

E.N.S.A. de RENNES

UNIVERSITE de RENNES I

Chaire de : **Biologie Halleutique**

Section Agronomie

N° D' ORDRE : 89-2

SERIE : H

N° DE SERIE : 15

THESE

présentée devant :

**L'ECOLE NATIONALE SUPERIEURE AGRONOMIQUE DE RENNES
(EN ASSOCIATION AVEC L'UNIVERSITE DE RENNES I)**

pour obtenir

LE TITRE DE DOCTEUR-INGENIEUR EN SCIENCES AGRONOMIQUES

option : **Halleutique**

par

Rafik DAOU

IFREMER
BIBLIOTHEQUE
LA TREMBLADE

**ACTION DES FACTEURS HYDROLOGIQUES ET SEDIMENTAIRES SUR LE
BUDGET ENERGETIQUE DE LA PALOURDE JAPONAISE *RUDITAPES*
PHILIPPINARUM ELEVEE DANS UN ECOSYSTEME ESTUARIEN
(BASSIN DE MARENNES-OLERON, FRANCE)**

*Préparée dans le Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles
Centre I.F.R.E.MER de La Tremblade*

Soutenue le 24 Février 1989 devant le jury :

MM :	J.C. LE GUEN	Président
	M. HERAL G. FONTENELLE J.P. FLASSC'H M. LE PENNEC	Membres du jury
	J. COLLIGNON	Invité

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier les corps enseignants de *la Faculté des Sciences de Tunis* et de *l'Institut National Agronomique de Tunis*, qui m'ont assuré une formation de base en Biologie Marine, initié aux investigations dans ce domaine et permis de continuer mes recherches en France.

C'est grâce à *l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes* que ma candidature a été acceptée pour des études de troisième cycle, mes remerciements s'adressent en particulier à Monsieur *J. Collignon* et Monsieur *G. Fontenelle* qui ont étendu mes connaissances en Halieutique dans le cadre d'une formation en Agronomie approfondie et qui me font l'honneur de juger ce travail avec la participation de Monsieur *J.P. Flasse'h* et de Monsieur *M. Le Pennec*.

Monsieur *M. Héral* m'a proposé ce sujet, dirigé pour le mener à terme et fait profiter de son savoir en Ecologie Marine, je lui témoigne ma plus profonde gratitude

Je remercie Monsieur *D. de Dinechin* pour avoir accepté mon admission à *l'Institut Supérieur des Productions Animales*, que Monsieur *J.C. Le Guen* qui a soutenu ma candidature pour le diplôme de Docteur-Ingénieur de *l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes* reçoive ma reconnaissance la plus sincère.

Je remercie grandement Monsieur *P. Gouletquer* pour l'encadrement scientifique, Monsieur *D. Razet* pour la méthodologie analytique avec le concours de Monsieur *B. Rambaud* pour les échantillonnages hydrobiologiques et Monsieur *J. Prou* pour les traitements informatiques.

Je ne saurais oublier le soutien très précieux de Madame *J. Garnier*, pour qui je garde toujours de l'estime et de la considération.

Je voudrais remercier la totalité du personnel du Centre de *l'Institut Français pour la Recherche et l'Exploitation de la Mer* implanté à La Tremblade, en particulier Messieurs *J.M. Deslous-Paoli*, *P. Geairon* et *J.L. Le Gall* pour les relations amicales que nous avons entretenues.

J'ai toujours apprécié la compagnie de mes co-locataires pour le contact évasif tant intéressant qu'indispensable dans cet inoubliable canton qu'est la petite *Tremblade*, qu'ils trouvent ici l'expression de mes meilleurs souhaits de réussite.

Je tiens à remercier tout particulièrement Mademoiselle *Sylvie Taillade* pour la dactylographie de ce manuscrit.

Enfin je voudrais dédier ce travail à la chaleureuse famille de Monsieur *Paul Lainé* pour l'affection dont elle m'a entouré.

ACTION DES FACTEURS HYDROLOGIQUES ET SEDIMENTAIRES SUR LE BUDGET
ENERGETIQUE DE LA PALOURDE JAPONAISE Ruditapes philippinarum ELEVEE
DANS UN ECOSYSTEME ESTUARIEN (BASSIN DE MARENNES-OLERON, FRANCE).

par

Rafik DAOU

RESUME : Afin d'étudier l'action du sédiment sur les populations de Ruditapes philippinarum, 12 000 individus ont été répartis en 1986 sur 3 substrats dans le bassin de Marennes-Oléron. Tous les paramètres du milieu sont analysés sur les 3 sites pendant un cycle annuel parallèlement aux suivis biométriques, biochimiques et énergétiques sur les animaux. Ainsi dans ce secteur d'élevage "Les Doux" où l'influence estuarienne (Charente) est faible, les phénomènes circadiens, régissant la dynamique sédimentaire, n'affectent pas la distribution du matériel dissous. L'étude des différentes fractions sestoniques au-dessus de chaque parc montre qu'ils sont recouverts par la même masse d'eau.

Par ailleurs, les effets négatifs des sédiments à fortes teneurs pélitiques sur les populations d'élevage sont démontrés. Il apparaît que l'énergie allouée à la reproduction augmente de 44 % dans le sédiment sableux (teneur pélitique < 5 %) par rapport aux sédiments fins (teneur pélitique > 20 %). Le gain de poids consécutif à la ponte atteste des performances de croissance somatique proportionnelles à la granulométrie grossière. L'état physiologie des palourdes élevées sur les substrats vaseux est moins vigoureux. Il est caractérisé par un stockage limité de réserves ainsi que des rendements de production plus faibles.

Le traitement global des données par une analyse en composantes principales montre des paramètres de croissance en opposition avec les sestons. Ainsi les effets négatifs des fortes turbidités sur les populations de Ruditapes philippinarum sont étudiés au laboratoire, sur 2 lots identiques, de mai à septembre 1987. Les palourdes soumises à une surcharge minérale en suspension (178 mg/l) présentent des performances de croissance en longueur moindre (32 %). L'effort de reproduction est réduit de 40 % suite à la forte turbidité. Par ailleurs, celle-ci est responsable d'un taux de mortalité deux fois plus important.

ABSTRACT : In order to study the effect of sediment type on Manila clams Ruditapes philippinarum, 12.000 bodies were dispatched at 1986 in 3 substrates Marennes-Oléron Basin. All environmental parameters are measured in each parc during an annual cycle. Simultaneously, biometric, biochemical and energetic animal samples are collected. In this area "Les Doux", it is demonstrated that estuarine influences (Charente) are low, tidal phenomenous are important for particle dynamics, in the contrary of dissolved matter. In comparison of available seston, it appears that the 3 parcs are recovered by the same water characteristics. We show negative effects of smaller particle size substrate on Ruditapes philippinarum. On sandy substrate (pelit rate < 5 %), reproduction effort is 44 % more important than muddy substrate (pelit rate > 20 %). After spawning, somatic growth is correlated with coarser sediment rate. Then animals are less vigorous in fine sediments : reserves state is limited and production yield are low.

The global treatment of datas by principal components analysis display an opposition between growth parameters and seston. So the negative effects of high turbidity, on Manila clam populations are experimentally studied with two samples during may to september 1987. The clams reared at high level of silt (178 mg/l) reduce their growth to about 32 %. The reproductive effort is reduced to 40 %. The high turbidity is responsible of a twice mortality rate.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION GENERALE	
I. INTRODUCTION.....	1
II. CADRE GEOGRAPHIQUE.....	3
PREMIERE PARTIE : ALLOCATION D'ENERGIE DE LA PALOURDE JAPONAISE RUDITAPES PHILIPPINARUM EN RELATION AVEC LA NATURE DU SEDIMENT.	
I. SEMIS DU MATERIEL BIOLOGIQUE	5
II. METHODOLOGIE D'ACQUISITION DES DONNEES	6
1. Paramètres du milieu.....	6
2. Suivi du cheptel.....	7
CHAPITRE I : HYDROBIOLOGIE ET SEDIMENTOLOGIE	
MATERIEL ET METHODES.....	8
I. HYDROBIOLOGIE.....	8
1. Physico-chimie.....	8
2. Energie disponible.....	9
2.1. Matériel particulaire.....	9
2.2. Matériel organique dissous.....	12
2.3. Energie potentielle.....	12
II. SEDIMENTOLOGIE.....	13
1. Physico-chimie.....	13
2. Biosédimentologie.....	14
RESULTATS.....	16
I. HYDROBIOLOGIE.....	16

1. Variations circadiennes.....	16
1.1. Paramètres abiotiques.....	16
1.2. Paramètres biotiques.....	23
2. Evolution mensuelle.....	25
2.1. Paramètres abiotiques.....	25
2.2. Paramètres biotiques.....	35
II. SEDIMENTOLOGIE.....	45
1. Physico-chimie.....	45
2. Biosédimentologie.....	54
DISCUSSION.....	59
I. PHYSICO-CHIMIE.....	59
1. Température - salinité.....	59
2. Oxygénation.....	59
3. Dynamique sédimentaire.....	60
II. CONDITIONS TROPHIQUES.....	63
CHAPITRE II : LES PALOURDES : BIOLOGIE, PERFORMANCES DE CROISSANCE ET COMPARAISON BIOCHIMIQUE.	
INTRODUCTION.....	65
I. POSITION TAXONOMIQUE.....	65
II. COMPORTEMENT DES PALOURDES EN ELEVAGES.....	66
MATERIEL ET METHODES.....	69
I. PARAMETRES BIOMETRIQUES.....	69

II. PARAMETRES BIOCHIMIQUES.....	69
1. Techniques d'analyses.....	69
2. Expression des résultats.....	70
III. INDICES.....	71
1. Allométrie.....	71
2. Indices de condition.....	71
3. Effort de reproduction.....	72
IV. VALEUR ENERGETIQUE.....	72
RESULTATS.....	74
I. BIOMETRIE.....	74
1. Croissance linéaire.....	74
2. Croissance pondérale.....	78
2.1. Croissance de la coquille.....	78
2.2. Croissance tissulaire - reproduction.....	80
2.3. Allométrie.....	84
II. BIOCHIMIE.....	84
1. Evolution en valeur absolue.....	84
2. Evolution en teneur relative.....	89
3. Animal standard.....	92
III. INDICES DE CONDITION.....	92
IV. VALEUR ENERGETIQUE.....	95
DISCUSSION.....	101
I. BIOMETRIE.....	101

1. Croissance - reproduction.....	101
2. Allométrie.....	102
II. BIOCHIMIE.....	102
III. INDICES DE CONDITION.....	104
CHAPITRE III : BILAN ENERGETIQUE	
MATERIELS ET METHODES.....	105
I. CAPACITE TROPHIQUE : E.....	105
II. BILAN ENERGETIQUE.....	106
1. Equation fondamentale.....	106
2. Compartiments du bilan énergétique.....	106
RESULTATS.....	115
I. CAPACITE TROPHIQUE.....	115
II. BILAN ENERGETIQUE DES POPULATIONS DE PALOURDES.....	115
1. Consommation.....	115
2. Production.....	118
3. Catabolisme.....	121
4. Assimilation.....	123
5. Biodéposition.....	125
DISCUSSION.....	127
CHAPITRE IV : INTERACTIONS MILIEU-PALOURDES	
MATERIEL ET METHODES.....	131
RESULTATS.....	133

1. Analyse temporelle hydro-sédimentologique.....	133
2. Interactions milieu-palourdes.....	135

DEUXIEME PARTIE : ETUDE DES EFFETS DE LACHARGE SESTONIQUE SUR
LES POPULATIONS DE RUDITAPES PHILIPPINARUM.

INTRODUCTION.....	139
MATERIEL ET METHODES.....	141
1. Dispositif expérimental.....	141
2. Protocole d'échantillonnage.....	143
2.1. Conditions environnementales.....	144
2.2. Suivi des animaux.....	144
RESULTATS.....	146
I. HYDROBIOLOGIE.....	146
1. Facteurs abiotiques.....	146
2. Facteurs biotiques du milieu.....	146
II. LES PALOURDES.....	148
1. Comportement des palourdes.....	151
2. Croissance et qualité des palourdes.....	152
2.1. Biométrie.....	152
2.2. Allométrie.....	157
2.3. Paramètres biochimiques.....	157
2.4. Indices de condition.....	164
2.5. Animal standard.....	164
2.6. Valeur énergétique.....	167
2.7. Etude des mortalités en élevage.....	169
2.8. Pathologie.....	170

DISCUSSION.....	171
1. Environnement.....	171
2. Biométrie.....	171
3. Biochimie.....	173
4. Ecophysiologie.....	174
5. Indices de condition - mortalités.....	175
CONCLUSION GENERALE.....	177
BIBLIOGRAPHIE.....	179
ANNEXES	

INTRODUCTION GENERALE

INTRODUCTION

Dans le bassin de Marennes-Oléron, la vénériculture a été très longtemps pratiquée comme activité annexe de l'ostréiculture (Robert, 1984). Depuis quelques années, ce principal bassin ostréicole français (où le stock en 1987 s'élève à 93 000 tonnes dont 45 000 tonnes commercialisées annuellement) souffre de baisses alarmantes des performances de croissance de l'huître Crassostrea gigas. En effet le cycle d'élevage de cette espèce s'est prolongé de 2 ans par rapport à 1972 quand les ressources aquacoles s'élevaient à 20 000 tonnes.

Soucieuse des conséquences fâcheuses qui pourraient être occasionnées à long terme suite à cette surproduction et dans une optique d'un aménagement meilleur du bassin et d'une gestion plus rationnelle des stocks, les autorités compétentes locales émettaient les directives de diversification par l'introduction de nouvelles espèces performantes. Les recherches dans ce domaine, concluaient à l'opportunité de l'élevage de la palourde japonaise Ruditapes philippinarum plutôt que la palourde indigène Ruditapes decussatus (Latrouite et Perodou, 1979 ; Maître-Allain, 1979) ou l'huître Crassostrea gigas (Zanette et Garnier, 1981).

Ainsi Flassch (1979) a mis au point les techniques d'intensification des élevages de la palourde sur estran. Par la suite Peyre et al. (1980) ont testé la technologie de transfert de ces cultures dans les claires ostréicoles dont la conception originelle était l'affinage des huîtres. La situation florissante que connaît la vénériculture dans la région de Marennes-Oléron depuis 1980, met cette profession en position duale avec la monoculture de l'huître, concernant les marais non exploités.

Parallèlement Zanette et al. (1981), élevant des palourdes en claires, se heurtaient à un blocage de la croissance chez les sujets de 2 ans. En 1984, Nedhif (1984) a mis en évidence ce déclin des performances de croissance à partir de la 2^{ème} année en claires. D'ailleurs, il l'a attribué à une compétition permanente entre le développement floral et les populations de palourdes au-delà d'un seuil de densité (30 individus au m²). Ainsi, l'augmentation des rendements d'élevage peut être envisa-

gée sur estran où le grossissement des palourdes peut être pratiqué à des densités de 250 individus au m². Le transfert des cultures de Ruditapes philippinarum d'un milieu semi-confiné tel que les claires ostréicoles où les animaux subissent une immersion quasi-continue à un milieu à fort hydrodynamisme (marée, courants), nécessite une définition des sites optimaux.

Une étude bibliographique préalable sur les bivalves montre l'influence de la nature du sédiment sur la croissance et la répartition de Tapes japonica* (Mann, 1977), Venus gallina (Bodoy, 1980), Mya arenaria (Jaques et al., 1984).

Le complexe estuarien de Marennes-Oléron est caractérisé par des décharges continentales (Charente) importantes en sédiment fin (Goulet, 1975). Ces apports terrigènes, soumis aux jeux sectoriels les plus divers des processus physiques, biologiques et biogéochimiques (Poulet et al., 1986), vont subir une dynamique sédimentologique très hétérogène. La répartition la plus disparate des catégories de sédiment au site des "Doux" est le vestige d'un mécanisme hydro-sédimentaire très localisé. Sur ces fonds intertidaux essentiellement sableux, au nord de l'île d'Oléron, pourquoi s'accumule-t-il d'énormes dépôts de vase dans la frange la plus profonde ? Quelles sont les implications hydrobiologiques qu'occasionne cette sédimentation différentielle ?

Les résultats préliminaires de cette analyse sont confrontés aux études de Gouletquer (1988) dans le bassin de Marennes-Oléron, qui démontrent l'effet négatif des fortes turbidités hivernales sur les élevages de Ruditapes philippinarum. Un protocole expérimental (Daou et Gouletquer, 1988), a permis de tester in situ, les incidences néfastes de la surcharge en seston minéral sur la croissance, "l'effort de reproduction" et la survie de Ruditapes philippinarum. Pour la définition d'une stratégie vénéricole intensive en milieu intertidal, il semble donc important d'étudier l'influence de l'hydrodynamisme estuarien sur la dynamique sédimentaire ainsi que leur effet combiné sur les populations de Ruditapes philippinarum élevées dans des substrats différant par leur composition granulométrique.

* Tapes japonica est un synonyme de Ruditapes philippinarum.

11. CADRE GEOGRAPHIQUE

Le bassin de Marennes-Oléron (fig. 1) est délimité au nord par l'estuaire de la Charente, au sud par l'estuaire de la Seudre, à l'est par le continent et à l'ouest par l'île d'Oléron, constituant une véritable protection vis à vis des houles océaniques.

Le bassin de Marennes-Oléron est ouvert à l'océan au nord par le pertuis d'Antioche et au sud par le pertuis de Maumusson. L'onde de marée arrivant par le nord progresse plus vite que la branche sud du fait de sections de passage plus larges et plus profondes (LCHF, 1973). Ainsi, un courant de flot nord-sud s'établit dans le bassin. A chaque marée un important volume d'eau d'origine océanique pénètre dans le bassin par le pertuis d'Antioche et refoule vers le pertuis de Maumusson les eaux fluviales de la Charente et de la Seudre. Les eaux de la Charente (90 % des apports d'eau douce dans le bassin) s'évacuent vers le nord-ouest pendant le jusant et se mélangent avec les eaux du bassin. Les eaux de la Seudre s'évacuent par le pertuis de Maumusson et n'influent en aucun cas sur l'hydraulique du secteur délimité au sud par le pont de l'île d'Oléron (LCHF, 1973).

La complexité, du régime hydrologique du bassin de Marennes-Oléron avec des apports fluviaux très turbides (300 mg/l) de la Charente (Héral et al., 1985) et des courants de marée très hétérogènes, explique sa large diversité lithologique (fig. 1). Les travaux sédimentologiques de Pratviel (1972) dénombrent 4 types de faciès : argilo-limoneux, sablo-argileux, sableux et mixte. Schématiquement, les sédiments à granulométrie fine (taux de pélites $> 85 \%$) prédominent à l'est du bassin et les sédiments grossiers (taux de pélites $< 10 \%$) prédominent sur la côte d'Oléron (Sauriau et al., 1988).

PREMIERE PARTIE :

ALLOCATION D'ENERGIE DE LA PALOURDE

JAPONAISE RUDITAPES PHILIPPINARUM

EN RELATION AVEC LA NATURE

DU SEDIMENT.

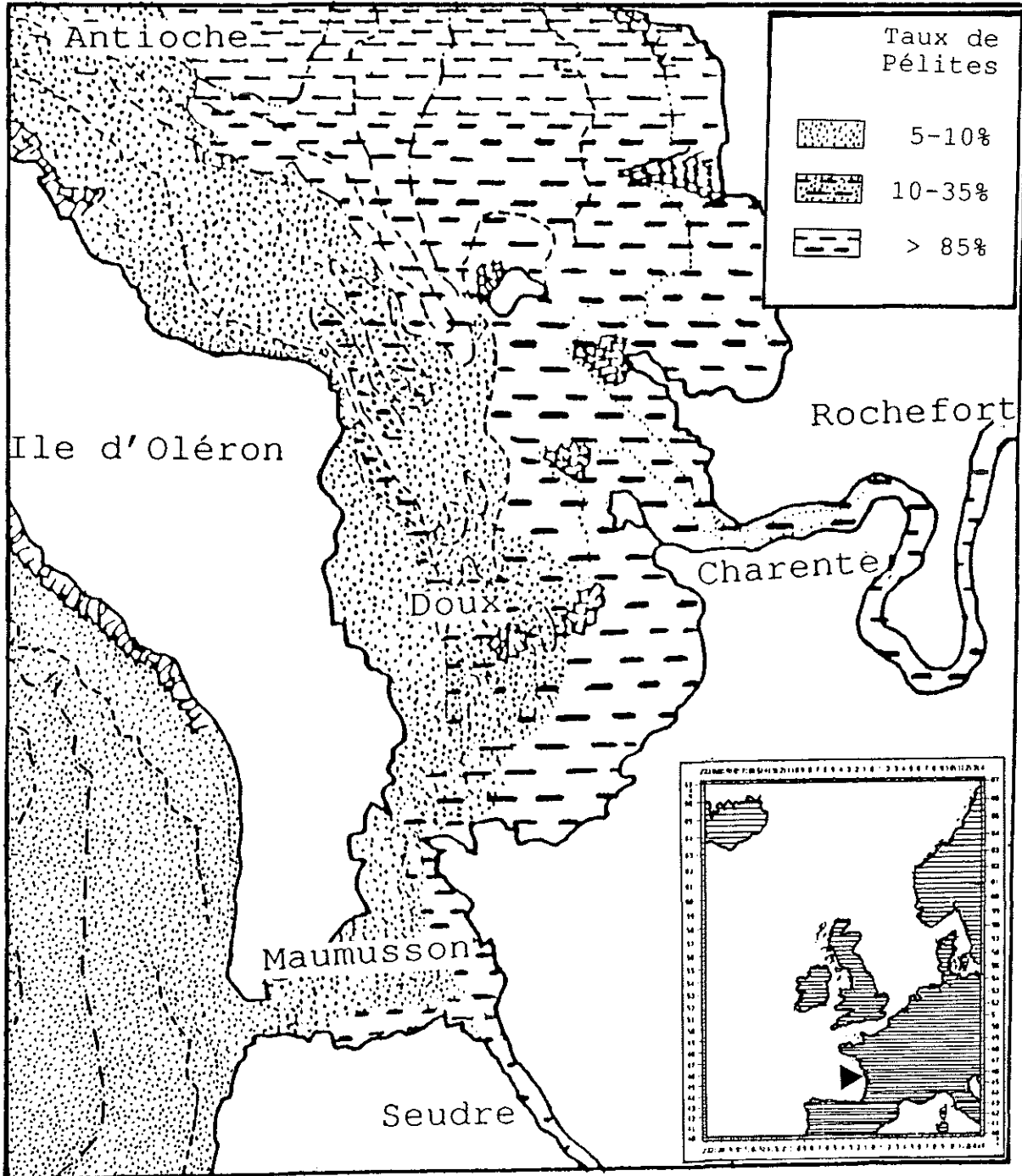


Figure 1 : Bassin de Marennes-Oléron.

I. SEMIS DU MATERIEL BIOLOGIQUE

Les interactions entre la granulométrie du substrat et la production des bivalves sont étudiées par plusieurs auteurs (Newell et Hidu, 1982 ; Gillmor, 1982 ; Rhoads et al., 1984 ; Fonseca-Genevois et Ottman, 1987). L'étude de l'incidence de différents types de sédiments meubles sur Ruditapes philippinarum en milieu intertidal est menée sur estran sur le banc des "Doux", situé au nord de l'île d'Oléron (fig. 1). Ce site est sélectionné pour sa large variabilité du point de vue granulométrie du substrat. En effet, le passage des fonds à granulométrie grossière aux fonds à granulométrie fine se fait rapidement en l'espace de 200 m. Deux parcs de granulométries extrêmes, l'un à sédiment sableux "SB", l'autre à sédiment vaseux "VS" distants de 300 m sont choisis. Par ailleurs, un parc à sédiment sablo-vaseux "SV", situé à mi-distance, est étudié comme cas intermédiaire.

Les palourdes sont semées dans les trois parcs au début du printemps (fin mars 1986). La température de l'eau est de 10° centigrade et la salinité de 30 ‰. La même densité de 250 palourdes au m², utilisée par les vénériculteurs sur estran, est adoptée pour chaque parc. La longueur moyenne des animaux est de 28,6 ± 1,4 mm pour un poids moyen de 5,9 ± 0,8 g. Les palourdes sont pré-élevées en claire ostréicole pendant une année. Un grillage de 10 mm de maille entoure chaque parc. Il permet un repérage facile des enclos et constitue une protection efficace contre la dispersion des animaux (Gouletquer, comm. pers.).

II. METHODOLOGIE D'ACQUISITION DES DONNEES

1. Paramètres du milieu

Tout récemment, les caractéristiques hydrobiologiques régissant le bassin de Marennes-Oléron sont particulièrement étudiées (Héral et al., 1985 ; Feuillet et al., 1989 ; Ravail et al., 1987). Une méthodologie d'échantillonnage des paramètres hydrobiologiques a été définie, compte tenu d'une variabilité circadienne plus importante que les fluctuations saisonnières (Héral et al., 1983 1a).

La stratégie d'échantillonnage spatio-temporelle repose sur des mesures ponctuelles et en cycles de marée de vives eaux et mortes eaux. L'acquisition des données sur les fluctuations du milieu, au niveau du site d'élevage nécessite :

- des campagnes bimensuelles ponctuelles pour l'échantillonnage spatial des paramètres hydrobiologiques. Les mesures se font en surface et au fond à mi-marée. Les prélèvements d'eau au fond se font avec une bouteille cylindrique Hydro-Bios à deux obturateurs.

- des campagnes bi-saisonnières de demi cycle de marée (fig. 2) aux périodes de vives eaux et mortes eaux consécutives. Les paramètres hydrobiologiques en surface et au fond sont mesurés toutes les heures à mi-distance des parcs extrêmes "SB" et "VS". Seuls les courants et les sestons sont analysés au niveau de chaque parc. Cette stratégie en cycle de marée permet d'obtenir une représentation de la variabilité journalière à une précision de 10 % (Héral et al., 1989).

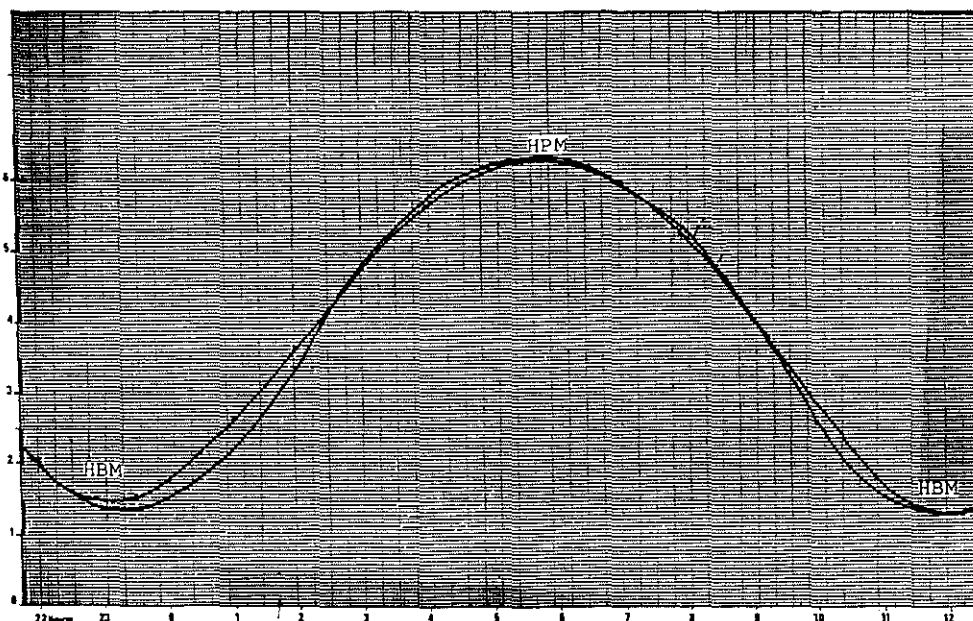


Figure 2 : Courbe de marée (HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).

- des échantillonnages mensuels, ponctuels des paramètres sédimentaires. Ces mesures se font en basse mer au niveau de chaque parc.

Ce suivi hydrobiologique couvre un cycle annuel de mars 1986 à mai 1987 parallèlement au suivi des élevages de palourdes.

2. Suivi du cheptel

La compréhension du cycle de croissance et des mécanismes endogènes des bivalves nécessite l'établissement d'une méthodologie d'échantillonnage représentative de ces phénomènes. Ainsi, 50 palourdes sont collectées mensuellement de façon aléatoire sur chacun des trois parcs d'élevage expérimental. Cette fréquence d'échantillonnage est doublée en période de gamétogenèse active qui s'étale de juin à octobre afin de mieux saisir le nombre de pontes et l'effort de reproduction.

Les analyses biométriques se font individuellement sur les 50 palourdes. Les mesures biochimiques s'effectuent également individuellement sur un sous-échantillon de 20 individus. En période de gamétogenèse active, les animaux sont sexés et les tailles des ovocytes sont mesurées après fixation, au microscope photonique afin de suivre l'état de maturation gonadique : 10 mâles et 10 femelles serviront aux analyses biochimiques.

CHAPITRE I

HYDROBIOLOGIE ET SEDIMENTOLOGIE

MATERIEL ET METHODES

I. HYDROBIOLOGIE

Tous les paramètres hydrobiologiques sont analysés bimensuellement en vives eaux et mortes eaux consécutives d'avril 86 à mai 87. Les mêmes mesures sont effectuées bitrimestriellement en demi-cycle de marée en vives eaux et mortes eaux consécutives, soit 8 cycles de marée. Ces mesures hydrobiologiques sont effectuées pour tous les paramètres à un point médian aux parcs extrêmes "SB" et "VS" sauf pour les courants et sestons qui sont effectués au niveau de chaque parc.

1. Physico-chimie- Température :

Les fluctuations thermiques sont mesurées au moyen d'un thermomètre à mercure gradué de -5 à +35 degrés Celsius et sensible au 1/10ème de degré.

- Salinité :

La salinité est exprimée en g.l^{-1} selon la méthode de Jacobsen et Knudsen (1940) dont la précision est de 0,1 ‰. Les dosages en série sont facilités en utilisant la méthode électrochimique (Razet, comm. pers.). L'instrument de mesure est un mémotitrateur Mettler à affichage digital, équipé d'une électrode en argent. L'appareil est étalonné avec une solution d'eau de mer standard IAPSO de chlorinité = 19,3760 ‰. Il permet le repérage du point équivalent de fin de titrage.

- Oxygène dissous :

L'oxygène dissous est dosé selon la méthode chimique de Winckler (1888), optimisée par Carrit et Carpenter (1966) et automatisée (Razet, comm. pers.) selon la méthode électrochimique. Le même mémotitrateur muni d'une électrode d'oxydo-réduction en platine permet la mesure de la teneur en oxygène dissous en mg.l^{-1} par détection du point équivalent de fin de titrage. L'étalonnage de l'appareil est basé sur le titre précis

d'une solution de thiosulfate utilisée comme réactif. Une équation (Weiss, 1970) employant la température et la salinité permet de calculer le taux de saturation de l'oxygène dissous.

- Ammoniac :

Il s'agit en fait de l'azote ammoniacal. Ce terme, symbolisé par $N-NH_4$ désigne l'ion ammonium (NH_4^+). L'azote ammoniacal est fixé in situ (Koroleff, 1969). La lecture au spectrophotomètre Perkin-Elmer, préalablement étalonné par une solution de sulfate d'ammonium, se fait à une longueur d'onde de 630 nm. La concentration est exprimée en $\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'azote ammoniacal.

- Courant :

L'appareil de mesure est un courantomètre du type General Oceanics Inc.. L'évaluation de la vitesse du courant en cm.s^{-1} est obtenue par simple conversion de la fréquence de rotation de l'hélice. En effet cet appareil fournit une relation linéaire entre la vitesse et le nombre de tours par seconde de l'hélice. Pour les mesures courantologiques au fond, il faut soustraire la part due à la mise à l'eau et la remontée de l'instrument.

- Turbidité :

La turbidité est mesurée sur un échantillon d'eau. Elle correspond ici à la mesure de la dispersion de la lumière à 90° par néphélométrie. Le turbidimètre, du type Hach sensible entre 0,1 et 1000 N.T.U.* permet une précision satisfaisante de 5 à 9 % sur toutes les gammes d'étalonnage ; l'appareil étant calibré avant chaque mesure avec des étalons fournis par le fabricant.

2. Energie disponible :

2.1. Matériel particulaire

La composante particulaire en suspension est principalement étudiée dans les relations trophiques bivalves-milieu. La rétention sélective

* Unité néphélométrique de turbidité

selon la taille des particules a été abordée chez plusieurs espèces de bivalves, Mytilus edulis (Silvester et Sleigh, 1984), Cardium glaucum (Jorgensen et al., 1984), Crassostrea gigas (Kusuki, 1977). Pour cette raison, les constituants principaux de la matière particulaire sont estimés en pratiquant des filtrations différentielles sur des filets à plancton de maillages respectifs de 5 μm , 10 μm et 250 μm , permettant de sélectionner la matière particulaire en fonction de sa taille. En effet, Deslous-Paoli (Com. pers.) travaillant sur une gamme de particules de 0 à 24 μm , a estimé pour Ruditapes philippinarum des taux de rétention de 70 % pour les particules $< 5 \mu\text{m}$, de 90 % pour les particules de 5 à 10 μm et 100 % pour les particules $> 10 \mu\text{m}$. Ainsi, la récupération de la matière particulaire à analyser se fait par filtration des échantillons sur filtre Whatman GF/C 0,45 μm . La mesure du seston nécessite 100 à 500 ml selon la gamme de turbidité. L'estimation des autres composants de la matière en suspension est régie par la richesse nutritive du milieu. En fonction des blooms phytoplanctoniques, un volume de 50 à 125 ml est filtré pour l'évaluation des pigments chlorophylliens et un volume de 250 à 500 ml pour la détermination des protéines, lipides et glucides particulaires.

- Seston

Par définition, le seston regroupe l'ensemble du matériel particulaire. On distingue la partie organique composée de phytoplancton, zooplancton, détritus organique, bactéries et la composante minérale. Le seston total libéré du résidu salin par rinçage à l'eau distillée est la quantité en mg/l de matière retenue sur le filtre, séchée à l'étuve à 60°C pendant 48 heures. Le seston organique est la fraction perdue du seston total par crémation à 450°C dans un four à moufle pendant une demi-heure alors que le seston minéral en quantifie le résidu.

- Phytoplancton

La chlorophylle a est l'indice de biomasse phytoplanctonique le plus utilisé en océanographie. Les pigments photosynthétiques (chlorophylle et phéopigments) sont mesurés en fluorimétrie (Yentsch et Menzel, 1963 ; Neveux, 1976). Cette technique est adoptée pour sa compatibilité avec les concentrations rencontrées en milieu estuarien. L'étalonnage du fluorimètre se fait après détermination en spectrophotométrie des teneurs

en chlorophylle a et phéopigments d'un extrait acétonique riche en chlorophylle a. Les mesures spectrophotométriques à 665 nm (pic d'absorption) se font avant acidification et après acidification (HCl 1N) pour dégrader la chlorophylle a en phéopigments. La lecture à 750 nm en déduira la part due à la turbidité. La fluorescence de l'extrait acétonique d'un échantillon mesurée au fluorimètre dans les mêmes conditions d'acidité permet d'évaluer la biomasse phytoplanctonique vivante représentée par la chlorophylle a et les substances phytoplanctoniques dégradées estimées par les phéopigments (Moed et Hallegraeff, 1978). Les équations de Lorenzen (1967), permettent l'évaluation de la chlorophylle a et de la phéophytine a en $\mu\text{g.l}^{-1}$.

- Protéines, lipides et glucides particulaires

La nourriture particulaire d'un écosystème aquatique est désignée par la somme des protéines, lipides, glucides particulaires de la matière en suspension (Widdows et al., 1979 ; Héral et al., 1983). Les analyses biochimiques de ces constituants exigent une calcination préalable des filtres Whatman GF/C (0,45 μm) retenant les particules, pour éliminer tout apport exogène aux prélèvements.

Les protéines particulaires sont dosées selon les protocoles de Razet et Garnier (1976) inspirés de la méthode de Lowry et al. (1951) spécifique des liaisons amides et acides aminés tyrosine et tryptophane.

Les lipides particulaires sont extraits au chloroforme suivant la technique de Bligh et Dyer (1959) puis mesurés selon le protocole de Marsh et Weinstein (1966).

L'estimation des glucides particulaires est réalisée selon la procédure de Malara et Charra (1972) basée sur la méthode de Dubois et al. (1956).

Le dosage est effectué en spectrophotométrie à 750 nm, pour les protéines et à 360 et 490 nm respectivement pour les lipides et les glucides. Les résultats sont exprimés en mg.l^{-1} d'équivalent albumine de boeuf, acide tripalmitique et glucose respectivement pour les protéines, lipides et glucides particulaires.

2.2. Matériel organique dissous

Parmi les substances nutritives dissoutes, l'absorption des acides aminés (Wright et Stephen, 1982 ; Jorgensen, 1983) et des glucides dissous (Bomford et Gingles, 1974 ; Nell et al., 1983) est mise en évidence chez les mollusques filtreurs. Il est nécessaire de les comptabiliser dans la nourriture potentielle (Héral et al., 1987). Le dosage de ces éléments organiques dissous se fait sur 1 ml d'eau filtrée à 0,45 μm sur membrane GF/C Whatman.

Les acides aminés sont estimés en $\mu\text{mol.l}^{-1}$ d'équivalent glycine, en fluorimétrie selon la technique décrite par North (1975). Le fluorimètre étant préalablement calibré par des étalons de glyco-colle.

L'évaluation des glucides dissous en mg.l^{-1} suit le même protocole expérimental utilisé pour les sucres particulaires (Dubois et al., 1956).

2.3. Energie potentielle

La capacité trophique d'un écosystème détermine l'orientation du bilan énergétique chez les bivalves (Baird et Milne, 1981 ; Rodhouse et al., 1981 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984). L'ensemble des composants biochimiques dissous et particulaires constitue l'énergie potentielle. Toutefois, les protéines de structure non détectables par la méthode de Lowry ne semblent pas profitables aux mollusques filtreurs (Strickland, 1972 ; Héral et al., 1987).

Par ailleurs, l'énergie potentielle est étudiée par Héral et al. (1983 Ib) dans les flux énergétiques chez Crassostrea gigas. Les coefficients de conversion énergétique de Brody (1945) de $23,65 \text{ J.mg}^{-1}$ pour les protéines (P.) de $39,56 \text{ J.mg}^{-1}$ pour les lipides (L.) et de $17,16 \text{ J.mg}^{-1}$ pour les glucides particulaires (GP) et dissous (GD) sont utilisés. Le coefficient de conversion énergétique ($3,77 \text{ J.}\mu\text{mol}^{-1}$) de Elliott et Davidson (1975) est appliqué pour les aminoacides (AA). L'équation de la nourriture potentielle E en joules.l^{-1} s'écrit :

$$E = (23,65 \times P + 39,56 \times L + 17,16 \times \text{particulaire GP}) + (3,77 \times \text{dissous AA} + 17,16 \times \text{dissous GD})$$

II. SEDIMENTOLOGIE

Les facteurs physicochimique et biosédimentologique sont mesurés dans les 5 premiers centimètres de sédiment.

1. Physico-chimie

- Température :

La température du sédiment est mesurée au thermomètre à mercure gradué de -5 à + 35°C.

- Salinité et oxygène dissous :

Les mesures de salinité et d'oxygène dissous sont effectuées dans l'eau interstitielle. Celle-ci est collectée par percolation dans le sédiment. Les analyses et modes d'expression sont décrits au chapitre précédent.

- Potentiel rédox :

L'Eh mesure le potentiel rédox du sédiment. Il renseigne sur le degré de réduction du sol, essentiellement dû à l'activité bactérienne (Biggs, 1967), à la teneur en matière organique dégradée (Willis, 1943) et à l'élévation du taux de sulfure d'hydrogène (Feuillet, 1980) qui occasionne l'apparition de couches noires. Les mesures s'effectuent au moyen d'un potentiomètre électrique muni d'une électrode en platine opposée à une électrode de référence au calomel. Les potentiels mesurés sont corrigés par rapport à l'électrode à hydrogène normal en diminuant la lecture de 250mV en valeur absolue.

- Teneur en eau :

La teneur en eau du sédiment est une notion importante. L'eau interstitielle influe sur l'oxygénation et parallèlement sur la richesse biologique du substrat. Par ailleurs, les fluctuations de la teneur en eau du sédiment peuvent renseigner sur son évolution granulométrique. L'eau du sédiment est mesurée par différence de poids après dessiccation

au lyophilisateur pendant 24 heures. La teneur en eau est le rapport du poids de l'eau au sédiment humide.

- Granulométrie

La nature d'un substrat meuble est une considération primordiale qui va favoriser la prolifération sélective des espèces benthiques (Menesguen, 1980). Les cartes biosédimentaires, renseignant sur le degré de fertilité des fonds meubles, sont établies en fonction de la granulométrie des sédiments (Chassé et Glémarec, 1976 ; Sauriau, 1986). Les échantillons de sédiment, prélevés dans chaque terrain d'élevage sont préalablement séchés à l'étuve à 60°C pendant 48 heures, jusqu'à stabilisation du poids. L'analyse granulométrique du sédiment (Chassé et Glémarec, 1976) en pourcentage de pélites se fait par tamisage à 63 µm sur un tamis métallique norme AFNOR. La classification des différents sédiments s'appuie sur les résultats de Chassé et Glémarec (1976).

- Temps d'immersion :

Les hauteurs d'eau des parcs "VS", "SV" et "SB" sont calculées à partir de la formule harmonique de la marée (SHOM, 1983) qui s'écrit :

$$H(t) = Z_0 + \sum_j \sum_i A_{ij} \cos(V_{ij} - G_{ij})$$

Z_0 : niveau moyen auquel oscille le niveau d'eau.

A_{ij} : amplitude d'une onde élémentaire dépendant du point considéré.

G_{ij} : situation de l'onde alimentaire.

V_{ij} : Argument astronomique lié au temps t.

Le calcul du temps d'immersion annuel est basé sur les hauteurs d'eau de chaque parc.

2. Biosédimentologie

La richesse biologique d'un sédiment est estimée par sa teneur en matière organique qui peut être vivante ou détritique. Son interaction

avec les populations de bivalves est non négligeable du fait des possibilités de remises en suspension (Héral et al., 1983 1a ; Sorrin et al., 1983). Par ailleurs, les phénomènes de recyclage de la matière organique détritique, par le jeu des processus biologiques et chimiques contribuent largement à l'enrichissement minéral des eaux (Robert, 1983).

- Teneur en matière organique

La matière organique du substrat est estimée par différence de poids après crémation dans un four à mouffle d'un échantillon de sédiment lyophilisé pendant 24 heures.

- Phytobenthos

La gamme de valeurs des pigments photosynthétiques (chlorophylle et phéopigments) dans le sédiment favorise l'adoption de la méthode spectrophotométrique (Lorenzen, 1967) qui permet une mesure directe. Après centrifugation à 3 000 trs/mn de l'extrait acétonique d'un échantillon de sédiment, les mesures spectrophotométriques à 665 nm (pic d'absorption) se font avant et après acidification (HCl 1N) pour dégrader la chlorophylle a en phéopigments. La lecture à 750 nm en déduira la part due à la turbidité. Les équations de Lorenzen (1967) permettent l'estimation du phytobenthos vivant et dégénéré en $\mu\text{g.g}^{-1}$ dans le sédiment sec ou humide de la couche superficielle.

RESULTATS

1. HYDROBIOLOGIE

1. Variations circadiennes

Les fluctuations circadiennes des paramètres environnementaux sont présentées aux annexes 1-21.

Tous ces paramètres du milieu sont traités statistiquement au cours de chaque cycle de marée en analyse de variance* avec 2 facteurs contrôlés : la profondeur du prélèvement (surface, fond) et l'heure du prélèvement, sauf le courant et les sestons qui sont analysés en fonction du site ("VS", "SV", "SB") et l'heure du prélèvement.

1.1. Paramètres abiotiques

- Température

Au cours du cycle de marée, la stratification thermique de la colonne d'eau est inexistante (annexe 1'a). La différence de température entre les eaux de surface et celles du fond n'excède pas 0,3°C même pendant les mois les plus chauds (juillet). Par ailleurs, le cycle de marée affecte considérablement la température de la masse d'eau ; un gradient thermique croissant s'installe de la pleine mer vers la basse mer. L'amplitude thermique peut atteindre 2,8°C (novembre) au cours d'un demi cycle de marée.

- Salinité

Les fluctuations hyalines en cycles de marée au niveau du site d'élevage, ne présentent pas de gradient vertical : les différences

* L'analyse de variance est un traitement statistique des données, utilisant le test F de Fischer au risque de 5 % pour étudier les effets des facteurs et le test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes.

entre la surface et le fond peuvent atteindre 0,5 ‰ mais ne sont pas significatives (Annexe 1'b). Par ailleurs, la salinité en marée montante peut chuter de 3 ‰ (février). Toutefois, les moyennes de salinité ne sont pas différentes au cours du cycle circadien quelque soit la saison montrant qu'à cours terme, l'influence fluviale (la Charente) est insignifiante.

- Oxygène dissous

Les teneurs en oxygène dissous ne présentent pas de différence significative (annexe 2'a) entre les eaux superficielles et les eaux du fond : l'oxygénation de la colonne d'eau reste uniforme et varie significativement au cours du cycle de marée (annexe 2'b). Le taux de saturation de l'eau en oxygène dissous est toujours élevé. Les plus forts pourcentages d'oxygène dissous par rapport à la saturation sont souvent enregistrés 2 heures avant la pleine mer et peuvent atteindre 128 % (juillet).

- Azote ammoniacal :

L'azote ammoniacal est uniformément réparti dans la masse d'eau ; les teneurs en surface et au fond ne sont pas significativement différentes (Annexe 3'b). De même l'impact de la marée sur les teneurs en azote ammoniacal reste insignifiant.

- Courant :

Les mesures courantologiques sont effectuées en cycles de marée au niveau de chacun des 3 parcs "VS", "SV" et "SB". Les mouvements de la colonne d'eau surnageante sont globalement dominés par les courants de marée. Ceux-ci sont cependant fortement perturbés par les vents particulièrement fréquents en période hivernale.

Les analyses statistiques en fonction de l'heure de prélèvement et le site (annexe 4'a) font ressortir un effet significatif concernant les 2 facteurs. Les mouvements dominants de la colonne d'eau surnageante sont orientés du Nord au Sud au niveau des 3 parcs. Ces courants sont dans l'ordre, significativement de plus en plus véloces du parc "VS" au

parc "SV" au parc "SB" quelque soit le coefficient de marée et la saison. L'écart de vitesse de courant journalier moyen entre les parcs extrêmes "SB" et "VS" s'accroît en vives eaux et peut atteindre 15 cm.s^{-1} soit une différence de 33 % (juillet). Cette différence s'atténue en période de mortes eaux où elle ne dépasse guère 6 cm.s^{-1} et peut être de 50 % (février 1987). L'analyse des courants selon l'heure de marée montre que le flot atteint son maximum 2,5 heures avant la pleine mer alors que le maximum de jusant est atteint 1,5 heures avant la basse mer. Les forts courants de flot au cours du cycle de marée sont répartis selon un gradient croissant du parc "VS" au parc "SB" ; l'écart entre les maximums de flot est de 50 % en juillet par vives eaux : $74,10 \text{ cm.s}^{-1}$ pour le parc "SB" contre $49,40 \text{ cm.s}^{-1}$ pour le parc "VS".

- Turbidité

Les évolutions de la turbidité pendant les 8 cycles de marée montrent une stratification significative (annexe 3'a) avec un fort gradient croissant vers le fond. La turbidité au fond ($35,42 \text{ NTU}^*$) est 2 fois plus importante qu'en surface ($18,83 \text{ NTU}$) en février par coefficient de 88. Par ailleurs le rôle de la marée sur la transparence et la turbidité des eaux est mise en évidence (annexe 3'a). Il existe un effet significatif (test de Fischer) de l'heure de marée sur la turbidité. Au cours d'un cycle de marée, l'augmentation de la turbidité montre une correspondance avec la hauteur d'eau. En règle générale, un premier maximum de turbidité se rencontre à la fin du jusant, lorsque la tranche d'eau est égale à 0,50 m. Une autre pointe de turbidité plus importante s'observe au début du flot en moyenne 1,5 heures après la première, lorsque l'eau recouvre l'estran de 0,50 à 1 m d'épaisseur. Ce sont les périodes de remise en suspension, résultant de l'agitation provoquée par le déferlement des vagues dans une faible profondeur d'eau. L'augmentation de l'amplitude de la marée en vives eaux (novembre 1986) souvent accompagnée de vents plus importants se traduit par une grande turbulence augmentant en conséquence la charge solide des eaux. La chute

* Unité néphélogométrique de turbidité.

de turbidité débute tôt après l'onde de flot. Le minimum de turbidité se produit durant l'étale de pleine mer correspondant à l'agitation minimale. La décantation des eaux se poursuit à marée descendante tant que l'épaisseur de la tranche d'eau reste supérieure à 0,50 m.

La régression linéaire multiple progressive en introduisant comme variables indépendantes, les différentes fractions de seston minéral et organique, 0 à 5 μm , 5 à 10 μm et 10 à 250 μm fait ressortir un modèle de turbidité expliqué corrélativement au seuil de 5 % par les fractions de particules organique et minérale appartenant à la gamme de taille de 0 à 5 μm ($r = 0,72$, $F = 66,3$, $n = 124$). L'équation s'écrit :

$$T = 0,45 \times SM_{05} - 1,10 \times SO_{05} + 9,91$$

(NTU) (mg.l^{-1}) (mg.l^{-1})

T = turbidité, SM_{05} = fraction de seston minéral de 0 à 5 μm , SO_{05} = fraction de seston organique de 0 à 5 μm .

La turbidité exprimée en NTU est corrélée positivement avec la fraction minérale comprise entre 0 et 5 μm constamment remise en suspension sous l'action hydrodynamique de la marée. Cette fraction est constituée essentiellement d'argiles non consolidés.

- Les sestons

Les teneurs sestoniques au niveau des 3 parcs d'élevage sont analysées statistiquement en cycles de marée (annexe 4'-8').

* Seston total

Toutes les fractions de seston total sont affectées par la nature du sédiment. Le test de Newman Keuls en comparaison de moyennes entre les 3 parcs révèle l'existence de 2 groupes homogènes : le groupe formé par les parcs "VS" et "SV" et le groupe formé par le parc "SB" pour les 3 gammes de taille des particules (0-5 μm , 5-10 μm et 10-250 μm).

* Seston minéral

Le seston minéral suit l'évolution du seston total dont il représente 82 %. L'effet de la nature du sédiment sur la teneur en seston minéral est significatif. Le test de Newman Keuls révèle que les charges en seston minéral des eaux surnageant les parcs "VS" et "SV" sont équivalentes pour toutes les gammes de taille. Par ailleurs, les fractions de particules minérales de 0 à 5 μm de 5 à 10 μm sont moins abondantes au-dessus du parc "SB" que les parcs "VS" et "SV". Ainsi, le seston minéral total (0 - 250 μm) formé essentiellement de particules de taille 0 - 10 μm (70 %) est en moyenne plus abondant de 30 % au-dessus des parcs à forte teneur pélagique "VS" et "SV" par rapport au parc "SB".

* Seston organique

La fraction de seston organique de 0 à 10 μm forme 87 % du seston organique total (0 à 250 μm). Par ailleurs, il ressort des analyses statistiques (annexe 6'-7'), que la teneur en seston organique n'est pas affectée par la nature du sédiment pour toutes les gammes de taille de particules.

* Conclusion

Les tableaux (annexe 4'-8') montrent que le cycle de marée modifie considérablement la composition sestonique du milieu. L'hydrodynamisme de l'eau, par son action mécanique sur la couche superficielle des sédiments joue un rôle fondamental dans les remises en suspension.

* Modèles des sestons

Les charges en seston minéral, organique et total au niveau de chaque parc sont modélisées à partir des 8 cycles de marée. Les modèles sont établis par régression linéaire multiple progressive en introduisant comme variables explicatives le coefficient de marée (Cf.), la hauteur d'eau (H) en mètre au-dessus de chaque parc, l'intensité du courant (Cr) en cm.s^{-1} et la force du vent (V) en m.s^{-1} . L'équation générale du modèle

pour chaque fraction (S) de seston minéral, organique ou total, exprimée en mg.l^{-1} s'écrit :

$$S = A \times C_f + B \times H + C \times C_r + D \times V + E$$

Ces modèles empiriques présentés au tableau 1, montrent un coefficient de corrélation moyen $R = 0,78$ et des tests F de Fischer tous hautement significatifs ($N = 48$).

Le coefficient de marée est corrélé positivement (test t de student hautement significatif) avec toutes les fractions de seston qu'elles soient minérales, organiques ou totales. L'amplitude de la marée (importante en vives eaux, faible en mortes eaux) est le premier responsable de l'augmentation des remises en suspension : plus le coefficient de marée est élevé, plus les charges en seston minéral, seront fortes.

Au cours du cycle de marée, la hauteur d'eau au-dessus des parcs est corrélée négativement (test t de student hautement significatif) uniquement avec les fractions de seston minéral et organique de 0 à 5 μm et de 5 à 10 μm . En d'autres termes, au cours du cycle de marée, la charge sestonique minérale et organique de taille $< 10 \mu\text{m}$ va augmenter autour de la basse mer et diminuer en marée montante. Ce résultat est conforme aux observations sur les turbidités puisque la fraction sestonique de 0 à 5 μm constitue 86 % de la fraction $< 10 \mu\text{m}$.

Le courant de marée est corrélé positivement (test t de student hautement significatif) uniquement avec les fractions de seston minéral et organique de 10 à 250 μm . Les particules $< 10 \mu\text{m}$ sont largement expliquées par le coefficient de marée et la hauteur d'eau. Il faut des vitesses de courant plus élevées pour remettre en suspension des particules plus grossières et les maintenir en suspension.

L'action du vent est corrélée positivement (test t de student significatif) avec la fraction de seston minéral de 10 à 250 μm et toutes les fractions de seston organique. Le vent crée un état d'agitation et de turbulence des eaux creusant profondément dans la couche superficielle.

Coefficient de régression	Variables	S I T E	Seston = A x Cf + B x H + C x Cr + D x V + E								
			SESTON MINERAL (mg/l)			SESTON ORGANIQUE (mg/l)			SESTON TOTAL (mg/l)		
			0-5µm	5-10µm	10-250µm	0-5µm	5-10µm	10-250µm	0-5µm	5-10µm	10-250µm
A	Coefficient de marée (Cf)	VV	0.61**	0.05**	0.29**	0.12**	0.03**		0.73**	0.09**	0.32**
		SV	0.68**		0.32**	0.07**	0.04**	0.10**	0.74**	0.08**	0.39**
		SB	0.52**		0.21**	0.09**	0.03**	0.03**	0.59**	0.05 *	0.25**
		Σ	0.60**	0.04**	0.31**	0.11**	0.03**	0.05**	0.77**	0.07**	0.39**
B	Hauteur d'eau (H)	VV	-11.7**	-2.5**		-1.0**	-0.6**		-12.7**	-3.2**	
		SV	-10.3**	-2.1**		-1.8**	-0.6**		-11.9**	-2.8**	
		SB	- 6.8**	-1.2**		-1.3**	-0.4**		- 8.0**	-1.6**	
		Σ	- 9.6**	-1.9**		-1.4**	-0.5**		-10.9**	-2.5**	
C	Courant (Cr)	VV	0.1 *	0.1 *	0.5**			0.1**			0.6**
		SV			0.5**						0.5**
		SB			0.3**			0.1**			0.4**
		Σ			0.3**	0.1 *		0.1 *	0.2 *		0.4**
D	Vent (V)	VV			2.6**		0.2**	0.5**			3.0**
		SV			1.4 *	0.5**	0.3 *	0.8**			2.1 *
		SB				0.5**	0.3**	0.3 *			
		Σ			1.6**	0.4**	0.3**	0.5**			
E	Constante	VV	31.1	11.5	- 1.5	3.4	2.3	2.4	34.3	12.7	- 0.6
		SV	22.1	12.1	-10.9	6.2	2.8	0.3	30.8	12.1	-10.8
		SB	14.6	8.1	-11.1	3.9	1.9	- 0.6	20.8	7.7	-13.7
		E	23.0	9.8	- 6.3	4.1	2.3	0.2	28.9	10.8	-19.5
MODELE	COEFFICIENT DE CORRELATION	VV	0.84**	0.79**	0.81**	0.84**	0.77**	0.67**	0.85**	0.80**	0.81**
		SV	0.86**	0.73**	0.82**	0.75**	0.67**	0.68**	0.86**	0.72**	0.81**
		SB	0.90**	0.54**	0.81**	0.80**	0.76**	0.74**	0.91**	0.66**	0.81**
		Σ	0.84**	0.68**	0.76**	0.79**	0.71**	0.67**	0.86**	0.71**	0.73**

Tableau 1 : Application de la régression linéaire multiple dans la modélisation des différentes fractions du seston.

1.2. Paramètres biotiques

- Phytoplancton

Les variations circadiennes de la biomasse phytoplanctonique sont traitées statistiquement (annexe 9'-11') en analyses de variance.

* Chlorophylle a

Malgré une légère tendance à un gradient croissant de la surface vers le fond, le phytoplancton actif représenté par la chlorophylle a ne montre pas de stratification dans la colonne d'eau surnageant le secteur d'élevage expérimental quelle que soient les gammes de taille.

Par ailleurs, les fluctuations circadiennes du phytoplancton actif, quelque soit sa taille, ne sont pas significatives.

* Phéopigments

Il existe une tendance à la stratification des phéopigments totaux ($< 250 \mu\text{m}$) dans la colonne d'eau avec un léger gradient croissant vers le fond. Toutefois les analyses statistiques ne mettent pas en évidence ces différences verticales pour toutes les gammes de taille.

L'effet de l'heure de marée est significatif sur la composition phéopigmentaire (0 à $5 \mu\text{m}$). Le test de Newman Keuls en comparaison de moyennes montre que cette fraction de phéopigment suit les variations de la turbidité avec un maximum autour de la basse mer et un minimum à l'étalement de pleine mer. Les fortes teneurs en phéopigments de 0 à $5 \mu\text{m}$ sont attribuées aux turbulences provoquées par le déferlement des vagues à basse mer. La fraction de phéopigments de 0 à $10 \mu\text{m}$ constituée à 84 % de phéopigments de 0 à $5 \mu\text{m}$ suit la même distribution au cours du cycle de marée. De même la fraction de 0 à $250 \mu\text{m}$, constituée à 60 % de phéopigments de 0 à $10 \mu\text{m}$. L'origine des phéopigments de la colonne d'eau semble donc benthique. Ils proviennent, soit de la dégénérescence des microphytes soit de la biodéposition des cultures d'huîtres environnantes.

- Paramètres biochimiques

Les évolutions des composants biochimiques particulaires (protéines, lipides, glucides) et dissous (glucides et acides aminés) au cours des cycles de marée sont analysées statistiquement (annexe 12'-16').

* Matériel particulaire

Protéines particulaires

La fraction de 0 à 5 μm est significativement stratifiée avec un faible gradient croissant de la surface vers le fond. Si l'on considère les protéines totales (0-250 μm), la stratification est plus marquée : les protéines particulaires au fond sont en moyenne plus importantes de 20 % qu'en surface.

L'effet du cycle de marée sur les teneurs en protéines particulaires se fait sentir pour la fraction de 0 à 5 μm qui atteint son maximum autour de la basse mer. Les fractions de 5 à 10 μm et de 10 à 250 μm ne sont pas affectées par la hauteur d'eau et restent sensiblement inchangées.

Lipides particulaires

Les lipides particulaires ne sont pas stratifiés, pour toutes les gammes de taille de particules.

En revanche, l'effet du cycle de marée sur les lipides particulaires est insignifiant.

Glucides particulaires

Les particules de glucides sont uniquement stratifiées pour la gamme de taille de 0 à 5 μm induisant une stratification des glucides pour les gammes 0 à 10 μm et 0 à 250 μm . Les glucides particulaires totaux (de 0 à 250 μm) sont répartis selon un gradient croissant de 15 % de la surface vers le fond. L'influence du cycle de marée se fait sentir pour la fraction de glucides particulaires comprise entre 0 et 5 μm avec un

maximum autour de la basse mer. Les glucides particulaires de 0 à 10 μm constitués à 85 % de la fraction de 0 à 5 μm suivent la même distribution en fonction de l'heure de la marée.

* Matériel dissous

Les analyses statistiques (annexe 17') en analyses de variances montrent que les constituants biochimiques dissous, formés par les glucides dissous et acides aminés ne sont jamais stratifiés dans la colonne d'eau. Par ailleurs, le cycle de marée n'affecte nullement leurs teneurs dans la masse d'eau surnageante.

2. Evolution mensuelle

Tous les paramètres du milieu sont traités statistiquement en analyse de variance* avec 3 facteurs contrôlés : la profondeur du prélèvement (surface, fond), le coefficient de marée (vives-eaux, mortes-eaux) et la date, sauf les courants et seston pour lesquels le facteur site ("VS", "SV", "SB") se substitue à la profondeur du prélèvement.

2.1. Paramètres abiotiques

- Température

Le coefficient de la marée n'a pas d'incidence (annexe 18') sur la température de l'eau qui reproduit fidèlement l'évolution de la température de l'air (fig. 3). Par ailleurs, les fluctuations thermiques annuelles (fig. 3) de l'eau montrent une amplitude importante de 18,2°C. L'évolution de la température montre 2 phases distinctes caractérisant une période de réchauffement des eaux de février à juillet avec un maximum en juillet de 20,6°C et une phase de refroidissement des eaux d'août à janvier avec un minimum en janvier de 2,4°C. L'hiver 86-87 est

* L'analyse de variance est un traitement statistique qui utilise le test F de Fischer au seuil de 5 % pour tester l'effet des facteurs sur les paramètres étudiés et le test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes.

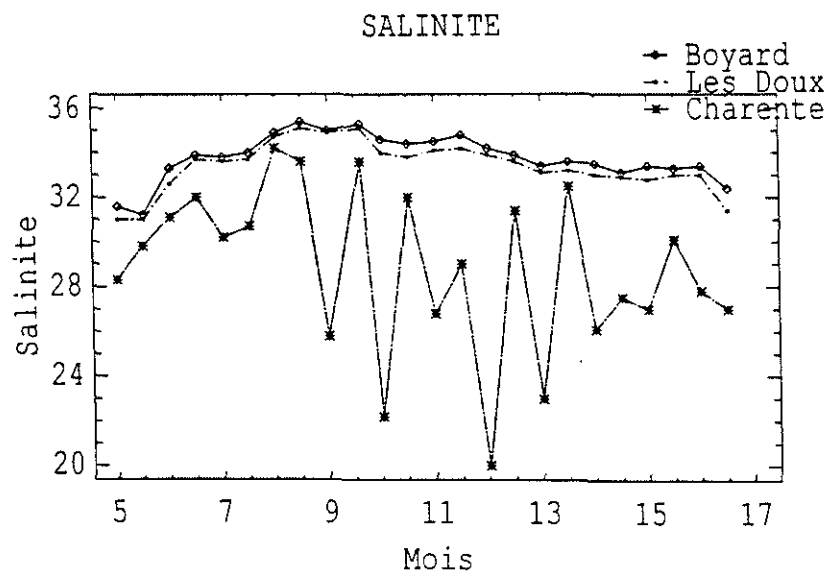
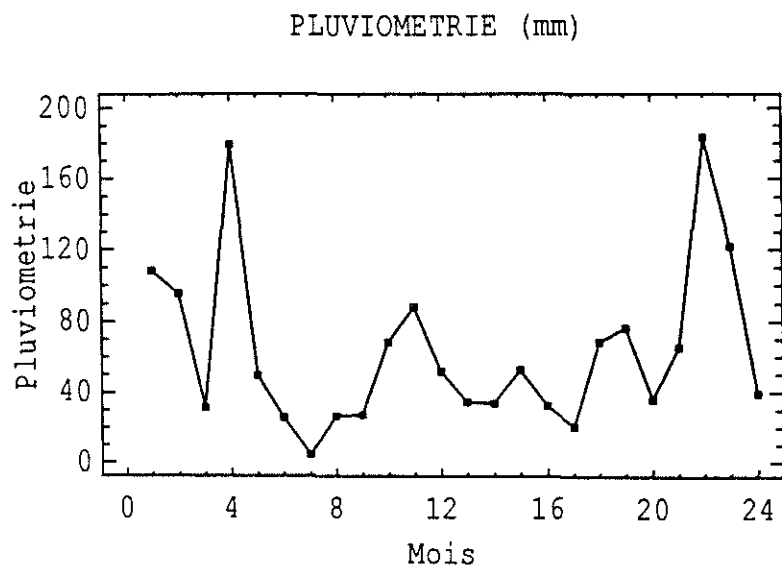
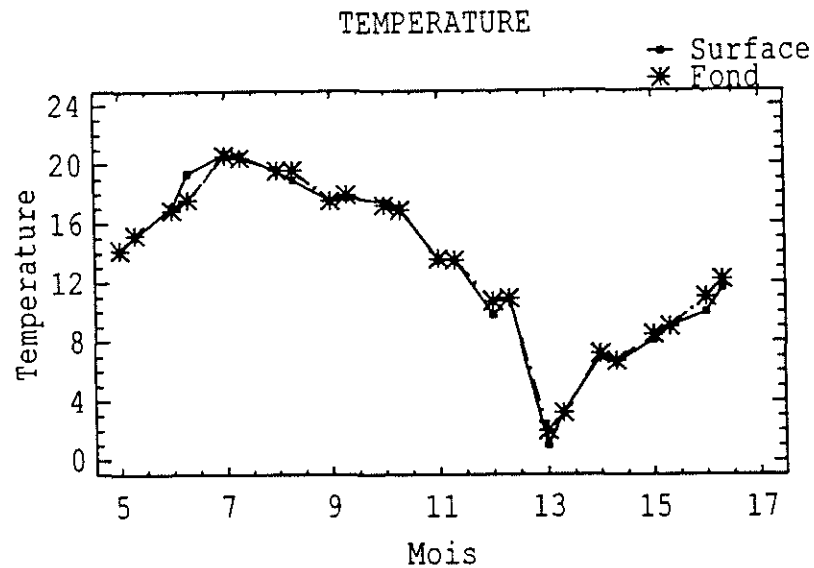
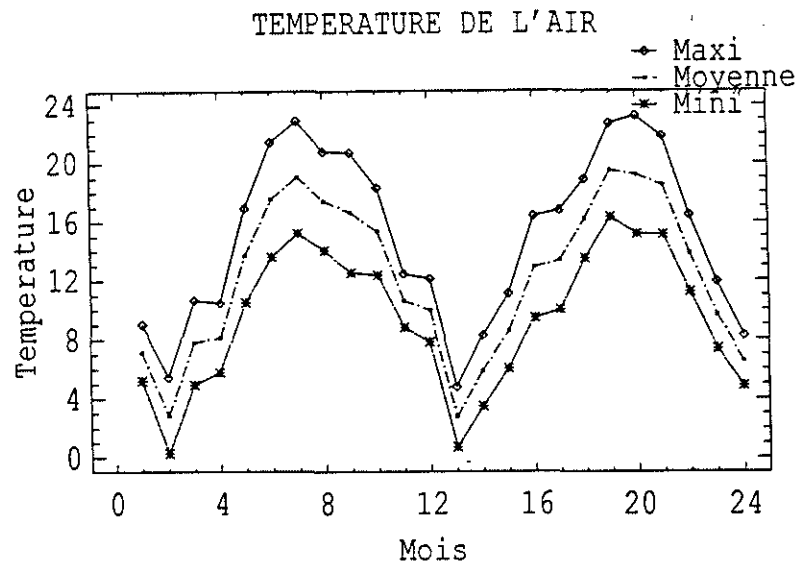


Figure 3 : Evolutions mensuelles des températures de l'air et de l'eau, de la pluviométrie et de la salinité au niveau du secteur d'élevage.

marqué par des températures basses demeurant au-dessous de 10°C pendant 3 mois (janvier-mars). Ces faibles températures sont compensées par une période estivale automnale chaude caractérisée par des températures excédant 15°C pendant 5 mois (juin-octobre).

- Salinité

L'effet de l'amplitude de la marée sur la salinité est significatif (annexe 18'). La salinité est plus importante par des coefficients de marée élevés. Le flot en vives eaux repousse les eaux fluviales au large immédiat de la Charente vers le site des "Doux".

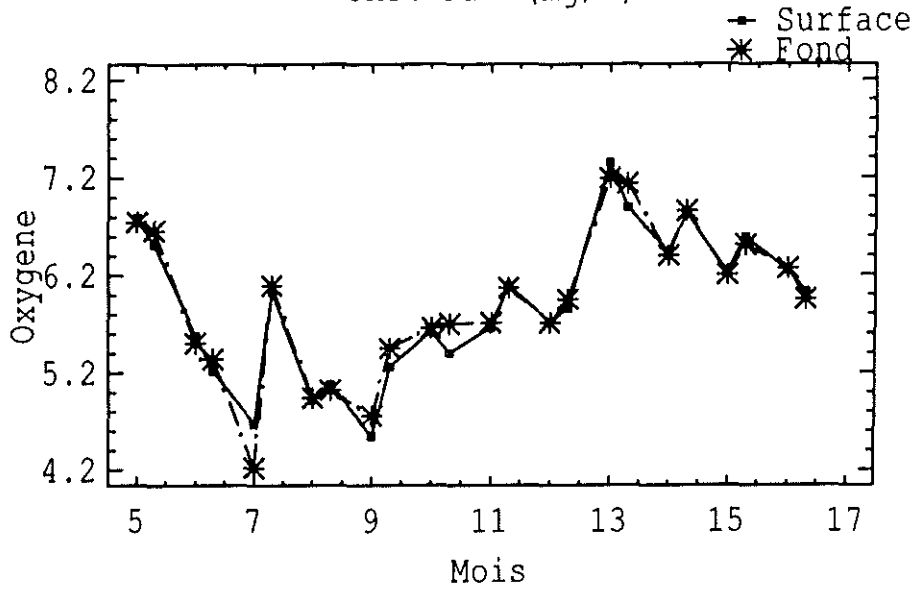
Cette dessalure se fait sentir significativement 7 jours plus tard, en période de mortes eaux où les déplacements des masses d'eaux sont faibles.

Le cycle hyalin (fig. 3) dépend des débits fluviaux, régis par l'intensité pluviométrique (fig. 3) et des apports d'eau à dominance océanique (Pertuis d'Antioche). La salinité moyenne annuelle est de 33,4 ‰ plus proche de celle du site de Boyard (33,8 ‰) que l'estuaire de la Charente (28,8 ‰) montrant un régime hydrologique dominé par les eaux du Pertuis d'Antioche qui subissent en hiver l'influence des eaux de la Gironde. La salinité oscille entre 35 ‰ (août à septembre) et 31 ‰ (mai) montrant une amplitude annuelle faible (4 ‰). Le régime hydrologique des "Doux" montre un gradient salin saisonnier décroissant de septembre à mai et croissant de juin à août. Les eaux "océaniques" traversant les "Doux" sont diluées par les apports fluviaux de la Charente. L'apport moyen de la Charente est de 4 %, oscillant entre 0 % d'août à novembre et 18,5 % en mai.

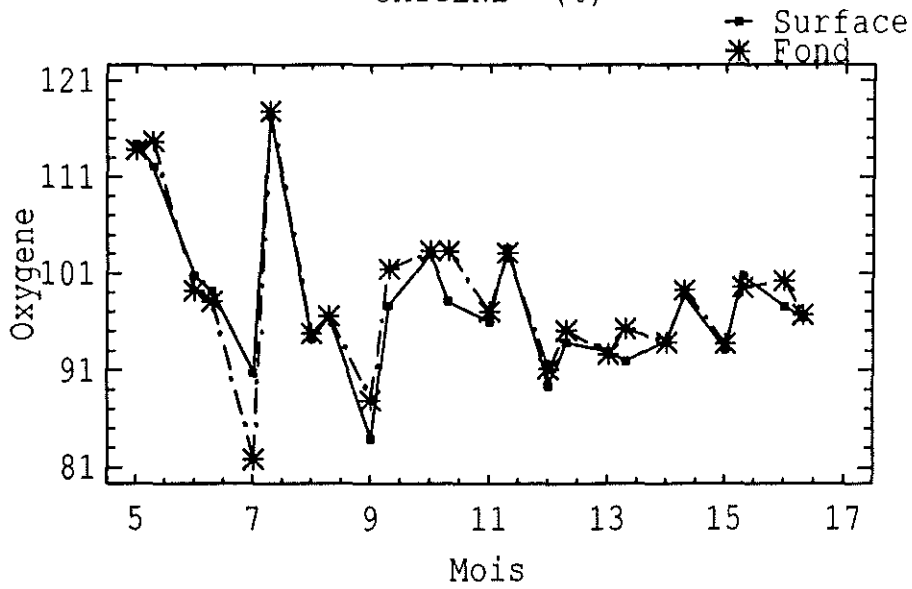
- Oxygène dissous

Les fluctuations de la teneur en oxygène dissous (fig. 4) sont inverses de celles de la température et la salinité. L'influence du coefficient de marée sur la teneur en oxygène dissous est significative (annexe 18'). Les eaux en période de mortes eaux sont plus oxygénées que celles de vives eaux. L'arrivée des eaux dessalées de la Charente en période de mortes eaux, donc plus oxygénées en font remonter la teneur.

OXYGENE (mg/l)



OXYGENE (%)



NH4 (µmol/l)

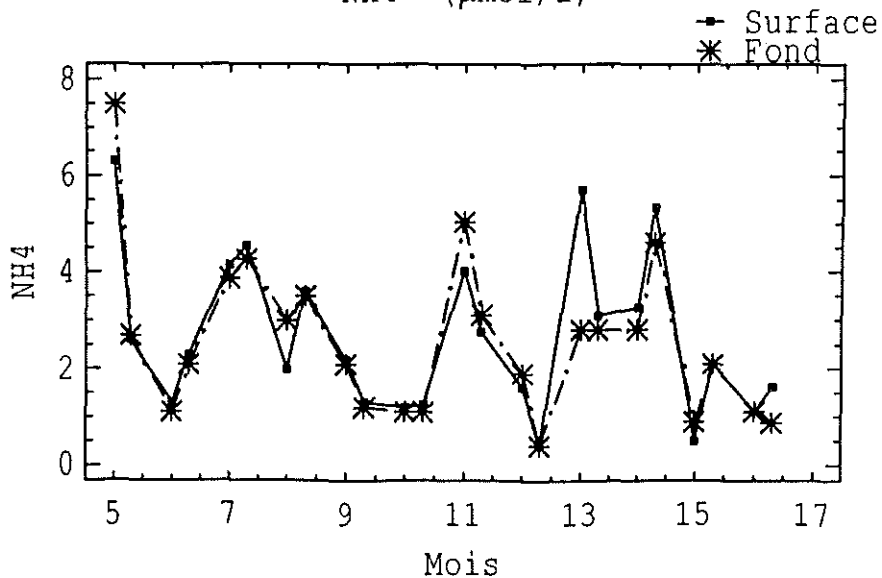


Figure 4 : Evolutions mensuelles des teneurs en oxygène dissous et de l'azote ammoniacale au niveau du secteur d'élevage.

Les teneurs minimales ($4,3 \text{ mg.l}^{-1}$) en oxygène dissous sont enregistrées en juillet et septembre, les teneurs maximales ($7,3 \text{ mg.l}^{-1}$) en janvier. La colonne d'eau ne montre pas de déficit important en oxygène dissous ; le pourcentage par rapport à la saturation fluctue dans un intervalle de 82 à 118 %. Hormis les déficits de 18 % enregistrés en juillet et septembre, les masses d'eau parcourant les "Doux", sont toujours saturées en oxygène dissous. Ce faible déficit en oxygène dissous au cours de l'année est lié à une bonne circulation des eaux au cours de la marée.

- Azote ammoniacal

L'impact de l'amplitude de la marée n'est pas significatif sur les teneurs en azote ammoniacal (annexe 18') montrant une faible importance des apports exogènes. Les teneurs en azote ammoniacal restent faibles au cours de l'année (fig. 4) avec une moyenne de $2,7 \mu\text{mol.l}^{-1}$ et fluctuent significativement en fonction de la saison. L'évolution de l'azote ammoniacal est cyclique avec une périodicité trimestrielle suivant un rythme saisonnier. Le pic le plus important de l'année de $7,1 \mu\text{mol.l}^{-1}$ est enregistré en période printanière (mai). Les autres pics de moindre importance (4 à $5 \mu\text{mol.l}^{-1}$) se rencontrent en juillet-août, novembre et février.

- Courant

Le courant moyen journalier est fortement corrélé au coefficient de marée ($r = 0,87$; $n = 24$). Le courant moyen de vives eaux ($41,3 \text{ cm.s}^{-1}$), pour tous les parcs confondus et toutes les saisons confondues, est 2 fois plus important qu'en mortes eaux ($19,6 \text{ cm.s}^{-1}$). Les analyses de variance (annexe 19') effectuées sur la totalité des cycles de marée montrent une différence courantologique significative entre les 3 parcs. Il existe un gradient entre les maxima de courant distribués selon une progression géométrique de raison 1,15 du parc "VS" au parc "SV" au parc "SB". Toutefois, les courants se répartissent selon une même configuration temporelle dans les 3 parcs (fig. 5).

Les variations courantologiques saisonnières sont faibles au niveau des 3 parcs (annexe 19'), montrant que le marnage mensuel moyen, constan-

te des phénomènes de marée, impose à chaque parc un schéma de courants fonction de sa position bathymétrique.

- Turbidité

Les variations mensuelles de la turbidité des parcs d'élevage (fig. 5) montrent des valeurs moyennes 2 fois plus importantes en vives eaux qu'en mortes eaux (annexe 18') avec des différences allant jusqu'à un rapport de 9 (janvier, mars, juin). L'augmentation de la vitesse de courant en vives eaux favorise la remise en suspension des particules.

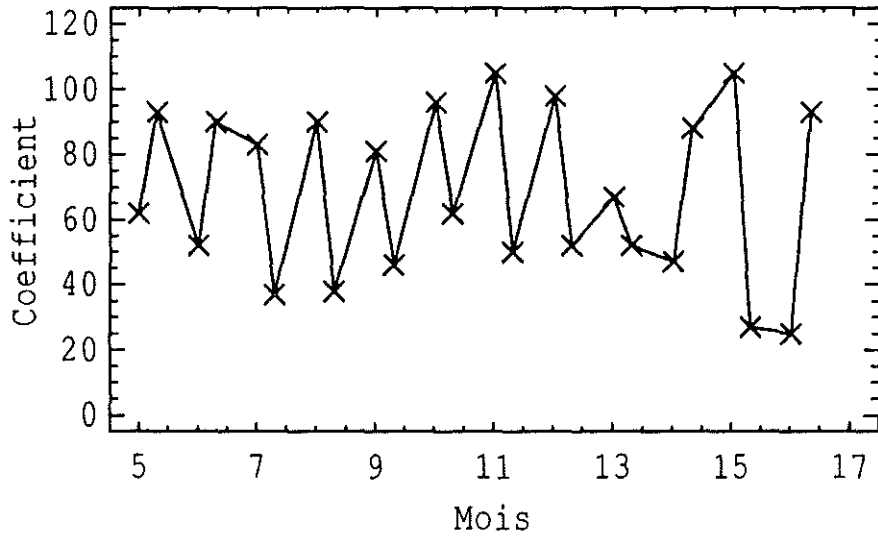
Les fluctuations saisonnières de la turbidité montrent 3 pics saisonniers importants. Le pic principal (62 NTU*) est enregistré en période hivernale (janvier). 2 pics secondaires de 47 NTU sont enregistrés en automne (novembre) et printemps (avril). Les fortes turbidités s'observent par des marées de vives eaux. Elles sont accentuées par les tempêtes, fréquentes à ces périodes de l'année. En revanche, les fortes précipitations d'octobre 86 augmentent la turbidité moyenne du mois de novembre 86. La période estivale est caractérisée par des eaux peu turbides avec un pic estival en juillet (16 NTU) en vives eaux auquel succède un minimum absolu de 2,7 NTU en mortes eaux. Le mois de septembre avec une turbidité moyenne de 5,8 NTU est le mois le moins turbide de l'année.

- Sestons

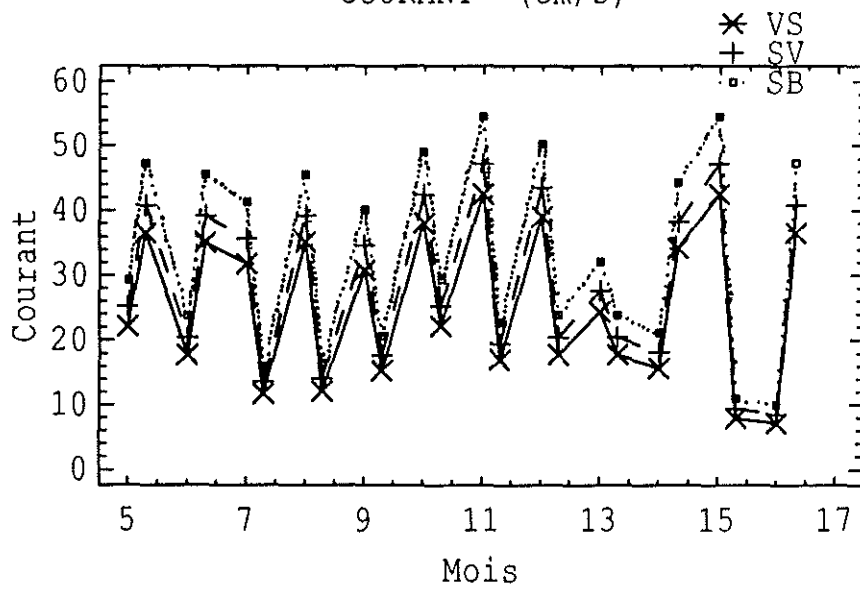
Les charges en seston organique dans la colonne d'eau sont corrélées ($r = 0,93$; $N = 96$) au seston minéral. La stratification particulière dans la colonne d'eau est observable pour toutes les fractions minérales de 0 à 5 μm , 5 à 10 μm et 10 à 250 μm (annexe 20'). L'eau du fond est respectivement plus chargée de 23, 18 et 42 %. A l'inverse, les fractions organiques sont réparties de façon homogène dans la colonne d'eau montrant une faible dynamique des suspensions organiques par rapport aux suspensions minérales ou une meilleure homogénéisation dans la colonne d'eau.

