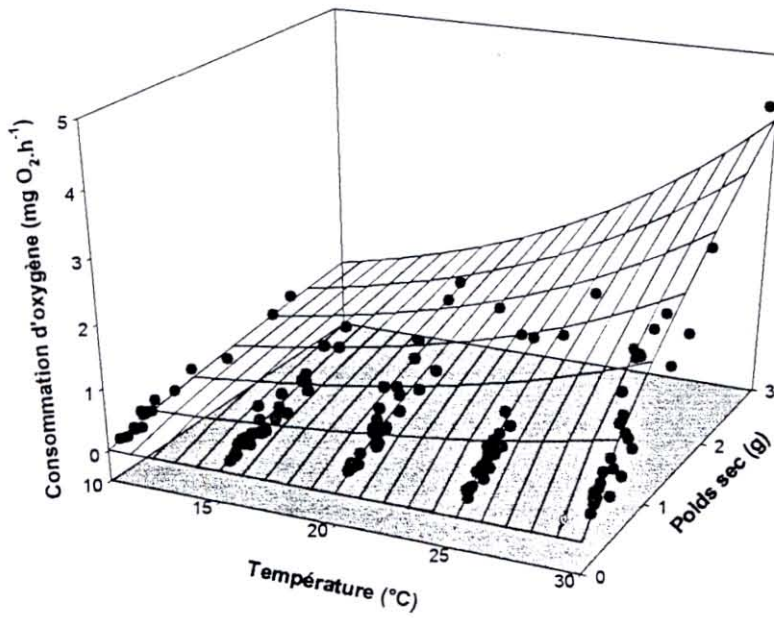


Figure 11 : Représentation 3-D de la consommation d'oxygène pour *Ostrea edulis*.

$a=-0,139\pm 0,53$; $b=0,194\pm 0,028$; $c=1,079\pm 0,004$; $d=0,745\pm 0,07$; $n=139$, $r^2=0,799$;

F (Fisher)=178,687, $p<0,05$.

Les deux modèles statistiques sont validés par les figures 12 et 13.

La filtration et la consommation d'oxygène augmentent avec la température de 10°C (filtration : $0,43 \pm 0,11 \text{ l}\cdot\text{h}^{-1}$ consommation d'oxygène : $0,29 \pm 0,23 \text{ mg O}_2\cdot\text{h}^{-1}$) à 30°C (filtration $2,83 \pm 0,32 \text{ l}\cdot\text{h}^{-1}$; consommation d'oxygène : $1,78 \pm 0,23 \text{ mg O}_2\cdot\text{h}^{-1}$) pour un animal standard de 1 g de poids sec (fig. 14 et 15). Cependant, il n'y a pas de différences significatives entre 10 °C et 15 °C pour les fonctions physiologiques étudiées.

4.2.3 Discussion

Les coefficients d'allométrie de l'huître plate pour la consommation d'oxygène et la filtration (respectivement 0,71 et 0,62) sont inférieurs à 1, comme l'ont observés Newell *et al.*, (1977), Rodhouse, (1978) et Riva et Massé (1983). La majorité des bivalves, présentent des caractéristiques identiques tels que *Crassostrea virginica* (Dame, 1972), *Mytilus edulis* (Bayne *et al.*, 1973; Winter, 1978; Widdows, 1978), *Cerastoderma edule* (Newell, 1977), *Ruditapes philippinarum* (Gouletquer *et al.*, 1989), *Crassostrea gigas* (Fiala-Medioni *et al.*, 1985; Bougrier *et al.*, 1995). Ces résultats signifient comme l'expliquent Winter (1976) et Bayne and Newell (1983) que le métabolisme des individus devient proportionnellement plus lent au fur et à mesure que leur poids augmente. Par conséquent, il est nécessaire de tenir compte des coefficients d'allométrie pour pouvoir comparer des individus de tailles différentes selon la formule de Bayne and Newell, 1983:

$$Y_s = \left(\frac{W_s}{W_e} \right)^b \times Y_e$$

Y_s est le taux de l'activité physiologique d'un animal standard, W_s est le poids sec de l'animal standard (1g dans cette étude), W_e est le poids sec de l'animal expérimental, Y_e est le taux de l'activité biologique de l'animal expérimental, et b est l'exposant du poids sec, ou coefficient d'allométrie de la fonction physiologique mesurée.

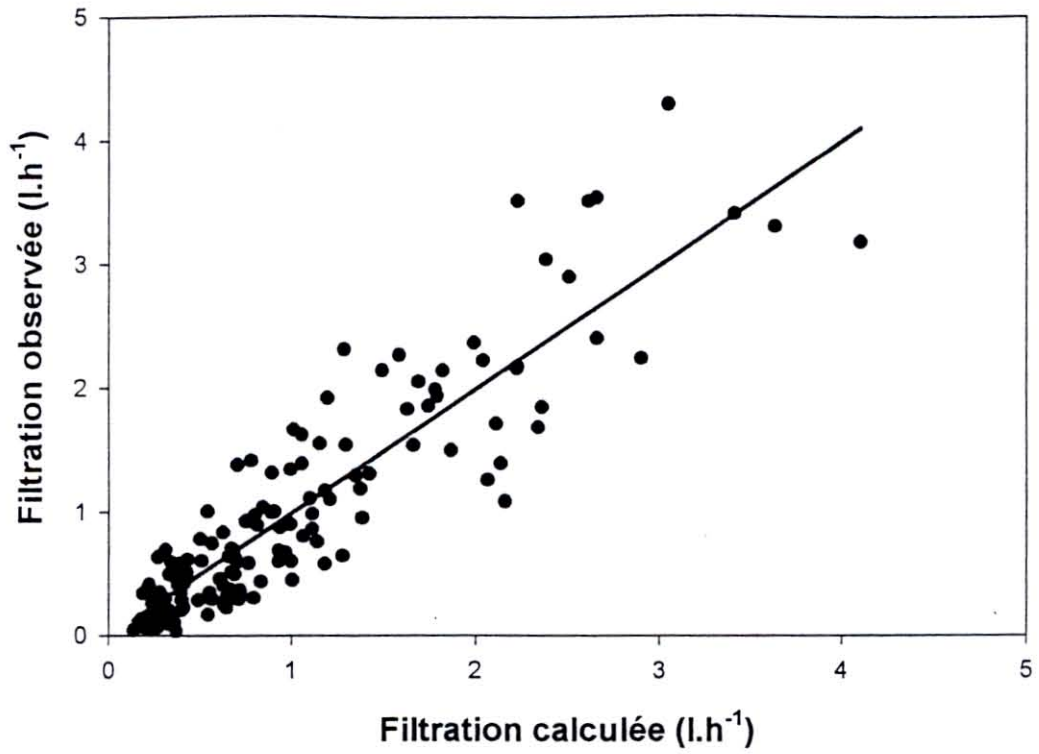


Figure 12 : Droite de régression entre la filtration calculée (fcal) et la filtration observée (fobs):
 $fobs = 1.02 * fcal - 0.027$

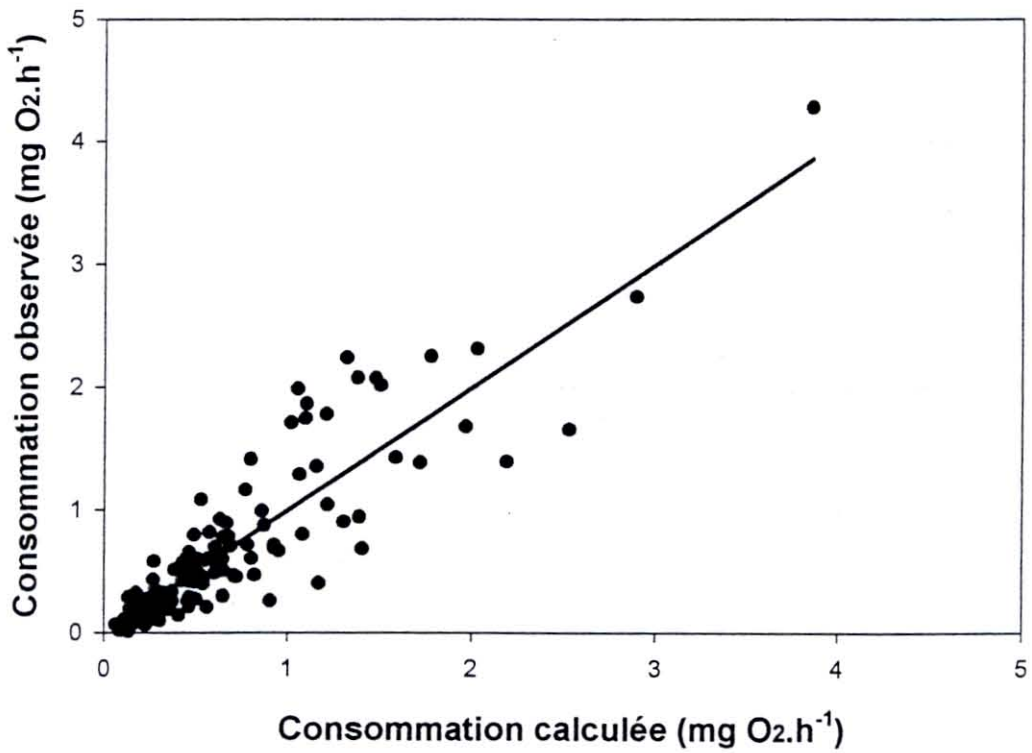


Figure 13 : Droite de régression entre la consommation d'oxygène calculée (ccal) et la consommation d'oxygène observée (cobs):
 $cobs = 1.01 * ccal - 0.014$

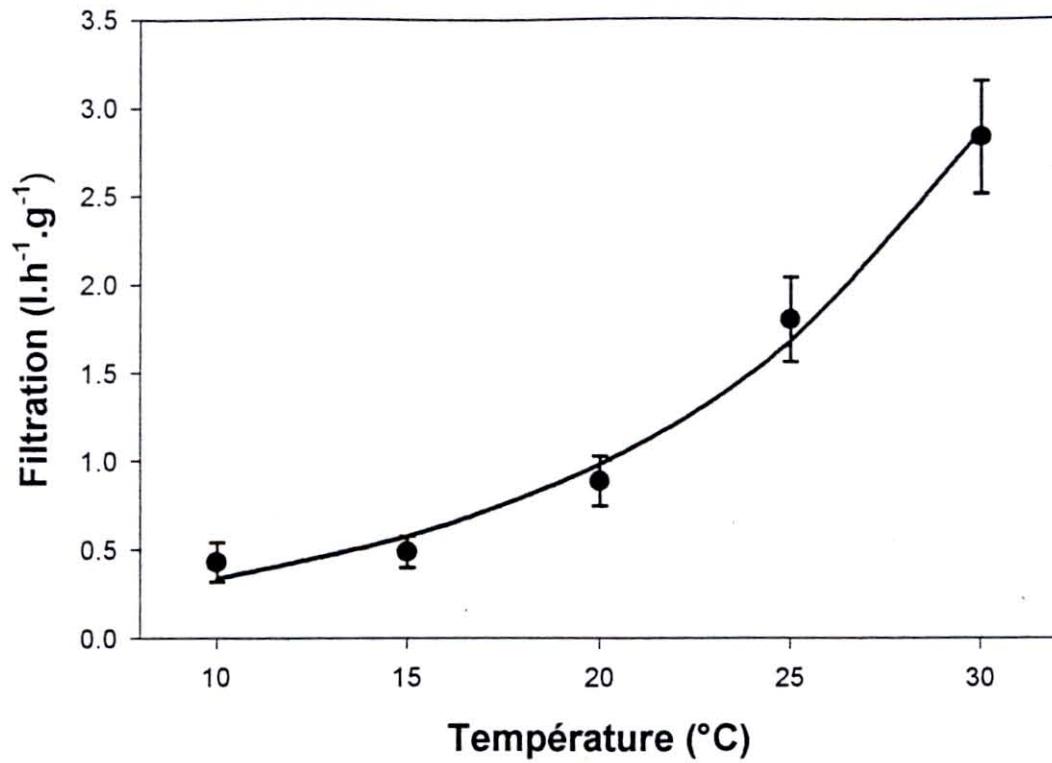


Figure 14 : Filtration d'un animal standardisé à 1g de poids sec en fonction de la température.
Barre verticale: intervalle de confiance à 95%.

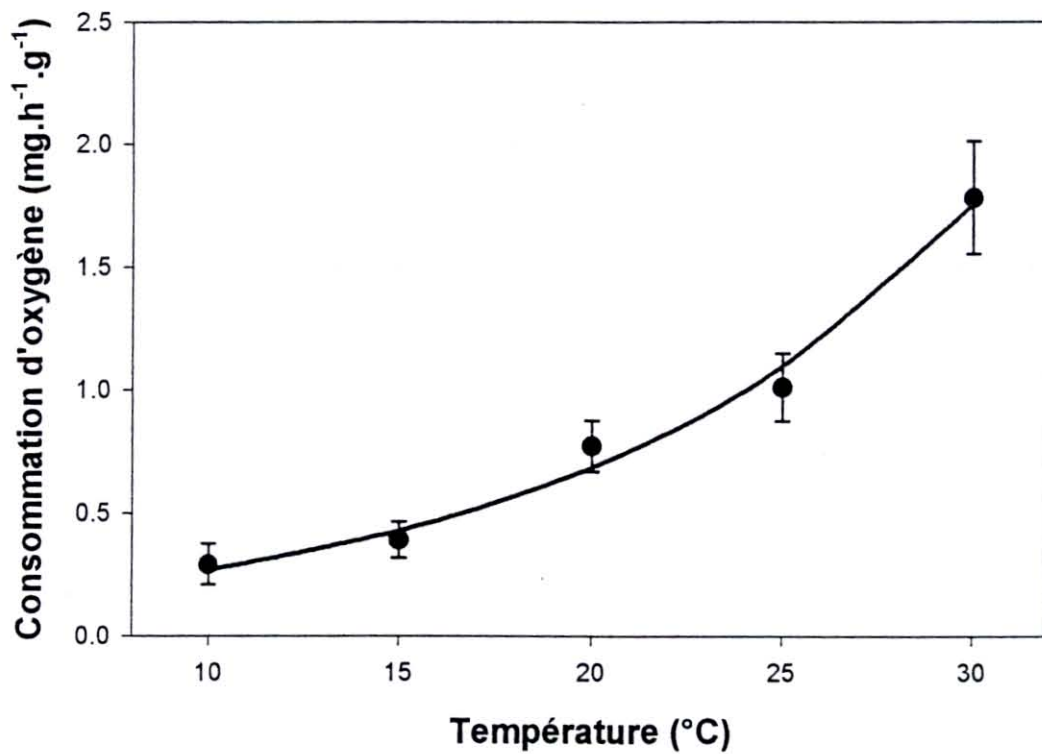


Figure 15 : Consommation d'oxygène d'un animal standardisé à 1g de poids sec en fonction de la température.
Barre verticale: intervalle de confiance à 95%.

Différentes valeurs de b sont proposées dans la littérature pour *Ostrea edulis*, et résumées dans le tableau 6 (Newell *et al.*, 1977 ; Rodhouse, 1978; Buxton *et al.*, 1981). Les résultats de cette étude se situent entre ceux observés par les auteurs précédemment cités. Cependant, il existe une grande variabilité des coefficients d'allométrie selon les travaux réalisés. Ceci peut trouver sa justification dans le choix de l'échelle de poids des animaux étudiés ainsi que le signalent Winter (1973) et Widdows (1978) après avoir comparé l'activité physiologique des bivalves de différentes tailles.

Tableau 6 : Valeurs des coefficients d'allométrie (b) en fonction du poids sec (W) selon l'équation $y = aW^b$, où y est la fonction physiologique étudiée pour *Ostrea edulis*.

Auteurs	b (Filtration)	b (Conso O ₂)	Poids sec moyen (g)
Newell <i>et al.</i> (1977)	0,9400	0,658	0,28500
Rodhouse (1978)	0,4770	0,914	1,29000
Buxton <i>et al.</i> (1981)	0,9144	1,090	0,00508
Cette étude	0,6200	0,740	0,87000

Ainsi, Newell *et al.* (1977) et Buxton *et al.* (1981) trouvent des exposants $>0,9$ pour la filtration, sur une population de juvéniles où la rapidité de croissance est importante.

A l'inverse, Rodhouse (1978), sur des individus adultes, détermine un coefficient de 0,477 calculé sur six animaux et à une seule température (20°C).

Pour la consommation d'oxygène, Rodhouse (1978) et Buxton *et al.* (1981) déterminent un coefficient d'allométrie de la consommation d'oxygène proche de 1 qui indique que le poids sec des individus sélectionnés a peu d'influence sur la respiration, dans la gamme de taille étudiée par ces auteurs.

Excepté pour Newell *et al.* (1977), le coefficient d'allométrie de l'huître plate pour la consommation d'oxygène est supérieur à celui de la filtration. Ces résultats ont été observés pour *Crassostrea gigas* (Fiala-Medioni *et al.*, 1985; Bougrier *et al.*, 1995),

pour *Mytilus californianus* (Bayne *et al.*,1976), pour *Ruditapes philippinarum* (Goulletquer *et al.*,1989), pour *Mytilus edulis* (Vahl, 1973), et pour *Modiolus demissus* (Kuenzler, 1961).

La consommation d'oxygène et la filtration augmentent avec l'élévation de la température, comme l'ont noté Walne (1972), Newell *et al.* (1977), Rodhouse (1978), Buxton *et al.* (1981) et Hutchinson et Hawkins (1992), pour *Ostrea edulis*.

Newell *et al.*, (1977) enregistrent pour des températures de 10°C à 25°C, des consommations d'oxygène respectives de 0.04 mg d'O₂.h⁻¹ à 0,28 mg d'O₂.h⁻¹ pour des animaux de 285 mg de poids sec moyen. Buxton *et al.*, (1981), chez des individus plus petits (5,08 mg de poids sec moyen) notent, pour des températures identiques, des prises d'oxygène de 0,01 à 0,03 mg d'O₂.h⁻¹.

Cependant, pour des individus adultes, les résultats obtenus sont plus proches de cette étude. Ainsi, Rodhouse (1978) définit une consommation de 1,4 à 3,8 mg d'O₂.h⁻¹ pour des huîtres de 1,29 g de poids sec moyen, et Hutchinson et Hawkins (1992) estiment une consommation entre 0,4 et 2,8 mg.h⁻¹ (20 g de poids total moyen) de 15 à 28 °C.

Pour *Ostrea edulis*, la littérature propose différents taux de filtration qui peuvent être influencés par la température, mais aussi par la taille des particules phytoplanctoniques et/ou par la charge particulaire en matière organique (MOP). La taille modale de *Skeletonema costatum* est définie selon un équivalent sphérique de 10-12 µm de diamètre (Multisizer) et Mølhenberg et Riisgård (1978) trouvent, pour *Ostrea edulis* une rétention de 100% à partir de 4 µm. D'autre part, Hutchinson et Hawkins (1992) observent chez l'huître plate, une diminution de la filtration au fur et à mesure que la concentration en particules organiques augmente. Ainsi, de 1 à 7 mg.l⁻¹ de MOP le taux de filtration chuterait de 70%. Wilson (1983), considère que le taux de filtration de *Ostrea edulis* est maximum à 18,2 cellules.µl⁻¹ et diminue au-delà de cette concentration. Hutchinson et Hawkins (1992) obtiennent 4,5 l.h⁻¹.g⁻¹ (25 cellules.µl⁻¹ avec un mélange d'*Isochrysis galbana*, de *Tetraselmis suecica* et de *Phaeodactylum tricorutum*) à 20°C; Walne (1972) détermine, à 20 °C pour une concentration de 100 cellules.µl⁻¹ d'*Isochrysis galbana*, une filtration de 1,2 l.h⁻¹ par individu de 30 mm de longueur. En accord avec cette étude, Rodhouse (1978) trouve à 20 °C, un taux de filtration de 1,2 l.h⁻¹.g⁻¹, et Mathers (1974) enregistre une filtration de 0,2 à 0,7 l.h⁻¹.g⁻¹ pour des animaux de 7 à 9 cm de longueur, à 12-13 °C.