* Unité néphélogométrique de turbidité.

COEFFICIENT DE MAREE DES
PRELEVEMENTS



COURANT (cm/s)



TURBIDITE (NTU)

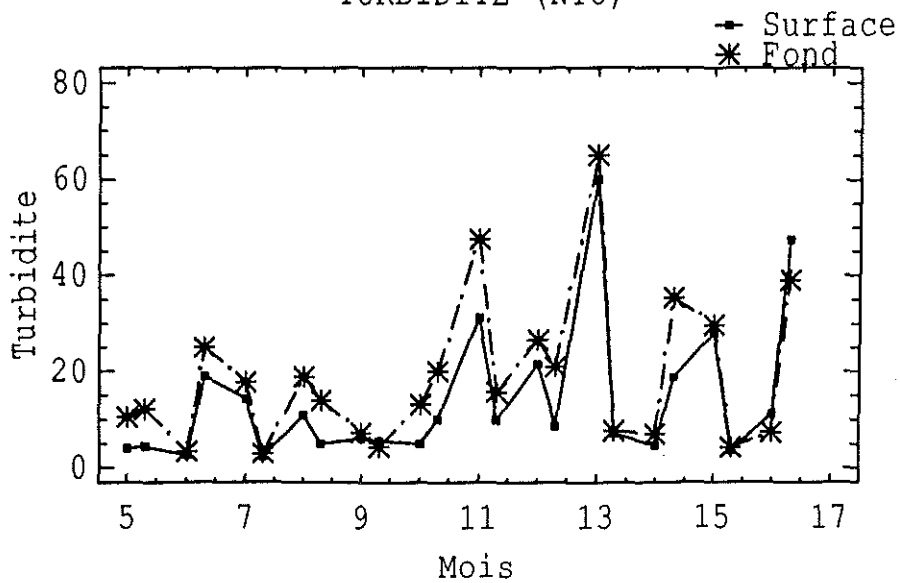


Figure 5 : Evolutions mensuelles des courants journaliers et de la turbidité au niveau du secteur d'élevage.

Par ailleurs, toutes les fractions de seston minéral et organique sont affectées par l'amplitude de la marée (annexe 19') à un degré tel que les différences de charges sestoniques (0-250 μm) au mois de juin varient de 8,9 mg.l^{-1} en mortes eaux à 6 fois plus (50,6 mg.l^{-1}) en vives eaux. L'hydrodynamisme de la marée affecte les catégories de seston (minéral ou organique) à des proportions inégales pour les mêmes gammes de taille des particules. En règle générale, l'enrichissement en suspensions minérales (+ 100 à + 300 %) est plus important qu'en suspensions organiques (+ 34 %). Toutes les fractions organiques augmentent de la même proportion (+ 26 %) aux marées de vives eaux par rapport aux marées de mortes eaux.

* Seston total

Le seston total (fig. 6) constitué par 81 % de seston minéral suit la même évolution que ce dernier (fig. 6) et ce quelque soit la gamme de taille des particules. Le pourcentage organique fluctue au cours de l'année et excède les 30 % du seston total en septembre-octobre.

Les teneurs sestoniques restent élevées au site des "Doux" dépassant 50 mg.l^{-1} sur une durée de 6 mois (novembre à avril) avec 2 pics à 113 et 125 mg.l^{-1} respectivement en novembre et janvier. Les charges en seston total sont faibles en période printanière-estivale (mai-octobre) avec des valeurs allant de 10 à 30 mg.l^{-1} . Les mois les plus chargés en seston total sont novembre (82,9 mg.l^{-1}) et janvier (77,1 mg.l^{-1}). Le mois qui présente une charge la plus faible reste septembre avec 13,6 mg.l^{-1} .

* Seston minéral

L'évolution saisonnière des différentes fractions minérales (fig. 6) est parallèle montrant des dynamiques similaires. Plusieurs pics de seston minéral se succèdent dans l'année se produisant tous en vives eaux.

La fraction dominante du seston minéral de 0 à 5 μm (60 % du seston minéral total) montre 2 pics principaux de plus de 60 mg.l^{-1} en novembre et janvier et 3 pics secondaires de plus de 42 mg.l^{-1} en décembre, février et avril.

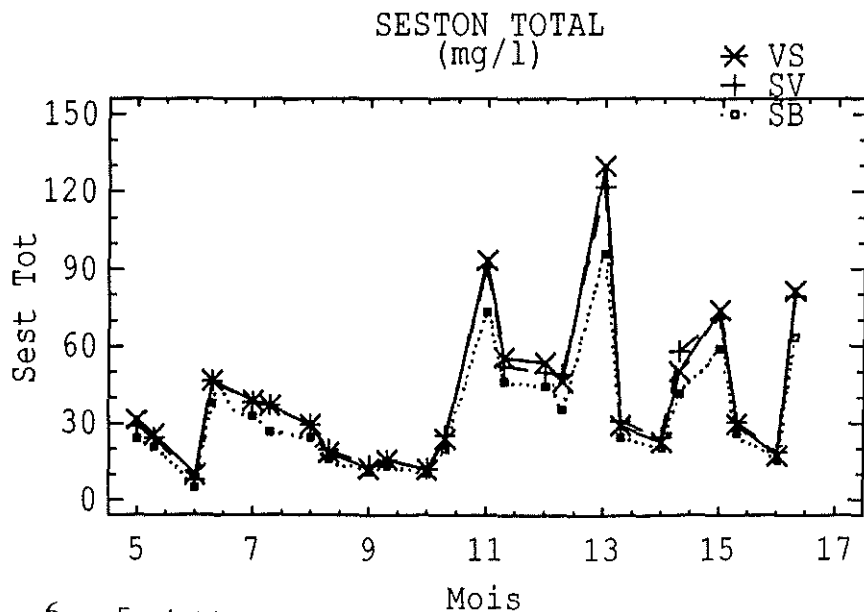
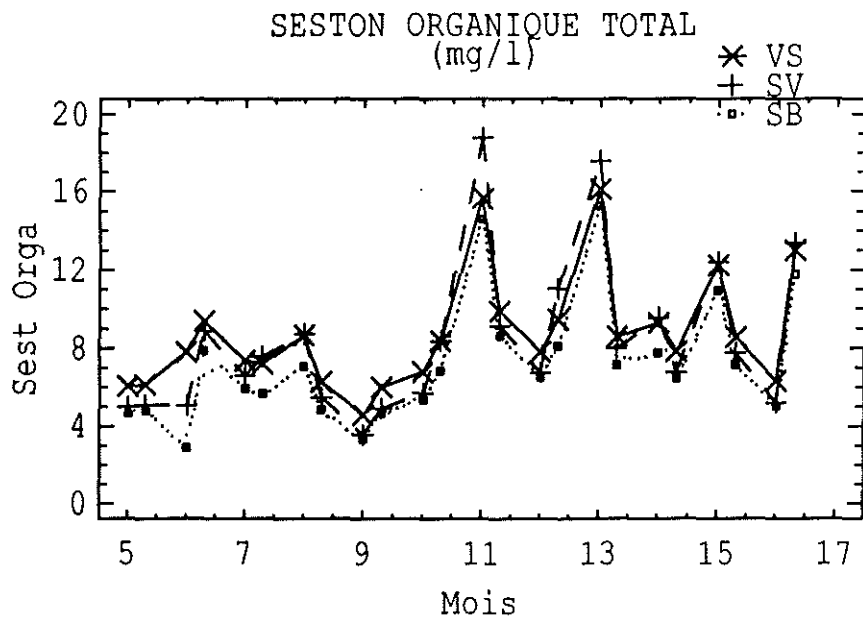
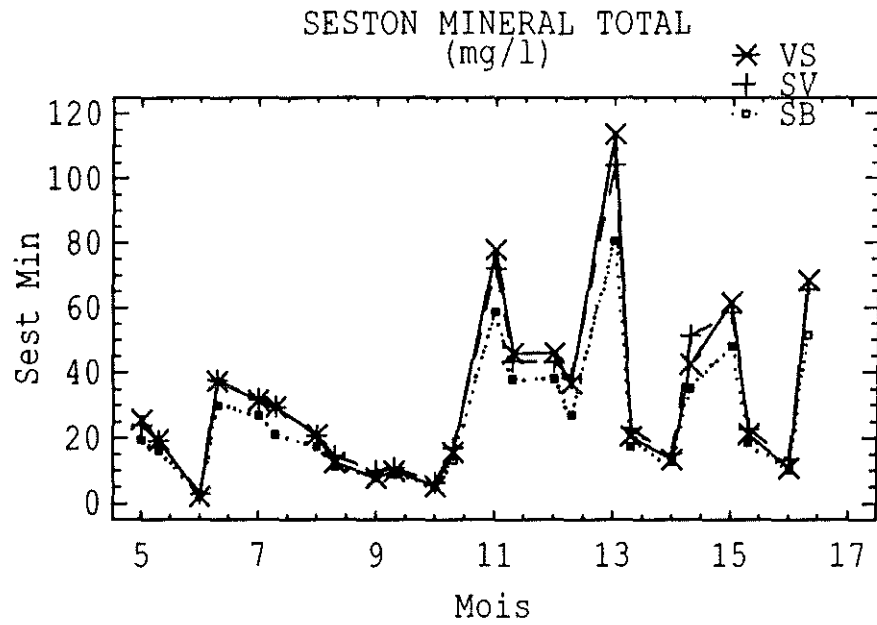


Figure 6 : Evolutions saisonnières des teneurs en seston minéral, organique et total au niveau des 3 parcs d'élevage ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

Seulement un pic principal de $16,4 \text{ mg.l}^{-1}$ en janvier et 2 pics secondaires de 12 mg.l^{-1} en avril sont enregistrés pour la fraction de seston minéral de 5 à $10 \mu\text{m}$ représentant 12 % du seston minéral total.

La fraction de seston minéral de 10 à $250 \mu\text{m}$ (28 % du seston minéral total) montre 4 maxima de teneur comprise entre 20 et 32 mg.l^{-1} se produisant en novembre, janvier, mars et avril.

En définitive, la charge en seston minéral total demeure élevée (40 à 70 mg.l^{-1}) sur 6 mois couvrant la période automne-hiver (novembre-avril). La période printemps-été (mai à octobre) est pauvre en seston minéral (8 à 25 mg.l^{-1}).

* Seston organique

Les fluctuations saisonnières des différentes fractions de seston organique (fig. 6) montrent une évolution parallèle pour toutes les fractions et avec le seston minéral. Ainsi les fractions minérales et les fractions organiques obéissent aux mêmes lois de transport des particules dans les masses d'eau.

La majeure partie du seston organique représentée par la fraction de 0 à $5 \mu\text{m}$ (68 % du seston organique total) montre 3 maxima (10 à 12 mg.l^{-1}) saisonniers au cours de l'année (novembre, janvier, avril). Hormis ces fortes valeurs, les teneurs en seston organique de 0 à $5 \mu\text{m}$ oscillent entre 2 et 5 mg.l^{-1} .

La fraction organique de 5 à $10 \mu\text{m}$ (13 % du seston organique total) évolue peu au cours de l'année autour d'une moyenne de $1,2 \text{ mg.l}^{-1}$. Un maxima automnal de $4,5 \text{ mg.l}^{-1}$ est enregistré au mois de novembre.

La fraction de seston organique de 10 à $250 \mu\text{m}$ représentant 19 % du seston organique total suit l'évolution de la fraction de 0 à $5 \mu\text{m}$ avec un pic principal (6 mg.l^{-1}) en novembre et des pics secondaires ($2,5$ à 4 mg.l^{-1}) en janvier et avril. Le reste de l'année la teneur en seston organique de 10 à $250 \mu\text{m}$ évolue peu dans une marge de $1,2$ à 2 mg.l^{-1} .

2.2. Paramètres biotiques

- Phytoplancton

Les analyses de variance (annexe 21') montrent l'absence de stratification des pigments photosynthétiques au cours de l'année pour toutes les gammes de taille. Par ailleurs l'impact de l'amplitude de la marée est inexistant pour toutes les fractions de taille de chlorophylle a et de phéopigments.

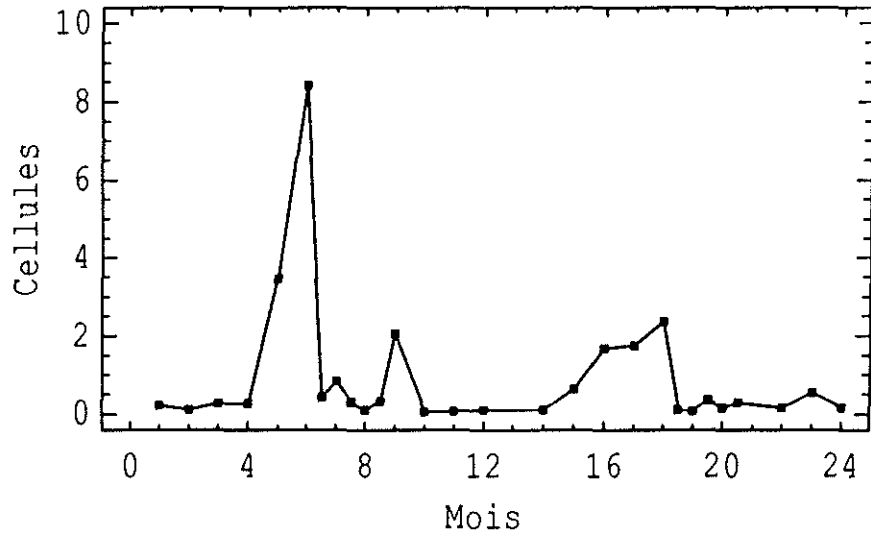
- Chlorophylle a

Le phytoplancton actif représenté par la chlorophylle a montre un rythme saisonnier (fig. 7).

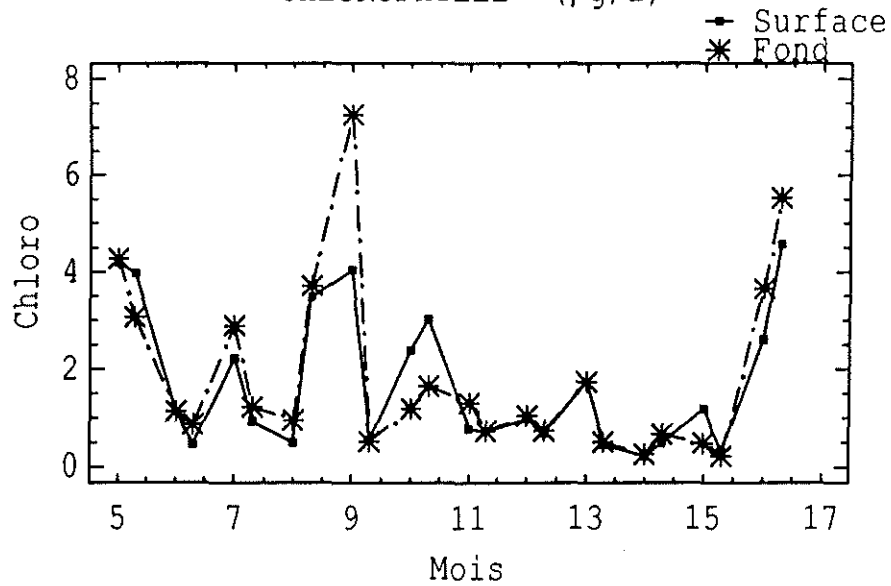
Les principales espèces dominantes (99 % du phytoplancton total) appartiennent au groupe des Diatomés avec 3 espèces perennantes dans la gamme de taille de 10 à 250 μm , des genres Navicula, Melosira, Coscinodiscus. Hormis les genres Synedra, Skeletonema, Navicula, Nitzschia, Nitzschiella appartenant à la gamme 0 à 10 μm toutes les autres Diatomés appartiennent à la gamme de taille 10 à 250 μm lorsqu'elles sont adultes. Les espèces du groupe des Dinoflagellés sont nettement moins abondantes et ne sont présentes qu'en période estivale (juin-septembre). A l'état adulte, ils appartiennent tous à la gamme de taille de 10 à 250 μm . Les espèces rencontrées sont : Protoperidinium trochoïdum, Prorocentrum micans, Ceratium tripos...

En période de faible production primaire (automne et hiver), le phytoplancton actif est dominé par les cellules de 0 à 5 μm (48 %). Les cellules de 5 à 10 μm et de 10 à 250 μm représentent respectivement 18 et 34 % de la biomasse phytoplanctonique active. En période de forte production primaire (printemps et été), les cellules de 10 à 250 μm sont dominantes (59 %) alors que les cellules de 0 à 5 μm et de 5 à 10 μm représentent respectivement 31 et 10 % du phytoplancton actif. L'évolution du phytoplancton actif (fig. 7) obéit à un rythme saisonnier.

CELLULES PHYTOPLANCTONIQUES
(x 100 000)



CHLOROPHYLLE ($\mu\text{g/l}$)



PHEOPIGMENTS ($\mu\text{g/l}$)

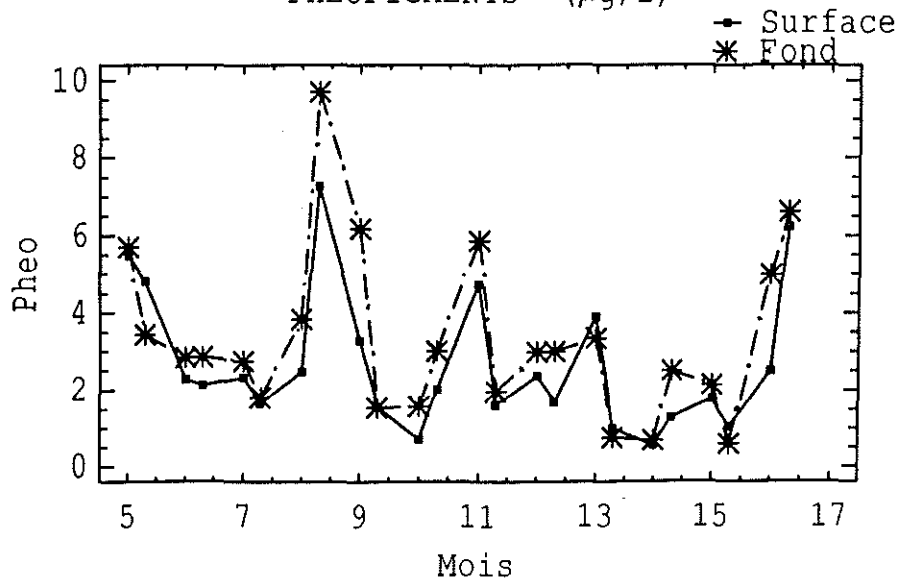


Figure 7 : Evolutions saisonnières des pigments photosynthétiques en surface et au fond, au niveau du secteur d'élevage.

La phase hivernale (janvier à mars) est une période de faible production primaire, espèces et individus sont peu nombreux (7 à 64 cellules.ml⁻¹, toutes les espèces confondues).

Les teneurs en chlorophylle a culminent à 1,7 µg.l⁻¹ en janvier et chutent rapidement pour se maintenir à 0,5 µg.l⁻¹ en février-mars. Les modifications de biotope en période hivernale avec baisse de la température, de la salinité, de la durée d'insolation ne permettent pas un développement phytoplanctonique diversifié. Le pourcentage de chlorophylle active (chlorophylle/phéopigment) est faible avec une moyenne de 40 %. De nouvelles espèces peuvent devenir dominantes. Toutefois, les genres Navicula, Melosira, Thalassionema, Chaetoceros, Nitzschia peuvent demeurer les composants essentiels de la flore planctonique, mais les genres Thalassiosira et Skeletonema sont caractéristiques de cette période avec 80 % du nombre total des cellules.

La phase printanière (avril à juin) subit de profonds changements du milieu. La poussée printanière est la plus forte de l'année avec un bloom phytoplanctonique en avril-mai (245 à 841 cellules.ml⁻¹), correspondant à une biomasse chlorophyllienne de 5 µg.l⁻¹. Durant ces 2 mois le pourcentage de chlorophylle active est élevé. Il est de 80 % en avril et mai et chute en juin (40 %). Cette floraison printanière parallèle à l'augmentation de la diversité spécifique fait apparaître un nouveau contingent de population phytoplanctonique. 4 espèces jouent un rôle prépondérant appartenant au genre Chaetoceros, Melosira, Nitzschia et Skeletonema. Les genres secondaires, doués d'une forte potentialité de croissance sont nombreux. Navicula, Ditylum, Coscinodiscus, Thalassionema, Rhizosolenia, Asterionella, Nitzschiella, Pleurosigma, Gammatophora, Striatella... La chute du pourcentage de chlorophylle active dès le mois de juin à 37 % indique un vieillissement des populations phytoplanctoniques. Il en résulte un déclin de la microflore planctonique (43 cellules.ml⁻¹) et les teneurs en chlorophylle a ne sont que de 0,6 à 1,1 µg.l⁻¹.

La phase estivale (juillet à septembre) est de richesse variable en phytoplancton. Les successions des populations montrent un pouvoir de renouvellement important en juillet et surtout en septembre avec des pourcentages de chlorophylle active de 85 % et 99 % respectivement

intercalant une période de faible potentialité (août) avec un indice de 37 %. Ces périodes de forte production estivale montrent des numérations cellulaires de 83 à 207 cellules.ml⁻¹ soit des teneurs en chlorophylle de 1,9 et 5,6 µg.l⁻¹. La biomasse algale est relativement diversifiée. Les genres Chaetoceros, Melosira, Thalassiosira, Navicula dominent les populations phytoplanctoniques. Cette poussée estivale avec le bloom de septembre est accompagnée d'un contingent moins varié d'espèces secondaires dont Coscinodiscus, Skeletonema, Fragilaria, Cocconeis et Synedra sont les principaux genres. Parallèlement au cycle des diatomés, les dinoflagellés amorcent dès le mois de juin, une augmentation qui ne cesse de croître jusqu'en août où ils peuvent représenter jusqu'à 30 % du nombre de la microflore planctonique. Ceratium fusus et Prorocentrum micans dominent le plus souvent. D'autres dinoflagellés prolifèrent exceptionnellement tels que Protoperidinium trochoideum, Protoperidinium depressum, Protoperidinium steinii, Ceratium tripos, Ceratium furca...

La phase automnale (octobre à décembre) est marquée par une nouvelle poussée phytoplanctonique en octobre avec un pourcentage élevé de chlorophylle active de 83 %. Les teneurs en chlorophylle a sont alors de 2,3 µg.l⁻¹. Le phytoplancton régresse à partir de novembre et atteint un niveau (chlorophylle a = 0,8 µg.l⁻¹) largement inférieur à la moyenne annuelle (1,7 µg.l⁻¹). Le pourcentage de chlorophylle active est à son niveau le plus bas de l'année (30 %) durant les mois de novembre et décembre. Certes les diatomés du printemps comme Melosira, Navicula, Coscinodiscus, Rhizosolenia et surtout Chaetoceros sont susceptibles d'effectuer une seconde poussée importante en octobre, mais des espèces secondaires appartenant aux genres Fragilaria, Pleurosigma, Amphora, Gammatophora, Striatella, Thalassiosira sont présentes. Il en résulte une dominance relative sans multiplication spectaculaire. Tout comme la période hivernale, la phase automnale est une phase pauvre en phytoplancton actif.

* Phéopigments

Les phéopigments totaux (0 à 250 µm) représentent les 2/3 des pigments photosynthétiques, montrant un effort de broutage par les mollusques de la microflore planctonique et une production primaire faible, déficitaire par rapport à la consommation. Contrairement aux

observations sur la biomasse chlorophyllienne, le tripton végétal présente un pic estival ($8,5 \mu\text{g.l}^{-1}$ de phéopigments) plus important que le pic printanier ($6,4 \mu\text{g.l}^{-1}$ de phéopigments). Tout comme le phytoplancton actif, les détritiques végétaux sont à leur niveau minimum ($0,6$ à $2,2 \mu\text{g.l}^{-1}$ de phéopigments) en période hivernale. Toutefois, les apports détritiques automnaux restent importants, culminant à $4,8 \mu\text{g.l}^{-1}$ de phéopigments en novembre. La distribution du tripton végétal (phéopigments) en gammes de taille montre une dominance des fractions de 0 à $5 \mu\text{m}$ (50 %) et de 10 à $250 \mu\text{m}$ (40 %) par rapport à la fraction de 5 à $10 \mu\text{m}$ (10 %). Ce phytoplancton dégénéréscant présente une évolution saisonnière (fig. 7) parallèle à celle du phytoplancton actif. Il existe cependant un décalage entre les maxima automnaux pour toutes les gammes de taille. En effet, le pic de chlorophylle a ($2,1 \mu\text{g.l}^{-1}$) s'observe en octobre alors que le pic des phéopigments ($4,8 \mu\text{g.l}^{-1}$) s'observe en novembre.

NOURRITURE POTENTIELLE

- Nourriture particulaire

La nourriture particulaire estimée par la somme des protéines, lipides et glucides représente en moyenne 18,1 % de la matière organique particulaire (seston organique total). Ce pourcentage est minimum (14 %) en automne-hiver et maximum (22 %) en printemps-été. L'analyse des principaux constituants biochimiques (fig. 8) de la nourriture particulaire montre que les lipides et les protéines, avec des teneurs identiques sont les composants majoritaires (75 %) pour toutes les gammes de taille de particules. Les répartitions des protéines, lipides et glucides particulières en gammes de taille montrent une forte proportion (64 %) de la fraction de 0 à $5 \mu\text{m}$. Les constituants biochimiques de 5 à $10 \mu\text{m}$ et 10 à $250 \mu\text{m}$ représentent respectivement 11 % et 25 % de la nourriture particulaire.

Les comportements des différentes fractions particulières des composants biochimiques dans la colonne d'eau (annexe 22') montrent une similitude entre les protéines et les glucides qui sont stratifiés uniquement pour la gamme de taille de 0 à $5 \mu\text{m}$. Il apparaît une stratification nette pour cette gamme de taille avec des teneurs plus élevées (20 %) au fond. Les fractions des lipides particulières ne sont jamais stratifiées dans la colonne d'eau et ne sont nullement affectées

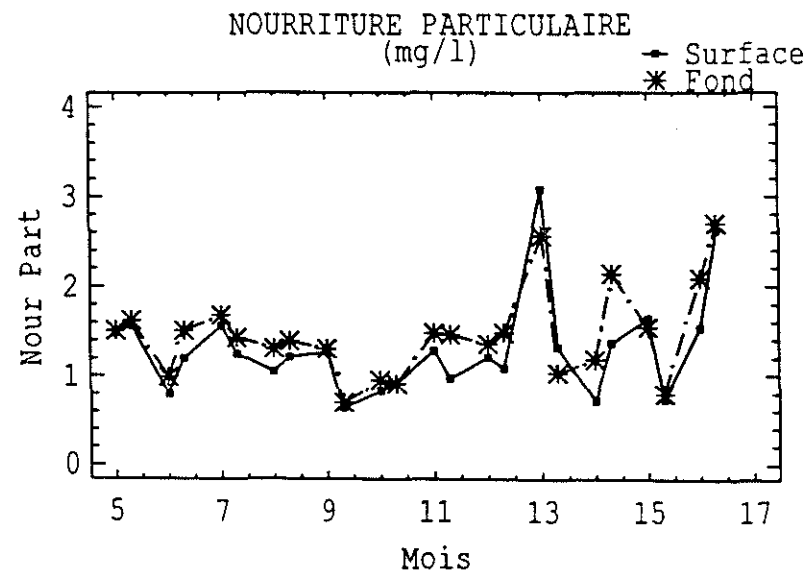
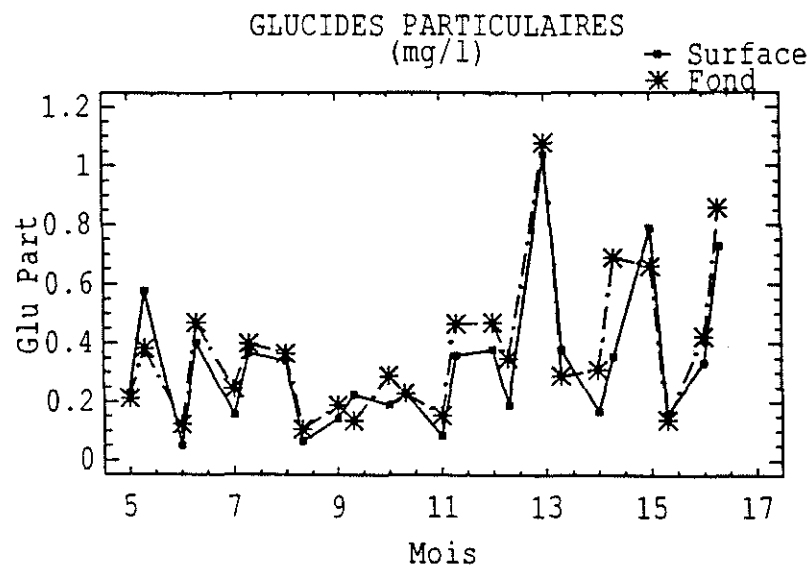
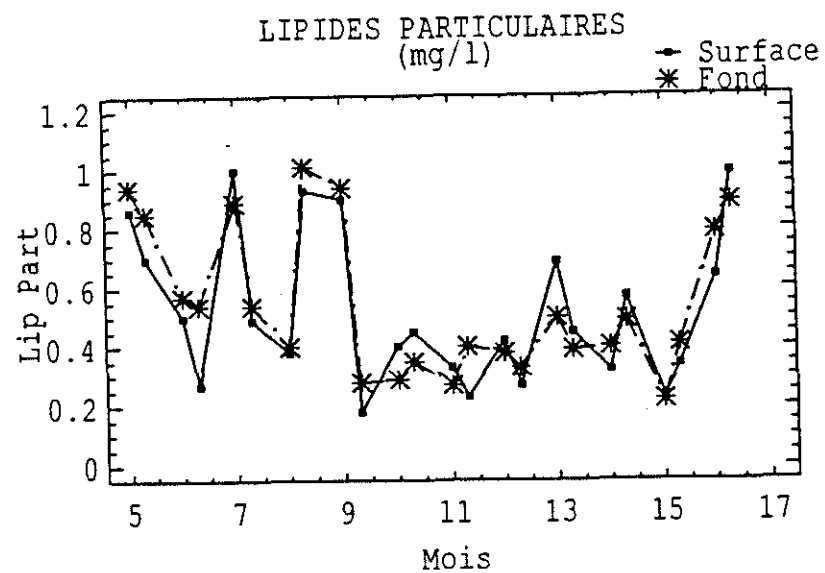
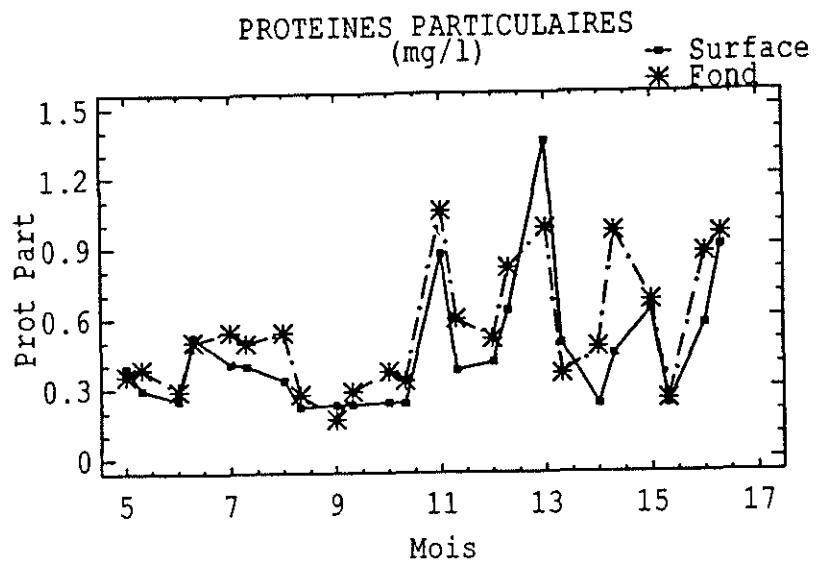


Figure 8 : Evolutions saisonnières des composants biochimiques particuliers en surface et au fond au niveau du secteur d'élevage.

par le coefficient de marée. Seules les fractions de protéines et glucides particulières appartenant à la gamme de taille de 0 à 5 μm sont affectées par l'amplitude de la marée, les masses d'eau de vives eaux sont plus riches de 25 % que les masses d'eau de mortes eaux.

Les différentes fractions de chacun des constituants biochimiques de la nourriture particulaire montrent des évolutions parallèles (fig. 8). Toutefois, les fluctuations saisonnières des composants biochimiques mesurés dans la gamme de taille de 5 à 10 μm ne sont pas significatives (annexe 22'). Les fractions de protéines et glucides particulières suivent les mêmes évolutions que celles du cycle du seston organique mais divergent de celle du phytoplancton, montrant ainsi la prépondérance des apports détritiques par rapport aux apports phytoplanctoniques. Ces constituants biochimiques sont abondants en janvier où ils atteignent leurs maxima absolus respectifs de 1,2 mg.l^{-1} et 1,1 mg.l^{-1} et en avril, où ils culminent consécutivement à 0,9 mg.l^{-1} et 0,8 mg.l^{-1} . Les forts déficits en protéines et glucides particulières sont enregistrés en périodes printanière et estivale où les concentrations ne dépassent guère les 0,5 mg.l^{-1} . Les minima absolus sont rencontrés à la fin de l'été (septembre). Les teneurs chutent à 0,2 mg.l^{-1} pour ces 2 composants biochimiques.

A l'inverse l'évolution des lipides particuliers de moyenne annuelle 0,5 mg.l^{-1} est parallèle à celle de la chlorophylle a montrant qu'ils représentent le constituant majeur du phytoplancton actif. En effet, lors des poussées phytoplanctoniques, les lipides particuliers sont à leur plus haut niveau notamment en périodes estivale et printanière où ils culminent à 1 mg.l^{-1} en mai, août et septembre. La phase déficitaire (0,3 mg.l^{-1} en moyenne) s'étale sur toute la période automnale-hivernale. Le minima absolu (0,2 mg.l^{-1}) est observé en octobre et mars.

La nourriture particulaire (fig. 8) représentée par la somme des protéines, lipides et glucides particuliers montre des fluctuations importantes au cours de l'année avec une moyenne de $1,4 \pm 0,7 \text{ mg.l}^{-1}$. Le maintien du potentiel énergétique particulaire de la colonne d'eau au cours de l'année est essentiellement dû aux protéines et glucides particuliers. Les fortes valeurs (2,8 mg.l^{-1}) sont enregistrées en hiver (janvier) et début du printemps (avril). Le déclin de la nourriture

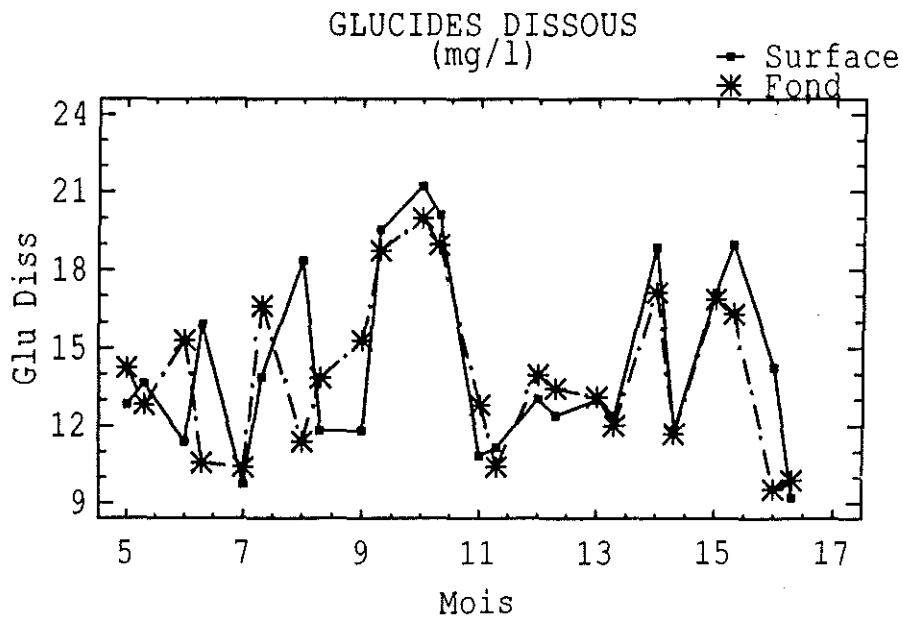
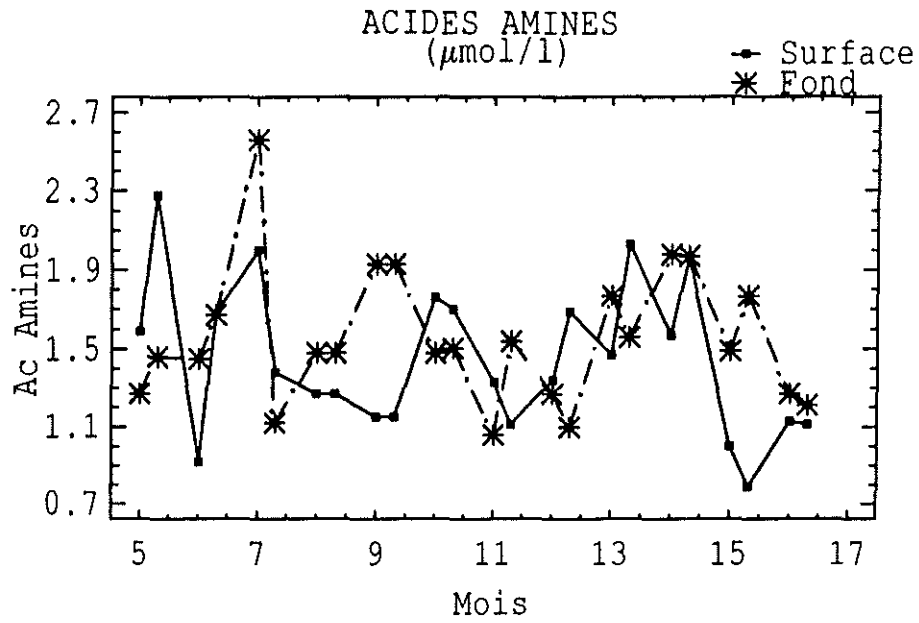


Figure 9 : Evolutions saisonnières des composants biochimiques dissous, en surface et au fond au niveau du secteur d'élevage.

particulaire ($0,6 \text{ mg.l}^{-1}$) est bien marqué au mois de septembre. Toute la période estivale-automnale est caractérisée par un niveau nutritionnel faible ($1,1 \text{ mg.l}^{-1}$ en moyenne).

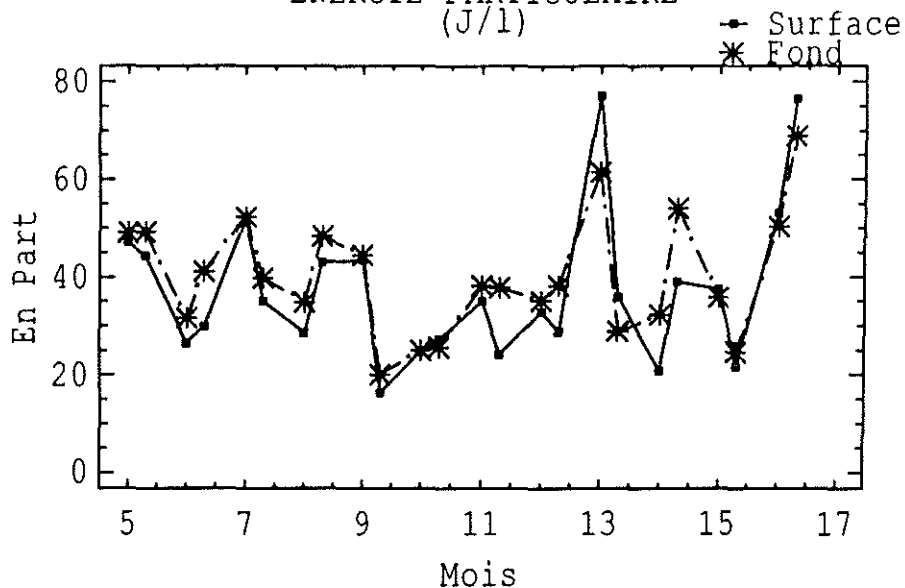
- Nourriture dissoute

Les traitements statistiques (annexe 22') en analyse de variance montrent que contrairement à la nourriture particulaire, les acides aminés et les glucides dissous ne sont pas stratifiés dans la colonne d'eau. Par ailleurs, l'amplitude de la marée n'affecte pas les teneurs de ces éléments dissous. Les fluctuations saisonnières des acides aminés (fig. 9) dont la valeur moyenne est de $1,5 \mu\text{mol.l}^{-1}$ ne sont pas significatives et restent dans un intervalle de $1,2$ à $2,3 \mu\text{mol.l}^{-1}$. Les fortes valeurs sont notées en juillet ($2,3 \mu\text{mol.l}^{-1}$) et février ($2,0 \mu\text{mol.l}^{-1}$). Les faibles teneurs ($1,2 \mu\text{mol.l}^{-1}$) sont enregistrées à la fin du printemps (juin) et en automne (novembre). Par ailleurs, les variations saisonnières des glucides dissous (fig. 9) sont inverses de celles des acides aminés et fluctuent dans une marge plus importante au cours de l'année ($9,6$ à $20,7 \text{ mg.l}^{-1}$). Avec une moyenne annuelle de $14,3 \pm 3,0 \text{ mg.l}^{-1}$, les glucides dissous sont la principale source de matière organique dissoute (du moins pour les substances dosées dans ce travail). L'évolution des glucides dissous montre un décalage avec celle du phytoplancton. Les pics de glucides dissous d'octobre ($20,6 \text{ mg.l}^{-1}$) et de février ($18,0 \text{ mg.l}^{-1}$) sont systématiquement précédés par un maximum de chlorophylle a. Dès lors, la chute des glucides dissous la plus importante de l'année ($9,6 \text{ mg.l}^{-1}$) en avril, succède au déclin phytoplanctonique hivernal.

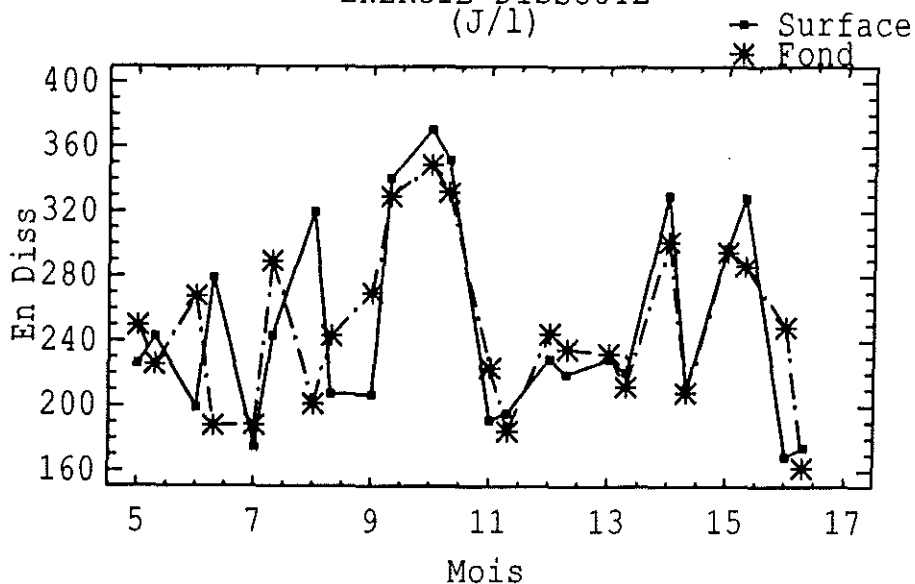
ENERGIE POTENTIELLE

L'énergie potentielle (fig. 10) du milieu est étroitement liée à l'évolution des glucides et plus particulièrement celle des glucides dissous qui en représentent 85,4 %. L'énergie potentielle moyenne de la colonne d'eau est de 287 KJ.m^{-3} avec un minimum de $221,8 \text{ KJ.m}^{-3}$ en novembre succédant à un maximum absolu de $385,2 \text{ KJ.m}^{-3}$ en octobre. La période printanière estivale s'étalant d'avril à juillet présente un niveau énergétique peu fluctuant autour de 262 KJ.m^{-3} alors qu'en période automnale l'amplitude de variation est extrême. Une baisse importante de 163 KJ.m^{-3} se produit en novembre ; l'énergie potentielle se maintient à

ENERGIE PARTICULAIRE
(J/l)



ENERGIE DISSOUTE
(J/l)



ENERGIE TOTALE
(J/l)

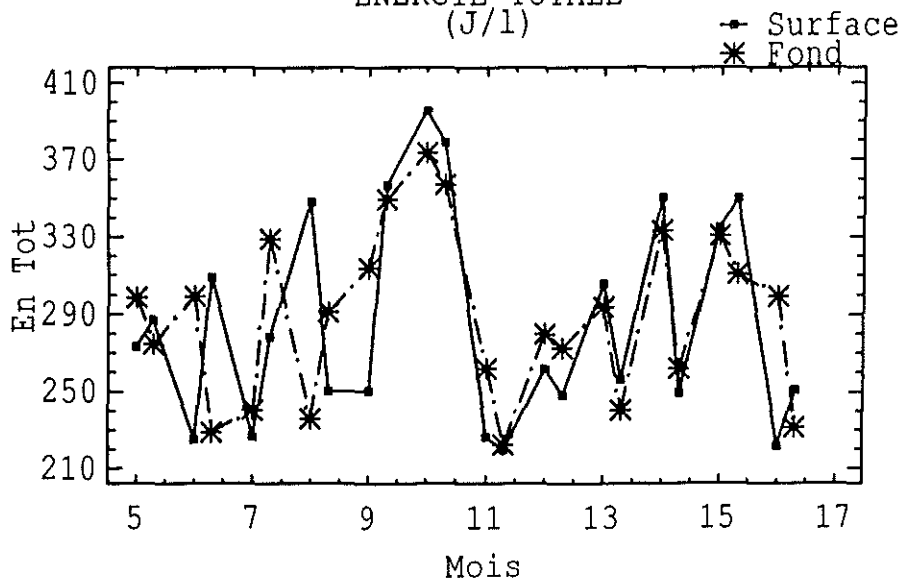


Figure 10 : Evolutions saisonnières de l'énergie du matériel particulaire et du matériel dissous au niveau du secteur d'élevage.

250 KJ.m⁻³ jusqu'en décembre. Les maxima d'énergie potentielle sont toujours consécutifs aux périodes de prolifération phytoplanctonique notamment celles du printemps (mai) et de la fin de l'été (septembre).

L'énergie du matériel particulaire représente en moyenne 13,5 % de l'énergie potentielle de l'eau. Les variations saisonnières de l'énergie particulaire (fig. 10) reflètent l'évolution des lipides en période estivale-printanière montrant le rôle des poussées phytoplanctoniques dans l'augmentation du potentiel nutritif de l'eau. Toutefois, en période automnale-hivernale, l'énergie particulaire suit l'évolution des protéines et glucides qui sont plus concentrés dans les détritiques organiques, associé aux bactéries et aux remises en suspension lors des mauvaises conditions météorologiques hivernales.

II. SEDIMENTOLOGIE

Tous les paramètres du milieu sont traités statistiquement en analyse de variance* avec 2 facteurs contrôlés : le site ("VS", "SV", "SB") et la date.

1. Physico-chimie

- Température

Les analyses de variance de la température du sédiment ne montrent pas de différences significatives (annexe 23'), entre les 3 parcs d'élevage. L'évolution saisonnière (fig. 11) de la température du sédiment suit celles de l'eau et de l'air. Cependant, le sédiment se réchauffe au cours de l'émersion diurne au mois d'août où il atteint 22,4°C et se refroidit en hiver. Les températures les plus basses (2,1°C) au niveau du sédiment sont enregistrées en janvier.

* L'analyse de variance utilise le test F de Fischer pour étudier l'effet des facteurs et de leurs interactions sur les paramètres analysés et le test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes.

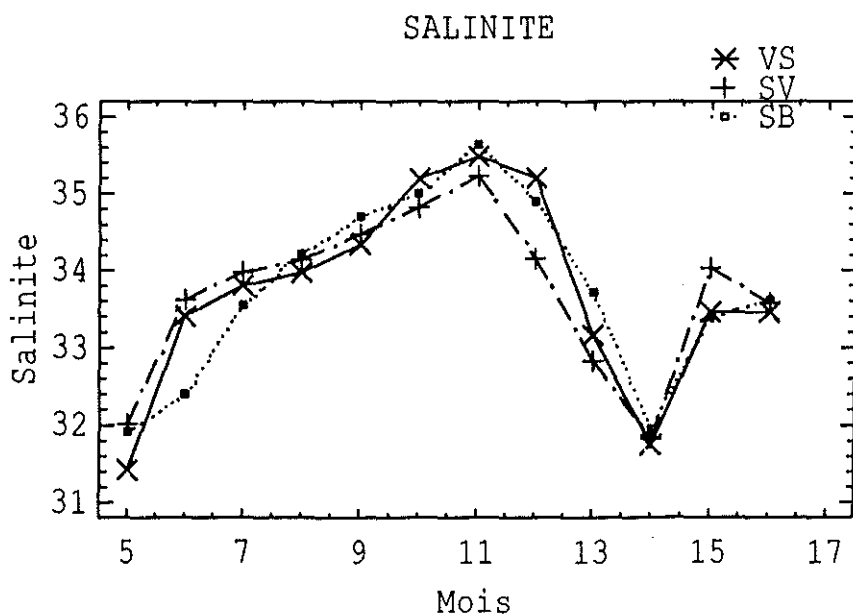
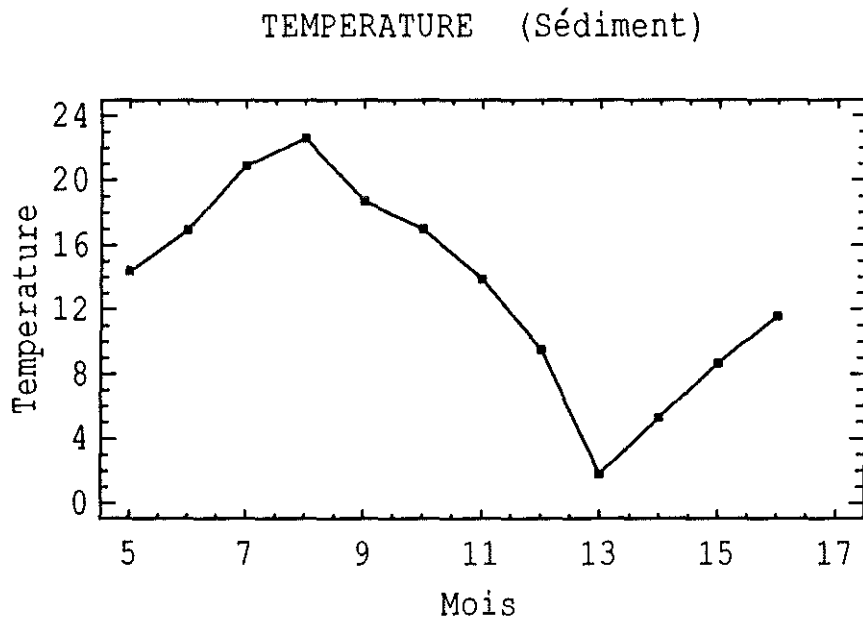
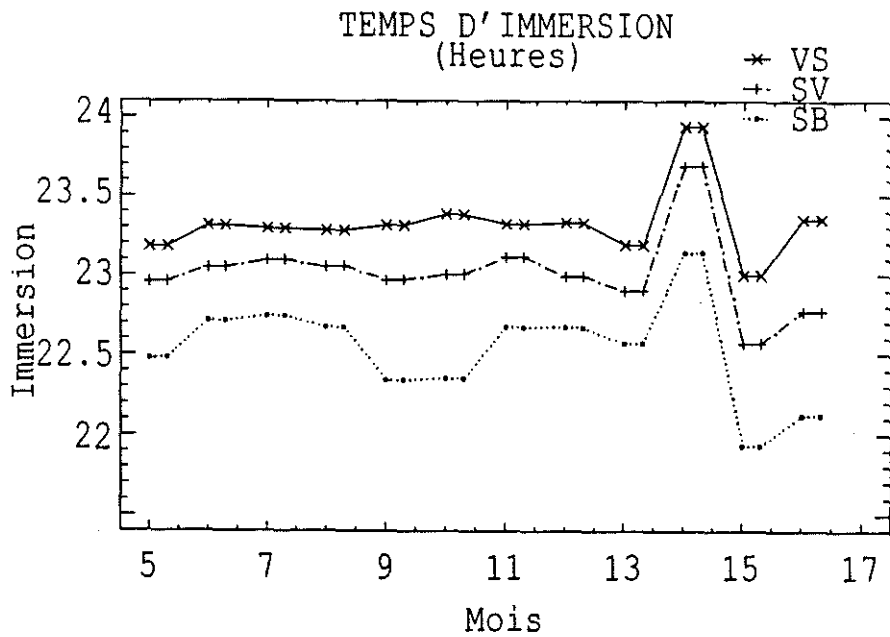


Figure 11 : Evolutions mensuelles du temps d'immersion, de la température et de la salinité du sédiment, au niveau des 3 parcs d'élevage ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

Ainsi les fluctuations thermiques au cours de l'émergence diurne montrent qu'en période printanière-estivale (avril-septembre), la couche superficielle du sédiment est plus chaude (2 à 4°C de plus) que l'eau surnageante. Inversement, en période automne-hivernale (octobre-mars), le sédiment est plus froid (1 à 2°C de moins) que l'eau montrant l'interaction thermique avec l'atmosphère ambiante dont l'inertie thermique est faible.

- Salinité

L'effet de la nature du sédiment sur la salinité de l'eau interstitielle n'est pas significatif (annexe 23').

L'évolution de la salinité (fig. 11) dans les 10 premiers centimètres de sédiment est parallèle aux fluctuations hyalines de l'eau surnageante avec un maximum de 35,0 ‰ étalé sur la période automnale. Les plus fortes dessalures (31,8 ‰) de l'eau interstitielle du sédiment sont observées en février et mai. En période estivale et automnale, l'écart de salinité entre l'eau interstitielle et l'eau surnageante atteint 1,1 ‰. En période hivernale et printanière cet écart se réduit à 0,4 ‰.

- Granulométrie

Les profils granulométriques des sédiments d'élevage (tableau 2) montrent une diversité sédimentaire importante du secteur des "Doux". La répartition granulométrique obéit aux lois hydrodynamiques qui régissent les transports des particules et leur sédimentation et de la topographie :

- les terrains "VS" et "SV" sont situés dans une dépression contrairement au terrain "SB" de forme plate,

- le terrain "SV" est localisé sur une rive en aval d'un chenal large de 3,5 m,

- la densité des tables ostréicoles dépendante de la saison est plus importante à proximité des parcs "VS" et "SV",

M O I S	GRANULOMETRIE DU SEDIMENT					
	"VS"		"SV"		"SB"	
	<63 μ m (%)	>63 μ m (%)	<63 μ m (%)	>63 μ m (%)	<63 μ m (%)	>63 μ m (%)
JUIN	32.33	67.67	18.75	81.25	4.02	95.98
MARS	37.84	62.16	22.26	77.74	5.04	94.96
Moyenne	35.08	64.92	20.50	79.50	4.53	95.47
C.V (%)	11.14	11.14	12.08	12.08	10.52	10.52

Tableau 2 : Teneurs péltiques (particules < 63 μ m) des 3 substrats d'élevage.

- les hauteurs des parcs "VS", "SV" et "SB" au-dessus du zéro des cartes marines, sont respectivement de 1,00, 1,20 et 1,45 m. Ces dénivellations entre les parcs engendrent des temps d'immersion statistiquement différents. Les temps d'immersion journaliers moyens (fig. 11) pour chacun des parcs sont respectivement de 23h47 mn, 23h30 mn et 23h01 mn soit 46 mn de différence entre les parcs extrêmes.

L'étude granulométrique au niveau des 3 parcs révèle que chaque sédiment appartient à un groupe bien individualisé. Le sédiment "VS" appartient au groupe des vases sableuses, le sédiment "SV" au groupe des sables fins vaseux et le sédiment "SB" au groupe des sables fins biogènes. Les teneurs en pélites de chaque sédiment sont respectivement de 35,1, 20,5 et 4,5 %.

La stabilité du substrat varie selon la saison comme l'attestent les fluctuations des compositions granulométriques des 3 sédiments. Toutefois, les teneurs en pélites des 3 sédiments montrent une faible augmentation entre le début et la fin de l'expérimentation avec des coefficients de variations n'excédant pas 12 %.

- Teneur en eau

Les caractéristiques granulométriques des sédiments influencent significativement (annexe 23') leurs teneurs en eau. Il existe un parallélisme entre les teneurs en eau et le pourcentage de pélites dans le sédiment. En effet, il s'établit un gradient croissant de la teneur en eau dans le sens "SB"- "SV"- "VS" avec une progression de 16,5 % entre "SB" et "SV", de 21,7 % entre "SV" et "VS" et de 34,6 % entre "SB" et "VS".

Les fluctuations saisonnières de la teneur en eau des sédiments (fig. 12) sont importantes. Ces variations sont d'autant plus fortes que les substrats sont riches en pélites. En effet la marge de variation des sédiments à forte teneur pélitique, "VS" et "SV", peut être du simple au double montrant qu'ils sont très instables, contrairement au sédiment "SB" dont les variations n'excèdent pas 25 %.

Toutefois, les évolutions des teneurs en eau des sédiments "VS" et "SV" ne sont pas parallèles. Aux périodes de fortes teneurs en eau (40 %)

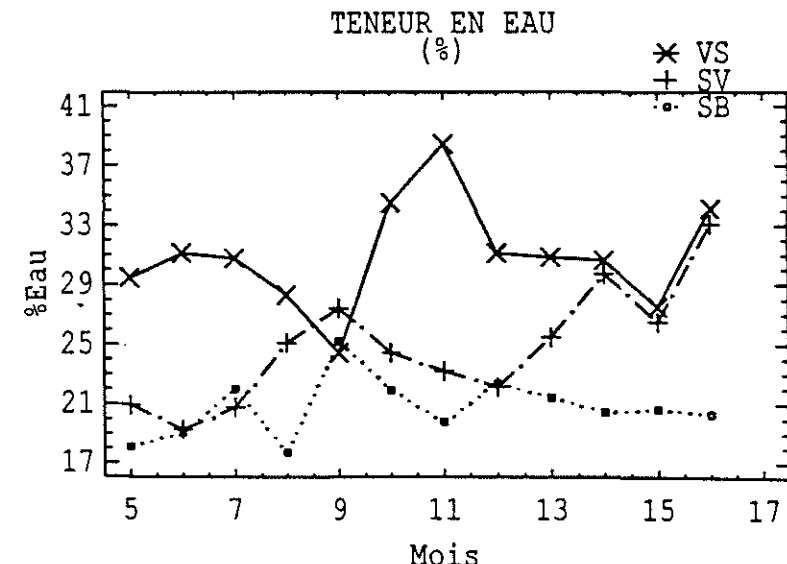
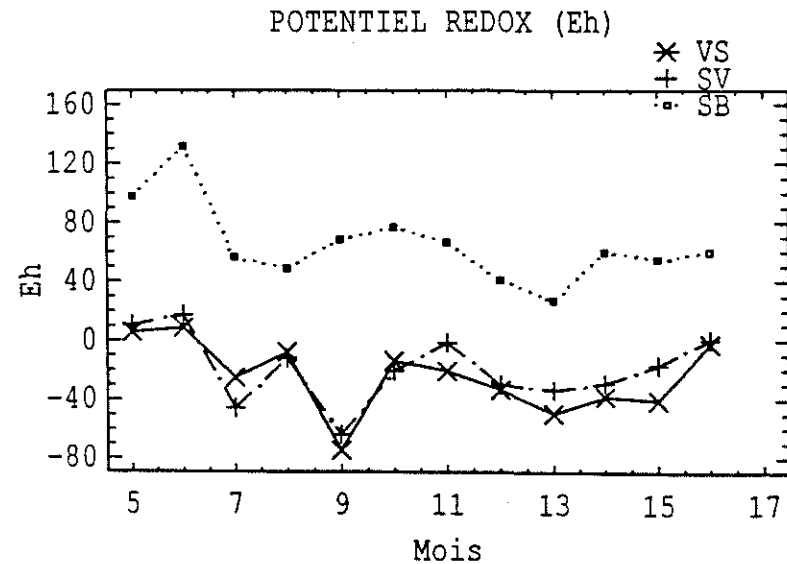
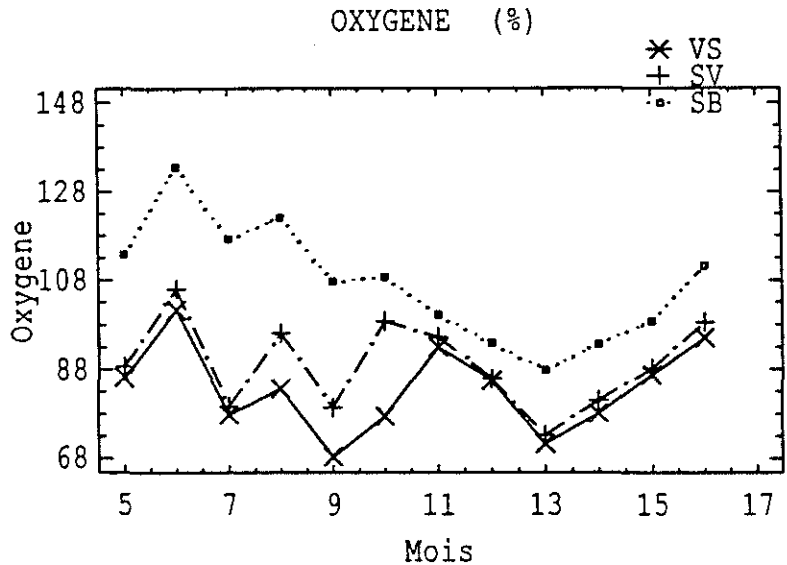
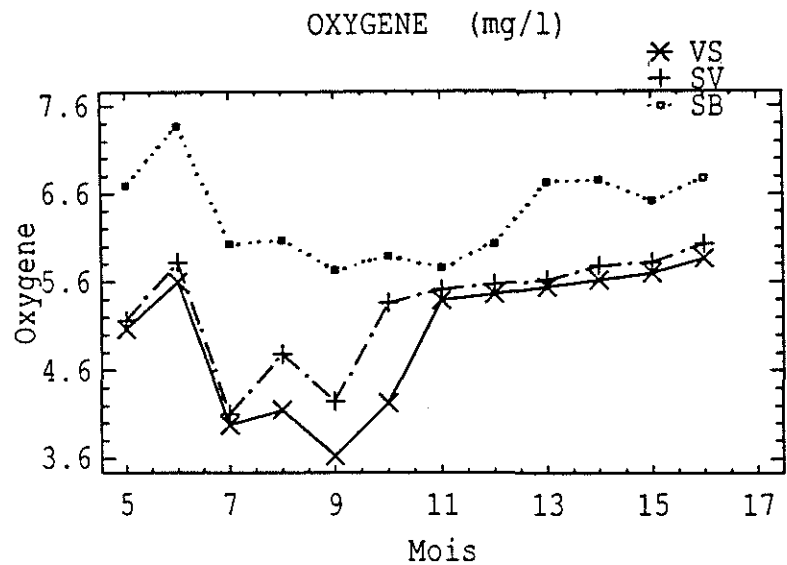


Figure 12 : Evolutions saisonnières de l'oxygène dissous, du potentiel rédox et de la teneur en eau dans les sédiments des 3 parcs d'élevage ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

du sédiment "VS" (juin et novembre) correspondent les minima (21 %) de teneur en eau dans "SV". Aux périodes de faibles teneurs en eau (25 %) du sédiment "VS" (septembre et mars) correspondent les maxima (27 %) de teneurs en eau dans "SV".

Les observations sur le terrain montrent qu'en période d'enrichissement en eau interstitielle des substrats à fortes teneurs péltiques, les vases sont claires, molles, fluides, révélant une décantation récente de particules en suspension. Par ailleurs, ces substrats en périodes d'appauvrissement en eau sont compacts rigides, cohérents, de couleur plus sombre révélant une tendance à l'érosion de couches de sédiment peu consolidées.

- Oxygène dissous

La richesse en oxygène du sédiment est influencée par sa granulométrie (annexe 23'). Un sédiment de plus en plus sableux voit sa teneur en oxygène augmenter proportionnellement à l'augmentation de sa fraction grossière. La différence d'oxygénation entre les parcs extrêmes "VS" et "SB" est en moyenne de 21 % en faveur du sédiment grossier. Cet écart est maximal (37 %) en septembre. L'oxygénation du sédiment sablo-vaseux "SV" n'est pas significativement différente de celle du parc vaseux "VS". Le pourcentage de saturation en oxygène dissous ne montre jamais un déficit supérieur à 12 % dans le sédiment sableux du fait de sa forte perméabilité favorisant ainsi le renouvellement de l'eau dans ses structures. Par contre les sédiments vaseux et sablo-vaseux, plus confinés, montrent des pourcentages de saturation en oxygène dissous plus faibles avec des déficits importants (30 %) en périodes estivale et hivernale.

Par ailleurs, l'oxygénation de l'eau interstitielle montre une évolution (fig. 12) parallèle à celle de l'eau surnageante. Les plus fortes teneurs en oxygène dissous de l'eau interstitielle ($7,18 \text{ mg.l}^{-1}$) avec un pourcentage de saturation maximal de 133,5 % sont enregistrés en juin.

En période printanière, l'oxygénation journalière de l'eau interstitielle est la plus forte du fait d'une forte photosynthèse. Les teneurs moyennes sont de $6,04 \text{ mg.l}^{-1}$ et le pourcentage de saturation est excédentaire (103,8 %).

La période estivale est marquée par une sous saturation diurne en oxygène dissous dans le parc "VS" et dans une moindre mesure dans le parc "SV". A cette saison, les teneurs respectives en oxygène sont de 3,9 et 4,4 mg.l⁻¹ pour des pourcentages de saturation de 76,6 et 85,1 %. Le minima absolu d'oxygénation du sédiment (3,6 mg.l⁻¹) est atteint au mois de septembre dans le parc "VS" avec un pourcentage de saturation de 68,3 %, inférieur au taux de 79,1 dans le parc "SV". A cette même date la teneur en oxygène du sédiment sableux est de 5,7 mg.l⁻¹ avec un taux de saturation en oxygène dissous excédentaire (107,7 %).

Bien que l'oxygénation du sédiment augmente parallèlement dans les 3 parcs en période automnale-hivernale, un déficit d'oxygène par rapport à la saturation de 15 % est maintenu dans les parcs "VS" et "SV", très supérieur au parc "SB" où le déficit moyen est de 2 %.

- Eh

Les analyses de variance et comparaison de moyennes (annexe 23') montrent que le potentiel rédox du sédiment au niveau des 5 premiers centimètres est significativement influencé par ses caractéristiques granulométriques. En effet, le sédiment sableux "SB" avec un potentiel rédox moyen de + 65,7 est plus oxydant que les sédiments vaseux "VS" et sablo-vaseux "SV" dont les potentiels rédox ne diffèrent pas significativement. Les Eh moyens des parcs "VS" et "SV" sont respectivement de -24,3 et -18,7.

Au cours de l'émersion, les valeurs du Eh dans les premiers millimètres de sédiment sont positives (+ 130) quelque soit la granulométrie du substrat. Dans cette couche, les échanges d'oxygène entre l'atmosphère et l'eau interstitielle se font par diffusion : c'est la zone oxygénée du sédiment qui est reconnaissable à sa couleur claire. L'épaisseur de cette zone oxydante dépend de la granulométrie du sédiment. Ainsi dans les sédiments vaseux et sablo-vaseux, l'Eh décroît rapidement ; le milieu devient réducteur (Eh = -5) aux environs de 1 à 2 cm. Le milieu devient fortement réducteur (Eh = -50) aux environs de 5 cm : c'est la zone anoxique du sédiment, reconnaissable à sa couleur plus sombre associée à une production de gaz d'hydrogène sulfuré H₂S. La zone anoxique dans le sédiment sableux n'est atteinte qu'à 10-15 cm. Ce profil d'oxydo-réduc-

tion du sédiment est dû à la matière organique des sédiments riches en pélites qui se traduit par un défaut d'oxygénation des couches plus profondes.

L'examen des progressions du potentiel rédox (fig. 12) du sédiment montre un parallélisme avec l'évolution des teneurs en oxygène de l'eau interstitielle. Les fluctuations du Eh dans le parc "SB", avec des valeurs toujours positives, confirment que le sédiment sableux est toujours enrichi en oxygène du fait d'un renouvellement plus rapide de l'eau interstitielle. A l'inverse les valeurs du Eh dans les parcs "VS" et "SV" sont négatives sur 9 mois montrant une faible oxygénation.

C'est en période printanière que les valeurs du Eh sont les plus fortes, consécutivement à la forte oxygénation du sédiment. La zone oxydante est la plus épaisse de l'année : de 6 cm dans les sédiments à forte teneur en pélites jusqu'à 15 cm dans le sédiment à granulométrie grossière. Les valeurs du Eh sont positives dans les 3 parcs, et atteignent leur maximum absolu (Eh (VS) = + 8,3 ; Eh (SV) = + 17,1 ; Eh (SB) = + 131,2) au mois de juin.

En été, les Eh sont bas. Dès le mois de juillet, les valeurs chutent brutalement dans les 3 parcs d'élevage parallèlement à une désoxygénation du sédiment. Les Eh continuent à chuter dans les parcs "VS" et "SV" au mois de septembre pour atteindre leurs minima absolus respectivement de -74,8 et -64,1, contrairement au parc "SB" où les valeurs du Eh restent fortement positives (+ 68,5).

En automne et en hiver, les milieux "VS" et "SV" sont franchement réducteurs avec des Eh toujours négatifs malgré une augmentation constante de la teneur en oxygène dissous. Les valeurs moyennes respectives du Eh sont de - 32,6 et -21,3. Néanmoins, le milieu "SB" reste oxydant à cette période avec un Eh semestriel moyen de + 54,4 ne montrant pas de baisse significative.

2. Biosédimentologie

- Matière organique

Les sédiments de plus en plus fins sont significativement plus riches (annexe 23') en matière organique parallèlement à l'augmentation de la fraction pélitique, fixatrice du microphytobenthos et des bactéries. La matière organique dans les sédiments "VS" et "SV", de teneurs moyennes respectives de 22,4 et 20,5 mg.g⁻¹, non différentes significativement, est 2 fois plus importantes que le sédiment "SB" de teneur moyenne 11,4 mg.g⁻¹. L'examen du profil de la teneur en matière organique dans chaque sédiment, révèle un gradient parallèle au potentiel d'oxydo-réduction, décroissant vers les couches les plus profondes.

Par ailleurs, les fluctuations saisonnières (fig. 13) de la matière organique dans l'eau interstitielle ne suivent pas l'évolution du seston organique dans l'eau surnageante montrant une indépendance entre la matière organique du sédiment et celle de la colonne d'eau. En fait les teneurs en matière organique d'un sédiment évoluent parallèlement à son degré d'hydratation. Le rythme saisonnier n'affecte pas significativement les teneurs en matière organique du sédiment "SB". Toutefois, la matière organique subit des variations saisonnières plus marquées dans les sédiments à plus fortes teneurs pélitiques "VS" et "SV" où les teneurs peuvent varier dans une marge du simple au double. Les plus fortes teneurs en matière organique dans le sédiment "VS" (32,0 mg.g⁻¹) s'observent en périodes printanière (avril) et automnale (novembre). Les périodes estivales et hivernales sont faiblement productrices de matière organique. Les minima de 16,7 mg.g⁻¹ s'observent en juillet et mars dans le sédiment "VS".

- Phytobenthos

L'augmentation significative (annexe 23') de la biomasse phytobenthique représentée par la somme de la chlorophylle et phéopigments est parallèle à la richesse pélitique du sol. Cette microflore benthique est 3 fois moins importante dans le sédiment "SB" de teneur pigmentaire moyenne de 2,9 µg.g⁻¹ que dans les sédiments "VS" et "SV" de teneurs pigmentaires respectives de 7,9 et 6,5 µg.g⁻¹) non différentes significati-

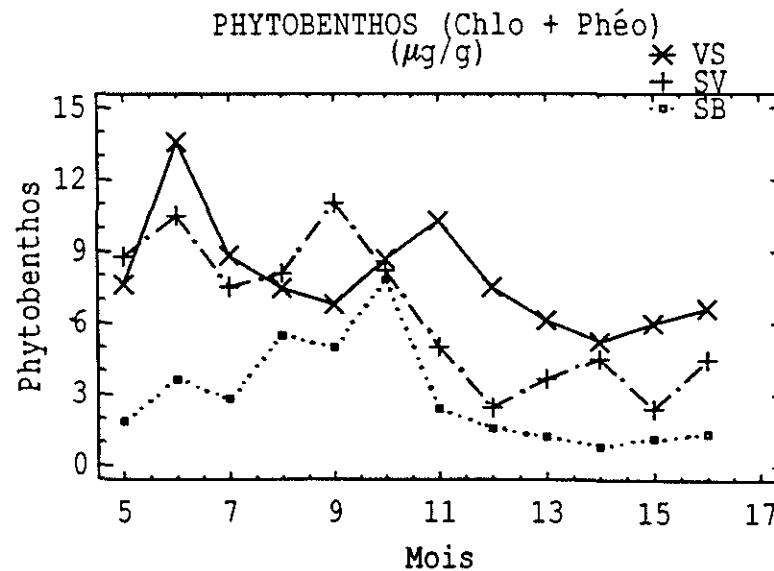
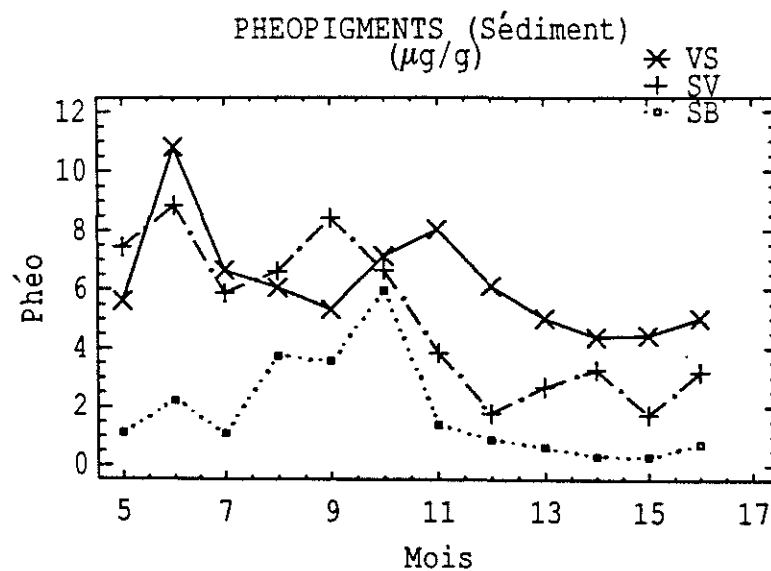
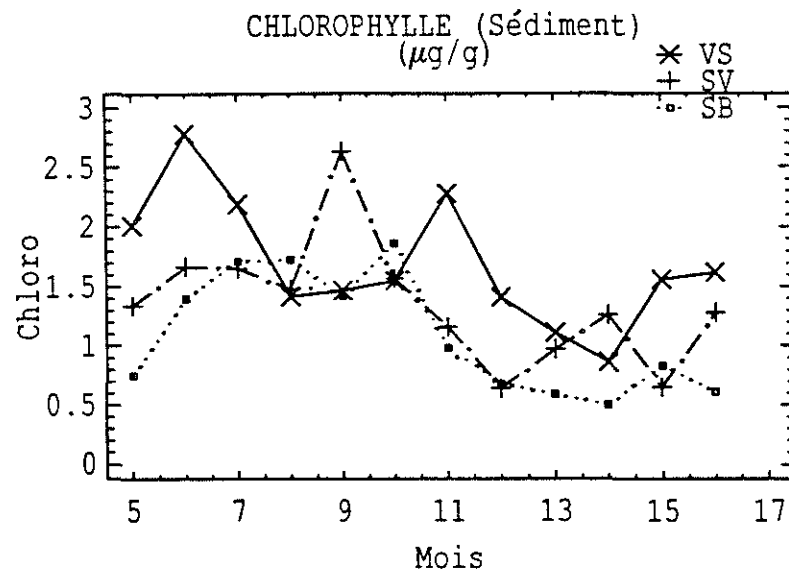
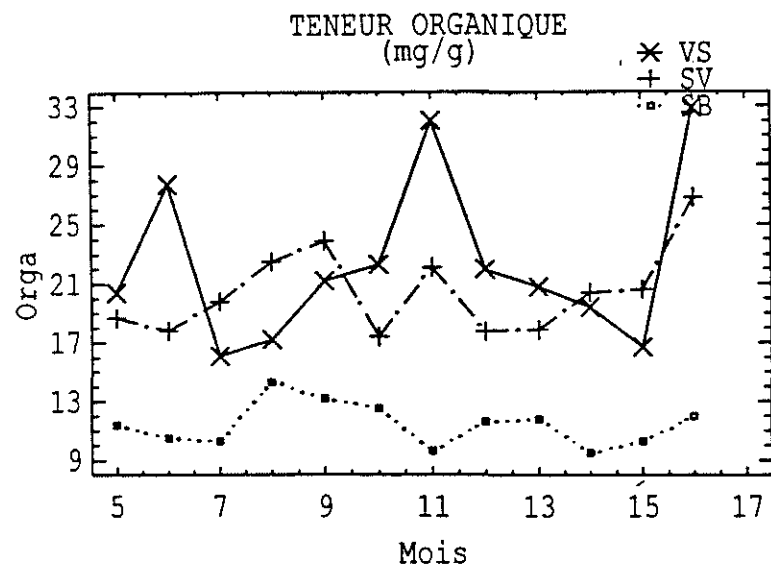


Figure 13 : Evolutions saisonnières de la matière organique et des pigments photosynthétiques dans les sédiments des 3 parcs d'élevage ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

vement. Par ailleurs, l'évolution de la biomasse microphytobenthique (fig. 13) retrace celle de la matière organique dans le sédiment, révélant que les processus d'accumulation de la matière organique sont conditionnés par l'activité de la microflore benthique. Cette communauté est caractérisée par un pourcentage de phytobenthos actif 2 fois plus important dans le sédiment "SR" (40 %) que dans les sédiments "VS" et "SV" (20 %).

- Chlorophylle a

Le phytobenthos actif représenté par la chlorophylle a est significativement plus abondant dans les sédiments fins. Les teneurs en chlorophylle a du sédiment "VS", de moyenne annuelle $1,8 \mu\text{g.g}^{-1}$ sont plus importantes de 40 % que les sédiments "SV" et "SB" de teneurs (1,3 et $1,1 \mu\text{g.g}^{-1}$) non différentes significativement.

L'évolution annuelle de la teneur en chlorophylle a (fig. 13) montre des rythmes saisonniers propres à chaque sédiment, parallèles aux fluctuations de la teneur d'eau. Par ailleurs, l'antagonisme entre la forte biomasse phytobenthique et les teneurs en azote ammoniacal dans l'eau surnageante montre le rôle important de ce sel sur les organismes autotrophes de l'interface eau-sédiment.

C'est le sédiment sableux "SB" caractérisé par un indice de renouvellement phytobenthique de 88,4 % et un coefficient de variation de 68 % les plus élevés, qui possède les potentialités de renouvellement des populations microphytobenthiques les plus importantes. L'indice de renouvellement phytobenthique dans les sédiments "VS" et "SV" n'étant que de 30,1 pour un coefficient de variation faible de 16 %.

En hiver, la biomasse phytobenthique vivante est la plus faible dans les 3 sédiments. Les teneurs moyennes en chlorophylle a sont de $1,2 \mu\text{g.g}^{-1}$ dans le sédiment "VS" et $0,8 \mu\text{g.g}^{-1}$ dans les sédiments "SV" et "SB". Toutefois, l'indice moyen de renouvellement phytobenthique (168 %) dans le sédiment "SB" est le plus fort de l'année contrairement aux sédiments "VS" et "SV" qui présentent des indices de renouvellement de la microflore benthique très bas n'excédant pas 38 %. C'est au mois de mars

que le renouvellement du phytobenthos dans le sédiment "SB" est le plus important avec un indice de renouvellement phytobenthique de 258 %.