Les résultats obtenus dans cette étude mettent en évidence une filtration maximale à 30 °C en désaccord avec Buxton *et al.*, (1981) qui estiment l'optimum de filtration entre 15 et 20 °C, ainsi que Walne (1972) et Newell *et al.*, (1977) qui le situent à une température proche de 20 °C. Cependant, Rhodouse (1978) obtient le maximum de filtration à la température la plus élevée de l'expérimentation (25 °C).

En aquaculture, et plus particulièrement en élevage intensif, où il est plus aisé de maîtriser les paramètres (apport de nourriture, oxygénation, etc...), il est nécessaire, par soucis de rentabilité, de pouvoir optimiser le milieu d'élevage afin d'obtenir le meilleur rendement de croissance. Il est donc important, comme l'ont fait Bougrier *et al.*, (1995) d'estimer l'énergie ($J.l^{-1}$) nécessaire pour assurer la survie d'une huître plate standard de 1 g de poids sec dans les conditions d'élevage précitées. Selon Buxton *et al.*, (1981), l'énergie absorbée est, quelle que soit la température, proche de 80% de l'énergie ingérée pour *Ostrea edulis*.

Ceci est le cas d'autres bivalves (Thompson et Bayne, 1974; Winter, 1978). Ainsi, dans le cas d'une production nulle (survie), le gain d'énergie (absorption=0,8 x ingestion) est égal à la perte d'énergie (consommation d'oxygène). En terme énergétique, le rapport consommation d'oxygène/ingestion est alors égal à 0,8. D'après les résultats obtenus lors de cette étude (fig. 16), les besoins énergétiques d'une huître plate de 1 g de poids sec seraient de 12 à 13 $J.l^{-1}$ de 10 à 17 °C et ne représenteraient plus que 10 $J.l^{-1}$ à 30 °C, en absence de production de pseudofèces. Cette information se retrouve sur l'évolution graphique du rapport filtration/consommation d'oxygène, où l'on observe une accélération de la filtration à partir de 17 °C, par rapport à la consommation d'oxygène.

Ces résultats sont en accord avec Newell *et al.*, (1977) qui trouvent que l'énergie nécessaire ($\mu g C \cdot ml^{-1}$) à la survie de l'huître plate est supérieure à 15 °C par rapport à 20 et 25 °C mais, contrairement à cette étude, que 25 °C est plus coûteux en énergie que 20 °C. D'après Buxton *et al.*, (1981), le meilleur potentiel de production chez *Ostrea edulis* se situerait entre 15 et 20 °C. Pour Hutchinson et Hawkins (1992), l'optimum de production est atteint entre 15 et 25 °C.

Selon ces auteurs, les températures élevées (≥ 20 °C) seraient préjudiciables à la bonne performance d'*Ostrea edulis*. Cependant, Sunderlin *et al.*, (1976) ont réalisé des travaux sur la croissance d'*Ostrea edulis* en eau chaude (22 à 29 °C). Des huîtres

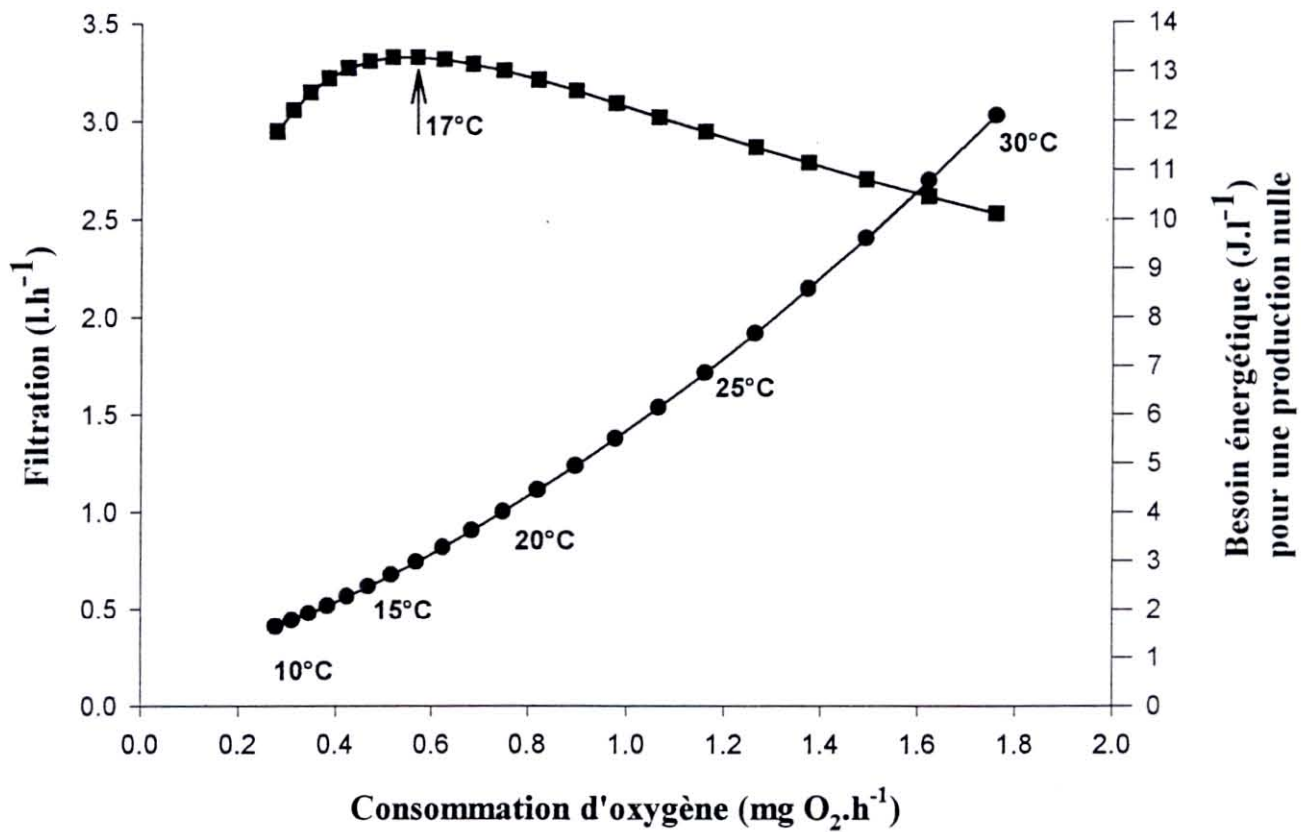


Figure 16 : Relation entre le rapport consommation d'O₂/filtration (●) et la concentration d'énergie nécessaire (cons O₂/Ingestion=0,8; voir texte) pour une production nulle d'un animal de 1g de poids sec (■).

plates de 3 mm ont atteint une longueur de 100 mm (64,1g) après 12 à 16 mois d'élevage. D'autre part, ces auteurs pratiquaient les élevages larvaires dans des bassins où la température pouvait atteindre 29-30 °C. Il faut deux ans et demi, en France (bassin d'Arcachon) pour obtenir des huîtres plates de 60 mm (40 g) avec des variations annuelles de 4 à 25 °C (Robert *et al.*, 1991). En Israël, deux années d'élevage suffisent pour obtenir la taille marchande des huîtres plates (Shpigel, 1989) et les températures de l'eau varient de 14 à 28 °C au cours de l'année. Cet auteur pense cependant qu'il est peu probable d'obtenir une sélection d'individus adaptés aux températures chaudes en trois générations seulement, et préfère poser l'hypothèse d'une adaptation de l'espèce, aux conditions locales.

Toutefois, on peut supposer que des acclimatations de 30 jours (Buxton *et al.*, 1981) voire de 70 jours (Newell *et al.*, 1977) ne suffisent pas à obtenir de bons rendements de croissance à de hautes températures (>20 °C).

Les huîtres utilisées dans cette étude proviennent de géniteurs maturés à 20-25 °C. Ces températures ont été adoptées pour l'élevage larvaire et le prégrossissement en micro-nurserie (<1mm, Naciri-Graven, IFREMER, Ronce les bains, com.pers.). Ce sont des conditions d'écloserie très proches de celles décrites par Sunderlin *et al.* (1976) et Shpigel (1989). La plupart des éclosiers d'huîtres plates maintiennent l'eau à une température située entre 18 et 20 °C qui représente, selon Loosanoff et Davis (1963) l'optimum pour la fixation des larves d'*Ostrea edulis*.

Les caractéristiques d'élevage pré et post-larvaire sont, dans ce cas, communes aux études qui présentent de bonnes aptitudes de croissance de l'huître plate aux températures supérieures à 20 °C.

On peut penser que les animaux qui ont fait l'objet de cette étude auraient acquis, dès leur naissance, comme ceux de Sunderlin *et al.* (1976) et Shpigel (1989), un "potentiel d'adaptation" aux températures élevées. Il n'existe actuellement pas dans la littérature, d'études qui témoignent de l'adaptation génétique et/ou physiologique, des bivalves marins, à des conditions thermiques environnementales à priori défavorables à leur croissance et/ou survie. Cependant, on peut envisager la possibilité d'obtenir, à partir de géniteurs provenant du milieu naturel, une descendance mieux adaptée aux températures élevées. Cette sélection aurait pu se réaliser pendant l'élevage larvaire par l'adaptation et/ou la sélection d'individus. Ce ne sont cependant que des hypothèses qu'il reste à vérifier.

4.3 Approche de la sélection d'*Ostrea edulis* sur la croissance avec l'outil physiologique

L'amélioration de la productivité aquacole dépend, comme pour tout élevage, de la maîtrise de l'outil de production, fondée sur les exigences biologiques de l'animal. Selon Toro et Newkirk (1990), il faut aussi améliorer le potentiel biologique des espèces élevées pour promouvoir une réelle optimisation de la production. Ce concept qui est relativement nouveau dans le domaine de l'aquaculture de bivalves, introduit naturellement le concours de la génétique. La polyploïdisation est un exemple de technique cytogénétique utilisée en aquaculture de bivalves (Thorgaard, 1986). Elle a mis en évidence des résultats intéressants chez *Ostrea edulis* avec des gains de croissance significativement supérieurs pour des populations triploïdes comparées à des lots témoins diploïdes et élevés sur une durée de 15 mois (Hawkins et al., 1994). Goulletquer et al. (1996) montrent également chez *Crassostrea gigas* des performances de croissance et un engraissement supérieurs pour les individus triploïdes par rapport aux diploïdes. En matière de génétique quantitative, Toro et Newkirk (1990) ont montré que la croissance pouvait être un caractère ayant une base génétique chez *Ostrea edulis* et qu'il pouvait être ainsi, transmis par les géniteurs à leur descendance. **Ainsi, si de telles sélections sont possibles et reproductibles, peut-on identifier un comportement physiologique particulier des populations sélectionnées et selon quels critères ?** Des études récentes ont tenté de mettre en relation chez *Ostrea chilensis*, l'estimation de l'hétérozygotie individuelle avec la mesure de différents paramètres physiologiques (Toro et al., 1996).

L'huître plate *Ostrea edulis*, comme la plupart des autres bivalves intègre dans sa croissance toutes les variations physico-chimiques et biologiques du milieu dans lequel elle vit. De plus une population de même âge présentera un différentiel de croissance en fonction de chaque animal. L'objectif de cette étude est de déterminer, si possible, les paramètres physiologiques qui peuvent expliquer, à l'échelle de l'animal, la variabilité des performances de croissance au sein d'un échantillon d'huîtres plates *Ostrea edulis*.

4.3.1 Matériels et méthodes

Le matériel biologique

La population d'huîtres plates *Ostrea edulis* provient des individus étudiés en 1996 (Baud et al., 1997). Quelques animaux avaient été numérotés au début de l'étude de manière à pouvoir suivre leur croissance individuelle sur la totalité de l'élevage. Ainsi, il a été possible pour chacun d'eux de calculer leur pente de croissance. Pour les besoins de cette étude, un échantillon de 30 huîtres a été sélectionné parmi cette population, de façon à avoir la plus grande variabilité au niveau des pentes de croissance pour une répartition pondérale la plus homogène possible de 50,0 à 69,0 g (fig. 17). Parmi cet échantillon, 20 animaux seulement ont été prélevés au hasard et étudiés de manière à écourter le temps de l'expérimentation. En effet, du fait du nombre limité de postes de l'outil, 3 huîtres seulement pouvaient être mesurées par jour (fig. 17a). Le poids sec des huîtres variait de 0,7 à 1,1 g.

Acclimatation

L'étude a été réalisée en avril 1998, hors période de gamétogenèse pour éviter les perturbations physiologiques qui peuvent être liées à la maturation des gonades.

L'échantillon de 30 huîtres a été acclimaté à 20 °C pendant 15 jours dans un bassin de 400 litres d'eau de mer filtrée à 30-40 µm sur filtre à sable. La température choisie (20 °C) est un compromis entre une réponse physiologique fiable des animaux (Haure et al., 1998) et la réalisation technique. La température expérimentale a été atteinte à raison d'un ajustement journalier de 1 °C. Chaque jour, un tiers du bac est renouvelé et enrichi d'une culture d'algue (*Skeletonema costatum*) à raison d'une ration alimentaire voisine de 2 à 3 10⁹ cellules/huître/jour (Baud et al., 1997).

Conditions expérimentales

La concentration d'algues a été fixée autour de 35 à 45 cellules de *S. costatum* par µl d'eau de mer filtrée selon les protocoles d'élevage définis par Haure et al. (1996a) et Baud et al. (1997).

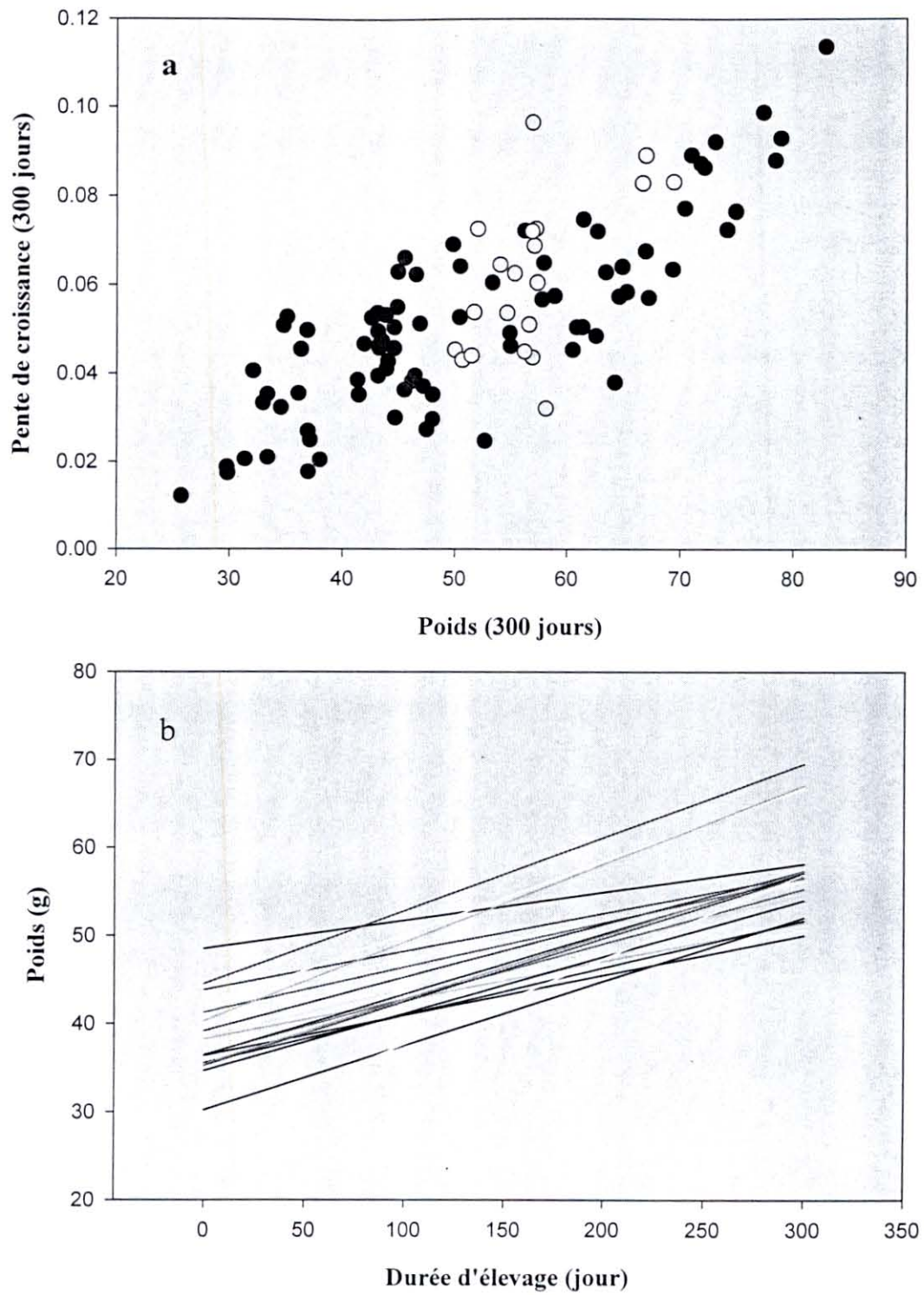


Figure 17 : Choix de la population d'huîtres plates étudiées.

- a. individus sélectionnés (bleu foncé et bleu clair) et individus étudiés (bleu clair).
- b. pentes de croissance des 20 huîtres étudiées.

La température est régulée à $\pm 0,5$ °C au moyen d'une chaudière fonctionnant au gaz.

Les salinités mesurées avec un salinomètre WTW à chaque expérimentation ont varié de 32 à 33 ‰.

Les filtrations et les consommations d'oxygène sont mesurées sur 24 heures avec respectivement un enregistrement continu de la fluorescence (Turner 112) et de la concentration en ppm d'oxygène (oxymètre WTW équipé d'une sonde DBO). Les données sont enregistrées toutes les minutes par une centrale d'acquisition.

L'outil physiologique est constitué de 3 cellules mesurant l'activité d'un animal plus 1 cellule témoin vide pour tenir compte de la décantation des matières en suspension. Chaque unité de mesure est équipée d'une électrovanne (deux voies) pilotée par un automate (fig. 18). Ainsi, lorsque l'électrovanne d'une cellule de mesure est ouverte, l'eau de sortie est analysée pendant 4 minutes par l'oxymètre puis par le fluorimètre, alors que les trois autres s'évacuent à l'égout. Après chaque cycle de mesure l'électrovanne se met en position égout et celle de la cellule suivante s'ouvre pour l'enregistrement des données pendant 4 minutes.

Ceci a permis de mesurer l'activité d'une huître toutes les douze minutes pendant 24 heures. Pour que l'animal ne puisse pas appauvrir le milieu trop rapidement, les débits ont été ajustés à 11 l/h/cellule (Haure et *al.*, 1998).

Les biodépôts (fèces et pseudofèces) sont récupérés après 24 heures, à la fin de chaque cycle expérimental pour ne pas perturber l'activité de l'animal. Ils sont recueillis par filtration sur filtre Whatman GF/C puis pesés après séchage à l'étuve (55 °C) pendant 24 heures. Enfin, une fois cramés à 450 °C durant 1 heure, les filtres sont à nouveau pesés pour déterminer la part de la matière organique. Des prélèvements discrets (7 à 8) sont réalisés à la sortie du bac témoin, au cours d'un cycle de mesures. La matière en suspension de l'eau est déterminée par la filtration d'un volume aliquote sur filtre whatman GF/C, et est traitée de la même manière que les biodépôts.