Après la période hivernale au cours de laquelle l'eau s'est enrichie en sels nutritifs (débits fluviaux importants), la stabilité croissante du substrat jointe à l'élévation de la température et à l'ensoleillement vont permettre les importantes poussées phytobenthiques printanières. Cette période est très productrice surtout dans le sédiment "VS" où les teneurs chlorophylliennes en juin sont de $2,8 \mu\text{g.g}^{-1}$. Toutefois l'indice de renouvellement phytobenthique est faible surtout dans les sédiments "VS" et "SV" où il n'excède jamais 40 %. Cet indice est plus important dans le sédiment "SB" avec une moyenne de 70 %. En été la biomasse microphytobenthique vivante chute dans le sédiment "VS" à $1,4 \mu\text{g.g}^{-1}$, atteint un niveau stable ($1,7 \mu\text{g.g}^{-1}$) dans le sédiment "SB" et culmine dans le sédiment "SV" surtout en septembre où les teneurs en chlorophylle sont de $2,6 \mu\text{g.g}^{-1}$. Cependant, la période estivale est caractérisée par des indices de renouvellement phytobenthique faibles dans les sédiments "VS" et "SV" ne dépassant jamais 33 %. De même cet indice baisse dans le sédiment "SB" et se stabilise à 40 %.

En automne, une nouvelle poussée phytobenthique en novembre, moins importante que celle de juin, est enregistrée dans le sédiment "VS" avec une teneur chlorophyllienne de $2,3 \mu\text{g.g}^{-1}$. Par ailleurs la microflore benthique vivante décroît dans les sédiments "SV" et "SB" et atteint son minimum ($0,7 \mu\text{g.g}^{-1}$) en décembre. Toutefois l'indice de renouvellement phytobenthique, toujours inférieur à 36 %, dans les sédiments "VS" et "SV", mais augmente progressivement de 30 % à 76 % dans le sédiment "SB".

- Phéopigments

L'action des facteurs édaphiques sur la biomasse phytobenthique en voie de dégradation apparait significative (annexe 23'). Les sédiments "VS" et "SV", de teneurs moyennes en phéopigments de $6,1$ et $5,1 \mu\text{g.g}^{-1}$, non différentes entre elles apparaissent comme des réservoirs de détritus végétaux. La teneur phéopigmentaire moyenne du sédiment "SB" n'étant que de $1,9 \mu\text{g.g}^{-1}$.

L'évolution saisonnière (fig. 13) de la biomasse phytobenthique dégénérescente est parallèle à la biomasse phytobenthique active dans les sédiments. Les teneurs en phéopigments sont importantes en période printanière et automnale dans le sédiment "VS" avec des teneurs de $10,8 \mu\text{g.g}^{-1}$ en juin et $8,0 \mu\text{g.g}^{-1}$ en novembre. Les teneurs phéopigmentaires du sédiment "SV" sont plus importantes en périodes printanière et estivale où les maximums sont de $8,7 \mu\text{g.g}^{-1}$ en juin et septembre. Toutefois, les teneurs en phéopigments dans le sédiment "SB" sont toujours les plus faibles ; les valeurs maximales ($6,0 \mu\text{g.g}^{-1}$) se rencontrent en période automnale (octobre). La période hivernale est caractérisée par les teneurs les plus faibles en phéopigments. Les minima absolus, de $4,4 \mu\text{g.g}^{-1}$ dans le sédiment "VS", de $3,3 \mu\text{g.g}^{-1}$ dans le sédiment "SV" et de $0,3 \mu\text{g.g}^{-1}$ dans le sédiment "SB" sont enregistrés au mois de mars.

DISCUSSION

I. PHYSICO-CHIMIE1. Température - salinité

L'absence de stratification thermique et hyaline dans la colonne d'eau relève de sa faible épaisseur et des brassages importants provoqués par les courants de marée (Héral et al., 1983 1a). La faible inertie thermique à l'air que témoigne cette tranche d'eau surnageante, comme l'a signalé Nedhif (1984), explique les fluctuations significatives de la température au cours du cycle circadien. Ainsi, l'évolution saisonnière de la température avec un minimum très bas en janvier (2,4°C) et un maximum (20,6°C) en juillet n'est pas plus spectaculaire qu'en 1979, où Deslous-Paoli (1980) a noté des fluctuations thermiques de 0 à 23°C. Par ailleurs, les variations de salinité sont faibles comparativement à l'ensemble du bassin où Héral et al. (1983 1a) signalent une amplitude hyaline de 10 ‰. En tout état de cause, les variations thermiques importantes de 1986-87, associées aux salinités de 30 à 35 ‰ restent compatibles avec la "plage fonctionnelle" définie par Bernard (1983) pour Ruditapes philippinarum. D'après Mann et Glomb (1978), l'optimum de température pour Ruditapes philippinarum se situe autour de 12°C. La croissance de jeunes palourdes Ruditapes philippinarum est encore satisfaisante (Lucas, 1978) à 8°C quand la nourriture est abondante dans le milieu. Ainsi l'hiver froid en 1987 marqué par une température inférieure à 10°C sur 3 mois et un niveau trophique bas ne peut pas être sans effets néfastes sur la physiologie de ce mollusque. Par ailleurs, Higgins (1969) démontre sa large tolérance à des salinités variant de 13,5 à 35 ‰. Heurtebise (1982) ajoute que les palourdes japonaises adultes supportent les fortes dessalures et peuvent survivre 16 jours à une salinité de 5 ‰.

2. Oxygénation

La colonne d'eau au site des "Doux" n'est jamais très déficitaire en oxygène dissous, comme peuvent l'être les claires ostréicoles en période automnale où Nedhif (1984) signale des déficits de 70 % par

rapport à la saturation dans la colonne d'eau. Même les faibles oxygénations marquées par des taux de saturation en oxygène dissous de l'eau surnageante (82 %) ou de l'eau interstitielle (67 %) observés en juillet et septembre n'affecteraient pas significativement la physiologie des palourdes d'après Hammen (1976). En effet les bivalves intertidaux sont des espèces euryoxiques et s'adaptent aux faibles teneurs en oxygène dissous (Livingstone et Bayne, 1977) voire aux conditions anoxiques au cours de l'émersion où leur métabolisme devient anaérobie (Ahmad et Chaplin, 1977). Ces mollusques sont capables de réguler leur respiration (Van Winkle et Magnum, 1975) en fonction de la disponibilité en oxygène dissous.

Si l'oxygénation de l'eau surnageante et de l'eau interstitielle des sédiments étudiés n'est pas limitante pour Ruditapes philippinarum, il n'en est pas de même pour les micro-organismes benthiques. Stanley (1978) affirme que le niveau d'oxygène détermine les types de populations microbenthiques et la voie de dégradation de la matière organique. En fait, l'excès de matière organique observé dans les sédiments "VS" et "SV" tend à colmater les interstices entre les particules, créant ainsi un milieu anoxique à partir de 2 à 3 cm de profondeur ; l'oxygénation devient quasiment impossible (Hily, 1976) et le potentiel rédox chute. Par contre, les fortes remises en suspensions rétablissent l'oxygénation. Aux Eh plus bas, observés dans les parcs "VS" et "SV", la biodégradation peut se poursuivre par les thiobactériales qui réduisent les sulfates en hydrogène sulfuré (Martens, 1978). Ce gaz est reconnaissable à son odeur nauséabonde, favorisant ainsi la formation des couches noires peu profondes des sédiments "VS" et "SV". Ces constituants, résultat du recyclage anaérobie de la matière organique sont toxiques pour les organismes benthiques (Gargas, 1970). Dès lors, la perméabilité des sédiments meubles, proportionnelle à la granulométrie grossière apparaît comme un facteur édaphique déterminant de la répartition spatiale des peuplements benthiques (Fonseca-Genevois et Ottman, 1987) et devrait être un critère de choix pour la sélection des sites d'élevage.

3. Dynamique sédimentaire

L'action hydrodynamique de la marée sur les flux sédimentaires, mis en évidence par (Castaing et Allen, 1981 et Auffret et d'Ozouville, 1986)

peut expliquer la diversité granulométrique du site des "Doux". Ces mécanismes hydrauliques circadiens, sont fortement influencés par la géomorphologie sous marine (Auffret et d'Ozouville, 1986) et par la dynamique estuarienne.

Les observations dans le bassin de Marennes-Oléron concordent avec les travaux de recherches sédimentologiques appliqués à la Baie de Seine (Avoine et Crevel, 1986) qui démontrent qu'en période de crue automnale-hivernales, des suspensions argileuses sont expulsées depuis l'estuaire (la Charente) vers le bassin (site des "Doux"). Une grande partie de ces suspensions sédimente en périodes de calme hydrodynamique (étales de pleine mer). Il y a formation de crème de vase molle et peu compacte par des états de mer cléments en période de mortes eaux. Ceci explique les fortes teneurs en eau du sédiment "VS" à ces périodes de l'année. L'envasement est plus important dans les dépressions (Avoine et Crevel, 1986) ou dans les zones abritées des houles, des tempêtes et des courants par les ouvrages ostréicoles (Larsonner, 1986). C'est en effet le cas des parcs "VS" et "SV". Les formations de grains de sable noyés dans une matrice pélitique du sédiment "SV" sont caractéristiques de ces zones en aval des chenaux (Bidet et Carruesco, 1982).

Comme l'ont signalé Castaing et Allen (1981) la tendance générale s'inverse en période d'étiage printanière- estivale où le transit sédimentaire (plus grossier) s'effectue depuis le domaine océanique vers le bassin sous l'action dominante des courants de flot. Il en résulte une chute de la teneur en eau du sédiment "VS" du fait d'un léger ensablement.

Les eaux au site des "Doux" sont toute l'année riches en suspension fines. Toutefois, les teneurs sestoniques hivernales (65 NTU) restent de loin inférieures aux 150 NTU observés par Héral (1983 1a) à un site plus méridional (le Chapus) ou aux 170 NTU enregistrés dans la baie de Bourgneuf par Robert (1984). Il importe de noter que ces teneurs jamais inférieures à 9 mg.l^{-1} , sont toute l'année supérieures au seuil de pseudofécès estimés à $8,0 \text{ mg.l}^{-1}$ pour Ruditapes philippinarum par Gouilletquer et al. (1989).

Les cycles lunaires vives eaux - mortes eaux se traduisent par des variations importantes des vitesses de courant et par conséquent des possibilités de remise en suspension (Thomas, 1986). Ce même auteur rapporte que les vitesses de courant évoluent inversement par rapport à la bathymétrie. Ce fait, joint à l'action négative des établissements ostréicoles sur la puissance des courants (Larsonneur, 1986 ; Sornin, 1981), peuvent expliquer le gradient croissant de vélocité des courants du parc "VS" au parc "SB".

Les fortes turbidités hivernales sont dues à l'apport des fleuves en crue, à l'action mécanique des courants de marée en vives eaux et aux houles de tempêtes fréquentes en cette période qui se traduisent par une grande agitation de l'interface eau-sédiment (Héral et al., 1983 1a). Par ailleurs, l'importance de la fraction pélitique non consolidée des sédiments "VS" et "SV", constamment remise en suspension par ces forces cinétiques (Avoine et al., 1986), associée aux quantités importantes de pseudofécès et fécès rejetées par les organismes filtreurs (Sornin et al., 1987) des établissements ostréicoles avoisinants sont à l'origine des plus fortes teneurs sestoniques au-dessus des parcs "VS" et "SV" que le parc "SB".

Les remises en suspension sont déclenchées par le déferlement des vagues lors du flot ou du jusant avec une faible hauteur d'eau (Gouleau, 1975) et par les houles de tempêtes (Crevel, 1986). Selon Avoine et al. (1986), les courants de marée, n'ont de puissance érosive pour les pélites que lorsqu'ils excèdent 70 cm.s^{-1} . Or ces vitesses ne sont atteintes que par des marées de vives eaux. Ces courants ne peuvent mobiliser des sédiments de sable fin ($260 \mu\text{m}$) que lorsqu'ils dépassent 90 cm.s^{-1} , vitesses atteintes que pendant les grandes vives eaux (coefficient de marée > 100). Crevel (1986) ajoute que les courants de marée ont un rôle fondamental de transport de particules lorsqu'elles sont mises en mouvement par les houles de tempêtes. Les observations d'indépendance entre les charges en particules fines ($< 10 \mu\text{m}$) et les vitesses de courant convergent vers les résultats d'Avoine et al. (1986) qui concluent à l'inexistence de corrélation entre les turbidités importantes et les vélocités de courants, sous faibles tranches d'eau. C'est surtout le retrait de l'eau sous l'onde de jusant qui est responsable des fortes remises en suspension conclue Thomas (1986) en

remarquant que les courbes d'isoturbidité épousent l'allure des courbes isobathymétriques.

11. CONDITIONS TROPHIQUES

La biomasse phytoplanctonique vivante au site des "Doux" montre des niveaux 3 à 10 fois moindres que les valeurs observées dans les claires ostréicoles par Héral et al. (1981) et Robert et al. (1982) où les blooms peuvent atteindre $100 \mu\text{g.l}^{-1}$ de chlorophylle a. Toutefois, la fertilité du site des "Doux" n'est pas inférieure aux autres secteurs du bassin de Marennes-Oléron où Héral et al. (1983 1a) observe le même rythme saisonnier du phytoplancton avec des teneurs en chlorophylle a n'excédant par $10 \mu\text{g.l}^{-1}$.

Les potentialités de renouvellement des populations phytoplanctoniques restent moins satisfaisantes que les claires ostréicoles à fort indice de renouvellement de la microflore qui peut atteindre 5 selon les travaux de Héral et al. (1981). Une synergie des facteurs climatiques et edaphique influe sur le cycle phytoplanctonique marqué par des poussées printanière et automnale en passant par une période estivale proliférique en phytoplancton, et un déclin hivernal. Les périodes de pauvreté phytoplanctonique sont à lier à la baisse de la température (Hargrave, 1969) qui agit sur les vitesses de réactions enzymatiques, photosynthèse, divisions cellulaires et qui correspond à la période de diminution de l'énergie lumineuse (Cadee et Hegeman, 1974), allant de pair avec l'augmentation de la turbidité. Certes, les sels nutritifs jouent un rôle essentiel sur les organismes autotrophes. Flamion (1983) cite que l'azote est le premier facteur limitant de la croissance du phytoplancton dans le bassin de Marennes-Oléron. La dégradation bactérienne de la matière organique dans les sols, accélérée par l'accroissement de la température (Hunding, 1970) et l'excrétion azotée dissoute des huîtres (Robert, 1983) contribuent à l'enrichissement des eaux en NH_4 (Robert et al., 1982). Les sels d'ammonium, utilisés préférentiellement par les microphytes, chutent en période de poussée phytoplanctonique importante (Héral et al., 1981). La similitude des charges en suspensions organiques des colonnes d'eau surnageant les 3 parcs d'élevage serait due à leur appartenance à la même masse d'eau. Ceci rejoint les observations de Héral et al. (1977), effectuant une analyse des correspondances sur 15 stations réparties

dans le bassin de Marennes-Oléron, qui concluent à un redécoupage en 5 secteurs homogènes. Ce regroupement statistique du bassin en 5 secteurs de caractéristiques hydrobiologiques différentes significativement a pour conséquence pratique d'alléger les campagnes hydrobiologiques.

Le faible pourcentage de la nourriture particulaire, estimée par les dosages biochimiques, par rapport à la matière organique en suspension est dû principalement aux méthodes de mesures utilisées qui portent sur la partie extractible des suspensions organiques (Deslous-Paoli et Héral, 1984). La composition biochimique du matériel en suspension mesurée au point médian montre le rôle minoritaire des glucides plutôt que des lipides tel que le signalent Héral et al. (1980). Les lipides particuliers présentant un comportement identique à celui de la chlorophylle a seraient dus au phytoplancton vivant. A l'inverse les protéines et glucides particuliers évoluant de la même manière que le seston organique, auraient des origines détritique et bactérienne (Héral, 1980). Ainsi les principaux apports nutritifs en suspension pour les mollusques s'effectuent en hiver sous forme détritique tels que le suggèrent Maïta et Yanada (1978) et Widdows et al. (1979). Les pics de glucides dissous observés systématiquement au moment du déclin de chlorophylle a sont dus au relargage de substances organiques par le phytoplancton dégénèrescent et à une activité bactérienne dégradante du phytoplancton.

CHAPITRE II

LES PALOURDES :

BIOLOGIE,

PERFORMANCES DE CROISSANCE,

ET COMPOSITION BIOCHIMIQUE.

INTRODUCTION

I. POSITION TAXONOMIQUE

Les taxonomistes classent l'espèce étudiée selon la position systématique donnée par Gérard (1978) :

Embranchement : Mollusques
 Classe : Bivalves
 Sous-classe : Hétérodontes
 Ordre : Vénéroïdes
 Super-Famille : Veneracés
 Famille : Vénéridés
 Sous-famille : Tapetinės
 Genre : Ruditapes

Ruditapes philippinarum est communément appelée palourde japonaise. Originnaire du Pacifique, cette espèce se distingue morphologiquement de l'espèce indigène Ruditapes decussatus par des stries rayonnantes plus fines et des siphons soudés sur les deux-tiers de leur longueur. Ruditapes philippinarum est l'espèce par excellence de la vénériculture française sur la côte atlantique. Elle doit ce privilège à ses performances de croissance par rapport à l'espèce autochtone sur la côte atlantique (Latrouite et Perodou, 1979). Cette espèce est eurytherme ; elle peut supporter des températures de -6°C (Williams, 1980) à plus de 24°C (Bardach et al., 1972) et euryhaline, elle tolère des salinités inférieures à 13,5 ‰ et supérieures à 35 ‰ (Higgins, 1969).

La palourde japonaise est un filtreur endogé. De Pauw (1981) définit pour cette espèce un régime alimentaire composé de substances organiques dissoutes et de plancton vivant ou dégénéré. Bardach et al. (1972) décrivant son habitat mentionne sa préférence de la granulométrie grossière où elle peut s'enfoncer jusqu'à 12 cm (Parrache, 1980). Ruditapes philippinarum est gonochorique à ponte partielle. L'émission des gamètes est observée en période estivale et peut se prolonger jusqu'au refroidissement des eaux en octobre (Gouilletier, 1983). Au terme d'une fécondation externe, se forme une larve véligère pélagique.

En éclosion, les naissains de 1 mm sont obtenus en 3 à 6 mois. Ce naissain passe 3 à 8 mois en nourricerie pour qu'il soit vendable en tamis de 4 (T4 de taille 6-8 mm). Dans le bassin de Marennes-Oléron, la stratégie d'élevage retenue est le prégrossissement en claires pendant une année jusqu'à la taille de 25-30 mm (5-8 g). Ces jeunes palourdes sont ensuite semées sur estran la deuxième année où elles séjournent du printemps à l'automne atteignant la taille marchande de 35 à 40 mm (12-15 g). Ainsi le cycle d'élevage dure 2,5 à 3 ans.

II COMPORTEMENT DES PALOURDES EN ELEVAGE

Les palourdes semées uniformément dans 3 parcs d'élevage s'enfouissent à la marée montante. Cette période de mise en élevage, au début du printemps, est marquée par une faible mortalité (1 à 2 %) qui peut s'expliquer par un état physiologique faible en sortie d'hiver ou encore par le bris des valves (fragiles) lors du semis.

L'information sur le comportement des palourdes en fonction des charges sestoniques est complétée par des observations *in vitro*. Les palourdes soumises à un accroissement de turbidité modifient nettement leur comportement. Lorsque la charge sestonique excède le seuil de production de pseudofécès (8 mg.l^{-1}), les animaux refoulent constamment des agrégats de particules (pseudofécès) par le siphon exhalant. Les rejets se distinguent des fécès, qui subissent le transit intestinal par leur forme moins régulière. A l'échelle individuelle, les palourdes vivant dans les sédiments riches en pélites "VS" et "SV" vont créer par l'action mécanique des courant exhalant et inhalant une turbidité non négligeable, mais difficile à chiffrer, qui s'ajoute à la turbidité naturelle déjà plus importante que le sédiment sableux "SB". En fait, à l'immersion, l'eau pompée est véhiculée dans le siphon inhalant jusqu'aux filaments branchiaux (fig. 14). Là, les particules s'enrobent de mucus et subissent un tri grâce aux mécanismes ciliaires branchiaux (Mac Ginitie, 1945 in Franc, 1960). La fraction acceptée par le bivalve passe dans la cavité suprabranchiale et sera convoyée vers la bouche par les palpes labiaux.

La surcharge en matière particulaire pompée provoque le colmatage des fentes branchiales qui rétrécissent (Kellogg, 1915) en agglutinant les

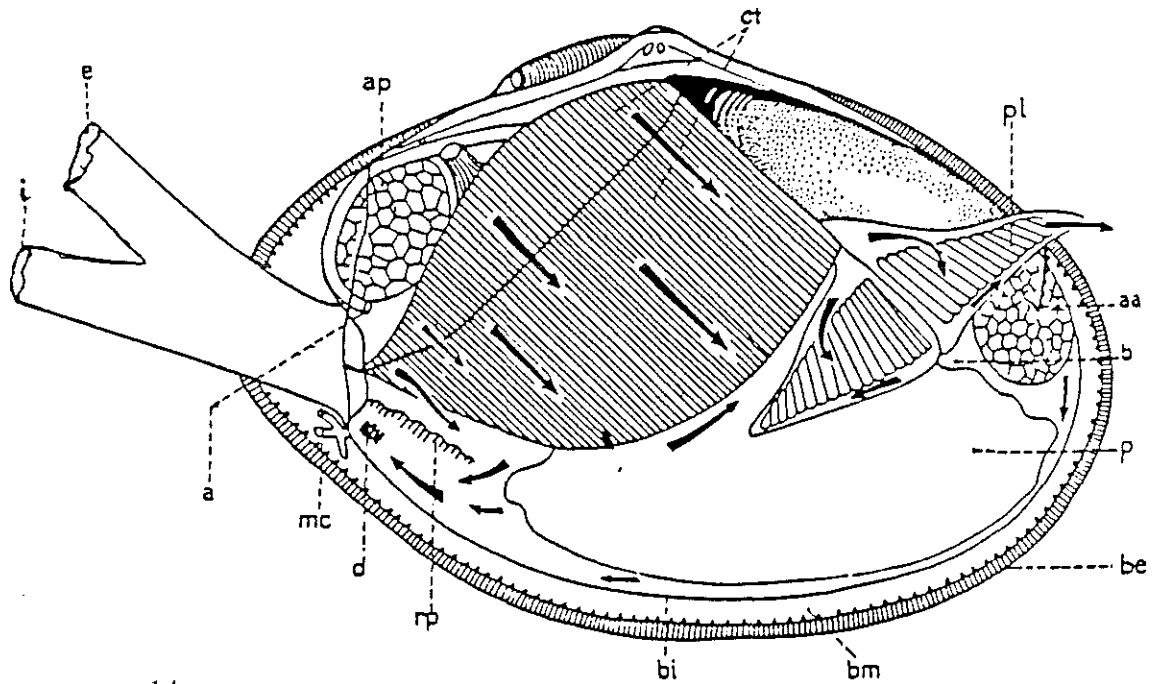
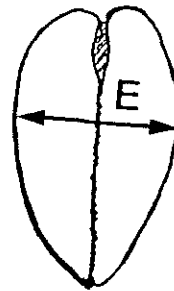
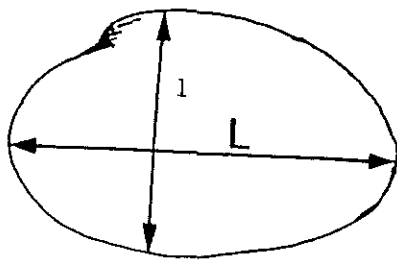


Figure 14 : Transfert de nourriture du milieu vers une palourde.

a, anus; *aa* et *ap*, adducteurs antérieur et postérieur; *b*, bouche; *bc*, *bm*, *bi*, bourrelets palléaux externe, moyen et interne; *ct*, cténidie; *d*, accumulation des pseudofèces; *e* et *i*, siphons exhalant et inhalant; *mc*, muscle cruciforme; *p*, pied; *pl*, palpes labiaux; *rp*, repli palléal. Les flèches indiquent la direction des courants ciliaires



L : La longueur
l : La hauteur
E : L'épaisseur

Figure 15 : Paramètres linéaires d'une palourde.

particules enrichies en mucus. Ces agrégats sont entraînés vers le bord inférieur de la cavité palléale et s'accumulent sous forme de pseudofèces. Des contractions brusques des valves sont occasionnées et provoquent un contre-courant qui expulse énergiquement ces formations vers l'extérieur par le siphon inhalant. Ces forts courants associés aux courants exhalants pour l'évacuation des fecès sont à l'origine des orifices plus larges, créés dans les sédiments "VS" et "SV", permettant un repérage plus facile des habitats de palourdes.

La distribution spatiale des palourdes montre une répartition agrégative dans le sédiment. Toutefois, la densité des regroupements de palourdes "VS" et "SV" est plus importante dans la partie sud des parcs (opposée aux courants dominants du nord) du fait de la migration progressive du sédiment vers cette zone. A l'inverse, le regroupement de palourdes "SB" est plus homogène dans le sédiment sableux du fait de sa plus forte stabilité.

La distribution verticale dans le sédiment est plutôt liée à la croissance des animaux. Les jeunes palourdes (< 30 mm) sont proches de la surface du fait de siphons courts. Elles s'enfoncent rarement plus de 5 cm. Les palourdes plus grosses (> 35 mm) sont plus profondes, mais ne s'enfoncent jamais au-delà de 10-12 cm.

MATERIEL ET METHODES

I. PARAMETRES BIOMETRIQUES

La croissance des palourdes est suivie par mensurations linéaire et pondérale. Les mesures de longueur, hauteur, épaisseur (fig. 15) en millimètres au 1/10ème sont faites sur la coquille à l'aide d'un pied à coulisse à affichage digital. Les mesures des poids total et de coquille en grammes au 1/100ème sont effectuées au moyen d'une balance Sartorius. La chair est ensuite égouttée puis congelée à -20°C ensuite déshydratée au lyophilisateur Virtis pendant 36 heures (Deslous-Paoli et Héral, 1980). Les mesures des poids frais et sec en milligrammes au 1/100ème sont effectuées au moyen d'une balance Sartorius. L'estimation de la vitesse moyenne de croissance peut être réalisée en utilisant la formule de Bricelj et al. (1984) de l'accroissement moyen (A) qui s'écrit :

$$A = 100 \times \text{Log} (L_i/L_o) / (T_i - T_o)$$

L_i et L_o sont respectivement les longueurs aux dates T_i et T_o .

II. PARAMETRES BIOCHIMIQUES

1. Techniques d'analyses

La teneur en eau est le rapport en pourcentage du poids d'eau perdue par lyophilisation au poids frais de l'animal. Le poids sec sans cendres (P.S.S.C.) est la fraction organique des tissus ; c'est le poids de chair sèche diminué du poids de cendres qui en représentent la fraction minérale. Le poids des cendres est obtenu par pesée du résidu de chair calcinée à 450°C dans un four à mouffles. Les constituants biochimiques sont analysés sur une fraction de chair sèche, réduite en poudre au moyen d'un broyeur à billes.

Les protéines sont dissoutes dans une solution de soude (1N), puis dosées selon la méthode de Lowry et al. (1951). Les lipides sont extraits et purifiés suivant le protocole de Bligh et Dyer (1959), ensuite dosés selon la technique de Marsh et Weinstein (1966). Les glucides totaux sont

extraits à l'acide trichloroacétique TCA (5 %) sur 10 mg de chair dont on a extrait les lipides selon le protocole de Bligh et Dyer (1959). Les échantillons sont dédoublés pour distinguer les sucres libres du glycogène. Ces sucres de réserve sont précipités à l'éthanol absolu et dosés selon la méthode de Dubois et al. (1956).

Tous les dosages biochimiques sont effectués au spectrophotomètre à 750 nm pour les protéines, 490 nm pour les glucides et 360 nm pour les lipides. Les estimations des teneurs de la chair en protéines, lipides et glucides se font respectivement en équivalents albumine de boeuf, acide tripalmitique et glucose.

2. Expression des résultats

Les constituants biochimiques peuvent être exprimés en teneur relative (pourcentage du constituant biochimique par rapport à la chair sèche) ou en valeur absolue (quantité du constituant biochimique dans un individu).

L'étude de la physiologie de la palourde par les suivis biochimiques peut être biaisée par la croissance des animaux. En effet, Caulton et Bursell (1977) et Read et Caulton (1980) ont montré que les proportions des constituants biochimiques varient avec la taille des organismes. Ainsi, l'étude de la biochimie d'un animal standard défini selon Beninger et Lucas (1984) permet d'éliminer l'impact de la croissance sur la composition biochimique des animaux. Il s'agit en fait d'étudier l'évolution des constituants biochimiques chez des individus ayant un poids de coquille constant. Par convention, le poids coquiller de l'animal standard sera égal à la moyenne du poids de coquille des 3 populations d'élevage. Une équation liant les variables poids sec-poids de coquille sera établie pour tous les animaux par régression simple. La composition biochimique de chaque individu sera calculée ainsi :

$$Q_i = T_i \times P_i / 100$$

Q_i = Quantité en mg du constituant biochimique dans l'animal standard i ,
 T_i = Teneur en % du constituant biochimique dans l'individu i , P_i = Poids sec en mg de l'animal standard i .

III. INDICES

1. Allométrie

Les particularités environnementales agissent sur le mode de croissance des bivalves (Farrow, 1971 ; Moraga, 1979) et leur croissance relative en longueur, en hauteur, en épaisseur (Rosenberg, 1972 ; Brown et al., 1976). L'effet du type de sédiment sur l'allométrie est étudiée chez les Vénéridés par Eagar et al. (1984), Jacques et al. (1984), Moss Lane (1986). Les relations d'allométrie renseignent sur les tendances morphométriques ou pondérales des populations. Les équations d'allométrie appartiennent au modèle linéaire multiplicatif $Y = a X^b$. Lorsque les variables X et Y sont de même degré, l'allométrie est positive si $b > 1$, l'allométrie est négative si $b < 1$, l'isométrie est obtenue pour $b = 1$. Pour les relations taille-poids, l'isométrie est obtenue pour un exposant égal à 3 (Brown et al., 1976) d'après le Cren (1951).

2. Indices de condition

L'appréciation de l'état physiologique d'un bivalve peut se faire par des indices de condition, calculés à partir de combinaisons de la biométrie et la biochimie (Beukema et de Bruin, 1977 ; Bodoy et Massé, 1979 ; Beninger et Lucas, 1984). Le pouvoir explicatif des indices de condition peuvent converger même pour des expressions mathématiques différentes.

L'indice I_1 , formulé par Walne et Mann (1975) et recommandé par Lucas et Beninger (1985) renseigne sur l'état physiologique du bivalve et caractérise son cycle sexuel. Il s'écrit :

$$I_1 = \text{PSSC}^*/\text{Poids de coquille}$$

L'indice de condition I_2 mesure le niveau et la qualité des réserves disponibles dans l'animal (Bayne et Thomson, 1970 ; Hawkins et al., 1985) :

$$I_2 = \text{Glycogène}/\text{protéines.}$$

* PSSC : Poids sec sans cendres

3. Effort de reproduction

L'effort de reproduction est défini par Lucas et al. (1978) comme étant l'indice pondéral gaméto-somatique (I.P.G.S.). Cet indice est calculé par le rapport $I.P.G.S. = (P_i - P'_i)/P'$; P_i = poids sec maximum avant la ponte i , P'_i = poids minimum après la ponte i , P' = poids minimum après la dernière ponte.

L'effort de reproduction peut aussi être apprécié par l'indice de fécondité, calculé par différence entre les poids pré-ponte et post-ponte au moment de l'émission des gamètes.

IV. VALEUR ENERGETIQUE

Les productions somatique et gonadique des palourdes sont exprimées en termes énergétiques (Bayne et al., 1976 ; Worrall et al., 1983). La valeur énergétique de la chair peut être calculée selon deux techniques :

- Méthode directe

L'énergie calorifique de la chair est mesurée au moyen d'une bombe microcalorimétrique Phillipson étalonnée à l'acide benzoïque. Un mélange homogène des broyats de chair sèche est préparé à partir des échantillons mensuels de palourdes. Dans chaque lot, 40 à 60 mg de poudre de chair sont compactés sous forme de pastilles. Les mesures calorimétriques, effectuées selon le protocole de Phillipson (1964) permettent le calcul de la teneur énergétique de la chair en $J.mg^{-1}$ et sa valeur énergétique E en joules.

- Méthode biochimique

Cette méthode dite indirecte se base sur les résultats des dosages biochimiques. La conversion de la production organique en équivalent énergétique est effectuée en appliquant les coefficients de Brody (1945) pour les protéines ($23,65 J.mg^{-1}$) et les glucides ($17,16 J.mg^{-1}$) et le coefficient redéfini par Deslous-Paoli et al. (1988) pour les lipides ($34,42 J.mg^{-1}$).

Ainsi l'équation donnant la valeur énergétique de la chair s'écrit :

$$\begin{array}{ccccccc} E & = & 23,65 & \times & \text{Prot} & + & 34,42 & \times & \text{Lip} & + & 17,16 & \times & \text{Glu} \\ (\text{J}) & & & & (\text{mg}) & & & & (\text{mg}) & & & & (\text{mg}) \end{array}$$

RESULTATS

Les paramètres biométriques, biochimiques et énergétiques sont étudiés statistiquement en analyse de variance* avec 2 facteurs contrôlés : le site ("VS", "SV", "SB") et la date. En période de gamétogenèse active d'autres facteurs sont étudiés comme l'influence du sexe (mâle, femelle) et l'état de maturation sexuelle (pré-ponte, post-ponte) sur la composition biochimique et la valeur énergétique de la chair des palourdes.

1. BIOMETRIE

Les résultats présentés au tableau 3 montrent l'évolution des paramètres biométriques selon les conditions d'élevage. La croissance des palourdes suit une progression parallèle dans les 3 parcs d'élevage. Néanmoins, les analyses de variance (annexe 24') permettent de distinguer 3 lots différents significativement pour tous les paramètres biométriques. Les palourdes présentent une croissance plus accélérée dans les sédiments de plus en plus sableux notamment après la ponte de septembre. Si les performances de croissance linéaire des palourdes "VS" et "SV" ne sont pas très distinctes, il apparaît nettement que les palourdes "SB" présentent une croissance plus rapide. Les comparaisons de moyennes sur 150 palourdes en fin d'expérimentation confirment ces analyses où la longueur et les poids moyens sont de 43,8 mm ($\pm 1,2$), 20,6 g ($\pm 0,2$) pour le parc "SB" contre 40,1 mm ($\pm 1,3$), 15,0 g ($\pm 0,7$) et 40,9 mm ($\pm 1,1$), 16,0 g ($\pm 0,7$) respectivement pour les parcs "VS" et "SV".

1. Croissance linéaire

La croissance linéaire printanière-estivale est importante (fig. 16) correspondant au réchauffement des eaux et aux baisses des charges sestoniques. Durant cette période de croissance non significativement

* L'analyse de variance utilise le test F de Fischer au seuil de 5 % pour tester l'effet des facteurs sur les variables étudiées et le test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes.

MOIS	SITE	LON (mm)	Hau (mm)	EPA (mm)	P.TOT (g)	P.COQ (g)	P.FRA (mg)	P.SEC (mg)	PSSC (mg)
AVR	SEMIS	28.63	20.80	13.65	5.92	2.88	872.1	171.0	149.2
MAI	VS	30.31	22.61	14.94	6.78	3.45	1412.1	272.9	244.5
	SV	30.15	22.34	14.76	6.60	3.36	1269.6	253.8	223.2
	SB	31.15	22.83	15.20	7.20	3.73	1346.7	266.1	238.8
JUN	VS	32.29	23.88	16.05	7.91	3.90	1748.2	390.0	352.2
	SV	32.98	24.47	16.21	8.39	4.16	1875.9	420.7	381.6
	SB	31.57	23.71	15.74	7.83	3.95	1745.5	392.7	353.8
JUL	VS	34.16	24.74	16.88	9.15	4.38	1834.7	424.4	375.3
	SV	34.62	25.19	17.23	9.69	4.78	2042.4	428.2	379.0
	SB	35.36	26.10	17.66	10.55	5.06	2071.0	458.0	409.9
AOU	VS	34.95	25.32	17.40	9.94	5.05	2220.7	454.1	396.3
	SV	36.53	26.37	18.18	11.39	5.68	2331.9	477.5	417.5
	SB	36.04	26.36	18.07	11.19	5.45	2335.5	512.4	454.8
SEP	VS	36.00	25.89	17.89	10.51	5.10	1685.1	357.4	307.2
	SV	36.88	26.87	18.85	12.10	5.98	1764.1	377.1	323.6
	SB	36.76	26.49	18.70	12.00	5.87	1828.0	369.6	323.2
OCT	VS	37.45	26.96	18.88	12.15	5.89	2166.9	490.1	432.4
	SV	38.35	27.56	19.23	13.21	6.39	2835.0	564.3	503.8
	SB	40.79	29.15	20.89	17.44	8.64	3030.4	665.3	595.3
NOV	VS	37.64	27.09	18.95	12.44	6.15	1958.7	421.1	372.1
	SV	38.19	27.73	19.46	13.69	6.50	2409.1	569.5	507.4
	SB	40.90	29.14	20.78	17.25	8.50	3372.4	673.6	598.0
DEC	VS	37.60	27.16	19.09	12.76	6.21	2088.7	406.0	357.5
	SV	38.12	27.43	19.20	13.02	6.21	2224.7	461.4	411.9
	SB	40.71	29.80	21.28	16.90	8.70	3118.8	605.3	541.7
JAN	VS	37.87	27.51	19.52	13.23	6.47	1897.8	360.6	320.8
	SV	37.63	27.24	19.18	13.40	6.35	1894.9	427.6	382.1
	SB	41.58	29.84	21.11	17.18	8.64	2762.2	558.8	508.2
FEV	VS	38.36	27.54	19.52	13.10	6.26	1913.0	352.5	311.9
	SV	40.04	28.73	20.38	14.90	7.13	2321.1	400.6	360.9
	SB	42.26	30.38	21.45	18.24	9.18	2733.2	517.6	467.7
MAR	VS	40.29	28.61	20.27	15.03	7.11	2465.5	441.2	395.1
	SV	40.98	29.48	20.65	15.89	7.42	2493.3	498.6	447.0
	SB	42.78	30.95	21.98	18.69	9.35	3123.7	597.6	538.5
AVR	VS	40.10	29.29	20.40	15.42	7.22	2720.0	544.5	490.0
	SV	40.99	29.62	20.78	16.01	7.85	3072.0	642.4	580.6
	SB	43.88	31.45	22.89	20.62	10.81	3649.8	747.5	678.1

Tableau 3 : Evolution des paramètres biométriques de 3 lots de palourdes
: Ruditapes philippinarum, élevés dans divers sédiments ("VS" :
site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

M O I S	S T A T	ACCROISSEMENT JOURNALIER $100 * \ln(Li-Lo) / (Ti-To)$		
		"VS"	"SV"	"SB"
MAI	Moyenne σ	0.071 (0.011)	0.063 (0.008)	0.118 (0.014)
JUN	Moyenne σ	0.118 (0.012)	0.133 (0.011)	0.124 (0.012)
JUL	Moyenne σ	0.134 (0.013)	0.146 (0.009)	0.155 (0.009)
AOU	Moyenne σ	0.146 (0.008)	0.155 (0.010)	0.164 (0.010)
SEP	Moyenne σ	0.105 (0.009)	0.113 (0.007)	0.118 (0.009)
OCT	Moyenne σ	0.125 (0.005)	0.150 (0.007)	0.185 (0.004)
NOV	Moyenne σ	0.117 (0.007)	0.136 (0.004)	0.173 (0.005)
DEC	Moyenne σ	0.104 (0.005)	0.109 (0.005)	0.136 (0.005)
JAN	Moyenne σ	0.092 (0.004)	0.090 (0.003)	0.125 (0.004)
FEV	Moyenne σ	0.086 (0.004)	0.099 (0.005)	0.120 (0.005)
MAR	Moyenne σ	0.094 (0.004)	0.099 (0.002)	0.108 (0.005)
AVR	Moyenne σ	0.084 (0.004)	0.090 (0.003)	0.108 (0.004)

Tableau 4 : Accroissement journalier moyen de 3 lots de palourdes Ruditapes philippinarum élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

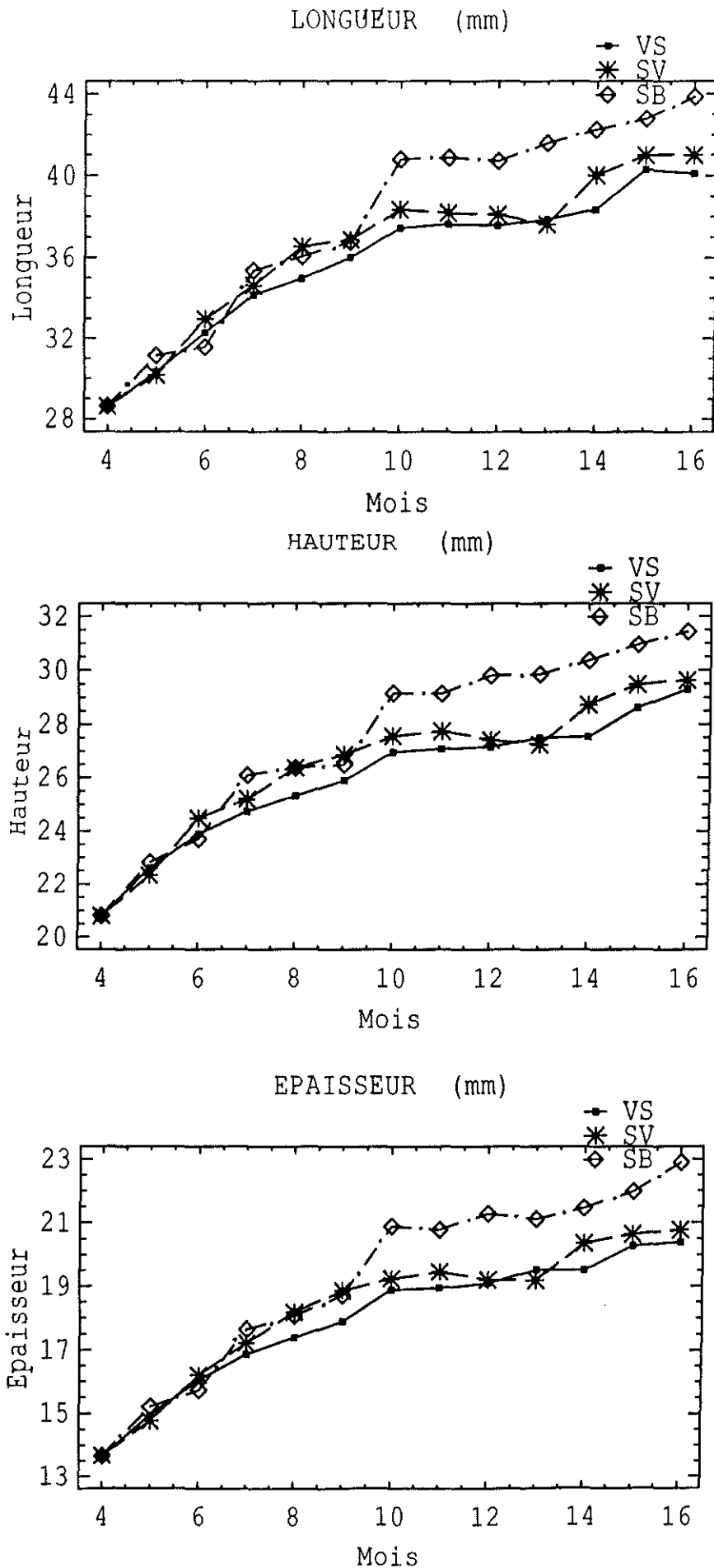


Figure 16 : Croissance linéaire de 3 lots de palourdes Ruditapes philippinarum élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

différente entre les 3 modalités, la longueur, la hauteur et l'épaisseur des palourdes s'accroissent mensuellement de 2 mm, 1,2 mm et 1,0 mm atteignant respectivement 36,1 mm, 26,2 mm et 18,0 mm. Parallèlement l'accroissement journalier moyen en longueur (tableau 4) est en progression continue jusqu'en août où il atteint 0,155. La ponte en septembre est marquée par un arrêt simultané de la croissance pour les 3 parcs et parallèlement par une baisse significative de 30 % de l'accroissement journalier moyen à une valeur de 0,112.

La phase immédiatement postérieure à la ponte (mi-septembre à fin octobre) est marquée par une forte reprise de la croissance linéaire correspondant à une décroissance de la température de 18 à 14°C et au niveau de seston le plus bas. Cette croissance, la plus importante de l'année, se produit avec les écarts les plus significatifs entre les 3 parcs d'élevage. L'accroissement journalier moyen suit la même progression et augmente de 19 % pour les palourdes "VS", 33 % pour les palourdes "SV" et 57 % pour les palourdes "SB".

A partir du mois de décembre jusqu'à la fin de l'hiver (mars), la croissance linéaire des palourdes est ralentie dans les 3 parcs d'élevage. Cette période est marquée par une forte charge sestonique et une température n'excédant pas 10°C. Durant cette phase, la croissance mensuelle en longueur est très limitée, soit + 0,72 mm en moyenne pour les 3 parcs. Cette baisse hivernale des performances de croissance est aussi notée dans les accroissements journaliers moyens qui chutent constamment tout en restant significativement plus forts pour le parc "SB". Les écarts entre les 3 modalités sont confirmés par les accroissements journaliers moyens mesurés sur la totalité des palourdes au moment de la pêche avec des valeurs de 0,108 (+ 0,004) contre 0,084 (+ 0,004) et 0,090 (+ 0,003) respectivement pour les parcs "VS" et "SV".

2. Croissance pondérale

2.1. Croissance de la coquille

Les analyses de variance effectuées sur la totalité des échantillons (annexe 24'), montrent que la croissance de la coquille, non différente significativement dans les parcs "VV" et "SV", est moins importante de 26 % que dans le parc "SB".

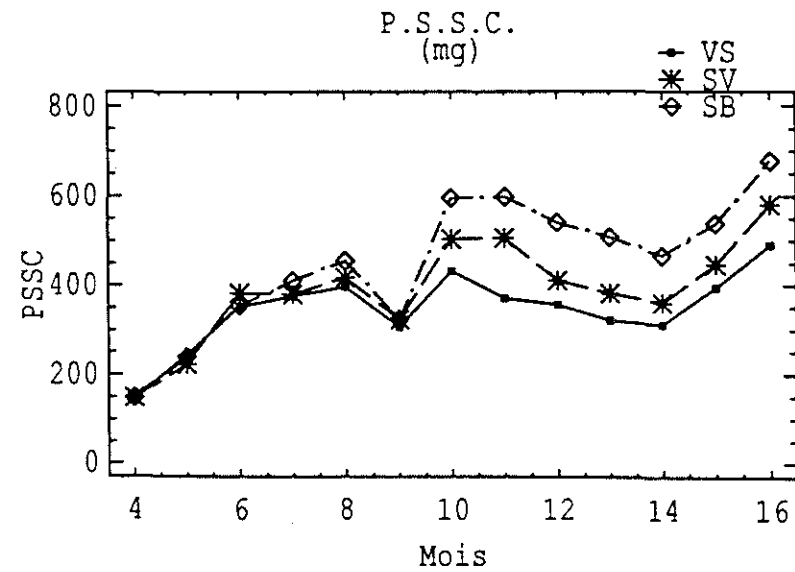
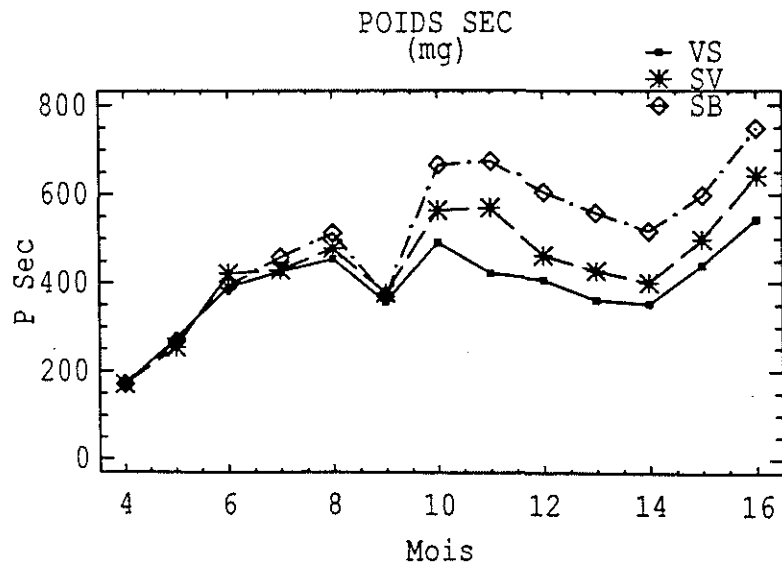
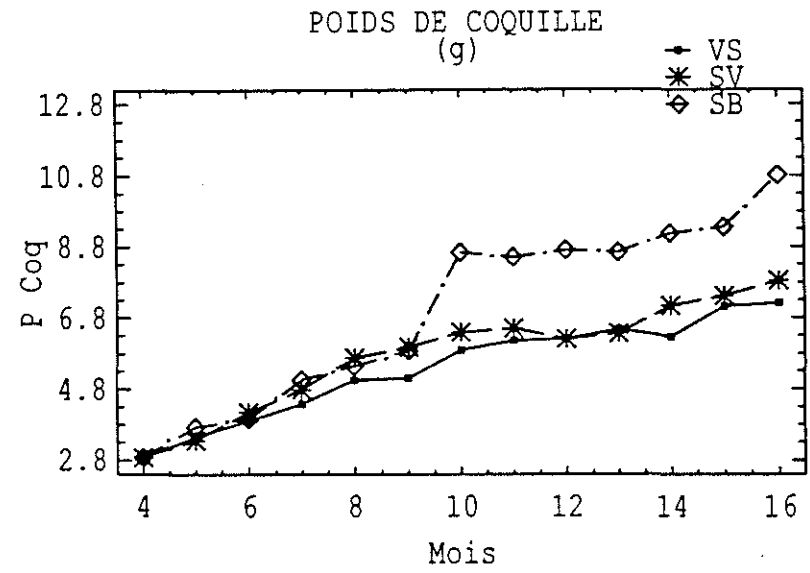
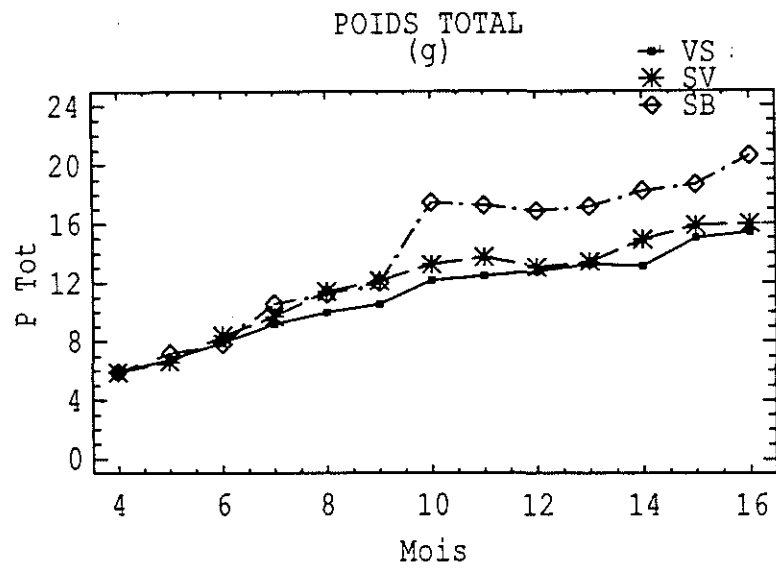


Figure 17 : Croissance pondérale de 3 lots de palourdes *Ruditapes philippinarum* élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

Le poids de coquille (fig. 17) présente la même évolution que la longueur des animaux : une phase printanière-estivale de croissance (+ 0,6 g/mois), non différente entre les 3 modalités d'élevage jusqu'à un poids de 5,3 g ; un arrêt de croissance au moment de la ponte en septembre ; en octobre, un fort accroissement du poids de coquille dans le parc "SB" de 3,5 g, soit 4 fois plus important que dans les parcs "VS" et "SV" où l'accroissement est similaire.

La croissance de la coquille est très ralentie en période automnale-hivernale où elle est de 0,2 g mensuellement pour les 3 modalités d'élevage. Toutefois les coquilles des palourdes "SB" restent plus lourdes de 2 g que les palourdes "VS" et "SV", soit une différence de 30 %.

Le réchauffement des eaux en avril 87 est marqué par une forte reprise de la croissance coquillière dans le parc "SB" (+ 1,4 g) contrairement aux parcs "VS" et "SV" où l'accroissement reste limité à 0,2 g.

Le poids de coquille en fin d'expérimentation est de 10,8 g dans le parc "SB", soit 45 % plus important que les parcs "VS" et "SV".

2.2. Croissance tissulaire - Reproduction

La croissance printanière-estivale de la chair (fig. 17) est importante, ne montrant pas de différence significative entre les 3 modalités d'élevage. Un gain mensuel de 77,3 mg est enregistrée durant cette période de gamétogenèse active. En effet les coupes histologiques des gonades révèlent une augmentation progressive du diamètre ovocytaire (tableau 5) de $72,0 \pm 8,0 \mu\text{m}$ en juin à $93,2 \pm 4,8 \mu\text{m}$ en août.

Une baisse du poids sec simultanée pour les 3 parcs est enregistrée en septembre correspondant à une émission de gamètes. Cette ponte est mise en évidence par une baisse sensible du volume gonadique. Les observations microscopiques au niveau de la gonade après fixation révèlent une chute du diamètre ovocytaire à $58,0 \pm 11,1 \mu\text{m}$. Cette ponte se produit donc à une température de 18°C et à une charge sestonique de $13,6 \text{ mg.l}^{-1}$ ($\pm 7,5$) soit une turbidité de 5,2 NTU ($\pm 2,7$). La dépense énergétique (tableau 6) pour la reproduction est plus importante de 44,8 % dans le parc "SB" (3,447 KJ) que dans les parcs "VS" et "SV" de dépense similaire (2,381

M O I S	S T A T	DIAMETRE OVOCYTAIRE (μm)		
		"VS"	"SV"	"SB"
JUN	Moyenne σ	71.56 (21.13)	72.19 (25.81)	72.40 (29.13)
JUL	Moyenne σ	73.28 (19.54)	82.81 (28.19)	83.12 (33.31)
AOU	Moyenne σ	97.84 (27.11)	95.12 (29.11)	96.72 (30.17)
SEP	Moyenne σ	53.44 (40.84)	57.66 (36.93)	55.13 (41.16)

Tableau 5 : Evolution du diamètre ovocytaire en période de gamétogenèse active, de 3 lots de palourdes Ruditapes philippinarum élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

	EFFORT DE REPRODUCTION		
	Indice de Fécondité (mg)	Energie émise (KJ)	IPGS (%)
"VS"	96.71	2.327	27.06
"SV"	100.37	2.435	26.61
"SB"	142.79	3.447	38.63

Tableau 6 : Effort de reproduction (estimé d'après Lucas, 1978) de 3 lots de palourdes Ruditapes philippinarum élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

KJ). De même, l'effort de reproduction calculé selon Lucas (1978) est plus important de 44 % dans le sédiment "SB" (38,6 %) que dans les sédiments riches en pélites "SV" et "VS" d'effort de reproduction similaire (26,8 %). Après cette ponte importante de septembre, la gonade dégénère et s'atrophie. Le poids de la chair correspondant alors au poids somatique, est égal au poids qu'avaient les palourdes en juin au début de la gamétogenèse active. Ainsi la croissance tissulaire de juin à septembre est totalement dirigée vers la reproduction.

La reprise de poids sec consécutive à la ponte est la plus importante durant ce cycle d'élevage. En 1 mois, les palourdes "SB" sont capables de réhausser leur poids de chair de 80 % (+ 342,6 mg) et atteignent un poids sec de 665,3 mg. Le gain en poids sec postérieur à cette émission est de 49,6 % (+ 187,1 mg) dans le parc "SV". Il est significativement plus important de 74,1 mg que l'augmentation de chair des palourdes "VS" qui n'est que de 37 %. Les palourdes "SV" et "VS" atteignent alors respectivement des poids secs de 564,2 et 490,0 mg. Cette période post-ponte est une phase d'accroissement accrue des tissus de réserves.

En période automnale-hivernale, un amaigrissement général de 30 % est enregistré dans les 3 parcs. Durant cette phase de croissance négative qui se prolonge jusqu'en février, les palourdes "SV" et "SB" perdent mensuellement 49 mg de chair alors que les palourdes "VS" ne maigrissent que de 34,4 mg par mois. Donc, pendant cette période d'amaigrissement hivernal, les palourdes "VS" et "SV" consomment toute l'énergie en réserve accumulée au mois d'octobre ; en février leur poids sec (360,5 mg) n'est pas significativement différent de leur poids après l'émission des gamètes en septembre. Par contre les palourdes "SB" n'utilisent que 40 % de leur tissus de réserves durant cet état de maintenance hivernale. Le réchauffement des eaux jusqu'à 12°C en mars-avril 1987 est marqué par une forte croissance tissulaire ; les palourdes réhaussent leur poids sec de 115 mg par mois. Les comparaisons de moyennes sur la totalité des palourdes en fin d'élevage montrent des performances de croissance selon un gradient croissant parallèle à la "pauvreté" pélitique du sédiment. Au moment de la pêche, les poids secs moyens des palourdes "SB", "SV" et "VS" sont respectivement de 747,5 (+ 23,2), 642,3 (+ 26,8) et 544,5 mg (+ 20,5).

Y=A.X**B	(Lon)=A. Hau **B				(Lon)=A. (Epa) **B				(Hau=A. (Epa) **B			
	"VS"	"SV"	"SB"	Σ	"VS"	"SV"	"SB"	Σ	"VS"	"SV"	"SB"	Σ
B	0.969	0.988	0.989	0.990	0.650	0.731	0.754	0.743	0.634	0.698	0.763	0.731
A	1.534	1.439	1.442	1.359	5.598	4.384	4.147	4.242	4.241	3.476	2.894	3.180
Coefficient de Corrélation	0.91*	0.90**	0.95**	0.94**	0.84**	0.74**	0.85**	0.85**	0.86**	0.79**	0.90**	0.88**

Y=A.X**B	(P.coq)=A. (Hau) **B				(P.coq)=A. (Epa) **B				(P.coq)=A. (Epa) **B			
	"VS"	"SV"	"SB"	Σ	"VS"	"SV"	"SB"	Σ	"VS"	"SV"	"SB"	Σ
B	2.556	2.321	2.930	2.884	2.796	2.787	2.987	2.824	2.420	2.318	2.812	2.716
A x 10 ⁻⁴	5.6	13.5	1.6	1.8	5.9	6.1	3.4	4.8	48.1	66.2	17.9	21.3
Coefficient de Corrélation	0.84**	0.78**	0.86**	0.86**	0.87**	0.84**	0.91**	0.90**	0.91**	0.88**	0.93**	0.93**

Tableau 7 : Relations d'allométrie pour 3 lots de palourdes Ruditapes philippinarum élevés dans divers sédiments ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

2.3. Allométrie

Les écarts de croissance linéaire entre les 3 modalités d'élevage s'accroissent après la ponte en septembre. Il apparaît plus intéressant d'étudier l'effet du type de sédiment sur l'allométrie de la coquille à partir de cette date.

Ainsi, l'allométrie de la coquille (tableau 7) est positive pour toutes les relations étudiées. Par ailleurs, les analyses de corrélation effectuées sur les variables Lon/Hau, Lon/Epa, Hau/Epa, Pcoq/Lon, Pcoq/Hau et Pcoq/Epa, après transformation logarithmique, montrent un effet significatif de la nature du sédiment sur la morphométrie de la coquille. Les palourdes dans les sédiments à granulométrie de plus en plus grossière tendent à s'accroître plutôt en hauteur qu'en épaisseur et en épaisseur plutôt qu'en longueur. A l'inverse, les coquilles de palourdes élevées dans des sédiments de plus en plus fins, s'accroissent plutôt en longueur qu'en épaisseur et en épaisseur plutôt qu'en hauteur. Il en résulte des valves plus convexes dans le sédiment "SB" et des valves plutôt aplaties selon leur partie antérieure dans les sédiments riches en pélites.

II. BIOCHIMIE

L'évolution de la composition biochimique des animaux est présentée au tableau 8.

1. Evolution en valeur absolue

La composition biochimique globale reflète l'état physiologique des palourdes. L'évolution des constituants biochimiques majeurs (protéines, lipides, glucides) montre des remaniements profonds (fig. 18) pour chaque modalité d'élevage. Les analyses de variance (annexe 25') montrent des animaux dont la composition biochimique est affectée par la nature du sédiment d'élevage. Les palourdes vivant dans les sédiments de plus en plus grossiers sont significativement plus riches en protéines, lipides et glucides tout en ayant des réserves de glycogène plus importantes. En regroupant les animaux selon des modalités pré-ponte et post-ponte (N = 240), il apparaît que tous les constituants biochimiques de la chair

M O I S	S I T E	VALEUR ABSOLUE (mg)						TENEUR RELATIVE (%)					
		Protéines	Lipides	Sucres totaux	Glycogène	Sucres libres	Cendres	Protéines	Lipides	Sucres totaux	Glycogène	Sucres libres	Cendres
AVR	SEMIS	57.7	8.7	5.2	3.8	1.4	22.2	33.7	5.1	3.0	2.2	0.8	13.0
MAI	VS	100.0	16.9	11.4	8.0	3.4	28.6	36.6	6.2	4.2	2.9	1.2	10.5
	SV	94.6	15.7	10.7	7.6	3.1	27.1	37.3	6.2	4.2	3.0	1.2	10.7
	SB	102.3	16.5	13.3	10.3	3.0	27.4	38.5	6.2	5.0	3.9	1.1	10.3
JUN	VS	166.8	24.3	23.7	20.3	3.4	37.8	40.2	6.2	6.1	5.2	0.9	9.7
	SV	166.3	25.5	31.4	27.8	3.6	39.4	39.5	6.1	7.5	6.6	0.9	9.4
	SB	162.0	27.4	25.9	22.5	3.5	36.6	41.3	7.0	6.6	5.7	0.9	9.3
JUL	VS	140.0	29.3	8.0	4.9	3.0	49.4	33.0	6.9	1.9	1.2	0.7	11.6
	SV	145.0	29.1	10.9	7.3	3.6	49.3	33.9	6.8	2.5	1.7	0.8	11.5
	SB	161.9	36.4	11.4	7.1	4.3	48.4	35.3	7.9	2.5	1.5	0.9	10.6
AOU	VS	164.5	32.6	4.2	1.0	3.2	57.5	36.2	7.2	0.9	0.2	0.7	12.7
	SV	174.7	39.7	5.0	1.3	3.7	59.4	36.6	8.3	1.0	0.3	0.8	12.4
	SB	190.7	58.4	6.4	1.4	5.0	57.6	37.2	11.4	1.2	0.3	1.0	11.2
SEP	VS	148.5	25.3	4.8	1.2	3.6	49.5	41.5	7.1	1.3	0.3	1.0	13.9
	SV	160.3	26.9	6.6	2.7	3.9	53.7	42.5	7.1	1.8	0.7	1.0	14.2
	SB	156.6	31.6	6.9	2.8	4.1	51.7	42.4	8.5	1.9	0.8	1.1	14.0
OCT	VS	194.7	34.0	16.1	10.7	5.4	57.0	39.7	6.9	3.3	2.2	1.1	11.6
	SV	229.9	39.0	31.5	24.2	7.3	60.8	40.7	6.9	5.6	4.3	1.3	10.8
	SB	272.2	48.7	45.1	36.7	8.5	70.3	40.9	7.3	6.8	5.5	1.3	10.6
NOV	VS	174.5	28.7	15.4	10.6	4.8	49.1	41.4	6.8	3.7	2.5	1.1	11.7
	SV	225.7	38.5	31.5	24.6	6.9	63.1	39.6	6.8	5.5	4.3	1.2	11.1
	SB	274.2	45.8	42.0	33.3	8.7	75.9	40.7	6.8	6.2	4.9	1.3	11.3
DEC	VS	160.1	26.9	8.3	4.4	3.9	48.8	39.4	6.6	2.0	1.1	1.0	12.0
	SV	173.6	31.1	15.1	10.7	4.5	50.1	37.6	6.7	3.3	2.3	1.0	10.8
	SB	234.4	39.6	30.6	21.9	8.8	63.8	38.7	6.6	5.1	3.6	1.5	10.5
JAN	VS	118.2	21.6	4.5	2.0	2.5	40.1	32.8	6.0	1.2	0.5	0.7	11.1
	SV	139.3	25.9	10.0	6.3	3.7	46.6	32.6	6.1	2.3	1.5	0.9	10.9
	SB	181.4	32.5	19.1	11.2	7.9	52.4	32.5	5.8	3.4	2.0	1.4	9.4
FEV	VS	114.0	22.9	4.4	1.8	2.6	41.0	32.3	6.5	1.3	0.5	0.7	11.6
	SV	140.9	25.0	6.9	3.4	3.5	40.2	35.2	6.2	1.7	0.8	0.9	10.0
	SB	172.8	31.1	12.4	5.0	7.3	49.6	33.4	6.0	2.4	1.0	1.4	9.6
MAR	VS	152.1	30.7	6.2	1.8	4.4	46.1	34.5	7.0	1.4	0.4	1.0	10.5
	SV	166.7	32.8	12.1	5.7	6.3	52.2	33.4	6.6	2.4	1.2	1.3	10.5
	SB	199.3	39.5	17.6	9.5	8.0	60.8	33.3	6.6	2.9	1.6	1.3	10.2
AVR	VS	182.2	39.1	19.6	11.7	7.9	55.5	33.5	7.2	3.6	2.1	1.5	10.2
	SV	204.2	44.7	27.7	19.7	8.0	61.8	31.8	7.0	4.3	3.1	1.2	9.6
	SB	270.3	51.1	33.6	23.8	9.8	69.3	36.2	6.8	4.5	3.2	1.3	9.3

Tableau 8 : Evolution des composés biochimiques de 3 lots de palourdes *Ruditapes philippinarum* élevés dans divers sédiments ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SR" : site sableux).

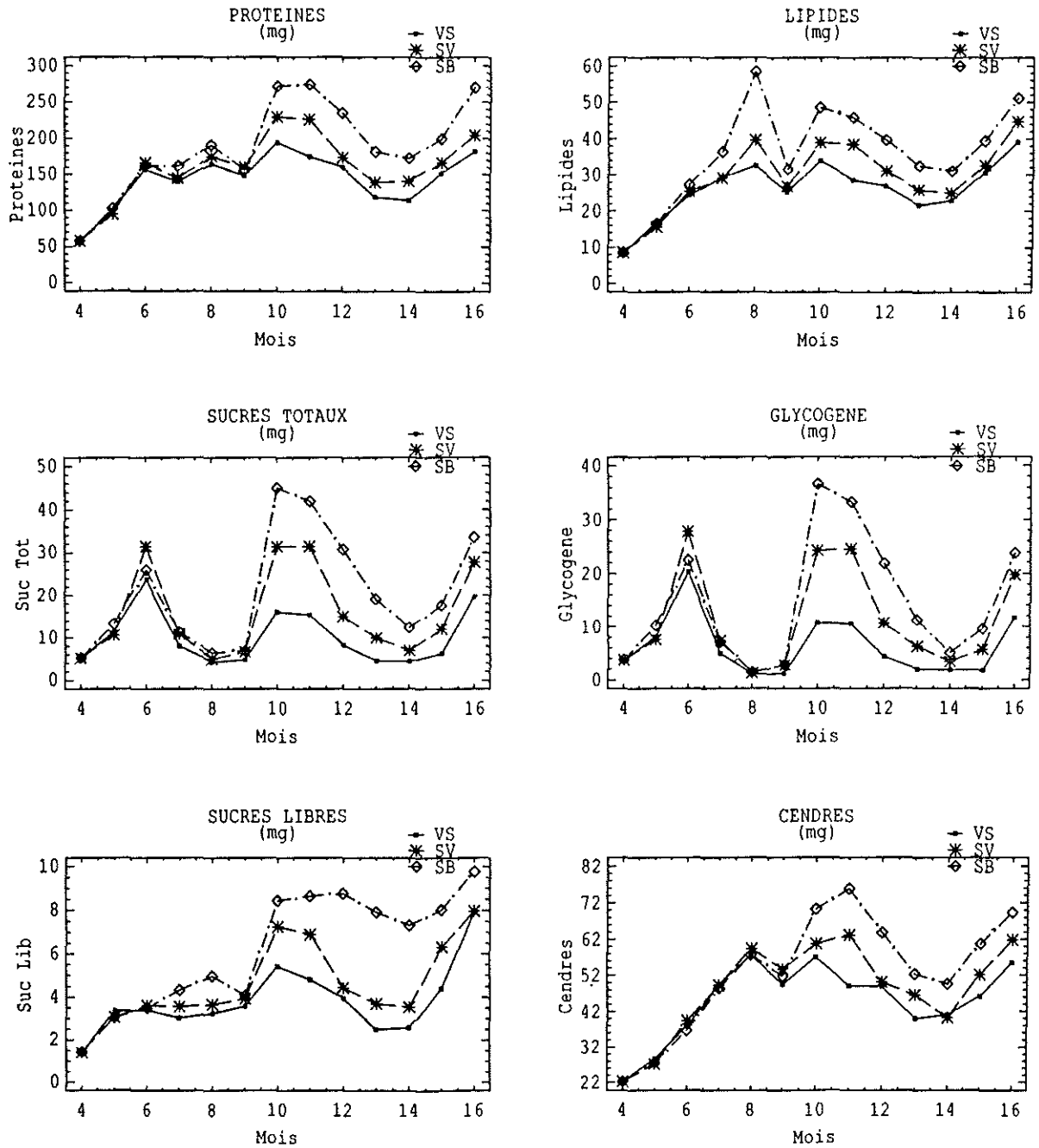


Figure 18 : Composition biochimique en valeur absolue de 3 lots de poulpes *Ruditapes philippinarum* élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

sont affectés par la nature du sédiment (annexe 25'). Un réhaussement général de la composition biochimique des palourdes est enregistrée après la ponte dans les 3 parcs d'élevage. Cette augmentation, toujours statistiquement plus importante pour les palourdes "SB" que les palourdes "SV" et les palourdes "VS" est de + 44 % en protéines, + 14 % en lipides, + 586 % en glycogène et + 174 % en sucres libres. Les constituants biochimiques (fig. 18) évoluent parallèlement sauf en période de gamétogenèse où se produit un antagonisme entre les glucides et les lipides.

La période printanière-estivale est marquée par un accroissement constant des protéines dont l'évolution est similaire dans les 3 lots d'élevage. Ce composé biochimique triple de valeur en passant de 57,5 mg lors de la mise en élevage à 176,4 mg en août. Parallèlement, les constituants lipidiques des palourdes augmentent considérablement (+ 500 %) dans le sédiment "SB" et dans une moindre mesure (+ 300 %) dans les sédiments "VS" et "SV". Les lipides passent d'une valeur de 10,8 mg en début d'élevage à 58,3 et 36,0 mg respectivement pour les palourdes "SB" et les palourdes "VS" et "SV" au mois d'août. Durant cette période de gamétogenèse active, les protéines et les lipides augmentent parallèlement au diamètre ovocytaire et la teneur en eau. Par ailleurs, les glucides montrent une évolution similaire dans les 3 modalités d'élevage. La phase de stockage importante en glycogène (+ 500 %) se poursuit jusqu'en juin, passant d'une valeur de 4,9 à 23,8 mg. Le catabolisme du glycogène, reconnu comme réserve énergétique majeure des bivalves (Giese, 1969) pendant la formation des gamètes (Gabbott, 1975), se produit en juillet. Le réhaussement important des réserves lipidiques qui forment la composante principale des gamètes (Holland, 1978 ; Gabbott, 1983) avant les protéines (Beninger, 1982), à ce stade de la gamétogenèse, est assuré par un transfert permanent à partir du glycogène. Ces lipides indispensables à l'élaboration des produits génitaux sont générés à partir des produits de la glycolyse (Voogt, 1983). Ainsi, compte tenu de ce mécanisme de la reproduction, l'effort de reproduction, plus important dans le parc "SB" apparaît comme fonction de cette synthèse lipidique, statistiquement plus importante de 62 % pour les palourdes "SB" (58,3 mg) par rapport aux palourdes "VS" et "SV" (35,9 mg). Par ailleurs, l'examen de la composition biochimique des palourdes selon leur sexe (tableau 9) durant cette période de réplétion

M O I S	S E X E	VALEUR ABSOLUE (mg)						TENEUR RELATIVE (%)					
		Protéines	Lipides	Sucres totaux	Glycogène	Sucres libres	Cendres	Protéines	Lipides	Sucres totaux	Glycogène	Sucres libres	Cendres
JUN	mâle	157.1	25.1	25.3	21.9	3.3	37.0	40.9	6.3	6.9	5.6	1.3	9.5
	femelle	164.6	25.7	26.8	23.1	3.7	38.6	40.9	6.2	6.8	5.9	0.9	9.6
JUL	mâle	151.4	33.1	12.0	6.4	6.6	51.3	34.1	7.9	2.5	1.7	0.8	11.5
	femelle	139.1	30.6	11.0	5.8	5.3	47.3	34.3	7.7	2.6	1.7	0.8	11.6
AOU	mâle	175.7	41.4	5.9	1.7	4.3	59.6	37.1	9.9	1.1	0.3	0.8	12.1
	femelle	162.8	38.1	5.1	1.3	3.8	55.6	36.1	9.7	1.1	0.3	0.7	12.3
SEP	mâle	174.6	29.4	6.4	3.6	2.9	54.4	42.9	7.2	1.8	0.7	1.1	13.9
	femelle	146.6	27.0	5.4	3.0	2.4	48.5	42.9	7.1	1.5	0.7	0.8	14.2
Moyenne	mâle	164.7	32.2	12.3	8.4	4.0	50.6	38.7	7.8	3.1	2.1	1.0	11.8
	femelle	153.2	30.4	12.1	8.3	3.8	47.5	38.6	6.7	3.0	2.1	0.8	11.9
σ	mâle	38.3	8.7	6.2	5.5	2.2	13.3	5.4	1.1	1.5	1.5	0.3	1.8
	femelle	35.4	8.4	7.2	4.9	1.5	10.3	4.2	1.3	1.0	0.8	0.4	2.0

Tableau 9 : Compositions biochimiques des palourdes Ruditapes philippinarum selon leur sexe, en période de gamétogenèse active.

gonadique, ne montre pas de différence significative entre les mâles et les femelles quelque soit la modalité d'élevage. La période de déplétion gonadique en septembre est marquée par un déclin de la constitution biochimique de la chair : les protéines chutent de 10 %, les lipides chutent de 34 % alors que les glucides sont à l'état de trace.

La période automnale est caractérisée par un réhaussement synchrone de la composition biochimique de la chair dans les 3 parcs d'élevage. Les pics de protéines, lipides et glycogène les plus élevés de l'année sont enregistrés en octobre simultanément dans les 3 modalités d'élevage. Les analyses de variance effectuées sur les composés biochimiques en cette période post-ponte permettent de distinguer 3 groupes différents significativement correspondant à chacun des 3 parcs d'élevage. Tous les constituants biochimiques des animaux se répartissent selon un gradient décroissant avec la richesse pélagique du substrat d'élevage. Ainsi en octobre, les palourdes "SB" sont plus riches de 60 % en protéines (300,2 mg) et en lipides (52,2 mg) que les palourdes "VS". En outre elles sont 3 fois plus riches en glucides avec 48,4 mg contre 16,6 mg. Les palourdes "SV" montrent une composition biochimique intermédiaire des palourdes "VS" et "SB".

En période hivernale, la valeur biochimique de la palourde chute parallèlement à son amaigrissement. L'animal puise dans ses réserves, accumulées après la reproduction. La voie catabolique, favorisée en cette période d'hibernation, a pour conséquence de ramener la palourde en février à une valeur biochimique minimum, similaire à son niveau au moment de la ponte.

La période de réchauffement des eaux en mars-avril est marquée par une importante reprise de l'état biochimique de la palourde. En avril, les valeurs des constituants biochimiques de la palourde sont similaires à celles d'octobre dans les 3 modalités d'élevage avec toujours le même gradient.

2. Evolution en teneur relative

Les analyses de variance et comparaisons de moyennes effectuées sur les teneurs des constituants biochimiques de la chair au cours du cycle

d'élevage sont présentées à l'annexe 25'. Ces traitements statistiques montrent que les teneurs en protéines sont similaires dans les 3 modalités d'élevage et que la nature du sédiment affecte significativement les teneurs lipidiques en période de gamétogenèse active et les teneurs glucidiques en période automnale-hivernale. En regroupant les palourdes selon des modalités pré-ponte et post-ponte (N = 120), il ressort que la nature du sédiment affecte seulement le métabolisme des lipides et des glucides, constitués essentiellement de glycogène (80 %).

Le mécanisme de la reproduction a pour conséquence une chute de la teneur de la chair en lipides et un réhaussement de sa teneur en glycogène (fig. 19).

En période printanière (avril-juin), les teneurs biochimiques de la chair, équivalentes dans les 3 modalités d'élevage augmentent constamment. Les protéines, lipides et glucides, de proportions respectives de 33,6, 5,0 et 3,3 % lors de la mise en élevage passent à 41,0, 6,4 et 6,7 % en juin.

La période estivale (juillet-septembre) est marquée par une disparité des teneurs lipidiques entre les 3 modalités d'élevage. La synthèse lipidique, favorisée en cette période de gamétogenèse active est significativement plus importante de 46,8 % pour les palourdes "SB" dont le taux en août est de 11,3 % contre 7,7 % pour les palourdes "VS" et "SV". Toutefois les teneurs en protéines, en glycogène et en sucres libres ne montrent pas de différence significative entre les 3 lots de palourdes : après une chute de 17 % pour atteindre 34 % en juillet, le taux des protéines augmente pour culminer en septembre à 42,2 % alors que les proportions de glycogène et de sucres libres sont minimales et ne dépassent guère 1 %. Par contre, les teneurs en cendres augmentent constamment passant de 9,4 % en juin à 14,0 % en septembre. Par ailleurs, le regroupement des animaux selon leur sexe dans les 3 modalités d'élevage, durant cette période de gamétogenèse active, montre qu'il est impossible de distinguer les mâles et les femelles selon leur teneur biochimique quelque soit le constituant. Ainsi au moment de la ponte, les teneurs en protéines sont élevées (42,3 %), le taux des lipides est bas (7 %), les teneurs en glycogène et en sucres libres sont minimum avec respectivement 0,6 et 1 % et les proportions des cendres sont maximum (14 %). La phase post-ponte d'octobre est marquée par une baisse des teneurs en protéines, des teneurs en lipides et des proportions des cendres et par une hausse importante (+ 700 %), des teneurs en glycogène. On démon-

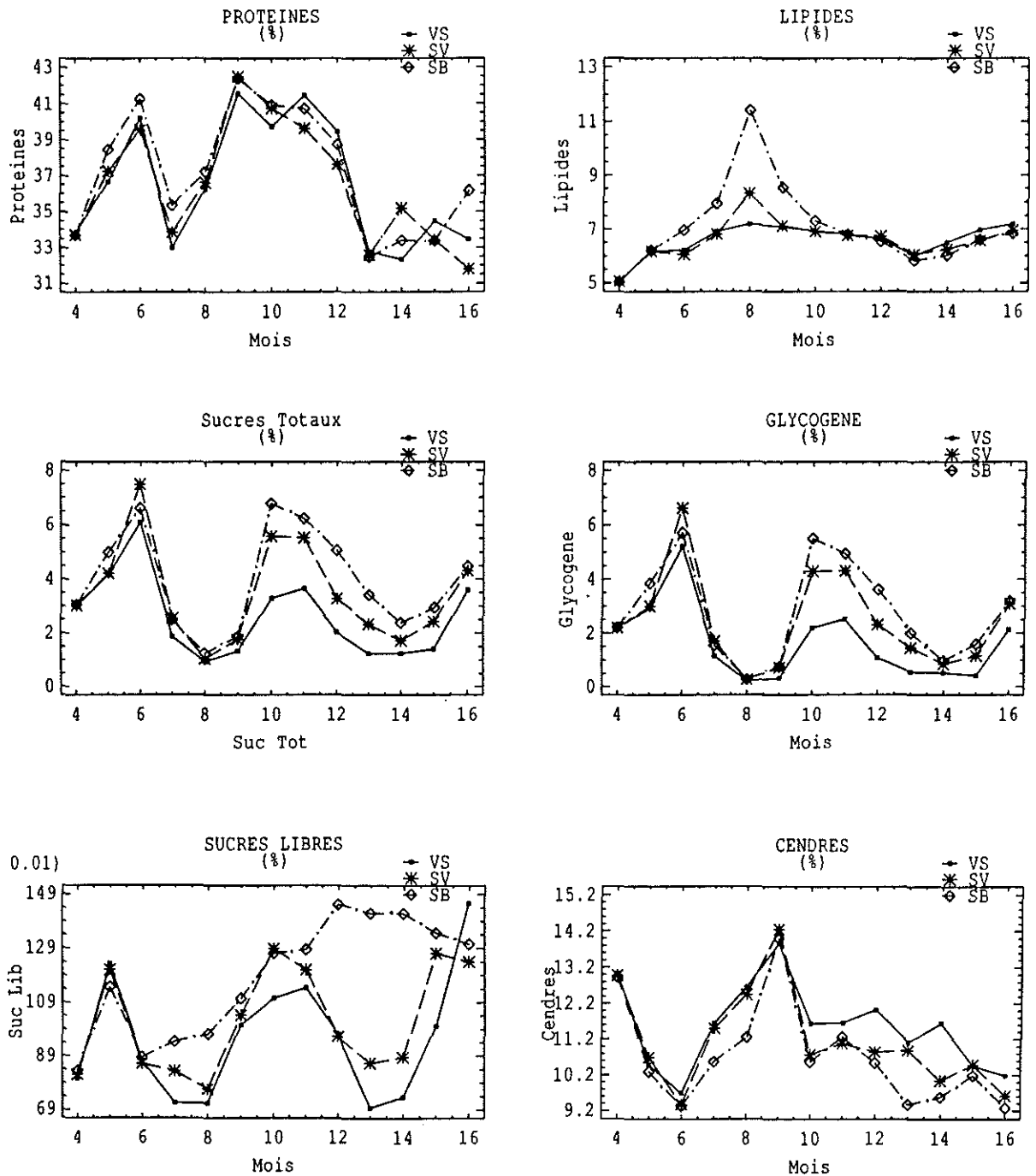


Figure 19 : Composition biochimique en teneur relative de 3 lots de palourdes *Ruditapes philippinarum* élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

tre que les gamètes sont en moyenne 2 fois plus riches en lipides que le soma et que les gamètes "SB" sont 2 fois plus riches en lipides (21 %) que les gamètes "VS" et "SV" (10 %).