Mesures physiologiques

La filtration représente le volume d'eau épurée en totalité en une heure de temps (Anonyme, 1987). Elle est calculée pour chaque animal comme la moyenne horaire sur un cycle de 24 heures. La filtration peut se rapporter à l'activité standard d'un

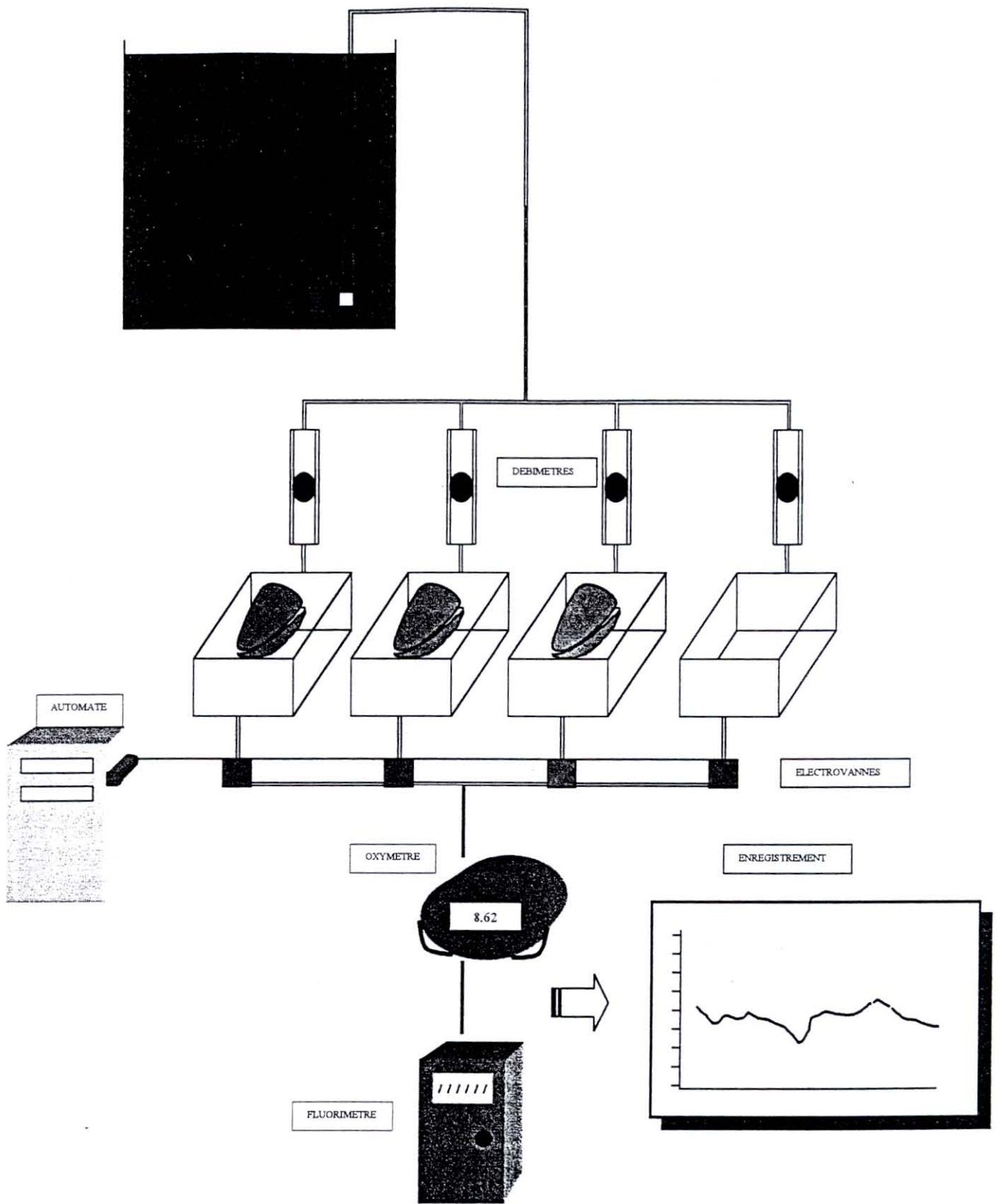


Figure 18 : Appareil expérimental de mesures physiologiques.

animal de 1 g de poids sec et se calcule de la manière suivante :

$$F \text{ (l/h/g)} = D \times (E-S/E) / DW^d$$

Avec F, filtration (l/h/g) ; D, débit (l/h) ; E, fluorescence à la sortie du témoin (sans unité); S, fluorescence à la sortie de la cellule expérimentale (sans unité) ; DW, poids sec de l'animal (g) et d, coefficient d'allométrie relatif à la filtration (d=0,62) (Haure et *al.*, 1998).

La consommation organique est calculée en multipliant la filtration par la concentration moyenne de la matière organique particulaire de l'eau obtenue sur un cycle de 24 heures:

$$Co \text{ (mg/h/g)} = F \times MOP$$

Avec Co, consommation organique (mg/h/g) ; F, filtration (l/h/g) et MOP, matière organique particulaire (mg/l).

L'ingestion organique représente la quantité de nourriture qui est avalée par l'animal. Elle est obtenue en retranchant la quantité moyenne horaire de pseudofèces organique à la consommation horaire moyenne de la consommation organique.

$$Io \text{ (mg/h/g)} = Co - Pseuo$$

Avec Io, ingestion organique (mg/h/g) ; Co, consommation organique (mg/h/g) et Pseuo, quantité de pseudofèces organique (mg/h/g).

L'absorption représente l'énergie qui est retenue par l'animal et qui participe à la croissance. Elle est définie comme l'ingestion moyenne organique à l'heure moins la production moyenne horaire de fèces organique.

$$Abso \text{ (mg/h/g)} = Io - Feco$$

Avec Abso, absorption (mg/h/g) ; Io, ingestion organique (mg/h/g) et Feco, production de fèces organique (mg/h/g).

La consommation d'oxygène est estimée par la moyenne des consommations enregistrées sur 24 heures. Elle est rapportée à l'activité standard d'un animal de 1 g .

$$ConsO_2 \text{ (mg/h/g)} = (Eoxy-Soxy) \times D/DW^d$$

Avec ConsO₂, consommation d'oxygène (mg/h/g) ; Eoxy, concentration en oxygène à la sortie du témoin (mg d'O₂/l) ; Soxy concentration en oxygène à la sortie des

cellules de mesures (mg d'O₂/l); D, débit de l'eau (l/h) ; DW, poids sec de l'animal (g) ; d, coefficient d'allométrie relatif à la respiration (d=0,75) (Haure et al., 1998).

4.3.2 Résultats

La figure 19 permet de suivre les fonctions de filtration et de consommation d'oxygène d'un animal parmi l'échantillon de 20 individus et sur un cycle de 24 heures. Les deux paramètres physiologiques présentent des variabilités importantes au cours de l'expérimentation. Les filtrations évoluent de 0 à 7,3 l/h/g avec une moyenne de 2,4 l/h/g. Cette valeur moyenne est supérieure à l'activité standard d'un animal de 1 g définie par Haure et al. (1998) qui observent à 20 °C une filtration proche de 1,0 l/h/g.

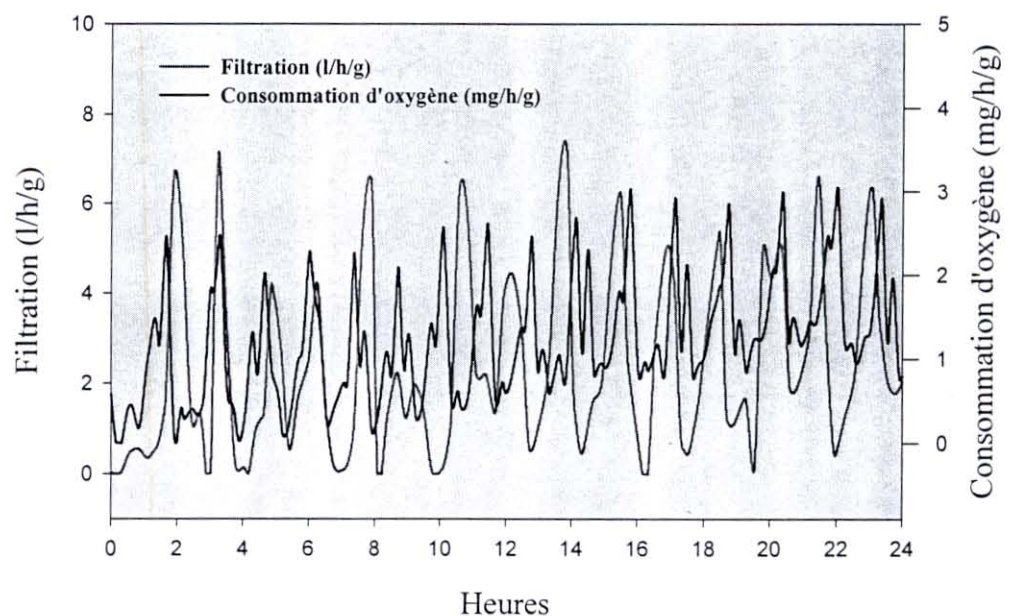


Figure 19 : Exemple de l'évolution des fonctions physiologiques de filtration et de respiration de l'huître plate sur un cycle de 24 heures.

Cette moyenne est aussi supérieure à la respiration d'un individu standard (0,8) donnée par Haure et al. (1998). L'animal ne présente apparemment pas de période de repos qui obéirait à un cycle circadien. Par ailleurs, il semblerait que la plupart du temps lorsque l'huître filtre, elle respire également, alors qu'elle peut ne pas filtrer

quand elle consomme de l'oxygène. Ce constat tendrait à montrer que la consommation d'oxygène est un phénomène passif qui se réaliserait au gré du taux de pompage, contrairement à la filtration qui obéirait à des seuils de colmatage de la branchie ou/et au temps du transit intestinal. Ceci a pu être observé chez l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Bougrier, IFREMER La Rochelle, comm pers).

La figure 20 représente la répartition des observations de chaque fonction physiologique étudiée en relation avec les pentes de croissance.

Le tableau 7 rend compte de la fiabilité de chacune des équations qui sont rangées selon un coefficient de détermination (r^2) décroissant. Ainsi, on observe que la filtration est le paramètre physiologique le mieux représentatif de la croissance de l'animal. En revanche, la consommation d'oxygène présente une pente négative avec la pente de croissance, mais n'est pas significative au seuil de 5 %.

Tableau 7 : Corrélation entre différentes fonctions physiologiques et la pente de croissance d'*Ostrea edulis*:

PC : Pente de croissance ; ns : non significative au seuil de 5% ; ** : $p < 0,01$; n : 20 huîtres.

Fonctions physiologiques	Equations	r^2	Probabilité
Filtration ($l\ h^{-1}\ g^{-1}$)	$53,5 \times PC - 0,7$	0,6500	**
Consommation organique ($mg\ h^{-1}\ g^{-1}$)	$354,5 \times PC - 8,9$	0,5800	**
Ingestion organique ($mg\ h^{-1}\ g^{-1}$)	$156,0 \times PC - 2,1$	0,5100	**
Absorption ($mg\ h^{-1}\ g^{-1}$)	$143,0 \times PC - 2,2$	0,4900	**
Consommation oxygène ($mg\ h^{-1}\ g^{-1}$)	$-0,3 \times PC + 1,1$	0,0005	ns

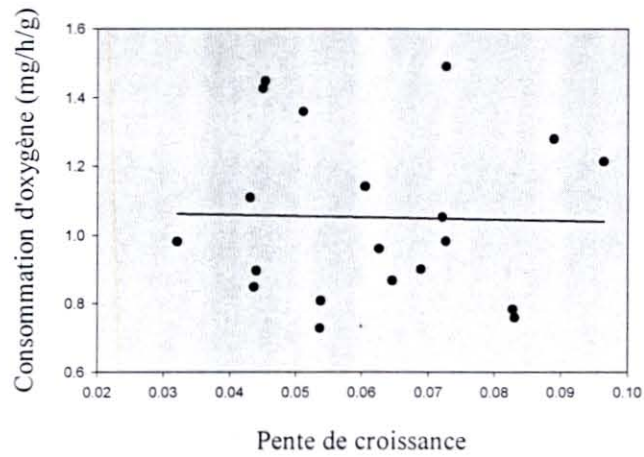
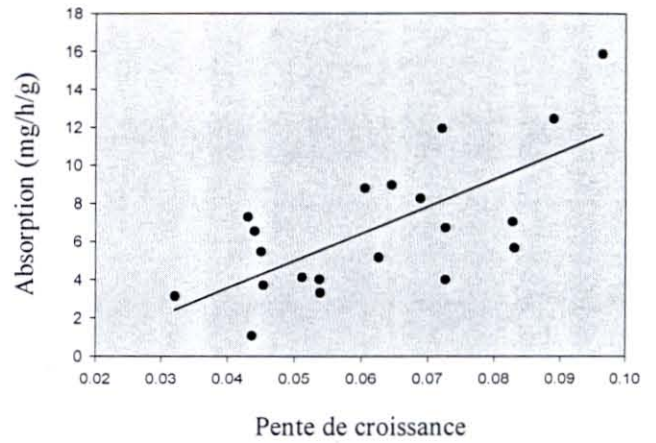
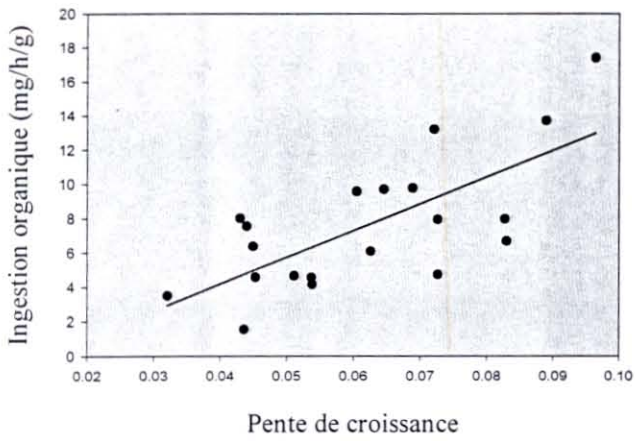
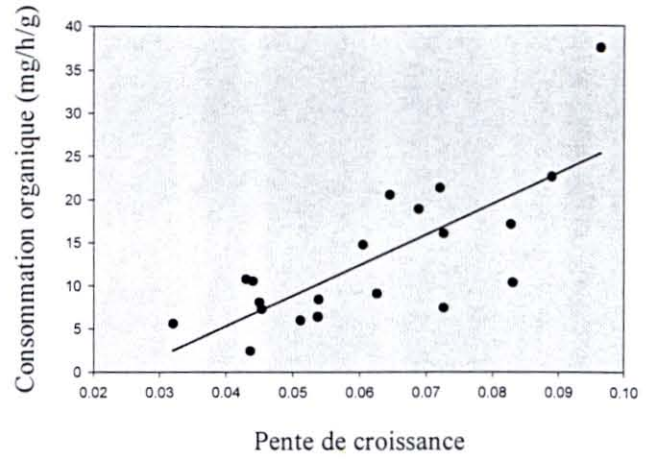
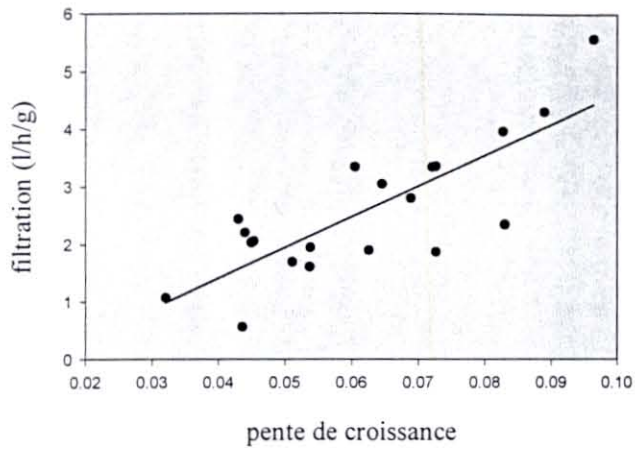


Figure 20 : Représentation graphique des corrélations entre les fonctions physiologiques et les pentes de croissance d'*Ostrea edulis*.

4.3.3 Discussion

Chez *Ostrea edulis*, les fonctions physiologiques et notamment la filtration peuvent expliquer significativement les performances de croissance concernant le poids total des animaux. Des résultats similaires sont obtenus par Toro et *al.* (1996) sur *Ostrea chilensis*. Ces auteurs montrent qu'il existe des corrélations entre le degré d'hétérozygotie ou LHM (hétérozygotie multi-locus) et les réactions physiologiques de l'animal. Ils trouvent des relations significatives avec l'ingestion organique, le taux d'absorption, la respiration, mais pas avec la filtration, contrairement à cette étude.

La possibilité de mettre en évidence rapidement (24 heures) le potentiel de croissance de chacun des animaux présente un intérêt pour la sélection des futures générations à partir des réponses physiologiques des géniteurs. Cependant, il convient toutefois de démontrer que le comportement physiologique identifié chez les géniteurs peut être transmis à leur descendance. La réponse ne peut être donnée aujourd'hui. Toutefois, des travaux ont montré que des géniteurs d'*Ostrea edulis* sélectionnés selon de fortes et de faibles croissances donnaient naissance à des individus de performance similaire à leur parent (Toro et Newkirk, 1990).

La possibilité de sélectionner des populations d'huîtres plates sur le taux de croissance ne doit pas forcément aboutir au choix des individus les plus performants. D'autant plus que l'expérimentation physiologique ne porte que sur un milieu bien défini et ne peut prétendre à recréer au même moment des conditions universelles d'élevage. Autrement dit, des individus bien adaptés à un milieu intensif, ne le seront pas forcément à un milieu naturel. D'autre part la possibilité de sélectionner des animaux sur la croissance peut fragiliser les populations en ne conservant que les plus performants. Des études récentes basées sur des réponses de survie à un stress thermique (Baud et *al.*, 1998) ont montré que les mortalités étaient positivement corrélées à la rapidité de croissance de différents échantillons d'huîtres creuses *Crassostrea gigas*.

4.4 Modélisation de la croissance d'*Ostrea edulis* en élevage intensif

Les modèles mathématiques sont en général de précieux outils, qui peuvent servir notamment, à la gestion des élevages, à l'échelle par exemple d'un bassin conchylicole. Ils peuvent être utilisés de manière prédictive pour estimer la capacité trophique des bassins de production, et définir des seuils maximums de biomasse au-delà desquels les risques d'amaigrissement, voire de mortalités sont importants, comme cela c'est produit en France dans les années 70 (Héral et *al.*, 1986). Depuis quelques années, différents travaux ont été réalisés sur la modélisation de la croissance de *Crassostrea gigas* sur le bassin de Marennes-Oléron (Bacher et *al.*, 1991 ; Raillard et *al.*, 1993 et Barillé et *al.*, 1997). Ces modèles mathématiques ont été améliorés avec l'évolution des connaissances acquises en physiologie, et sont encore aujourd'hui perfectibles. Ils tendent de plus en plus à être déterministes de manière à ce que les paramètres du milieu ou variables «forçantes» étant fixés (physico-chimiques et biologiques), les phénomènes ou variables «d'état» (physiologie de l'animal), ne peuvent que se réaliser. Des tentatives de modélisation de la croissance ont été aussi réalisées pour la moule *Mytilus edulis* (Bayne, 1976), pour l'huître *Crassostrea virginica* (Powel et *al.*, 1992), ainsi que pour la palourde *Ruditapes philippinarum* élevée en milieu intensif avec apport de *Skeletonema costatum* (Bensh et *al.*, 1992). En revanche, il n'existe apparemment pas d'étude sur la modélisation mathématique de la croissance de l'huître plate *Ostrea edulis* en élevage traditionnel ou intensif.

Cette étude propose de simuler la croissance des huîtres plates, à l'aide des paramètres hydrobiologiques (température, énergie particulaire) et des données de croissance (poids sec, poids coquille, poids total...) mesurées en 1995 lors d'élevages expérimentaux (Naciri-Graven et *al.*, 1999). Cet exercice devrait être reproduit avec un autre jeu de données pour tester l'exactitude mathématique du modèle. Malheureusement, ces informations ne sont pas disponibles dans cette étude. Ce travail devrait permettre, toutefois, de valider certaines fonctions physiologiques connues et de mettre l'accent sur le manque d'informations dans d'autres domaines. Ainsi, la modélisation peut devenir un outil d'aide à la compréhension de phénomènes physiologiques, et révèle les compartiments moins connus où un effort d'étude doit être apporté.

4.4.1 Matériels et méthodes

Les données ou variables forçantes (non calculées par le modèle) qui ont contribué à bâtir ce modèle proviennent des expérimentations réalisées en 1995 et sont détaillées dans le chapitre 3.

Les données physiologiques qui ont permis d'établir les équations mathématiques du modèle sont issues des travaux réalisés sur la détermination des coefficients d'allométrie (respiration et filtration), et de l'influence de la température sur la physiologie de l'huître plate *Ostrea edulis*. Elles proviennent également de l'étude écophysiological de l'huître plate en relation avec sa croissance, traitée dans le chapitre précédent, et des données issues de la littérature.

Les variables du modèle sont présentées dans le tableau 8 et les paramètres dans le tableau 9.

Objectif

L'objectif est de calculer l'évolution des **variables d'état** (poids de chair sèche ; Psec et Poids de coquille ; Pcoq) en fonction des **variables forçantes** du milieu ayant une action effective sur la croissance et sur l'activité de nutrition d'*Ostrea edulis* (énergie particulaire ; Ener, température ; Temp, qualité de la nourriture ; Qn). Les variables d'état seront comparées par rapport aux variables réellement observées.

Le calcul se déroule selon les étapes définies par la figure 21.

Formulation mathématique

Elle s'appuie sur la connaissance physiologique de l'animal.

La définition de chacun des paramètres utilisés dans les équations qui vont suivre est résumée dans le tableau 9.

La filtration

L'huître plate, comme la plupart des bivalves se nourrit en piégeant les particules en suspension dans l'eau. Cette activité de filtration est sous influence du poids sec de l'animal et de la température (Haure et al., 1998). La formule de la filtration s'écrit :

$$\text{Filtration (l/h/ind)} = [\text{filt1} + (\text{filt2} \times \text{filt3}^{\text{Temp}})] \times \text{Psec}^{\text{filt4}}$$

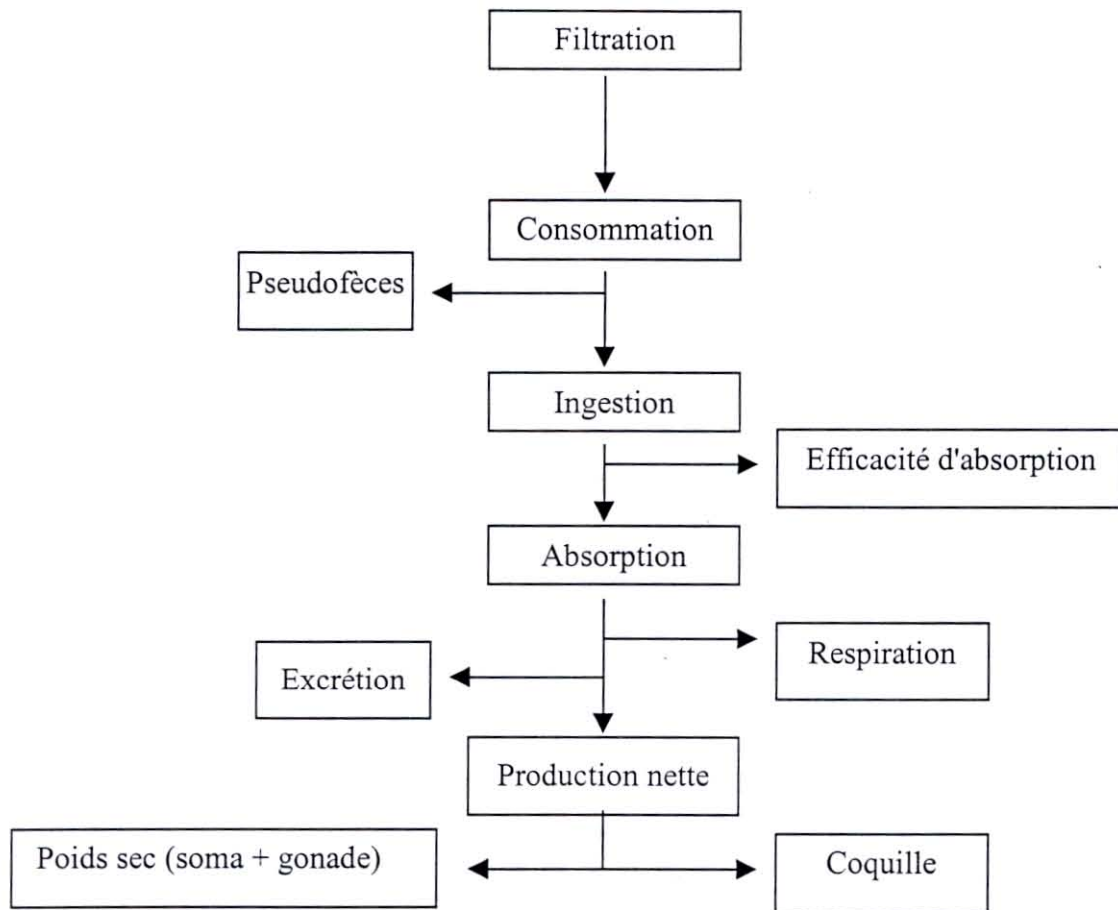


Figure 21 : Déroulement des processus de nutrition et répartition de l'énergie pour la modélisation d'*Ostrea edulis* en élevage contrôlé.

Tableau 8 : Variables utilisées dans le modèle.

Variable	Valeur initiale	Unité	Commentaire
VARIABLES D'ÉTAT			
Pcoqorg	0,35	g	Poids organique de la coquille
Psec	0.9	g	Poids sec
VARIABLES FORÇANTES			
Temp (time)	fichier	°C	Température de l'eau d'élevage
Ener (time)	fichier	J.l ⁻¹	Energie particulaire du milieu
Qn (time)	fichier	%	Fraction organique de la matière particulaire
VARIABLES ANNEXES			
Absen	0.	J.h ⁻¹ .ind ⁻¹	Absorption de l'énergie
Ae	0.	%	Efficacité d'absorption
Bilanen	0.	J.h ⁻¹ .ind ⁻¹	Croissance horaire du psec+coquille
Consen	0.	J.h ⁻¹	Consommation de l'énergie particulaire
Exen	0.	J.h ⁻¹ .ind ⁻¹	Excrétion azotée
Filtra	0.	l. h ⁻¹ .ind ⁻¹	Filtration horaire de l'animal
Indls	0.		Indice de Lawrence et Scott
Inge	0.	J.h ⁻¹ .ind ⁻¹	Ingestion de l'énergie particulaire
Pcoq	22,4	g	Poids de coquille au départ
Pseudo	0.	J.h ⁻¹	Production de pseudofèces
Mop	0.	mg.l ⁻¹	Matière particulaire organique
Ptot	0.	g	Poids total
Respen	0.	J.h ⁻¹ .ind ⁻¹	Consommation d'oxygène
Mpt	0.	mg.l ⁻¹	Matière particulaire totale
Coqen	0	J.h ⁻¹ .ind	Energie de la coquille

Tableau 9 : Paramètres utilisés dans le modèle.

Paramètres	Valeur	Commentaire
aep	2,3	aep*QN=AE (Efficacité d'absorption).
converten	14	Unité de conversion d' O ₂ (mg) en joules.
convnh4	26	Paramètre de calculs de l'excrétion (1,3 x 20).
coqseuil	70	Seuil de l'Indice de Lawrence et Scott pour la reprise de la croissance de la coquille après la ponte.
entopom	20	Conversion de l'énergie en mg de matière organique.
excre1	0,0827	Paramètre de la fonction de l'excrétion.
excre2	-0,2291	Paramètre de la fonction de l'excrétion.
filt1	0,162	Paramètre du modèle de la filtration.
filt2	0,072	Paramètre du modèle de la filtration.
filt3	1,131	Paramètre du modèle de la filtration.
filt4	0,622	Coefficient d'allométrie de la filtration.
orgcoq	0,14	Coefficient d'énergie mobilisé pour l'accroissement de la coquille.
oxy1	-0,139	Paramètre du modèle de la respiration.
oxy2	0,194	Paramètre du modèle de la respiration.
oxy3	1,079	Paramètre du modèle de la respiration.
oxy4	0,745	Coefficient d'allométrie de la respiration.
pcoq1	62,5	Paramètre pcoq/pcoqorg.
pfen1	0,183	Paramètre de l'équation de la production de pseudofèces.
pourceponte	0,6	Coefficient de perte de poids sec dû à la ponte.
ptot1	1,44	Paramètre de ptot en fonction de pcoq.
seuilponte	130	Indice de Lawrence et Scott pour déclencher la ponte.

al., 1987 ; Bayne et Hawkins, 1990). La digestibilité est plus forte lorsque la nourriture provient d'une culture d'algue qu'en milieu naturel (Bayne et Newell, 1983). Ces auteurs expliquent cette diminution des rendements d'absorption par la dilution de la matière organique avec les particules minérales non assimilables. En absence de données physiologiques permettant de définir la variabilité du pourcentage d'absorption en fonction des variations de la qualité du milieu d'élevage (Qn), un paramètre «aep», a été ajusté à la croissance réellement observée. Ce paramètre définit la pente de l'équation qui lie l'efficacité d'absorption (AE) à la qualité du milieu (Qn) exprimée en pourcentage de matière organique (Mop/Mpt).

L'absorption est calculée comme une fonction de l'ingestion et de l'efficacité d'absorption.

$$\text{Absen (J/h/ind)} = \text{AE (\%)} \times \text{Inge (J/h/ind)}$$

Consommation d'oxygène

La consommation d'oxygène (Respiration) est comme la filtration, une fonction allométrique du poids sec de l'animal et dépend de la température (Haure et *al.*, 1998). Elle est mesurée de façon indirecte par la quantité d'oxygène (mg) consommée. Dans un bilan énergétique, la respiration participe aux dépenses métaboliques et est considérée comme une perte d'énergie. L'expression énergétique de la consommation d'oxygène nécessite tout d'abord la transformation des quantités d'oxygène en volume (ml) par un facteur (0,7), avant l'utilisation d'un coefficient de conversion en énergie. Riisgård et Randlov (1981) ainsi que Gnaiger (1983) ont adopté une équivalence de 19,88 joules par ml d'O₂, alors que Bayne et Newell (1983) utilisent 20,08 J/ ml d'O₂. Dans cette étude, un choix intermédiaire de 20 J/ml d'O₂ a été fait. Ainsi, un paramètre (converten) de conversion de la respiration en énergie a été fixé à 14 (0,7 x 20) dans la formulation mathématique de la consommation d'oxygène.

$$\text{Respen (J/h/ind)} = \text{converten} \times [(\text{oxy1} + (\text{oxy2} \times \text{oxy3}^{\text{Temp}})) \times \text{Psec}^{\text{oxy4}}]$$

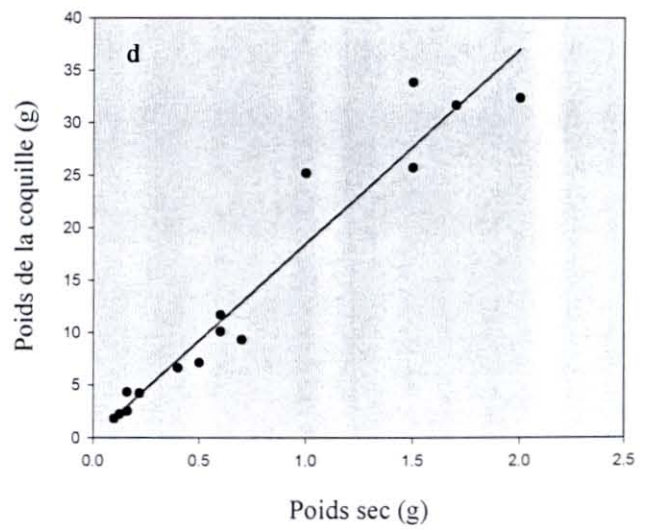
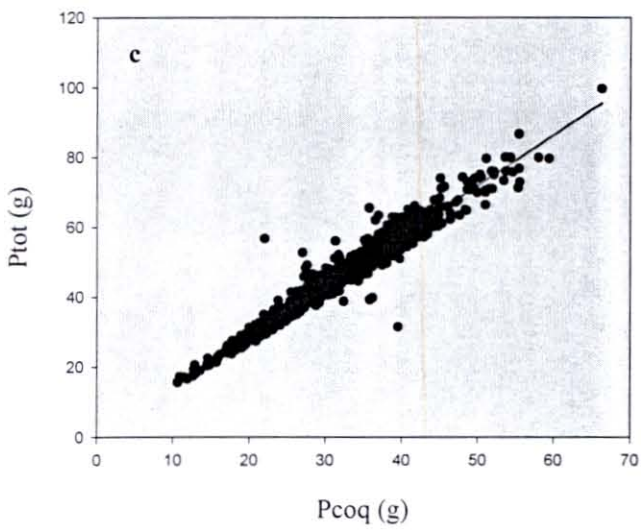
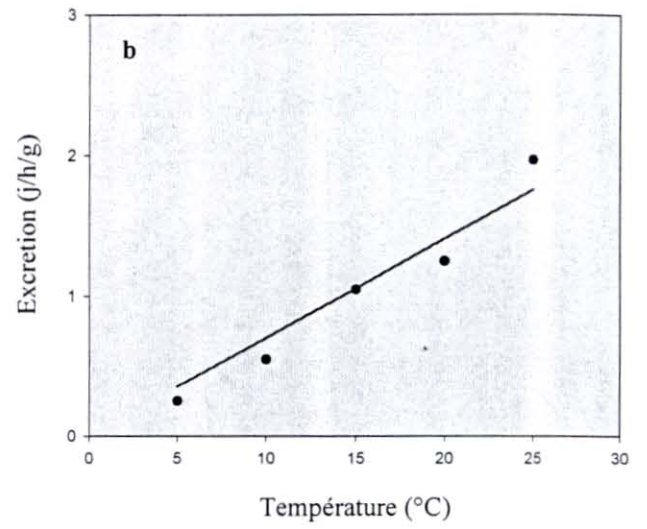
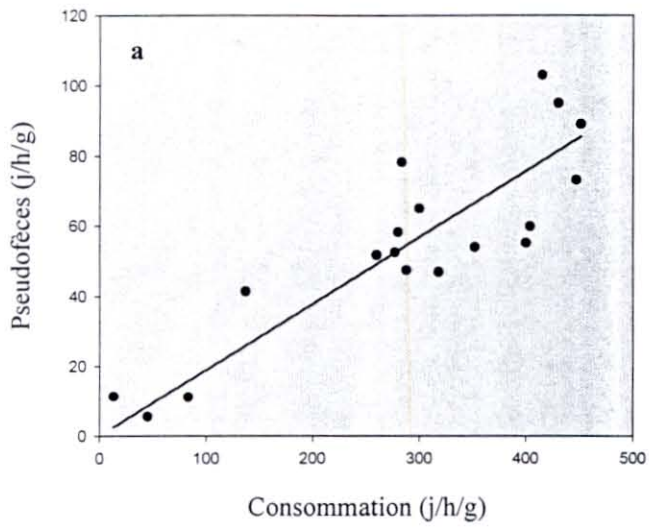


Figure 22 : Droites de régression entre différentes variables biologiques pour le calcul des paramètres du modèle.

L'excrétion

L'excrétion azotée (NH₄) est rarement prise en compte dans les modèles de croissance. Ce compartiment, difficile à mesurer, est considéré la plupart du temps comme présentant un bilan énergétique nul entre ce qui est perdu par l'animal et les acides aminés dissous qu'il absorbe (Gouletquer et *al.*, 1989). Souvent, l'excrétion dissoute est négligée car elle est considérée comme infime par rapport aux pertes dues à la respiration. Toutefois, dans un système intensif l'énergie distribuée est importante et l'excrétion, qui est corrélée à la matière organique ingérée (Hutchinson et Hawkins, 1992) ne peut être écartée du bilan énergétique. L'équation de l'excrétion azotée est calculée à partir des données recueillies par Hutchinson et Hawkins (1992) en fonction de la température et pour une charge organique de 1,3 mg/l transformée en énergie (J/l) avec le coefficient de conversion de 20,3 J/mg de matière organique (Bayne et *al.*, 1987) (fig. 22b).

Excrétion (j/h/g) = $\text{excre1} \times \text{Temp} + \text{excre2}$, ($r^2=0,98$; $n=5$; $p<0,01$)

En tenant compte du poids sec de l'animal et de l'énergie particulaire du milieu, l'équation finale devient :

$$\text{Exen (J/h/ind)} = (\text{excre1} \times \text{Temp} + \text{excre2}) \times \text{Psec}^{\text{filt}^4} * (\text{Ener (J/l)} / \text{convNH}_4)$$

Bilan énergétique général

Il est basé sur une équation du bilan énergétique individuel et donne le résultat de la production nette. Le gain en énergie est exprimé par unité de temps (dE/dt) et il est défini comme la différence entre les gains et les pertes d'énergie de l'individu pendant cet intervalle de temps. Son équation s'écrit :

$$dE/dt = \text{Absen} - \text{Respen} - \text{Exen}$$

Le modèle mathématique de la croissance de l'huître plate prévoit la répartition de la production nette dans deux compartiments : le poids sec (soma + gonade) et le poids de la coquille.

Une part de la production nette est allouée à la croissance de la coquille au moyen d'un coefficient. Ce paramètre (orgcoq) a été défini par le pourcentage de matière organique dans la coquille, calculé par la méthode de perte de poids après passage pendant 36 heures à 475 °C (Gouletquer et Wolowicz, 1989). Douze coquilles entières (valve gauche et droite) d'huîtres plates ont été ainsi traitées. Les résultats

ont montré que la perte de poids des coquilles ainsi traitées étaient en moyenne de 16 mg ± 1 mg au seuil de 5% pour 1g de poids total de coquille (16‰). Cependant, Gouletquer et Wolowicz (1989) montrent également qu'une analyse comparative de l'extraction de la matière organique avec de l'acide trichloroacétique (0,1 M) (Dame, 1972) donne des résultats 2 à 4,8 fois inférieurs à ceux obtenus avec la technique précédente, et réalisée sur des coquilles de palourdes (*Ruditapes philippinarum*), et de coques (*Cerastoderma edule*, *Cerastoderma glaucum*). Par ailleurs, une équation donne la relation entre le poids sec de l'animal et son poids de coquille, hors période de gamétogenèse, au printemps 1995 (fig. 22d) :

$$P_{coq} (g) = 18,465 \times P_{sec} (g) ; (r^2=0.94, n=15 ; p<0,01),$$

et en terme d'accroissement de la partie organique de la coquille,

$$P_{coq} \text{ organique (mg/h/ind)} = 18,465 \times 16/1000 \times \text{Absorption nette (mg/h/ind)}$$

ou

$$P_{coq} \text{ organique (mg/h/ind)} = 0,295 \times \text{Absorption nette (mg/h/ind)}$$

Si l'on tient compte d'un facteur de correction donné plus haut par Gouletquer et Wolowicz (1989), le paramètre «orgcoq» (0,295) doit être réduit de 2 à 4,8 fois. Ainsi, l'énergie mobilisée pour la matière organique de la coquille a été réduite d'un facteur 2,11 et fixée à 14 % (orgcoq)

L'équation s'écrit alors:

$$\mathbf{Coqen (J/h/ind) = orgcoq \times (Absen - Respen - Exen)}$$

Les variables Psec et Pcoq sont étroitement liées puisqu'elles se partagent chacune une part du bilan de la production nette. Les modèles mathématiques prévoient généralement une allocation prioritaire de l'énergie vers le poids sec de l'animal (Barillé et al., 1997). Ainsi, la croissance de la coquille ne peut se réaliser que lorsque le poids sec croît également. Le bilan énergétique dévolu à la croissance pondérale du poids sec se traduit par l'équation suivante :

$$\mathbf{Bilanen (J/h/ind) = Absen - (Respen + Exen + Coqen)}$$

Quand Bilanen ≤ 0, alors Coqen=0

Les transformations du bilan énergétique final en poids nécessitent l'utilisation d'un coefficient de conversion pour les deux variables d'état étudiées (Psec et Pcoq).