En période automnale-hivernale, les teneurs relatives des constituants biochimiques chutent sauf les sucres libres des palourdes "SB" qui restent stables à 1,4 %. Durant cette phase d'amaigrissement, les proportions des lipides et des protéines sont similaires pour les 3 lots d'élevage. Toutefois, on enregistre une disparité très nette selon un gradient décroissant avec la richesse pélagique du sédiment concernant les taux de glycogène et de sucres libres et croissant concernant les proportions des cendres. Les teneurs biochimiques de la chair sont à leur niveau le plus bas en janvier-février : 32,5 % pour les protéines, 6,1 % pour les lipides et 10,5 % pour les cendres, et le glycogène est à l'état de trace. La période de réchauffement des eaux (mars-avril) se caractérise par le réhaussement du taux de glycogène à 3 %.

3. Animal standard

Les fluctuations des constituants biochimiques de l'animal standard (tableau 10) montrent que les glucides évoluent parallèlement aux protéines alors que les lipides évoluent parallèlement aux cendres.

Ainsi, les protéines, le glycogène et les sucres libres (fig. 20) semblent représenter les meilleurs indicateurs de l'état physiologique des animaux. En effet, ces constituants biochimiques augmentent en périodes printanière et automnale correspondant aux fortes croissances et chutent aux périodes de gamétogenèse et hivernale où les animaux sont très vulnérables. Les lipides et les cendres paraissent très liés à la gamétogenèse. Ils évoluent parallèlement au diamètre ovocytaire. La chute brutale de ces constituants coïncide avec la date de ponte.

III. INDICES DE CONDITION

Les indices I_1 et I_2 (fig. 21), caractérisant l'état physiologique et l'état des réserves des palourdes, évoluent parallèlement dans les 3 parcs d'élevage.

M O I S	S I T E	BIOCHIMIE DE L'ANIMAL STANDARD					
		Protéines	Lipides	Sucres totaux	Glycogène	Sucres libres	Cendres
AVR	SEMIS	120.88	18.06	10.96	7.97	2.99	46.35
MAI	VS	175.16	29.53	19.93	14.04	5.89	50.09
	SV	170.03	28.17	19.23	13.70	5.53	48.77
	SB	165.62	26.78	21.53	16.59	4.94	44.32
JUN	VS	243.08	37.64	36.77	31.49	5.27	58.60
	SV	241.51	37.02	45.67	40.40	5.26	57.23
	SB	247.43	41.79	39.63	34.32	5.31	55.91
JUL	VS	192.95	40.43	10.97	6.79	4.19	68.11
	SV	183.35	36.85	13.77	9.26	4.52	62.28
	SB	193.15	43.43	13.61	8.45	5.16	57.75
AOU	VS	196.57	39.01	5.08	1.20	3.88	68.71
	SV	185.82	42.26	5.27	1.38	3.89	63.18
	SB	211.36	64.76	7.09	1.57	5.52	63.88
SEP	VS	175.74	29.97	5.62	1.37	4.25	58.60
	SV	161.92	27.17	6.71	2.74	3.97	54.27
	SB	161.06	32.48	7.11	2.91	4.20	53.20
OCT	VS	199.72	34.91	16.57	11.01	5.55	58.51
	SV	217.22	36.88	29.75	22.89	6.87	57.47
	SB	190.20	34.03	31.53	25.62	5.91	49.14
NOV	VS	171.24	28.15	15.12	10.39	4.73	48.18
	SV	209.74	35.79	29.24	22.83	6.41	58.68
	SB	194.81	32.58	29.83	23.68	6.15	53.95
DEC	VS	155.68	26.19	8.06	4.23	3.83	47.48
	SV	168.80	30.23	14.71	10.39	4.33	48.67
	SB	162.70	27.52	21.26	15.17	6.09	44.27
JAN	VS	110.33	20.16	4.18	1.84	2.35	37.40
	SV	132.49	24.65	9.48	5.96	3.51	44.29
	SB	126.73	22.73	13.37	7.83	5.54	36.62
FEV	VS	109.88	22.10	4.27	1.77	2.51	39.57
	SV	119.38	21.19	5.88	2.87	3.00	34.09
	SB	113.70	20.46	8.14	3.31	4.82	32.61
MAR	VS	129.22	26.10	5.29	1.54	3.75	39.20
	SV	135.65	26.67	9.83	4.67	5.16	42.50
	SB	128.77	25.51	11.36	6.17	5.19	39.29
AVR	VS	152.51	32.76	16.39	9.75	6.64	46.41
	SV	157.17	34.40	21.33	15.20	6.14	47.54
	SB	151.07	28.56	18.75	13.29	5.46	38.75

Tableau 10 : Evolution de la composition biochimique (méthode animal standard) de 3 lots de palourdes élevés dans divers sédiments ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

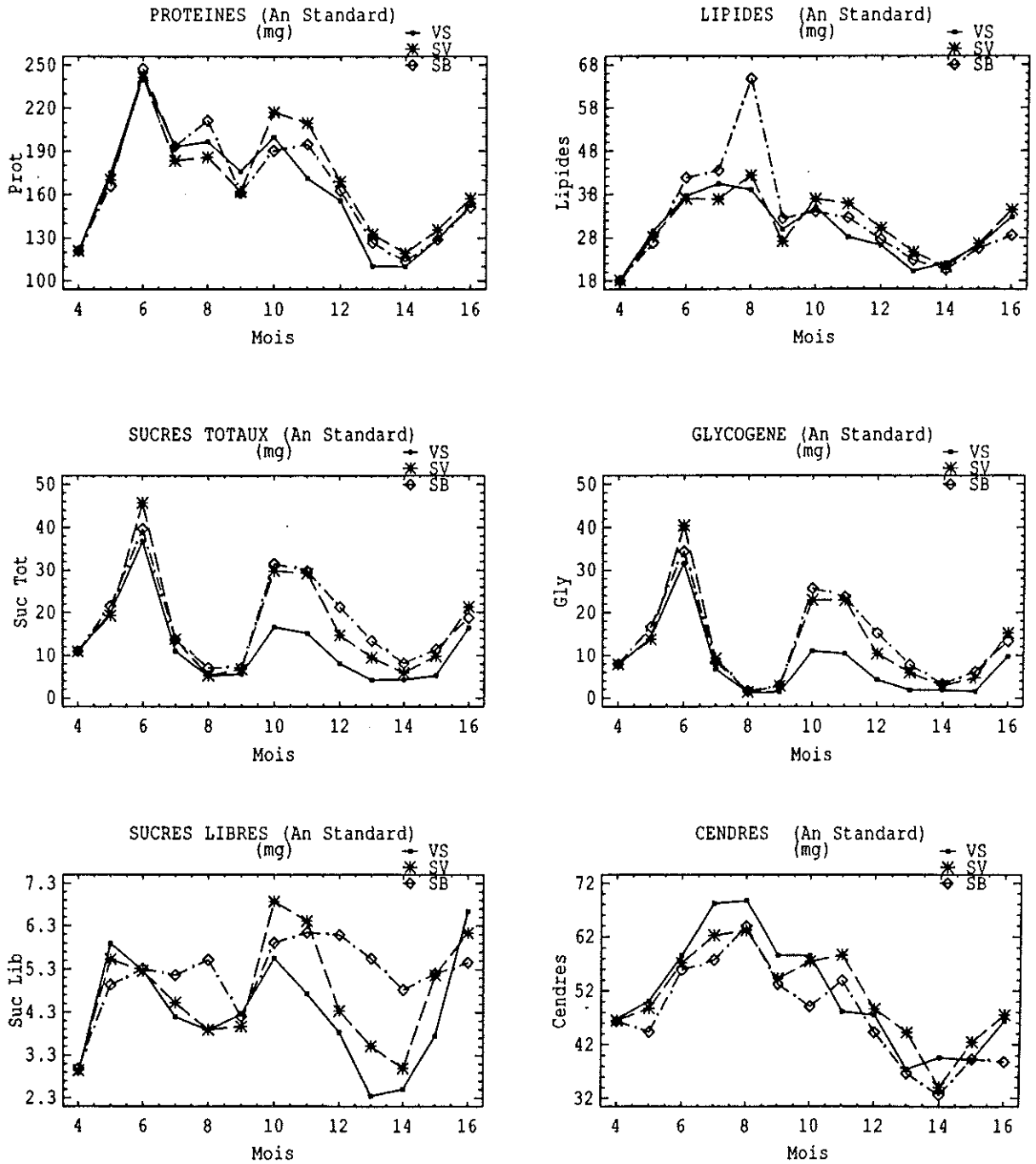


Figure 20 : Composition biochimique de l'animal standard pour 3 lots de palourdes *Ruditapes philippinarum* élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

La mise en élevage sur estran se déroule sans stress. Durant cette période printanière, les palourdes sont en bon état physiologique et accumulent des réserves glucidiques. En effet les indices de condition I_1 et I_2 doublent de valeurs passant respectivement de 59,5 à 100,6 et de 7,5 à 14,8.

En période estivale, les indices de condition I_1 et I_2 chutent simultanément dans les 3 modalités d'élevage pour atteindre des niveaux faibles en août-septembre soient 66,9 et 1,1 respectivement. Durant cette période de gamétogenèse active, les palourdes sont vulnérables : elles sont caractérisées par un état physiologique faible et un catabolisme accru des réserves glucidiques notamment le glycogène.

La période automnale est caractérisée par un réhaussement des indices de condition : les palourdes sont vigoureuses en cette phase de stockage abondant des réserves glucidiques.

En période hivernale, le déclin constant des indices de condition I_1 et I_2 jusqu'à des valeurs de 56,3 et 2,5 caractérise un état physiologique minimum et un état de réserves déficitaire.

En période printanière, les indices de condition augmentent simultanément dans les 3 modalités d'élevage montrant des palourdes vigoureuses.

IV. VALEUR ENERGETIQUE

L'état physiologique des palourdes est corrélé à leur teneur énergétique. L'évaluation de la valeur énergétique des palourdes par la méthode biochimique (tableau 11) n'est pas satisfaisante et ne rend pas compte des phénomènes physiologiques observés sur les palourdes. Par ailleurs, les estimations des teneurs énergétique moyennes ($13,0 \text{ J.mg}^{-1}$) sont très inférieures aux valeurs moyennes des mollusques lamellibranches (tableau 12). Il apparaît ainsi que ces estimations indirectes sont moins précises que les mesures calorimétriques qui permettent une évaluation exacte de la valeur énergétique.

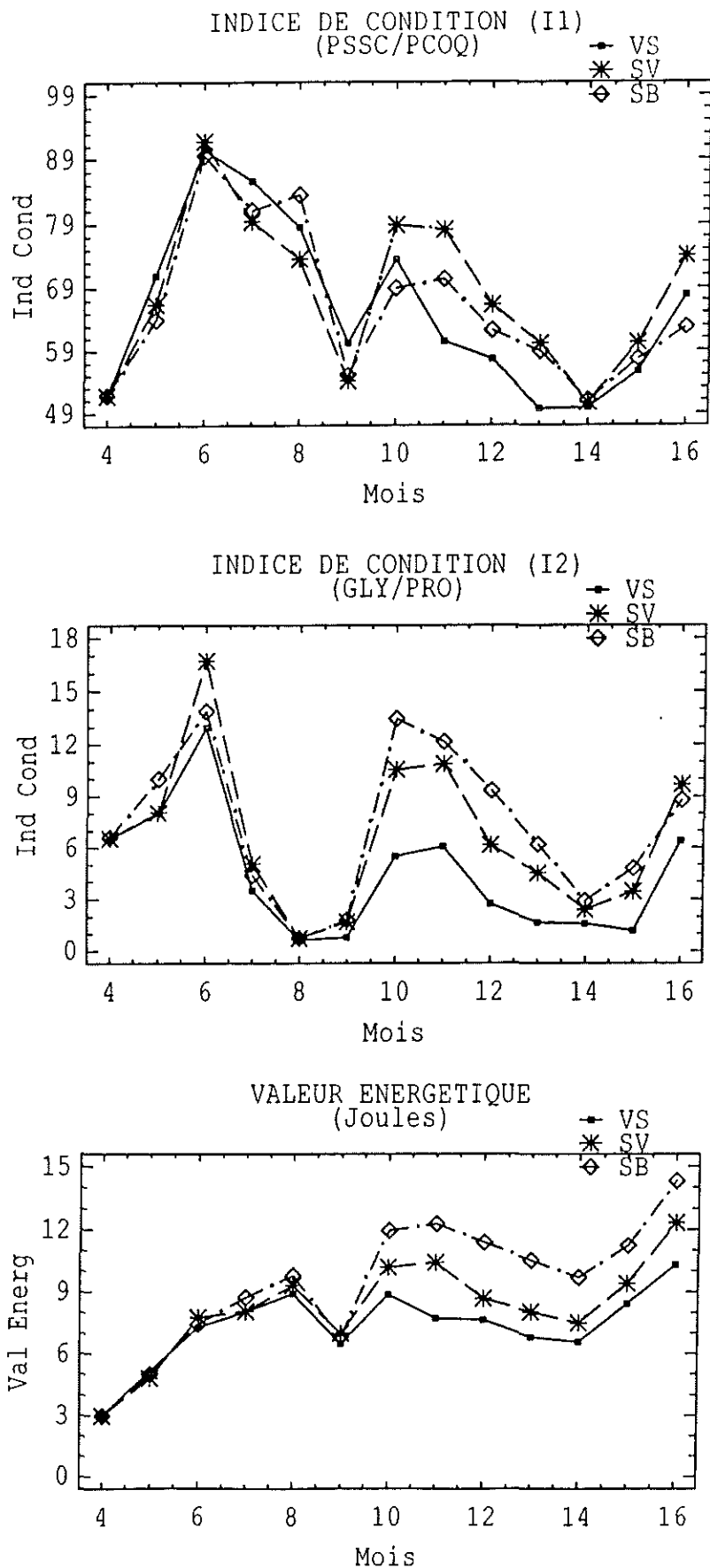


Figure 21 : Indices de condition et valeur énergétique de 3 lots de pouloues *Ruditapes philippinarum*, élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

Les analyses de variance (annexe 26') effectuées sur la totalité de l'élevage montrent que la valeur énergétique des palourdes est affectée par la nature du sédiment. Les palourdes élevées dans les sédiments de plus en plus grossiers sont de plus en plus riches en énergie. Le regroupement des animaux selon des modalités pré-ponte et post-ponte (N = 240) dans chacun des sites d'élevage montre une disparité significative des valeurs énergétiques après l'émission des gamètes. Toutefois les teneurs énergétiques des animaux exprimées en J.mg^{-1} sont équivalentes dans les 3 modalités d'élevage quelque soit la saison.

En période printanière-estivale, la valeur énergétique (fig. 21) des palourdes, similaire dans les 3 modalités d'élevage triple et passe de 2,9 KJ en avril à 9,3 KJ en août. Parallèlement, la teneur énergétique (tableau 11) de la chair augmente de 11,2 % passant de 19,9 J.mg^{-1} en avril à 22,1 J.mg^{-1} en août. Cet accroissement simultané de la valeur énergétique des tissus et leur teneur calorique correspond à la croissance continue de la chair et l'augmentation constante de sa teneur lipidique. Tout comme pour les constituants biochimiques, il est impossible de distinguer les palourdes mâles des palourdes femelles selon leur valeur énergétique. La comparaison des teneurs énergétiques (tableau 13) avant et après la ponte montrent une teneur calorique moyenne pour les gamètes de 26,1 J.mg^{-1} soit 25 % plus que le soma (20,9 J.mg^{-1}).

La période de ponte en septembre est marquée par une chute simultanée de la valeur énergétique (- 26 %) et de la teneur calorique (- 8 %) des animaux. Cette baisse énergétique, synchrone dans les 3 modalités d'élevage correspond à une chute des réserves lipidiques qui constituent le composant majeur des gamètes.

En période automnale-hivernale, la teneur calorique de la chair est constante (20,6 J.mg^{-1}). Par contre, la valeur énergétique des animaux augmente considérablement en octobre. Cet accroissement est 2 fois plus important dans le parc "SB" (+ 80,8 %) que dans le parc "VS" (+ 36,9 %) où les valeurs énergétiques atteignent respectivement 8,8 et 11,9 KJ. La quantité d'énergie des palourdes "SV" est alors intermédiaire (10,327 KJ). A partir du mois de novembre, la teneur calorique des palourdes reste sensiblement constante. Toutefois, leur valeur énergétique chute progressivement jusqu'en février où elle atteint respectivement dans les

M O I S	S I T E	INDICES DE CONDITION		ENERGIE Par Biochimie		ENERGIE Par Calorimétrie	
		I1	I2	E (KJ)	E (J/mg)	E (KJ)	E (J/mg)
AVR	SEMIS	51.9	6.5	1.753	11.74	19.91	2.977
MAI	VS	70.9	8.0	3.141	12.84	21.04	5.143
	SV	66.4	8.1	2.960	13.26	21.06	4.785
	SB	64.0	10.0	3.218	13.47	20.88	4.985
JUN	VS	90.4	13.0	4.950	14.05	21.40	7.282
	SV	91.7	16.7	5.351	14.02	21.33	7.751
	SB	89.5	13.9	5.218	14.74	21.19	7.427
JUL	VS	85.6	3.5	4.459	11.87	21.58	8.005
	SV	79.3	5.0	4.619	12.18	21.49	8.050
	SB	81.0	4.4	5.276	12.87	21.50	8.711
AOU	VS	78.4	0.6	5.086	12.83	22.26	8.889
	SV	73.5	0.7	5.586	13.38	22.07	9.286
	SB	83.4	0.7	6.632	14.58	22.10	9.768
SEP	VS	60.2	0.8	4.464	14.53	21.09	6.480
	SV	54.1	1.7	4.830	14.92	20.98	6.967
	SB	55.0	1.8	4.910	15.19	20.77	6.802
OCT	VS	73.5	5.5	6.052	13.99	20.53	8.875
	SV	78.8	10.5	7.320	14.52	20.50	10.177
	SB	68.9	13.5	8.886	14.92	20.06	11.942
NOV	VS	60.5	6.1	5.378	14.45	20.74	7.718
	SV	78.1	10.9	7.203	14.19	20.51	10.405
	SB	70.3	12.2	8.783	14.68	20.53	12.275
DEC	VS	57.5	2.7	4.856	13.58	20.77	7.633
	SV	66.3	6.2	5.435	13.19	21.04	8.664
	SB	62.2	9.3	7.435	13.72	20.99	11.372
JAN	VS	49.6	1.7	3.615	11.26	21.19	6.797
	SV	60.2	4.5	4.357	11.40	21.01	8.027
	SB	58.8	6.2	5.737	11.29	20.90	10.509
FEV	VS	49.8	1.6	3.560	11.41	21.08	6.575
	SV	50.6	2.4	4.313	11.95	21.51	7.495
	SB	50.9	2.9	5.370	11.48	21.32	9.680
MAR	VS	55.6	1.2	4.762	12.05	21.28	8.408
	SV	60.2	3.4	5.277	11.80	20.99	9.385
	SB	57.6	4.8	6.373	11.83	20.99	11.213
AVR	VS	67.9	6.4	5.993	12.23	20.98	10.281
	SV	74.0	9.7	6.844	11.78	21.21	12.312
	SB	62.7	8.8	8.728	12.87	21.15	14.298

Tableau 11 : Indices de condition et allocation d'énergie de 3 lots de palourdes *Ruditapes philippinarum* élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

Espèces	Teneur énergétique du P.S.S.C. (Joules/mg)	Auteurs
<u>Mercenaria mercenaria</u>	21,882	Thayer et al. (1973)
<u>Macoma balthica</u>	22,864	Beukema et De Bruin (1979)
<u>Mytilus edulis</u>	21,102	Dare et Edwards (1975)
<u>Mytilus galloprovincialis</u>	22,484	Machado (1979)
<u>Ostrea edulis</u>	21,761	Rodhouse (1978)
<u>Crassostrea gigas</u>	20,273	Héral et Deslous-Paoli (1983)

Tableau 12 : Teneur énergétique du poids sec sans cendres (P.S.S.C.) de différents mollusques lamellibranches.

parcs "VS" et "SV" 6,5 et 7,5 KJ soit un épuisement de 97 % et 80 % des réserves accumulées après la ponte. Les palourdes "SB", n'épuisant que 50 % de l'énergie stockée, ont une valeur énergétique de 9,9 KJ. La période de réchauffement des eaux en mars-avril est marquée par un réhaussement de la valeur énergétique de 50 % dans les 3 modalités d'élevage. Les valeurs énergétiques des palourdes en fin d'élevage sont de 10,2 ($\pm 0,8$), 12,3 ($\pm 1,1$) et 14,3 ($\pm 0,9$) KJ respectivement dans les parcs "VS", "SV" et "SB", soit un gradient croissant, bien net, parallèle à la "pauvreté" pélagique des sédiments.

M O I S	S I T E	VALEUR ENERGETIQUE (KJ)		TENEUR ENERGETIQUE (J/mg)	
		Mâles	Femelles	Mâles	Femelles
JUN	VS	7.601	7.676	22.13	22.35
	SV	8.295	7.969	22.61	21.72
	SB	7.473	8.109	21.12	22.18
JUL	VS	7.988	7.848	21.28	20.91
	SV	7.810	8.115	20.61	21.41
	SB	8.297	8.936	20.24	21.80
AOU	VS	8.322	8.830	21.00	22.28
	SV	8.711	9.199	20.87	22.04
	SB	9.470	10.066	20.82	22.13
SEP	VS	6.414	6.546	20.88	21.31
	SV	6.927	7.008	20.86	21.11
	SB	7.442	7.252	21.04	20.50
Moyenne	VS	7.582	7.725	21.32	21.71
	SV	7.936	8.072	21.24	21.57
	SB	8.170	8.591	20.81	21.84
σ	VS	0.832	0.936	0.57	0.72
	SV	0.767	0.897	0.92	0.40
	SB	0.952	1.200	0.40	1.01

Tableau 13 : Allocation d'énergie en fonction du sexe, de 3 lots de palourdes Ruditapes philippinarum élevés dans divers sédiments ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

	TENEUR ENERGETIQUE (J/mg)	
	SOMATIQUE	GAMETES
"VS"	26.37	21.09
"SV"	25.80	20.99
"SB"	26.19	20.77
Moyenne	26.12	20.95
σ	1.17	1.59

Tableau 14 : Comparaison des teneurs énergétiques somatique et gamétique de 3 lots de palourdes Ruditapes philippinarum élevés dans divers sédiments ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

DISCUSSION

I. BIOMETRIE1. Croissance - Reproduction

L'effet de la nature du sédiment sur la croissance coquillière et tissulaire des palourdes apparaît significatif au cours de cet élevage. Les vitesses de croissance (0,06 mm/j) sont similaires pour les 3 modalités d'élevage en phase printanière-estivale. Ces performances de croissance sont supérieures à celles observées sur la même espèce par Nedhif (1984) dans les claires ostréicoles (0,05 mm/j) ou sur Ruditapes decussatus par Bodoy et Plante-Cuny (1984) en Méditerranée (0,05 mm/j) à la même période. Ce résultat peut être relié à une meilleure adaptation de la palourde japonaise au milieu estuarien du bassin de Marennes-Oléron. Toutefois, l'énergie allouée pour la reproduction est similaire aux observations sur estran de Gouletquer et al. (1987) qui notent un "effort de reproduction" compris entre 31,4 et 44,3 %, mais reste très inférieure aux valeurs enregistrées par Daou et Gouletquer (1988) en immersion continue qui mentionnent des indices de fécondité de 255,8 à 376,4 mg correspondant à des "efforts de reproduction" de 90 à 130 %.

La granulométrie du sédiment semble responsable des différences "d'effort de reproduction". Bien que l'immersion journalière moyenne du parc "SB" est moins importante de 45 mn que le parc "VV", l'effort de reproduction des palourdes "SB" est plus important de 44 %. Ce résultat diverge des observations de Gouletquer et al. (1987) qui concluent à un "effort de reproduction" proportionnel à la durée d'immersion. Après la reproduction, la croissance coquillière et somatique apparaissent proportionnelles à la "pauvreté" pélitique du sédiment. Ainsi la granulométrie du sédiment, de par ses modifications des caractéristiques de l'eau pompée (Riva et Massé, 1984) par les palourdes apparaît comme un facteur externe majeur pour les relations trophiques chez cette espèce. A l'échelle individuelle, il existerait une synergie entre l'augmentation de la charge solide de l'eau pompée par les animaux et la richesse pélitique du sédiment. En effet, sous l'action des courants inhalant et

exhalant, les palourdes pourraient consommer des particules supplémentaires de l'interface eau-sédiment, plus facilement mobilisables dans les sédiments riches en pélites. C'est pour cette raison que Mann (1977) travaillant sur Tapes japonica* et Swan (1952) et Dow et Wallace (1961) sur Mya arenaria, observent des gains de croissance non négligeables dans les substrats sableux par rapport aux substrats plus riches en pélites. Par ailleurs, des retards de croissance similaires aux observations hivernales sont signalés par Pratt (1953) et Pratt et Campbell (1956) sur des individus de Mercenaria mercenaria élevés sur certains sites à forte turbidité.

2. Allométrie

Cette étude permet de conclure à l'effet significatif de la nature du sédiment sur l'accroissement de la palourde japonaise. Ces tendances morphométriques où l'allongement en longueur est favorisé par rapport aux autres dimensions dans les sédiments vaseux sont à rapprocher des mêmes réponses chez Rangia cuneata soumises à des conditions de jeûne prolongé (Moss-Lane, 1986). Les mêmes résultats, observés par Eagar et al. (1984) sur Venerupis rhomboides soumises à de fortes turbidités, sont attribués à l'action irritante sur le manteau. Toutes ces observations confortent les conclusions de Noshio et Chew (1972) travaillant sur les populations sauvages de Tapes japonica, mais s'opposent aux constatations de Rosenberg (1972) qui montre que les populations de Chione undetella s'accroissent plutôt en longueur dans les substrats sableux alors qu'elles sont arrondies sur les fonds vaseux. En outre l'isométrie de la longueur en fonction de l'épaisseur n'est pas prouvée, contrairement aux résultats de Gouletquer (1983) travaillant sur Ruditapes philippinarum.

II. BIOCHIMIE

La composition biochimique des palourdes est affectée par la nature du sédiment. Toutefois l'évolution parallèle des constituants biochimiques des palourdes dans les 3 modalités d'élevage, montre qu'ils obéissent aux rythmes saisonniers principalement commandés par la température comme le démontrent Bayne (1976), Deslous-Paoli (1988), Le Gall et Raillard (1988)

* Synonyme de Ruditapes philippinarum

chez d'autres bivalves. La mise en élevage printanière, caractérisée par un accroissement des réserves glucidiques, tels que le signalent Gabbott (1975), Mann (1979) et Lubet et Mann (1987), chez plusieurs espèces de bivalves annonce l'initialisation de la gamétogenèse. Ce stockage glucidique important, équivalent dans les 3 modalités d'élevage en période de gamétogenèse active, entraîne une augmentation des teneurs glucidiques de la chair. Les taux de sucres dans les tissus sont proches des valeurs de 9,5 % enregistrées par Gouletquer et al. (1986), chez la même espèce élevée sur estran ou élevée dans les claires ostréicoles (Gouletquer et al., 1986). Toutefois ces taux de sucres restent très supérieurs aux valeurs de 5 % observées par Beninger et Lucas (1984) sur la même espèce. Le catabolisme constant du glycogène, simultanément à l'augmentation du diamètre ovocytaire, dès le mois de juillet, traduit une demande énergétique croissante pour l'élaboration des produits génitaux. En cette période de maturation gonadique, les écarts significatifs entre les 3 modalités d'élevage, concernent essentiellement les lipides, constituant important pour la vitellogenèse ovocytaire (Swift et al., 1980). L'accroissement plus rapide de la teneur lipidique des palourdes "SB" peut être attribué à une plus importante transformation instantanée du glycogène de réserve en matériel lipidique nécessaire à la maturation des gonades (Lubet et Le Feron de Longcamp, 1969 ; Gabbott, 1983). Les pics de lipides précèdent la ponte comme l'observent Beninger et Lucas (1984). Après la ponte, les protéines et lipides sont catabolisés parallèlement, comme le démontrent Gabbott et Bayne (1973) et Bayne et Widdows (1978) sur Mytilus edulis, pour subvenir aux besoins énergétiques des palourdes.

En période automnale, l'orientation du métabolisme vers un stockage plus important de glycogène pour les palourdes élevées dans les sédiments pauvres en pélites, montre leur meilleur état physiologique pour se préparer aux conditions rigoureuses de l'hiver 1987. Toutefois, dès l'augmentation des charges sestoniques en novembre, les réserves glucidiques des animaux chutent. En effet les sucres sont la principale ressource énergétique des mollusques (Ebberink et Zwaan, 1980 ; Gäde, 1983) en période de déficit nutritionnel. Ce catabolisme des sucres, provoqué par l'accroissement de la turbidité, est la résultante d'une diminution de la rétention des aliments. Ainsi Ruditapes philippinarum baisse de 50 % sa rétention par rétrécissement des lamelles branchiales

(Yap, 1977 ; Deslous-Paoli et al., 1987 1a) ou par fermeture plus prolongée de la coquille (Eagar et al., 1984) suite à un accroissement des teneurs en suspensions minérales.

III. INDICES DE CONDITION

L'état physiologique optimal, correspondant au maximum d'indice de condition coïncide avec les pics de glycogène. Après la ponte, les palourdes vivant dans les sédiments pauvres en pélites sont capables de réhausser leur indice de condition 2 fois plus vite, montrant un état physiologique plus vigoureux. En période automnale, le faible niveau de l'indice de condition des palourdes "VS" traduit une balance énergétique défavorable qui s'est vraisemblablement aggravée par l'augmentation de la turbidité. Il en résulte une mobilisation plus accrue des réserves glucidiques pour assurer leurs fonctions vitales (Widdows et Bayne, 1971 ; Bayne et Newell, 1983). En période hivernale, les teneurs élevées du seston mettent les palourdes dans un état de résistance se traduisant par une production somatique négative. Ces dépenses énergétiques, allant jusqu'à la déplétion de l'énergie de réserves pour les palourdes "VS" et "SV", peuvent être attribuées à une dilution plus importante de la partie organique ingérable suite aux charges plus importantes en suspensions minérales (Vahl, 1980 ; Daou, 1988). Toutefois, les valeurs de l'indice de condition I_1 , ont une valeur double ($I_1 = 56$) de celles qui engendrent les mortalités hivernales chez la même espèce (Gouletquer, 1988). La détérioration simultanée des indices de condition I_1 (Gouletquer, 1988) et de l'indice I_2 (Bayne et Thompson, 1970 ; Hawkins et al., 1985) en cette période hivernale, signale des animaux vulnérables, très sensibles aux facteurs externes.

CHAPITRE III

BILAN ENERGETIQUE

MATERIELS ET METHODES

L'introduction d'une espèce nouvelle comme la palourde japonaise dans le bassin de Marennes-Oléron nécessite l'établissement de son budget énergétique dans les conditions de rentabilité économique. Cependant, dans une optique de gestion plurispécifique, d'un bassin traditionnellement cultivé en huîtres, il est nécessaire de respecter la capacité trophique de l'écosystème par une estimation des biomasses admissibles. Une approche analytique décrite par Incze et al. (1981), basée sur les flux énergétiques milieu-mollusques, prend comme postulat que la soustraction de nourriture du milieu par les populations cultivées ne doit pas excéder 50 % de ses potentialités trophiques (Mason, 1976).

1. CAPACITE TROPHIQUE : E

L'énergie disponible pour les palourdes réside dans une colonne d'eau de 0,1 m (Héral et al., 1984) de hauteur parcourant les animaux avec un débit D. L'équation permettant de calculer le flux énergétique dans une masse d'eau à travers une section S de 1 m de base et 0,1 m de hauteur s'écrit :

$$E = S \times \sum X_i \times D/n$$

E = flux énergétique horaire en KJ.h^{-1} , S = $0,1 \text{ m}^2$, X_i = Energie potentielle en KJ.m^{-3} , D = débit horaire en $\text{m}^3.\text{h}^{-1}$, n = nombre de prélèvements.

Dans la pratique c'est le courant qui est mesuré à la place du débit. Ainsi la ration alimentaire disponible pour une population de palourdes cultivée à toute densité est calculée par l'équation utilisée par Héral et al. (1984) et qui s'écrit :

$$E = S \times \sum X_i \times C \times t/n$$

E = flux énergétique dans la masse d'eau (en $\text{KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$), S = $0,1 \text{ m}^2$
C = courant journalier moyen (en m.jour^{-1}), t = taux d'immersion journalier en %.

II. BILAN ENERGETIQUE

1. Equation fondamentale

Les budgets énergétiques sont très étudiés chez les bivalves (Salzwedel, 1980 ; Vahl, 1981 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984 ; Boromthananat, 1986) à des fins d'aménagement de cultures. L'équation fondamentale du bilan énergétique d'une population de Ruditapes philippinarum selon Phillipson (1981) basée sur les définitions de Crisp (1971) s'écrit :

$$C = P + R + FU = A + FU$$

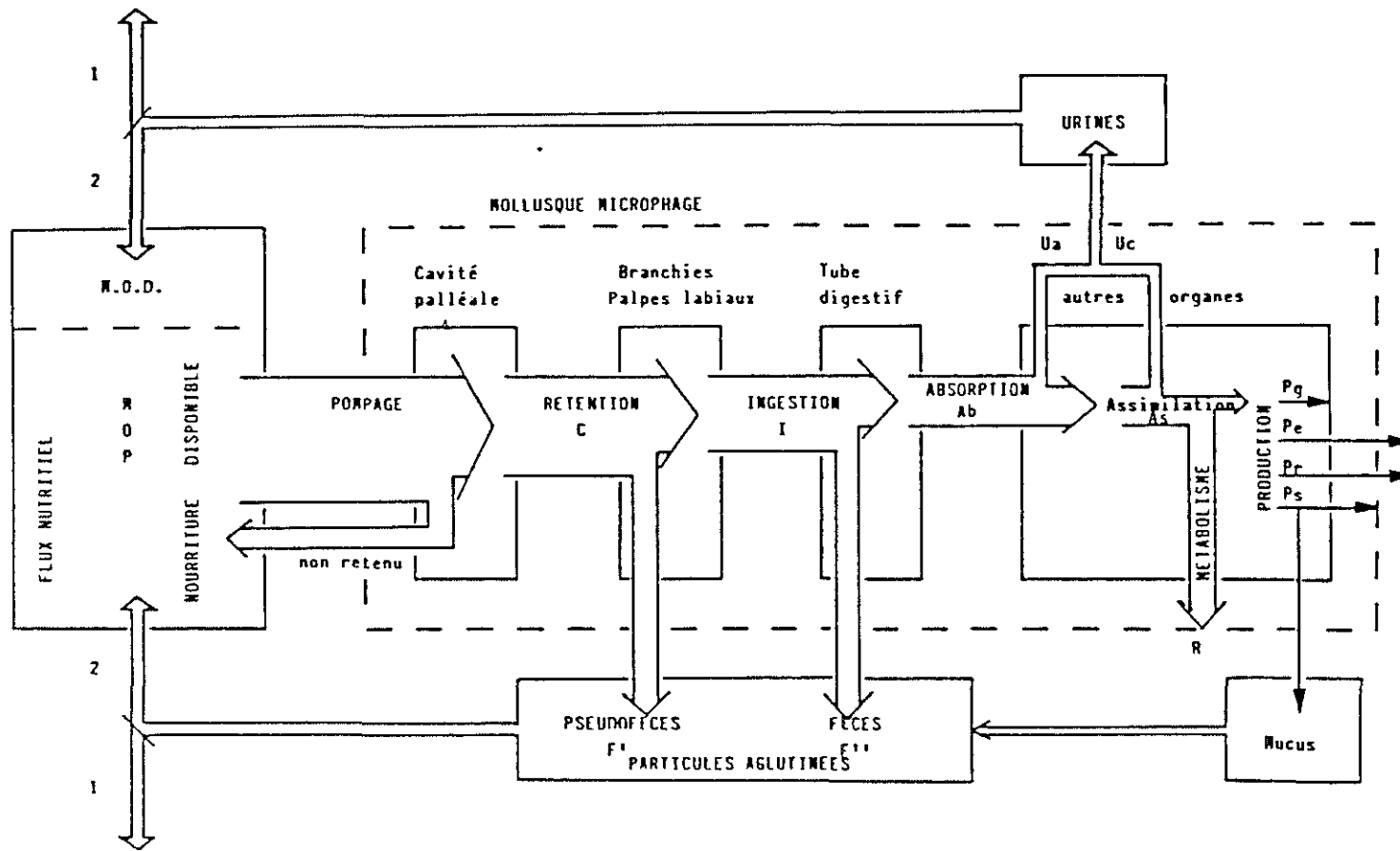
C = Consommation, A = Assimilation, P = Production, R = Respiration, F = rejets fécaux, U = Excrétion urinaire.

Tous ces compartiments du bilan énergétique, sont exprimés en Energie x temps⁻¹ x surface⁻¹. Il est commode d'établir un bilan énergétique journalier pour une densité donnée de palourdes fixée ici à 250 individus.m⁻². La figure 22 réalisée d'après Lucas (1983) et Deslous-Paoli et al. (1985) illustre le devenir du matériel consommé par un mollusque bivalve.

2. Compartiments du bilan énergétique

- Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental (fig. 23) mis au point par le Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles (Gouletquer et al., 1989) permet d'estimer le taux de filtration, la respiration et les rejets fécaux des palourdes. Durant un cycle annuel, des mesures in vitro, sont effectuées sur un lot de palourdes provenant du même secteur d'élevage, ayant été préalablement acclimatées pendant 20 jours en circuit ouvert. Pour varier les charges sestoniques, les palourdes sont alimentées par une eau fraîchement pompée dans l'estuaire, puis décantée ou non dans un bassin extérieur de 100 m³.



- 1 Eliminé en expériences
- 2 Recyclage en milieu naturel
- MOD Matériel organique dissous
- MOP Matériel organique particulaire

Figure 22 : Transfert énergétique du milieu vers un mollusque filtreur, d'après Lucas (1983).

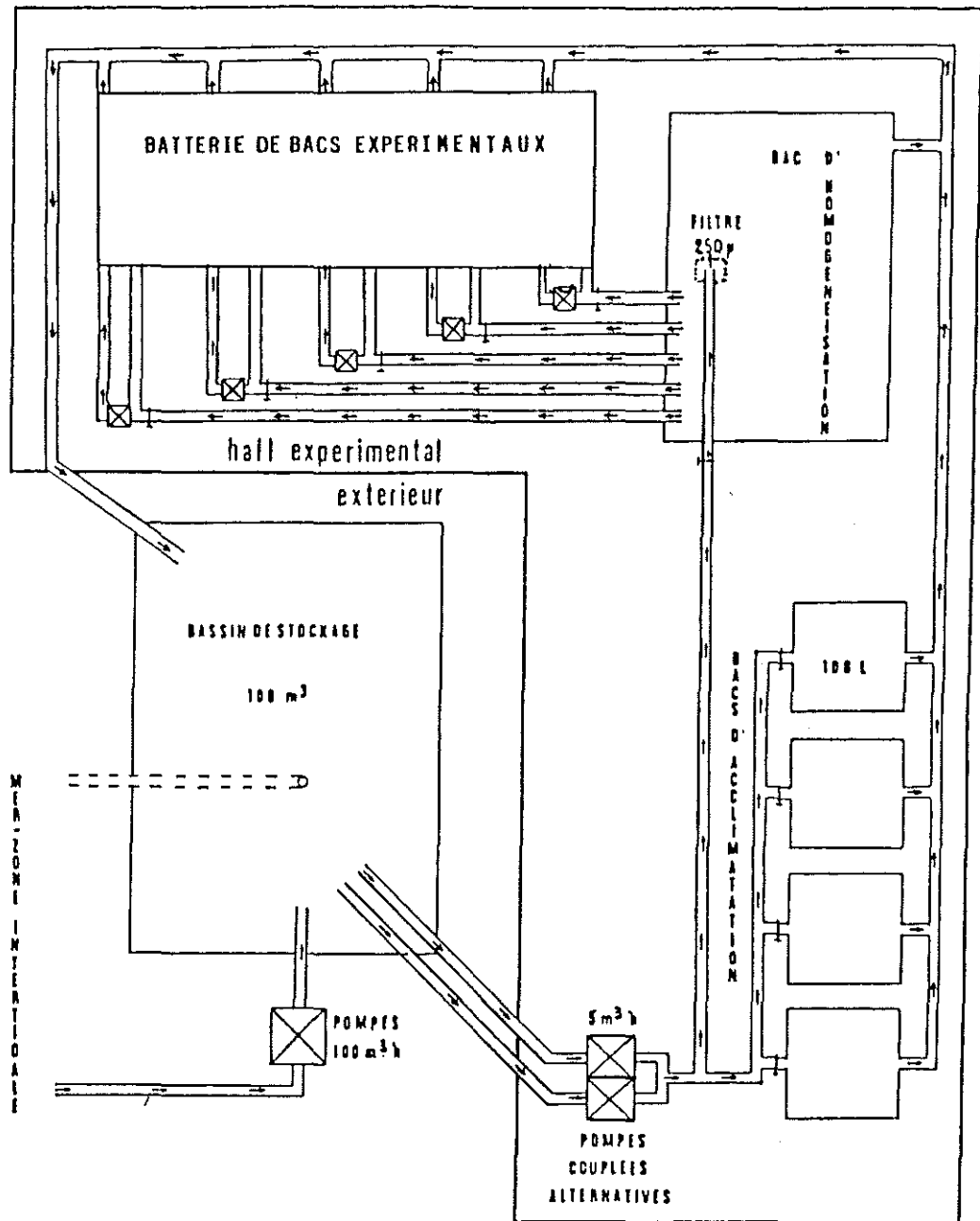


Figure 23 : Dispositif expérimental pour l'estimation des différentes composantes du bilan énergétique de la palourde *Ruditapes philippinarum*. d'après Gouletquer et al. (1989).

- Consommation

La consommation est la nourriture retenue par les palourdes (Widdows et Bayne, 1971 ; Winter et Langdon, 1976). Elle est calculée par différence entre le flux sestonique sortant à travers une population de palourdes et le flux sestonique sortant à travers des coquilles vides selon les méthodes décrites par Strickland et Parsons (1972). Les mesures s'intéressent au seston minéral et organique en tenant compte de la taille des particules (Coulter Counter TALL) et aux pigments chlorophylliens. Le taux de filtration, formulé comme étant le volume horaire d'eau épurée avec une rétention maximale, est alors calculé selon :

$$FR = D \times (C_1 - C_2)/C_1$$

FR = taux de filtration en l.h⁻¹, D = débit en l.h⁻¹, C₁ = teneur énergétique à la sortie du bac témoin de coquilles vides en J.l⁻¹, C₂ = teneur énergétique à la sortie du bac expérimental contenant les palourdes.

La consommation des nutriments est donnée par l'équation :

$$R = (C_1 - C_2) \times D$$

Ces mesures de la consommation de Ruditapes philippinarum sont effectuées à des charges sestoniques inférieures à 10 mg.l⁻¹, concentrations légèrement supérieures au seuil de production de pseudofeces estimé à 8 mg.l⁻¹ par Gouletquer et al. (1989). Ainsi il subsiste un manque d'information quant à l'effet des fortes charges sestoniques sur la rétention de Ruditapes philippinarum. Comme première hypothèse, l'équation empirique du taux de filtration, établie par modèle non linéaire (Gouletquer et al., 1989) serait extrapolable au milieu naturel où les charges sestoniques sont souvent supérieures au seuil de production des pseudofécès.

Par ailleurs la rétention des particules est proportionnelle à leur taille (Deslous-Paoli et al., com. pers.). Il faut appliquer une

efficacité de rétention de 70 % pour les particules $< 5 \mu$, 90 % pour les particules de 5 à 10μ et 100 % pour les particules $> 10 \mu$.

L'énergie particulaire consommée dans un mètre carré, pendant une journée est estimée selon l'équation :

$$C = \sum r_i \times FR_i \times X_i \times N$$

C = Consommation particulaire journalière en $J.\text{jour}^{-1}.\text{m}^{-2}$, r_i = efficacité de rétention du constituant i en %, FR_i = taux de filtration du constituant i en $l.\text{jour}^{-1}.\text{ind}^{-1}$, X_i = teneur énergétique du constituant en $J.l^{-1}$, N = densité de palourdes en activité de filtration en ind^*/m^2 .

Quant aux substances dissoutes, il est difficile de distinguer la part de l'énergie retenue de l'énergie assimilée (Pequignat, 1973 ; Siebers, 1984). En effet les métabolites dissous du matériel retenu se retrouvent dans le matériel excrété qui s'ajoute au milieu. Pour simplifier le calcul du budget énergétique des palourdes, le matériel dissous pris du milieu sera considéré comme absorbé.

Le manque d'études sur la rétention des substances dissoutes chez la palourde japonaise, conduit à prendre comme deuxième hypothèse que l'absorption des substances dissoutes serait identique à celle de l'huître Saccostrea commercialis dont la rétention des acides aminés et des glucides dissous a été déterminé par Nell et al. (1983). Ces auteurs ayant travaillé sur des sujets soumis à des concentrations de glucides dissous et d'acides aminés similaires aux valeurs aux "Doux" trouvent des taux d'absorption du même ordre que Mytilus edulis (Siebers et Winkler, 1984). Ainsi l'huître Saccostrea commercialis retient les substances dissoutes avec des taux d'absorption de $10^{-3} l.g^{-1}.h^{-1}$ pour les glucides dissous et $22.10^{-3} l.g^{-1}.h^{-1}$ pour les acides aminés (Nell et al., 1983). L'absorption des substances dissoutes peut être alors calculée par l'équation :

$$Ab_d = (Ab_{aa} \times E_{aa} + Ab_{gd} \times E_{gd}) \times B$$

* ind. = individu

Ab_d = Absorption dissoute journalière en $J \cdot jour^{-1} \cdot m^{-2}$, Ab_{aa} = taux d'absorption des acides aminés par 1 g de biomasse en $l \cdot jour^{-1} \cdot ind^{-1}$, E_{aa} = teneur énergétique des acides aminés en $J \cdot l^{-1}$, Ab_{gd} = taux d'absorption des glucides dissous par 1 g de biomasse en $l \cdot jour^{-1} \cdot ind^{-1}$, E_{gd} = teneur énergétique des glucides dissous en $J \cdot l^{-1}$, B = indice de biomasse des palourdes en ind^*/m^2 .

- Production P

C'est l'énergie investie dans la production tissulaire P_g , dans la matière organique de la coquille P_s et dans la reproduction P_r (Bayne et al., 1976 ; Worrall et al., 1983).

* Production somatique P_g et gamétique P_r :

Les croissances somatique et gonadique sont estimées par la valeur énergétique de la chair des palourdes. La production somatique P_g est positive en période de croissance tissulaire et négative en période d'amaigrissement. La production gamétique P_r n'est évaluée qu'en période de gamétogenèse, où elle se substitue à la croissance tissulaire.

* Production organique de la coquille P_s :

L'abandon de l'estimation de la teneur organique de la coquille par crémation des coquilles à 480°C en faveur de la méthode chimique est conseillée par Rodhouse et al. (1984) et Gouletquer et Wolowicz (1988). L'extraction chimique de la matrice organique de la coquille est réalisée par dissolution de la matière calcaire dans une solution d'acide trichloroacétique à 10 %. Cette matrice organique est ensuite rincée à l'eau distillée, puis récupérée sur un filtre Whatman GF/C. Le poids sec est estimé par séchage à 60°C dans une étuve pendant 48 heures. La fraction minérale de cette matrice est estimée par crémation à 480°C pendant 48 heures également. Gouletquer et Wolowicz (1988) ont établi une relation par régression linéaire entre le poids de la coquille et sa matrice organique. Elle s'écrit :

$$W_m = 8,965 \cdot 10^{-3} W_c - 2,516$$

* ind. = individu

W_m = poids organique de la coquille en mg, W_c = Poids de la coquille en mg.

L'estimation de la production organique de la coquille P_s est effectuée en appliquant le coefficient de conversion énergétique ($18,08 \text{ J.mg}^{-1}$) sur le poids sec sans cendre de la matrice organique (Gouletquer et Wolowicz, 1988).

- Respiration R :

C'est l'énergie dépensée pour le métabolisme (Bayne et Widdows, 1978 ; Ahmad et Chaplin, 1979) comme résultat de la consommation d'oxygène qui sert à l'évaluer. La respiration est estimée par la rétention de l'oxygène dissous à travers les mêmes enceintes d'expérimentation selon le protocole décrit auparavant se basant sur la méthode de Winckler. La consommation d'oxygène par les poïkilothermes est un phénomène complexe qui dépend essentiellement de la température du milieu et de la taille des individus (Wright et Hartnoll, 1981). Pour un animal standard de 1 g de poids sec, l'évolution de la quantité d'oxygène consommé ($\text{ml.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$) en fonction de la température montre une allure gaussienne dont le maximum se situe autour de 15°C . Ainsi Gouletquer et al. (1989) établissent, par un ajustement non linéaire, l'équation empirique suivante donnant la consommation d'oxygène ($\text{ml.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$) d'une palourde standard de 1 g en fonction de la température :

$$Oxy_{std} = 3,185 \times 10^{-5} (T + 8,886)^{4,536} \times \exp(-0,1868 \times (T + 8,886))$$

Oxy_{std} = quantité d'oxygène consommée ($\text{ml.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$) par un animal standard de 1 g. T = température en degrés celsius.

Pour calculer la consommation d'oxygène d'une palourde i , ces mêmes auteurs utilisent l'équation allométrique suivante :

$$Oxy_i = Oxy_{std} \times W_i^{0,507}$$

Oxy_i = quantité d'oxygène consommée ($\text{ml.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$) par une palourde de poids W_i en g. Oxy_{std} = quantité d'oxygène consommée ($\text{ml.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$) par la palourde standard de 1 g.

L'estimation de la respiration journalière R de la biomasse de palourde au m^2 est effectuée en appliquant le coefficient de conversion oxyénergétique ($20,19 \text{ J.ml}^{-1}$) déterminé par Dame (1972) et Griffiths (1981) à la quantité d'oxygène consommée. Ainsi :

$$R = q \times O_{xy_i} \times N$$

R = respiration (en $\text{J.jour}^{-1}.\text{m}^{-2}$), q = coefficient de conversion oxyénergétique (= $20,19 \text{ J.ml}^{-1}$), O_{xy_i} = consommation journalière d'oxygène (en $\text{ml.jour}^{-1}.\text{ind}^{-1}$), N = indice de biomasse (en ind.m^{-2}).

- Assimilation A :

C'est l'énergie intégralement métabolisée pour la production (tissus, gamètes, coquille, mucus...). C'est encore la fraction de la nourriture convertie en matière corporelle (Baird et Milne, 1981 ; Vahl, 1981). En terme énergétique, c'est la nourriture consommée, diminuée des rejets fécaux (fécès et pseudofécès). Ainsi l'assimilation est estimée selon :

$$A = C - F = P + R$$

C = Nourriture consommée, F = rejets fécaux, P = Production, R = Respiration.

- Rejets fécaux F :

C'est l'énergie contenue dans les biodépôts, constitués de pseudofécès F' et de fécès F'' (Newell, 1980 ; Tsuchiya, 1981). Ainsi :

$$F = F' + F''$$

Lorsque les charges de matière en suspension dépassent 8 mg.l^{-1} , des agrégats de particules minérales et organique agglutinées dans des sécrétions mucilagineuses se forment au niveau des branchies et palpes labiaux. Ces pseudofécès sont par la suite expulsés vers le milieu extérieur par le siphon exhalant. Les fécès sont aussi rejetées par le siphon exhalant comme produits du transit intestinal.

Les pertes d'énergie dans les rejets fécaux ($F = F' + F''$) sont alors estimées selon l'expression :

$$F = C - A = C - (P + R)$$

- Excrétion urinaire U :

Très souvent l'énergie due à l'excrétion ammoniacale est négligée dans les bilans énergétiques (Boromthanasat, 1986).

- Rendements énergétiques

La définition des rendements énergétiques permet d'analyser les phénomènes physiologiques de nutrition des bivalves (Ansell, 1978). Ainsi Deslous-Paoli et Héral (1984) définissent l'efficacité de consommation par le rapport C/E. Macfadyen (1966) définit le rendement brut de production (P/C), le rendement net de production (P/A) et le rendement d'assimilation (A/C) où C représente la consommation.

RESULTATS

I. CAPACITE TROPHIQUE

Le flux de nourriture à travers chacun des 3 parcs d'élevage est présenté au tableau 15. Bien que le temps d'immersion est décroissant du parc "VS" au parc "SV" au parc "SB", l'énergie disponible est croissante avec une progression de + 11 % du parc "VS" au parc "SV" et de + 14 % du parc "SV" au parc "SB", du fait de débits de nourriture plus forts. Les différentes sources nutritives pour les palourdes sont analysées. Il apparaît ainsi que les substances dissoutes forment la composante majeure (89 %) du stock énergétique disponible.

L'évolution saisonnière de la nourriture particulaire est inverse de celle des substances dissoutes. Ainsi le rythme saisonnier de l'énergie particulaire est peu marqué. En effet la ration alimentaire particulaire fluctue du simple (octobre) au double (avril-mai) au cours de l'année. Ce cycle est caractérisé par un maximum ($112\ 376\ \text{KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) se distinguant des autres mois où les valeurs moyennes sur les 3 parcs sont de $75\ 000\ (+\ 18\ 000)\ \text{KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$. Octobre et mars sont les mois où la ration alimentaire particulaire est à son niveau minimum ($59\ 447\ \text{KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$). Il n'existe pas de rythme saisonnier de la nourriture dissoute représentée par les glucides dissous et les acides aminés. Hormis le pic d'octobre ($1\ 091\ 350\ \text{KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) le flux énergétique moyen des substances dissoutes à travers les parcs d'élevage est de $664\ 700\ (+\ 103\ 000)\ \text{KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$. Juillet, janvier et avril sont les mois où les apports énergétiques dissous sont à leur niveau minimum ($540\ 076\ \text{KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$).

II. BILAN ENERGETIQUE DES POPULATIONS DE PALOURDES

I. Consommation

- Taux de filtration

L'activité de filtration des nutriments est peu fluctuante dans l'année, bien que l'énergie disponible (tableau 16) pour les palourdes "SB", soit en moyenne plus élevée de 14 % par rapport aux palourdes "SV"

M O I S	S I T E	FLUX ENERGETIQUE (KJ/jour/m ²)		
		PARTICULAIRE	DISSOUS	TOTAL
MAI	VS	96 703.553	588 962.135	685 665.688
	SV	107 797.210	656 561.284	764 358.494
	SB	122 354.943	745 237.105	867 592.048
JUN	VS	59 786.695	528 807.344	588 594.039
	SV	66 673.579	590 366.059	657 039.638
	SB	76 197.394	674 864.121	751 061.515
JUL	VS	70 482.048	379 703.371	450 185.418
	SV	79 118.339	428 705.399	507 823.738
	SB	90 501.735	491 040.155	581 541.890
AOU	VS	56 776.785	507 349.459	564 126.244
	SV	63 769.182	567 411.450	631 180.632
	SB	72 842.611	647 511.353	720 353.964
SEP	VS	55 393.910	533 405.928	588 799.838
	SV	61 678.823	597 947.203	659 626.027
	SB	69 629.649	676 070.960	745 700.609
OCT	VS	53 192.509	912 313.038	965 505.547
	SV	58 838.314	1008 584.948	1067 423.261
	SB	66 309.342	1136 506.575	1202 815.917
NOV	VS	71 190.932	515 719.292	586 910.224
	SV	79 028.007	572 894.097	651 922.104
	SB	89 818.113	651 219.314	741 037.427
DEC	VS	64 309.452	569 552.864	633 862.317
	SV	71 291.042	631 282.477	702 573.519
	SB	81 507.400	721 721.536	803 228.936
JAN	VS	76 667.932	402 974.985	479 642.916
	SV	86 195.784	453 948.461	540 144.245
	SB	98 774.915	520 430.114	619 205.029
FEV	VS	69 793.048	531 805.650	601 598.698
	SV	77 837.613	596 896.127	674 733.741
	SB	88 220.230	677 503.611	765 723.841
MAR	VS	57 260.902	635 076.500	692 337.402
	SV	62 840.025	699 484.790	762 324.815
	SB	70 722.393	787 893.803	858 616.196
AVR	VS	104 153.279	328 342.838	432 496.117
	SV	114 385.857	362 414.465	476 800.321
	SB	128 860.975	408 755.502	537 616.477
ANNUEL	VS	69 642.587	536 167.784	605 810.371
	SV	77 545.857	597 208.063	674 662.545
	SB	87 978.308	678 229.512	766 207.821

Tableau 15 : Flux énergétique à travers 3 lots de palourdes *Ruditapes philippinarum*, élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

M O I S	S I T E	Taux de Filtration	Taux d'Absorption	
		Particulaire (l/h/ind)	Ac.Aminés (ml/h/ind)	Glu.Dissous (ml/h/ind)
MAI	VS	0.829	14.5	0.65
	SV	0.810	14.1	0.64
	SB	0.822	14.3	0.65
JUN	VS	0.875	16.2	0.73
	SV	0.897	16.6	0.75
	SB	0.877	16.2	0.74
JUL	VS	0.774	16.7	0.75
	SV	0.777	16.7	0.76
	SB	0.793	17.1	0.77
AOU	VS	0.852	17.0	0.77
	SV	0.865	17.3	0.78
	SB	0.885	17.7	0.80
SEP	VS	0.858	15.8	0.71
	SV	0.873	16.0	0.73
	SB	0.868	15.9	0.72
OCT	VS	0.967	17.4	0.79
	SV	1.012	18.3	0.83
	SB	1.067	19.3	0.87
NOV	VS	0.939	16.6	0.75
	SV	1.034	18.3	0.83
	SB	1.091	19.3	0.88
DEC	VS	0.781	16.4	0.74
	SV	0.813	17.1	0.78
	SB	0.887	18.7	0.85
JAN	VS	0.065	15.8	0.72
	SV	0.069	16.7	0.76
	SB	0.075	18.2	0.83
FEV	VS	0.409	15.7	0.71
	SV	0.426	16.4	0.74
	SB	0.463	17.8	0.80
MAR	VS	0.630	16.9	0.76
	SV	0.655	17.5	0.80
	SB	0.694	18.6	0.84
AVR	VS	0.901	18.1	0.82
	SV	0.950	19.0	0.86
	SB	0.998	20.0	0.91
ANNUEL	VS	0.740	16.5	0.75
	SV	0.765	17.1	0.78
	SB	0.793	17.8	0.81

Tableau 16 : Evolution du taux de filtration du matériel particulaire et et d'absorption du matériel dissous de 3 lots de palourdes Ruditapes philippinarum, élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

et de 26 % par rapport aux palourdes "VS", les taux de filtration moyens ne sont pas significativement différents entre les 3 lots d'élevage.

L'évolution du taux de filtration du matériel nutritif particulaire (tableau 16) montre 2 phases : un taux de filtration stationnaire à une moyenne de $0,892 \text{ l.h}^{-1}$ par individu au printemps, en été et en automne correspondant aux faibles teneurs en seston minéral et un taux de filtration faible ($0,387 \text{ l.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$) en hiver dû à l'effet synergique d'une turbidité particulièrement élevée et de la température au-dessous de 10°C . Le taux de filtration des particules est à son niveau minimum ($0,070 \text{ l.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$) au mois de janvier lors des fortes remises en suspension par les tempêtes associées aux basses températures. Quant aux substances dissoutes, les taux d'absorption des glucides dissous et des acides aminés avec des moyennes respectives de $0,78 \pm 0,6$ et $17,1 \pm 1,3 \text{ ml.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ sont peu fluctuants au cours de l'année.

- Consommation

La nutrition des palourdes est largement dominée par la consommation des nutriments particuliers (tableau 17) qui représente 98,8 % de l'énergie retenue. La ration journalière consommée suit l'évolution du flux de nourriture particulaire sauf en hiver lorsque l'effet conjugué des fortes charges sestoniques et des basses températures réduit fortement l'activité de filtration. Ainsi la rétention journalière moyenne non significativement différente entre les 3 lots d'élevage est de $137 (+ 40) \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$, représentant 0,02 % (substances dissoutes incluses) de la capacité biotique du site. Cette consommation s'effectue avec un rendement (C/E) moyen de 0,18 % pour la nourriture particulaire et $2,9 \times 10^{-3}$ % pour la nourriture dissoute. L'énergie retenue est très fluctuante dans l'année. Elle est minimale en hiver $60,2 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ et maximale au printemps où elle atteint $277,6 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ en avril. Les palourdes consomment une part de nourriture infime (0,003 %) du milieu en janvier lorsque la rétention est réduite à $14,6 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$.

2. Production

L'énergie allouée à la croissance somatique P_g représente 76,2 % de l'énergie de production organique P . Ce taux varie de 0 en septembre où

M O I S	S I T E	CONSOMMATION (KJ/jour/m ²)	ABSORPTION (KJ/jour/m ²)	RETENTION (KJ/jour/m ²)	Rendement de RETENTION C/E (%)		
		Particulaire	Dissoute	Totale	Particulaire	Dissoute	Totale
MAI	VS	189.772	1.430	191.202	0.196	0.002	0.028
	SV	183.756	1.385	185.140	0.170	0.002	0.024
	SB	182.683	1.377	184.059	0.149	0.002	0.021
JUN	VS	133.479	1.524	135.003	0.223	0.003	0.023
	SV	135.291	1.545	136.836	0.203	0.003	0.021
	SB	130.420	1.489	131.909	0.171	0.002	0.018
JUL	VS	161.988	1.642	163.630	0.230	0.004	0.036
	SV	161.063	1.633	162.695	0.204	0.004	0.032
	SB	162.175	1.644	163.819	0.179	0.003	0.028
AOU	VS	155.588	1.622	157.210	0.274	0.003	0.028
	SV	156.583	1.632	158.216	0.246	0.003	0.025
	SB	157.554	1.642	159.196	0.216	0.003	0.022
SEP	VS	126.337	1.747	128.084	0.228	0.003	0.022
	SV	126.704	1.752	128.457	0.205	0.003	0.019
	SB	122.501	1.694	124.195	0.176	0.003	0.017
OCT	VS	119.755	2.269	122.025	0.225	0.002	0.013
	SV	123.318	2.337	125.655	0.210	0.002	0.012
	SB	126.445	2.396	128.841	0.191	0.002	0.011
NOV	VS	150.143	1.346	151.489	0.211	0.003	0.026
	SV	163.965	1.470	165.435	0.207	0.003	0.025
	SB	169.852	1.523	171.375	0.189	0.002	0.023
DEC	VS	122.391	1.511	123.902	0.190	0.003	0.020
	SV	125.725	1.552	127.277	0.176	0.002	0.018
	SB	135.316	1.671	136.987	0.166	0.002	0.017
JAN	VS	12.296	1.530	13.826	0.016	0.004	0.003
	SV	12.827	1.596	14.423	0.015	0.004	0.003
	SB	13.782	1.715	15.497	0.014	0.003	0.003
FEV	VS	71.250	1.794	73.044	0.102	0.003	0.012
	SV	73.480	1.850	75.330	0.094	0.003	0.011
	SB	77.985	1.963	79.948	0.088	0.003	0.010
MAR	VS	86.088	1.815	87.902	0.150	0.003	0.013
	SV	87.888	1.853	89.741	0.140	0.003	0.012
	SB	90.565	1.909	92.474	0.128	0.002	0.011
AVR	VS	268.772	1.383	270.156	0.258	0.004	0.062
	SV	276.575	1.423	277.999	0.242	0.004	0.058
	SB	282.183	1.452	283.636	0.219	0.004	0.053
ANNUEL	VS	133.155	1.635	134.789	0.192	0.003	0.022
	SV	135.598	1.669	137.267	0.183	0.002	0.022
	SB	137.622	1.706	139.328	0.161	0.003	0.022

Tableau 17 : Consommation de nourriture particulaire et absorption d'énergie dissoute, de 3 lots de palourdes Ruditapes philippinarum élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

M O I S	S I T E	PRODUCTION (KJ/jour/m ²)				Rendement brut de PRODUCTION	
		Somatique Pg	Gamètes Pr	Coquille Ps	Totale P	Pg/P	P/C
MAI	VS	16.409	0	0.700	17.109	95.9	8.9
	SV	13.705	0	0.589	14.294	95.9	7.7
	SB	15.212	0	1.044	16.256	93.6	8.8
JUN	VS	19.315	0	0.588	19.903	97.0	14.7
	SV	27.040	0	1.046	28.086	96.3	20.5
	SB	20.677	0	0.288	20.965	98.6	15.9
JUL	VS	4.532	0	0.627	5.160	87.8	3.2
	SV	0.048	0	0.810	0.859	5.6	0.5
	SB	10.202	0	1.451	11.653	87.5	7.1
AOU	VS	6.473	0	0.970	7.443	87.0	4.7
	SV	9.652	0	1.302	10.954	88.1	6.9
	SB	11.045	0	0.564	11.609	95.1	7.3
SEP	VS	0	20.060	0.070	20.130	0	15.7
	SV	0	20.991	0.419	21.411	0	16.7
	SB	0	29.716	0.559	30.274	0	24.4
OCT	VS	21.429	0	1.143	22.572	94.9	18.5
	SV	31.571	0	0.593	32.165	98.2	25.6
	SB	47.661	0	4.052	51.713	92.2	40.1
NOV	VS	-16.389	0	0.585	-15.804	96.3	-10.4
	SV	0.819	0	0.248	1.067	76.8	0.6
	SB	4.625	0	-0.338	4.287	92.1	2.5
DEC	VS	-2.713	0	0.090	-2.623	96.6	-2.1
	SV	-15.944	0	-0.435	-16.380	97.3	-12.9
	SB	-8.361	0	0.300	-8.061	96.3	-5.9
JAN	VS	-4.479	0	0.301	-4.178	92.8	-30.2
	SV	-4.657	0	0.162	-4.495	96.4	-31.2
	SB	-5.571	0	-0.069	-5.641	98.8	-36.4
FEV	VS	-1.549	0	-0.236	-1.785	86.8	-2.4
	SV	-3.340	0	0.878	-2.462	64.3	-3.3
	SB	-4.139	0	0.608	-3.531	82.8	-4.4
MAR	VS	19.924	0	1.691	21.615	92.2	24.6
	SV	20.152	0	0.511	20.663	97.5	23.0
	SB	13.902	0	0.300	14.202	97.9	15.4
AVR	VS	13.371	0	-0.127	13.244	99.0	4.9
	SV	20.907	0	0.498	21.405	97.7	7.7
	SB	21.957	0	1.690	23.647	92.9	8.3
ANNUEL	VS	6.360		0.534	8.566	74.2	6.4
	SV	8.329		0.552	10.631	78.3	7.7
	SB	10.601		0.871	13.948	76.0	10.0

Tableau 18 : Les différents compartiments de la production organique de 3 lots de palourdes Ruditapes philippinarum, élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

la production des gamètes se substitue à la croissance somatique, à 97 % en période printanière. Les analyses de variances effectuées sur la totalité des animaux montrent une production organique similaire pour les 3 lots d'élevage sauf pour les mois de septembre et octobre. L'énergie allouée à la reproduction ($29,7 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) pour les palourdes "SB" est significativement plus importante de 45 % par rapport aux palourdes "VS" et "SV" de production gamétique équivalente. Au mois d'octobre, les palourdes "SB" avec un rendement brut de production P/C le plus élevé de l'année (40,1 %) montrent une croissance somatique ($47,7 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) significativement plus importante de 51 % que les palourdes "SV" dont le rendement est égal à 25,6 % et de 122 % que les palourdes "VS" dont le rendement est seulement de 18,5 %. C'est en fait ces hautes performances de croissance des palourdes "SB" consécutives à la reproduction qui les mettent en tête des 3 lots pour le restant de l'expérimentation.

La production tissulaire (soma, gamètes, matrice organique de la coquille) des palourdes suit la dynamique des transferts énergétiques du milieu vers les animaux. L'évolution saisonnière de la production organique montre une phase de croissance positive (printemps, été, début automne) où l'animal subvient largement à ses dépenses métaboliques par la nourriture qu'il consomme et une phase d'amaigrissement (fin automne-hiver) où le maintien des activités vitales est assuré par le catabolisme des réserves acquises du fait de la réduction du flux d'énergie vers les palourdes. Ainsi en période de bilan de production organique excédentaire, la production journalière moyenne est de $17,8 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ alors qu'en période de balance organique déficitaire, les pertes journalières de biomasse sont de $5,6 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$.

3. Catabolisme

- Consommation d'oxygène

Les dépenses métaboliques des palourdes sont estimées par la consommation d'oxygène. Ainsi l'absorption d'oxygène par les palourdes non différente pour les 3 lots d'élevage suit l'évolution de la température. La consommation horaire de l'oxygène dissous par un individu est en moyenne de $0,4 \text{ ml.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ fluctuant entre $0,2 \text{ ml.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ en janvier et $0,5 \text{ ml.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ en octobre.

M O I S	S I T E	O ₂ consommé (ml/h/ind)	RESPIRATION (KJ/jour/m ²)
MAI	VS	0.338	40.452
	SV	0.326	38.648
	SB	0.334	38.759
JUN	VS	0.398	47.794
	SV	0.413	49.130
	SB	0.399	46.758
JUL	VS	0.388	46.626
	SV	0.390	46.437
	SB	0.404	47.345
AOU	VS	0.416	49.898
	SV	0.426	50.689
	SB	0.442	51.677
SEP	VS	0.382	45.938
	SV	0.393	46.535
	SB	0.389	44.824
OCT	VS	0.452	54.453
	SV	0.485	57.563
	SB	0.528	60.859
NOV	VS	0.417	50.135
	SV	0.486	57.912
	SB	0.529	61.895
DEC	VS	0.374	44.997
	SV	0.399	47.336
	SB	0.458	53.585
JAN	VS	0.136	16.308
	SV	0.149	17.560
	SB	0.170	19.830
FEV	VS	0.267	32.903
	SV	0.285	34.749
	SB	0.324	38.680
MAR	VS	0.349	41.361
	SV	0.371	43.199
	SB	0.407	46.038
AVR	VS	0.445	53.559
	SV	0.484	56.834
	SB	0.522	59.645
ANNUEL	VS	0.359	43.702
	SV	0.378	45.549
	SB	0.406	47.491

Tableau 19 : Dépenses métaboliques de 3 lots de palourdes *Ruditapes philippinarum* élevés dans divers sédiments ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

- Respiration

Les coûts métaboliques sont importants : la palourde Ruditapes philippinarum avec une respiration journalière de $45,6 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ dépense 4 fois plus d'énergie pour subvenir à ses besoins métaboliques que pour la production organique. Cette forte demande métabolique ne peut être compensée que par un accroissement de la consommation. L'évolution saisonnière de la respiration, parallèle à celle de la consommation des nutriments montre que la palourde compense ses dépenses énergétiques respiratoires par sa nutrition.

Les analyses de variance effectuées sur les 3 lots de palourdes montrent que leur respiration est équivalente. La respiration des palourdes est minimale en hiver, elle chute en janvier à $17,9 \text{ KJ.m}^{-2}$. Les coûts métaboliques sont à leur niveau maximum en automne et en début du printemps où ils atteignent $56,7 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$.

4. Assimilation

Les estimations de l'assimilation, de la biodéposition et des rendements d'assimilation A/C et du rendement net de production P/A sont présentées au tableau 20.

L'approche d'estimation de l'assimilation ($A = P + R$) semble satisfaisante parce qu'elle reflète les phénomènes régissant les disparités observées entre les 3 parcs d'élevage.

L'évolution saisonnière de l'assimilation des nutriments est parallèle à celle de la production organique des animaux. Ainsi l'assimilation des palourdes est très fluctuante dans l'année. Les valeurs minimales $13,1 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ sont enregistrées en hiver du fait d'une forte chute de la rétention probablement due à l'accroissement sestonique. L'assimilation des nutriments, évoluant parallèlement à l'activité de consommation, est maximale en période printanière et surtout au début de l'automne où elle atteint dans le cas des palourdes "SB" $112,6 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$, soit significativement supérieure de 25 % aux palourdes "SV" et de 46 % aux palourdes "VS".

M O I S	S I T E	ASSIMILATION (KJ/jour/m ²)	BIODEPOTS (KJ/jour/m ²)
		A=P+R	F=C-(P+R)
MAI	VS	57.561	132.803
	SV	52.942	131.359
	SB	55.015	128.228
JUN	VS	67.697	66.586
	SV	77.216	58.934
	SB	67.723	63.486
JUL	VS	51.786	111.120
	SV	47.296	114.685
	SB	58.998	104.144
AOU	VS	57.341	99.196
	SV	61.643	95.928
	SB	63.286	95.311
SEP	VS	66.068	61.138
	SV	67.946	59.662
	SB	75.098	48.265
OCT	VS	77.025	44.128
	SV	89.727	35.175
	SB	112.572	15.690
NOV	VS	34.331	116.560
	SV	58.980	105.989
	SB	66.182	104.834
DEC	VS	42.374	80.836
	SV	30.957	95.686
	SB	45.524	90.980
JAN	VS	12.130	0.931
	SV	13.065	0.658
	SB	14.189	0.748
FEV	VS	31.118	41.016
	SV	32.287	42.187
	SB	35.149	44.091
MAR	VS	62.977	24.152
	SV	63.862	25.181
	SB	60.240	31.671
AVR	VS	66.803	202.885
	SV	78.239	199.390
	SB	83.293	200.083
ANNUEL	VS	52.268	82.522
	SV	56.180	81.087
	SB	61.439	77.889

Tableau 20 : Evolution de l'assimilation et des rejets de fécès de 3 lots de palourdes Ruditapes philippinarum élevés dans divers substrats (3VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

C'est au mois d'octobre que les palourdes "SB", se distinguent par un rendement net de production (P/A) plus élevé de 28 % par rapport aux palourdes "SV" dont le rendement est de 35,8 % et de 62 % par rapport aux palourdes "VS" dont le rendement est de 29,3 %. Ainsi les palourdes assimilent 42 % de la nourriture qu'elles consomment. Ce rendement d'assimilation (A/C) est maximal en octobre et janvier où il atteint 90 %. Il est minimal (30 %) en période de forte disponibilité nutritive particulière (printemps, fin automne) quand les palourdes accroissent leur activité de filtration parallèlement aux chutes de la turbidité.

5. Biodéposition

Les rejets fécaux, estimés indirectement par la relation $F = C - A$, montrent une évolution parallèle à la charge sestonique du milieu sauf en hiver lorsque les palourdes réduisent fortement leur activité de nutrition.

Il apparaît que les 3 lots de palourdes rejettent les mêmes quantités de fécès sauf en octobre où la biodéposition dans le parc "SB" ($16,269 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) est 2 fois moins abondante. Ainsi la production fécale journalière est estimée à $80,5 (+ 18,2) \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$. Dès lors 58 % de la nourriture consommée par les palourdes n'est pas métabolisée. Ces rejets fécaux fluctuent considérablement au cours de l'année de $1,5 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ en janvier, ils atteignent $201,2 \text{ KJ.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ en avril.

M O I S	S I T E	Rendement d'ASSIMILATION (%)	Rendement net de PRODUCTION (%)
		A/C	P/A
MAI	VS	30.1	29.7
	SV	28.6	27.0
	SB	29.8	29.5
JUN	VS	50.1	29.4
	SV	56.4	36.3
	SB	51.3	30.9
JUL	VS	31.6	9.9
	SV	29.0	1.8
	SB	36.0	19.7
AOU	VS	36.4	12.9
	SV	38.9	17.7
	SB	39.7	18.3
SEP	VS	51.5	30.4
	SV	52.8	31.5
	SB	60.4	40.3
OCT	VS	63.1	29.3
	SV	71.4	35.8
	SB	87.3	45.9
NOV	VS	22.6	-46.0
	SV	35.6	1.8
	SB	38.6	6.4
DEC	VS	34.2	-6.1
	SV	24.3	-52.9
	SB	33.2	-17.7
JAN	VS	87.7	-34.4
	SV	90.5	-34.4
	SB	91.5	-39.7
FEV	VS	42.6	-5.7
	SV	42.8	-7.6
	SB	43.9	-10.0
MAR	VS	71.6	34.3
	SV	71.1	32.3
	SB	65.1	23.5
AVR	VS	24.7	19.8
	SV	28.1	27.3
	SB	29.3	28.3
ANNUEL	VS	38.8	16.4
	SV	40.9	18.9
	SB	44.1	22.7

Tableau 21 : Evolution des rendements énergétiques de 3 lots de palourdes *Ruditapes philippinarum* élevés dans divers substrats ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

DISCUSSION

Tel que le démontrent Widdows et al. (1979), la conversion des principaux constituants biochimiques de la matière particulaire en équivalent énergétique apparaît comme un bon estimateur de la nourriture potentielle pour la palourde. Bien que l'énergie dissoute représente 89 % de l'énergie potentielle de l'eau, sa comptabilisation dans l'estimation de la capacité biotique d'une masse d'eau ne paraît pas justifiée. Alors que les travaux de Jorgensen (1983) démontrent le rôle de l'absorption des acides aminés dans le maintien de l'activité de filtration des branchies chez la moule, et les travaux de Péquignat (1973) prouvent le rôle nutritionnel des glucides dissous, ce travail confirme plutôt les résultats de Nell et al. (1983) qui prétend que l'absorption dissoute semble être une diffusion passive chez les mollusques, ainsi sa contribution aux besoins énergétiques de la palourde est insignifiante (1,2 %). Le transfert d'énergie particulaire de la colonne d'eau vers la palourde est très inférieur au rendement de consommation de 5 à 6 % estimé pour la moule Aulacomya ater cultivées en milieu artificiel à base d'algue Dunaliella primolecta (Griffiths et King, 1979) ou Mytilus chilensis cultivée en milieu à base de Dunaliella marina (Navarro et Winter, 1982). Compte tenu de l'efficacité de rétention des particules alimentaires, selon leur taille, il apparaît que le critère dimensionnel est important à considérer dans l'estimation de la consommation. Cette sélectivité de la nourriture proportionnelle à la taille des particules est aussi citée par Winter (1977) chez Chlamys islandica, et par Silvester et Sleight (1984) chez Mytilus edulis. Il semble, contrairement aux observations de Thompson et Bayne (1974) sur la moule Mytilus edulis, que Ruditapes philippinarum ne régule pas son taux de filtration par rapport à la disponibilité nutritive du milieu. Le taux de filtration, stationnaire à des concentrations de matière organique très fluctuantes entre 4 et 13 mg.l⁻¹, décline aux fortes turbidités hivernales. Cette réduction du taux de filtration peut être le résultat de la contraction des filaments branchiaux (Foster-Smith, 1975) ou la fermeture plus prolongée de la coquille par suite à l'irritation du manteau à la périphérie des valves (Eagar, 1984). Des dépenses métaboliques supplémentaires sont induites en hiver où l'excès de seston minéral peut provoquer le colmatage des branchies. Ainsi, comme le démontrent Daou et Gouletquer (1988) dans des bacs expérimentaux, Ruditapes philippinarum,

soumise à une surcharge sestonique, augmente sensiblement l'expulsion des pseudofécès qui nécessite une sécrétion accrue de mucus pour le nettoyage branchial. Il ne faut pas oublier ces dépenses énergétiques très coûteuses liées à la sécrétion de mucus, qui n'apparaissent pas dans le bilan énergétique du fait de leur déploiement dans la production des pseudofécès. Ces sécrétions mucilagineuses, non prises en compte dans ce travail peuvent représenter 13 à 32 % de l'énergie assimilée chez certains mollusques gastéropodes (Calow, 1974).

Contrairement à ce qu'ont pu constater Shafee et Lucas (1982) sur Chlamys varia dans la rade de Brest, Héral et al. (1983 1b) sur Crassostrea gigas dans le bassin de Marennes-Oléron, les élevages de palourdes Ruditapes philippinarum sur estran sont marqués, en période estivale, par une production très positive. La période de production négative au cours du cycle annuel n'excédant jamais 4 mois coïncide avec la même période que chez Chlamys islandica (Vahl, 1980), mais reste plus courte de 2 à 3 que la période d'amaigrissement enregistrée par Salzwedel (1980) chez Tellina fabula ou par Héral et al. (1983 1b) chez Crassostrea gigas. En opposition avec les populations de Tellina fabula dont la moitié de la production annuelle est notée en période printanière (Salzwedel, 1980), c'est au mois d'octobre que les palourdes Ruditapes philippinarum réalisent cette performance.

L'intérêt de l'étude du bilan énergétique de Ruditapes philippinarum réside essentiellement dans l'évolution de son rendement net de production P/A au cours d'un cycle annuel. Le rendement de production annuel de la palourde Ruditapes philippinarum, identique à celui de Crassostrea gigas (19,3 %), estimé par Deslous-Paoli et Héral (1984) est 2 fois plus faible que Crassostrea virginica d'après Dame (1976) et Mytilus edulis d'après Rosenberg et Loo (1983). Pendant les périodes de croissance positive, ce rendement est maximal au mois d'octobre, mais n'excédant pas les 46 % dans le meilleur des cas notamment les palourdes "SB". Ces performances des palourdes "SB" sont à lier à un niveau de seston faible (13 mg.l^{-1}), légèrement supérieure au seuil de production de pseudofécès pour Ruditapes philippinarum. Quel serait l'accroissement de la charge de l'eau pompée par une palourde "VS" ou "SV" en cette période où la vase est molle et facilement mobilisée sous l'effet mécanique des courants inhalants et exhalants et les claquements des

valves ? Ces rendements de production sont en accord avec Jorgensen (1976) et Bayne et Widdows (1978) qui rapportent pour la moule des valeurs variant de 40 à 50 %. Toutefois, les faibles rendements de production (- 53 %) enregistrés en période d'amaigrissement hivernal sont à lier à l'accroissement de la fraction minérale du seston provoqué par les apports terrigènes des estuaires (Charente et Gironde) en crue et par les remises en suspension du sédiment par les tempêtes ayant pour conséquence d'augmenter la demande énergétique nécessaire au maintien des fonctions physiologiques par rapport au flux d'énergie anabolisable. Ceci tient du fait que la fraction minérale induit une dilution de la matière organique retenue et diminue ainsi le transfert énergétique vers les populations de palourdes malgré une capacité biotique importante. Le potentiel nutritionnel d'un aliment dépend plutôt de la vitesse de sa digestibilité par le mollusque (Epifanio, 1979) et non pas seulement de sa composition biochimique globale. Il s'ajoute à l'effet néfaste des fortes charges sestoniques hivernales sur la digestibilité de la nourriture comme le démontrent Kiorboe et al. (1980) pour la moule, le ralentissement des réactions enzymatiques de dégradation des aliments occasionnées par les basses températures. Selon Le Gall (1988), le rapport des teneurs organiques Fécès/Pseudofécès diminue avec la température pour Crassostrea gigas. Comme en période hivernale, les conditions du milieu ont été défavorables, les palourdes étaient obligées de puiser dans leurs réserves pour subvenir à leurs besoins énergétiques vitaux.

Les rendements d'assimilation moyens (41 %) de Ruditapes philippinarum restent très inférieurs à ceux décrits par Trevaillon (1971), pour Tellina tenuis (75 %) ou par Ansell (1978) pour Donax spiculum (91,9 %). Les dépenses métaboliques R représentant 80 % de l'énergie assimilée restent dans la zone définie pour les mollusques bivalves (Widdows, 1978, Vahl, 1981). Ainsi la respiration avec des valeurs toujours supérieures à la production atteste que les dépenses métaboliques forment la plus importante perte énergétique chez ce bivalve. Ainsi la maximisation du gain d'énergie pour Ruditapes philippinarum dans le bassin de Marennes-Oléron en milieu turbide dépend de sa capacité sélective de la nourriture digestible comme le soulignent Bricelj et Malouf (1984) pour Mercenaria mercenaria. Cependant en milieu peu turbide, ayant pour effet la réduction des coûts physiologiques, l'optimisation de la balance

énergétique de Ruditapes philippinarum et des bivalves endogés suspensivores en général, est conditionnée par les teneurs pólitiques du sédiment dont la réduction diminuerait le matériel minéral effectivement retenu.

CHAPITRE IV

INTERACTIONS MILIEU-PALOURDES

MATERIEL ET METHODES

La croissance des mollusques cultivés dans le complexe estuarien de Marennes-Oléron, est spécifique à ses caractéristiques variées tant sur le plan hydrobiologique que sur le plan sédimentologique. Afin de mieux appréhender les interactions milieu-palourdes, des corrélations sont effectuées entre les variables du milieu et les paramètres inhérents à ces populations d'élevage expérimental notamment leur croissance et leur biochimie.

* Analyse en composantes principales

La complexité du milieu, la multitude des paramètres hydrobiologiques et sédimentologiques mesurés, montre l'utilité d'un traitement global des données, certes plus commode que la simple considération des variables par couples qui ne rend pas compte des phénomènes réels où de nombreux paramètres interagissent.

Une représentation synthétique du maximum d'information peut être effectuée par une analyse en composantes principales (Benzecri, 1973), qui est une méthode statistique essentiellement descriptive dont l'objectif est de présenter sous forme graphique les liaisons d'un ensemble de variables entre elles. Ainsi pour des variables hétérogènes comme les données hydrobiologiques et sédimentologiques, il convient de les normaliser, c'est à dire les rendre homogènes, de telle sorte que chacune d'entre elles ait le même poids dans l'analyse. Les variables sont alors préalablement triées puis centrées et réduites.

L'analyse en composantes principales recherche l'indice synthétique (combinaison linéaire), appelé première composante principale ou premier axe principal pour lequel la variance des individus est maximale. Ce premier axe principal permet d'expliquer une certaine proportion de la variation totale. Le 2ème axe principal, ayant une corrélation linéaire nulle avec le 1er axe principal est recherché pour avoir à son tour la plus grande variance, fournissant ainsi la plus grande information possible complémentaire de la première composante. Les autres composantes

principales sont calculées en appliquant le même principe que pour la deuxième composante.

Les variables à expliquer, se rapportant aux populations de palourdes jouent un rôle particulier. Il est recommandé de les introduire comme variables supplémentaires en les projetant sur les variables du milieu. Il faut se souvenir que les variables supplémentaires ne participent pas activement à l'analyse.

Étant donnée que la ponte des palourdes est un phénomène ponctuel, il est impossible de corrélérer les paramètres trophiques avec cette perte subite de poids. Pour cette raison, les données se rapportant au mois de septembre sont exclues des séries temporelles.

L'analyse en composantes principales est un instrument puissant de description qui doit être utilisé avec précaution. Ainsi il est illusoire d'introduire dans l'analyse, des variables à priori non contributives dans l'interprétation des variables supplémentaires. À partir de chaque couple de paramètres, sont alors calculés les coefficients de corrélation de Bravais Pearson.

La représentation graphique des variables, distribuées dans un ellipsoïde de dispersion selon un espace à p dimensions formé par les axes, devient impossible dès que p dépasse 3. La projection des variables sur le plan formé par les deux axes principaux (plan 1-2), permet de visualiser le maximum d'information. Sur le plan 3-4, l'information recueillie est parfaitement complémentaire.

L'examen des graphiques d'une analyse en composantes principales fait intervenir les distances entre les points qui doivent être interprétées en termes de corrélations. Ainsi les variables sont d'autant plus corrélées que leurs projections représentatives sur les plans hiérarchisés, sont proches l'une de l'autre et qu'elles sont éloignées de l'origine.

RESULTATS

1. Analyse temporelle hydro-sédimentologique

Une image de l'évolution temporelle des caractéristiques globales de chacun des 3 sites est donnée par une analyse en composantes principales effectuée à partir de 6 paramètres sédimentologiques (oxygène dissous, fractions minérale et organique, teneur en eau, chlorophylle et phéopigments) et 5 paramètres hydrobiologiques (seston minéral et organique, chlorophylle et phéopigments et énergie particulaire) et 2 variables communes aux 2 milieux (température et salinité).

L'ACP conduit au calcul des axes principaux hiérarchisés selon leur contribution dans la variation totale. Les coordonnées des observations sur les 10 axes principaux fournissent 100 % de l'information totale. Le pourcentage d'inertie expliqué par les 3 premiers axes principaux en explique 78 %. L'importance de chacun des 3 premiers axes étant du même ordre de grandeur avec des contributions respectives de 31, 27 et 20 %, la synthèse des principaux phénomènes nécessite leur examen simultanément.

L'étude de la projection des observations sur les plans 1-2, 1-3 et 2-3 (fig. 24), permet d'identifier la dynamique des sites d'élevage :

- L'axe 1 est corrélé au type du site. Les milieux présentant les caractéristiques des parcs sableux et des parcs vaseux sont situés sur la même direction mais en opposition.

- Les axes 2 et 3 caractérisent les variations mensuelles au sein de chacun des sites.

Ainsi selon le plan 1-2, les 2 groupes de sites extrêmes ("VS" et "SB") sont bien individualisés alors que le site "SV" a des tendances intermédiaires. Selon les plans 1-3 et 2-3, les sites évoluent suivant un cycle annuel avec un site "SB" présentant les caractéristiques des parcs vaseux en septembre-octobre. Le site "SV" présente un comportement du parc sableux en période automnale-hivernale, alors que la tendance

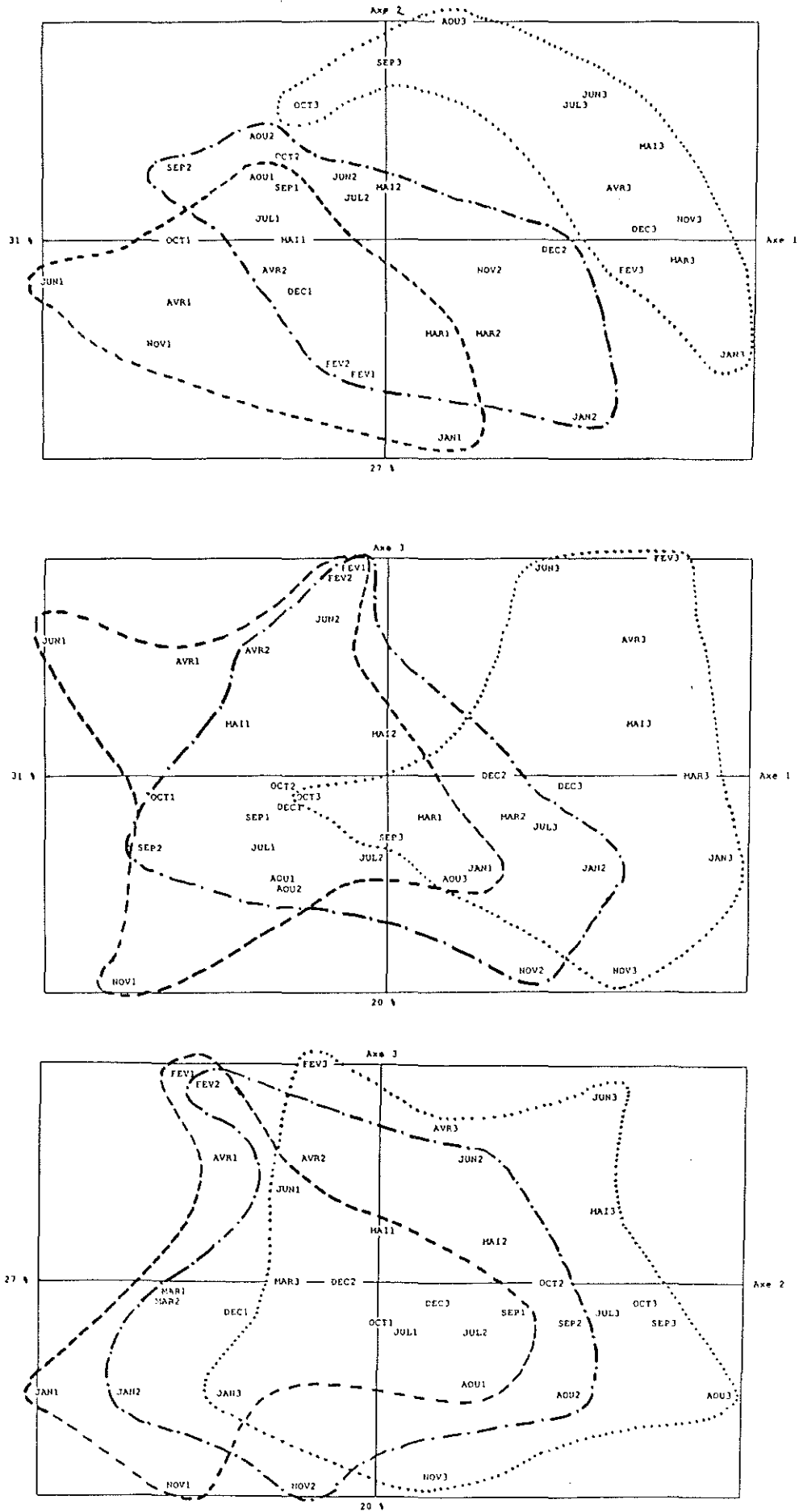


Figure 24 : Application d'une Analyse en Composantes Principales pour l'étude de la dynamique des sites d'élevage (--- site vaseux, -.-.- site sablo-vaseux, site sableux).

sableuse du site "VS" est observable avec un retard de 2 mois, c'est à dire en période hivernale.

En conclusion dans le secteur des "Doux", à la fin de l'été, la tendance générale est une migration des sédiments les plus vaseux (intérieur du bassin) selon une radiale Sud-Nord, alors qu'en période automnale-hivernale, ce sont les sédiments les plus sableux (origine océanique) qui migrent selon une radiale Nord-sud. La période printanière est caractérisée par une stabilité de tous les substrats.

2. Interactions milieu-palourdes

La projection de 7 variables supplémentaires (poids sec, poids de coquille, protéines, lipides, glycogène, sucres libres, cendres), sur les variables actives représentant la variabilité du milieu, permet de visualiser le comportement des palourdes dans leur environnement.

La synthèse de ces phénomènes par l'interprétation simultanée des représentations graphiques (fig. 25) et l'examen de la matrice de corrélation inter-paramètres (tableau 22), est effectuée selon les 3 axes principaux.

Il apparaît que l'axe 1 est corrélé à la nature du sédiment. Les substrats sableux à forte teneur minérale et les substrats vaseux à forte teneur organique et phytobenthique, liée à leur forte teneur en eau, sont situés sur la même direction mais en opposition.

L'axe 2, corrélé aux fluctuations saisonnières dans la masse d'eau, serait un axe chronologique pour la colonne d'eau. Les masses d'eau chaudes à fortes teneurs en pigments photosynthétiques et les masses d'eau turbides à fortes teneurs en seston minéral et organique appartiennent à la même direction mais sont en opposition.

L'axe 3 caractérise l'apport terrigène et les remises en suspension, en période hivernale, marquées par l'augmentation des charges sestoniques et de la teneur énergétique particulaire. L'axe 3 correspond donc à un apport ponctuel de la nourriture.

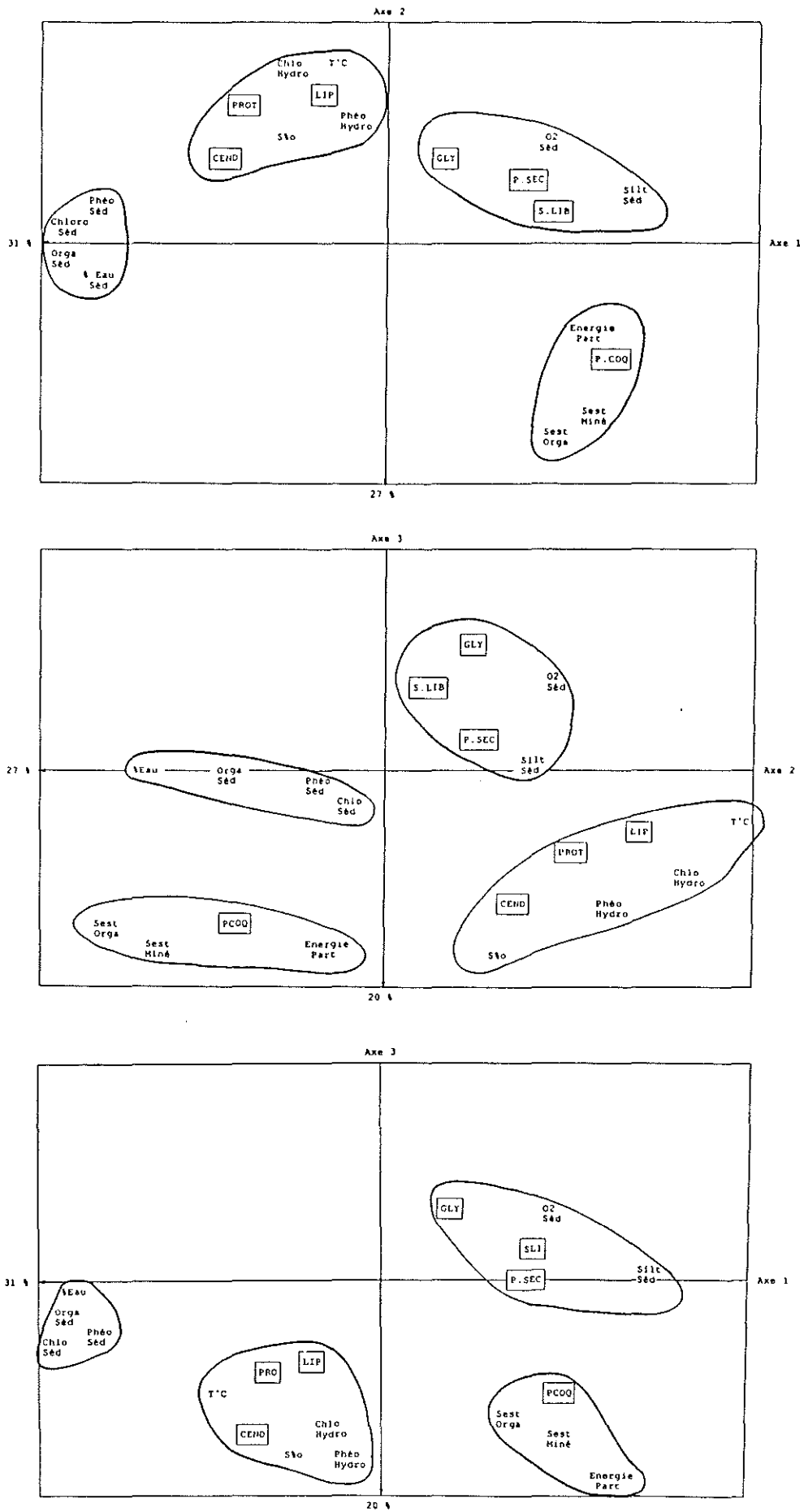


Figure 25 : Application d'une Analyse en Composantes Principales pour l'identification des interactions milieu-palourdes.

		MATRICE DE CORRELATION												
		VARIABLES SEDIMENTOLOGIQUES						VARIABLES HYDROBIOLOGIQUES						
		Eau %	Silt %	Orga %	O2	Chloro	Phéo	Sest Miné	Sest Orga	Chloro	Phéo	Energie	T°C	S ‰
V A R S E D I M E N T	Eau	1.00												
	Silt	-0.99	1.00											
	Orga	0.76	-0.79	1.00										
	O2	-0.43	0.43	-0.31	1.00									
	Chloro	0.50	-0.52	0.54	0.01	1.00								
	Phéo	0.55	-0.57	0.67	-0.26	0.82	1.00							
V A R H Y D R O	S. Min	0.05	-0.04	-0.06	-0.38	-0.29	-0.24	1.00						
	S. Org	0.16	-0.15	0.04	-0.25	-0.25	-0.16	0.88	1.00					
	Chloro	-0.23	0.22	-0.04	0.11	0.33	0.24	-0.31	-0.43	1.00				
	Phéo	-0.23	0.22	-0.03	0.22	0.14	0.11	0.05	0.10	0.59	1.00			
	Energie	-0.27	0.28	-0.34	-0.18	-0.11	-0.24	0.69	0.47	0.28	0.30	1.00		
	T°C	-0.09	0.07	0.08	0.35	0.61	0.46	-0.57	-0.53	0.69	0.55	-0.07	1.00	
	S‰	0.34	-0.09	0.16	0.01	0.19	0.19	0.13	0.16	0.30	0.54	0.34	0.34	1.00

Tableau 22 : Matrice de corrélation inter-paramètres d'une analyse en composantes principales sur le milieu.

Il apparait par ailleurs, que l'oxygénation du sédiment est liée aux biomasses phytoplanctoniques actives et que les masses d'eau surnageant les sédiments les plus hydratés (vaseux) sont plus turbides.

La projection des variables supplémentaires liées aux populations de palourdes sur les variables environnementales selon les 3 premiers plans principaux permet de distinguer 3 groupes de variables. Ainsi la croissance de la chair et la composition glucidique (glycogène et sucres libres) des animaux paraissent corrélées à l'oxygénation du sédiment et l'importance de sa fraction inorganique, ce qui correspond aux sédiments de plus en plus sableux. La croissance de la coquille semble liée à la teneur énergétique de la masse d'eau et aux teneurs en seston. Les constituants biochimiques (protéines, lipides, et cendres) apparaissent dépendants de la température et de la salinité mais surtout des biomasses phytoplanctoniques (chlorophylle et phéopigments).

Le développement phytobenthique (chlorophylle et phéopigments), les teneurs du sédiment en eau et en matière organique, paramètres étroitement liés, n'affectent nullement les populations de palourdes dans leur chair, leur coquille et leur composition biochimique.

DEUXIEME PARTIE :

ETUDE DES EFFETS DE LA CHARGE
SESTONIQUE SUR LES POPULATIONS DE

RUDITAPES PHILIPPINARUM

INTRODUCTION

Le suivi in situ de 3 lots de palourdes élevés dans des sédiments différant par leur formule granulométrique, permet de mettre en évidence des disparités significatives de performances de croissance. Les baisses de croissance corrélées avec les fortes teneurs pélitiques du substrat convergent vers les résultats de Mitchell (1974) sur Mercenaria mercenaria, Anderson et al. (1982) sur Ruditapes philippinarum et Jacques et al. (1984) sur Mya arenaria. Ceci suggère fortement qu'une raison (probablement la raison majeure) des faibles rendements de croissance dans les sédiments fins est la nécessité fréquente de nettoyage de l'appareil de filtration ayant pour conséquence des dépenses énergétiques inutiles dans la production de mucus (Verwey, 1952). Par ailleurs, l'interférence avec les processus de nutrition, occasionnée par une rétention supplémentaire de particules remises en suspension sous l'action bioturbatrice des organismes benthiques, et sous l'activité mécanique (claquement des valves, courants inhalant et exhalant...) des palourdes, provoque une dilution de la nourriture retenue. A cet effet, il importe d'évoquer les accélérations remarquables de croissance de Ruditapes philippinarum en période printanière et surtout en septembre quand les charges sestoniques sont à leur niveau minimum.

Comme le bassin de Marennes-Oléron est caractérisé par de fortes turbidités hivernales, des niveaux de turbidité excédant 100 NTU* sont fréquents (Héral, 1983 1a). Les eaux baignant les fonds vaseux sont souvent très chargées. Ainsi dans ce bassin à fort hydrodynamisme, les remises en suspension des particules se répartissent selon un gradient croissant avec la teneur pélitique des sédiments. Ces fonds à granulométrie fine présentent en fait une faible résistance à l'érosion avec pour conséquence une instabilité du sédiment soumis aux forces hydrauliques circadiennes qui peuvent être accentuées par les perturbations éoliennes. Très peu d'études s'intéressent aux réponses des bivalves face à une turbidité élevée (Bricelj et al., 1984). Les travaux dans ce domaine concluent à l'expression négative du facteur turbidité combiné avec d'autres paramètres du milieu naturel (Cahn, 1951 ; Vahl, 1981 ; Cloern, 1982). Par ailleurs, tous les auteurs s'entendent quant aux effets synergiques des fortes teneurs pélitiques du substrat et

l'accroissement sestonique sur les flux de nourriture vers les bivalves à mode de vie endogé. Ainsi en milieu turbide, le taux de filtration décline, (Winter, 1978 ; Widdows et al., 1979) par diminution du taux de rétention des cils selon Loosanoff et Engle (1947) ou par contraction des lamelles branchiales (Kellogg, 1915 ; Foster-Smith, 1975). Une baisse sensible de rétention (50 %) est signalée sur Ruditapes philippinarum par Yap (1977) et Deslous-Paoli et al. (1971a) suite à un fort accroissement de la teneur minérale en suspension. Le pompage de l'eau peut se poursuivre, chez Ruditapes philippinarum en présence d'une forte suspension minérale (500 mg/l) de bentonite (Chiba et Oshima, 1957). Toutefois, les fortes teneurs minérales occasionnent, chez les bivalves, une augmentation de la fraction organique non digérée dans les fécès (Boromthanasat, 1986 ; Le Gall, 1988). Les individus de Venerupis rhomboïdes, exposés à l'accroissement sestonique, peuvent fermer plus longtemps leur coquille par suite d'une irritation des bords du manteau à la périphérie des valves (Eagar et al., 1984). L'excès de matériel particulaire arrivant dans la cavité palléale peut obturer les branchies et diminuer la ventilation en eau des filaments branchiaux fixateurs de l'oxygène dissous (Verwey, 1952 ; Widdows et al., 1979) avec pour conséquence une réduction de la respiration. L'animal passe alors à un métabolisme anaérobie (Riva et Massé, 1984). L'anoxie prolongée peut provoquer la mort des individus (Fando, 1972 ; Ansell, 1974). Ainsi Gouletquer (1988), travaillant sur des populations de Ruditapes philippinarum élevées sur estran, enregistre en période hivernale des fortes turbidités marquées par des mortalités importantes. De même il apparaît des différences de croissance marquées chez les populations élevées sur estran.

Les données hydrobiologiques et sédimentaires d'un suivi d'élevage de 14 mois (mars 86 - mai 87), projetés sur les paramètres biométriques et biochimiques des 3 lots de palourdes montrent l'opposition des sestons avec le budget énergétique de la palourde japonaise. Ainsi dans la perspective de mieux maîtriser les interactions écophysologiques de cette espèce, il semble donc opportun d'étudier, dans les conditions les plus proches du milieu naturel, l'influence de la turbidité sur les capacités d'adaptation et l'allocation d'énergie de Ruditapes philippinarum.

MATERIEL ET METHODES

1. Dispositif expérimental

Le dispositif expérimental (fig. 26) permet de tester l'effet de l'accroissement de la charge sestonique minérale sur le comportement de Ruditapes philippinarum. Ainsi 2 conditions extrêmes du milieu naturel sont reproduites au laboratoire : l'accroissement sestonique associé à la granulométrie fine et la faible turbidité associée à la granulométrie grossière.

Deux types de sédiments (tableau 23) dont les fractions granulométriques sont déterminées par tamisage, sont préalablement traités à l'hypochlorite de sodium pendant deux jours afin de détruire la matière organique, puis rincés à l'eau douce et stabilisés à l'eau de mer pendant deux jours. Les sédiments à granulométrie fine (taux de pelites = 93,59 %) et à granulométrie grossière (sable fin = 85,95 %) sont utilisés comme substrats d'élevage respectivement des bacs 1 et 2 de 2,7 m X 0,5 m X 0,45 m chacun, baptisés bac "VV" et bac "SB".

Tableau 23 : Teneurs fractionnelles (%) des 2 sédiments d'élevage.

Fraction	Nature	
	Bac SB	Bac VV
Graviers ($> 2\ 000\ \mu\text{m}$)	2,8	0,15
Sables grossiers ($2\ 000 > x > 500\ \mu\text{m}$)	9,93	0,48
Sables fins ($500\ \mu\text{m} > x > 63\ \mu\text{m}$)	85,95	5,78
Pelites ($< 63\ \mu\text{m}$)	1,32	93,59

Un échantillon de 500 palourdes japonaises est collecté à partir d'un élevage pré-élevé un an en claires ostréicoles. Ces bivalves ont une taille moyenne de $31,37\ \text{mm} \pm 0,43$ pour un poids moyen de $7,80\ \text{g} \pm 0,46$.

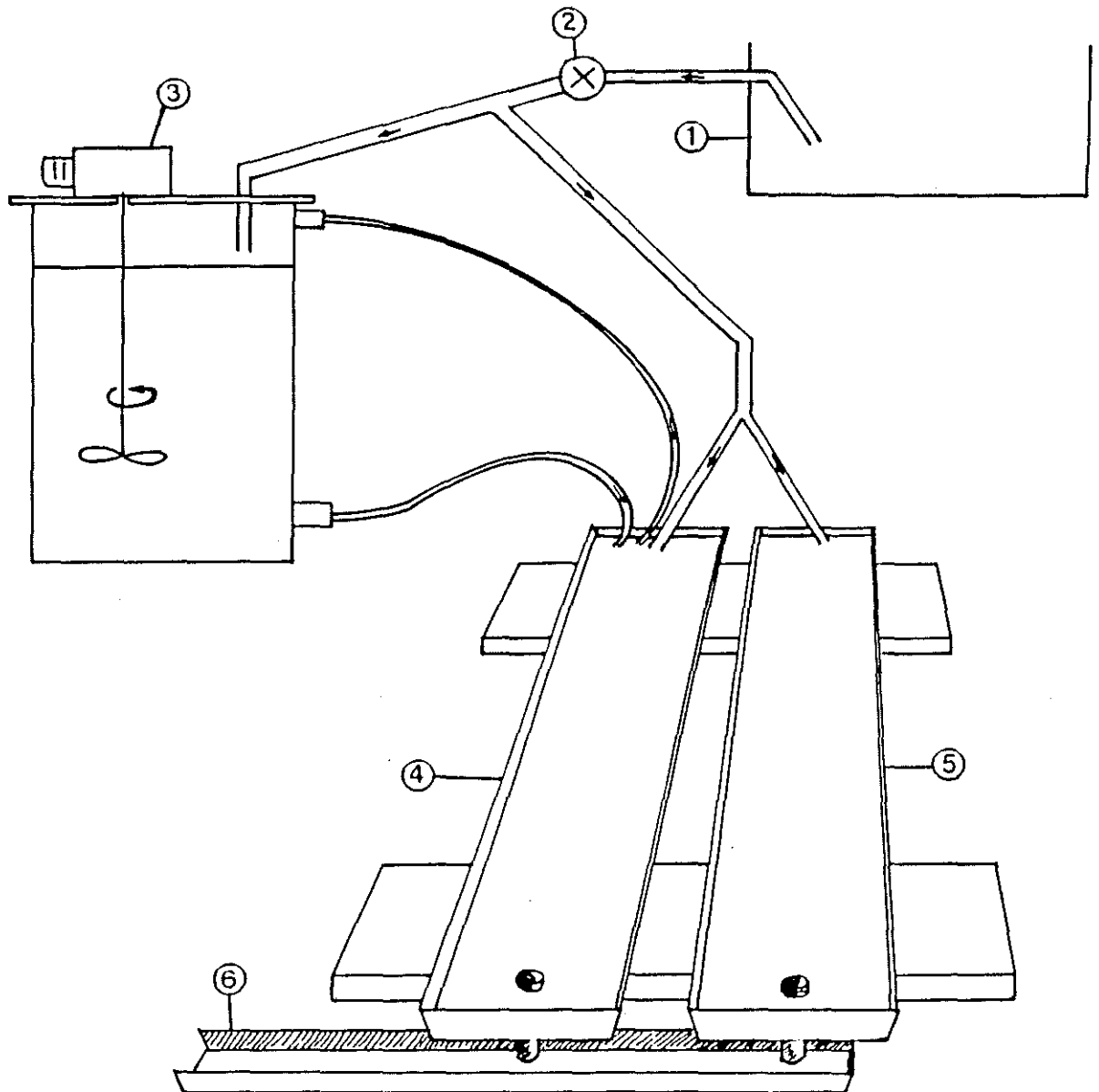


Figure 26 : Dispositif expérimental pour la mesure de l'effet de la charge sestonique sur *Ruditapes philippinarum*. ① bassin de 300 m³ ; ② pompe de 100 m³/h ; ③ moteur muni d'une hélice pour homogénéiser la solution riche en silt ; ④ bac "VV" à forte turbidité ; ⑤ bac "SB" à faible turbidité ; ⑥ gouttière.

Les palourdes sont marquées et mesurées dans leur plus grande longueur, pour permettre un suivi individuel des paramètres biométriques. Deux lots homogènes sont constitués aléatoirement et répartis à raison de 250 individus/m², à partir du 20 mai 1987 dans les bacs, l'un à forte turbidité et l'autre à faible turbidité, respectivement surnommés "VV" et "SB". Les bacs sont alimentés par de l'eau fraîchement pompée dans le milieu naturel et stockée dans un bassin extérieur de 300 m³. Le taux de renouvellement dans les bacs est supérieur à la capacité de filtration moyenne de 3 l/g de chair sèche/h (Deslous-Paoli et al., 1987 1b) pour reproduire les conditions naturelles d'abondance nutritionnelle. En d'autres termes, l'hypothèse de conditions trophiques non limitantes est respectée. Les palourdes sont ainsi acclimatées pendant un mois. L'élevage se déroule en circuit ouvert sans supplément nutritif. A l'image des claires ostréicoles, les palourdes subissent une immersion continue.

L'alimentation du bac "SB" recevant l'eau peu turbide n'est pas modifiée tout au long de l'expérimentation. A l'inverse, une cuve annexe de 3 m³ remplie d'eau fortement chargée en suspensions minérales ayant subi le même traitement que le substrat d'élevage, assure par gravitation, l'élévation de la turbidité du bac "VV" dès le 19 juin 1987. L'évacuation des biodépôts accumulés en surface des sédiments se fait tous les 15 jours.

2. Protocole d'échantillonnage

La recherche d'informations sur les paramètres jouant un rôle dans les interactions palourdes- milieu est réalisée par :

- des mesures et ajustements quotidiens de la turbidité et du débit au niveau des bacs,
- des mesures bimensuelles en vives eaux et mortes eaux successives des facteurs abiotiques et biotiques du milieu naturel, au niveau du site de pompage de l'eau qui alimente les bacs.
- des échantillonnages bimensuels de 10 individus par bac. L'appréciation des paramètres de croissance et la composition biochimique, se fait après dégorgeement des palourdes pendant 24 heures, pour vider le

tractus digestif et avoir des mesures représentatives de la composition biochimique,

- des mesures biométriques sur les individus morts dès leur apparition,
- des observations in situ de comportement.

2.1. Conditions environnementales

Tous les paramètres du milieu sont analysés selon les techniques décrites auparavant. Ainsi la température et la turbidité sont mesurées quotidiennement. La salinité, le seston, le phytoplancton, les constituants biochimiques sont mesurés tous les 15 jours.

2.2. Suivi des animaux

- Croissance et qualité des palourdes

De même, les techniques de mesure des paramètres biométriques et biochimiques sont déjà décrites.

- Valeurs énergétique

La méthode adoptée ici est la méthode indirecte qui se base sur la conversion des constituants biochimiques en équivalent énergétique.

Ainsi l'équation donnant la valeur énergétique de la chair s'écrit :

$$E1 = 23,65 \times (\text{Prot}) + 34,42 \times (\text{Lip}) + 17,16 (\text{Glu}) \quad (1)$$

(J) (mg) (mg) (mg)

La méthode de Lowry (1951) pour le dosage des protéines solubles ne permet pas de connaître les protéines de structure non extractible. L'application de l'équation 1 sur les résultats des dosages biochimiques occasionne donc une sous estimation de la valeur énergétique des palourdes (Héral et Deslous-Paoli, 1983). Or, selon la chair sèche sans cendres peut être totalement convertie en équivalent énergétique en appliquant les coefficients de conversion calorique sur les constituants

constituants biochimiques (protéines, lipides et glucides). Ainsi les protéines totales pourraient donc s'écrire :

$$(\text{Prot.tot}) = (\text{P.S.S.C.*}) - ((\text{glu}) + (\text{Lip})) \quad (2)$$

en reportant 2 dans 1, on obtient :

$$\begin{array}{rcccc} E2 = & 23,65 \times & \text{P.S.S.C.} & - & 10,77 \times & \text{Lip} & + & 6,49 \times & \text{Glu} \\ (J) & & (mg) & & (mg) & & & (mg) & \end{array}$$

La teneur énergétique de la chair est exprimée en Joule/mg de P.S.S.C.. Pour comparer les teneurs énergétiques des gamètes, dans les deux bacs, un indice est calculé selon :

$$IE = \frac{\text{Quantité énergie émise}}{\text{Quantité d'énergie avant ponte}} \times 100$$

- Mortalités - pathologie

Des relevés systématiques de coquilles vides sont effectués au cours de l'expérimentation afin de chiffrer l'évolution de la mortalité. La mesure de l'axe antéro-postérieur sur les coquilles des individus morts permet d'estimer leur accroissement en taille à partir du semis. Parallèlement, des échantillons de palourdes vivantes sont analysés au LPGIM** à la Tremblade afin d'établir une surveillance zoosanitaire des palourdes en élevage.

* Poids sec sans cendres

** Laboratoire de Pathologie et Génétique des Invertébrés Marins.

RESULTATS

I. HYDROBIOLOGIE1. Facteurs abiotiques- La température

Les variations thermiques (fig. 27) sont irrégulières de mai à septembre. L'évolution de la température présente deux pics, le premier au début du mois de juillet et le second vers la mi-août. La température moyenne durant l'expérimentation est de 21,9°C.

- La salinité

La salinité (fig. 27) est constamment croissante au cours de l'expérimentation. Elle reste toujours dans la zone tolérable par R. philippinarum, la salinité moyenne est de 33 ‰ et reste dans un intervalle de 31 à 34 ‰.

- L'oxygène dissous

L'oxygène dissous de l'eau baisse en quantité (fig. 27) et en pourcentage par rapport à la saturation (fig. 27) pour atteindre un minimum de 4,4 mg/l avec un pourcentage par rapport à la saturation de 88 % à la mi-août ; taux très courant lorsque les eaux se réchauffent.

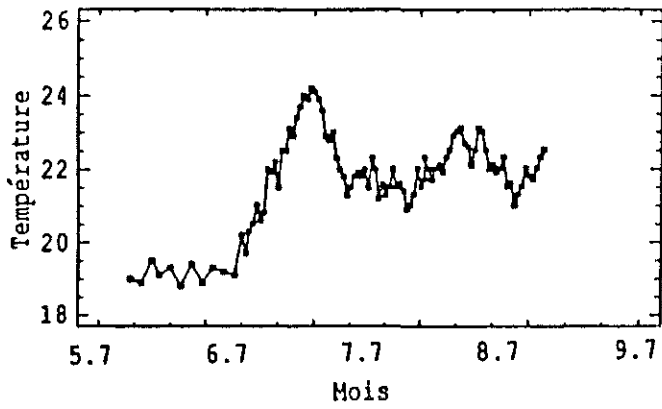
- Turbidité

L'évolution de la turbidité est corrélée à la charge minérale en suspension ($r = 0,97$). L'équation de régression exprimant la charge sestonique Q en mg.l^{-1} s'écrit :

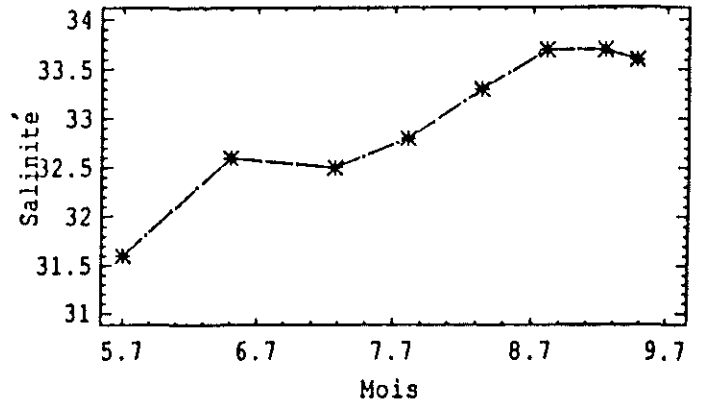
$$Q = 1,74 \times (\text{turbidité}) - 0,23$$

La figure 27 montre les variations des charges sestoniques enregistrées au cours du suivi. Dans le "bac SB", le seston minéral est proche des fluctuations dans le milieu naturel tout en restant inférieur ;

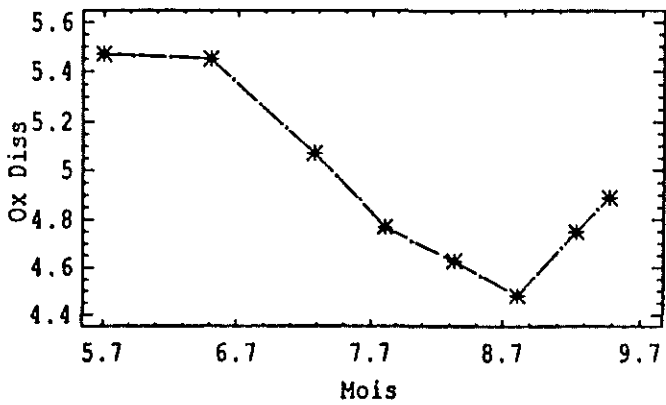
TEMPÉRATURE



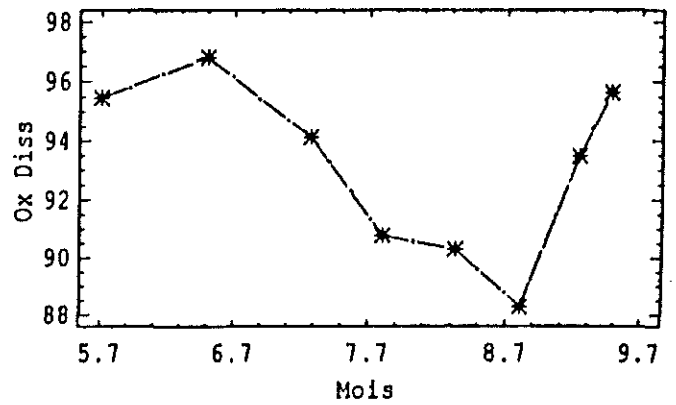
SALINITÉ (%)



OXYGÈNE DISSOUS (mg/l)



OXYGÈNE DISSOUS (%)



TURBIDITÉ (NTU)

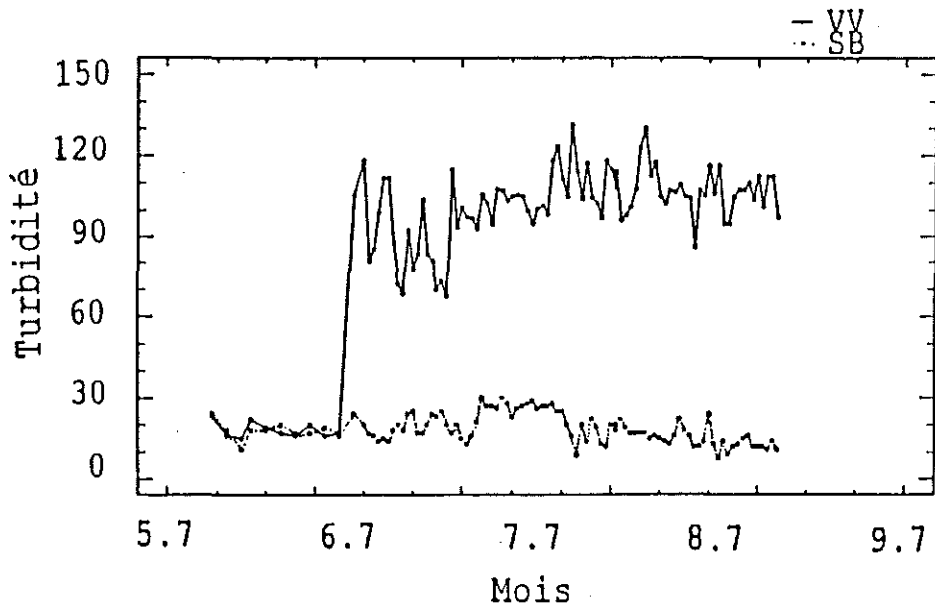


Figure 27: Evolution des paramètres abiotiques pendant la période expérimentale. ("VV" : milieu fortement turbide ; "SB" : milieu faiblement turbide).

la valeur moyenne est de 32,2 mg/l (9,7). L'évolution dans le bac "VV" est plus irrégulière mais reste toujours plus importante que la charge sestonique du milieu naturel, la valeur du seston moyen est de 178,1 mg/l (22,1) soit 6 fois plus que "SB" en moyenne.

2. Facteurs biotiques du milieu

- Seston organique

Le seston organique (fig. 28) suit l'évolution de la turbidité dans le milieu naturel. En effet le niveau de la matière organique en suspension atteint la moitié de sa valeur initiale pour se stabiliser à 4,5 mg/l à partir du mois de juillet.

- Phytoplancton

La biomasse phytoplanctonique active représentée par la chlorophylle a (fig. 28) est deux fois plus abondante que le phytoplancton en cours de dégradation représenté par les phéopigments (fig. 28). Parallèlement à la chute en matière organique, les pigments photosynthétiques baissent de trois fois par rapport à leur niveau initial. Ils atteignent dès le début du mois de juillet 2 µg/l et 1,2 µg/l pour le phytoplancton actif et le phytoplancton en dégradation, restant stationnaire jusqu'à la fin de l'expérimentation.

- Nourriture potentielle - Energie potentielle

Un apport organique important marque la période printanière qui se prolonge jusqu'à la fin du mois de juin. Par ailleurs, les glucides et les protéines particulières (fig. 29) reproduisent l'évolution du seston organique avec une augmentation à partir du mois de mai pour atteindre le maximum en juin d'un niveau de 0,64 mg/l pour les protéines et 0,50 mg/l pour les glucides. A l'inverse, l'évolution des lipides particuliers (fig. 29) est similaire à celle du phytoplancton qui décroît progressivement depuis le début de l'expérimentation pour atteindre un niveau trois fois moindre dès la fin du mois de juin avec 0,12 mg/l. La nourriture potentielle représentée par l'ensemble des PLG suit l'évolution des protéines et glucides particulières. Le niveau alimentaire de 1,3

SESTON ORGANIQUE (mg/l)

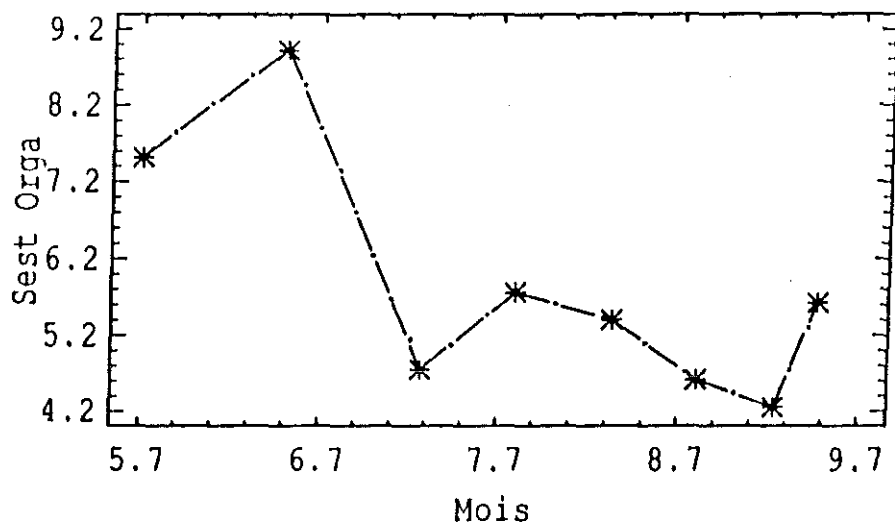
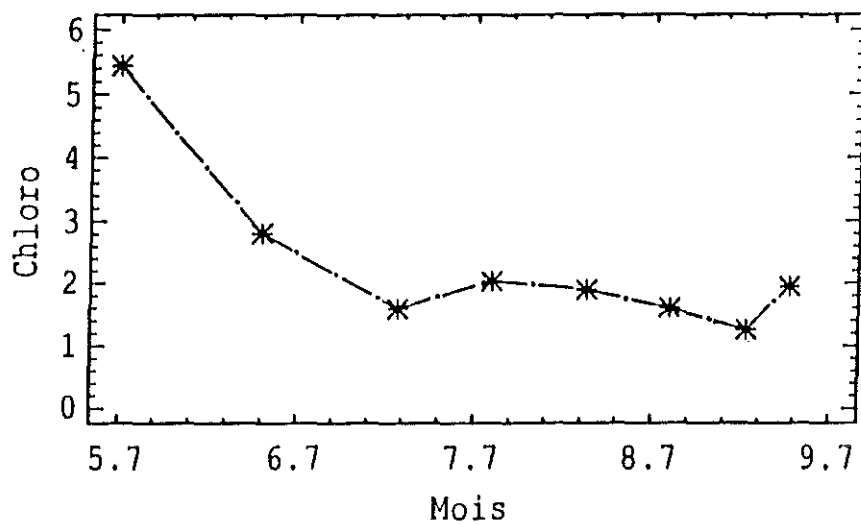
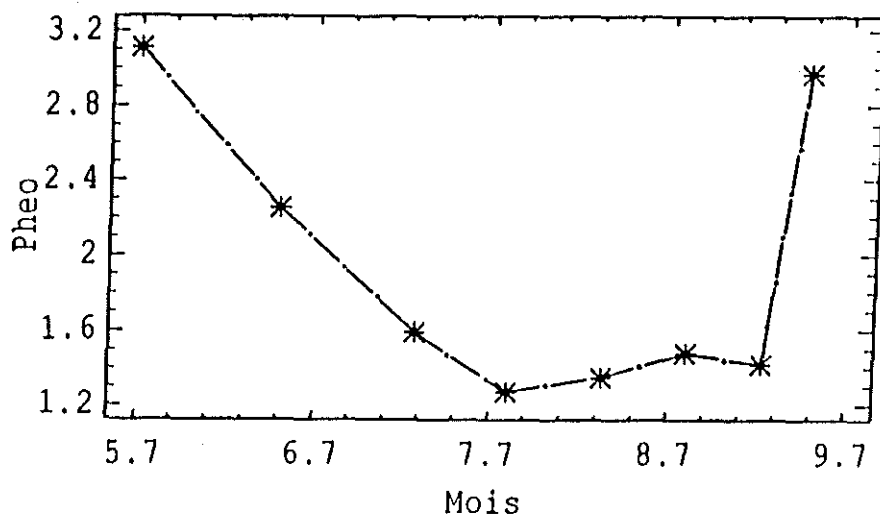
CHLOROPHYLLE ($\mu\text{g/l}$)PHEOPIGMENTS ($\mu\text{g/l}$)

Figure 28: Evolution du seston organique et des pigments photosynthétiques dans les deux bacs d'élevage expérimental.

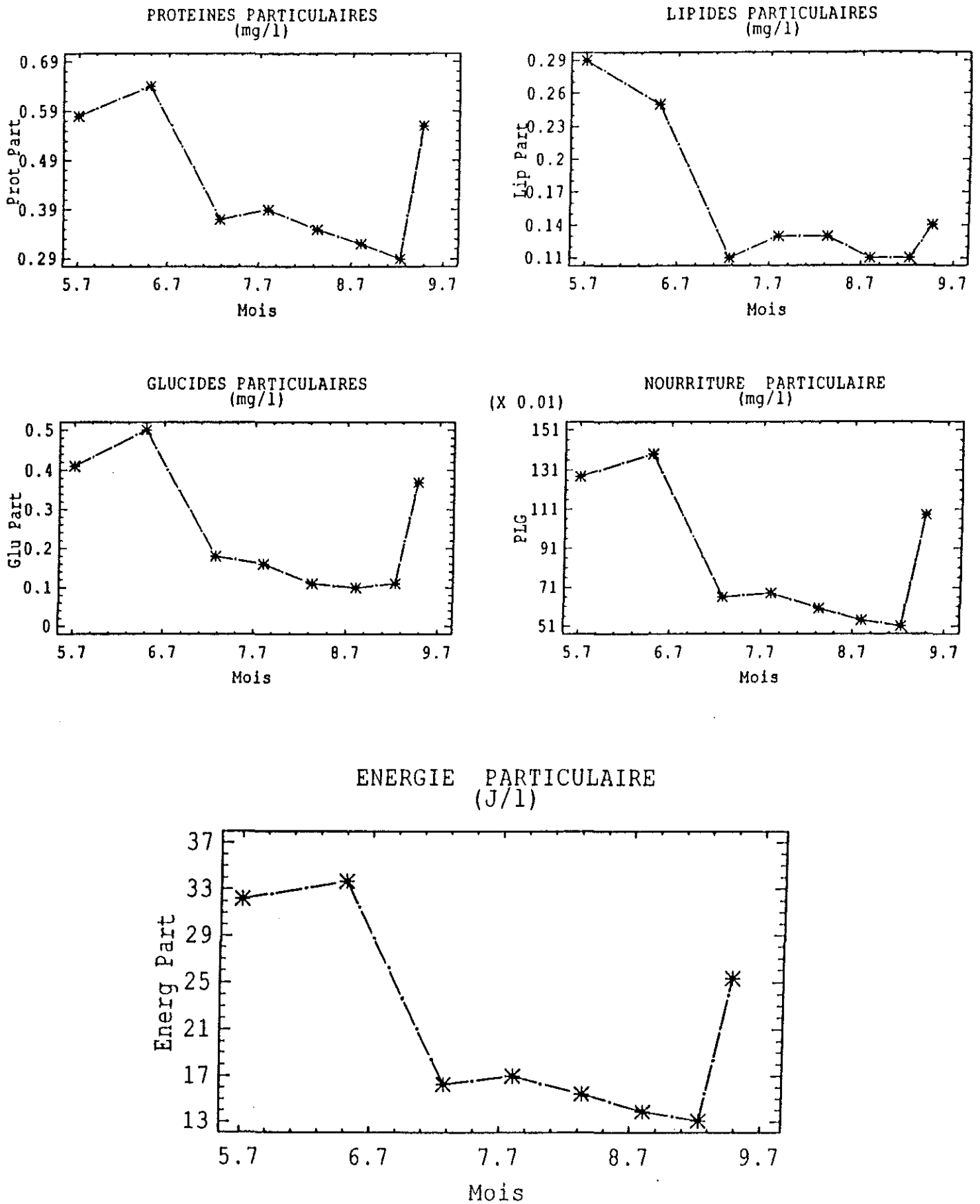


Figure 29: Evolution des constituants biochimiques particuliers dans les deux bacs d'élevage expérimental.

mg/l en mai-juin atteint un niveau stable de 0,6 mg/l dès le début du mois de juillet. De même l'énergie potentielle (fig. 29) d'une valeur de 33 J/l en fin de printemps chute à 15 J/l dès le début du mois de juillet.

11. LES PALOURDES

1. Comportement des palourdes

Les palourdes introduites dans les bacs effectuent des déplacements en surface de faible amplitude (50 cm) en quête de leur habitat définitif. L'enfouissement des palourdes est total trois jours après le semis. La période d'acclimatation, caractérisée par une alimentation en eau identique dans les deux bacs se déroule sans anomalie apparente. L'accroissement de la charge minérale dans le bac "VV" entraîne des modifications de comportement très nettes. Les palourdes refoulent constamment des agrégats de particules sous forme de panaches de pseudofécès produits uniformément dans tout le bac "VV" à une fréquence élevée.

En fait l'eau est pompée au niveau du siphon inhalant. Arrivées au contact des filaments branchiaux, les particules subissent un tri grâce aux mécanismes ciliaires branchiaux et s'enrobent de mucus (Mac Ginitie, 1945 in Franc, 1960). La partie retenue par le bivalve passe dans la cavité suprabranchiale et sera convoyée vers la bouche par les palpes labiaux. De fortes concentrations de matière en suspension colmatent les fentes branchiales qui se rétrécissent (Kellogg, 1915) ; les particules agglutinées par le mucus sont entraînées vers le bord inférieur de la cavité palléale et s'accumulent sous forme de pseudofécès dans la région postérieure de la cavité palléale avant d'être expulsées énergétiquement par le siphon inhalant à la suite de contractions brusques des valves. De par les courants exhalants puissants, les emplacements des siphons dans le sédiment sont constamment élargis, contrairement aux habitats des palourdes "SB" qui sont peu marqués.

Les biodépôts sont très visibles dans le bac "SB" ; frais ils sont de couleur marron clair - verdâtre. Dans le bac "VV", les biodépôts forment avec les dépôts sestoniques une phase plus épaisse et plus sombre. Les palourdes, enfouies plus profondément que dans le bac "SV" allongent plus le siphon exhalant évacuateur de fèces à la surface du sédiment.

2. Croissance et qualité des palourdes

2.1. Biométrie

Les résultats présentés dans le tableau 24 montrent l'évolution des paramètres biométriques au cours du suivi. L'évolution de la croissance est parallèle dans les deux modalités. Afin de tester des phénomènes biologiques simultanés, les séries temporelles sont décalées. Les analyses de variance* en introduisant comme facteur la date et le mode d'élevage, permettent alors de distinguer deux lots distincts significativement pour tous les paramètres biométriques. Les palourdes présentent une croissance plus ralentie dans le bac turbide. Les comparaisons de moyenne sur la totalité des palourdes vivantes en fin de suivi confirment ces analyses où la longueur et le poids moyens sont de $35,6 \text{ mm} \pm 1,4$, $10,1 \text{ g} \pm 1,25$ pour le bac "SB" contre $34,3 \text{ mm} \pm 1,8$, $9,5 \text{ g} \pm 1,7$ pour le bac "VV".

- Croissance linéaire

La croissance linéaire (fig. 30) est importante jusqu'à la fin du mois de juin correspondant à une abondance de la ration alimentaire disponible et à cette période à une dominance de la croissance somatique par rapport à la croissance gonadique. Les palourdes croissent de 3 mm en longueur, de 2 mm en hauteur et 1 mm en épaisseur en un mois et demi. Le ralentissement de la croissance est noté dès le mois de juillet. La croissance en longueur s'arrête dans le bac "VV" un mois avant le bac "SB" dès la deuxième semaine de juillet. A cette date, la longueur est de $35,3 \text{ mm} \pm 0,4$ contre $34,1 \pm 0,5$. L'accroissement journalier moyen en longueur est présenté dans le tableau 25. Les valeurs pour les palourdes "SB" sont toujours supérieures. L'écart entre les deux lots est maximal vers la fin du mois de juillet $0,188 (0,04)$ pour "SB" contre $0,129 \pm 0,07$ pour "VV". Les analyses de variance effectuées sur la totalité des accroissements, montrent une différence significative entre les deux

* Les analyses de variance sont effectuées en employant le test F de Fischer au seuil de 5 % et le test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes

Tableau 24: Evolution des paramètres biométriques dans les 2 modalités expérimentales. ("SB" : milieu peu turbide, "VV" : milieu fortement turbide). Les valeurs entre parenthèses représentent les écarts-types.

Parametre Date	Longueur mm	Hauteur mm	Epaisseur mm	Poids total g	Poids coq. g	Poids sec mg
21.05.87	31,37 (0,43)	23,54 (0,28)	15,94 (0,29)	7,80 (0,46)	4,29 (0,17)	285,23 (11,07)
15.06.87	SB 33,97 (0,55)	24,96 (0,33)	16,84 (0,28)	9,61 (0,41)	4,98 (0,24)	588,01 (33,3)
	VV 32,87 (0,31)	24,53 (0,22)	15,82 (0,18)	8,70 (0,23)	4,60 (0,17)	534,29 (22,7)
8.07.87	SB 34,59 (0,42)	25,55 (0,34)	16,84 (0,23)	9,84 (0,30)	5,08 (0,13)	585,78 (32,7)
	VV 33,12 (0,56)	24,85 (0,34)	16,81 (0,25)	9,11 (0,33)	4,69 (0,16)	407,54 (26,4)
24.07.87	SB 35,24 (0,62)	25,90 (0,45)	17,23 (0,47)	10,46 (0,66)	5,36 (0,36)	403,65 (23,7)
	VV 34,51 (0,39)	25,59 (0,32)	17,46 (0,46)	10,36 (0,49)	5,40 (0,31)	399,41 (28,4)
10.08.87	SB 35,26 (0,41)	26,18 (0,41)	17,74 (0,23)	10,52 (0,37)	5,51 (0,26)	486,7 (33,4)
	VV 34,12 (0,53)	25,55 (0,20)	17,14 (0,27)	10,11 (0,40)	5,34 (0,24)	412,06 (22,6)
24.08.87	SB 35,37 (0,57)	26,04 (0,44)	17,66 (0,34)	10,32 (0,43)	5,58 (0,23)	292,34 (12,88)
	VV 33,89 (0,41)	25,20 (0,31)	17,30 (0,36)	9,85 (0,45)	5,17 (0,28)	283,0 (14,69)
7.09.87	SB 35,21 (0,47)	25,89 (0,33)	17,55 (0,30)	10,37 (0,40)	5,45 (0,26)	237,69 (13,44)
	VV 34,08 (0,59)	25,12 (0,42)	17,08 (0,35)	9,84 (0,52)	5,18 (0,31)	281,33 (19,33)
14.09.87	SB 34,75 (0,29)	26,07 (0,20)	17,76 (0,16)	10,43 (0,22)	5,65 (0,12)	220,27 (9,84)
	VV 34,47 (0,37)	25,55 (0,23)	17,24 (0,21)	10,02 (0,26)	5,34 (0,16)	224,94 (8,72)

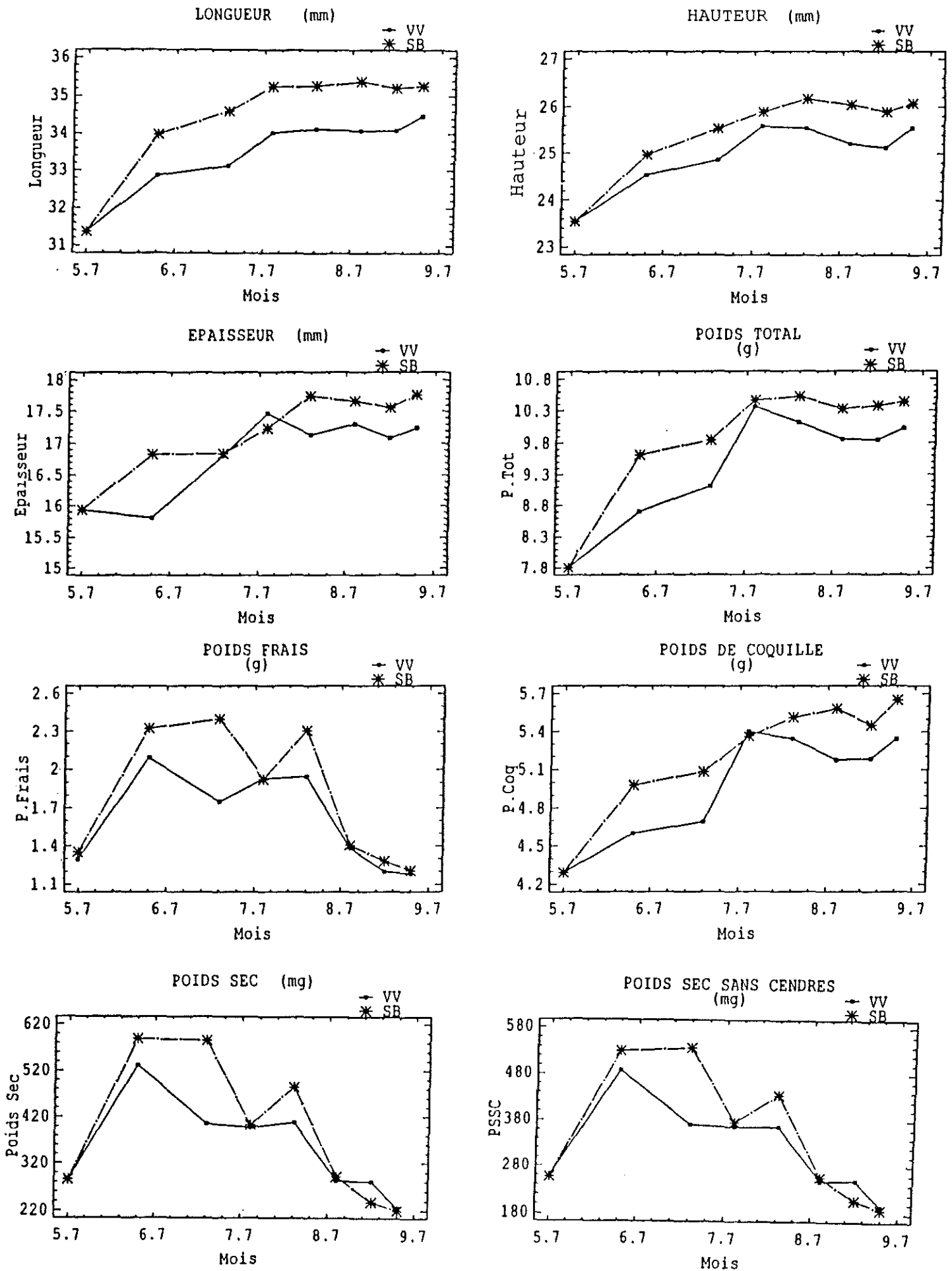


Figure 30: Evolution des paramètres biométriques dans les 2 modalités expérimentales ("VV" : milieu fortement turbide ; "SB" : milieu faiblement turbide).

bacs. Les écarts entre les deux modalités sont confirmés par les mesures effectuées en fin d'expérimentation sur la totalité des palourdes vivantes avec des valeurs de 0,107 (0,04) pour le bac "SB" et $0,087 \pm 0,03$ pour le bac "VV".

Tableau 25 : Evolution de l'accroissement journalier moyen. ("VV" : milieu fortement turbide, "SB" : milieu faiblement turbide). Les valeurs entre parenthèses représentent les écarts-types.

	15/6	8/7	24/7	10/8	24/8	7/9	14/9
Bac "VV"	0,227 (0,08)	0,174 (0,05)	0,129 (0,07)	0,129 (0,06)	0,068 (0,01)	0,084 (0,04)	0,09 (0,03)
Bac "SB"	0,252 (0,07)	0,211 (0,02)	0,188 (0,04)	0,163 (0,05)	0,130 (0,03)	0,105 (0,04)	0,10 (0,02)

- Croissance pondérale

. Coquille

Le poids de coquille est corrélé aux paramètres linéaires ($r = 0,9$, $N = 180$). la coquille présente deux phases d'accroissement. Une augmentation rapide (fig. 30) durant le premier mois de 0,8 g pour les palourdes "SB", 0,5 g dans le bac "VV". Dès la deuxième quinzaine du mois de juin, la croissance coquillière est freinée. Dans le bac "VV", la croissance s'arrête à 5 g à partir du mois de juillet tandis qu'une croissance ralentie quasi-continue est notée dans le bac "SB" où le poids coquiller final est de 5,7 g.

. Chair - Effort de reproduction

L'évolution du poids sec (fig. 30) montre une croissance rapide en début d'expérimentation en particulier dans le bac "SB". Un gain de 300 mg dans "SB" contre 250 mg dans "VV" en 3 semaines. Cette augmentation observée durant l'acclimatation correspond à un niveau trophique élevé. Une baisse du poids sec de 126,75 mg est enregistrée dans le bac "VV" dès l'accroissement de la turbidité. Cette chute est attribuée à une première

émission de gamètes due au stress de turbidité. La première ponte dans le bac "SB" n'intervient qu'à la fin du mois de juillet c'est à dire trois semaines plus tard lorsque la température passe par un maximum de 24°C. L'effort de reproduction et la fécondité (tableau 26) sont plus importants d'environ 1/3 dans le bac "SB" par rapport au bac "VV".

Tableau 26 : Energie allouée à la reproduction dans les 2 modalités d'élevage. ("VV" : lot de palourdes en milieu très turbide et "SB" : lot de palourdes en milieu peu turbide).

	1ère ponte			2ème ponte			Effort de reproduction global		
	IPGS (%)	Fécondité (mg)	Valeur énergétique (J)	IPGS (%)	Fécondité (mg)	Valeur énergétique (J)	IPGS (%)	Fécondité (mg)	Valeur énergétique (J)
SB	62,30	182,13	3 971,37	66,48	194,36	4 346,67	128,78	376,49	8 318,04
VV	44,79	126,75	2 840,84	45,60	129,06	2 868,29	90,39	255,81	5 709,13
Ecart	17,51	53,38	1 130,53 39,80 %	20,88	65,3	1 478,38 51,54 %	38,39	120,68	2 608,91 45,67 %

La reprise en poids sec consécutive à la première émission n'est observable que dans le bac "SB" (+ 83,05 mg). Cela confirme le fait que les conditions trophiques sont non limitantes après cette première émission. Au moment du second pic de température, en fin août, des pertes de poids sec sont enregistrées, simultanément dans les deux bacs représentant une seconde émission. L'effort de reproduction et la fécondité restent inchangés pour chacun des bacs. L'investissement global dans la reproduction est de 376,49 mg pour le bac "SB" contre 255,81 mg pour le bac "VV" soit une différence significative au seuil de 0,05 % d'énergie émise de 38,39 %. Ainsi, L'investissement des palourdes dans la reproduction dépasse leur poids somatique de 29 % dans le bac "SB" alors qu'il est inférieur de 10 % par rapport au poids somatique dans le bac "VV".

Bien qu'il soit observé une croissance de la coquille au cours de l'expérimentation, le gain en poids sec est entièrement investi dans la reproduction, le niveau de poids sec en fin de suivi n'est pas significativement différent du poids de départ dans les deux bacs.

2.2. Allométrie

Les comparaisons des coefficients d'allométrie cumulé et inter-bacs sont présentés dans le tableau 27. La turbidité importante n'affecte pas l'allométrie des coquilles. En effet, aucune différence significative au seuil de 5 % n'est observée en comparant les différentes relations $Lon = F(Hau)$, $Lon = F(Epa)$, $Hau = F(Epa)$, $Ptot = F(Lon)$, $Ptot = F(Hau)$, $Ptot = F(Epa)$ entre les deux lots malgré des corrélations intra-bac hautement significatives. L'allométrie est positive pour toutes les relations ainsi étudiées.

2.3. Paramètres biochimiques

- Evolution en valeur absolue

L'état physiologique des palourdes est corrélé à l'évolution des constituants biochimiques, dans leur chair, qui est présentée dans le tableau 28. Des remaniements profonds de la composition biochimique des animaux sont enregistrés en fonction des bacs. Les premières émissions n'étant pas synchrones, les traitements statistiques sont alors effectués sur des données décalées dans le temps pour tester des processus biologiques simultanés. Les analyses de variance*, après transformation logarithmique des variables protéines, lipides et glucides, montrent des différences significatives entre les bacs pour les prélèvements précédant les pontes sauf pour le métabolisme glucidique qui ne semble pas affecté par le facteur turbidité. Par ailleurs, l'évolution des sucres libres semble indépendante des phénomènes de reproduction. Cependant, il faut préciser que l'expérimentation a débuté en cours de gamétogenèse au moment où les glucides atteignent leur niveau maximum dans les populations d'élevage ; en outre pendant la gamétogenèse, il se produit un transfert permanent des sucres vers les lipides.

* Le test F de Fischer est employé au seuil de 5 % pour tester les effets des facteurs turbidité et état de maturation ainsi que leur interaction sur la composition biochimique des palourdes.

Tableau 27 : Relations d'allométrie pour les 2 modalités d'élevage ("VV" : milieu fortement turbide, "SB" : milieu peu turbide). Lon = longueur, Hau = Hauteur, Epa = épaisseur, Ptot = Poids total.

Y = AX ^B	Lon = F (Hau)			Lon = F (Epa)			Hau = F (Epa)		
	VV	SB	Σ	VV	SB	Σ	VV	SB	Σ
B	0,991	0,950	0,980	0,570	0,586	0,594	0,550	0,582	0,576
A	1,383	1,586	1,435	6,713	6,495	6,309	5,291	4,874	4,933
Coefficient de corrélation	0,896 ^{**}	0,878 ^{**}	0,892 ^{**}	0,682 ^{**}	0,693 ^{**}	0,699 ^{**}	0,728 ^{**}	0,743 ^{**}	0,745 ^{**}

Y = AX ^B	Ptot = F (Lon)			Ptot = F (Hau)			Ptot = F (Epa)		
	VV	SB	Σ	VV	SB	Σ	VV	SB	Σ
B	2,502	2,221	2,343	2,788	2,497	2,630	2,106	2,021	2,068
A	1,430	3,818	2,489	1,192	3,037	1,975	24,625	31,398	27,433
Coefficient de corrélation	0,874 ^{**}	0,845 ^{**}	0,864 ^{**}	0,881 ^{**}	0,879 ^{**}	0,882 ^{**}	0,880 ^{**}	0,909 ^{**}	0,896 ^{**}

La période d'acclimatation est marquée par une augmentation globale des constituants biochimiques (fig. 31). Les lipides et les protéines doublent en passant de 20 à 40 mg et de 100 à 200 mg respectivement. Une phase de stockage importante de sucres qui passent de 20 à 80 mg est observée pendant l'acclimatation. Le catabolisme des sucres se produit juste au moment où la température atteint son niveau le plus haut et se poursuit jusqu'à l'épuisement total en fin d'expérimentation. Le glycogène suit la même évolution que les sucres totaux.

En tenant compte de ce mécanisme de la reproduction qui transforme les réserves glucidiques en lipides indispensables à la maturation des produits génitaux, l'effort de reproduction global (tableau 26) n'apparaît pas comme fonction unique de ces accumulations glucidiques printanières. En période de gamétogenèse active, l'évolution des lipides est parallèle à l'évolution du diamètre ovocytaire et la teneur en eau des tissus. Les pics des lipides et des protéines interviennent simultanément dans les deux bacs juste avant les pontes. L'anabolisme des lipides et protéines nécessaires au développement d'autres lignées germinales est limité dans le bac "VV". Les palourdes "SB" synthétisent 13 mg de lipides alors que les palourdes "VV" n'en produisent que 4 mg (voir tableau 28).

Le second pic de lipide, 32,3 mg dans "VV" pour 41,1 mg dans "SB" synchrone dans les deux bacs est enregistré avant la deuxième émission. Le second pic des protéines (177 mg dans "SB" pour 163 mg dans "VV") est observé fin juillet. Il est plus précoce de 2 semaines dans "VV". Contrairement aux carbohydrates, les niveaux des lipides et protéines en fin septembre sont très proches de leurs valeurs initiales de début d'acclimatation à la mi-mai.

Tableau 28 : Evolution de la composition biochimique en valeur absolue de 2 lots de palourdes Ruditapes philippinarum ("VV" : milieu fortement turbide, "SB" : milieu faiblement turbide). Les valeurs entre parenthèses représentent les écarts-types.

Date	Parametre	PSSC (mg)	Prot (mg)	Lip (mg)	S. Tx (mg)	Gly (mg)	S. libres (mg)
21.05.87		256,33 (13,62)	105,53 (6,57)	18,97 (1,24)	19,14 (1,76)	16,30 (1,62)	2,84 (0,43)
25.06.87	VV	487,41 (21,19)	185,64 (7,66)	44,70 (2,57)	67,39 (3,92)	62,87 (4,41)	4,52 (0,87)
	SB	529,07 (30,73)	206,52 (13,38)	47,61 (2,97)	75,66 (5,51)	72,01 (5,42)	3,64 (0,34)
08.07.87	VV	370,85 (24,25)	155,89 (9,98)	25,35 (1,44)	48,28 (4,54)	46,38 (4,51)	1,90 (0,33)
	SB	536,53 (31,41)	229,30 (13,06)	53,93 (6,24)	54,56 (4,46)	50,93 (4,67)	3,63 (0,76)
24.07.87	VV	365,52 (26,41)	162,99 (10,82)	28,08 (1,37)	31,92 (5,73)	28,12 (5,92)	3,81 (0,52)
	SB	375,00 (22,08)	167,72 (9,95)	28,24 (1,52)	35,22 (3,46)	30,32 (3,22)	4,90 (0,61)
10.08.87	VV	366,62 (21,01)	148,31 (7,31)	32,33 (3,77)	21,87 (4,32)	11,89 (3,70)	9,98 (0,85)
	SB	434,26 (29,81)	177,83 (12,57)	41,06 (5,36)	27,46 (3,13)	16,25 (2,28)	11,21 (1,26)
24.08.87	VV	248,73 (13,22)	112,95 (6,17)	18,17 (1,23)	10,71 (1,87)	5,95 (1,57)	4,76 (0,53)
	SB	256,40 (11,13)	114,18 (4,17)	18,82 (1,31)	12,16 (1,52)	6,90 (1,37)	5,26 (0,73)
07.09.87	VV	249,30 (17,90)	113,01 (7,13)	20,05 (1,20)	10,05 (2,47)	3,87 (1,80)	6,18 (0,79)
	SB	208,39 (12,06)	95,71 (6,12)	16,50 (0,94)	6,17 (1,21)	1,47 (0,40)	4,70 (0,84)
14.09.87	VV	195,96 (7,70)	94,80 (4,33)	16,72 (1,04)	3,58 (0,40)	0,38 (0,12)	3,21 (0,34)
	SB	189,73 (8,94)	83,25 (5,49)	15,15 (0,89)	3,09 (0,66)	0,50 (0,30)	2,59 (0,38)
Moyenne	VV	317,04	135,33	25,44	26,61	22,01	4,60
	SB	348,76	147,06	30,14	29,19	24,29	4,90

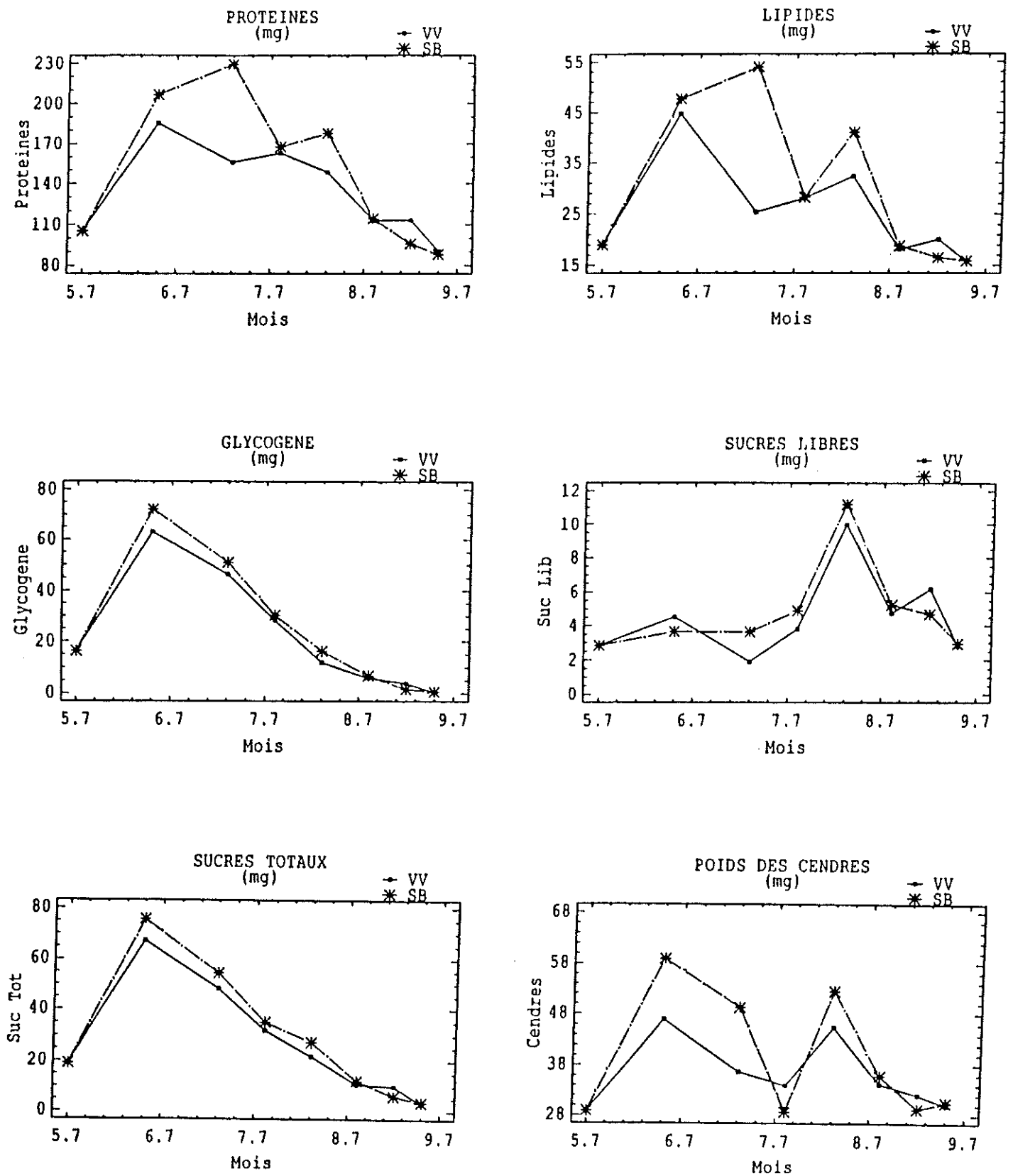


Figure 31 : Evolution de la valeur absolue des composants biochimiques des palourdes dans les 2 bacs d'élevage expérimental ("VV" : milieu fortement turbide ; "SB" : milieu faiblement turbide).

- Evolution en valeur relative

L'évolution biochimique exprimée en valeur relative (fig 32) par rapport à la chair sèche montre que hormis les protéines qui chutent d'environ 9 % de leur valeur initiale de 35 %, tous les autres composants augmentent par rapport à leur valeur initiale en période d'acclimatation : + 30 % en lipides dans le bac "VV", + 40 % dans le bac "SB" et les glucides doublent leur taux. Les progressions des teneurs en protéines au cours de gaméto-genèse active sont synchrones dans les deux bacs. Les valeurs minimales (35 %) sont toujours observées après la ponte. Le taux maximum de protéines (41 %) est atteint à la fin du mois d'août dans les deux bacs.