Héral et Deslous-Paoli (1983), définissent un coefficient d'énergie par mg de poids de chair sèche de 20 joules. D'autre part Gouletquer et Wolowicz (1989) déterminent également que 1 mg de matière organique de coquille est à peu près équivalent à 20 joules. Un paramètre commun de conversion a été déterminé sous le nom « entopom » (20 joules/mg).

$$\text{Accroissement de Pcoqorg (g)} = \text{Coqen} / (\text{entopom} \times 1000)$$

$$\text{Accroissement de Psec (g)} = [\text{Absen} - (\text{Respen} + \text{Coqen} + \text{Exen})] / (\text{entopom} \times 1000)$$

Une équation permet la transformation du poids de matière organique dans la coquille (Pcoqorg) en poids total de coquille (Pcoq) (fig. 23).

Cette relation s'écrit :

$$\text{Pcoq (g)} = \text{pcoq1} \times \text{Pcoqorg}, (r^2=0,96 ; n=12 ; p<0,01)$$

Le poids total de l'animal est déterminé selon une régression par rapport au poids de coquille avec les valeurs observées en 1995 (fig. 22c).

$$\text{Ptot (g)} = \text{ptot1} \times \text{Pcoq}, (r^2=0,95 ; n=640 ; p<0,01)$$

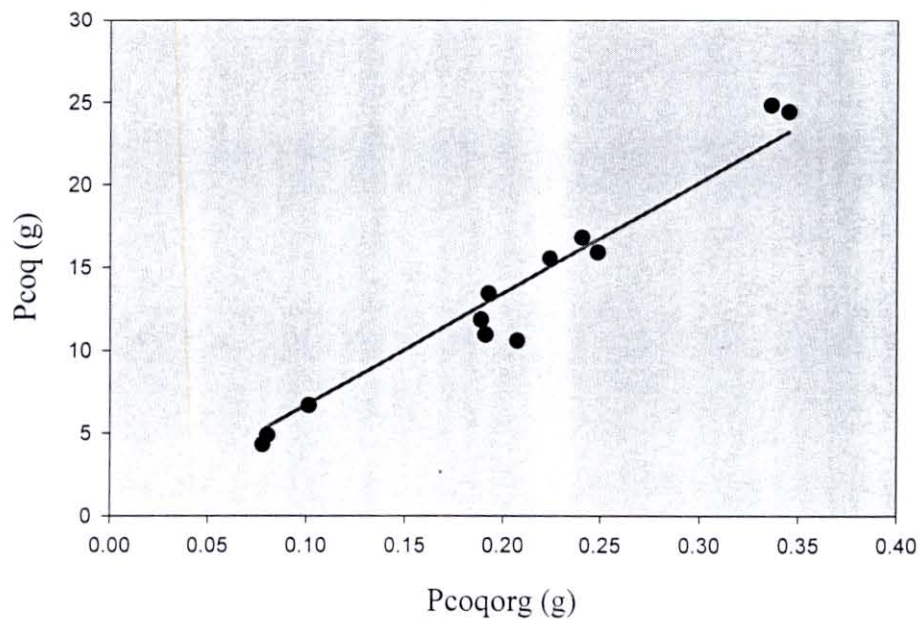


Figure 23 : Droite de régression entre le poids total de la coquille (Pcoq) et le poids organique de la coquille (Pcoqorg).

L'émission des gamètes

Une des difficultés majeures que l'on rencontre dans la plupart des modèles de croissance de bivalves est la ponte. Cette difficulté peut se résumer en deux points :

- Fixer la date de l'émission des gamètes
- Définir l'intensité de l'émission des gamètes

Les modélisateurs de la croissance de l'huître creuse *Crassostrea gigas* fixent de façon arbitraire le jour de l'émission des gamètes dans une plage temporelle, raisonnablement possible, qui correspond aux observations relevées sur le terrain (Barillé et al., 1997). L'intensité est définie par ces auteurs, selon un compartiment réserve-gonade qui est vidé le jour de l'émission des gamètes.

Dans notre étude, la date de l'émission des gamètes a été déterminée en fonction de l'évolution de l'indice de condition de Lawrence & Scott (1982) observé pendant les expérimentations de 1994 et 1995 (voir chapitre 3). La chute de cet indice correspond à celle du poids sec des individus, au moment de l'émission des gamètes. Il a été observé que cet indice se situait entre 120 et 140 à la veille de la libération des gamètes. Un paramètre nommé « seuilponte » a été ajusté à 130 pour déclencher la ponte. Par ailleurs, l'indice Lawrence & Scott (1982) a été calculé par le modèle selon la formule suivante :

$$\text{IndLS} = 1000 \times \text{Psec} / (\text{Ptot} - \text{Pcoq})$$

Dans le modèle, la reprise de la croissance de la coquille, après l'émission des gamètes, s'effectue dès que Indls est supérieur à 70 (coqseuil). Après l'émission des gamètes, les observations montrent que l'animal est amaigri et qu'il accroît préférentiellement sa chair au détriment de la coquille jusqu'à un seuil de qualité de chair qui correspond à un Indls de 70.

L'émission des gamètes s'effectue totalement en une seule fois, avec une intensité de 60 % du poids sec (pourceponte) si IndLS > 130.

$$\text{Psec} = \text{Psec} - (\text{pourceponte} \times \text{Psec})$$

Deslous-Paoli et Héral (1988), observent sur *Crassostrea gigas* que l'effort de reproduction peut varier de 18 à 62 % du poids sec, en milieu naturel.

Aspect général de la modélisation

La modélisation est réalisée au moyen du logiciel SENECA (Simulation Environment for Ecological Application) conçu pour la simulation de processus en fonction du temps. Les intégrations sont effectuées par SENECA, selon une équation différentielle basée sur la méthode d'Euler à pas variable. La programmation informatique est effectuée en langage FORTRAN.

Le modèle mathématique de la croissance de *Ostrea edulis* tient compte de différents mécanismes biologiques. Les équations ont été déterminées soit par l'expérimentation physiologique et zootechnique ou à défaut par la calibration à partir du modèle de divers paramètres. La pertinence des principaux paramètres a été testée par une analyse de sensibilité (Majkowski, 1982). Elle repose sur des variations non simultanées de 10 % de ces paramètres (tableau 10).

$$D = (100/p) \sum_{i=1}^n (x_i - x_i(t))$$

D : indice de sensibilité mesurant le pourcentage de variation de la variable x pour 10% de variation du paramètre choisi.

x_i = valeur de la variable au jour i ;

$x_i(t)$ = valeur de la variable dans la simulation témoin ;

n = nombre de jours simulés ;

p = pourcentage de variation du paramètre (10%).

Comme le signalent Barillé et al. (1997), cette technique simple permet d'identifier les paramètres ayant la plus forte influence sur le résultat de la simulation.

Tableau 10 : Résultats de l'analyse de sensibilité des paramètres.

Paramètres	-10%	+10%
aep	+1,68	2,00
coqseuil	+0,07	0,07
excre1	0,30	0,25
excre2	0,06	0,04
filt1	0,28	0,32
filt2	1,34	1,60
filt3	6,58	108,97
filt4	0,12	0,16
orgcoq	0,15	0,10
oxy1	0,17	0,14
oxy2	1,02	0,80
oxy3	4,38	10,67
oxy4	0,17	0,14
Pcoq1	0,41	0,11
pfen	0,4	0,37
pourceponte	0,63	0,63
ptot1	3,57	6,50
seuilponte	0,18	0,06

4.4.2 Résultats

Les figures 24a, 24b, 24c et 24d révèlent l'évolution des variables forçantes du milieu qui ont été observées lors de l'étude de la croissance de l'huître plate en milieu intensif, en 1995.

La filtration et la consommation d'oxygène (figs. 25a et 25b) sont sous l'influence directe de la température (fig. 24a). La filtration atteint $2 \text{ l.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ lorsque les températures sont supérieures à $24 \text{ }^{\circ}\text{C}$ au mois d'août, et ne dépasse pas $0,5 \text{ l.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ au début de l'étude avec une température de $10 \text{ }^{\circ}\text{C}$. L'énergie dépensée dans la consommation d'oxygène est importante en août, tout comme la filtration, et représente plus de $20 \text{ J.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ quand les températures sont proches de $24\text{-}25 \text{ }^{\circ}\text{C}$. En revanche, la respiration de l'huître plate est plus faible en avril 1995 et son coût est de $4 \text{ J.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ quand la température de l'eau est voisine de $10 \text{ }^{\circ}\text{C}$.

La filtration et la respiration sont des fonctions allométriques du poids sec. Cependant, malgré l'augmentation pondérale des animaux au cours de l'année ces deux fonctions sont plus sensibles aux variations de la température qu'à l'évolution du poids sec.

La qualité de la nourriture (Q_n) a varié en 1995 de 15 à 40 % de matière organique particulaire et montre ainsi une instabilité du milieu malgré le contrôle de l'apport de phytoplancton (*Skeletonema costatum*). Le pourcentage de la matière organique est particulièrement faible en période automnale (fig. 24c). Le seston total présente à cette saison des maximums de 120 mg/l qui traduisent une dilution importante de la matière organique par la charge minérale (fig. 24d). Toutefois, la charge particulaire totale est relativement faible (10 à 60 mg/l) d'avril à août, comparée aux valeurs que l'on peut observer dans les écosystèmes conchylicoles côtiers où la matière particulaire en suspension peut être supérieure à 300 mg/l (Haure, 1994 ; Haure et al., 1996 ; Barillé et al., 1997).

La figure 25c représente l'énergie absorbée par l'animal et les dépenses métaboliques constituées par l'énergie perdue lors de la consommation d'oxygène et l'excrétion. Le bilan énergétique ou production nette est positif d'avril à août même si les températures augmentent entraînant des coûts métaboliques plus importants. Dans un même temps la filtration de l'individu augmente (fig. 25a) et la concentration

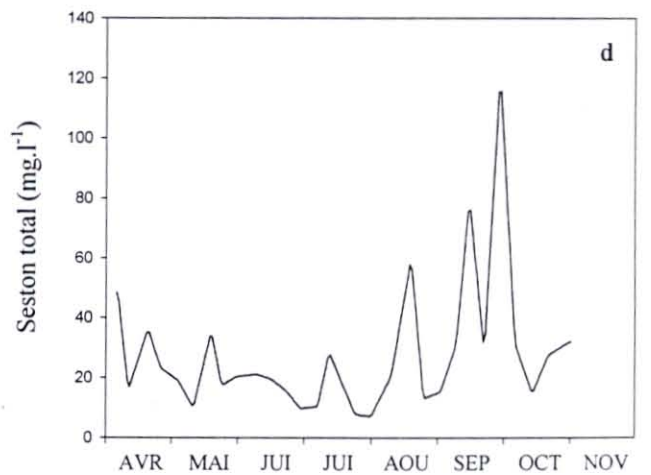
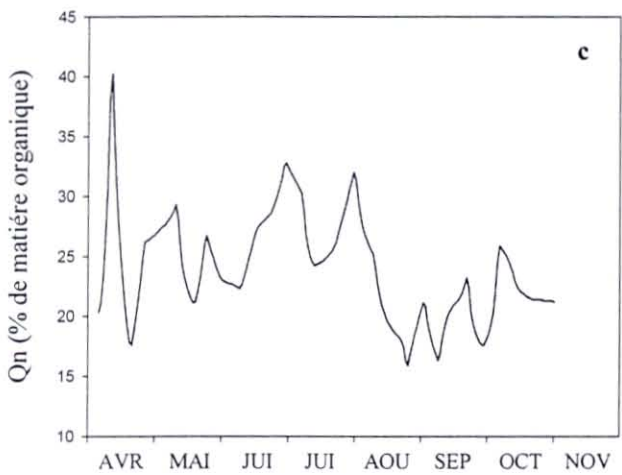
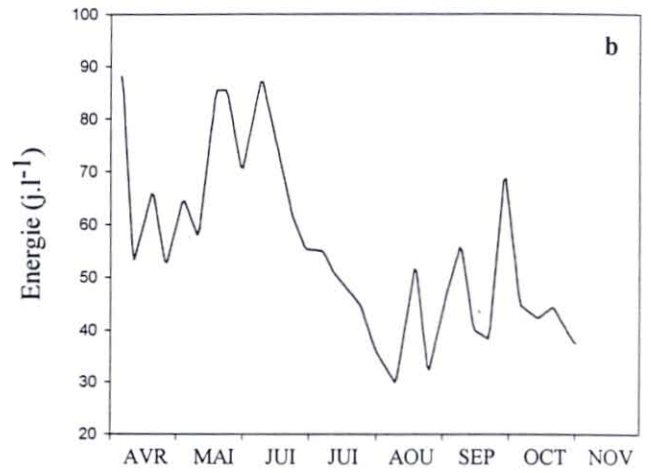
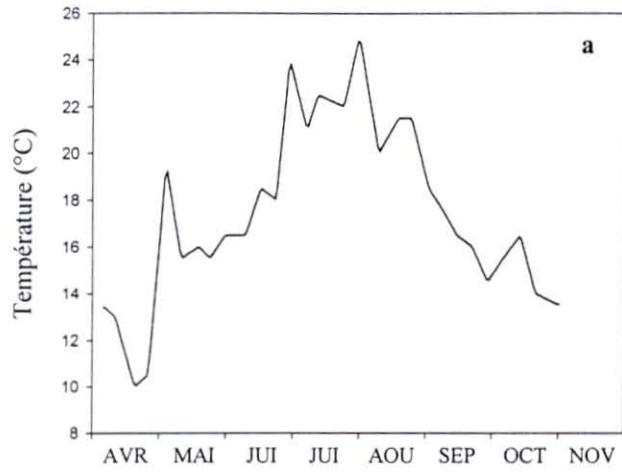


Figure 24 : Evolution des variables forçantes pendant la durée de l'élevage intensif d'*Ostrea edulis* en 1995.

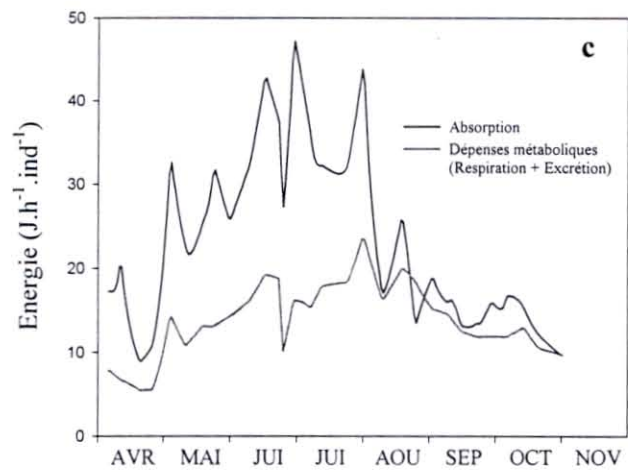
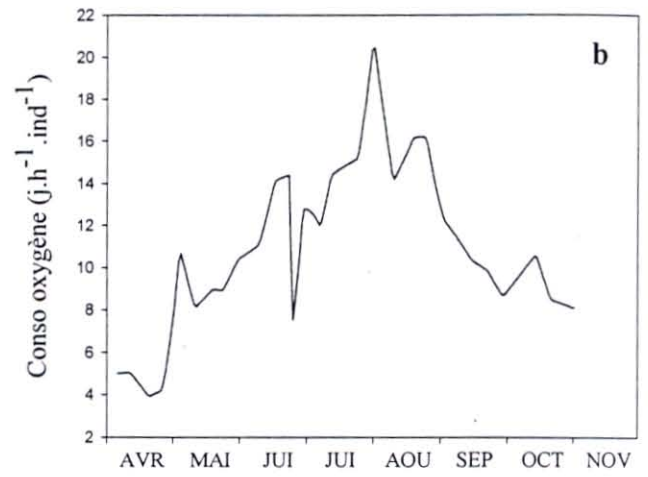
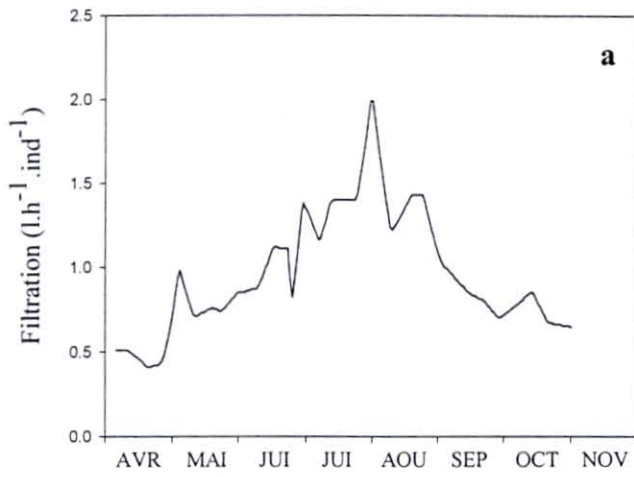


Figure 25: Evolution des variables accessoires calculées par le modèle.

énergétique est telle (fig. 24b) que les dépenses métaboliques sont largement couvertes. En automne, la production énergétique nette est faible, voire négative et entraîne l'amaigrissement de l'animal.

La croissance de l'huître plate, observée lors des études réalisées en 1995 a pu être comparée aux valeurs calculées par le modèle mathématique. Le poids sec de l'animal augmente de début avril à fin juin avec un poids sec respectif de 0,9 g et 1,7 g (fig. 26a). A la fin juin, l'huître libère ses produits génitaux dont le poids représente 60 % du poids sec. Une reprise de la croissance tissulaire est alors observée de fin juin à fin juillet où le poids sec atteint 1,4 g environ. Le modèle donne une bonne estimation de la croissance en poids sec de l'huître plate.

Le poids total et le poids de coquille simulés, quoique légèrement inférieurs, représentent bien les valeurs observées jusqu'à la date de l'émission des gamètes (Fig. 26b). Par la suite, un ralentissement de la croissance de la coquille semble mal estimé par le modèle. Enfin, la croissance de la coquille et du poids total est sous estimée par la modélisation durant la phase automnale. Toutefois, le différentiel entre les poids finaux calculés et observés sur le poids total sont de 5,5 % et sur le poids de la coquille de 2,7 %.

L'analyse de sensibilité (tableau 10), permet de déceler les paramètres les plus déterminants du modèle (en caractères gras). Dans un ordre décroissant, on trouve tout d'abord les paramètres *filt3* et *oxy3* qui présentent une forte sensibilité. Comme le signalent Barillé et al. (1997) ces résultats tiendraient plus de la formulation mathématique des modèles de filtration et de consommation d'oxygène, que d'une signification biologique. Il vient ensuite le paramètre *ptot1* qui intervient dans le calcul du poids total (*Ptot*). Le poids total est indispensable pour le calcul de l'indice de condition de Lawrence et Scott (1982) qui déclenche la ponte de l'animal et influence ainsi l'activité de croissance du poids sec en automne. Enfin, le paramètre *aep* relatif à l'efficacité d'absorption semble lui aussi déterminant dans la modélisation de la croissance du poids sec de l'huître plate.

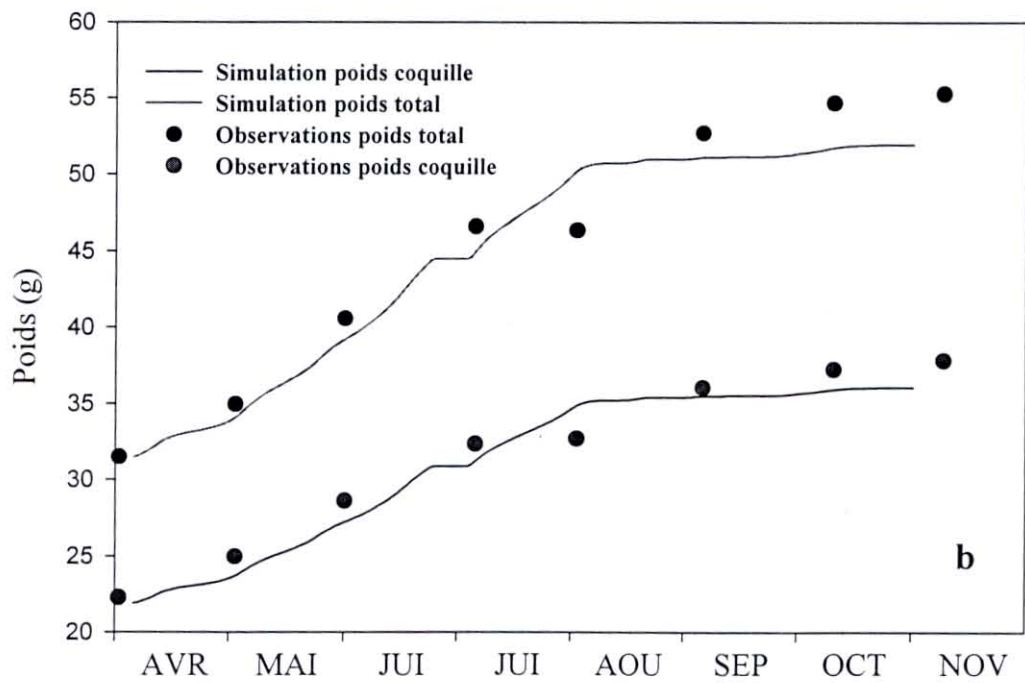
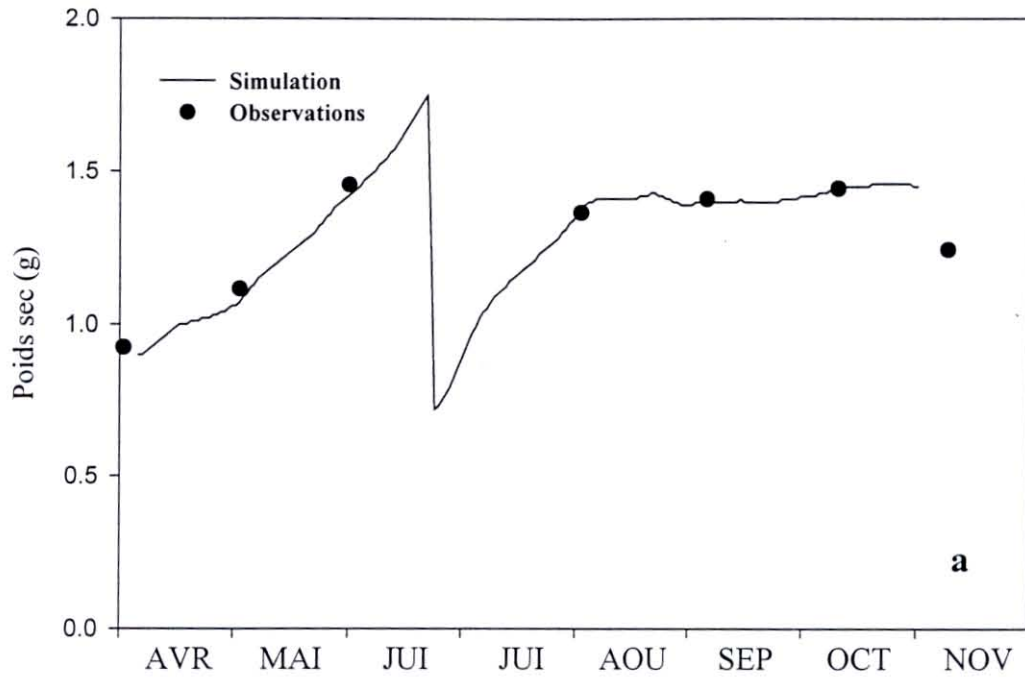


Figure 26 : a. Simulation du poids sec de l'huître plate *Ostrea edulis*.

b. Simulation du poids total et du poids de coquille d' *Ostrea edulis*.

4.4.3 Discussion

En absence de données supplémentaires, le modèle mathématique de croissance de l'huître plate *Ostrea edulis* n'a pu être validé. L'exercice de modélisation reste cependant un outil qui permet de valider les connaissances physiologiques de l'animal étudié, et de définir les compartiments moins connus sur lesquels des efforts d'étude doivent être fournis.

Le modèle confirme la bonne représentation des fonctions de filtration et de consommation d'oxygène de l'huître plate (Haure et *al.*, 1998). Les valeurs simulées semblent réalistes en intensité et sont sous l'influence de la température comme les relations définies par Bougrier et *al.* (1995) sur *Crassostrea gigas* et utilisées par Barillé et *al.* (1997) pour la modélisation de l'huître creuse.

Selon Hutchinson et Hawkins (1992), la filtration de l'huître plate diminuerait au fur et à mesure que la charge organique particulaire augmente. Ainsi, l'animal serait capable de réguler ses fonctions physiologiques de capture de particules en fonction de la richesse nutritive du milieu pour n'assurer que les besoins de son métabolisme. Cette approche de la régulation de la filtration semble séduisante mais n'a pas été concluante dans cette étude. Il semblerait que la variabilité de la matière organique observée dans le milieu en 1995 ne soit pas suffisante pour apprécier la sensibilité d'une telle fonction.

L'été est une période difficile, pour les élevages traditionnels d'huîtres, dans le milieu naturel. C'est une époque critique où les mortalités sont fréquentes, la plupart du temps dues à la rareté de la nourriture conjuguée aux fortes températures qui exacerbent les besoins métaboliques de l'animal (Barillé et *al.*, 1997). Ces conditions sensibles peuvent être évitées en élevage contrôlé avec un apport continu de nourriture, et une oxygénation suffisante de l'eau au moyen d'aérateurs. La modélisation présente ainsi un bilan énergétique satisfaisant à cette saison malgré l'augmentation des dépenses métaboliques de l'huître plate avec l'élévation de la température (fig. 25c). D'ailleurs, la ponte est suivie d'une croissance de la chair dont la vitesse est comparable à celle obtenue au printemps (fig. 26a).

Le modèle met l'accent sur la réactivité de la croissance de l'huître plate vis à vis de la qualité de la nourriture. En effet, la nourriture est associée à des charges minérales importantes au cours de l'automne qui diluent la matière organique.

La réponse physiologique de l'huître se traduit, dans le modèle, par une diminution de l'efficacité d'absorption de la matière organique ingérée. Bayne et Newell, (1983) observaient que les algues issues d'une culture étaient mieux assimilées que celles provenant du milieu naturel. Pour la moule *Perna perna*, Berry et Schleyer (1983) intègrent l'efficacité d'absorption comme une fonction du pourcentage de la matière organique contenue dans le seston total. Barillé et al. (1997) définissent un paramètre de la digestibilité en fonction de la qualité de la nourriture pour modéliser la croissance de *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron. En baie de Bourgneuf, le pourcentage de matière organique est le paramètre du milieu le mieux corrélé à la croissance de l'huître creuse après la température (Haure, 1994). Le paramètre relatif à la digestibilité est l'un des plus sensible pour la résolution mathématique de la croissance de l'huître plate. Ceci témoigne de son importance. Cependant, l'efficacité d'absorption est seulement ajustée dans ce modèle et des études sur le comportement physiologique devront être réalisées sur l'huître plate en fonction de différents pourcentages de matière organique.

La reproduction est un compartiment mal connu de la modélisation, chez *Ostrea edulis*. Différents travaux proposent l'utilisation de la température qui amorcerait la gamétogenèse au-delà d'un certain seuil, et un nombre de degré jour à partir duquel se déclencherait l'émission des gamètes. Cependant, la littérature propose beaucoup d'équations qui ne sont pas souvent en accord. Ainsi, la température seuil précisant le début de la gamétogenèse et le nombre de degrés jour seraient respectivement de 6,76 °C et 404 °C pour Mann (1979), de 7,0 °C et 554 ± 45 °C pour Wilson et Simons (1985), et de 10,75 °C et 122 ± 3 pour Martin et al. (1997). Cette voie est difficilement exploitable pour définir réellement quel est l'effort consacré à la reproduction chez l'huître plate en terme d'énergie, d'autant plus que la quantité de nourriture n'est pas sans effet sur ce phénomène (Martin et al., 1997). Par ailleurs, même si l'on sait que novembre et début décembre sont les deux mois de l'année où l'huître plate est réfractaire à un déclenchement de la gamétogenèse, malgré un conditionnement optimum (Lubet, 1981), il est délicat d'en fixer la date précise. Barillé et al. (1997) définissent le poids de chair sèche comme la composante d'un compartiment soma et d'un compartiment réserves-gonades pour *Crassostrea gigas*. De cette manière, lorsque le bilan est positif, le compartiment somatique se remplit tant que la croissance journalière ne dépasse pas une valeur de croissance somatique

maximale fixée. Quand la croissance journalière est supérieure à cette valeur, l'énergie excédentaire est utilisée pour remplir le compartiment réserves-gonades. Ce type de calcul est séduisant mais présente la croissance somatique comme prioritaire sur la gamétogenèse. Or, il arrive parfois dans le milieu naturel, lorsque la nourriture disponible est insuffisante que l'animal destine en priorité l'énergie acquise à la production de gamètes au détriment du soma. On assiste alors, à un sacrifice de l'animal pour assurer sa descendance, tant l'instinct de reproduction est fort et prime sur la maintenance basale (Callow, 1983).

Faute de données décrivant l'évolution biochimique de la chair de l'huître plate *Ostrea edulis* en 1995, il n'a pas été possible de différencier le compartiment somatique de celui des gonades. Seule la croissance de la chair sèche globale a été prise en compte. Massapina et *al.* (1997) observent que l'indice de condition de Quayle (1951) ($1000 \times \text{poids sec de la chair} / \text{volume intervalvaire}$), proche de celui de Lawrence et Scott (1982) (utilisé dans cette étude), suit les mêmes variations que celles du diamètre et du nombre d'ovocytes émis chez *Crassostrea angulata*. Ainsi, l'indice «IndLS» a été choisi pour déclencher la ponte, à un seuil maximum déterminé par les observations effectuées en 1994 et 1995.

5. CONCLUSION GENERALE

La faisabilité biologique de l'élevage intensif de l'huître plate *Ostrea edulis* avec apport de *Skeletonema costatum* a pu être démontrée. L'optimisation des techniques culturales réalisées sur 3 années (1994, 1995 et 1996) met en évidence différentes observations :

Les populations d'huîtres plates sélectionnées pour leur tolérance vis à vis du protozoaire *Bonamia ostreae* présentent des performances de croissance plus élevées que les animaux témoins non tolérants. Bien que la présence du protozoaire n'a pu être mis en évidence dans ce milieu d'élevage, les souches sélectionnées semblent moins sensibles à différents stress physiques, tels que de faibles renouvellements en eau et/ou des chutes d'oxygène dans les bassins. Ceci se traduit par des survies plus importantes de ces dernières par rapport aux lots témoins. Un des intérêts qui se dégage de ces résultats est de pouvoir atteindre un maximum de taille et de poids durant les deux premières années d'élevage, avant que *Bonamia Ostrea* ne se multiplie et n'entraîne la mort de l'animal. Il semblerait que la première année d'élevage soit la plus profitable à l'huître plate, du fait sans doute, de la faible énergie consacrée à la reproduction. En terme d'optimisation de l'élevage intensif de l'huître plate *Ostrea edulis*, cela signifie que les conditions suivantes doivent être respectées :

- 4 l/h/animal d'eau de mer enrichie
- 2.10^9 cellules de *Skeletonema costatum*/jour/animal

Cette stratégie d'élevage permet d'éviter l'appauvrissement du milieu par la consommation des huîtres et la prise de nourriture ne dépasse pas 30% de l'apport d'algues. Toutefois, ces caractéristiques d'élevage ne peuvent être appliquées que dans le cadre de l'expérimentation et ne sont pas transférées, dans l'immédiat, à la profession car elles sont beaucoup trop coûteuses.

Les données recueillies sur la physiologie de l'huître plate montrent que la population étudiée, provenant de l'écloserie de l'IFREMER de Ronce les bains ne traduit pas, en matière de filtration, un comportement physiologique identique aux populations issues de latitudes plus nord. Alors que la plupart des auteurs obtiennent un optimum de la filtration de l'huître plate entre 15 et 20 °C, cette étude présente

une augmentation de cette fonction physiologique avec le réchauffement de l'eau jusqu'à 30 °C (limite supérieure expérimentale). Ces réponses peu courantes, d'après la littérature, sont toutefois rencontrées chez l'huître plate lorsqu'elle est élevée en climat chaud (Israël, Caraïbes...). L'hypothèse qui peut être avancée dans cette étude, reposerait sur une éventuelle adaptation aux températures supérieures à 20 °C et qui se serait réalisée au stade larvaire.

Chez les bivalves, des résultats prometteurs ont été obtenus dans le domaine de la sélection pour la tolérance vis à vis de pathogènes (*Bonamia ostreae*). Cependant, il semblerait que le concept d'une sélection d'huîtres pour atteindre de meilleures performances de croissance est encore nouveau et les techniques sont encore perfectibles. De nos jours, peut-on envisager d'améliorer la croissance des huîtres plates avec des réponses écophysiologiques comme base de sélection, même si des réponses fiables ont pu être obtenues? Des études sur la transmissibilité des caractères physiologiques pertinents devront tout d'abord être réalisés. Si les fortes croissances sont liées à la fragilité des animaux, il faut abandonner l'idée de la sélection dans le but d'accélérer les performances pondérales. En revanche, la sélection physiologique mise au service de la génétique pourrait améliorer d'autres compartiments biologiques. Par exemple, il est actuellement vraisemblable d'essayer de sélectionner des animaux sur leur potentiel d'adaptation à différents milieux naturels ou contrôlés. Ainsi, on approcherait des techniques d'élevage qui sont devenues courantes dans le milieu de l'agriculture traditionnelle et qui iraient vers une amélioration des rendements de production.

Enfin, l'outil de la modélisation permet de mettre en équation les fonctions physiologiques connues de l'huître plate et valide en quelque sorte leur efficacité sur la croissance des huîtres plates. Il est ainsi possible de quantifier l'effet des principaux paramètres physiologiques sur le gain pondéral des animaux. Certaines lois devront être confirmées par des études ultérieures (efficacité d'absorption) et d'autres seront analysées pour être traduites sous forme d'équation mathématique (reproduction et ponte). Par ailleurs, la croissance des huîtres plates juvéniles (<1an) n'a pu être modélisée et un travail futur pourra être réalisé pour parfaire la connaissance des exigences biologiques de l'huître plate *Ostrea edulis*.

L'étude de la modélisation de la croissance de l'huître plate permet d'apprécier l'influence des variations du milieu en terme de qualité et de quantité de nourriture. L'apport de nourriture doit être beaucoup mieux contrôlé pour améliorer les performances de croissance de l'huître plate *Ostrea edulis*. La quantité de phytoplancton (*Skeletonema costatum*) devrait être gérée par automatisation en fonction de paramètres sensibles, tels que la fluorescence ou la densité optique mesurés *in vivo*. Cette étude sera effectuée prochainement au laboratoire LCPL de Bouin. En revanche, la qualité de l'eau de mer n'est pas un paramètre que l'on peut contrôler aisément dans ce type d'élevage. La température suit l'évolution naturelle au cours de l'année, et la charge inorganique est sous influence de la force et de la direction du vent, responsable de la remise en suspension de particules. La quantité de substances minérales est pourtant un des paramètres les plus sensibles dans le calcul du bilan énergétique. Ainsi, l'efficacité d'absorption ou digestibilité est très liée à la qualité de la nourriture et diminue lorsque la matière minérale augmente. A l'échelle d'un élevage contrôlé la qualité de l'eau peut être améliorée par l'utilisation de bassins de décantation situés en amont des bassins de grossissement. Ceci réclame toutefois de disposer d'importantes surfaces en eau, uniquement assujetties à cette fonction.

L'effort consacré à la reproduction est important chez les bivalves et notamment chez l'huître plate *Ostrea edulis*. Les travaux qui ont été menés sur le sujet ne donnent pas aujourd'hui de réponses satisfaisantes en matière de modélisation. Des études devront être réalisées pour déterminer quelles sont les conditions à partir desquelles le processus de la gamétogenèse s'enclenche. Mais aussi de définir des relations précises entre la reproduction et la température ainsi que la nourriture du milieu. Ce dernier point est particulièrement important dans les systèmes d'élevage intensif où une grande partie de l'énergie est allouée au compartiment gonadique de l'animal.

Le moment de l'émission des gamètes ainsi que son intensité devront être déterminés. De plus, chez *Ostrea edulis*, la femelle conserve les larves dans la cavité palléale durant 15 à 20 jours et l'on peut se demander ce qu'il advient, alors de son mode de nutrition.

Tous ces précédents points constituent autant d'études qui devraient être entreprises pour parfaire la connaissance physiologique de l'huître plate *Ostrea edulis*.

BIBLIOGRAPHIE

Anonyme 1987. Bilan énergétique chez les mollusques bivalves. Groupe de travail. La Tremblade, 1987. Vie mar., H.S, 7, pp 1-68.

Bacher C., M. Héral, J.M. Deslous-Paoli, D. Razet 1991. Modèle énergétique uniboite de la croissance des huîtres (*Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 48, pp 394-404.

Barillé L., M. Héral, A.L Barillé-Boyer 1997. Modélisation de l'écophysiologie de l'huître *Crassostrea gigas* dans un environnement estuarien. Aquat. Living. Resour , 10, pp 31-48.

Barillé L., J.Prou, M. Héral, S. Bougrier 1993. No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the japanese oyster *Crassostrea gigas*. J. Exp. Mar. Bio. Ecol., 171, pp 91-106.

Baud J.P., C. Bacher 1990. Use of ground saline water for intensive rearing of *Ruditapes philippinarum* juveniles in a nursery system. Aquaculture, 88, pp 157-178.

Baud J.P., A.Gérard, Y. Naciri-Graven 1997. Comparative growth and mortality of *Bonamia ostreae*-resistant and wild flat oysters, *Ostrea edulis*, in an intensive system. 1 first year of experiment. Mar. Biol. 9.

Baud J.P., Y. Glemarec, J. Haure 1998. Etude de la standardisation d'un stress thermique appliqué aux juvéniles de *Crassostrea gigas*. Communication orale, 101^{ème} journées annuelles de la société zoologique de France. "Stress et réactions de défense chez les invertébrés et vertébrés inférieurs, 29-30 juin, 1^{er} juillet Villeneuve d'Ascq.