L'augmentation de la teneur en protéines intra-bacs est parallèle à l'évolution de la température. Les taux de protéines après les deux pontes se stabilisent à leurs valeurs initiales de début d'expérimentation.

La teneur en lipide semble représenter le meilleur indicateur de la ponte. Le taux de lipide varie beaucoup au cours de cette expérimentation : les minima de 6 à 7 % selon le bac signalent toujours une émission de gamètes, les maxima de 8 à 9 % coïncident toujours avec le diamètre maximum des ovocytes ($105,6 \text{ um} \pm 12,2$). Le premier pic de lipide plus important de 1 % dans "SB" est asynchrone entre les bacs. Toutefois une baisse de la teneur lipidique de même importance (25 %) est notée dans les deux bacs lors de la première émission. On démontre que les gamètes sont deux fois plus riches en lipides que le soma. Le second pic de lipides, synchrone dans les deux modalités est plus important dans le bac "SB", 8,5 % contre 7,8 % dans le bac "VV". L'investissement en lipide dans la seconde émission, est plus faible de 1/3 dans "VV" par rapport à "SB". Cette deuxième ponte ramène le taux des lipides à égalité à 6,4 % dans les deux bacs.

La teneur en sucre constitué essentiellement de glycogène, varie inversement à l'évolution des protéines et des lipides. En effet, la réaction favorisée en période de ponte est le catabolisme continu et progressif de l'intégralité des réserves glucidiques. En période de pré-maturation gonadique, les palourdes accumulent des réserves glucidi-

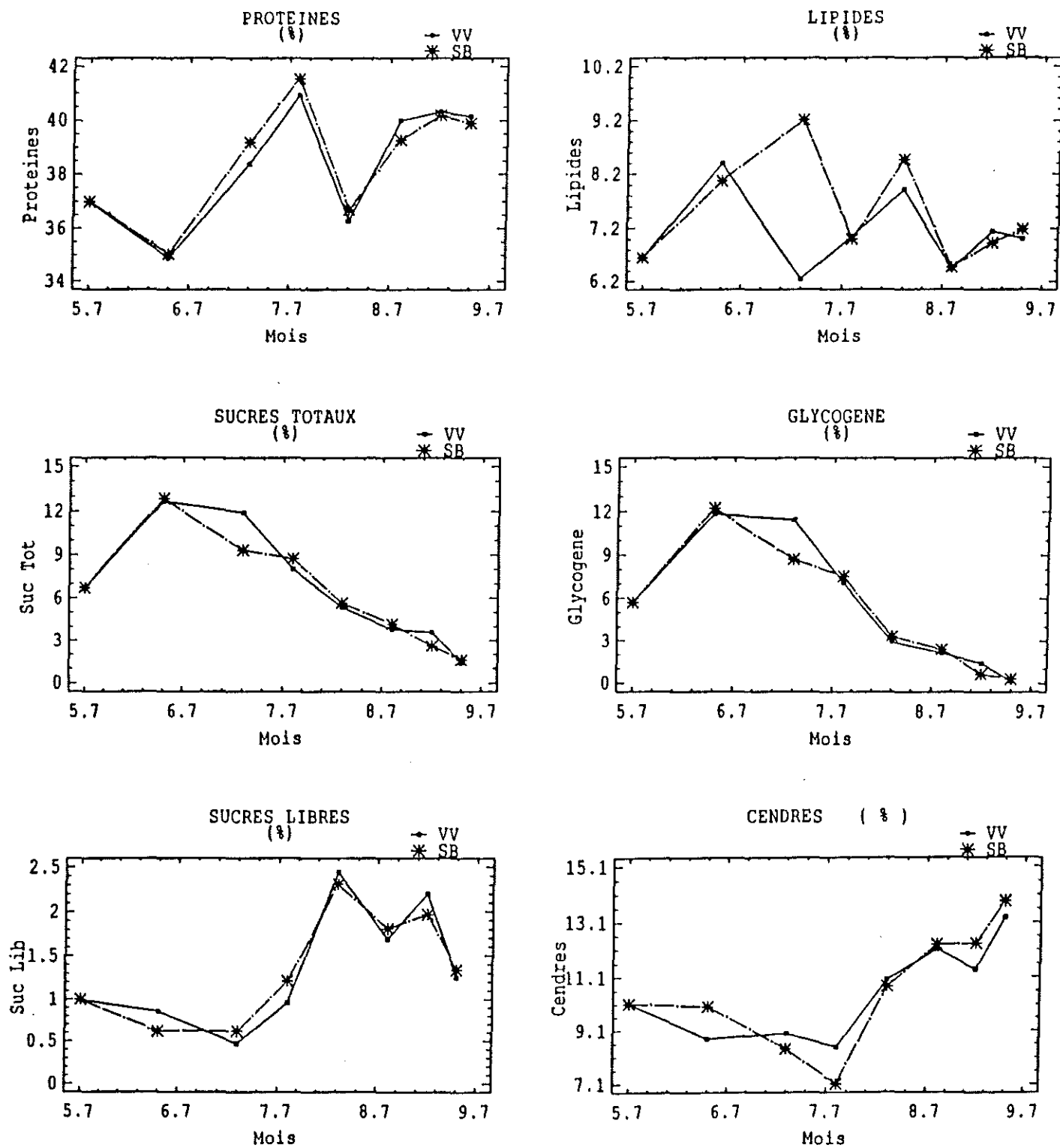


Figure 32: Evolution de la composition biochimique des palourdes en teneur relative. ("VV" : milieu fortement turbide, "SB" : milieu faiblement turbide).

ques. La première émission précoce dans le bac "VV", provoquée par la turbidité, entraîne une dépense 12 fois moindre en glycogène que les palourdes "SB" ; les taux de glycogène passent de 11,8 et 12,2 à 11,4 et 7,5 après la ponte respectivement dans "VV" et "SB". La seconde émission étant synchronisée, les palourdes du lot "VV" utilisent deux fois plus de carbohydrates dans l'élaboration des produits génitaux. La fin de la seconde émission est marquée par un taux de glycogène nul dans les deux bacs.

2.4. Indices de condition

L'état physiologique, l'état des réserves et le cycle sexuel des palourdes sont caractérisés par les indices I_1 , I_2 , dont l'évolution est présentée dans la figure 33. L'acclimatation des palourdes s'est déroulée sans perturbations physiologiques. Aucun symptôme de stress n'est décelé par suite du changement d'un milieu stagnant à un milieu à circulation courante. En effet durant cette période tous les indices de condition ont doublé.

Les périodes de forte réplétion des gonades sont aisément identifiables correspondant aux pics sur la fig. 33. La ponte influence nettement sur les différents indices. Seul le lot "SB" peut rehausser son indice de condition consécutivement à la première déplétion des gonades. Toutefois l'état des réserves énergétiques est en déficit continu après la période d'acclimatation. Ce processus s'accélère au moment de la ponte.

2.5. Animal standard

L'analyse de la variation des composés biochimiques en valeur absolue de l'animal standard (fig. 34) d'un poids de coquille de 6,1 g permet d'enlever la tendance "croissance" au cours de l'expérimentation.

Au cours du cycle de reproduction, ce sont les protéines qui varient le moins, suivies des lipides et des glucides. Les lipides évoluent parallèlement aux protéines et inversement aux sucres. Le maximum de protéines (145 mg) est toujours enregistré une à deux semaines

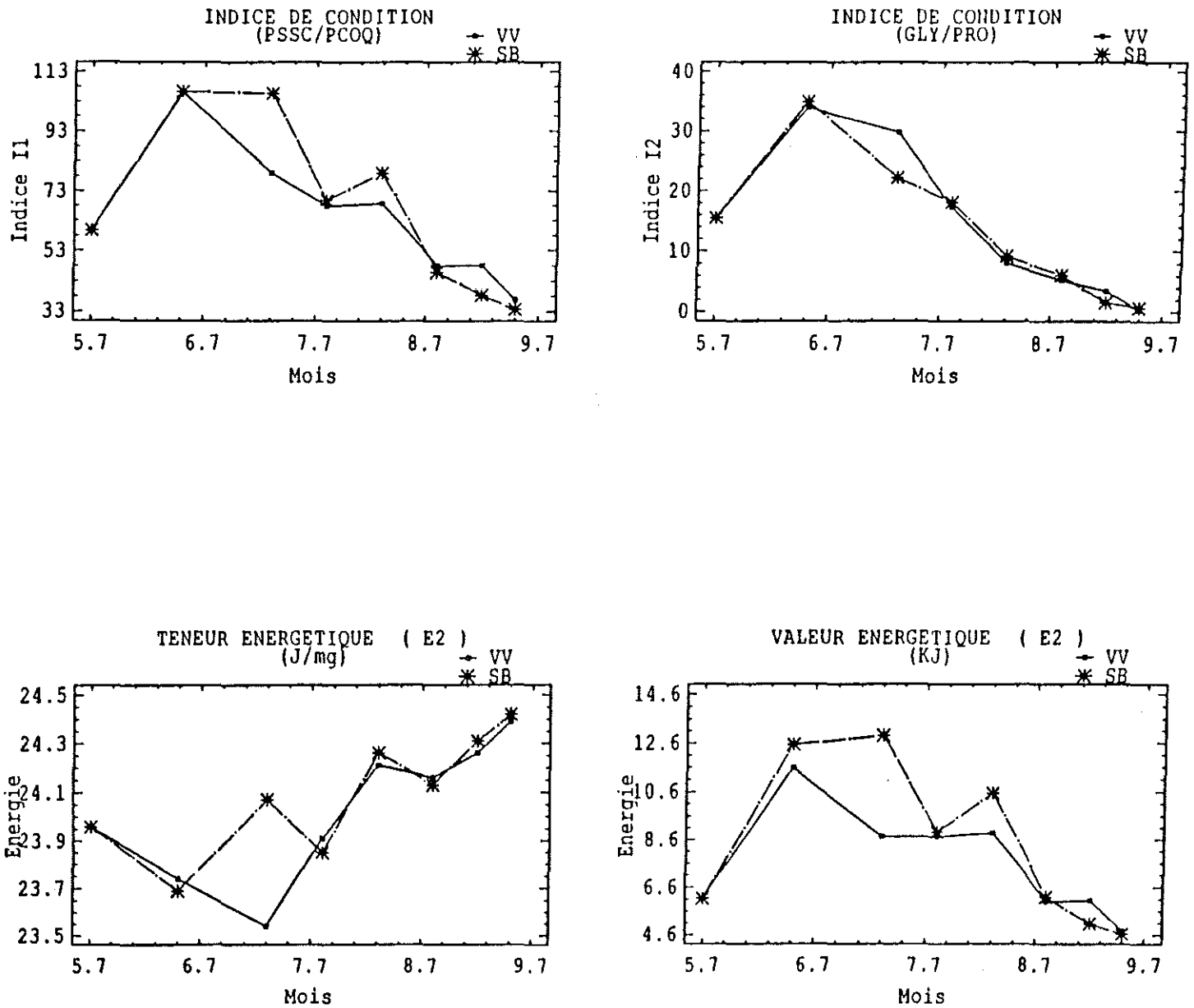


Figure 33 : Evolution des indices de condition et de l'énergie de la chair des palourdes dans les 2 conditions expérimentales ("VV" : milieu fortement turbide ; "SB" : milieu faiblement turbide).

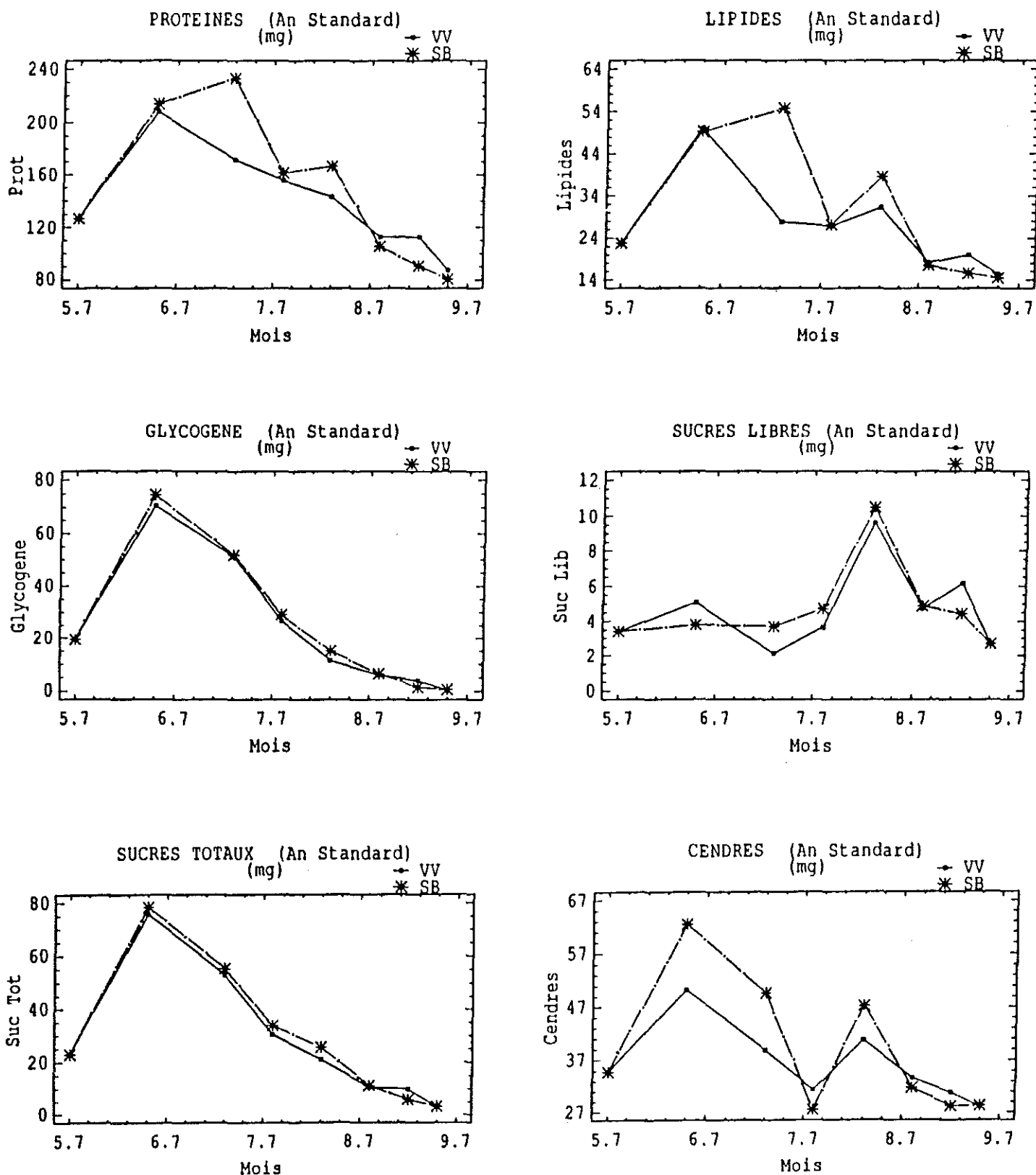


Figure 34 : Evolution de la composition biochimique d'un animal standard pour les 2 modalités d'élevage ("VV" : milieu fortement turbide, "SB" : milieu peu turbide).

avant la ponte ; les lipides sont à leur plus bas niveau de 22 mg après l'émission. Les différences entre les deux lots sont nettes concernant les lipides et les dates de ponte.

Toute la période de reproduction est marquée par l'utilisation des glucides qui correspondent à la plus importante ressource pour l'élaboration des produits génitaux.

2.6. Valeur énergétique

L'état physiologique des palourdes peut être estimé en terme énergétique (tableau 29). Les deux modes de calcul de la valeur énergétique E1 et E2 en Kjoules ont une évolution similaire à l'évolution du poids sec et permettent d'expliquer le cycle reproducteur.

Tableau 29 : Evolution de l'énergie dans la chair pour 2 lots de palourdes. ("VV" : lot en milieu fortement turbide, "SB" : lot en milieu faiblement turbide). Les valeurs entre parenthèses représentent les écarts-types.

Paramètre		
Date	E ₁ (Joule/mg)	E ₂ (Joule/mg)
21.05.87	13,56 (0,285)	23,96 (0,029)
25.06.87	VV 14,54 (0,286)	23,74 (0,077)
	SB 14,78 (0,172)	23,69 (0,041)
08.07.87	VV 14,53 (0,148)	23,54 (0,037)
	SB 15,31 (0,256)	24,07 (0,086)
24.07.87	VV 14,69 (0,088)	23,91 (0,095)
	SB 14,78 (0,114)	23,85 (0,055)
10.08.87	VV 13,63 (0,390)	24,21 (0,106)
	SB 14,02 (0,406)	24,26 (0,119)
24.08.87	VV 13,99 (0,375)	24,16 (0,058)
	SB 13,87 (0,220)	24,13 (0,051)
07.09.87	VV 14,18 (0,156)	24,25 (0,069)
	SB 14,96 (0,192)	24,31 (0,037)
14.09.87	VV 13,64 (0,354)	24,39 (0,020)
	SB 13,72 (0,330)	24,42 (0,033)
Moyenne	VV 14,15	24,02
	SB 14,22	24,09

L'estimation E2 semble plus satisfaisante que E1 malgré l'extrapolation de la quantité (P.S.S.C* - (lipides + glucides)) aux protéines totales et des valeurs plus élevées de 40 %. Par ailleurs, les teneurs énergétiques en J/mg de P.S.S.C.* estimées selon E2 reproduisent les phénomènes observés sur les palourdes et sont proches (24,09 J/mg selon E₂ pour 14,2 J/mg selon E₁) des valeurs moyennes rencontrées dans la littérature (cf tableau 12) pour les mollusques lamellibranches.

La quantité d'énergie double en période d'acclimatation et passe de 6,2 KJ à 11,6 et 12,5 KJ pour les lots "VV" et "SB" respectivement. Parallèlement une légère chute de la teneur énergétique (fig. 33) est observée dans les deux bacs. Cette baisse se poursuit jusqu'à la première ponte dans le bac "VV". Par contre dans "SB", la première émission est précédée d'une augmentation de la teneur énergétique. Les comparaisons de la teneur énergétique avant et après la ponte montrent une teneur énergétique moyenne pour les gamètes de 29 J/mg de P.S.S.C soit 20 % de plus que le soma. Les gamètes émises par les palourdes "SB" sont plus énergétiques de 26% que les gamètes produits dans le bac "VV" respectivement pour la première et seconde ponte (tableau 30). Les périodes pré-ponte sont toujours marquées par un niveau énergétique élevé dû à la production massive de produits génitaux.

Tableau 30 : Comparaison des indices énergétiques estimateurs de la teneur énergétique des gamètes des palourdes. ("VV" : lot en milieu fortement turbide, "SB" : lot en milieu peu turbide).

	Raceway	1ère ponte	2ème ponte	Reproduction globale
I E (%)	VV	24,55	32,31	28,43
	SB	30,75	41,26	36,01
Ecart		6,20	8,95	7,58

* Poids sec sans cendres

La déplétion gonadique intervient lorsque les minima de la teneur énergétique et de la valeur énergétique coïncident.

2.7. Etude des mortalités en élevage

Dès le début du mois de juillet, les panaches de pseudofécès se réduisent notablement ; la première ponte s'accompagne d'une réduction des rejets de fécès. Cette observation est confirmée par l'absence de biodépôts dans les bacs de stockage. L'affaiblissement occasionné par la turbidité et la ponte conduit à une fermeture plus prolongée des valves du bac "VV". En période de reproduction, la grande vulnérabilité des palourdes, l'amenuisement des aptitudes d'adaptation au stress dû à une turbidité élevée et l'épuisement des réserves énergétiques provoquent chez cette espèce de fortes mortalités. 44 % du lot "VV" sont morts contre 24 % dans le bac "SB" sur la période d'expérimentation. Les individus morts "SB" remontent en surface. Alors que les palourdes mortes "VV" restent enfouies et sont identifiées après arrêt momentané de la turbidité en observant la face interne de la coquille dans les habitats. Le sédiment devient noir sur une auréole de 10 cm de diamètre. Cette réduction productrice d'hydrogène sulfuré est le résultat de la dégradation de la chair des palourdes. La comparaison des accroissements des individus vivants (tableau 25) avec les accroissements des animaux récoltés morts (tableau 31) au cours de cette expérimentation selon la formule $\text{Log} (L_t/L_0) \times 100$, ne permet pas de conclure à une période précise de mortalité importante compte tenu des écarts types élevés sur les moyennes. Toutefois les observations chronologiques montrent que les mortalités en milieu fortement turbide sont intervenues dès l'accroissement sestonique, elles s'intensifient au moment des pontes, par contre les mortalités en milieu peu turbide sont surtout consécutives à la deuxième déplétion des gonades. La longueur moyenne des individus morts "VV" est de $33,76 \text{ mm} \pm 1,79$ contre $34,97 \text{ mm} \pm 1,72$ dans le bac à faible turbidité.

Tableau 31 : Comparaison des accroissements moyens des individus récoltés morts. $A = 100 \times \text{Log} (L_t - L_0)$ ("VV" : lot en milieu fortement turbide, "SB" : lot en milieu peu turbide).

Date	VV	SB
15.06	5,46 (1,9)	6,06 (1,7)
8.07	8,18 (2,1)	9,92 (1,1)
24.07	8,13 (4,5)	11,85 (2,4)
10.08	10,21 (4,6)	12,89 (4,3)
24.08	6,32 (1,2)	12,05 (2,5)
7.09	8,94 (4,5)	11,08 (3,9)
14.09	10,20 (3,7)	11,2 (2,8)
Mortalité	7,2 (3,8)	11,8 (5,2)

2.8. Pathologie

Des coupes histologiques, systématiquement effectuées en période de forte mortalité sur des palourdes vivantes permettent de dépister les éventuelles anomalies et maladies infectieuses, touchant les siphons, le manteau, les branchies, le muscle, les glandes digestives, la gonade...

Tous ces organes présentent un aspect apparent non lésé. Aucun agent pathogène du type microbien, bactérien ou fongique n'est décelé (Chagot, com. pers.) sur les deux lots.

DISCUSSION

1. Environnement

Hormis la charge sestonique minérale, dans le bac "VV", les paramètres hydrobiologiques présentent une évolution comparable aux observations de Robert (1982), Héral et al. (1984), qui remarquent que les poussées phytoplanctoniques associées aux réchauffements des eaux et l'augmentation de la salinité en mai-juin sont suivies d'un déclin de la nourriture potentielle en période estivale. Toutefois, les températures et salinités élevées de 24°C et de 34 ‰ respectivement restent compatibles avec la "plage fonctionnelle" de Ruditapes philippinarum définie par Bernard (1983). D'après Bardach et al. (1972), l'optimum de température pour Ruditapes philippinarum se situe autour de 23-24°C. Higgins (1969) démontre par ailleurs sa large tolérance à des salinités variant de 13,5 à 35 ‰. La turbidité maintenue élevée dans le bac "VV" a tenu compte des observations de Héral et al. (1983a), Gouletquer (1988), qui notent des valeurs fréquentes de 100 NTU en période hivernale dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron ou celles de Robert (1984) en Baie de Bourgneuf.

2. Biométrie- Allométrie

L'expérience ne permettait pas de conclure à l'effet de la turbidité sur l'allométrie de la palourde japonaise. L'étude de l'influence de la turbidité sur la morphométrie des Vénéridés est très discutée dans la littérature. Dès l'augmentation de la teneur en silt dans le bac à substrat vaseux, la croissance en épaisseur de la coquille est favorisée par rapport à la croissance en longueur (tableau 24). Ce résultat est à rapprocher des mêmes réponses chez Rangia cuneata soumise à des conditions de jeûne prolongé (Moss Lane, 1986). Par ailleurs Eagar et al. (1984) travaillant sur Venerupis rhomboïdes montrent que la turbidité élevée, par son action irritante sur le manteau et les siphons, pourrait affecter leur degré d'extension et induire comme l'ont montré Pratt

(1953) et Pratt et Campbell (1956) un retard dans la croissance en longueur de la coquille chez Mercenaria mercenaria.

- Croissance - fécondité

Au cours de l'expérimentation, l'effet de l'accroissement sestonique bien que n'influençant pas la croissance somatique, apparaît significatif sur les autres paramètres de croissance. En effet la vitesse de croissance des palourdes est plus élevée dans le bac "SB" que dans le bac "VV" notamment en mai-juin où on enregistre des accroissements en longueur de 0,1 mm/j pour 0,07 mm/j respectivement. Ces performances de croissance sont supérieures à celles observées sur la même espèce par Nedhif (1984), 0,05 mm/j dans les claires ostréicoles ou sur Ruditapes decussatus par Bodoy et Plante-Cuny (1984), 0,05 mm/j en période estivale. Ce résultat peut être relié à une réponse du mollusque suite à un changement brusque du milieu. Toutefois la croissance moyenne, bien que sensiblement ralentie dès le mois de juillet parallèlement à un appauvrissement nutritif de l'eau d'alimentation générale, reste supérieure dans le bac "SB". Pratt (1953), Pratt et Campbell (1956) attribuent les retards de croissance observés chez des individus de Mercenaria mercenaria élevés sur certains sites à une forte charge silt-argile. Ainsi la charge en seston minéral semble responsable des différences de production de gamètes et apparaît comme un facteur externe majeur pour les relations trophiques chez cette espèce (Bernard, 1983). Les palourdes soumises à une forte charge sestonique voient leur effort de reproduction diminuer. Cependant, les indices de fécondité restent globalement supérieurs à ceux observés par Gouletquer et al. (1987) sur estran. Ceci tient en partie à l'alimentation continue pendant l'expérimentation. Les mêmes résultats sont observés sur des palourdes élevées à des temps d'immersion différents (Gouletquer et al., 1987) qui présentent une croissance somatique identique et un effort de reproduction proportionnel à la durée totale d'immersion.

Deux pontes successives d'intensité similaire dans chacun des bacs sont observées malgré le stress prolongé du seston minéral dans le bac "VV". L'effort de reproduction apparaît dépendant des conditions environnementales pendant la gamétogenèse, l'état initial des palourdes étant équivalent pour les deux lots.

3. Biochimie

Les changements de la composition biochimique sont à relier à la gamétogenèse. L'orientation du métabolisme vers un stockage important des réserves glucidiques tel que le signalent Gabbott (1975) ; Mann (1979) Lubet et Mann (1987), chez plusieurs espèces de bivalves en début d'expérimentation montre que la gamétogenèse est initialisée. La mobilisation constante du glycogène à partir de la deuxième semaine du mois de juin traduit une demande énergétique croissante due à l'investissement dans le développement gonadique. Il importe de remarquer que les teneurs en glucides de la chair sont très élevées au cours de l'expérimentation 12,9 % du poids sec en sucres totaux, valeur très supérieure aux 5 % observés par Beninger et Lucas (1984) sur la même espèce et les 9,3 % chez une population élevée sur estran (Gouletquer et al., 1987) ou les 9,8 % pour une population en claires ostréicoles (Gouletquer et al., 1986). Ce stockage important en glucides est favorisé grâce à l'absence d'anaérobiose occasionnée par les émergences sur estran qui utilise principalement ces composés (Zwaan et Wijsman, 1976, ; Ebberink et Zwaan, 1980 ; Gäde, 1983) et aux conditions trophiques non limitantes. D'autre part, le métabolisme du glycogène ne semble pas affecté par le facteur turbidité mais plutôt influencé par le stade de maturation. Les écarts entre les bacs observés dans la composition biochimique concernent essentiellement les lipides et les protéines, paramètres liés à la fonction de reproduction. Les lipides jouent un rôle important dans la reproduction (Swift et al., 1980) en particulier au niveau de la vitellogenèse ovocytaire. L'accroissement rapide de la teneur lipidique peut être attribué à une transformation importante du glycogène de réserve en matériel lipidique nécessaire à la maturation des gonades (Goddart et Martin, 1966 ; Lubet et Le Feron de Longcamp, 1969 ; Gabbott, 1983 ; Beninger et Lucas, 1984).

Toutefois la synthèse lipidique pour la deuxième ponte dans le bac "SB" ne passe pas par la voie de stockage des glucides, compte tenu de la décroissance en sucres totaux comme en glycogène. Les valeurs maximales en lipides et protéines précèdent toujours la ponte (Beninger et Lucas, 1984). En effet les protéines constituent la deuxième composante principale des ovocytes après les lipides (Holland, 1978 ; Beninger, 1982). Les pics de protéines avant la ponte sont observés sur Abra abra

(Ansell, 1974), Macoma balthica (Beukema et de Bruin, 1977), Ruditapes philippinarum et Ruditapes decussatus (Beninger, 1982). Après la ponte, les protéines et les lipides subviennent aux besoins énergétiques des animaux (Beninger, 1982) qui chutent parallèlement comme le démontrent Gabbott et Bayne (1973) et Bayne et Widdows (1978) sur Mytilus edulis.

4. Ecophysiologie

L'accroissement de la turbidité dans le bac "VV" peut provoquer chez les palourdes des changements comportementaux majeurs.

En effet, le taux de filtration décline (Winter, 1978 ; Widdows et al., 1979) par diminution du taux de rétention des cils selon les observations de Loosanoff et Engle (1947) ou par contraction des lamelles branchiales (Kellogg, 1915 ; Foster-Smith, 1975). Une baisse sensible de rétention (50 %) est signalée sur Ruditapes philippinarum par Yap (1977) et Deslous-Paoli et al. (1986) suite à un fort accroissement de la teneur minérale en suspension, alors qu'une augmentation de consommation est observée consécutivement à un accroissement de concentration organique en suspension (Tenore et Dunstan, 1973 ; Thompson et Bayne, 1972). Toutefois, l'accroissement de la turbidité peut provoquer la fermeture plus prolongée de la coquille par une exposition plus réduite du manteau à la périphérie des valves (Eagar et al., 1984). Les baisses de croissance observées en milieu fortement turbide convergent vers les résultats de Héral et al. (1983 1b) qui observent des faibles valeurs des rendements d'assimilation chez Crassostrea gigas, liées à la forte charge en seston minéral. Tel que le soulignent Bricelj et Malouf (1984) sur Mercenaria mercenaria, la maximisation du gain d'énergie pour les bivalves vivant dans les milieux turbides dépend de la capacité sélective de rétention et du taux élevé de production de pseudofèces. Ainsi les espèces pouvant réguler l'ingestion par une forte production de pseudofèces sont mieux adaptées aux milieux turbides que celles régulant l'ingestion en réduisant la rétention des aliments comme c'est le cas ici de Ruditapes philippinarum.

5. Indices de condition - mortalités

Le maximum d'indice de condition correspond bien à celui de la teneur en glycogène maximale. Le déclin continu de l'indice de condition dans le bac "VV" est vraisemblablement lié à la forte charge en seston minéral montrant un état physiologique particulièrement faible. Après la première ponte, l'inaptitude des palourdes "VV" à rehausser leur indice de condition contrairement aux palourdes "SB" (augmentation de 10 après la première émission) traduit une balance énergétique défavorable chez ces premières qui s'est vraisemblablement orientée vers une compensation très soutenue des fonctions vitales. L'utilisation des réserves glucidiques s'accroît (Widdows et Bayne, 1971 ; Bayne et Newell, 1983) dans le bac "VV" alors que l'effort de reproduction pour la seconde émission n'est pas amélioré. Après la première ponte, les teneurs élevées en seston minéral mettent les palourdes "VV" dans un état de maintenance se traduisant par une production nulle, contrairement aux palourdes "SR", dont la production est positive. Cet effet peut être attribué à une dilution de la partie organique ingérable suite à l'accroissement sestonique (Vahl, 1980 ; Deslous-Paoli et al., 1981 ; Daou et Gouletquer, 1988).

Les mortalités, jamais associées à une pathologie, sont plus précoces en milieu fortement turbide où elles sont observables consécutivement à la première ponte lorsque l'indice de condition $I_1 = 73$, par ailleurs très supérieur à 28 qui engendre les mortalités hivernales chez la même espèce (Gouletquer, 1988). Ces mortalités dans le bac "VV" à forte turbidité malgré un haut niveau de réserve peuvent être expliquées par le fait que les palourdes soumises au stress de turbidité peuvent fermer leurs valves et passer à un métabolisme anaérobie (Zaba et al., 1981). Ainsi l'utilisation du glycogène, principale source d'énergie (Ebberink et Zwaan, 1980 ; Zwaan et Wijsman, 1976 ; Gäde, 1983) est inhibé pendant l'anoxie prolongée. Le rythme cardiaque est perturbé (Jamieson et Rome, 1979) voire arrêté en l'absence de glycolyse et le muscle adducteur peut se relâcher faute de réserves énergétiques mobilisables (Ansell, 1974).

Les mortalités après la deuxième ponte observables dans les bac "SB" ou "VV" présentent des similitudes avec les conditions léthales définies dans la littérature. Tous les auteurs soulignent que les mollusques

deviennent plus sensibles aux facteurs externes suite à une chute brutale des indices de condition I_1 (Goulletquer, 1988) ou I_2 (Bayne et Thompson, 1970 ; Hawkins et al., 1985 ; Hummel et al., 1986). Héral et al. (1983 Ib) et Maurer (1986) travaillant sur Crassostrea gigas, Shafee et Lucas (1982) sur Chlamys varia et Reningen et Lucas (1984) sur Ruditapes philippinarum, soulignent que cet affaiblissement physiologique peut être la résultante d'une chute de la capacité biotique du milieu d'autant plus aggravée que la turbidité est importante. L'investissement intégral des réserves glucidiques dans la reproduction occasionne également des mortalités chez Ruditapes philippinarum qui ne peut plus assurer ses fonctions physiologiques vitales tel que le rythme cardiaque ou la fermeture des valves par le biais des muscles adducteurs.

CONCLUSION GENERALE

Dans le cadre de la stratégie du "programme national de la palourde", ayant pour objectif le remède aux blocages biotechniques liés au grossissement dans les claires ostréicoles, il apparaît que le transfert de ces élevages au domaine maritime concédé ne pose pas de problèmes majeurs. L'intensification de ces cultures, nécessitant la détermination des critères de choix des sites sur l'estran, reste dépendante de la qualité des terrains disponibles. Le type du sol étant le meilleur indicateur des caractéristiques de la masse d'eau surnageante.

L'étude menée dans le secteur des "Doux", caractérisé par sa large diversité sédimentologique, permet d'appréhender les implications des phénomènes hydrobiologiques dans la dynamique sédimentaire. Ainsi pour ce site étudié, les paramètres physiques (température et salinité) et les paramètres biotiques (seston organique, chlorophylle, lipides particuliers, glucides dissous et acides aminés), ne sont pas affectés par le cycle circadien. A l'inverse, les paramètres physico-chimiques (oxygène dissous, courants et turbidité) et les paramètres biotiques (phéopigments, protéines et glucides particuliers) sont significativement modifiés par le balancement des marées.

L'amplitude de la marée affecte considérablement la masse d'eau. En vives eaux, l'onde de flot, beaucoup plus puissante qu'en mortes eaux, repousse les eaux au large immédiat de la Charente vers l'intérieur du bassin où elles se font ressentir au site des "Doux". Ainsi les forts courants induits vont augmenter, au site d'élevage l'influence estuarienne qui se manifeste à courte échéance (4 à 7 jours), par une baisse de la salinité et de l'oxygénation de la masse d'eau. Pendant ces phases lunaires, les vents plus violents, associés à l'action mécanique de la marée sur les sédiments, provoquent de plus fortes remises en suspension (proportionnelles à la teneur péltique des substrats). Sur une courte distance comme les 3 parcs suivis, cette mobilisation n'est significative que pour la fraction inorganique du sédiment.

La répartition différentielle des types sédimentaires (sable, vase), obéit aux lois hydrauliques et topographiques qui sont modifiées par l'activité humaine (tables ostréicoles). La sédimentation péltique sur les fonds résulte d'une accalmie de la turbulence de la masse d'eau observable à partir d'une submersion excédant 1 m de hauteur. Les dépôts

néfaste pour ce bivalve dont la capacité sélective des particules alimentaires est rudimentaire. Les conséquences directes de cet accroissement sestonique minéral sont multiples, en l'occurrence un retard de croissance, une diminution de l'effort de reproduction, une augmentation du taux de mortalité...

Les remaniements biochimiques sont largement dûs à la seule fonction de reproduction compte tenu d'une période d'expérimentation en phase de gamétogénétique active. En plus le stress de la turbidité engendre des baisses significatives du métabolisme protéinique et lipidique en périodes pré-pontes mais n'affecte pas le métabolisme glucidique.

Il est difficile d'extrapoler ces résultats sur des populations sauvages dans la mesure où le facteur turbidité intervient dès la phase de recrutement pour réguler la distribution de l'espèce (Cahn, 1951 ; Cloern, 1982). La réduction de la turbidité apparaît donc essentielle dans le cadre d'une activité aquacole, pour optimiser la reproduction des géniteurs en écloserie, ainsi que les croissances et le taux de survie de Ruditapes philippinarum dans les élevages monospécifique ou plurispécifique avec d'autres espèces bioturbatrices comme la crevette japonaise Penaeus japonicus en claires ostréicoles.

La modélisation de la croissance de Ruditapes philippinarum devrait intégrer des variables liées aux caractéristiques physiques du sédiment notamment sa teneur péltique. Les études concernant les mécanismes hydro-sédimentaires sont très limitées. Une plus large connaissance des phénomènes sectoriels de la dynamique du matériel particulaire permettrait une meilleure explication de la variabilité naturelle de la production animale. Les bilans énergétiques ne sauraient représenter l'ensemble de la baie de Marennes-Oléron sans une plus large saisie de la variabilité spatio-temporelle des paramètres physiques et énergétiques de la masse d'eau. Cette étude ne peut être extrapolée à d'autres écosystèmes sans vérifier la répétitivité des lois qu'elle suggère.

Enfin, les règles du marché, mal connues pour cette activité en plein essor pourraient être plus déterminantes de la stratégie vénéricole à mener dans le bassin de Marennes-Oléron.

BIBLIOGRAPHIE

- AHMAD T.A. and A.E. CHAPLIN, 1977. The intermediary metabolism of Mytilus edulis (L.) and Cerastoderma edule (L.) during exposure to the atmosphere. Biochem. Soc. Trans., 5 : 1320-1323.
- ANDERSON G.J., M.B. MILLER and K.K. CHEW, 1982. A guide to Manila clam aquaculture in puget sound. Tech. Rep. Washington Sea Grant Prog. Univ. Whashington, 45 p.
- ANSELL A.D., 1974. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve Abra alba from the Clyde Sea Area. Marine Biology 1974 25 : 13-20.
- ANSELL A.D., D.S. MC LUSKY, A. STIRLING and A. TREVALLION, 1978. Production and energy flow in the macrobenthos of two sandy beaches in South West India. Proc. Royal Soc. Edinburg, 76 B : 269-296.
- AUFFRET J.P. et L. D'OZOUVILLE, 1986. Cartographie du prisine sédimentaire holocène en baie de Seine orientale, par sismique réflexion à haute définition. Univ. Caen 24-26 Avril 1985. IFREMER, Actes et Coll., 4 : 109-116.
- AVOINE J., L. Dubrulle et C. Larsonneur, 1986. La dynamique sédimentaire dans les estuaires de la baie de Seine. Conséquences sur l'environnement. Univ. Caen 24-26 Avril 1985. IFREMER Actes et Coll., 4 : 183-192.
- AVOINE J., 1986. Evaluation des apports fluviaux dans l'estuaire de la Seine. Univ. Caen 24-26 Avril. IFREMER Actes et Coll., 4 : 117-124.
- AVOINE J. et L. CREVEL, 1986. Influence des apports fluviaux en baie de Seine. Univ. Caen 24-26 Avril. IFREMER Actes et Coll., 4 : 125-134.
- BAIRD D. and H. MILNE, 1981. Energy flow in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. Est. Coast. Shelf. Sc., 13 : 455-472.
- BARDACH J.E., J.H. RHYTHER and W.P. MCLARNEY, 1972. Aquaculture - the farming and husbandry of freshwater and marine organisms. John Wiley and Sons, Inc., New-York, 868 p.
- BAYNE B.L. and R.J. THOMPSON, 1970. Some physiological consequences of keeping Mytilus edulis in the laboratory. Helgol Wiss. Meeresunters., 20 : 526-552.
- BAYNE B.L., 1976. "Marine Mussels, their Ecology and Physiology". Cambridge University Press, London (Editeur).
- BAYNE B.L., WIDDOWS J. and THOMPSON R.J., 1976. Physiological integrations. In "Marine mussels", Bayne B.L. ed., Cambridge University Press : 261-299.
- BAYNE B.L. and J. WIDDOWS, 1978. The physiological ecology of two populations of Mytilus edulis L.. Oecologia 37 : 137-162.

- RAYNE R.L. and R.C. NEWELL, 1983. Physiological energetics of marine molluscs, p. 407-515. In : K.M. Winburge and A.S.M. Saleaddin (ed.). The Mollusca, vol. 4. Academic Press, London.
- BENINGER P.G., 1982. Etude biochimique comparée de deux populations de bivalves : Ruditapes decussatus (Linné) et Ruditapes philippinarum (Adams et Reeve). Thèse Doctorat de spécialité océanographie - biologie : 193 p.
- BENINGER P. and A. LUCAS, 1984. Seasonal variations in condition, reproductive activity and gross biochemical composition of two species of adults clam in a common habitat : Tapes decussatus L. (Jeffreys) and Tapes philippinarum (Adams et Reeve). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 79 : 19-37.
- BENZECRI J.P., 1973. L'analyse des données, Tome 1 : La taxinomie, Tome 2 : L'analyse des correspondances, Dunod.
- BERNARD F.R., 1983. Physiology and the mariculture of some northeastern Pacific Bivalve Molluscs. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 63 : 24 p.
- BEUKEMA J. and W. DE BRUIN, 1977. Seasonal changes in dry weight and chemical composition for the soft parts of the Tellinid bivalve : Macoma balthica in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea. Res., 11 (1) : 42-55.
- BEUKEMA J. and W. DE BRUIN, 1979. Calorific values of the soft parts of the Tellinid bivalve Macoma balthica (L.) as determined by two methods. J. exp. mar. Biol. Ecol., 37 : 19-30.
- BIDET J.C. et C. CARRUESCO, 1982. Etude sédimentologique de la lagune de Qualida (Maroc). Oceanologica Acta, SP : 29-37.
- BIGGS R., 1967. The sediments of Chesapeake Bay Estuaries : 239-260.
- BLIGH J.G. and W.F. DYER, 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. Can. J. Biochem. Physiol., 37 : 911-917.
- BODOY A., 1980. Croissance et variation de la composition biochimique du bivalve Spisula subtruncata (Da Costa) dans le Golfe de Marseille. Téthys, 9 (4) : 345-354.
- BODOY A. et H. MASSE, 1979. Quelques paramètres permettant de suivre la production organique d'un Mollusque Bivalve au cours d'un cycle saisonnier. Publ. sci. tech. CNEXO Actes Colloq., 7 : 753-766.
- BODOY A. et M. R. PLANTE-CUNNY, 1984. Relations entre l'évolution saisonnière des populations de palourdes (Ruditapes philippinarum) et celles des microphytes benthiques et planctoniques (Golfe de Fos, France). Haliotis, 14 : 71-78.
- BOMFORD D.R. and D. GINGLES, 1974. Absorption of sugars in the gill of the Japanese oyster, Crassostrea gigas. Comp. Biochem. Physiol. 49 : 637-646.

- BOROMTHANARAT S., 1986. Les bouchots à Mytilus edulis Linnaeus, dans l'écosystème du bassin de Marennes-Oléron (France) : Aspects biologique et bioénergétique. Thèse Doct. Océanologie, Univ. Aix-Marseille II. Fac. Sc. Muniny, 142 p.
- BRICELJ V.M. and R.E. MALOUF, 1984. Influence of algal and suspended sediment concentrations on the feeding physiology of the hard clam Mercenaria mercenaria. Marine Biology, 84 : 155-165.
- BRICELJ V.M., R.E. MALOUF and C. DE QUILLFELDT, 1984. Growth of juvenile Mercenaria mercenaria and effect of resuspended bottom sediments. Marine Biology, 84 : 167-173.
- BRODY S., 1945. Bioenergetic and growth. Reinhold, New-York, 1023 p.
- BROWN R.A., R. SEED and R.J. O'CONNOR, 1976. A comparison of relative growth in Cerastoderma (Cardium) edule, Modiolus modiolus and Mytilus edulis (Mollusca : Bivalvia). J. Zool. Lond., 179 : 297-315.
- CADEE G.C. and J. HEGEMAN, 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res., 8 : 2-3 : 260-191.
- CAHN A.R., 1951. Clam culture in Japan. Fishery Leaflet Fish. Wilds. Serv. U.S. Fl., 399 : 103 p.
- CALOW P., 1974. Some observations on locomotory strategies and their metabolic effects in two species of freshwater gastropods, Ancylus fluviatilis Müll. and Planorbis contortus Linn.. Oecologia, 16 : 149-161.
- CARRITT D.E. and J.H. CARPENTIER, 1966. Comparison and evaluation of currently employed modifications of the Winkler method for determining dissolved oxygen in sea-water ; a NASCO Report. J. Mar. Res., 24 : 286-318.
- CASTAING P. and G.P. ALLEN, 1981. Mechanisms controlling seaward escape of suspended sediment from the Gironde ; a macrotidal estuary in France. In : Nichols M.M. & Allen G.P. (eds.), Estuary-shelf interrelationships, Mar. Geol., sp. iss., vol. 40, 1-2 : 101-118.
- CAULTON M.S. and E. BURSELL, 1977. The relationship between changes in condition and body composition in young Tilapia rendalli Boulenger. J. Fish. Biol., 11 : 143-150.
- CHASSE C. et M. GLEMARCF, 1976. Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. J. Rech. Océanogr., 1, 3 : 1-18.
- CHIBA K. and Y. OHSHIMA, 1957. Effect of suspending particles on pumping and feeding of marine bivalves, especially the Japanese little neck clam. Bull. Jap. Soc. Scient. Fish., 23 : 348-354.
- CLOERN J.E., 1982. Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay ? Mar. Ecol. Progr. Ser., 9 : 191-202.

- CREVEL L., 1986. La dynamique sédimentaire en baie de Seine nord-orientale, fluctuations et évolution de la couverture meuble. Univ. Caen 24-26 avril 1985. IFREMER Actes et Coll., 4 : 193-200.
- CRISP D.J., 1971. Energy flow measurements. In "Methods for the study of Marine Benthos", Holme N.A. et Mc Intyre A.D. eds, Blackwell, Oxford : 197-323.
- DAME R.F., 1972. The ecological energies of growth, respiration and assimilation in the intertidal American oyster Crassostrea virginica. Mar. Biol., 17 : 243-250.
- DAME R.F., 1976. Energy flow in an intertidal oyster population. Est. Coast. Mar. Sc., 4 : 243-253.
- DAOU R. et P. GOULLETQUER, 1988. Effets de la turbidité sur les palourdes adultes Ruditapes philippinarum (Adams et Reeve) : croissance, effort de reproduction, composition biochimique, mortalité. Journées du GABIM, Liège, Oct. 1987. Océanis, 14 (4) : 375-389.
- DAOU R., 1988. Effets de la surcharge en seston minéral sur les palourdes japonaises adultes Ruditapes philippinarum. Mémoire Inst. Sup. Prod. Animale. Rennes, 61 p.
- DARE P.J. and D.B. EDWARDS, 1975. Seasonal changes in flesh weight and biochemical composition of mussels (Mytilus edulis L.) in Conway estuary, North Wales. J. exp. mar. Biol. Ecol., 18 : 89-07.
- DE PAUW N., 1981. Use and production of microalgue as food for nursery bivalves. Nursery Cult. of Bivalve Molluscs. EMS, 7 : 35-69.
- DESLOUS-PAOLI J.M., 1980. Contribution à l'étude de la biologie de l'huître Crassostrea gigas Thunberg dans le bassin et les claires de Marennes-Oléron. Thèse Doctorat 3ème cycle. Univ. Aix-Marseille II, 134 p.
- DESLOUS-PAOLI J.M., M. HERAL et Y. ZANETTE, 1981. Problèmes posés par les relations trophiques milieu-huîtres. Poster GABIM Brest Oct. 81 dans Actes et Colloques CNEXO, 14 : 335-340.
- DESLOUS-PAOLI J.M. et M. HERAL, 1984. Transferts énergétiques entre la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole et l'huître Crassostrea gigas âgée de un an. Haliotis, 14 : 79-90.
- DESLOUS-PAOLI J.M., M. HERAL et H. MASSE, 1985. Bilan énergétique d'une population naturelle de Crepidula fornicata (L.) dans le bassin de Marennes-Oléron. Colloque ATP bases biologiques Montpellier 12-16 décembre 1983. IFREMER, Actes de Colloques, 1 : 109-124.
- DESLOUS-PAOLI J.M., M. HERAL, P. GOULLETQUER, W. BOROMTHANARAT, D. RAZET, J. GARNIER, J. PROU et L. BARILLE, 1987. L'évolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. Journées du GABIM, L'Hourmeau, 19-21 Nov. 1986. Poster Océanis, 13 (4-5) : 575-580.

- DESLOUS-PAOLI J.M., M. HERAL, P. GOULLETQUER, W. BOROMTHANARAT, J. PROU, D. RAZET and J. GARNIER, 1987. Efficiency of particle retention and filtration rate in intertidal bivalve molluscs : seasonal variations under natural conditions. EMRS, Barcelone, 15-22 août 1987, poster.
- DESLOUS-PAOLI J.M., M. HERAL, M. JOUSSET, S. BOROMTHANARAT, P. GOULLETQUER and P.G. SAURIAU, 1988. Total lipid content and lipid energetic values of bivalve molluscs. Comp. Biochem. Physiol., 89 B (1) : 51-53.
- DESLOUS-PAOLI J.M., M. HERAL, 1989. Proximate biochemical composition and energy value of Crassostrea gigas (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oleron. Aquat. Liv. Res. : à paraître.
- DOW R.L. and D.E. WALLACE, 1961. The soft-shell clam industry of Maine. U.S. Fish. Wildl. Ser., Circ. 110, 36 p.
- DUBOIS M., K.A. GILLES, J.K. HAMILTON, P.A. REBECS and F. SMITH, 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Anal. Chem., 28 (3) : 350-356.
- EAGAR R.M.C., 1978. Shape and function of the shell : a comparison of some living and fossil bivalve molluscs. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 53 : 169-210.
- EAGAR R.M.C., N.M. STONE and P.A. DICKSON, 1984. Correlations between shape, weight and thickness of shell in four populations of Venerupis rhomboides. J. Moll. Stud.; 19-38.
- EBBERINK R.H.M. and A.D. ZWAAN., 1980. Control of glycolysis in the posterior adductor muscle of the sea mussel Mytilus edulis. J. Comp. Physiol., 137 : 165-171.
- ELLIOTT J.M., and W. DAVISON, 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. Oecologia (Berl.) 19 : 195-201.
- EPIFANIO C.E., 1979. Growth in bivalve molluscs : Nutritional effects of two or more species of algae in diets fed to the american oyster Crassostrea virginica (Gmelin) and the hard clam Mercenaria mercenaria (L.). Aquaculture, 18 : 1-12.
- FANDO J.J.L., M.C. GARCIA-FERNANDEZ and J.L.R. CANDELA, 1972. Glycogen metabolism in Ostrea edulis (L.) factors affecting glycogen synthesis. Comp. Biochem. Physiol., 43B : 807-814.
- FARROW G.E., 1971. Periodicity structures in the bivalve shell ; experiments to establish growth controls in Cerastoderma edule from the Thames Estuary. Palaeontology, 14 : 571-588.
- FEUILLET M., 1980. Contribution à l'étude des fonds ostréicoles du marais des Loirs au Nord des Sables d'Olonne. Bulletin de la Société de géologie de Normandie et Amis du Muséum du Havre, 67 (2) : 43-61.

- FEUILLET-GIRARD M., M. HERAL, J.M. SORNIN, J.M. DESLOUS-PAOLI et J.M. ROBERT, 1989. Eléments azotés minéraux et organiques de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron : influence de cultures d'huîtres. Océanologica Acta, à paraître.
- FLAMION G., 1983. Accroissement de la production phytoplanctonique par des amendements minéraux dans une nurserie de mollusques. Mémoire D.A.A. Rennes, 32 p.
- FLASSCH J.P., 1979. Essais de cultures de palourdes en sol. Résumé. Journées "aquaculture extensive et repeuplement" C.O.B. : 29 p.
- FONSECA-GENEVOIS V. et F. OTTMAN, 1987. Influence de la position intertidale et des propriétés physiques des sédiments sur la méiofaune d'une vase atlantique (estuaire de Loire, France). C.R. Acad. SC. Paris. Tome 304, Série III, 7 : 161-166.
- FOSTER-SMITH R.L., 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudo-faecal production for Mytilus edulis (L.), Cerastoderma edule (L.) and Venerupis pullastra (Montagu). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 17 : 1-22.
- FRANC A., 1960. Classe des Bivalves : Anatomie Systématique et Biologie. Traité Zool., Tome V, Fasc. II : 1845-2133.
- GABBOTT P.A. and B.L. BAYNE, 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on Mytilus edulis L.. J. mar. biol. Assoc. U.K., 53 : 269-286.
- GABBOTT A.P., 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs : a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. Proc 9th Eur. Mar. Bio. Symp., Oban (Scotland), ed. Barnes, Aberdeen, Univ. press : 191-211.
- GABBOTT P.A., 1983. Developmental and seasonal metabolic activities in marine molluscs, p. 165-217. In P.W. Hochachka (ed.). The molluscs, vol. 1 Academic Press, New-York.
- GADE G., 1983. Energy metabolism of Arthropods and Molluscs during Environmental and functional Anaerobiosis. The Journal of Experimental Zoology, 228 : 415-429.
- GARTON D.W. R.K. KOEHN, and T.M. SCOTT, 1984. Multiple locus heterozygosity and the physiological energetics of growth in the coot clam, Mulinia lateralis, from a natural population. Genetics, 108 : 445-455.
- GARGAS E., 1970. Measurements of primary production, dark fixation and vertical distribution of the microbenthic algae in the Oresund. Ophelia, 8 : 231-253.
- GERARD A., 1978. Recherches sur la variabilité de diverses populations de Ruditapes decussatus et Ruditapes philippinarum. Thèse Doc., 3ème cycle, Univ. Bretagne occidentale, 149 p.
- GIESE A.C., 1969. A new approach to the biochemical composition of the mollusc body. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 7 : 175-229.

- GILLMOR R.B., 1982. Assessment of intertidal growth and capacity adaptations in suspension-feeding bivalves. Mar. Biol., 68 : 277-286.
- GODDART C.K. and A.W. MARTIN, 1966. Carbohydrate metabolism. In "Physiology of Mollusca", Wilburg et Young, Academic Press, New-York, London, 2 : 275-308.
- GOULEAU D., 1975. Les premiers stades de la sédimentation sur les vasières littorales atlantiques. Rôle de l'émersion. Thèse d'Etat, Université de Nantes, 241 p + annexe.
- GOULLETQUER P., 1983. Croissance et reproduction de Ruditapes philippinarum (Adams et Reeve), 1850) en fonction des conditions d'élevage (milieu lagunaire et claire). D.E.A. Ecophysiologie, Repr. et dyn. Pop. animales, Univ. Poitiers, 1983, 21 p.
- GOULLETQUER P., M. NEDHIF et M. HERAL, 1986. Perspectives de développement de l'élevage de la palourde japonaise Ruditapes philippinarum dans le bassin ostréicole de Marennes-Oléron. C.T.E.M., 42 : 13 p.
- GOULLETQUER P., I. LOMBAS et J. PROU, 1987. Influence du temps d'immersion sur l'activité reproductrice et sur la croissance de la palourde japonaise Ruditapes philippinarum et l'huître japonaise Crassostrea gigas. Haliotis, 16 : 453-462.
- GOULLETQUER P., 1988. Mortalité hivernale chez la palourde japonaise Ruditapes philippinarum, sur le littoral atlantique : Aspects biochimique et écophysiologique. Haliotis 17 : sous presse.
- GOULLETQUER P. and M. WOLOWICZ, 1989. Détermination of the organic content, Biochemical composition and energetic value of Cardium edule, Cardium glaucum and Ruditapes philippinarum. Shells J. Mar. Biol. Ass. U.K., sous presse.
- GOULLETQUER P., M. HERAL, J.M. DESLOUS-PAOLI, J. PROU, J. GARNIER, D. RAZET et W. BOROMTHANARAT, 1989. Ecophysiologie et bilan énergétique de la palourde japonaise d'élevage Ruditapes philippinarum. J. Exp. Mar. Biol., à paraître.
- GRIFFITHS C.L. and J.A. KING, 1979. Some relationship between size, food availability and energy balance in the ribbed mussel Aulacomya ater. Mar. Biol., 51 : 141-149.
- GRIFFITHS R.J., 1981. Aerial exposure and energy balance in littoral and sublittoral Choromytilus meridionalis (Kr.) (Bivalvia). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 52 : 231-241.
- HAMMEN C.S., 1976. Respiratory adaptations : Invertebrates
In : M. WILEY (ed.) Estuarine Processes I. Academic Press, 349-355.
- HARGRAVE B.T., 1969. Epibenthic Algal Production and Community Respiration in the sediments of Marion Lake. J. Fish. Res. Bd. Can., 26 (8) : 2003-2026.

- HAWKINS A.J.S., P.N. SALKED, B.L. BAYNE, E. GNAIGER and D.M. LOWE, 1985. Feeding and resource allocation in the mussel Mytilus edulis : evidence for time-averages optimization. Mar. Ecol. Progr. Ser., 20 : 273-287.
- HERAL M., J.P. BERTHOME, D. RAZET et J. GARNIER, 1977. La sécheresse de l'été 1976 dans le bassin ostréicole de Marennes-Oléron : Aspects hydrologiques. C.I.E.M., 21 p.
- HERAL M., D. RAZET, S.Y. 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. Note au CIEM, Comité de l'Océanographie biologique en ref. : Comité des Mollusques et Crustacés L 44.
- HERAL M., Y. ZANETTE, J.M. DESLOUS-PAOLI, J.M. ROBERT et D. RAZET, 1981. La matière organique particulaire dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron et de ses marais adjacents (claires) : conséquences pour la nutrition de l'huître Crassostrea gigas. UNESCO SILCO, Bordeaux, sept. 1981.
- HERAL M., 1983. Qualité des eaux nécessaire en zone conchylicole. Journée d'étude de La Rochelle 4 novembre. l'eau pure n° 70 : 2 p.
- HERAL M. et J.M. DESLOUS-PAOLI, 1983. Valeurs énergétiques de la chair de l'huître Crassostrea gigas estimées par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. Oceanologica Acta 6 (2) : 193-199.
- HERAL M., D. RAZET, J.M. DESLOUS-PAOLI, J.P. BERTHOME et J. GARNIER, 1983 1a. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 46 (2) : 97-119.
- HERAL M., J.M. DESLOUS-PAOLI et J.M. SORNIN, 1983 1b. Transferts énergétiques entre l'huître Crassostrea gigas et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. Océanis, 9 (13) : 169-194.
- HERAL M., J.M. DESLOUS-PAOLI, D. RAZET et J. PROU, 1984. Essai de mise en évidence in situ de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître Crassostrea gigas. GABIM Marseille 17-18 novembre 1983. Océanis, 10 (4) : 465-475.
- HERAL M., J.M. DESLOUS-PAOLI et J. PROU, 1985. Influence des facteurs climatiques sur la production conchylicole du bassin de Marennes-Oléron. Haliotis, 15 : 193-210.
- HERAL M., J.M. DESLOUS-PAOLI, J. PROU ET D. RAZET, 1987. Relations entre la nourriture disponible et la production de mollusques en milieu estuarien : variabilité spatio temporelle et pas d'échantillonnage. Symposium de la SFM, Rochefort, septembre 1986. Haliotis, 16 : 149-158.
- HERAL M., P. GOULLETQUER, D. RAZET, J. PROU, B. RAVAIL and S.Y. MAESTRINI, 1989. Difficulties in sampling for estimation of phytoplankton biomass in estuarine conditions : Variabilities and précisions at different temporal scales in the case of the bay of Marennes-Oléron. Mar. Microbiol. Foodweb, sous presse.

- HEURTERISE S., 1981-82. Elevage et prégrossissement de la palourde japonaise : Ruditapes philippinarum dans le bassin de Marennes-Oléron. Problèmes de croissance hivernale. Rapport de stage ISTPM 81 - 82.
- HIGGINS J.H., 1969. Some aspects of the ecology of a bivalve mollusk in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. M.S. Thesis, Univ. Hawaii, Honolulu, 47 p.
- HILY C., 1976. Ecologie benthique des pertuis charentais. Thèse Doctorat 3ème cycle, U.B.O., Brest : 236 p.
- HOLLAND D.L., 1978. Lipid reserves and energy metabolism in the larvae of benthic marine invertebrates (in Beninger, 1982). Ad. Mar. Biol., 14 : 85-123.
- HUMMEL H., A. MEIJBOOM and L. DE WOLF, 1986. The effects of extended periods of drainage and submersion on condition and mortality of benthic animal. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 103 : 251-266.
- HUNDING C., 1971. Production of benthic microalgae in the littoral zone of a eutrophic lake. Oikos, 22 (3) : 389-397.
- INCZE L.S., R.A. LUTZ and E. TRUE, 1981. Modeling carrying capacities for bivalve molluscs in open, suspended-culture systems. J. World Maricult. Soc. 12 (1) : 143-155.
- JACQUES A., J.C.F. BRETHERS et G. DESROSIERS, 1984. Croissance de Mya arenaria en relation avec les caractéristiques du sédiment et la durée d'immersion sur la batture de Rimouski. Sciences et Techniques de l'eau 17 (1) : 95-98.
- JACOBSEN J.P. and M. KNUDSEN, 1940. Urnormal 1937 or primary standard sea water 1937. Int. Union Geodesy Geophys. Assoc. Phys. Oceanogr. Publ. Sci. 7, 38 p.
- JAMIESON D.D. and P. ROME, 1979. Energy metabolism of the heart of the mollusc Tapes watlingi. Comp. Biochem. Physiol., 63 B : 399-405.
- JORGENSEN C.B., 1976. Growth efficiencies and factors controlling size in some mytilid bivalves, especially Mytilus edulis L. : review and interpretation. Ophelia, 15 : 175-192.
- JORGENSEN C.B., 1983. Patterns of uptake of dissolved amino acids in mussels (Mytilus edulis). Mar. Biol., 73 : 177-182.
- JORGENSEN C.B., T. KIORBOE, F. MOHLENBERG and H.U. RIISGARD, 1984. Ciliary and mucus net filter feeding, with special reference to fluid mechanical characteristics. Mar. Ecol. Progr. series 15 : 283-292.
- KELLOGG J.L., 1915. Ciliary mechanisms of lamellibranchs with description of anatomy. J. Morphol., 26 : 625 p.
- KIM Y.S., 1980. Efficiency of energy transfert by a population of farmed pacific oyster, Crassostrea gigas in geoje-Hansen Bay. Bull. Korean Fish. Soc., 13 (54) : 179-193.

- KJORROE T., F. MOJHLENBERG and O. NOHR, 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in Mytilus edulis. Mar. Biol. 61 : 283-288.
- KOROLEFF F., 1969. Direct determination of Ammonia in natural waters as indophenol blue. International Conseil of the Exploration of the Sea, C.M. 9 C : 19-22.
- KUSUKI Y., 1977. Retention of small particles by the gills of the Japanese oyster. Bull. Jap. Soc. Sc. Fish., 43 (2) : 1391-1396.
- LARSONNEUR C., 1986. Dynamique des suspensions et des dépôts en baie de Seine : Une synthèse des résultats. Univ. Caen 24-26 avril 1985. IFREMER Actes et Coll., 4 : 93-108.
- LATROUITE D. et D. PERODOU, 1979. Bilan des essais d'élevage de la palourde sur le littoral Morbihannais. Rapport I.S.T.P.M. La Trinité-sur-Mer, 16 p.
- L.C.H.F., (Laboratoire Central d'Hydraulique de France), 1973. Etude des phénomènes régissant le bassin ostréicole de Marennes-Oléron. Campagne d'études complémentaires 1972-1973, Rapport d'étude L.C.H.F.-D.D.E. Charente-Maritime, Maison Alfort, 3 tomes.
- LE CREN E.D., 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in perch (Perca fluviatilis). J. Anim. Ecol., 20 : 201-219.
- LE GALL J.L., 1988. Effets des paramètres environnementaux sur la physiologie de l'huître creuse Crassostrea gigas. Rap. IFREMER, LEC, La Tremblade, 77 p.
- LE GALL J.L. et O. RAILLARD, 1988. Influence de la température sur la physiologie de l'huître Crassostrea gigas. Journées GABIM, Liège, Oct. 1987. Océanis, 14 (5) : 603-608.
- LIVINGSTONE D.R. and B.L. BAYNE, 1977. Responses of Mytilus edulis L. to low oxygen tension : anaerobic metabolism of the posterior adductor muscle and mantle tissues. J. comp. Physiol., 114 : 143-155.
- LOOSANOFF V.L. and J.B. ENGLE, 1947. Effect of different concentrations of micro-organisms on the feeding of oysters (O. virginica). Fishery Bull., 42 : 31-57.
- LORENZEN C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheophytin : spectrophotometric equation. Limnol. Oceanogr., 12 : 343-346.
- LOWRY O.H., N.I. ROSEBROUGH, A.L. FARRAND and R.J. RANDALL, 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. J. Bio. Chem., 193 : 263-275.
- LUBET P. et D. LE FERON DE LONGCAMP, 1969. Etude des variations annuelles des constituents lipidiques chez Mytilus edulis L. de la baie de Seine (Calvados). Compte rendu des Séances de la Société de Biologie, 163 : 1110-1112.

- LUBET P. and R. MANN, 1987. Les différentes modalités de la reproduction chez les mollusques bivalves. Haliotis, 16 : 181-195.
- LUCAS A., 1978. Croissance de jeunes palourdes (Venerupis semidecussata) en nurserie et en mer en fonction des conditions d'élevage. Publ. Sci., Tech. CNEXO Actes Colloq., 7 : 85-104.
- LUCAS A., J. CALVO et M. TRANCART, 1978. L'effort de reproduction dans la stratégie démographique de six bivalves de l'Atlantique. Haliotis, 9 : 107-116.
- LUCAS A., 1983. Evaluation des rations alimentaires chez les microphages marins : l'exemple de larves de bivalves. Océanis, 8 (5) : 363-388.
- LUCAS A. and P. BENINGER, 1985. The use of physiological condition indices in Marine Bivalve Aquaculture. Aquaculture, 44 : 187-200.
- MACHADO M.M.Q., 1979. Energetic value in bivalve molluscs. I. Interest as food for higher trophic level, Anals da Faculdade de Ciências de Porto, 61 (1-4) : 5-20.
- MAC FADYEN A., 1966. Les méthodes d'étude de la productivité des invertébrés dans les écosystèmes terrestres. La terre et la vie, 4 : 361-392.
- MAITA Y. and M. YANADA, 1978. Particulate protein in coastal waters, with special reference to seasonal variation. Mar. Biol., 44 : 329-392.
- MAITRE-ALAIN T., 1979. Croissance comparée de Ruditapes decussatus et de Ruditapes philippinarum (Veneridae, Bivalvia) dans un écosystème artificiel. DEA Océanol. Biol. Université Pierre M.C., Paris VI, 31 p.
- MALARA G. et R. CHARRA, 1972. Dosage des glucides particuliers selon la méthode de Dubois. Notes de travail, S.Z.V. Villefranche-sur-Mer, 5 p.
- MANN R., 1977. The effect of substrate particle size on growth of the Manila clam Tapes japonica. Tech. Rep. Woods Hole Oceanogr. Inst., 14 p.
- MANN R. and S.J. GLOMB, 1978. The effect temperature on growth and ammonia excretion of the Manila clam Tapes japonica. Estuar. Cstl. mar. Sci., 6 : 335-339.
- MANN R., 1979. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in Crassostrea gigas and Ostrea edulis grown at sustained elevated temperatures. J. Mar. Biol. Ass; U.K., 59 : 95-110.
- MARSH J.B. and D.B. WEINSTEIN, 1966. Simple charring method for determination of lipid. J. Lipid. Res. 7 : 574-576.

- MARTENS C.S. and R.A. BERNER, 1974. Methane production in the interstitial waters of sulphate depleted marine sediments. Science, 185 : 1167-1169.
- MASON J., 1976. Cultivation. In B.L. Bayne ed. Marine Mussels : their ecology and physiology : 385-413, Cambridge University Press.
- MAURER D., M. COMPS et E. HIS, 1986. Caractéristiques des mortalités estivales de l'huître Crassostrea gigas dans le bassin d'Arcachon Haliotis, 15 : 309-317.
- MENESGUEN A., 1980. La macrofaune benthique de la baie de Concarneau : Peuplements, Dynamique de population, Prédation exercée par les Poissons. Thèse Doctorat 3ème cycle U.B.O., Brest : 127 p.
- MITCHELL A., 1974. Aspects of the ecology of the lamellibranch Mercenaria mercenaria (L.) in British waters. Hydrobiol. Bull., 8 : 124-138.
- MOED J.R. and G.M. HALLEGRAEFF, 1978. Some problems in the estimation of chlorophyll a and phaeopigments from pre and post-acidification spectrophotometric measurements. Int. Revue. ges. Hydrobiol., 63 (6) : 787-800.
- MORAGA D., 1979. Croissance des palourdes en fonction des conditions d'élevage en milieu lagunaire : Ruditapes philippinarum (Adams et Reeve, 1850), Ruditapes decussatus (Linné, 1758). D.E.A. Univ. Bretagne Occ., 36 p.
- MOSS LANE J., 1986. Allometric and biochemical studies on starved and unstarved clams Rangia cuneata (Sowerby, 1831). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 95 : 131-143.
- NAVARRO J.M. and J.E. WINTER, 1982. Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in Mytilus chilensis in relation to body size and different algal concentrations. Mar. Biol., 67 : 255-266.
- NEDHIF M., 1984. Elevage de Ruditapes philippinarum dans le bassin de Marennes-Oléron. Relations trophiques et bilan énergétique. Thèse de spécialisation I.N.A.T., Tunis, 154 p.
- NELL J.A., M.E. SKEEL and P. DUNKLEY, 1983. Uptake of some dissolved organic nutrients by the Sydney rock oyster Saccostrea commercialis. Mar. Biol., 74 : 313-318.
- NEVEUX J., 1976. Dosage de la chlorophylle a et de la phéophytine a par fluorimétrie. Ann. Inst. Oceanogr., 52 : 165-174.
- NEWELL R.C., 1980. The maintenance of energy balance in marine invertebrates exposed to changes in environmental temperature. In "Animals and Environmental Fitness", R. Gilles ed., Pergamon Press, Oxford, England : 561-582.
- NEWELL C.R. and H. HIDU, 1982. The effects of sediment type on growth rate and shell allometry in the soft shelled clam Mya arenaria L.. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 65 : 285-295.

- NORTH B.B., 1975. Primary amines in California coastal waters : utilisation by phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 20 : 20-27.
- NOSHO T.Y. and K.K. CHEW, 1972. The setting and growth of the Manila clams Venerupis japonica (Deshayes) in Hood canal, Washington. Proceedings of the National Shellfisheries Association, 62 : 50-58.
- PARACHE A., 1980. Contribution à l'étude de la croissance des palourdes en marais maritimes : -Ruditapes philippinarum (Adams et Reeve) - Tapes decussatus (Linné). Aperçu des problèmes de prédation par le crabe vert Carcinus maenas (Linné) DEA Oceano. Biol. Université Marseille Luminy, 46 p.
- PEQUIGNAT E., 1973. A kinetic and autoradiographie study of the direct assimilation of amino acids and glucose by organs of the mussel Mytilus edulis. Marine Biology, 1973, 19 : 227-244.
- PEYRE R., Y. ZANETTE et M. HERAL, 1980. Elevage de palourdes sous filets en milieu fermé. Science et Pêches, Bull. Inst. Pêches Marit., 307 : 4 p.
- PHILLIPSON J., 1964. A miniature bomb calorimeter for small biological samples. Oikos, 15 (1°) : 130-139.
- PHILLIPSON J., 1981. Bioenergetics option and phylogeny. In "Physiological ecology an evolutionary approach to resource use". Twosend C. and Calow P. ed., Blackwell Scientific publ., Oxford-London : 20-45.
- PAULET S.A., J.P. CHANUT et M. MORISSETTE, 1986. Etude des spectres de taille des particules en suspension dans l'estuaire et le golfe du Saint-Laurent. I. Variations spatiales. Oceanologica Acta 9 (2) : 179-189.
- PRATT D.M., 1953. Abundance and growth of Mercenaria mercenaria and Callocardia in relation to character of the bottom sediments. Journal of Marine Research, 12 : 60-74.
- PRATT D.M. and D.A. CAMPBELL, 1956. Environmental factors affecting growth in Venus mercenaria. Limnol. Oceanogr., 1 (1) : 2-16.
- PRATVIEL P., 1972. Essai de cartographie structurale et faciologique du bassin sédimentaire ouest aquitain pendant l'Oligocène. Mem. Ints. Géol. Bassin Aquitain, vol. 3.
- RAVAIL B., M. HERAL et S.Y. MAESTRINI, 1987. Incidence du débit de la Charente sur la capacité biotique du bassin ostréicole de Marennes-Oléron, Convention EPR Poitou-Charentes, IFREMER 1985. Rapport 30 Octobre 1987, 63 p.
- RAZET D. et J. GARNIER, 1976. Adaptation de la méthode de Lowry aux dosages des protéines particulières dans l'eau de mer. Rapport interne I.S.T.P.M. La Tremblade.
- READ G.H.L. and M.S. CAULTON, 1980. Changes in mass and chemical composition during the moult cycle and ovarian development in immature and mature Penaeus indicus. Milne Edwards. Comp. Biochem. Physiol., 66A : 431-437.

- RHOADS D.C., L.F. ROYER, B.L. WELSH and G.R. HAMPSON, 1984. Seasonal dynamics of detritus in the benthic turbidity zone (BTZ), Implications for bottom-rack molluscan mariculture. Bull. Mar. Sc. 53 (3) : 536-549.
- RIVA A. et H. MASSE, 1984. Etude écophysiological de quelques mollusques bivalves. Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier 1983. IFREMER, Actes de Colloques, 1 : 45-62.
- ROBERT J.M., S.Y. MAESTRINI, M. HERAL et Y. ZANETTE, 1982. Production des micro-algues des claires ostréicoles en relation avec l'azote organique dissous excrété par les huîtres. Oceanologica Acta, Actes Symposium International sur les lagunes côtières, SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, 8 - 14 septembre 1981 : 389-395.
- ROBERT J.M., 1983. Fertilité des eaux des claires ostréicoles et verdissement : utilisation de l'azote par les diatomées dominantes. Thèse Doct. d'Etat, Univ. Nantes : 281 p + annexes.
- ROBERT J.M., 1984. Les échanges de matériels dissous et particulaires à l'interface eaux néritiques - marais littoraux atlantiques : exemple des claires ostréicoles. Océanis, 4 : 385-400.
- RODHOUSE P.G., 1978. Energy transformations by the oyster Ostrea edulis L. in a temperate estuary. J. exp. mar. Biol. Ecol., 34 : 1-22.
- RODHOUSE P.G., B. OTTWAY and G.M. BURNELLE, 1981. Bivalve production and food chain efficiency in an experimental nursery system. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 61 : 243-256.
- RODHOUSE P.G., C.M. RODEN, M.P. HENSEY and T.H. RYAN, 1984. Resource allocation in Mytilus edulis on the shore and in suspended culture. Marine Biology, 84 : 27-34.
- ROSENBERG G.D., 1972. Patterned growth of the bivalve Chione undetalla (Sowerby) relative to the Environment. Ph.D. Dissertation Department of B=Geology, University of California : 35-38.
- SALSWEDEL H., 1980. Energy budgets for two populations of the bivalve Tellina fabula in the German bight. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 18 : 257-287.
- SAURIAU P.G., 1986. Echantillonnage des populations naturelles de Mollusques compétiteurs trophiques des huîtres cultivées Crassostrea gigas du bassin de Marennes-Oléron : aspects méthodologiques, C.T.E.M./C.M., 1986/K : 30 p.
- SAURIAU P.G., V. MOURET et J.P. RINCE, 1989. Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. Océanologica Acta, à paraître.
- SHAFEE M.S. et A. LUCAS, 1982. Variations saisonnières du bilan énergétique chez les individus d'une population de Chlamys varia (L.) (Bivalvia, Pectinidae). Oceanologica Acta, 5 (3) : 331-337.
- SHOM, 1983. Service hydrographique et Océanographique de la marine. "Tables des marées des grands ports du monde", 166 p.

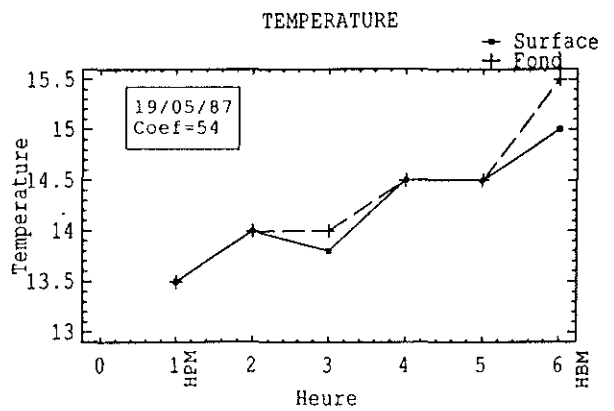
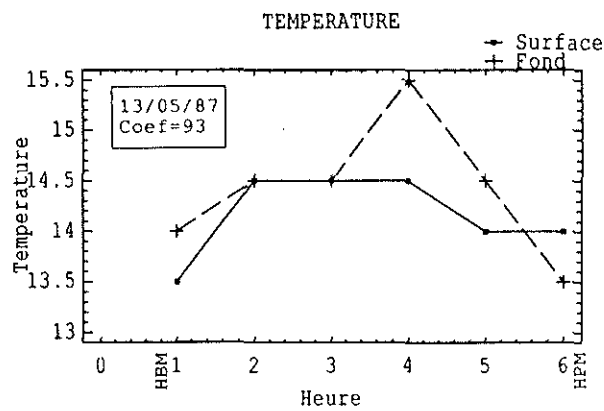
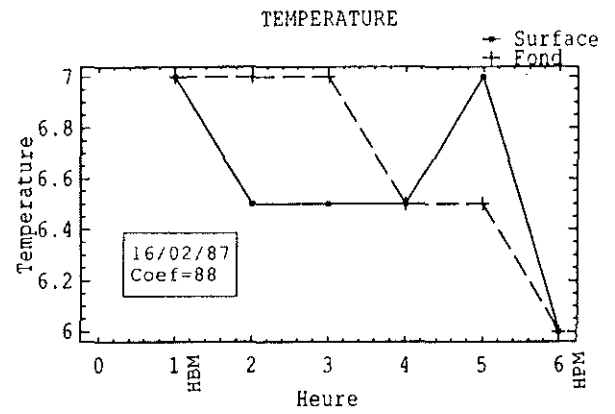
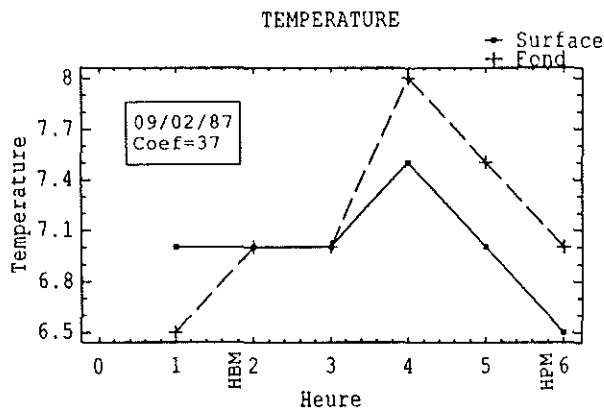
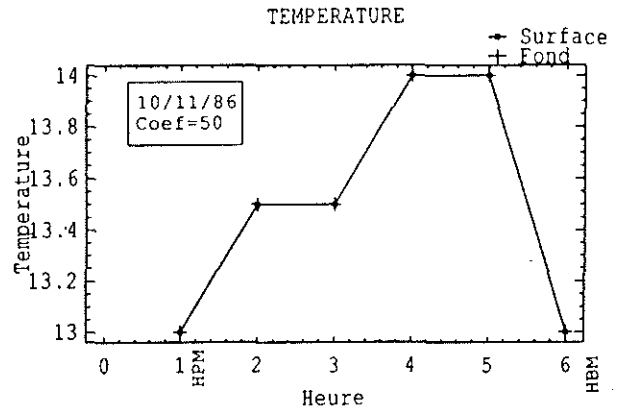
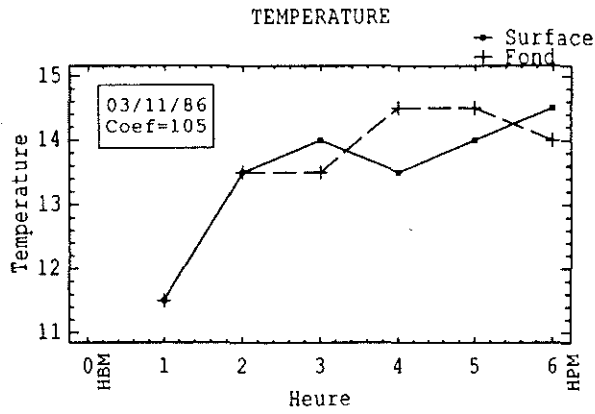
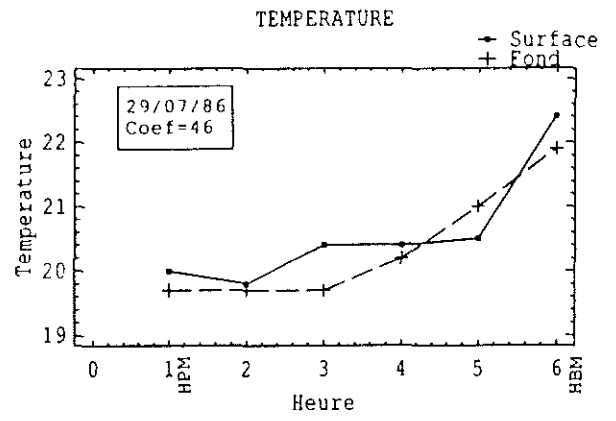
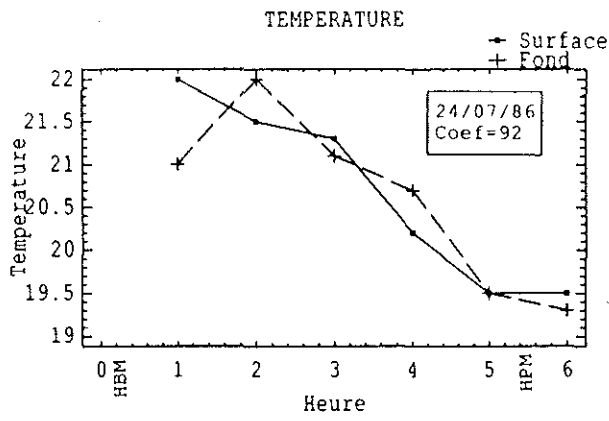
- SIEBERS D. and A. WINCKLER, 1984. Amino-acid uptake by mussels, Mytilus edulis, from natural sea water in a flow-through system. Hegol Meeresunters., 38 (2) : 189-199.
- SILVESTER N.R. and M.A. SLEIGH, 1984. Hydrodynamic aspects of particle capture by Mytilus. J. mar. biol. ASS. U.K., 64 : 859-879.
- SORNIN J.M., 1981b. Influences des installations conchylicoles sur l'hydrologie et sur la morphologie des fonds. Rev. trav. Inst. des Pêches marit., 45 (2) : 127-139.
- SORNIN J.M., M. FEUILLET, M. HERAL et J.M. DESLOUS-PAOLI, 1983. Effet des biodépôts de l'huître Crassostrea gigas (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. J. moll. Stud., Suppt. 12A : 185-197.
- SORNIN J.M., D. DELMAS and J.M. DESLOUS-PAOLI, 1987. Evolutions quantitatives et qualitatives du seston dans une claire à huîtres : relation avec la sédimentation et la biodéposition. Océanis.
- STANLEY S.D., 1978. Biodegradation of organic matter in marine sediments. Biogeochem. Estuarien Sediments UNESCO : 222-223.
- STRICKLAND J.D.H. and T.R. PARSONS, 1972. A practical handbook of seawater analysis (Rev.) ed.. Bull. Res. Board. Can., 167 : 1-311.
- SWAN E.F., 1952. The growth of the clam Mya arenaria as affected by the substratum. Ecology, 33 (4) : 530-534.
- SWIFT M.L., D. WHITE and M.B. GHASSEMIEH, 1980. Distribution of neutral lipids in the tissue of the oyster Crassostrea virginica. Lipids, 15 (2) : 129-132.
- TENORE K.R. and W.M. DUNSTRAN, 1973. Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. Mar. Biol., 21 : 190-195.
- THAYER W.G., W.E. SHAAF, J.W. ANGELOVIC and LA CROIX M.W., 1973. Caloric measurement of some estuarine organisms. Fish. Bull., 71 : 289-296.
- THOMAS Y.F., 1986. Etude des transports de matières en suspension en Manche par emploi de l'imagerie CZCS. Univ. Caen 24-26 Avril 1985. IFREMER Actes et Coll., 4 : 173-182.
- THOMPSON R.J. and B.L. BAYNE, 1972. Active metabolism associated with feeding in the mussel, Mytilus edulis L., J. exp. mar. biol. Ecol., 9 : 111-124.
- THOMPSON R.J. and BAYNE B.L., 1974. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel Mytilus edulis. Mar. Biol., 27 : 317-326.
- TREVALLION A., 1971. Studies on Tellina tenuis da Costa. III. Aspects of general biology and energy flow. J. exp. Mar. Biol. Ecol., 7 : 95-122.