- Baud J.P., J. Haure, J. Garnier 1990.** Effets de l'apport de phytoplancton *Skeletonema costatum* sur la croissance et les variations de la composition biochimique de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* cultivée en marais. Océanis, 16/5, pp 391-408.
- Baud J.P., J.M. Robert, M. Lemoine 1991.** Potential uses of subterranean salt water for aquaculture on the coast of "Pays de Loire" (France). Poster EAS Dublin, juin 1991.
- Bayne B.L. 1976.** Marine mussels, their ecology and physiology. Cambridge University Press. London, pp 506.
- Bayne B.L., C.J. Bayne, T.C. Carefoot, R.J. Thompson 1976.** The physiological ecology of *Mytilus californianus*. Conrad 1. Metabolism and energy balance. Oecologia (Berl.) 22, pp 211-228.
- Bayne B.L., A.J.S. Hawkins 1990.** Filter-feeding in bivalve molluscs : controls on energy balance. Comparative physiology animal nutrition and transport processes. Comp. Physiol., 5, pp 70-93.
- Bayne B.L., A.J.S. Hawkins, E. Navarro 1987.** Feeding and digestion by the common mussel *Mytilus edulis* L. (Bivalvia : Mollusca) in mixtures of salt and algal cells at low concentrations. J. Exp. Mar. Biol.Ecol., 111, pp 1-22.
- Bayne B.L., R.C. Newell 1983.** Physiological energetics of marine molluscs. In : K.M. Wilburg and A.S.M. Saleuddin Editors, The mollusca, 4; Academic Press London, pp 407-415.
- Bayne B.L., R.J. Thompson, J. Widdows 1973.** Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L. In "Effects of temperature on ectothermic organisms" W. Wieser, ed , Springer-Verlag, Berlin , pp 181-193.

- Bensh A., C. Bacher, J.P. Baud, J.L. Martin 1992.** Modélisation de la croissance de *Ruditapes philippinarum* dans un système expérimentale. IFREMER Actes Coll. Aspects de la de biologie des mollusques. Soc. Fr. Malacologie, 13, pp 71-82.
- Bernard F.R. 1974.** Particles sorting and labial palp function in the pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1795). Biol. Bull., 146 (1), pp 1-10.
- Berry P.F., M.H. Schleyer 1983.** The brown mussel *Perna perna* on the Natal coast South Africa : utilization of available food and energy budget. Mar. Ecol. Prog. Ser., 13, pp 201-210.
- Bligh J.G., W.F. Dyer 1959.** A rapid method of total lipid extraction and purification. Can. J. Biochem. Physiol., 37 : pp 911-917.
- Bodoy A., J. Prou, J.P. Berthomé 1986.** Etude comparative de différents indices de condition chez l'huître creuse (*Crassostrea gigas*). Haliotis 5 : pp 173-182.
- Bougrier S., P. Geairon, J.M. Deslous-Paoli, C. Bacher, G Jonquieres 1995.** Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* Thunberg. Aquaculture, 134, pp 143-154.
- Bougrier S., G. Tigé, E. Bachère, H. Grizel 1986.** *Ostrea angasi* acclimatization to French coasts. Aquaculture, 58, pp 151-154.
- Brody S. 1945.** Bioenergetic and growth. *Reinhold*, New-York, 1023.
- Buxton CD., RC. Newell, JG Field 1981.** Response-surface analysis of the combined effects of exposure and acclimation temperatures on filtration, oxygen consumption and scope for growth in the oyster *Ostrea edulis*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 6, pp 73-82.
- Callow P. 1983.** Physiological energetics of marine molluscs. *In* : The Mollusca K.M. Wilburg, S.M. Saleuddin eds. Academic Press, Londres, 6, pp 649-678.

- Child A.R., I. Laing 1998.** Comparative lox temperature tolerance of small juvenile European *Ostrea edulis* L. and Pacific oysters, *Crassostrea gigas* Thunberg. Aquaculture Research, 29, pp 103-113.
- Comps M. 1983 .** Recherches histologiques et cytologiques sur les infections intracellulaires des mollusques bivalves marins. Thèse d'Etat en Sciences Naturelles. Université de Montpellier.
- Dame R.F. 1972.** The ecological energies of growth, respiration and assimilation in the intertidal American oyster *Crassostrea virginica*. Mar. Biol., 17, pp 243-250.
- Deslous-Paoli J.M. 1993.** Physiologie alimentaire des coquillages : conséquences sanitaires. Coquillages, I.T.S.V.F. pp 207-220.
- Deslous-Paoli J.M., M. Héral 1988.** Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultivated in the bay of Marennes-Oléron. Aquat. Living Resour., 1, pp 239-249.
- Deslous-Paoli J.M., A.M. Lannou, P. Geairon, S. Bougrier, O. Raillard, M. Héral 1992.** The effects of food behaviour of *Crassostrea gigas* (Molluscs bivalvia) on natural particulate matter biosedimentation. Hydrobiologia, 231, pp 85-91.
- Dinamami P., P.M. Hine, J.B. Jones 1987.** Occurrence and characteristics of the haemocyte parasite *Bonamia ostreae*, in the New-Zealand dredge oyster, *Tiostrea lutaria*. Dis. aqu. Org., 3, pp 37-44.
- Drinnan R.E., 1964.** An apparatus for recording the water pumping behaviour of lamellibranchs. Neth. J. Sea Res. 2: pp 223-232.
- Dubois M., K.A. Gilles, P.A. Hamilton, P.A. Rebecs, F. Smith 1956.** Colorimetric method for determination of sugars and related substances Anal. Chem., 28 (3) : pp 350-356.

- Fiala-Médioni A., M.Copello, J.C. Colomines 1985.** Relations trophiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et son milieu ; influence de la concentration et de la taille des particules. In : Bases biologiques de l'Aquaculture Actes de Colloques, 1, IFREMER, pp 64-75.
- Gnaiger E. 1983.** Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption. In : Polarographic oxygen sensors. E. Gnaiger, H. Forstner eds. Springer-Verlag, Berlin, appendix C., pp 337-345.
- Gouletquer P., Héral M. 1997.** Marine molluscan production trends in France : from fisheries to aquaculture. U.S. Dep Commer., NMFS, 129, pp 137-164.
- Gouletquer P., M. Héral, J.M. Deslous-Paoli, J. Prou, J. Garnier, D. Razet, W Boromthananarat 1989.** Ecophysiologie et bilan énergétique de la palourde japonaise d'élevage *Ruditapes philippinarum*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 132, pp 85-108.
- Gouletquer P., J.P. Joly, A. Gérard, E. Le Gagneur, J. Moriceau, J.M. Peignon, S. Heurtebise, P. Phelipot 1996.** Performance of triploid Pacific oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg) reared in high carrying capacity ecosystem : survival, growth and proximate biochemical composition. Soc. Fr. Malacologie, Haliotis, 25, pp 1-12.
- Gouletquer P., M. Wolowicz 1989.** The shell of *Cardium edule*, *Cardium glaucum* and *Ruditapes philippinarum* : organic content composition and energy value as determined by different methods. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 69, pp 563-572.
- Grizel H. 1985.** Etude des récentes épizooties de l'huître plate *Ostrea edulis* Linné et de leur impact sur l'ostréiculture bretonne. Thèse d'Etat. Université des Sciences et techniques du Languedoc. Montpellier II.
- Grizel H., M. Bonami, J.R. Cousserans, F. Duthoit, J.L., M.A. Le Pennec 1994.** Recherche de l'agent de la maladie de la glande digestive de *Ostrea edulis*, Linné. Bull. Inst. Pêches marit., 240, pp 7-30.

- Grizel H., M. Comps, D. Raguènes, Y. Leborgne, Y. Tigé, A.G. Martin 1983.** Bilan des essais d'acclimatation d'*Ostrea edulis* sur le côtes de Bretagne. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 46, pp 290-225.
- Grizel H., M. Héral 1991.** Introduction into France of the Japanese oyster *Crassostrea gigas* . J. Cons. C.I.E.M., 47, pp 399-403.
- Haure J., J.P. Baud 1993.** Intensive rearing of flat oyster *Ostrea edulis* in raceways using underground saltwater: an approach to validate a methodology. Poster and abstract, 60-61, WAS, Torremolinos, mai 1993.
- Haure J. 1994.** Approche de la capacité trophique dans un bassin ostréicole (Baie de Bourgneuf). Mémoire E.P.H.E., p 103.
- Haure J., C. Penisson, S. Bougrier, J.P. Baud 1998.** The influence of temperature on the clearance and oxygen consumption rates of the flat oyster *Ostrea edulis* : Determination of the allometric coefficients. Aquaculture, 169, pp 211-224.
- Haure J., P.G Sauriau, J.P Baud 1996.** Effets du vent sur la remise en suspension particulaire en baie de Bourgneuf: conséquences sur la croissance de *Crassostrea gigas*. J. Rech. Océanographique, vol 21, n° 2 et 3, p 88.
- Hawkins A.J.S, A.J. Day, A. Gérard, Y. Naciri, C. Ledu, B.L. Bayne, M. Héral 1994.** A genetic and metabolic basis for faster growth among triploids induced by blocking meiosis I but not meiosis II in the larviparous European flat oyster, *Ostrea edulis* L. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 184, pp 21-40.
- Héral M., J.M. Deslous-Paoli 1983.** Valeur énergétique de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* estimée par microcalorimétries et par dosages biochimiques, Oceanol. Acta, 2, pp 193-199.

- Héral M., J.M. Deslous-Paoli, J. Prou 1986.** Dynamique des productions et des biomasses des huîtres cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. ICES, Mariculture Comm. F., p 41.
- Héral M., D. Razet, S. Maestrini, J. Garnier 1980.** Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron. Apport énergétique pour la nutrition de l'huître. C.N. 1980/2 : p 44.
- Hervio D, E. Bachère, V. Boulo, N. Cochennec, V.Vuillemin, Y. Le Coguc, G. Cailletaux., G. Mazurié, E. Mialhe 1995.** Establishment of an experimental infection protocol for the flat oyster, *Ostrea edulis*, with the intrahemocytic protozoan parasite, *Bonamia ostreae*, application in the selection of parasite-resistant oysters. Aquaculture, 132, pp 183-194.
- Hildreth D.I., D.J. Crisp 1976.** A corrected formula for calculation of filtration rate of bivalve molluscs in an experimental flowing system. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 56, pp 111-120.
- Hutchison S., L.E. Hawkins 1992.** Quantification of the physiological responses of the European flat oyster *Ostrea edulis* L. To temperature and salinity. J. Moll. Stud., 58, pp 215-226.
- Kirby-Smith W.W. 1972.** Growth of the bay scallop : influence of experimental water currents. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 8: pp 7-18.
- Korringa P. 1947.** Périodicité lunaire dans la production des larves d'huîtres plates *Ostrea edulis* L. Bull. Un. Synd. Ostreic. Morbihan, 9, pp 9-10.
- Kuenzler E.J. 1961.** Phosphorus budget of a mussel population. Limnol. Oceanogr., 6, pp 400-415.
- Launey S. 1998.** Marqueurs microsatellites chez l'huître plate *Ostrea edulis* L. : Caractérisation et applications a un programme de sélection pour une résistance au

parasite *Bonamia ostreae* et à l'étude de populations naturelles. IFREMER/ Institut National Agronomique Paris-Grignon. Thèse soutenue le 16 janvier 1998.

Lawrence D.R., G.I. Scott 1982. The determinal and use of condition index of oysters. *Estuaries*, S (K), pp 23-27.

Le Borgne Y., M. Le Pennec 1983. Elevage expérimental de l'huître asiatique *Ostrea denselamellosa* (Lischke). *Vie mar.*, 5, pp 23-28.

Loosanoff V.L., H.C. Davis 1963. Rearing of bivalve mollusks. In : *Advances in marine biology*, F.S. Russell ed., Academic Press. London., 1, pp 1-136.

Lowry O.N., N.I. Rosenbrough, A.L. Farrand, R.J. Randau, 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 193 : pp 263-275.

Lubet P.E 1981 Influence des facteurs externes sur la reproduction des lamellibranches. *Oceanis*, 6 fasc 5, pp 469-489.

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, pp 95-110.

Marsh J.B., D.B. Weinstein. 1966. Sample charring method for determinal of lipid. *J. Lipides* 7 : pp 574-576.

Majkowski J. 1982. Usefulness and applicability of sensitivity analysis in a multispecies approach to fisheries management. *In* : *Theory and management of tropical fisheries*. Pauly D., G.I. Murphy eds. ICLARM Conf. Proc., 9, pp 149-165.

Marteil L. 1960. Ecologie des huîtres du Morbihan *Ostrea edulis* Linné et *Gryphea angulata* Lamarck. *Revue de l'Institut des Pêches maritimes*, 24-3, pp 335-345.

Marteil L. 1976. La conchyliculture Française, deuxième partie : biologie de l'huître et de la moule. *Revue de l'Institut des Pêches Maritimes*, pp 207-312.

- Martin A.G., A. Gérard, N. Cochenec, A. Langlade 1993.** Selecting flat oysters, *Ostrea edulis*, for survival against the *Bonamia ostreae* : assessment of the resistance of first selected generation. Bordeaux Aquaculture 92 E.A.S, 18, pp 545-554.
- Martin A.G., A. Littaye-Mariette, A. Langlade, J.P. Allenou 1997.** Cycle de reproduction naturelle de l'huître plate *Ostrea edulis*. Groupe de travail sur la reproduction des mollusques bivalves d'aquaculture marine. Nantes 14-15 Nov-1995.
- Massapina C., E.Dores, D.Matias, S.Joaquim, N. Devauchelle 1997.** Etat actuel des connaissances sur la reproduction artificielle de l'huître *Crassostrea angulata* au Portugal. Groupe de travail sur la reproduction des mollusques bivalves d'aquaculture marine. Nantes 14-15 Nov- 1995.
- Mathers N.F. 1974.** Some comparative aspects of filter-feeding in *Ostrea edulis* L. and *Crassostrea angulata* iam Mollusca : Bivalvia. Proceedings of the Malacological Society of London, 41, pp 89-98.
- Mialhe E, E. Bachère, D.Chayot, H. Grizel 1988.** Isolation and purification of the protozoan *Bonamia ostreae*, a parasite affecting the flat oyster *Ostrea edulis* L. Aquaculture, 71, pp 293-299.
- Møhlenberg F., H.U. Riisgård 1978.** Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. Ophelia, 17, pp 239-246.
- Montes J., R. Anadon, C. Azevedo 1994.** A possible life cycle for *Bonamia ostreae* on the basis of electron microscopy. J. Invertebr. Pathol., 63, pp 1-6.
- Moreau C. 1996.** Des eaux souterraines salées en baie de Bourgneuf pour la production de microalgues en aquaculture : l'azote ammoniacal, le fer et le manganèse dissous, causes de la variabilité de la fertilité potentielle pour trois diatomées-test. Thèse, pp 274.

- Naciri-Graven Y, A.G. Martin, J.P. Baud, T.Renault, A. Gérard 1998.** Selecting flat oyster *Ostrea edulis* for survival against the parasite *Bonamia ostreae*, J. Exp. Mar. Biol. Ecol , 224, pp 91-107.
- Naciri-Graven Y, J. Haure, A. Gérard, J.P. Baud 1999.** Comparative growth of *Bonamia ostreae* resistant and wild flat oysters *Ostrea edulis* in an intensive system. II. Second year of experiment. Aquaculture, 171, pp 195-208.
- Newell R.I.E. 1977.** The eco-physiology of *Cardium edule* Linne. Ph. D. thesis, University of London, London, England.
- Newell R.C., L.G. Johnson, L.H. Kofoed 1977.** Adjustment of the components of energy balance in response to temperature change in *Ostrea edulis*. Oecologia, 30, pp 97-110.
- Newell R.C., S.I. Jordan 1983.** Preferential ingestion of organic matter by the American oyster *Crassostrea virginica*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 13, pp 47-53.
- Pascual M., A.G. Martin, E. Zampatti, D. Coatanea, J. Deffosse, R. Robert 1991.** Testing of the Argentina oyster, *Ostrea puelchana* in several French oyster-farming sites. CIEM, CM/K, p 30.
- Pichot Y., M. Comps, G. Tige, H. Grizel, M.A. Rabouin 1980.** Recherches sur *Bonamia ostreae* gen. N., sp. N., parasite nouveau de l'huître plate *Ostrea edulis* L. Rev. Trav. Pêches Marit., 43, pp 131-140.
- Powell E.N., E.E. Hofmann, J.M. Klinck, S.M. Ray 1992.** Modeling oyster population. I. A commentary on filtration rate. Is faster always better? J. Shellfish Res., 11, 387-398.
- Quayle D.B. 1951.** The seasonal growth of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Ladysmith Harbour. B. C. Prov. Dept. Fish. Annu. Rep., pp 85-90.

- Raillard O., J.M. Deslous-Paoli, M. Héral, D. Razet 1993.** Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. *Oceanologica Acta*, 16/1, pp 73-82.
- Razet D., M. Héral, J. Prou, M. Sornin 1990.** Variations des productions de biodépôts (fécès et pseudofécès) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal : baie de Marennes-Oléron. *Haliotis*, 10, pp 143-161.
- Riisgård H.L. 1977.** On measurements of the filtration rates of suspension feeding bivalves in a flow system. *Ophelia*, 16: pp 167-173.
- Riisgård H.L., A. Randlov 1981.** Energy budget, growth and filtration rates in *Mytilus edulis* at different algal concentrations. *Mar. Biol.*, 61, pp 227-234.
- Riva A., H. Massé 1983.** Relations trophiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et son milieu ; influence de la concentration et de la taille des particules. In : Bases biologiques de l'Aquaculture Actes de Colloques, IFREMER, pp 63-74.
- Robert R, Y. Borel, Y. Pichot, G. Trut 1991.** Growth and mortality of the European oyster *Ostrea edulis* in the bay of Arcachon France. *Aquat. Living. Resour.*, 4, pp 265-274.
- Rodhouse P.G. 1978.** Energy transformation by the oyster *Ostrea edulis* in a temperate estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 34, pp 1-22.
- Shpigel M. 1989.** Gametogenesis of the european flat oyster *Ostrea edulis* and pacific oyster *Crassostrea gigas* in farm water in Israël. *Aquaculture*, 80, pp 343-349.
- Soletchnik P, D. Razet, P.Geairon, N. Faury, P. Gouletquer 1997.** Ecophysiologie de la maturation sexuelle et de la ponte de l'huître creuse *Crassostrea gigas* : réponses métaboliques (respiration) et alimentaires (filtration, absorption) en fonction des différents stades de maturation. *Aquat. Living Resour.*, 10, pp 177-185.

- Spencer B.E. 1988.** Growth and filtration of juvenile oysters in experimental outdoor pumped upwelling systems. In : Aquaculture, 75 : pp 139-158.
- Sunderlin J. B., W. J. Tobias, O. A Roels 1976.** Growth of the european oyster, *Ostrea edulis* linné, in the st. croix artificial upwelling mariculture system and in natural waters. Proc. Natl. Shellfish. Assoc., 65, pp 43-48.
- Thompson R.J., B.L. Bayne 1974.** Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol., 27, pp 317-326.
- Thorgaard G.H 1986.** Ploidy manipulation and performance. Aquaculture, 57, pp 57-64.
- Toro J.E., G.F. Newkirk 1990.** Divergent selection for growth rate in the European oyster *Ostrea edulis* : response to selection and estimation fo genetic parameters. Mar. Ecol. Prog. Ser., 62, pp 219-227.
- Toro J.E., A. M. Vergara, R. Gallegillos 1996.** Multiple-locus heterozygosity, physiology and growth at two different stages in the life cycle of the Chilean oyster *Ostrea chilensis*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 134, pp 151-158.
- Vahl O. 1973.** Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* L. of different sizes. Ophelia, 12, pp 45-52.
- Van Banning P. 1990.** The life cycle of the oyster pathogen *Bonamia ostreae* with a presumptive phase in the ovarian tissue of the European flat oyster *Ostrea edulis*. Aquaculture, 84, pp 189-192.
- Walne P.R. 1972.** The influence of current speed, body size and water temperatures on the filtration rate of five species of bivalves. J. Mar. Biol. Assoc. UK., 52, pp 345-374.

- Walne P.R., R. Mann 1970.** The seasonal variation of meat and glycogen content of seven populations of oyster *Ostrea edulis* L. and review of the literature. Fish. Invest., 226 (3) : p 35.
- Widdows J. 1978.** Combined effect of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. J. Mar. Biol. Assoc. UK., 58, pp 109-124.
- Widdows J.P., C. Festhand, C.M. Worrall 1979.** Relationship between seston, available food and feeding activity in the Common mussel *Mytilus edulis* Mar. Biol., 50 : pp 125-207.
- Wilson J.H. 1983.** Retention efficiency and pumping rate of *Ostrea edulis* in suspensions of *Isochrysis galbana*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 12, pp 51-58.
- Wilson J.H. 1987** Environmental parameters controlling growth of *Ostrea edulis* L. and *Pecten maximus* L. suspended culture. In : Aquaculture, 64 : pp 119-131.
- Wilson J.H., J. Simons 1985.** Gametogenesis and breeding of *Ostrea edulis* on the west coast of Ireland. Aquaculture, 46, pp 307-321.
- Winter E. J. 1973.** The filtration of *Mytilus edulis* and its dependence on algal concentration measured by a continuous automatic recording apparatus. Mar. Biol., 22, pp 317-328.
- Winter E. J. 1976.** A critical review on some aspects of filter-feeding in lamellibranchiate bivalves. Halictis, 7, pp 71-87.
- Winter E. J. 1978.** A review on the knowledge of suspension feeding in lamellibranchiate bivalves with special reference to artificial aquaculture systems. Aquaculture, 1, pp 1-13.

**PUBLICATIONS
&
COMMUNICATIONS**

Articles dans revue à comité de lecture

Naciri-Graven Y., J. Haure, A. Gérard et J.P. Baud (1999). Comparative growth of *Bonamia ostrea* resistant and wild flat oyster *Ostrea edulis* in an intensive system. II. Second year of the experiment. *Aquaculture* 171, 195-208.

Haure J., C. Penisson, S. Bougrier et J.P. Baud (1998). The influence of temperature on the clearance and oxygen consumption rates of the flat oyster *Ostrea edulis* : Determination of the allometric coefficients. *Aquaculture* 169, 211-224.

Baud J-P., J. Haure et J. Garnier (1990). Effet de l'apport de phytoplancton (*Skeletonema costatum*) sur la croissance et les variations biochimiques de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* cultivée en marais. *Oceanis*, 16 (5), 391-408.

Baud J-P., J. Haure et A. Bodoy (1992). Intensive culture of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) in marine ponds. The impact of rearing densities and feeding levels on growth rates and yields. *Oceanis*, 18 (1), 121-132.

Sauriau P-G., J. Haure et J-P. Baud (1997). Sprinkling : a new method of distributing live algae food in marine coastal ponds used for Manila clam *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve) intensive culture. *Aquaculture Research*, 28, 661-669.

Articles dans revue sans comité de lecture.

Baud J-P., J. Haure, A. Marion et J.M. Robert (1993). Variations spatiotemporelles des paramètres hydrobiologiques dans trois secteurs ostréicoles de la baie de Bourgneuf : Conséquences sur l'aménagement des cultures marines. *Actes du colloque "Le littoral ses contraintes environnementales et ses conflits d'utilisation"* Nantes 1-4 juillet 1991; 83-86.

Baud J-P., J. Haure et P-G. Sauriau (1993). Influence de la méthode de distribution du phytoplancton sur l'homogénéité de croissance de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) élevée en bassin. *Note au CIEM*, 1993/K: 45,12.

Haure J., J-P. Baud et A. Bodoy (1993). Caractéristiques hydrobiologiques de deux secteurs ostréicoles de la baie de Bourgneuf. Relations avec la croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. *Actes du colloque "Le littoral ses contraintes environnementales et ses conflits d'utilisation"*. Nantes 1-4 juillet 1991; 83-86.

Communications pour colloque ou groupe de travail.

Baud J-P et J. Haure (1989). Intensive rearing of Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) in ponds. Poster, European Aquaculture Society, Bordeaux 2,3 et 4 octobre. (1er Prix).

Baud J-P., J. Haure et J. Garnier (1989). Effet de l'apport de phytoplancton (*Skeletonema costatum*) sur la croissance et les variations biochimiques de *Ruditapes philippinarum* cultivée en marais. Communication orale aux journées du Gabim, 8-10 novembre, Nantes.

Baud J-P., J. Haure et A. Marion (1991). Variations spatiotemporelles de l'hydrobiologie dans trois secteurs continentaux et ostréicoles de la baie de Bourgneuf : Conséquences sur l'aménagement des cultures marines. Communication orale, symposium U.O.F. Nantes du 1 au 3 juillet.

Baud J-P., J. Haure et A. Bodoy (1991). Intensive culture of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) in marine ponds. The impact of rearing densities and feeding levels on growth rate and yields. Communication orale. Symposium SFJO Nantes 2-5 juillet.

Haure J., J-P. Baud et A. Bodoy (1991). Caractéristiques hydrobiologiques de deux secteurs ostréicoles de la baie de Bourgneuf, relations avec la croissance de l'huître (*Crassostrea gigas*). Communication orale, symposium UGF Nantes du 1 au 3 Juillet.

Haure J., J-P. Baud et A. Bodoy (1991). Trophic competition between natural beds of mussels (*Mytilus edulis*) and Japanese oysters (*Crassostrea gigas*) in the bay of Bourgneuf (Atlantic coasts of France). Implications in its management. Poster EAS Dublin.

Haure J et J-P. Baud (1993). Intensive rearing of flat oyster *Ostrea edulis* in raceways using underground saltwater: an approach to validate a methodology. Poster and abstract, 60-61, WAS, Torremolinos.

Haure J. (1994). Approche de l'écophysiologie des populations d'*Ostrea edulis* élevées intensivement en bassin. Journées conchyliques, 28.30 juin, Nantes.

Ettajani H., J-C. Amiard, J. Haure et T. Renaud (1994). Colloque International Eaux et Pollution, Agadir (Maroc) 21 - 28 Avril. Communication orale et résumé 66.

Baud J-P et J. Haure (1995). Utilisation des eaux salées souterraines comme milieu de culture de la diatomée *Skeletonema costatum* : applications à l'élevage intensif de bivalves. Communication orale et écrite pp5. Colloque pluridisciplinaire " La qualité de l'eau " Nantes 26-28 octobre.

Baud J-P., M Cardinal et J Haure (1995). Improvement of oyster market quality with a new fattening technique using underground saltwater. Poster et résumé pp 245-246 E.A.S. Trondheim 9-12 août.

Haure J., J-P. Baud et P-G. Sauriau (1995). Effets du vent sur la remise en suspension particulaire en baie de Bourgneuf. Conséquences sur la croissance de *Crassostrea gigas*. Communication orale et résumé. XXI^{ème} colloque de l' U.O.F. Cherbourg 6-8 décembre.

Baud J-P., E. Champion et J. Haure (1996). Faisabilité d'un pilote d'élevage polyvalent intensif en marais. Marais maritimes et Aquaculture. Séminaire du 6 au 8 juin. Centre international de la mer, Rochefort.

Baud J-P., J. Haure et Y. Rince (1996). Valorisation d'effluents piscicoles de bar *Dicentrarchus labrax* en marais par une production associée d'huître creuse *Crassostrea gigas*. Marais maritimes et Aquaculture. Séminaire du 6 au 8 juin, centre international de la mer, Rochefort.

Baud J-P., N. Le Bayon, J. Haure, M. Nourry, H. Palvadeau, C. Penisson, Y. Naciri-Graven, E. Goyard et M. Barré (1997). Comparaison de la croissance et de la mortalité de différentes familles et lignées d'huître plate *Ostrea edulis* élevées en système intensif. Journées Conchylicoles IFREMER de Nantes, 18-19 mars.

Baud J-P., Y. Chiffolleau, Y-M. Glemarec, J. Haure et M. Nourry (1997). Influence des paramètres environnementaux sur la mortalité estivale des juvéniles d'huîtres creuses *Crassostrea gigas*. Journées Conchylicoles IFREMER de Nantes, 18-19 mars.

Haure J, J-P. Baud et S. Bougrier (1997). Etude des relations allométriques de l'huître plate *Ostrea edulis* relative à la filtration et à la consommation d'oxygène en fonction de la température. Journées Conchylicoles IFREMER de Nantes, 18-19 mars.

Haure J (1998). L'ostréiculture en baie de Bourgneuf: Etat des lieux et perspectives. Communication orale Stage professionnel D.J.A, 20 avril 1998, Beauvoir sur mer.

Baud J.P, Y.M Glemarec et J Haure (1998). Etude de la standardisation d'un stress thermique appliqué aux juvéniles de *Crassostrea gigas*. Communication orale, 101^{ème} journées annuelles de la société zoologique de France. "Stress et réactions de défense chez les invertébrés et vertébrés inférieurs. 29, 30, Juin et 1^{er} Juillet, Villeneuve d'Ascq.

Baud J-P., S. Catois, Y.M. Glemarec, J. Haure, M. Nourry, H. Palvadeau, C. Penisson et J.L. Martin (1999). Mise au point d'une méthode standardisée de choc thermique pour du naissain d'huître creuse *Crassostrea gigas* d'écloserie et de captage naturel. Journées Conchylicoles IFREMER de Nantes, 27-25 mars.

J. Haure et J.P. Baud (1999). Relations entre le physiologie et la croissance de l'huître plate *Ostrea edulis* en élevage intensif. Journées Conchylicoles IFREMER de Nantes, 27-25 mars.

J. Haure et A.L. Barillé (1999). Modélisation de la croissance de l'huître plate *Ostrea edulis* en élevage intensif. Journées Conchylicoles IFREMER de Nantes, 27-25 mars.

H. Palvadeau, J. Haure, M. Nourry, C. Penisson et J.P. Baud (1999). Mise au point d'un outil de traitement de l'eau salée souterraine à vocation d'élevage de mollusques et de diversification de la production phytoplanctonique. Journées Conchylicoles IFREMER de Nantes, 27-25 mars.

J.P. Baud, H. Palvadeau, C. Mornet, M. Nourry et J. Haure (1999). Optimisation de l'affinage contrôlé en bassin de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. Journées Conchylicoles IFREMER de Nantes, 27-25 mars.

Articles de vulgarisation

Baud JP, H Palvadeau et M Nourry (1998). Prégrossissement comparé de *Crassostrea gigas* en eau de mer et en eau salée souterraine traitée et enrichie. L'ostréiculteur 117, 1p

Rapports internes DRV référencés

Baud J-P et J. Haure (1987). Estimation des stocks d'huîtres cultivées dans la baie de Bourgneuf en 1986. RIDRV-88.020-RA/Bouin, 34p.

Baud J-P et J. Haure (1987). Estimation des stocks de moules de gisements naturels dans la baie de Bourgneuf en 1986. RIDRV 88.012 RA/Bouin, 29p.

Baud J-P., P. Hommebon et J. Haure (1988). Diversification de la production conchylicole. Approche d'une stratégie d'élevage de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) dans la région de la baie de Bourgneuf. RIDRV 88.024-RA/Bouin, 24p.

Baud J-P et J. Haure (1989). Estimation des stocks d'huîtres cultivées (*Crassostrea gigas*) et de moules de gisements naturels (*Mytilus edulis*) dans la baie de Bourgneuf en 1987. RIDRV 89.040-RA/Bouin, 51p.

Baud J-P., J. Haure, A. Marion et J-M. Robert (1990). Caractéristiques hydrologiques de quatre secteurs ostréicoles de la baie de Bourgneuf en 1987. RIDRV 90.04 RA/Bouin 66p.

Baud J-P., J. Lefrancois et J. Haure (1990). Evaluation des stocks d'huîtres *Crassostrea gigas* et des stocks de moules *Mytilus edulis* sur les gisements naturels et en élevage sur les bouchots dans la baie de Bourgneuf (Année 1988). RIDRV 90.35 RA/Bouin, 70p.

Haure J et J-P. Baud (1990). Croissance, engraissement et mortalité de *Crassostrea gigas* en baie de Bourgneuf. Comparaison de quatre secteurs ostréicoles. RIDRV 90.11-RA/Bouin, 25p.

Martin J-L., J-P. Baud, P. Russu, P. Severin, J. Haure, J. Hussenot, F. Mornet et D. Gouleau (1990). *Ruditapes philippinarum* : Evolution, relation avec la croissance RIDRV 90.53-RA/L'houmeau, 45p.

Baud J-P., P. Glize, J. Haure et J. Garnier (1991). Elevage intensif de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) dans les marais atlantiques. Faisabilité biologique. RIDRV 91.03-RA/Bouin, 54p.

Gérard A., Y. Naciri, J-M. Peignon, C. Ledu, P.Phelipot, A. Bodoy, S. Heurtebise, J. Garnier, J-P.Baud, M. Nourry, J. Haure, A-G. Martin, S. Claude, J. Barret, N. Devauchelle, J-P. Joly, P. Gouilletquer, D. Coatanea, J. Oheix, Y. Zanette et P. Blachier (1993). Obtention de souches conchylicoles performantes par polyploïdisation (4ème partie). RIDRV 93.022, 52p.

Brault I., J-P. Baud et J. Haure (1994). Faisabilité biologique de l'élevage intensif en bassin de l'huîtres plate *Ostrea edulis*. RIDRV - 94 - 21 - RA/Bouin, 49p.

Gérard A., Y. Naciri, J-M. Peignon, C. Ledu, P. Phélipot, S. Heurtebise, J. Garnier, J-P. Baud, M. Nourry, J. Haure, A-G. Martin, S. Claude, A. Langlade, J-P Joly, P. Gouilletquer, F. Ruelle, D. Coatanea, J. Oheix, C. Vercelli, J-M. Chabirant, D Maurer, M. Borel, M. Cardinal, J. Cornet, M. Le Pennec et A. Le Mercier (1994). Obtention de souches conchylicoles performantes par polyploïdisation (5ème partie). RIDRV - 94-17-RA/La Tremblade, 76p.

Haure J et J-P. Baud (1995). Approche de la capacité trophique dans un bassin ostréicole (baie de Bourgneuf). RIDRV 95-16 RA/Bouin, 103p.

Baud J-P., E. Brisset et M. Cardinal (1995). Affinage contrôlé en bassin de l'huître creuse *Crassostrea gigas*.. RIDRV 95-17 RA/Bouin, 35p.

Haure J, M. Nourry, N. Le Bayon et J-P. Baud (1996). Contrôle des performances des souches d'huîtres plates résistantes au protozoaire *Bonamia ostreae* (2ème année). RIDRV 96.06-RA/Bouin, 36p.

Baud J-P., J. Haure, N. Le Bayon, M. Nourry, H. Palvadeau et C Penisson (1997). Programme qualité des huîtres creuses *Crassostrea gigas*: en baie de Bourgneuf 2^{ème} année, (1996). DRV/RA/RST/97-15, 29p.

Barille-Goyer A-L., J. Haure et J-P. Baud (1997). L'ostréiculture en baie de Bourgneuf. Relation entre la croissance des huîtres *Crassostrea gigas* et le milieu naturel (1997) : Synthèse de 1986 à 1995. DRV/RA/RST/97-16, 173p.

Baud J-P., J. Haure, M. Nourry, H. Palvadeau et C. Penisson (1998). Programme qualité des huîtres creuses *Crassostrea gigas* en baie de Bourgneuf; 3ème année, (1997). DRV/RA/RST/98-10, 31p.

Baud J-P., C. Mornet, H. Palvadeau et J. Haure (1998). Influence de la température sur l'affinage contrôlé de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. Rapport 7, 27p, in : RIDRV/RA/98-11, 26p.

Baud J.P., J Haure, M Nourry, H Palvadeau et C Penisson (1998). Programme qualité des huîtres creuses *Crassostrea gigas* en baie de Bourgneuf; 3ème année, (1997). DRV/RA/RST/98-10, 31p.

Rapports finaux de contrat (CEE, FAO, Convention)

Baud J.P., J Haure, M Nourry, H Palvadeau et C Penisson (1998). Programme qualité des huîtres creuses *Crassostrea gigas* en baie de Bourgneuf; 3ème année, (1997). *Rapport de convention IFREMER/SMIDAP*, 31p.

Baud J.P., C Mornet, H Palvadeau et J Haure (1998). Influence de la température sur l'affinage contrôlé de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. *Rapport de convention IFREMER/SMIDAP*, 26p.

Baud J.P., J Haure, N Le Bayon, M Nourry, H Palvadeau et C Penisson (1998). Programme qualité des huîtres creuses *Crassostrea gigas* en baie de Bourgneuf. *Rapport de contrat FIOM* Projet Qualité des Mollusques, résultats-propositions, synthèse 1998, 27p.

Baud J.P., H Palvadeau, M Nourry, J Haure, C Penisson et P Boudry (1998) Bases génétiques et variabilité des caractères physiologiques impliqués dans la croissance de *Crassostrea gigas*. *Rapport de convention 1997, N° 97 05266, IFREMER/SMIDAP*, 15p.

Glemarec Y.M., J Haure et J.P Baud (1998). Mise au point de la standardisation d'une méthode de choc thermique pour les juvéniles de *Crassostrea gigas*. *Rapport de convention 1997, IFREMER/SMIDAP*, 44p.

Baud J-P et J. Haure, A. Marion et J-M. Robert (1990) Caractéristiques hydrologiques de quatre secteurs ostréicoles de la baie de Bourgneuf en 1987. *Rapport de convention IFREMER/SMIDAP*, 66p.

Baud J-P., P. Glize, J. Haure et J. Garnier (1991). Elevage intensif de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) dans les marais atlantiques. Faisabilité biologique. *Rapport de convention IFREMER/SMIDAP*, 54p.

Baud J-P., J. Haure, N. Le Bayon, M. Nourry, H. Palvadeau et C. Penisson (1997). Programme qualité des huîtres creuses *Crassostrea gigas*: en baie de Bourgneuf 2^{ème} année, (1996). *Rapport de convention IFREMER/SMIDAP*, 29p.

Barille-Goyer A-L., J. Haure et J-P. Baud (1997). L'ostréiculture en baie de Bourgneuf. Relation entre la croissance des huîtres *Crassostrea gigas* et le milieu naturel (1997) : Synthèse de 1986 à 1995. *Rapport de convention IFREMER/SMIDAP*, 173p.

Barille-Goyer. A-L., J. Haure et J-P. Baud (1997). L'ostréiculture en baie de Bourgneuf. (1997). *Rapport UNIVALOIRE*, 196p.

Baud J-P., N. Le Bayon, J. Haure, M. Nourry, H. Palvadeau et C. Penisson, M. Barré, E. Goyard et Y. Naciri-Graven.(1997). Comparaison de la croissance et de la mortalité de différentes familles et lignées d'huître plate *Ostrea edulis* en système intensif. *Rapport de convention IFREMER/SMIDAP*, 26p.

Autres types de rapports

Baud J-P., M. Nourry et J. Haure (1994). Bilan provisoire des expérimentations 1993 effectuées dans le cadre du réseau génétique à la station IFREMER/URAPL de Bouin. *Compte rendu de la réunion des 13 et 14 décembre 1993, Nantes.*, 144., 17-32.

Baud J-P., N. Le Bayon, J. Haure, M. Nourry, H. Palvadeau, C. Penisson, M. Barré, E. Goyard et Y. Naciri-Graven (1997). Comparaison de la croissance et de la mortalité de

différentes familles et lignées d'huître plate *Ostrea edulis* en système intensif. Rapport de convention IFREMER/Région des Pays de la Loire, 26p.

Mémoires

Haure J. (1994). Approche de la capacité trophique dans un bassin ostréicole (baie de Bourgneuf). Mémoire présenté le 16 Décembre 1994, pour obtenir le diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes Paris, 103p.

Brevet

Baud J.P, H Palvadeau et J. Haure (1998). Demande de licence des savoir faire concernant le traitement de l'eau salée souterraine à des fins de production de larves de mollusques en éclosion.