- TSUCHIYA M., 1981. Biodeposit production and oxygen uptake by the Japanese common scallop, Patinopecten yessoensis (Jay). Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi, Tohoku Univ. 17 (1) : 1-15.
- VAHL O., 1980. Seasonal variations in seston and in the growth rate of the Iceland Scallop, Chlamys islandica (O.F. Müller) from Balsfjord, 70°N. J. Exp. mar. Biol. Ecol., 48 : 195-204.
- VAHL O., 1981. Energy transformations by the Iceland Scallop Chlamys islandica (O.F. Müller) from 70°N. The age specific energy budget and net growth efficiency. J. Exp. mar. Biol. Ecol., 53 : 281-296.
- VAN WINKLE A. and C. MANGUM, 1975. Oxyconformers and oxyregulators : a quantitative index. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 17 : 103-110.
- VERWEY J., 1952. The ecology of the distribution of cockle and mussel in the Dutch Waddensea. Their role in the sedimentation and the source of their food supply with a short review of the feeding behaviour in bivalve molluscs. Arch. Neerl. Zool., 10 : 171-239.
- VOOGT P.A., 1983. Lipids : their distribution and metabolism. The Mollusca, : 329-370.
- WALNE P.R. and R. MANN, 1975. Growth and biochemical composition in Ostrea edulis and Crassostrea gigas, In : H. Barnes (editor) Proc. 9th Eur. Mar. Biol. Symp. Oban. Aberdeen University Press, Aberdeen : 587-607.
- WEISS R.F., 1970. The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and sea water. Deep sea Res. 17 : 721-735.
- WIDDOWS J. and B.L. BAYNE, 1971. Temperature acclimation of Mytilus edulis with reference to its energy budget. J. mar. Biol. Ass. U.K., 51 : 827-843.
- WIDDOWS J., 1978. Combined effect of body size, food concentration and season on the physiology of Mytilus edulis. J. mar. Biol. Ass. U.K., 58 : 119-124.
- WIDDOWS J., P. FESTH and C. WONAL, 1979. Relationship between seston, available food and feeding activity in the Common mussel Mytilus edulis. Mar. Biol., 50 : 195-207.
- WILLIAMS J.G., 1980. The influences of adults on the settlement of spat of the clam, Tapes japonica. J. Mar. Res. 38 (4) : 729-741.
- WILLIS L.G., 1943. Oxidation-reduction potentials and the hydrogen ion concentration of a soil. J. Agric. Res., 45 : 571-575.
- WINKLER L.W., 1888. The determination of dissolved oxygen in water. Ber., 21 : 2843.
- WINTER J.E. and R.W. LANGTON, 1976. Feeding experiments with Mytilus edulis L. at small laboratory scale. The influence of the total amount of food ingested and food concentration on growth. Vol. 1 Proc. 10th Europ. Mar. Biol. Symp., Persone G. et Jaspers E. eds, Universa Press, Wetteren : 565-581.

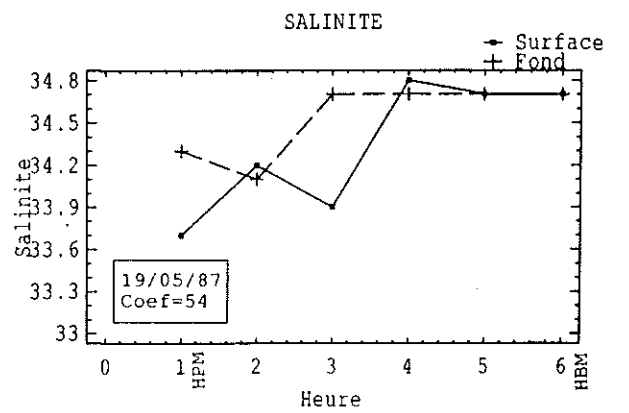
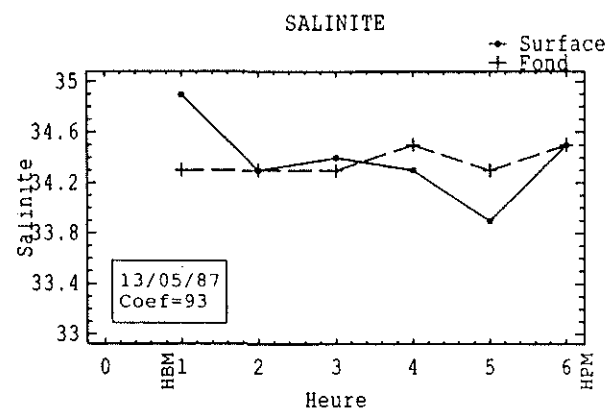
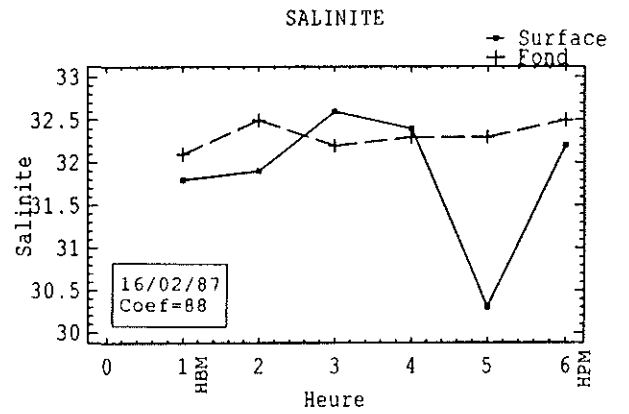
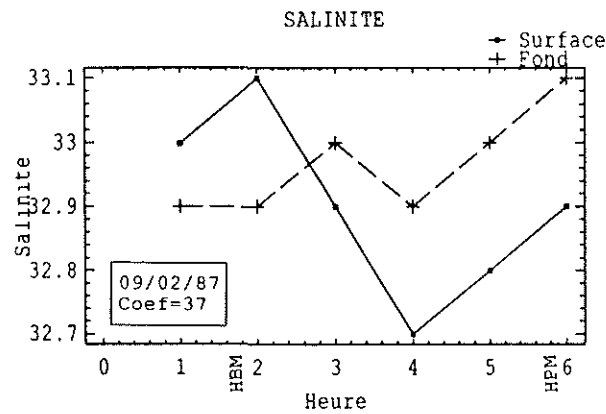
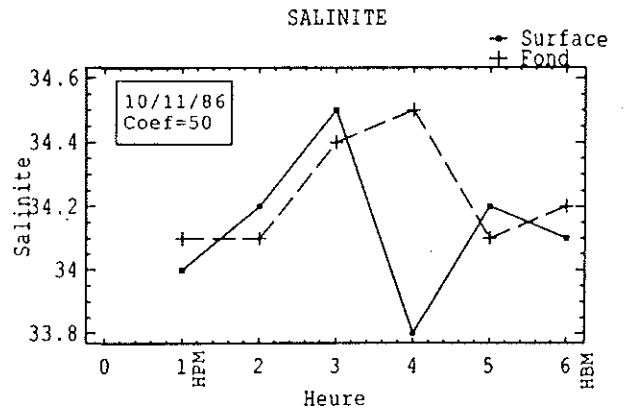
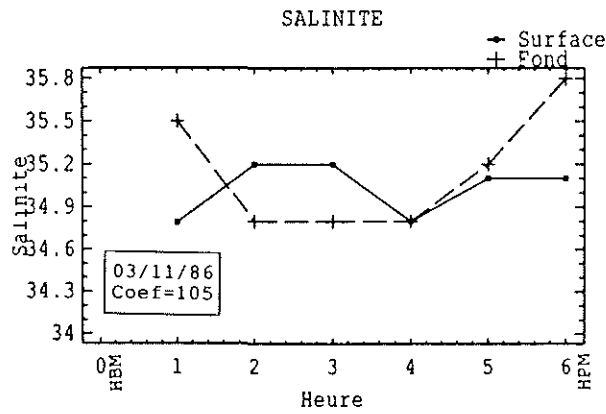
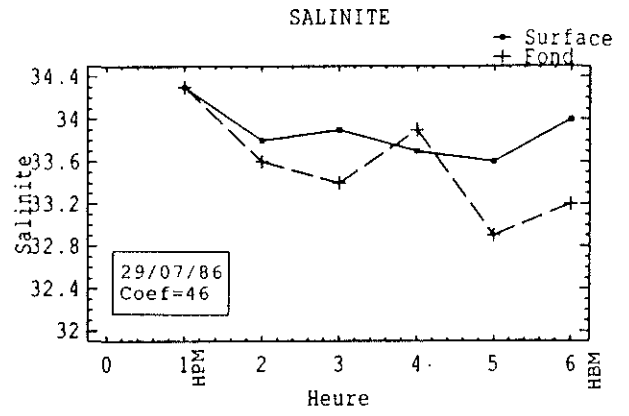
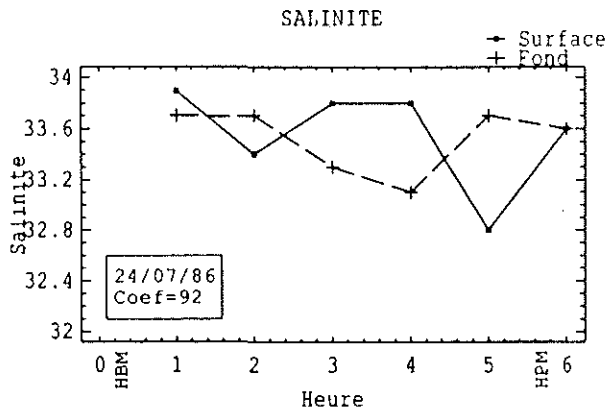
- WINTER J.E., 1977. Suspension-feeding in lamellibranchiate bivalves, with particular reference to aquaculture. Medio Ambiente, 3 (1) : 48-69.
- WINTER J.E., 1978. A review on the knowledge of suspension-feeding in Lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. Aquaculture, 13 : 1-33.
- WORRALL C.M., J. WIDDOWS and D.M. LOWE, 1983. Physiological ecology of three populations of the bivalve Scrobicularia plana. Mar. Ecol.Prog. Ser., 12 : 267-279.
- WRIGHT J.R. and R.G. HARTNOLL, 1981. An energy budget for a population of the limpet Patella vulgata. J. mar. Biol. Ass. U.K., 61 : 627-646.
- WRIGHT S.H. and G.C. STEPHENS, 1982. Transepidermal transport of amino acids in the nutrition of marine invertebrates. Ecosystem Processes in the Deep Oceans ed. J. Morin and W.G. Ernst.
- YAP W.G., 1977. Population biology of the Japanese little neck clam, Tapes philippinarum, in Keneohe bay, Oahu, Hawaiian islands. Pacific Sc., 31 : 223-244.
- YENTSCH C.S. and D.W. MENZEL, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. Deep-Sea Res. 10 : 221-231.
- ZABA B.N., P.A. GABBOTT and J.I. DAVIES, 1981. Seasonal changes in the utilization of ^{14}C and ^3H -labelled glucose in a mantle tissue slice preparation of Mytilus edulis L. Comp. Biochem. Physiol., 70B : 689-695.
- ZANETTE Y. et J. GARNIER, 1981. Etude préliminaire de l'impact des huîtres Crassostrea gigas (Thunberg) en élevage sur la biomasse des micro-organismes des claires de Marennes-Oléron. Note Cons. Inter. Explo. Mer C.M. 1981 L, 14 : 17 p.
- ZANETTE Y., R. PEYRE, M. HERAL, 1981. Prégrossissement et élevage des palourdes japonaises en marais : technique entre filets. Poster au CIEM/F : 41.
- ZWAAN A. DE, T.C.M. WIJSMAN, 1976. Anaerobic metabolism in bivalvia (Mollusca). Characteristics of anaerobic metabolism. Comp. Biochem. Physiol., 54B : 313-324.

ANNEXES

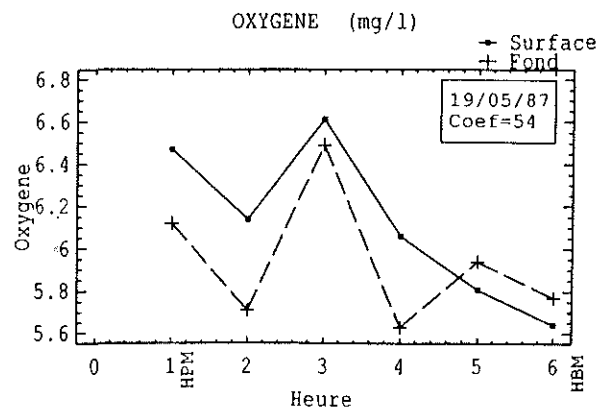
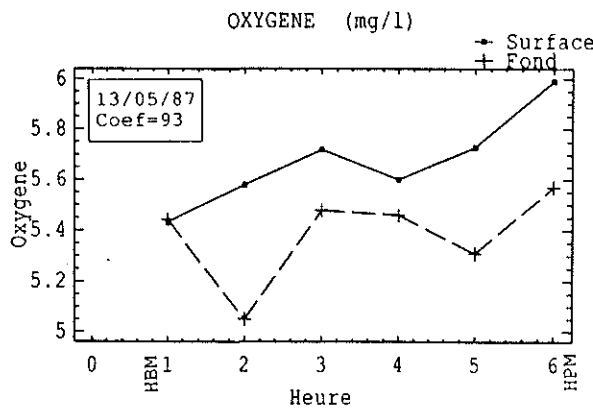
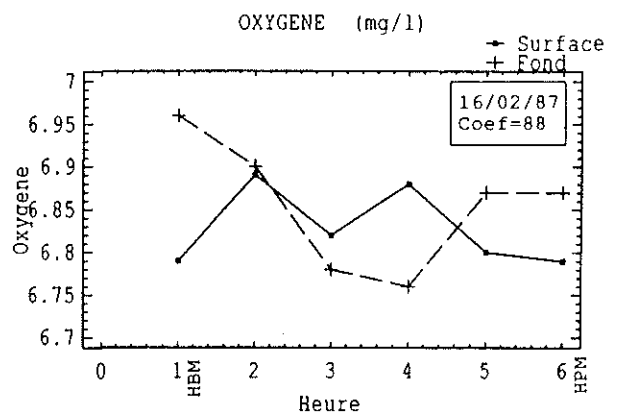
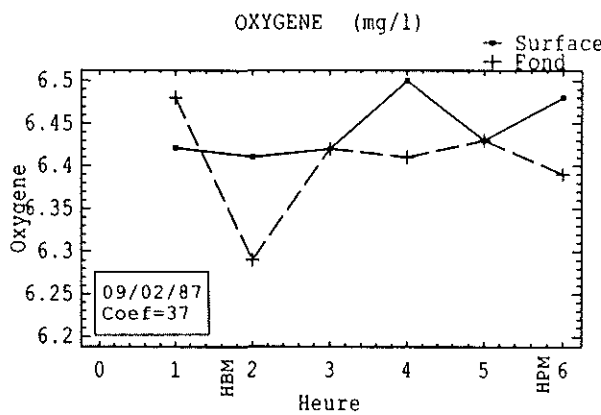
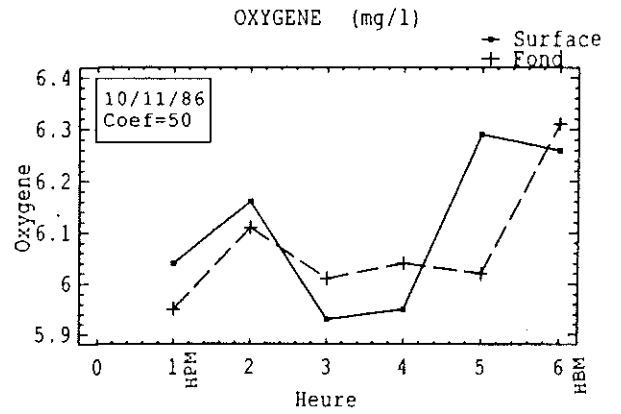
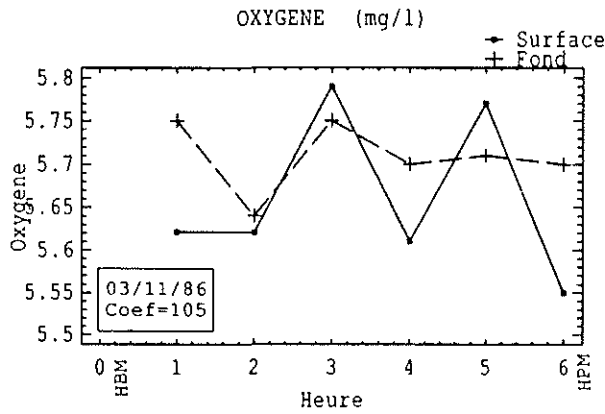
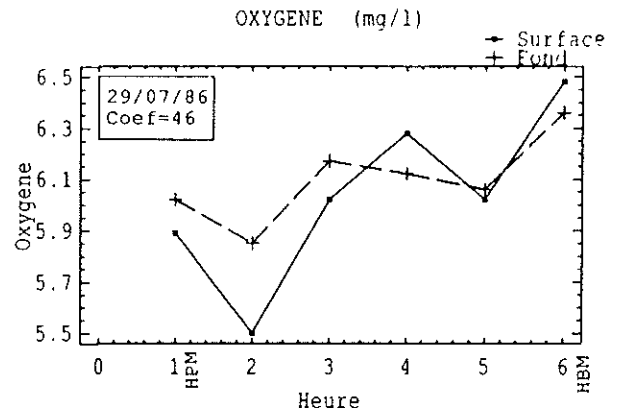
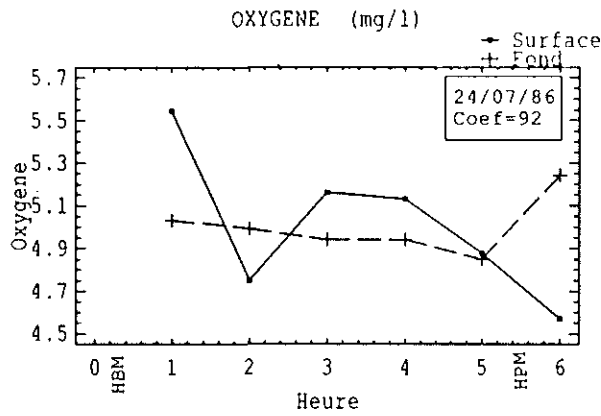
FLUCTUATIONS CIRCADIENNES
DES PARAMETRES HYDROBIOLOGIQUES



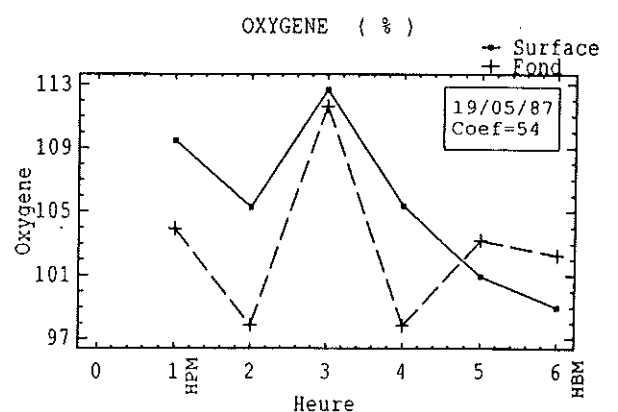
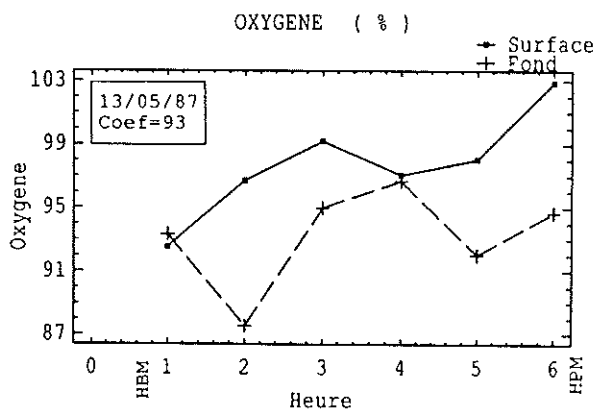
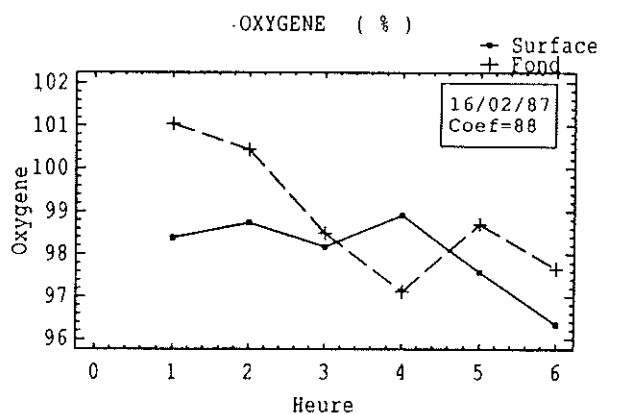
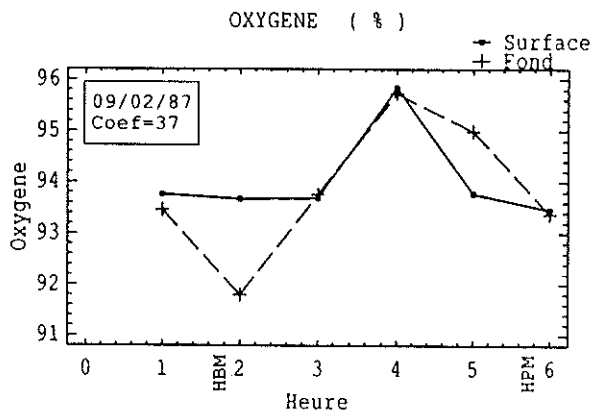
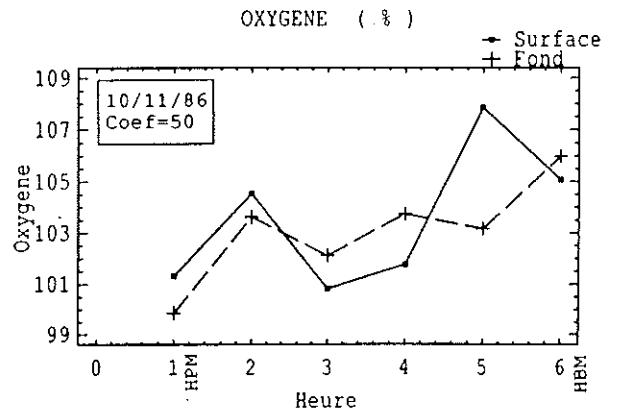
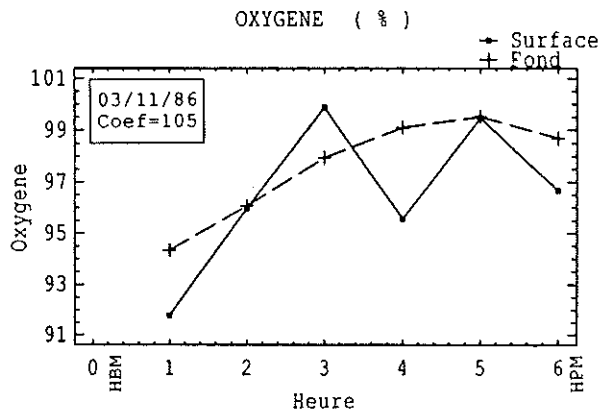
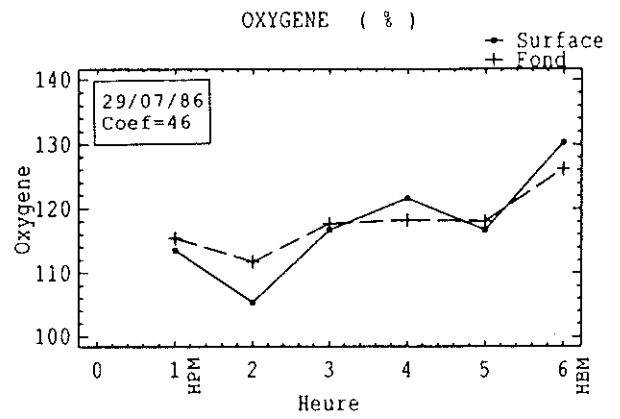
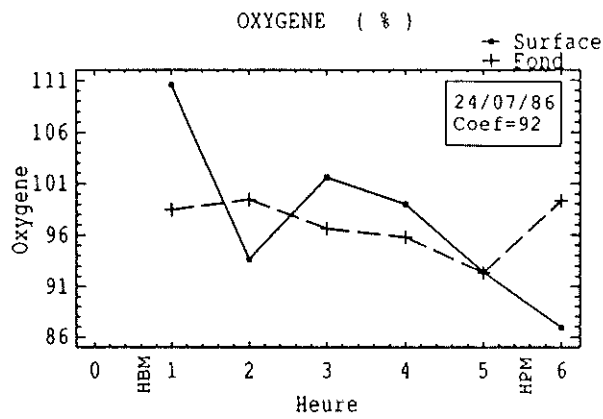
Annexe 1 : Fluctuations circadiennes de la température en surface et au fond, au niveau du secteur d'élevage (HBM = heure de basse mer, HPM = heure de pleine mer).



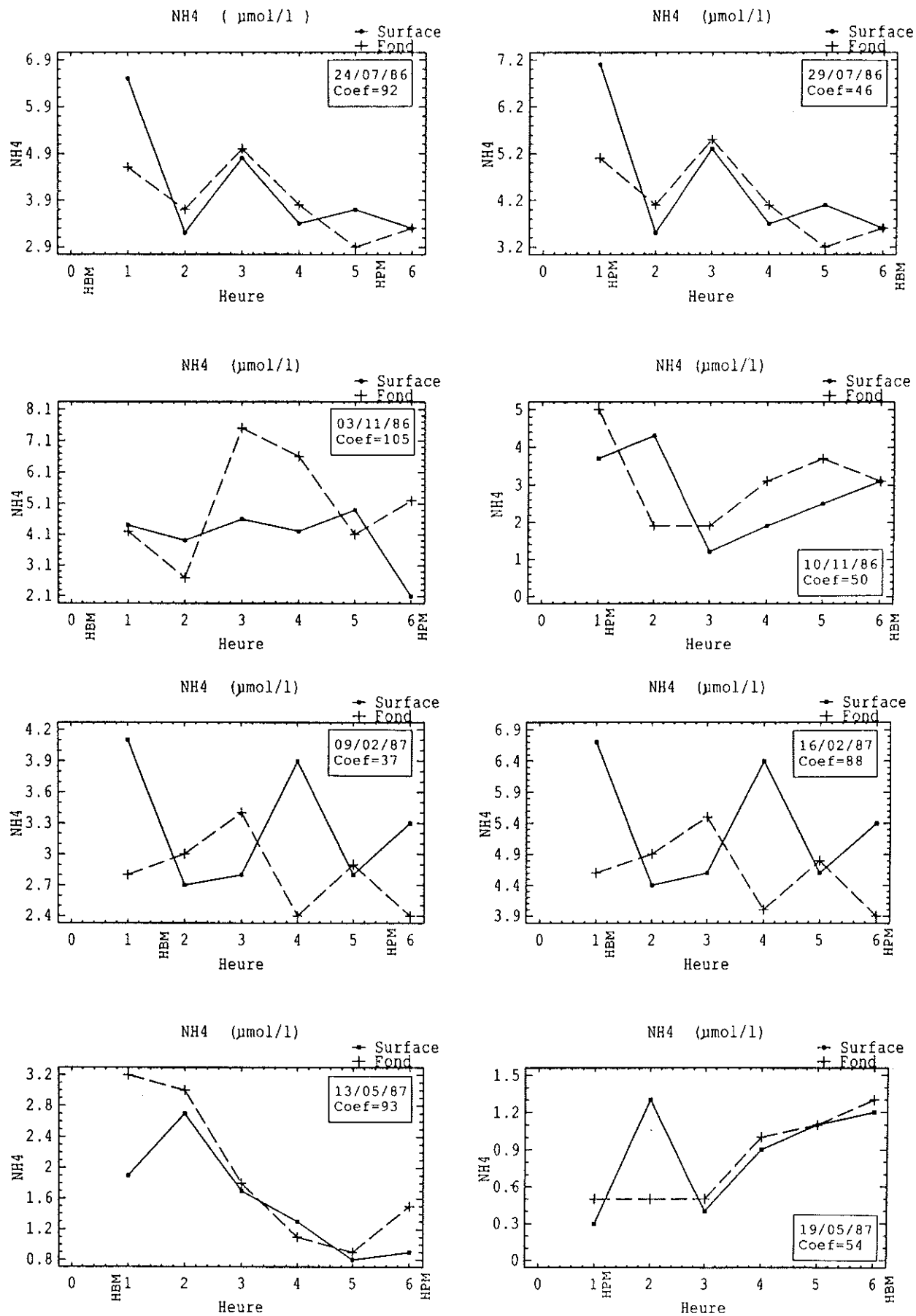
Annexe 2 : Fluctuations circadiennes de la salinité en surface et au fond, au niveau du secteur d'élevage (HBM = heure de basse mer, HPM = heure de pleine mer).



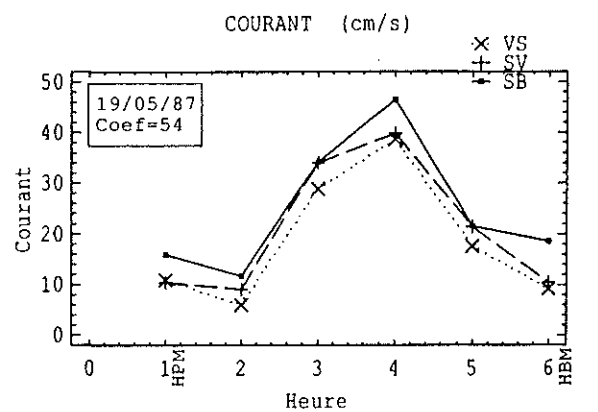
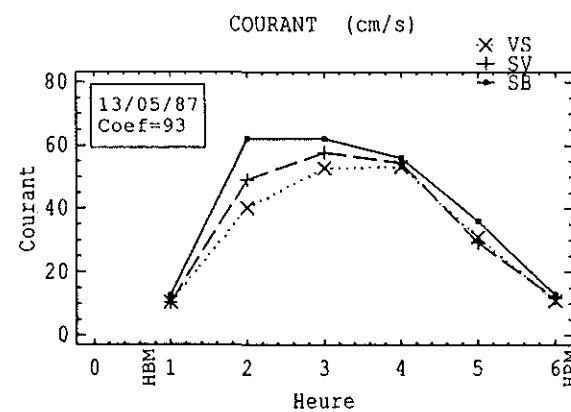
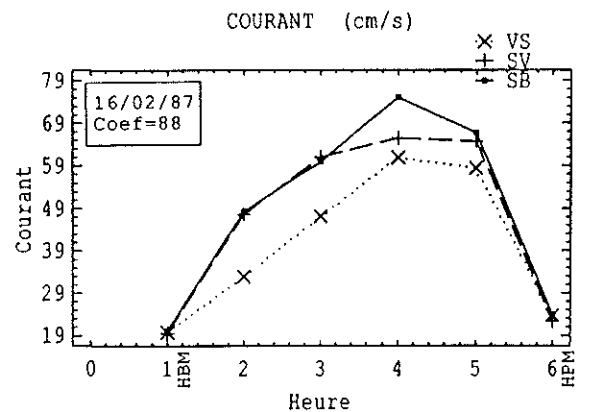
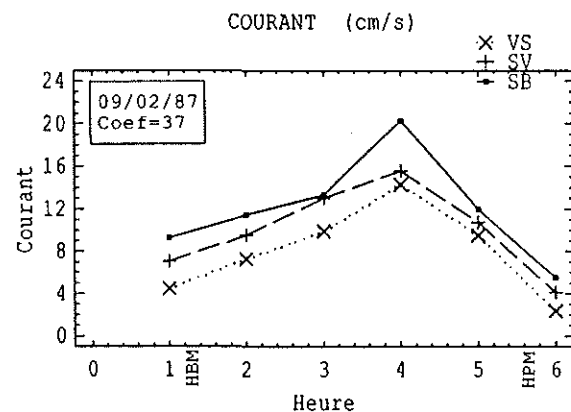
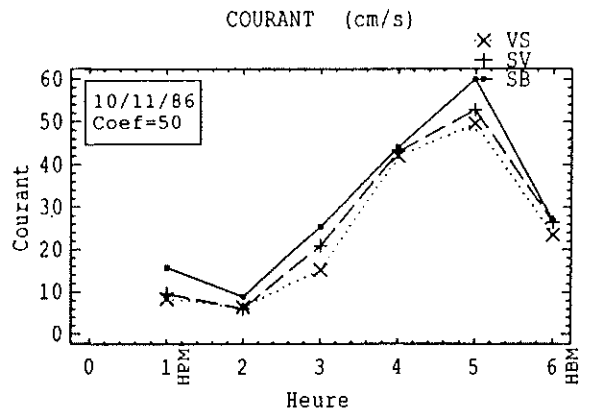
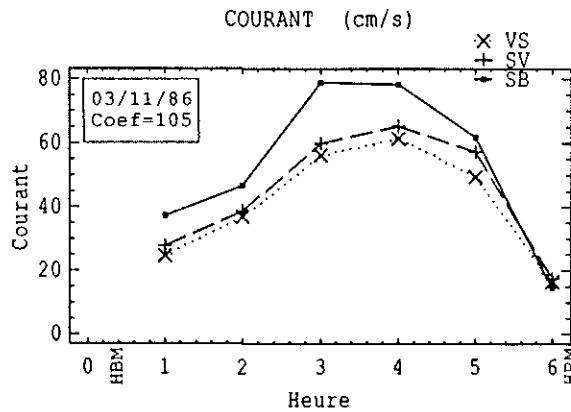
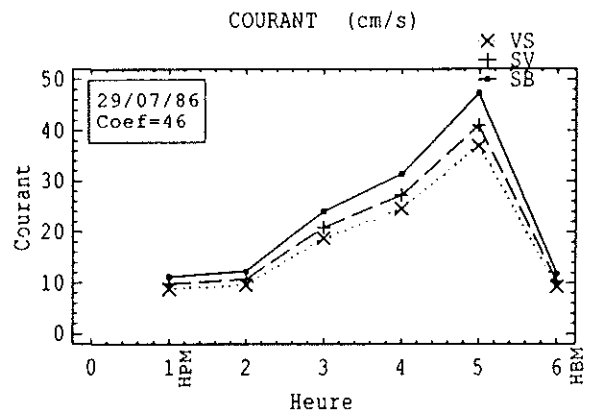
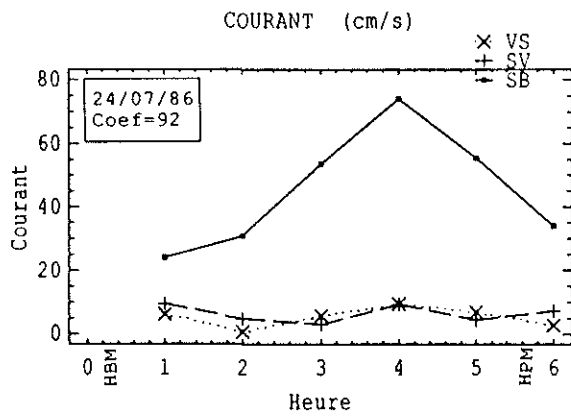
Annexe 3.1 : Fluctuations circadiennes de la teneur en oxygène dissous en surface et au fond, au niveau du secteur d'élevage (HBM = Heure de basse mer, HPM = heure de pleine mer).



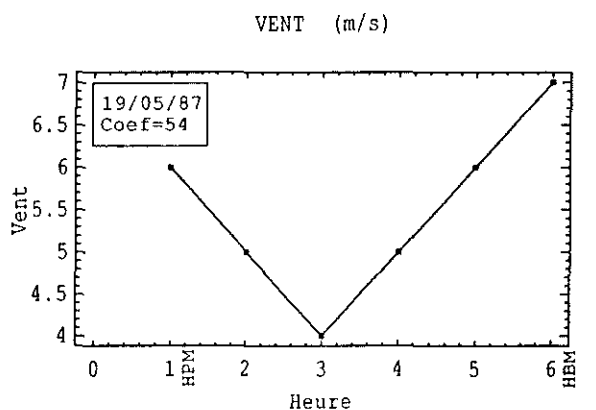
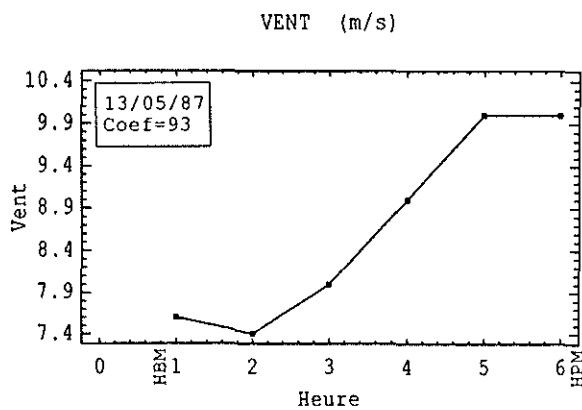
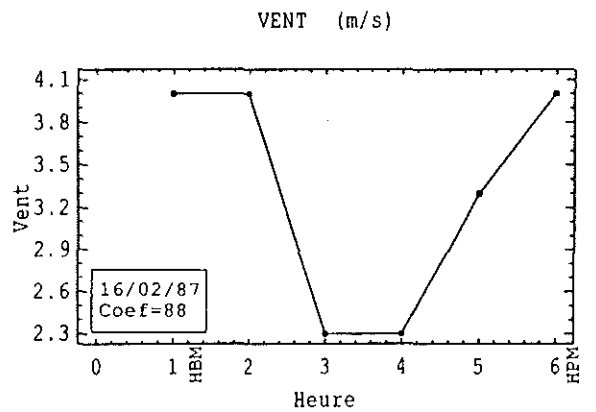
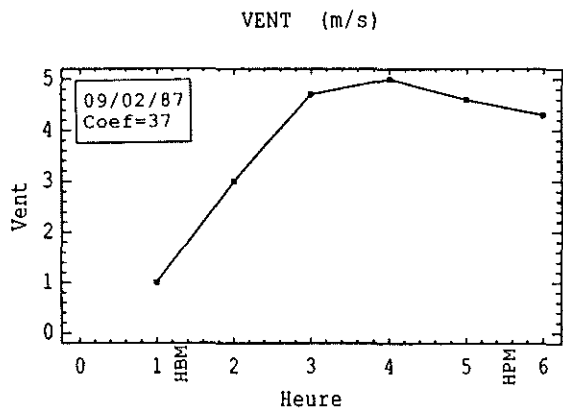
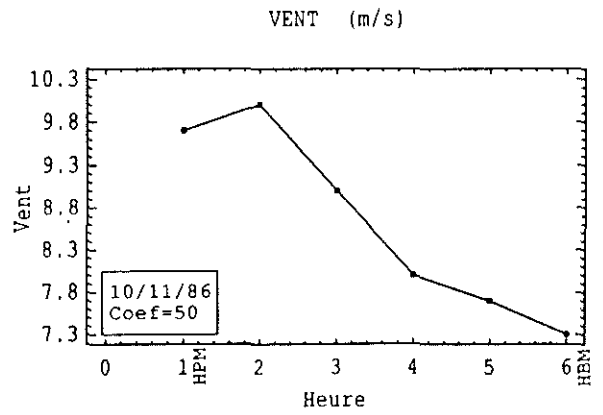
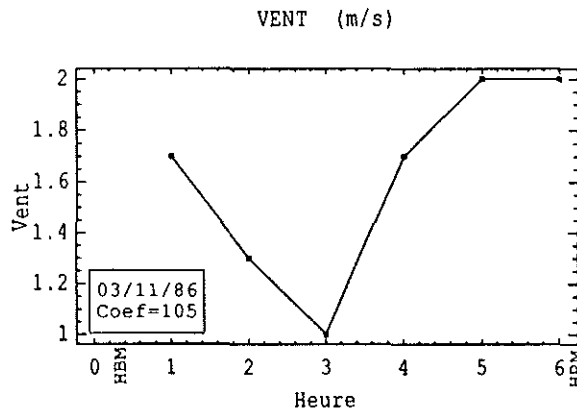
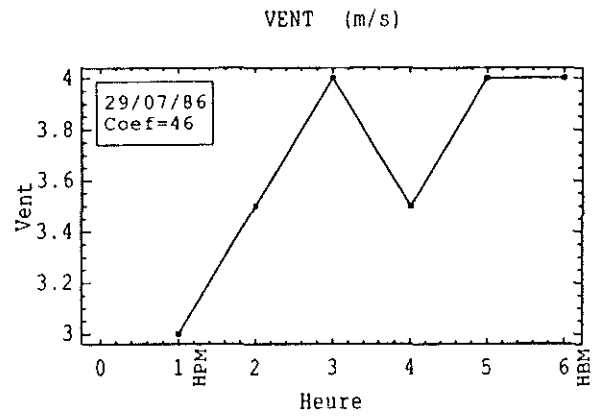
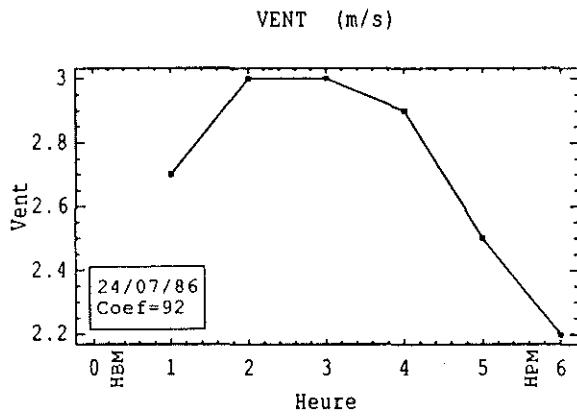
Annexe 3.2 : Fluctuations circadiennes du pourcentage d'oxygène par rapport à la saturation en surface et au fond, au niveau du secteur d'élevage (HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



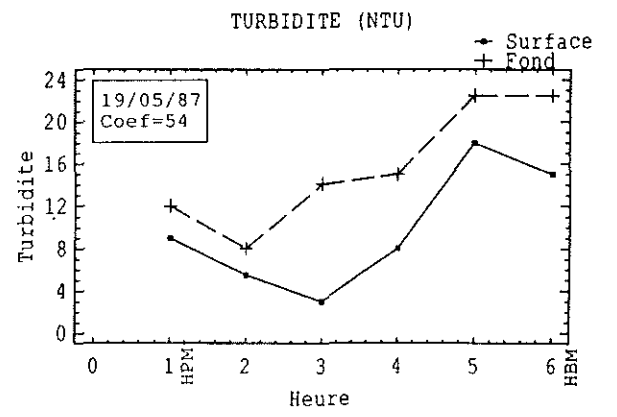
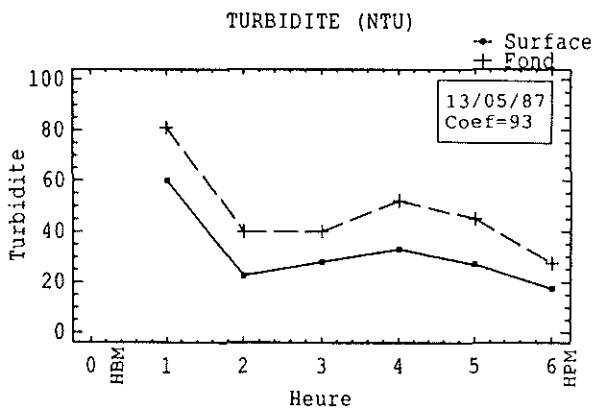
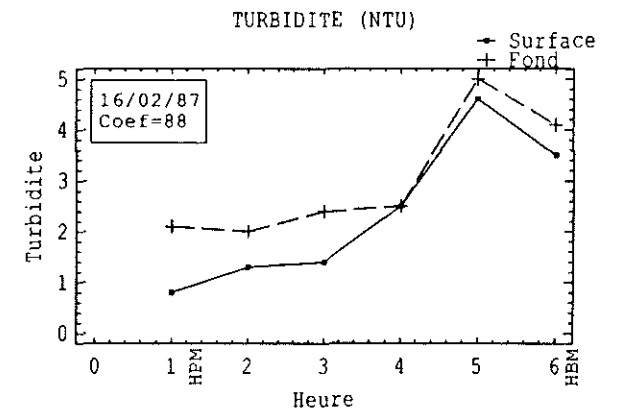
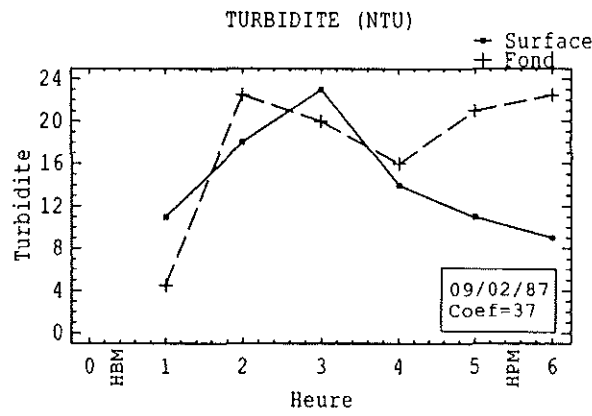
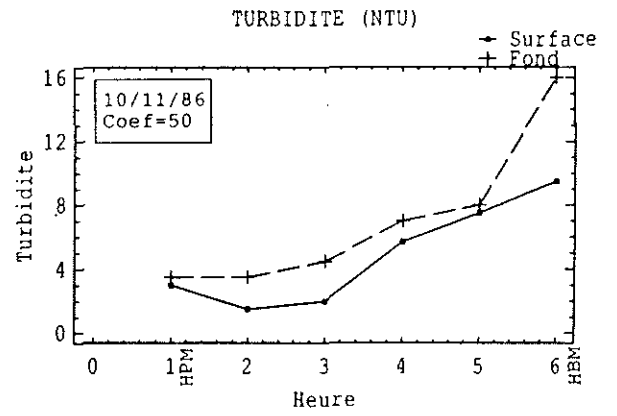
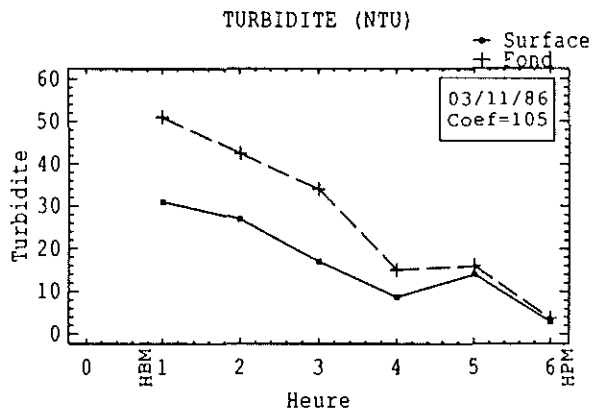
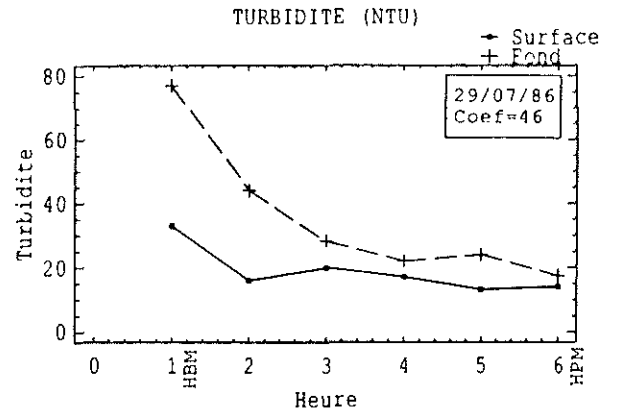
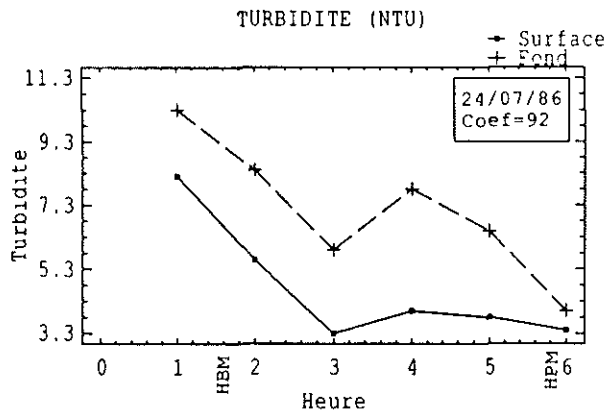
Annexe 4 : Variations circadiennes de la teneur en ammoniac en surface et au fond, au niveau du secteur d'élevage (HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



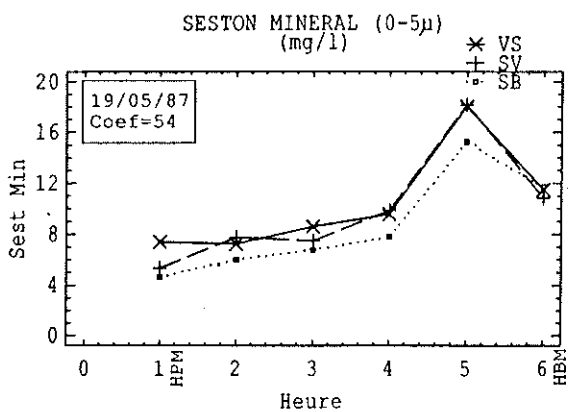
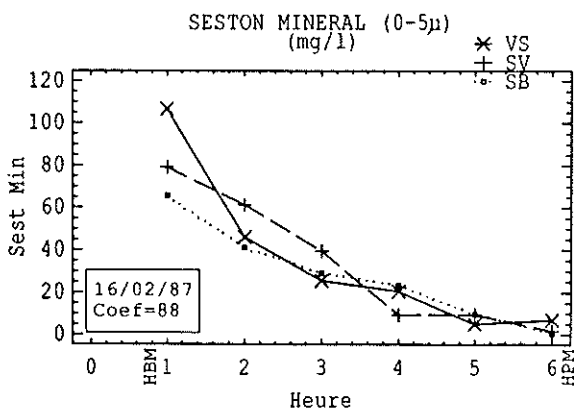
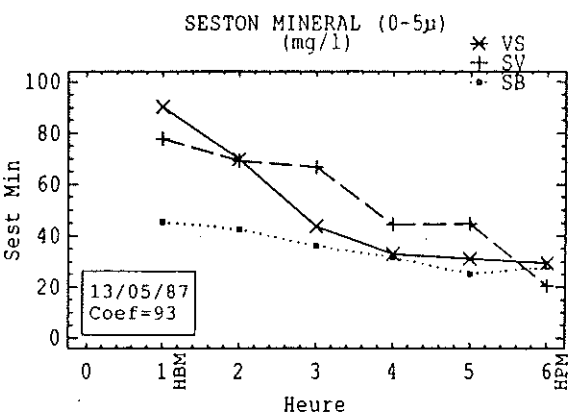
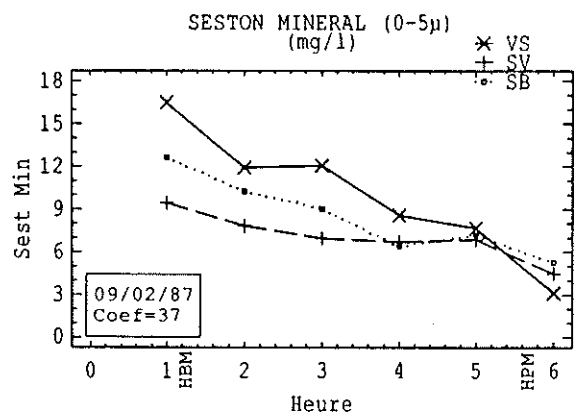
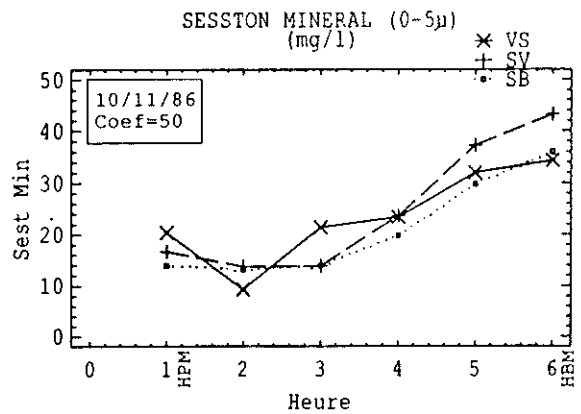
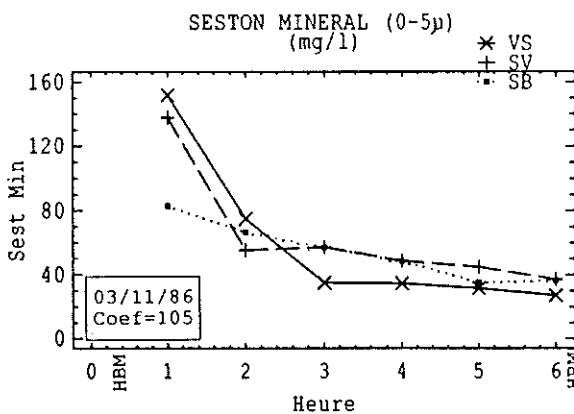
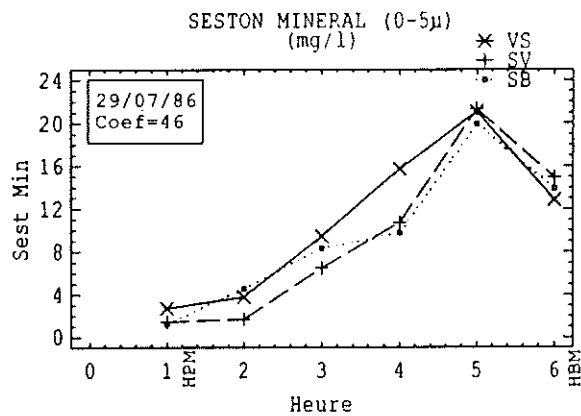
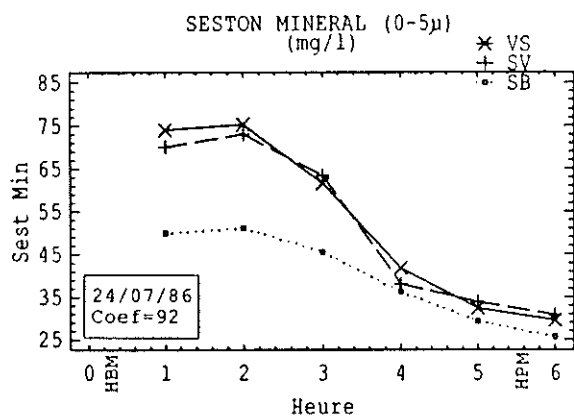
Annexe 5 : Distributions circadiennes de la vitesse des courants au niveau des 3 parcs d'élevage ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux, HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



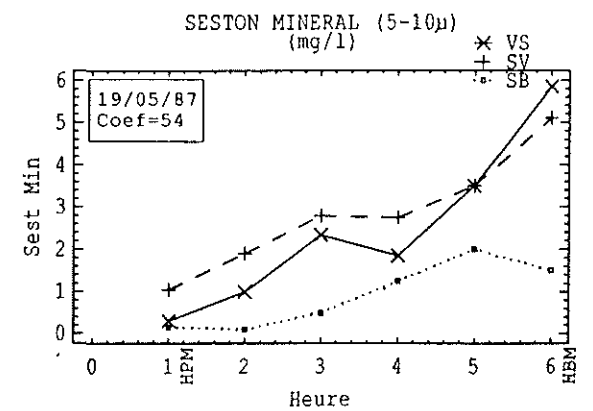
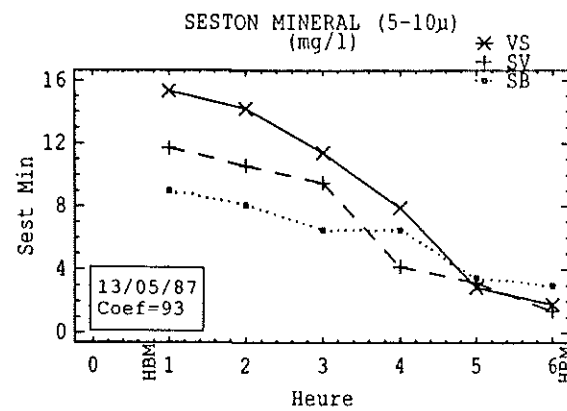
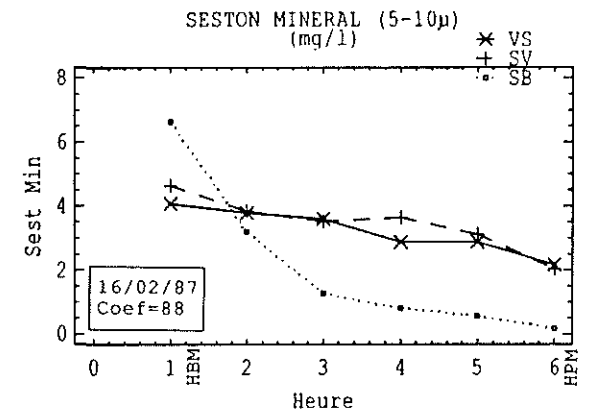
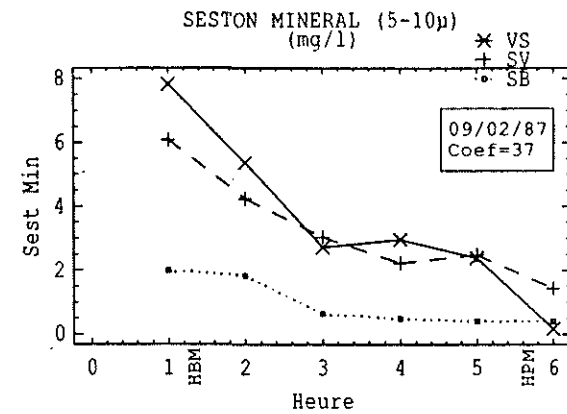
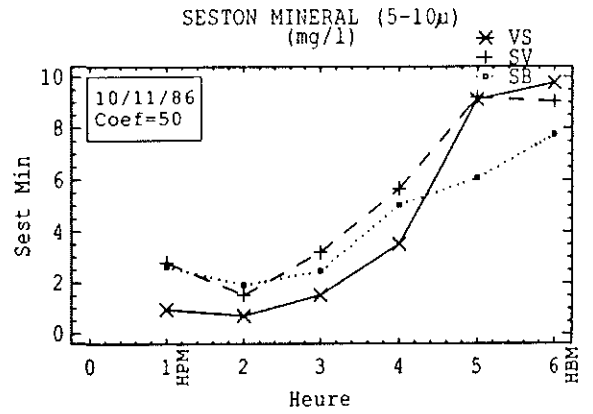
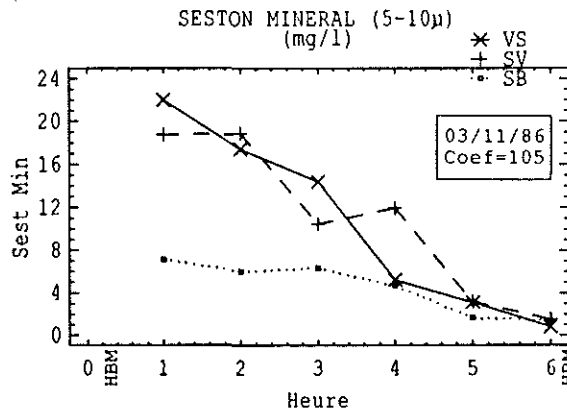
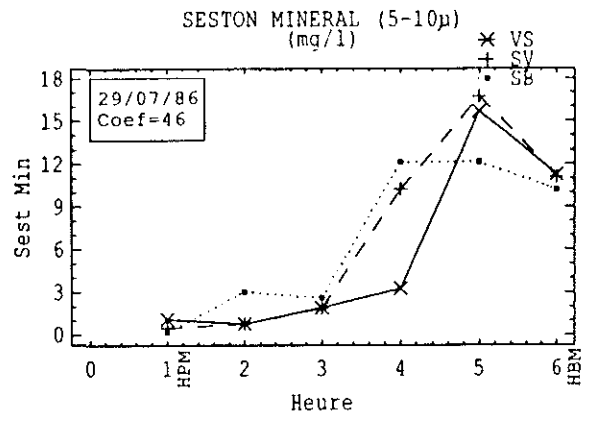
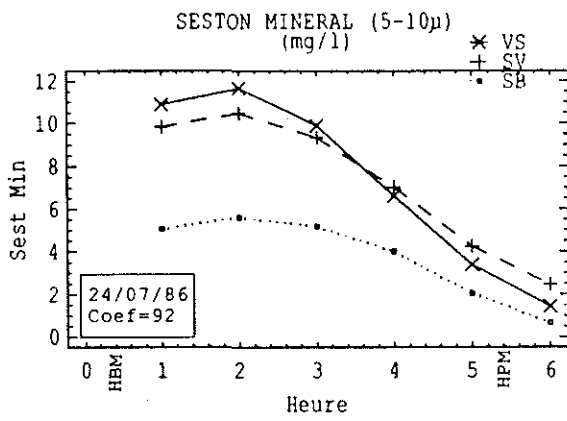
Annexe 6 : Variations circadiennes de la vitesse du vent au niveau du secteur d'élevage (HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



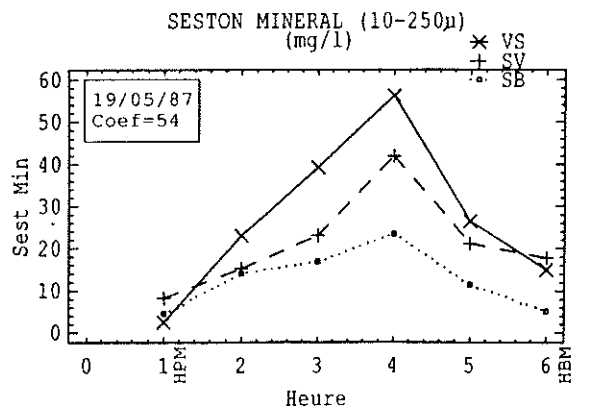
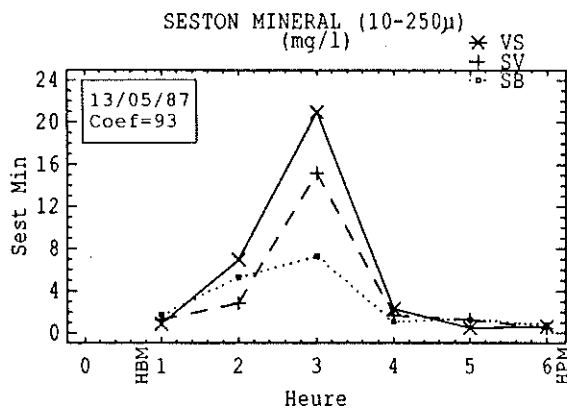
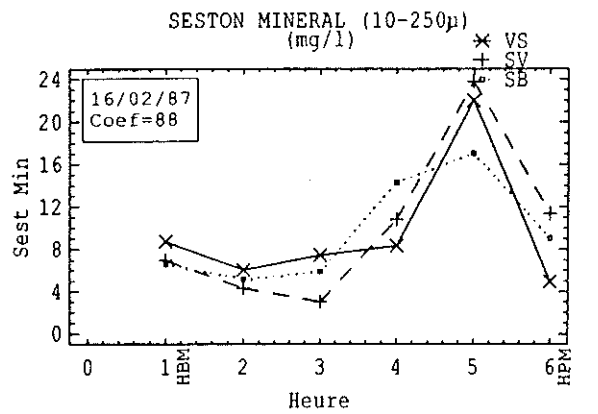
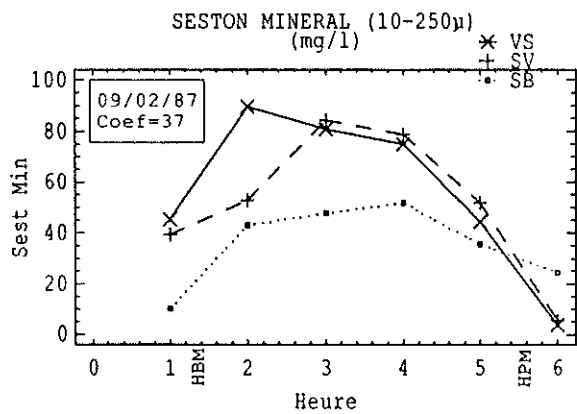
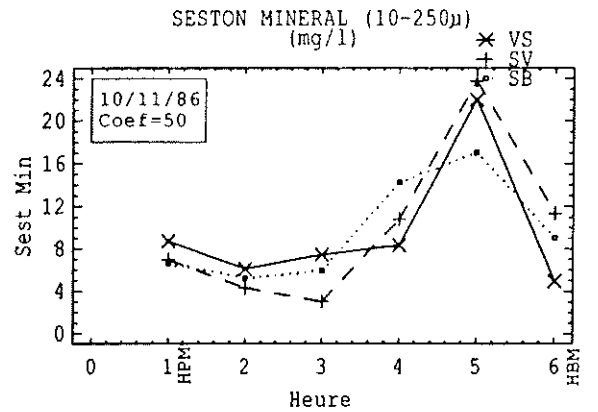
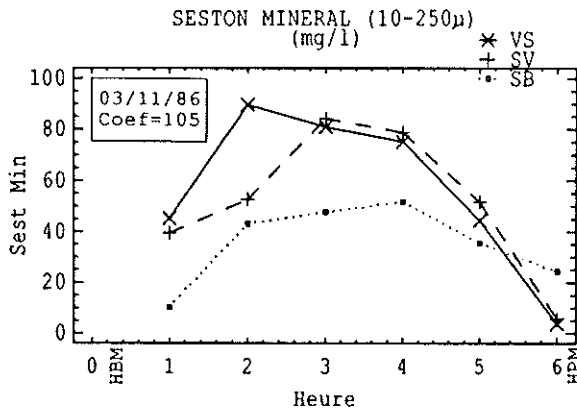
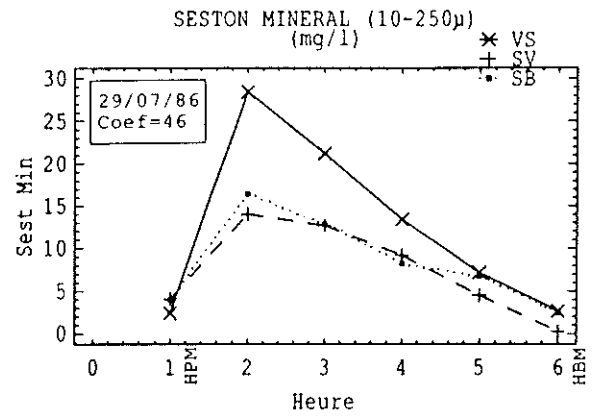
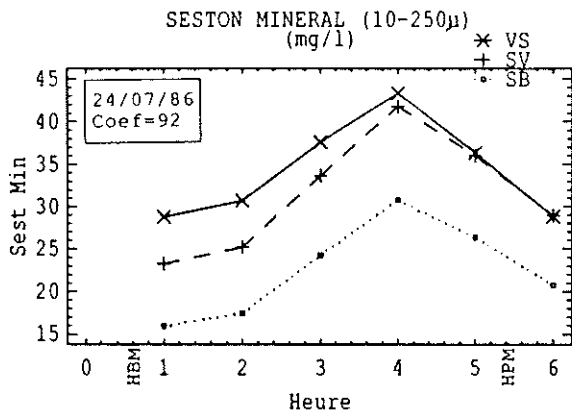
Annexe 7 : Variations circadiennes de la turbidité en surface et au fond au niveau du secteur d'élevage (HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



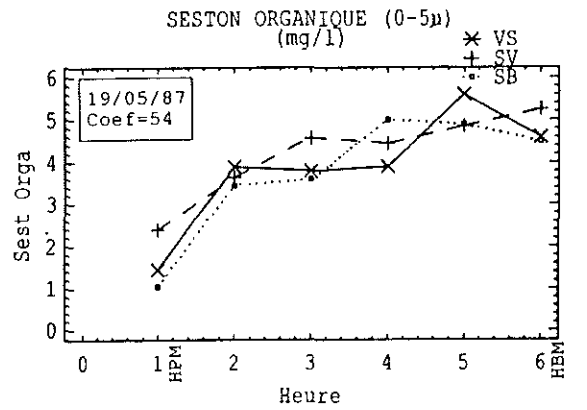
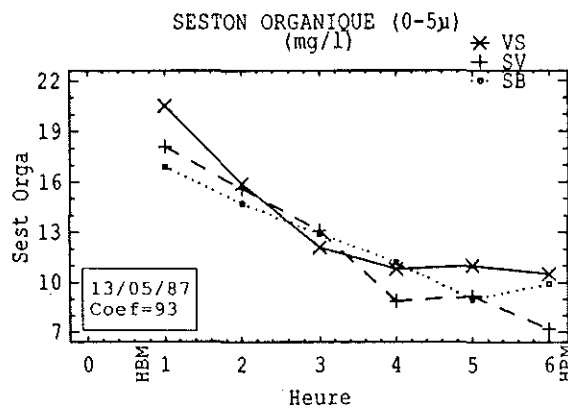
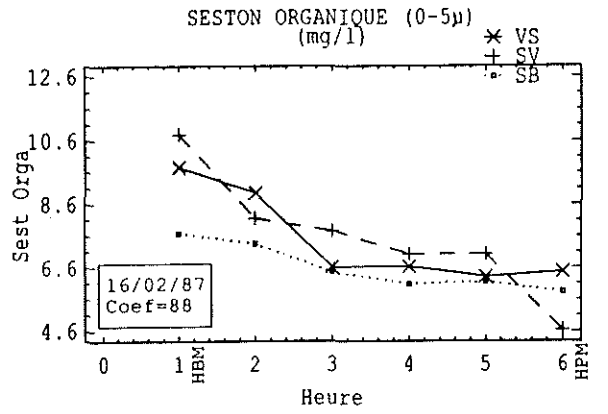
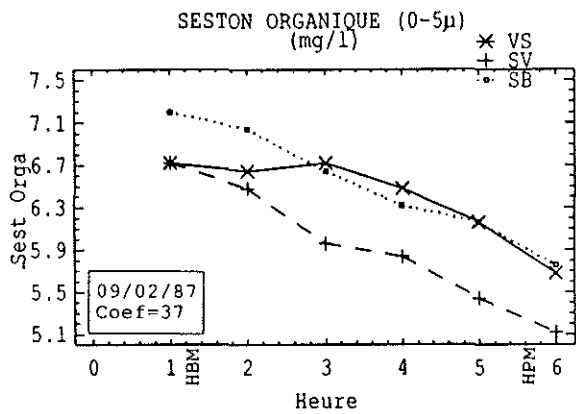
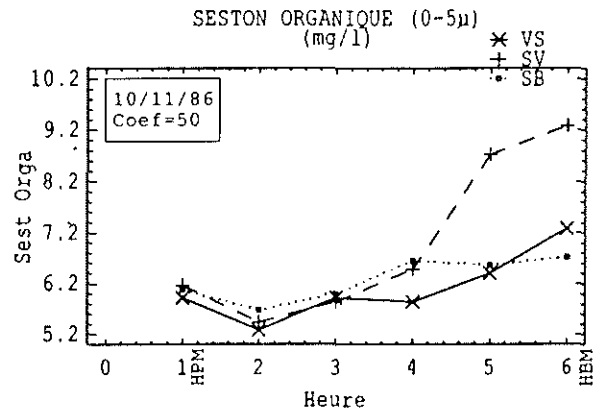
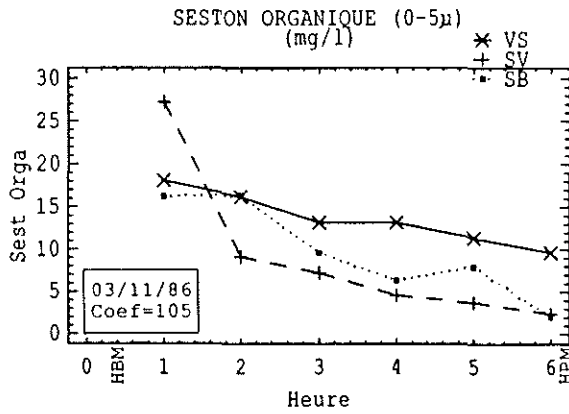
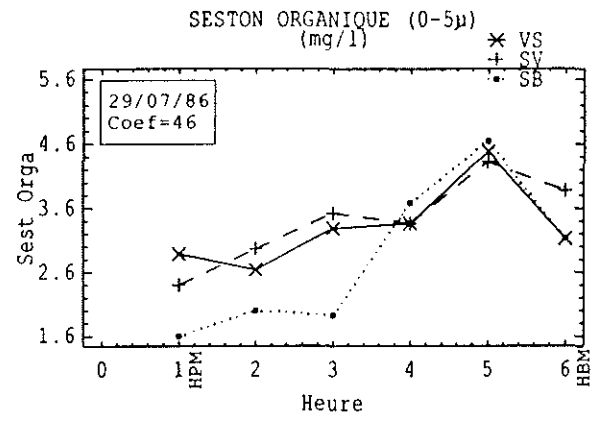
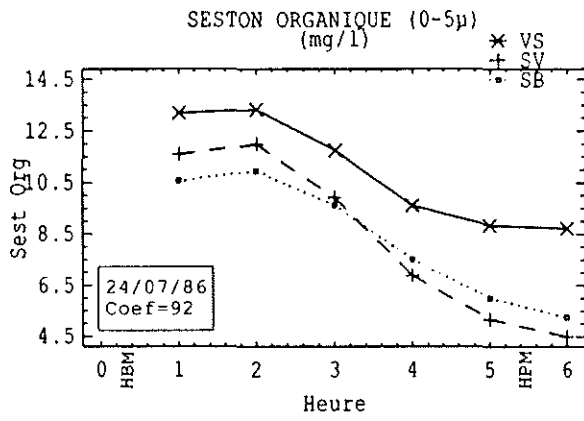
Annexe 8 : Fluctuations circadiennes de la fraction de seston minéral (0-5 μ) au niveau des 3 parcs d'élevage ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux, HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



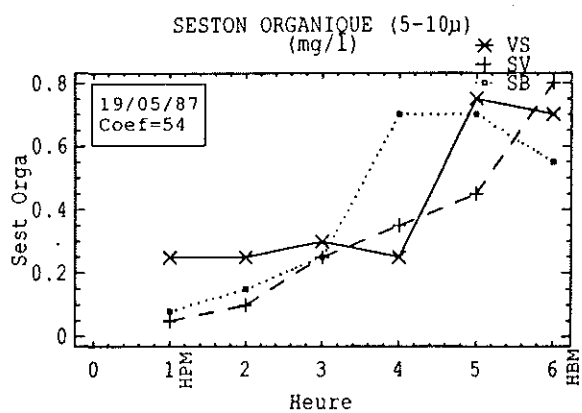
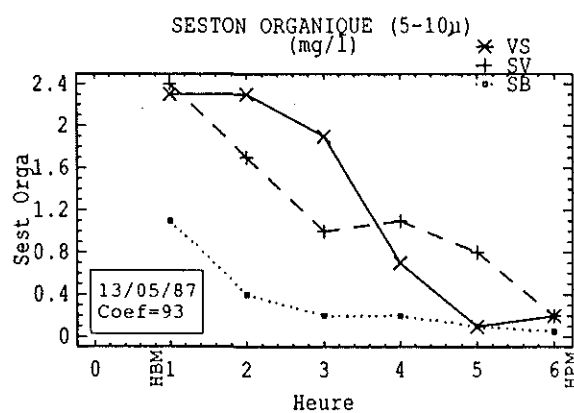
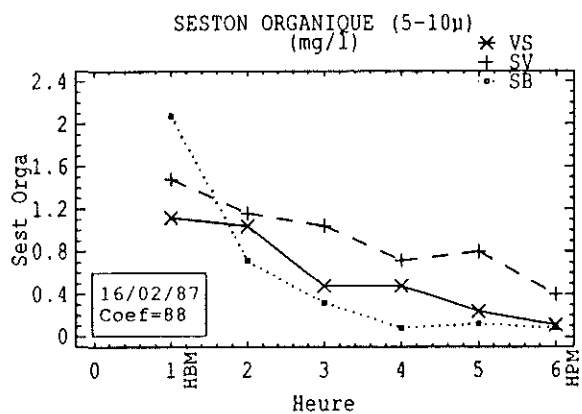
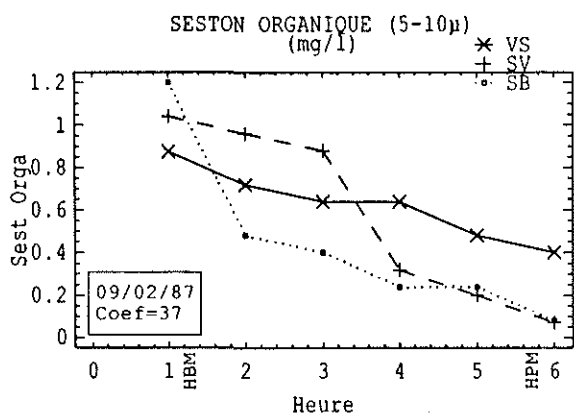
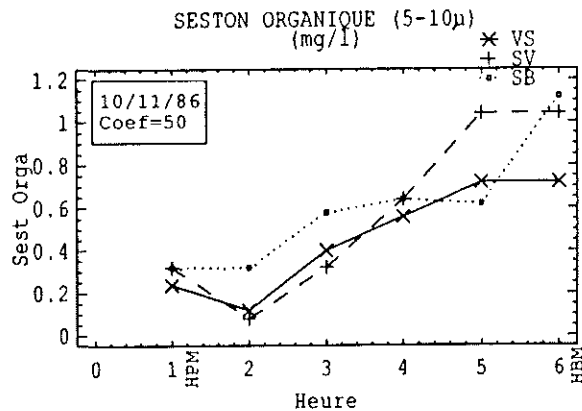
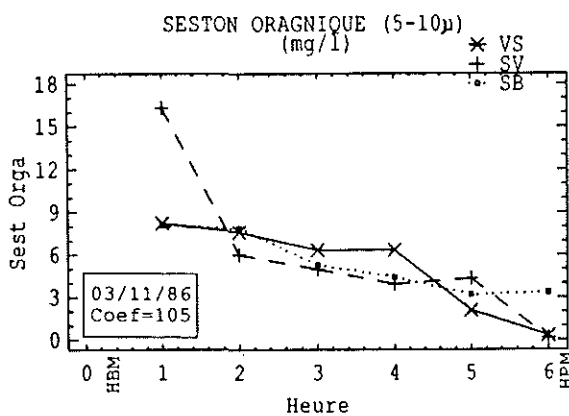
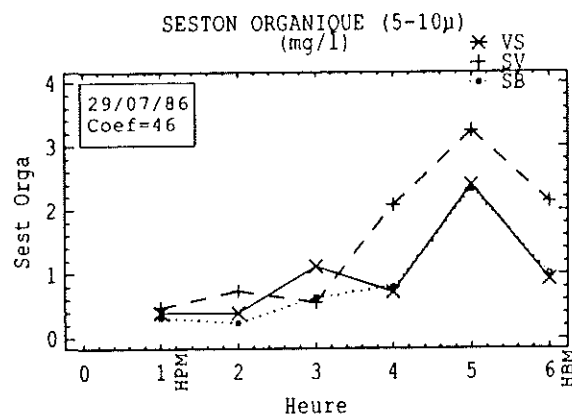
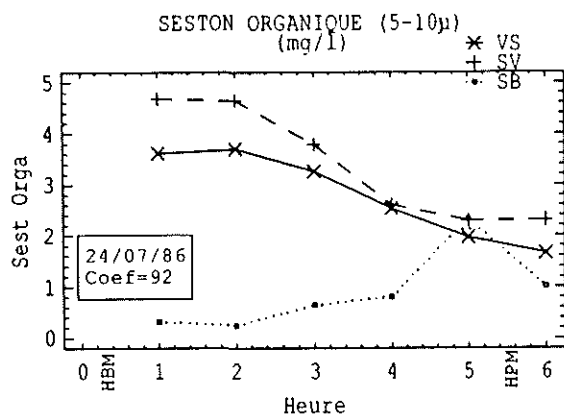
Annexe 9 : Fluctuations circadiennes de la fraction de seston minéral (5-10 μ) au niveau des 3 parcs d'élevage ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux, HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



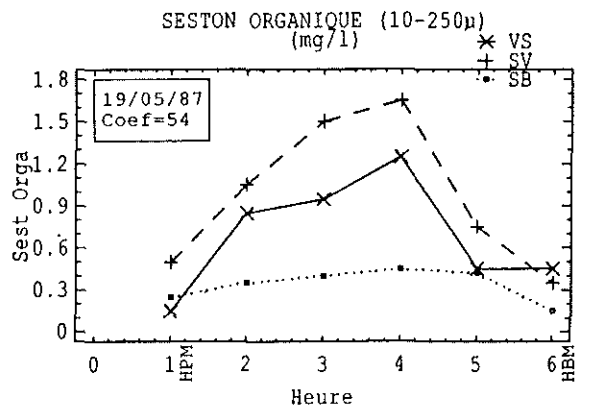
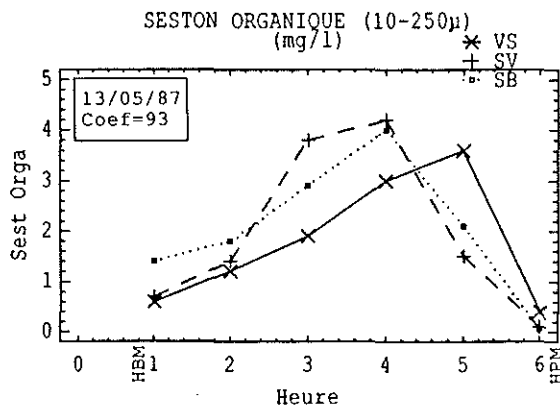
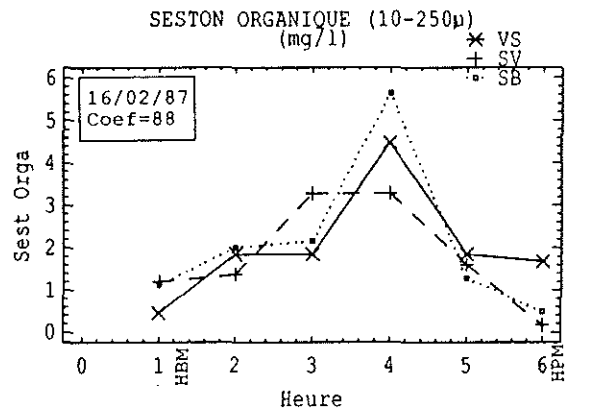
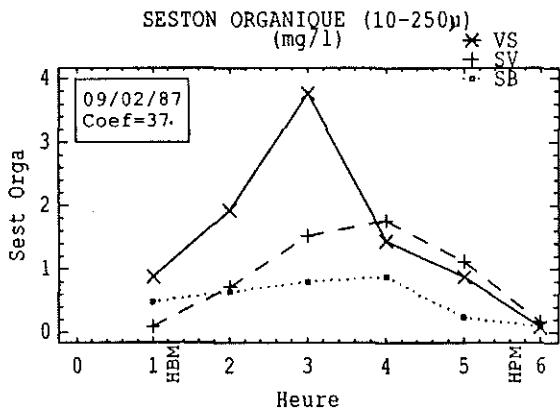
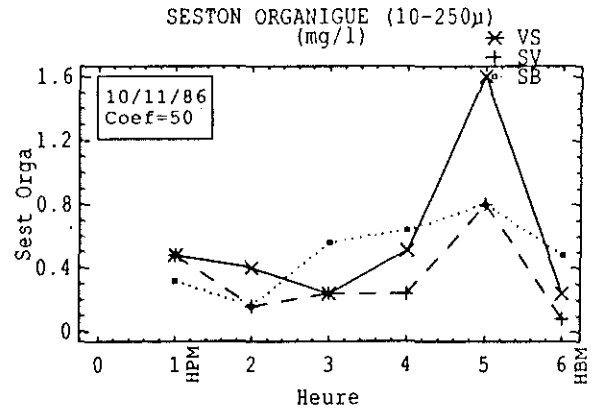
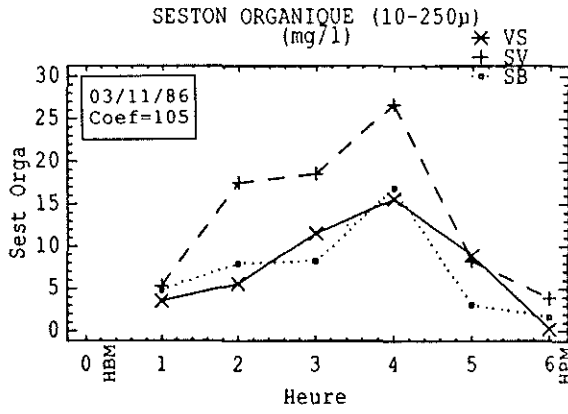
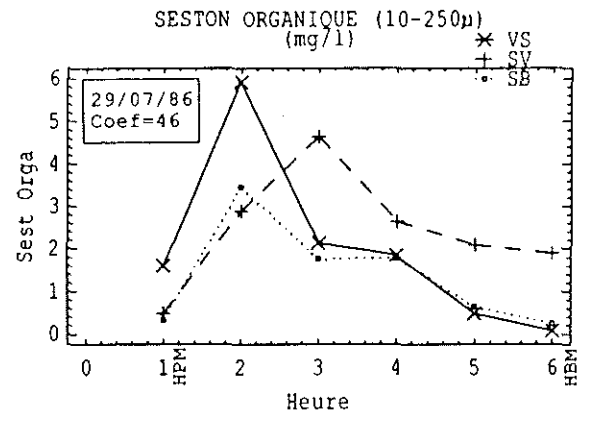
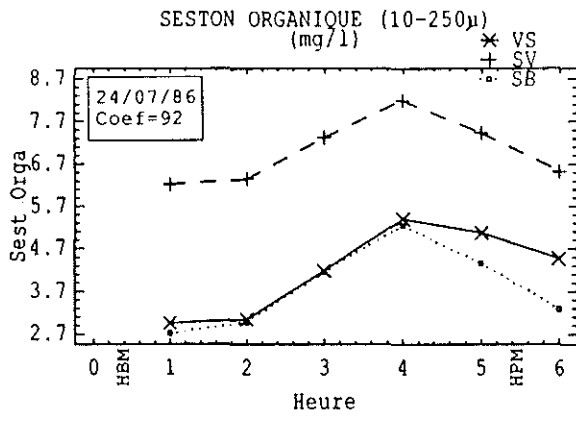
Annexe 10 : Fluctuations circadiennes de la fraction de seston minéral (10-250 μ) au niveau des 3 parcs d'élevage ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux, HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



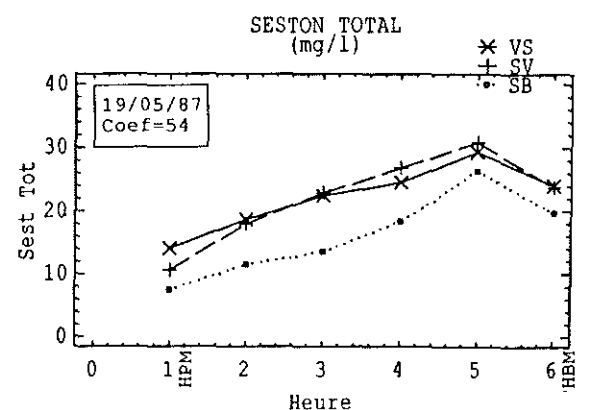
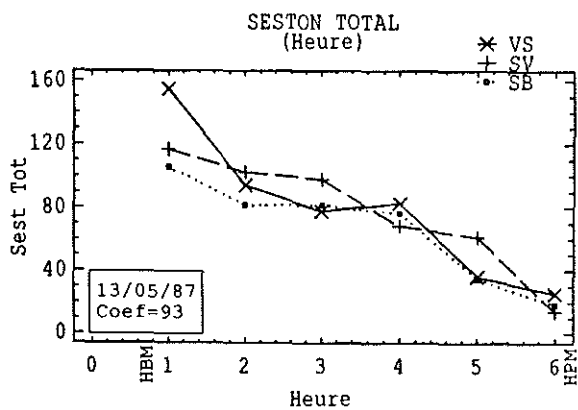
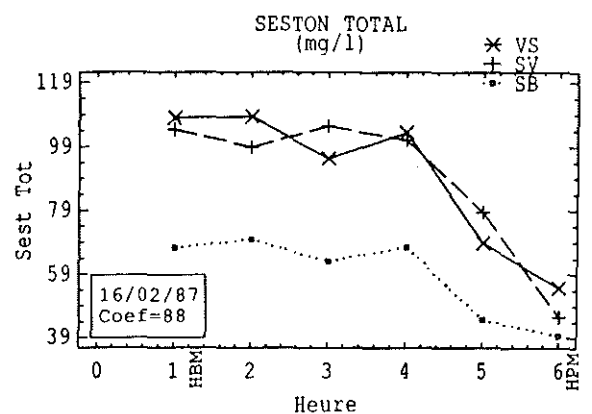
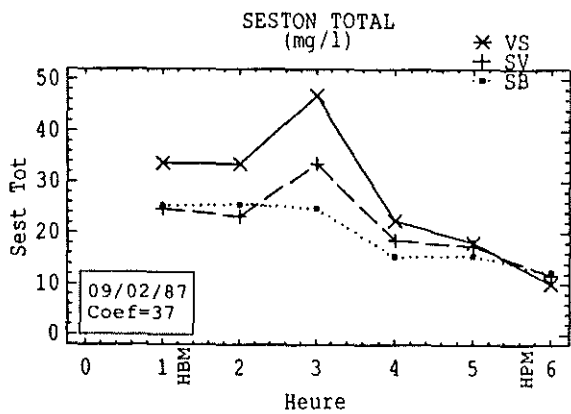
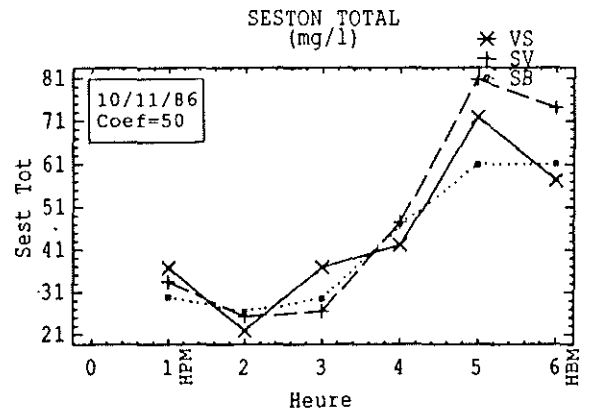
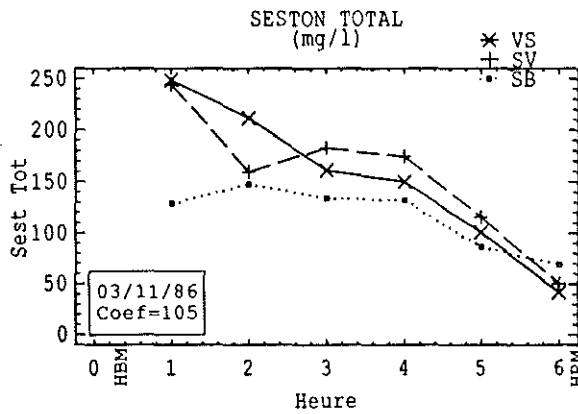
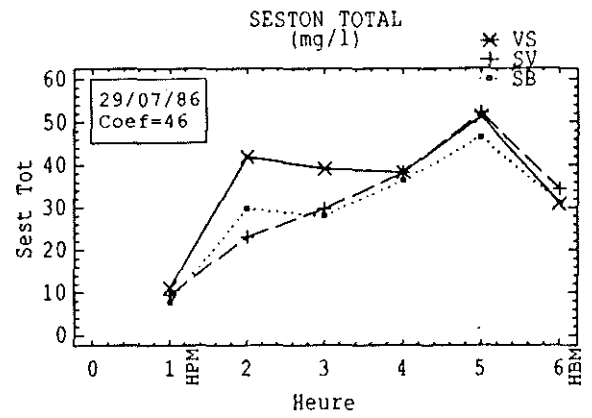
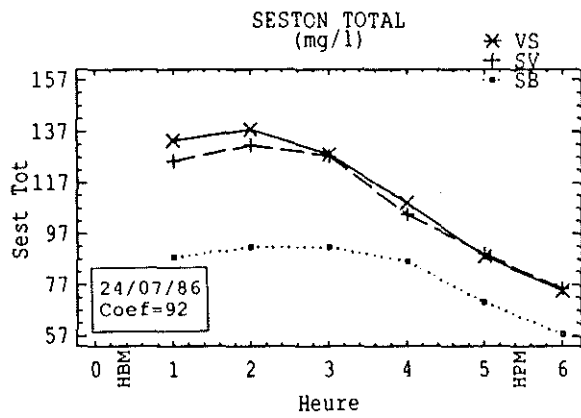
Annexe 11 : Fluctuations circadiennes de la fraction de seston organique (0-5 u) au niveau des 3 parcs d'élevage ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux, HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



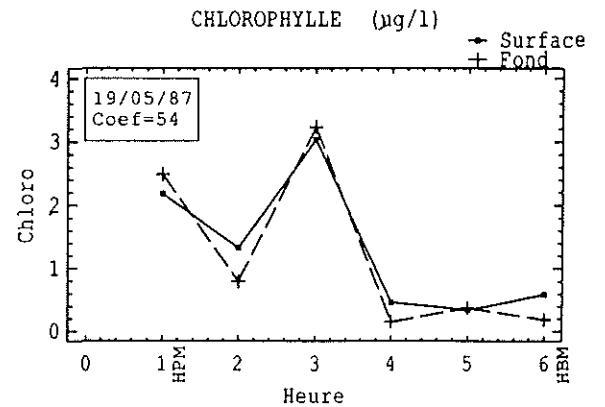
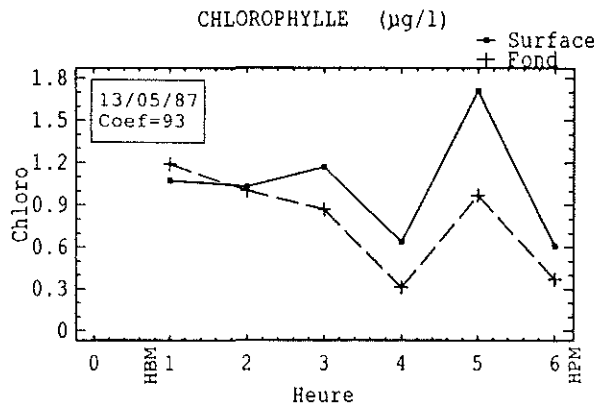
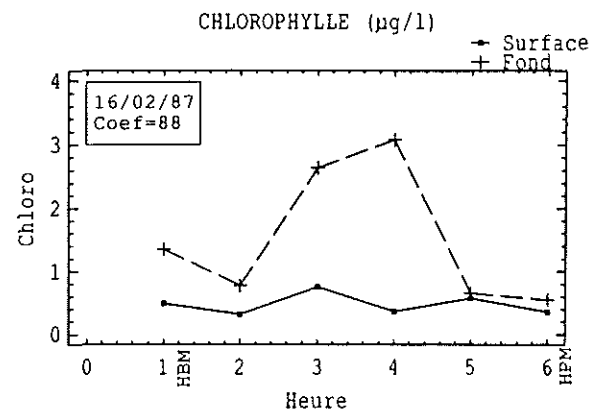
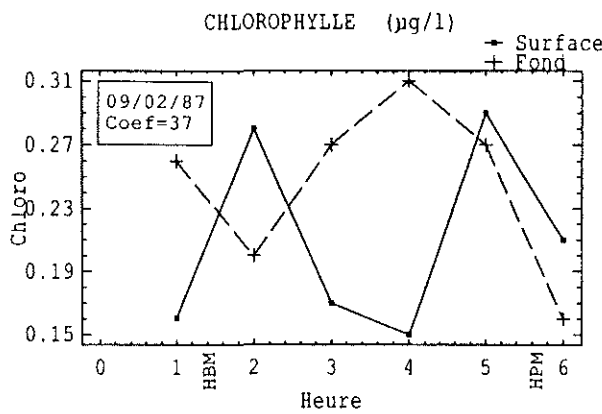
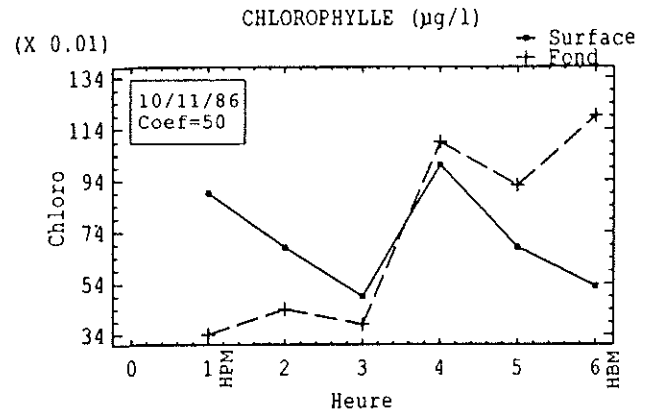
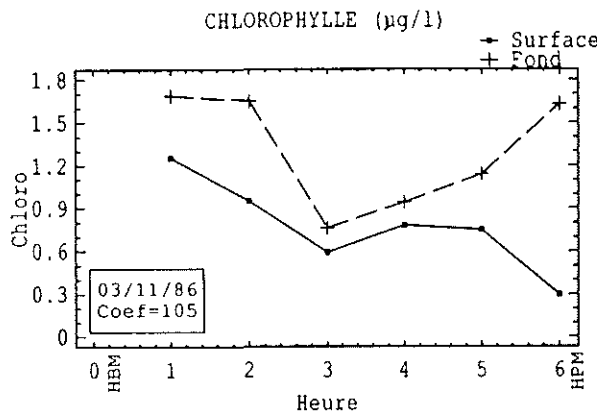
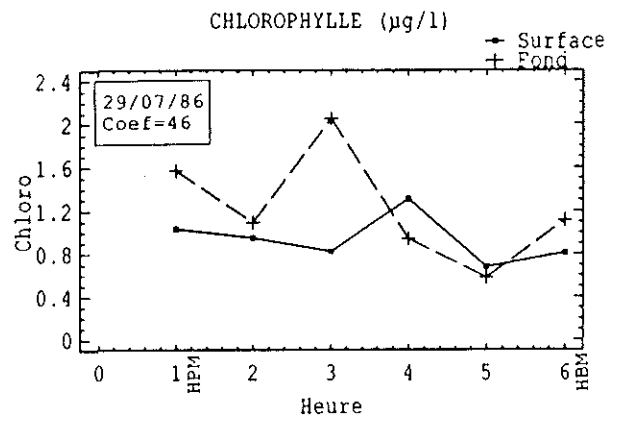
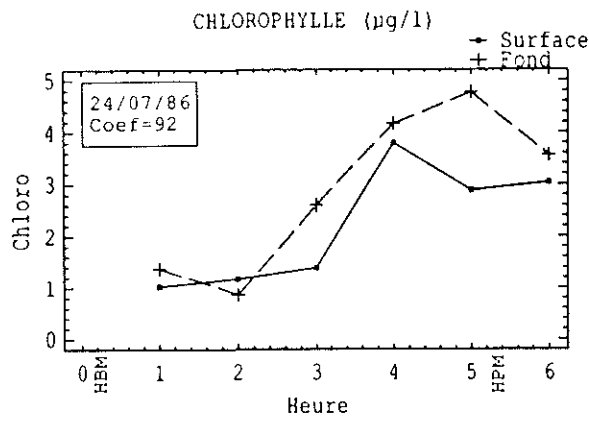
Annexe 12 : Fluctuations circadiennes de la fraction de seston organique (5-10 μ) au niveau des 3 parcs d'élevage ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux, HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



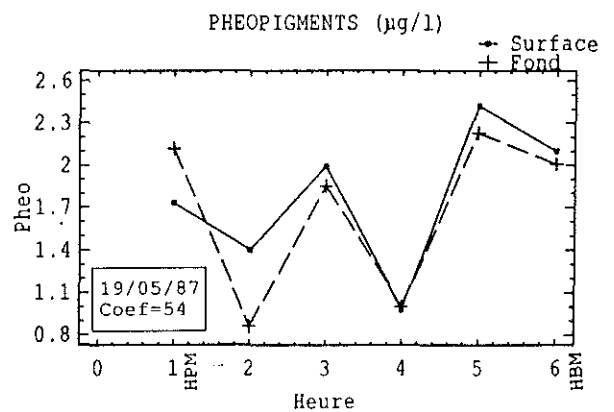
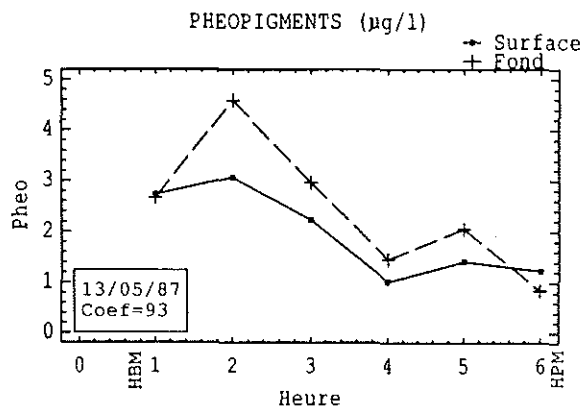
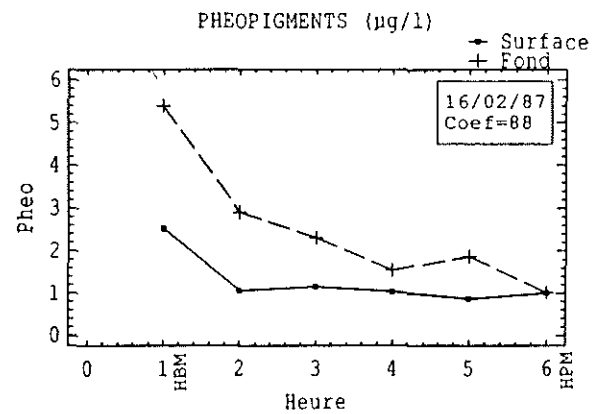
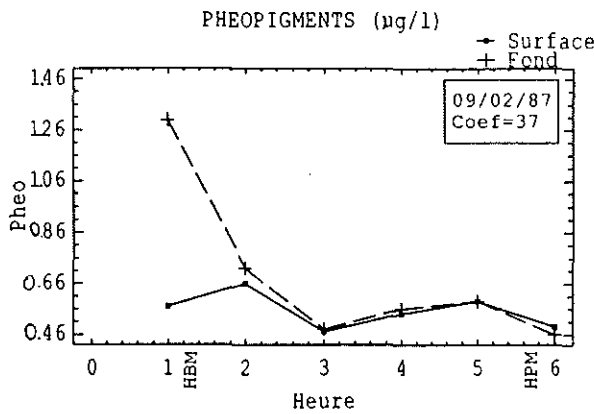
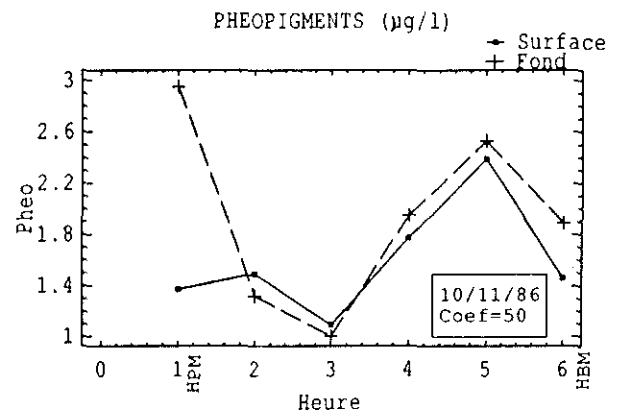
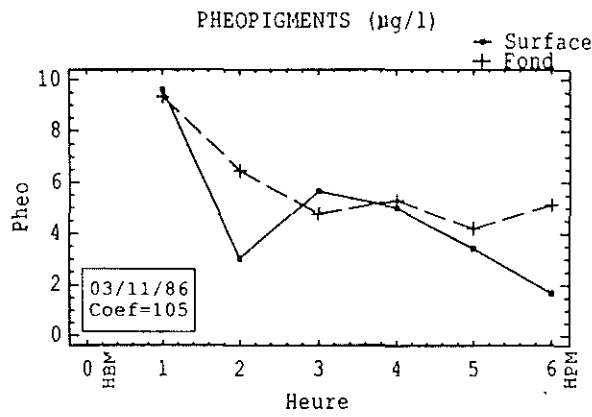
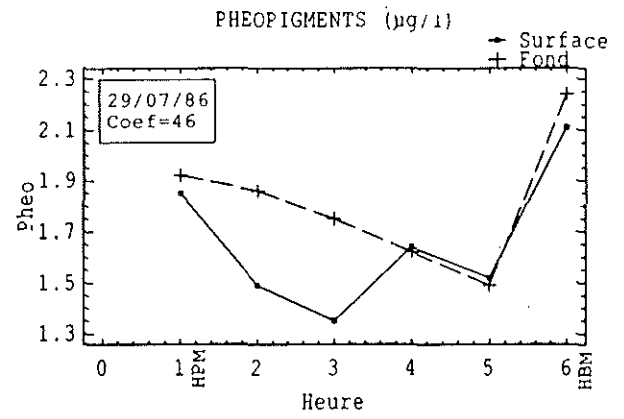
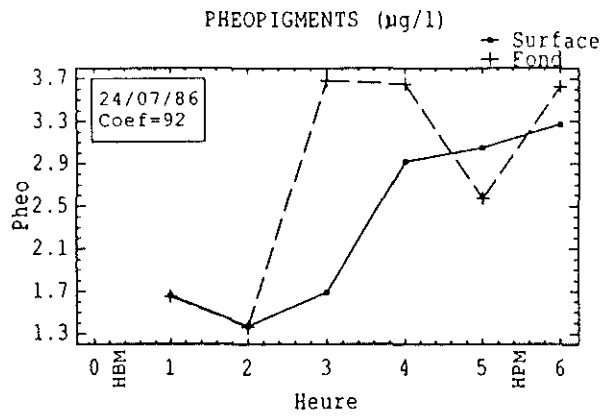
Annexe 13 : Fluctuations circadiennes de la fraction de seston organique (10-250 μ) au niveau des 3 parcs d'élevage ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo vaseux, "SB" : site sableux, HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



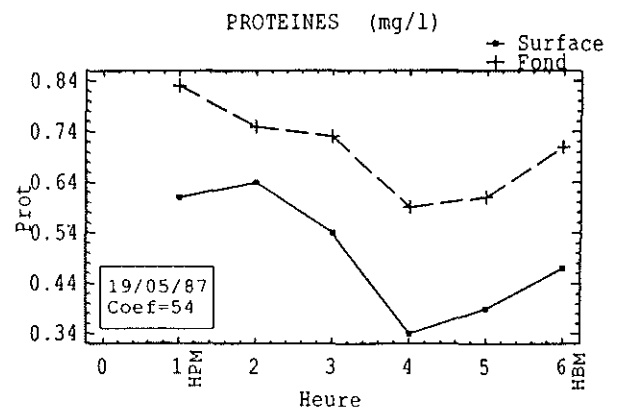
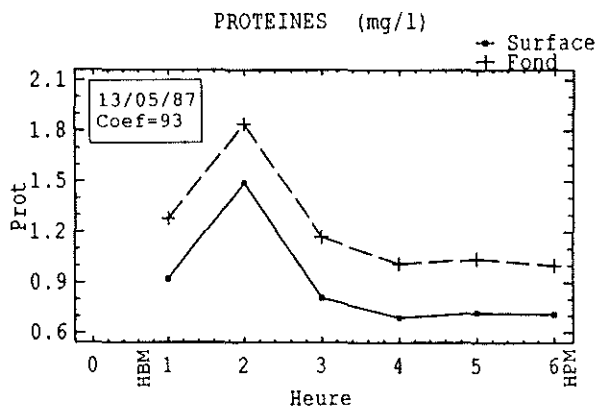
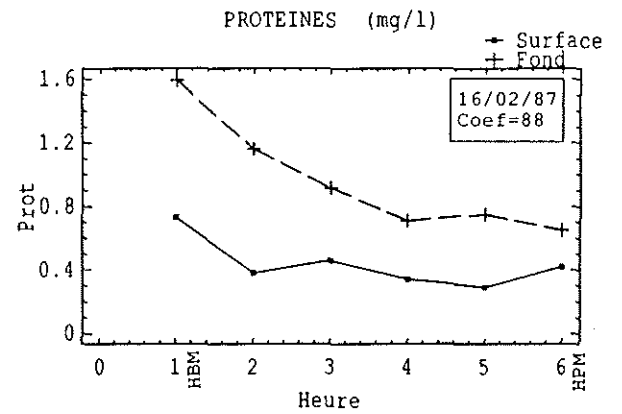
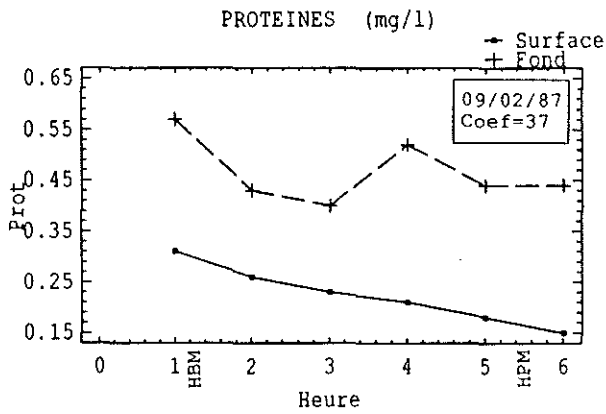
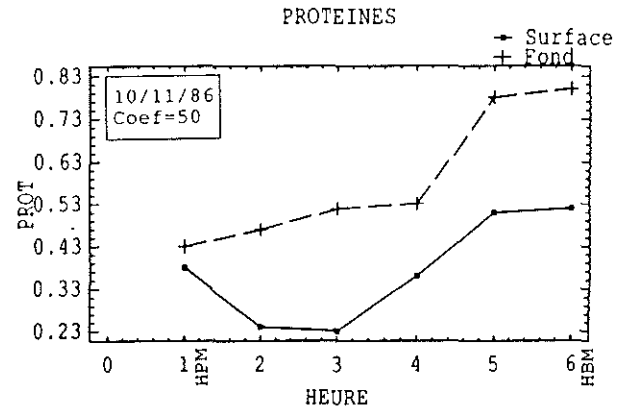
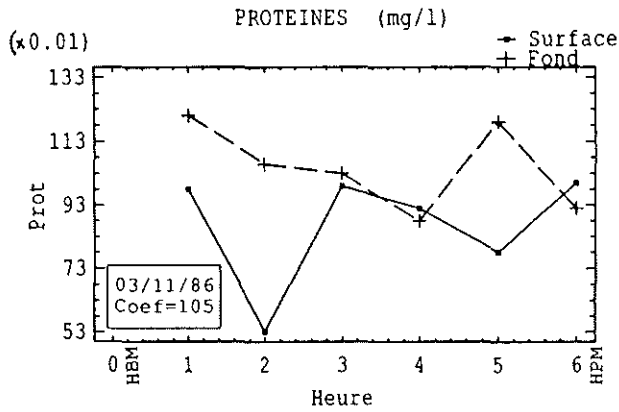
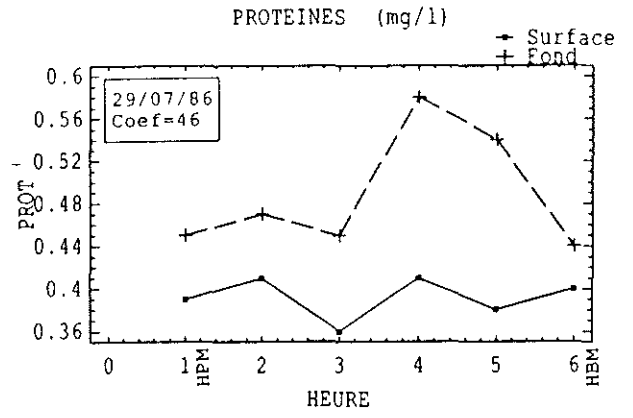
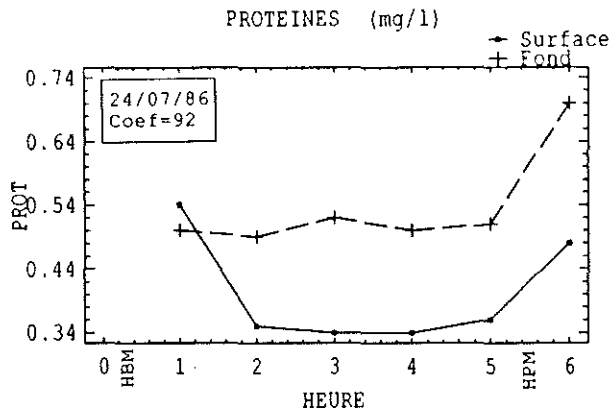
Annexe 14 : Fluctuations circadiennes des charges sestoniques au niveau des 3 parcs d'élevage ("VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux, HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



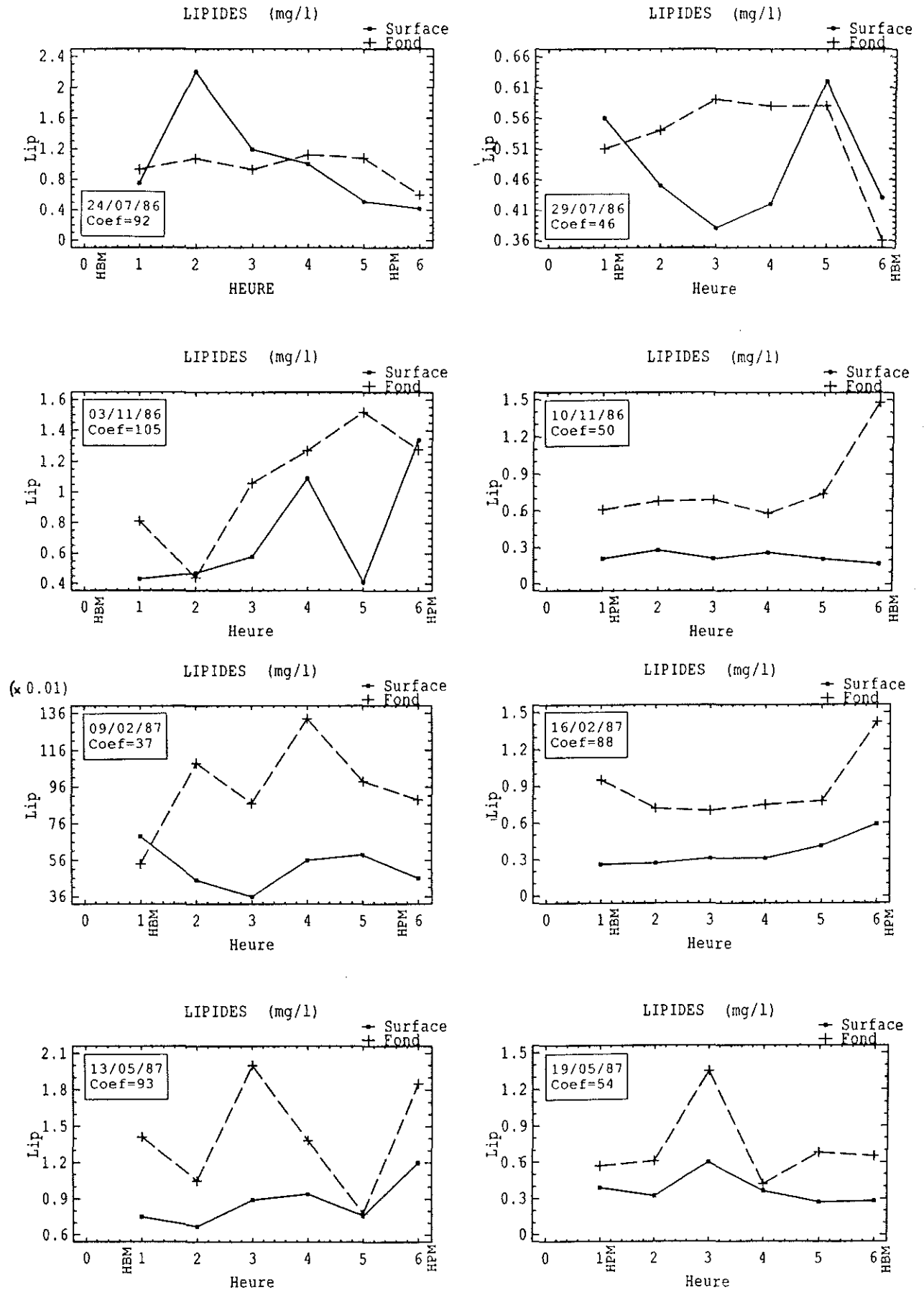
Annexe 15 : Fluctuations circadiennes des teneurs en chlorophylle a en surface et au fond au niveau du secteur d'élevage (HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



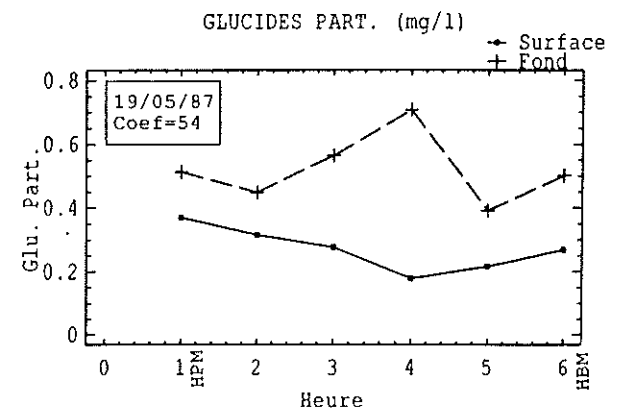
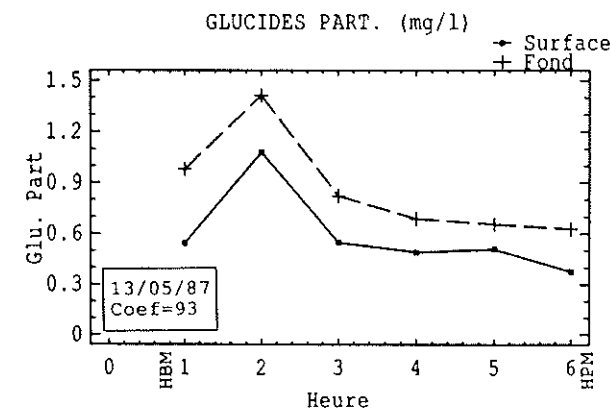
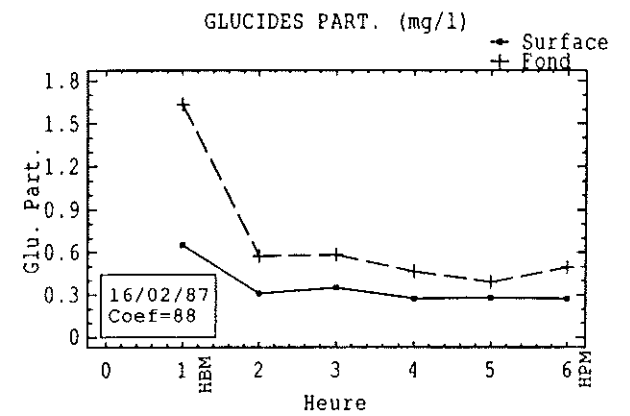
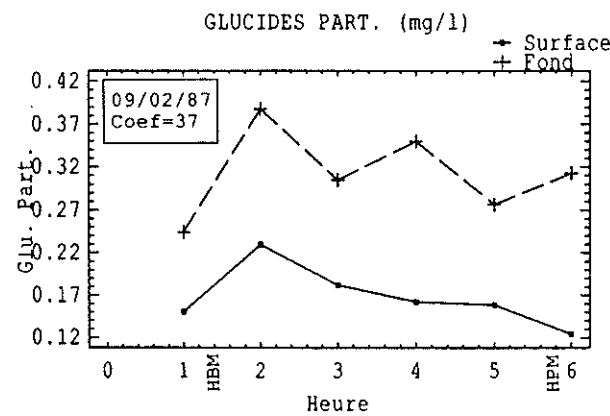
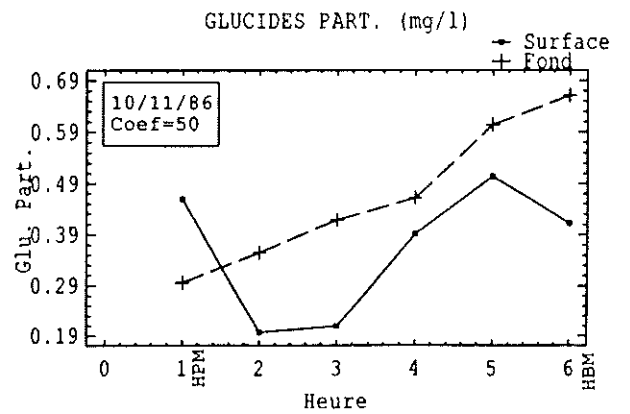
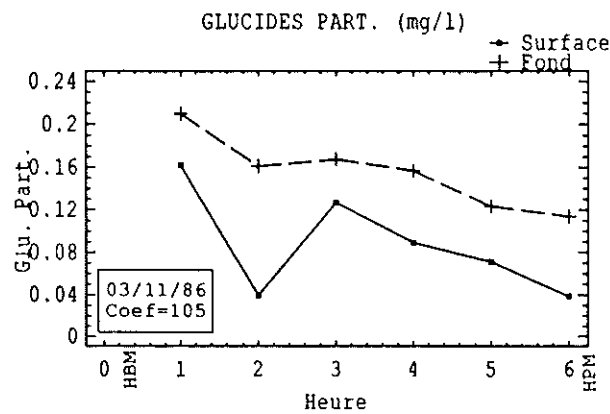
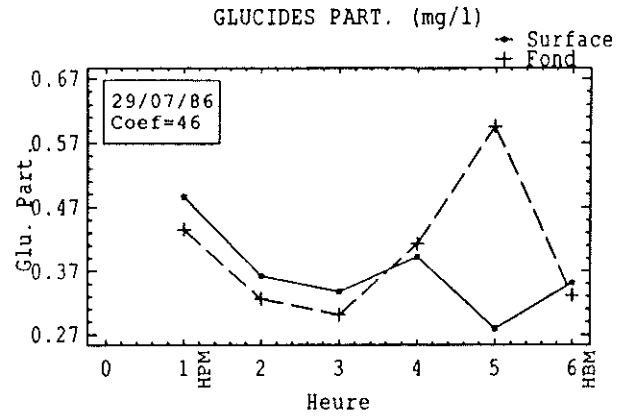
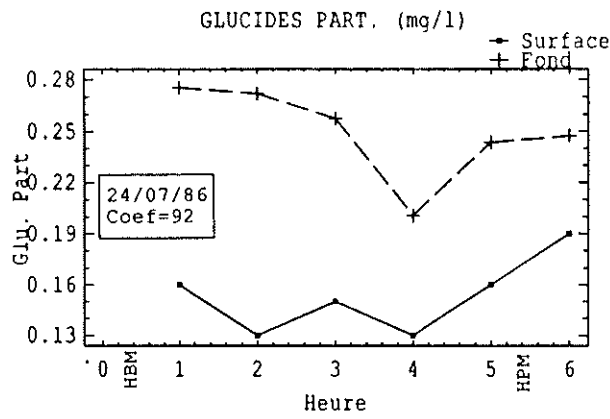
Annexe 16 : Fluctuations circadiennes des teneurs en phéopigments en surface et au fond, au niveau du secteur d'élevage (HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



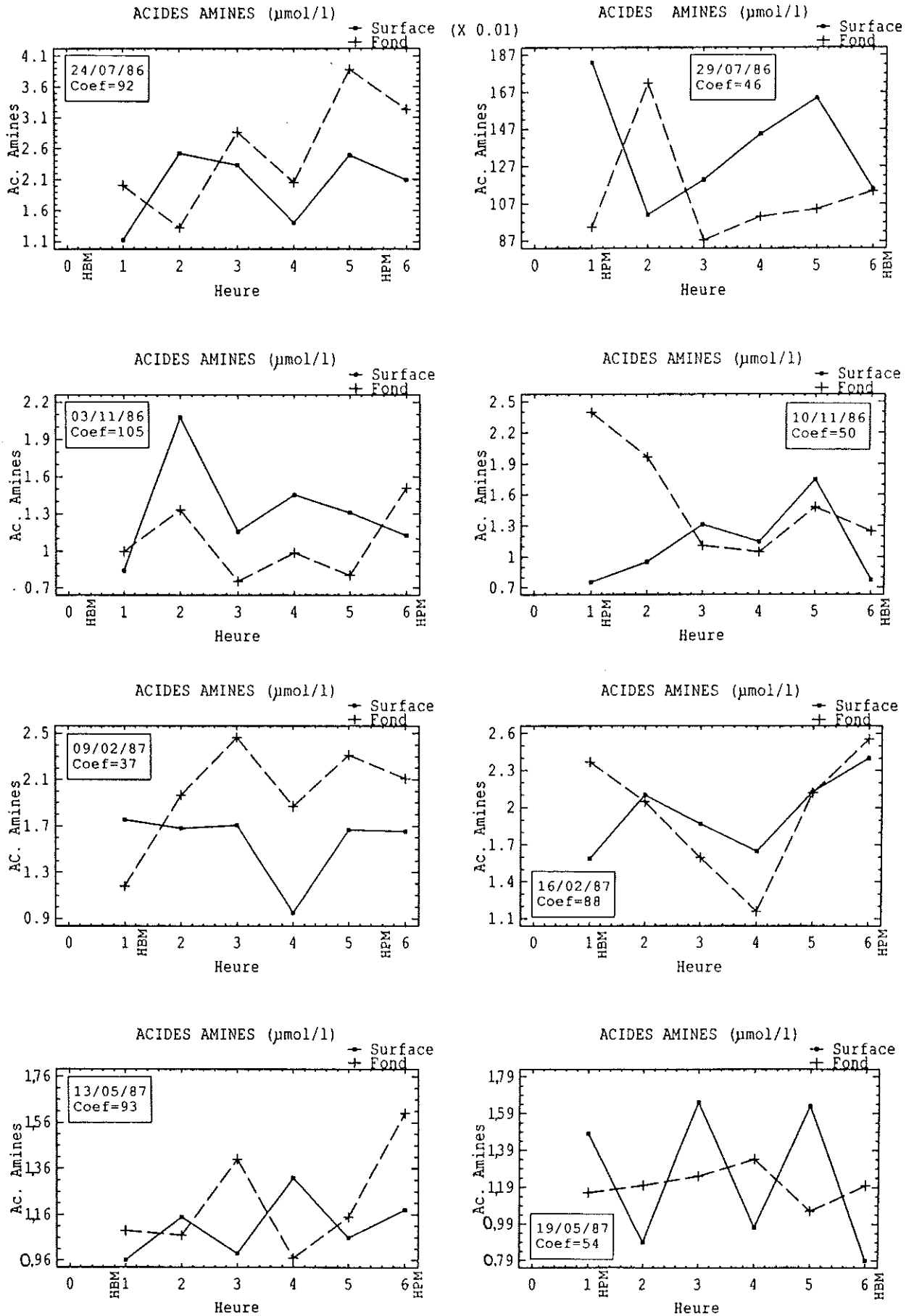
Annexe 17 : Variations circadiennes des protéines particulières en surface et au fond, au niveau du secteur d'élevage (HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



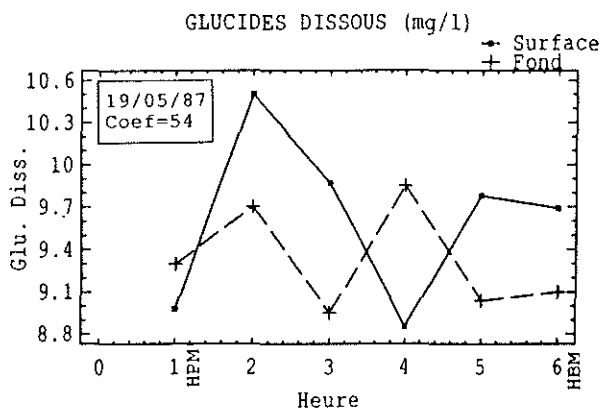
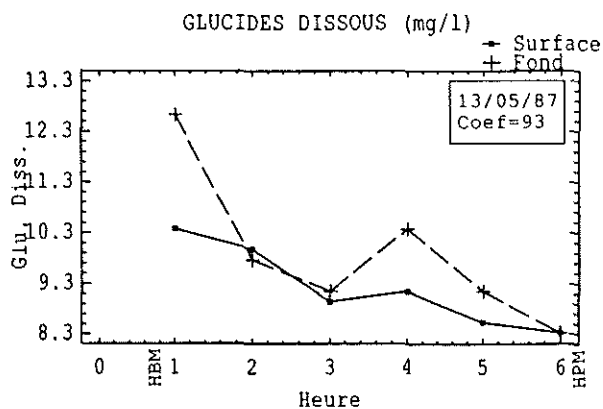
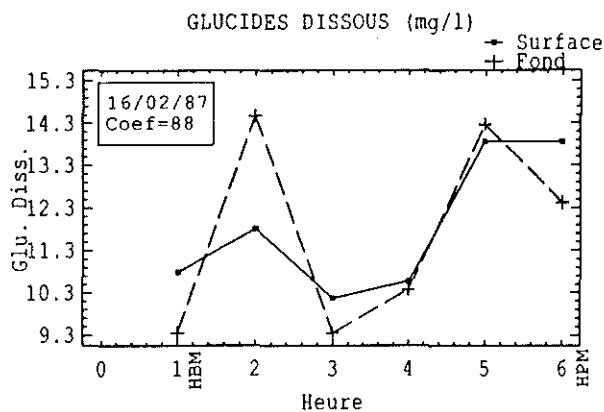
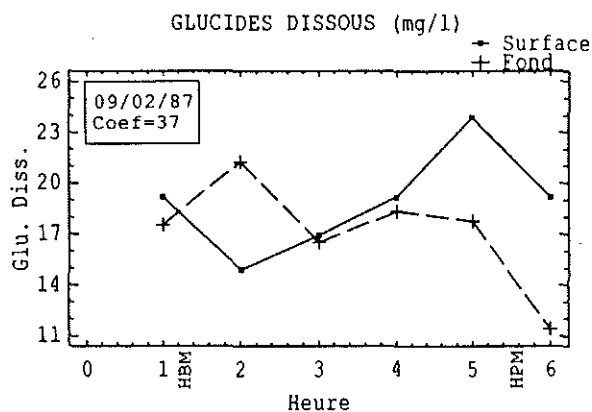
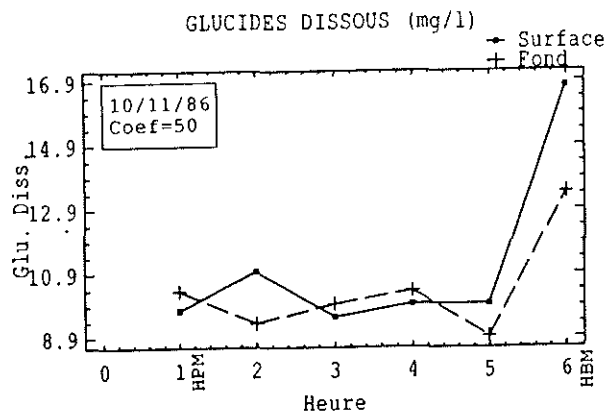
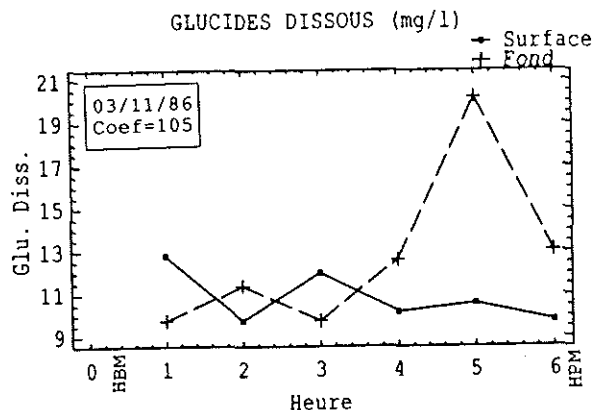
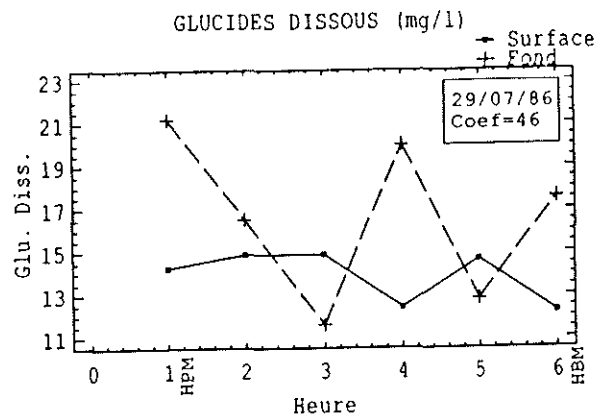
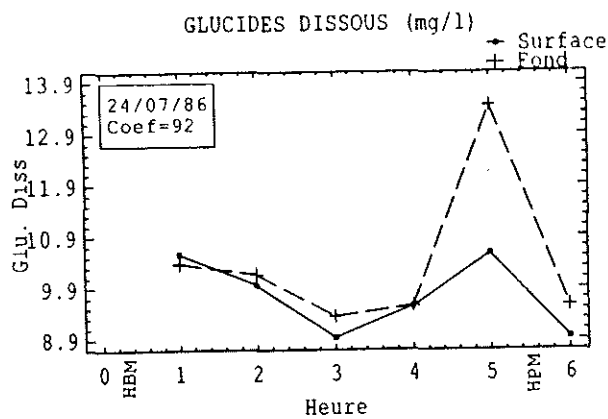
Annexe 18 : Variations circadiennes des lipides particuliers en surface et au fond, au niveau du secteur d'élevage (HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



Annexe 19 : Variations circadiennes des glucides particuliers en surface et au fond, au niveau du secteur d'élevage (HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



Annexe 20 : Variations circadiennes des acides aminés en surface et au fond, au niveau du secteur d'élevage (HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).



Annexe 21 : Variations circadiennes des glucides dissous en surface et au fond, au niveau du secteur d'élevage (HBM : heure de basse mer, HPM : heure de pleine mer).

TRAI T E M E N T S S T A T I S T I Q U E S
E N A N A L Y S E D E V A R I A N C E

Date		24.07.86	29.07.86	03.11.86	10.11.86	09.02.87	16.02.87	13.05.87	19.05.87		
Coefficient		92	46	105	50	37	88	93	54		
Température (°C)	Surface	Moyenne	20,67	20,58	13,50	13,53	7,00	6,58	14,17	14,22	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	Profondeur	Moyenne	20,60	20,37	13,58	13,50	7,17	6,67	14,42	14,33	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	Prélèvement	1er	Moyenne	21,50	19,85	11,50	13,05	6,75	7,00	13,75	13,50
			Test (N.K.)	A	B	B	C	A	A	A	D
		2ème	Moyenne	21,75	19,75	13,50	13,55	7,00	6,75	14,50	14,00
			Test (N.K.)	A	B	A	B	A	A	A	C
		3ème	Moyenne	21,20	20,05	13,75	13,45	7,00	6,75	14,50	13,90
			Test (N.K.)	A	B	A	B	A	A	A	C
		4ème	Moyenne	20,40	20,30	14,00	13,95	7,75	6,50	15,00	14,50
			Test (N.K.)	AB	B	A	A	A	A	A	B
5ème		Moyenne	19,50	20,75	14,25	14,05	7,25	6,75	14,25	14,50	
		Test (N.K.)	B	B	A	A	A	A	A	B	
6ème		Moyenne	19,40	22,15	14,25	13,05	6,75	6,00	13,75	15,25	
		Test (N.K.)	B	A	A	C	A	A	A	A	

Profondeur	Moyenne	33,55	33,88	35,01	34,11	32,90	31,97	34,38	34,33
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
Prélèvement	Moyenne	33,52	33,55	35,15	34,23	32,97	32,32	34,37	34,53
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
1er	Moyenne	33,80	34,30	35,15	34,05	32,95	31,95	34,60	34,00
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
2ème	Moyenne	33,55	33,70	35,00	34,15	33,00	32,20	34,30	34,15
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
3ème	Moyenne	33,55	33,65	35,00	34,45	32,95	32,40	34,35	34,30
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
4ème	Moyenne	33,45	33,80	34,80	34,15	32,80	32,35	34,40	34,75
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
5ème	Moyenne	33,25	33,25	35,15	34,15	32,90	31,30	34,10	34,70
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
6ème	Moyenne	33,60	33,60	35,45	34,15	33,00	32,35	34,50	34,70
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A

Annexe 1' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée, en demi-cycles circadiens, sur les variables température et salinité (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance).

Date		24.07.86	29.07.86	03.11.86	10.11.86	09.02.87	16.02.87	13.05.87	19.05.87		
Coefficient		92	46	105	50	37	88	93	54		
Oxygène (mg/l)	Surface	Moyenne	5,00	6,03	5,66	6,10	6,44	6,83	5,67	6,12	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	B	A	
	Profondeur	Moyenne	5,00	6,10	5,71	6,07	6,40	6,86	5,39	5,94	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	1er	Moyenne	5,28	5,95	5,68	5,99	6,45	6,88	5,43	6,30	
		Test (N.K.)	A	AB	A	A	A	A	A	AB	
	2ème	Moyenne	4,87	5,68	5,63	6,14	6,35	6,90	5,32	5,93	
		Test (N.K.)	A	B	A	A	A	A	A	AB	
	3ème	Moyenne	5,25	6,10	5,77	5,97	6,42	6,80	5,60	6,55	
		Test (N.K.)	A	AB	A	A	A	A	A	A	
	Prélèvement	4ème	Moyenne	5,06	6,20	5,65	5,99	6,45	6,82	5,53	5,85
		Test (N.K.)	A	AB	A	A	A	A	A	AB	
5ème	Moyenne	4,90	6,04	5,74	6,15	6,43	6,84	5,52	5,88		
	Test (N.K.)	A	AB	A	A	A	A	A	AB		
6ème	Moyenne	5,03	6,42	5,63	6,28	6,43	6,83	5,78	5,70		
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	B		

Profondeur	Moyenne	97,35	117,35	96,58	103,56	94,03	98,02	97,75	105,45	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	B	A	
1er	Moyenne	97,00	117,86	97,61	103,08	93,85	98,91	93,21	102,78	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
2ème	Moyenne	104,49	114,51	93,06	100,60	93,60	99,71	92,94	106,69	
	Test (N.K.)	A	BC	B	A	A	A	A	A	
3ème	Moyenne	96,54	108,53	96,02	104,08	92,73	99,58	92,13	101,56	
	Test (N.K.)	A	B	AB	A	A	A	A	A	
Prélèvement	4ème	Moyenne	99,11	117,18	98,92	101,47	93,71	98,33	97,09	112,14
	Test (N.K.)	A	BC	A	A	A	A	A	A	
5ème	Moyenne	97,40	119,86	97,33	102,76	95,79	98,01	96,87	101,59	
	Test (N.K.)	A	B	AB	A	A	A	A	A	
6ème	Moyenne	92,37	117,35	99,50	105,51	94,38	98,13	95,06	102,08	
	Test (N.K.)	A	BC	A	A	A	A	A	A	
6ème	Moyenne	93,13	128,22	97,68	105,53	93,42	97,00	98,79	100,64	
	Test (N.K.)	A	A	AB	A	A	A	A	A	

Annexe 2' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée, en demi-cycles circadiens sur la teneur en oxygène dissous (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance).

Date		24.07.86	29.07.86	03.11.86	10.11.86	09.02.87	16.02.87	13.05.87	19.05.87		
Coefficient		92	46	105	50	37	88	93	54		
Turbidité (NTU)	Surface	Moyenne	14,33	2,35	31,33	9,75	4,72	18,81	16,77	4,87	
		Test (N.K.)	A	B	B	B	B	B	B	B	
	Profondeur	Moyenne	17,75	3,02	47,58	15,67	7,15	35,42	27,03	7,08	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	1er	Moyenne	7,75	1,45	70,50	10,50	9,25	55,00	41,00	3,25	
		Test (N.K.)	A	C	A	B	A	A	A	B	
	2ème	Moyenne	20,25	1,65	31,25	6,75	7,00	30,00	14,75	2,50	
		Test (N.K.)	A	C	C	B	B	A	A	B	
	3ème	Moyenne	21,50	1,90	34,00	8,50	4,60	24,00	25,50	3,25	
		Test (N.K.)	A	C	BC	B	BC	A	AB	B	
	Prélèvement	4ème	Moyenne	15,00	2,50	42,50	11,50	5,90	19,50	11,95	6,35
			Test (N.K.)	A	C	B	B	BC	A	BC	B
5ème	Moyenne	16,00	4,30	36,00	20,25	5,15	18,50	15,00	7,75		
	Test (N.K.)	A	A	BC	A	BC	A	BC	B		
6ème	Moyenne	15,75	3,80	22,50	18,75	3,70	15,75	3,30	12,75		
	Test (N.K.)	A	B	D	A	C	A	C	A		

Profondeur	Moyenne	4,15	4,55	4,02	2,78	3,27	5,35	1,55	0,87	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
1er	Moyenne	3,88	4,27	5,05	3,12	2,82	4,62	1,92	0,82	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
2ème	Moyenne	5,55	6,10	4,30	4,35	3,45	5,65	2,55	0,40	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	AB	A	
3ème	Moyenne	3,45	3,80	3,30	3,10	2,85	4,65	2,85	0,90	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
Prélèvement	4ème	Moyenne	4,90	5,40	6,05	1,55	3,10	5,05	1,75	0,45
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	ABC	A
5ème	Moyenne	3,60	3,90	5,40	2,50	3,15	5,20	1,20	0,95	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	BC	A	
6ème	Moyenne	3,30	3,65	4,50	3,10	2,85	4,70	0,85	1,10	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	C	A	
NH ₄ (µg/l)	6ème	Moyenne	3,30	3,60	3,65	3,10	2,85	4,65	1,20	1,25
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	BC	A

Annexe 3' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée, en demi-cycles circadiens sur les variables turbidité et NH₄ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance).

Année		1986				1987					
Date		24/07	29/07	03/11	10/11	09/02	16/02	13/05	19/05		
Coefficient		92	46	105	50	37	88	93	54		
Courant (cm/s)	Sédiment	VS	Moyenne	30.30	17.99	40.88	24.24	7.98	40.46	33.22	18.53
			Test (N.K)	C	B	B	B	C	B	B	C
		SV	Moyenne	36.33	19.98	44.41	26.51	10.01	46.76	35.54	20.87
			Test (N.K)	B	B	B	B	B	A	AB	B
		SB	Moyenne	45.43	23.00	53.03	30.19	11.99	49.01	40.42	24.74
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	Prélèvement	1er	Moyenne	19.97	9.95	30.00	11.33	6.95	19.81	11.43	12.47
			Test (N.K)	D	D	D	E	D	D	C	D
		2ème	Moyenne	25.50	10.87	40.77	7.08	9.46	42.90	50.57	8.92
			Test (N.K)	CD	D	C	F	C	C	A	D
		3ème	Moyenne	44.12	21.22	65.04	20.51	12.10	56.04	57.69	32.35
			Test (N.K)	B	C	A	D	B	B	A	B
		4ème	Moyenne	60.93	27.72	68.30	43.09	16.73	67.13	54.64	41.60
			Test (N.K)	A	B	A	B	A	A	A	A
		5ème	Moyenne	45.63	41.75	56.25	54.14	10.75	63.27	32.16	20.21
			Test (N.K)	F	A	B	A	BC	AB	B	C
		6ème	Moyenne	27.97	10.43	16.26	25.62	3.99	23.31	11.85	12.74
			Test (N.K)	C	C	E	C	E	D	C	D

S.M (0-5 μ) (mg/l)	Sédiment	VS	Moyenne	52.42	10.93	59.16	23.45	9.97	49.48	35.10	10.38
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
		SV	Moyenne	51.55	9.43	63.53	24.72	8.47	53.85	33.40	9.90
			Test (N.K)	A	A	A	A	AB	A	A	A
		SB	Moyenne	39.62	9.61	54.40	21.11	7.05	34.72	28.20	8.68
			Test (N.K)	B	A	A	A	B	B	A	B
	Prélèvement	1er	Moyenne	64.68	1.79	124.05	17.01	12.85	71.09	83.80	5.80
			Test (N.K)	A	D	A	BC	A	A	A	D
		2ème	Moyenne	66.51	3.35	65.69	12.08	10.00	60.48	49.50	7.00
			Test (N.K)	A	D	B	C	AB	AB	B	D
		3ème	Moyenne	56.82	8.08	49.79	16.37	9.36	48.77	31.30	7.60
			Test (N.K)	A	C	B	BC	AB	ABC	BC	CD
		4ème	Moyenne	38.68	12.07	43.83	22.27	7.24	36.27	17.67	9.07
			Test (N.K)	B	B	B	B	BC	BC	CD	C
		5ème	Moyenne	31.87	20.76	37.28	32.99	7.25	33.63	8.13	17.12
			Test (N.K)	B	A	B	A	BC	BC	CD	A
		6ème	Moyenne	28.65	13.90	33.55	37.84	4.29	25.87	3.00	11.35
			Test (N.K)	B	B	B	A	C	C	D	B

Annexe 4' : Etude de l'effet combiné des facteurs : site (caractérisé par la nature du sédiment) et heure de la marée en demi-cycles circadiens sur les courants et la fraction de seston minéral de 0 à 5 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, "Vs" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

Année		1986				1987				
Date		24/07	29/07	03/11	10/11	09/02	16/02	13/05	19/05	
Coefficient		92	46	105	50	37	68	93	54	
Sédiment	VS	Moyenne	7.32	5.67	10.51	4.27	3.57	3.23	8.93	2.48
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	SV	Moyenne	7.23	6.87	10.79	5.24	3.25	3.47	6.77	2.85
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	SB	Moyenne	3.76	6.74	4.52	4.32	0.96	2.11	6.10	0.92
		Test (N.K)	B	A	B	A	B	A	A	B
S.M (5-10 μ) (mg/l)	1er	Moyenne	8.61	0.61	15.97	2.13	5.31	5.12	12.03	0.50
		Test (N.K)	A	C	A	C	A	A	A	C
	2ème	Moyenne	9.24	1.55	14.11	1.39	3.81	3.61	10.97	1.00
		Test (N.K)	A	C	A	C	AB	AB	A	C
	3ème	Moyenne	8.14	2.15	10.40	2.40	2.13	2.80	9.13	1.88
		Test (N.K)	A	C	AB	C	BC	AB	AB	BC
	4ème	Moyenne	5.88	8.56	7.25	4.75	1.89	2.44	6.20	1.95
		Test (N.K)	B	B	AB	B	BC	AB	BC	BC
	5ème	Moyenne	3.23	14.85	2.67	8.13	1.76	2.19	3.20	3.00
		Test (N.K)	C	A	B	A	BC	B	CD	AB
	6ème	Moyenne	1.52	10.85	1.23	8.85	0.67	1.45	2.07	4.15
		Test (N.K)	C	AB	B	A	C	B	D	A

Sédiment	VS	Moyenne	34.24	12.53	56.50	9.59	5.37	27.08	18.05	4.35
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	SV	Moyenne	31.45	7.44	52.11	10.04	3.80	21.28	21.50	3.87
		Test (N.K)	B	A	A	A	A	A	A	A
	SB	Moyenne	22.57	8.44	35.47	9.68	2.92	12.63	17.40	2.08
		Test (N.K)	C	A	B	A	A	B	A	B
S.M (10-250 μ) (mg/l)	1er	Moyenne	22.63	3.49	31.68	7.44	1.31	5.12	8.53	2.37
		Test (N.K)	D	CD	BC	B	B	C	C	AB
	2ème	Moyenne	24.44	19.60	61.81	5.20	5.04	17.41	13.97	3.43
		Test (N.K)	CD	A	AB	B	B	BC	BC	AB
	3ème	Moyenne	31.84	15.55	71.00	5.47	14.48	26.45	26.77	4.93
		Test (N.K)	B	AB	A	B	A	B	AB	AB
	4ème	Moyenne	38.60	10.27	68.51	11.12	1.71	40.56	37.50	8.22
		Test (N.K)	A	BC	A	B	B	A	A	A
	5ème	Moyenne	32.88	6.11	43.89	20.93	1.01	19.73	20.33	2.42
		Test (N.K)	B	CB	AB	A	B	BC	BC	AB
	6ème	Moyenne	26.13	1.80	11.25	8.45	1.64	12.69	4.80	1.28
		Test (N.K)	C	D	C	B	B	BC	C	B

Annexe 5' : Etude de l'effet combiné des facteurs : nature du sédiment et heure de la marée, en demi-cycles circadiens, sur les fractions de seston minéral de 5 à 10 μ et de 10 à 250 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, "VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

Année			1986				1987				
Date			24/07	29/07	03/11	10/11	09/02	16/02	13/05	19/05	
Coefficient			92	46	105	50	37	88	93	54	
S.O (0-5 μ) (mg/l)	Sédiment	VS	Moyenne	10.90	3.29	13.61	6.11	6.40	7.47	13.47	3.88
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
		SV	Moyenne	8.35	3.41	9.04	6.99	6.52	7.57	12.02	4.20
			Test (N.K)	B	A	A	A	A	A	A	A
		SB	Moyenne	8.32	2.83	9.75	6.28	5.93	6.60	12.43	3.75
			Test (N.K)	B	A	A	A	A	A	A	A
	Prélèvement	1er	Moyenne	11.79	2.29	20.51	6.05	6.88	9.41	18.50	1.63
			Test (N.K)	A	B	A	AB	A	A	A	C
		2ème	Moyenne	12.09	2.53	13.87	5.47	6.72	8.16	15.40	3.67
			Test (N.K)	A	B	AB	B	AB	AB	B	B
		3ème	Moyenne	10.43	2.91	10.00	5.92	6.44	6.96	12.70	4.00
			Test (N.K)	B	B	B	AB	BC	BC	C	AB
4ème		Moyenne	8.00	3.47	8.03	6.32	6.21	6.59	10.30	4.45	
		Test (N.K)	C	B	B	AB	CD	BC	D	AB	
5ème		Moyenne	6.67	4.48	7.68	7.23	5.92	6.51	9.73	5.12	
		Test (N.K)	D	A	B	AB	D	BC	D	A	
6ème		Moyenne	6.16	3.37	4.72	7.76	5.52	5.65	9.20	4.78	
		Test (N.K)	D	B	B	A	E	C	D	AB	

S.O (5-10 μ) (mg/l)	Sédiment	VS	Moyenne	2.79	0.99	5.15	0.46	0.63	0.58	1.25	0.42
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
		SV	Moyenne	3.38	1.54	5.95	0.57	0.58	0.93	1.20	0.33
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
		SB	Moyenne	2.77	0.89	3.37	0.60	0.44	0.57	0.34	0.41
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	B	A
	Prélèvement	1er	Moyenne	3.97	0.40	10.88	0.29	1.04	1.56	1.93	0.13
			Test (N.K)	A	A	A	D	A	A	A	B
		2ème	Moyenne	3.95	0.46	7.17	0.17	0.72	0.97	1.47	0.17
			Test (N.K)	A	B	AB	D	AB	B	AB	B
		3ème	Moyenne	3.33	0.77	5.52	0.43	0.64	0.61	1.03	0.27
			Test (N.K)	B	B	AB	CD	ABC	B	ABC	B
4ème		Moyenne	2.46	1.20	4.88	0.61	0.40	0.43	0.67	0.43	
		Test (N.K)	C	B	B	BC	BC	B	BC	AB	
5ème		Moyenne	2.12	2.65	3.20	0.79	0.31	0.39	0.33	0.63	
		Test (N.K)	C	A	B	AB	BC	B	C	A	
6ème		Moyenne	2.05	1.35	1.28	0.96	0.18	0.20	0.15	0.68	
		Test (N.K)	C	B	B	A	C	B	C	A	

Annexe 6' Etude de l'effet combiné des facteurs : nature du substrat et heure de la marée, en demi-cycles circadiens sur les fractions du seston organique de 0 à 5 μ et de 5 à 10 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, "VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

Année		1986				1987					
Date		24/07	29/07	03/11	10/11	09/02	16/02	13/05	19/05		
Coefficient		92	46	105	50	37	88	93	54		
Sédiment	VS	Moyenne	4.18	2.01	7.56	0.58	1.49	2.02	1.78	0.68	
		Test (N.K)	B	AB	B	A	A	A	A	B	
	SV	Moyenne	7.00	2.44	13.35	0.33	0.89	1.82	1.95	0.97	
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	SB	Moyenne	3.79	1.36	7.09	0.49	1.52	2.11	2.04	0.34	
		Test (N.K)	B	B	B	A	A	A	A	B	
	Prélèvement	1er	Moyenne	3.96	0.80	4.43	0.43	0.48	0.92	0.90	0.30
			Test (N.K)	D	B	CD	B	AB	B	CD	B
		2ème	Moyenne	4.12	4.08	10.35	0.24	1.09	1.73	1.47	0.75
			Test (N.K)	D	A	BC	B	AB	B	BCD	AB
		3ème	Moyenne	5.22	2.84	12.78	0.35	2.03	2.43	2.87	0.95
			Test (N.K)	BC	AB	B	B	A	B	AB	AB
4ème		Moyenne	6.27	2.09	19.71	0.46	1.36	4.47	3.73	1.12	
		Test (N.K)	A	AB	A	B	AB	A	A	A	
5ème		Moyenne	5.62	1.07	6.75	1.07	0.75	1.57	2.40	0.54	
		Test (N.K)	B	B	BCD	A	AB	B	ABC	AB	
6ème		Moyenne	4.76	0.74	1.89	0.27	0.11	0.77	0.18	0.32	
		Test (N.K)	C	B	D	B	B	B	D	B	

Sédiment	VS	Moyenne	68.36	14.22	72.77	29.56	16.37	56.95	48.57	14.26	
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	SV	Moyenne	59.89	12.83	72.57	31.71	14.99	61.43	45.42	14.10	
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	SB	Moyenne	47.93	12.44	64.15	27.39	12.98	41.32	40.63	12.43	
		Test (N.K)	B	A	B	A	B	B	A	B	
	Prélèvement	1er	Moyenne	76.48	4.08	144.56	23.07	19.73	80.51	102.30	7.43
			Test (N.K)	A	D	A	BC	A	A	A	E
		2ème	Moyenne	78.60	5.88	79.56	17.55	16.72	68.64	64.90	10.67
			Test (N.K)	A	D	B	C	B	AB	B	D
		3ème	Moyenne	67.25	10.99	59.79	22.29	15.80	55.73	44.00	11.60
			Test (N.K)	A	C	B	BC	B	ABC	BC	D
4ème		Moyenne	46.69	15.53	51.85	28.59	13.45	42.85	27.97	13.52	
		Test (N.K)	B	B	B	B	B	BC	CD	C	
5ème		Moyenne	38.53	25.24	44.96	40.21	13.17	40.13	17.87	22.23	
		Test (N.K)	B	A	B	A	B	BC	CD	A	
6ème		Moyenne	34.81	17.27	38.27	45.60	9.81	31.52	12.20	16.13	
		Test (N.K)	B	B	B	A	C	C	D	B	

Annexe 7' : Etude de l'effet combiné des facteurs : type du sédiment et heure de la marée, en demi-cycles circadiens sur les fractions de seston organique de 10 à 250 μ et de seston total de 0 à 5 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, "VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

Année			1986				1987				
Date			24/07	29/07	03/11	10/11	09/02	16/02	13/05	19/05	
Coefficient			92	46	105	50	37	88	93	54	
S.T (5-10 μ) (mg/l)	Sédiment	VS	Moyenne	10.11	6.67	15.65	4.73	4.20	3.81	10.18	3.18
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
		SV	Moyenne	10.61	8.41	16.73	5.71	3.83	4.40	7.97	2.89
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	AB	A
		SB	Moyenne	6.53	7.62	9.89	4.92	1.40	2.67	6.44	1.32
			Test (N.K)	B	A	B	A	B	A	B	B
	Prélèvement	1er	Moyenne	12.57	1.01	26.85	2.43	6.35	6.68	13.97	0.63
			Test (N.K)	A	C	A	C	A	A	A	C
		2ème	Moyenne	13.20	2.01	21.28	1.56	4.53	4.58	12.43	1.17
			Test (N.K)	A	C	AB	C	B	AB	A	C
		3ème	Moyenne	11.47	2.92	15.92	2.83	2.77	3.41	10.17	2.15
			Test (N.K)	AB	C	BC	C	C	B	AB	BC
		4ème	Moyenne	8.34	9.76	12.13	5.36	2.29	2.87	6.87	2.38
			Test (N.K)	BC	B	BCD	B	C	B	BC	BC
		5ème	Moyenne	5.35	17.51	5.87	8.93	2.07	2.57	3.53	3.63
			Test (N.K)	CD	A	CD	A	C	B	C	AB
		6ème	Moyenne	3.57	12.20	2.51	9.81	0.82	1.65	2.22	4.83
			Test (N.K)	D	B	D	A	C	B	C	A

S.T (10-250 μ) (mg/l)	Sédiment	VS	Moyenne	38.43	14.53	65.45	10.17	6.87	29.10	19.83	5.03
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
		SV	Moyenne	38.45	9.88	64.06	10.37	4.69	23.09	23.45	4.68
			Test (N.K)	A	B	A	A	AB	A	A	A
		SB	Moyenne	26.35	9.80	42.56	10.17	3.44	14.74	19.44	2.42
			Test (N.K)	B	B	B	A	B	B	A	B
	Prélèvement	1er	Moyenne	26.58	4.29	36.21	7.87	1.79	6.04	9.43	2.67
			Test (N.K)	D	CD	CD	B	B	C	CD	AB
		2ème	Moyenne	28.56	23.68	72.16	5.44	6.13	19.15	15.43	4.18
			Test (N.K)	D	A	AB	B	B	BC	CD	AB
		3ème	Moyenne	37.06	18.39	83.78	5.81	16.51	28.88	31.63	5.88
			Test (N.K)	B	AB	A	B	A	B	AB	AB
		4ème	Moyenne	44.88	12.36	88.12	11.58	3.07	45.03	41.23	7.33
			Test (N.K)	A	BC	A	B	B	A	A	A
		5ème	Moyenne	38.50	7.17	50.64	22.00	1.76	21.31	22.73	2.96
			Test (N.K)	B	CD	BC	A	B	BC	BC	AB
		6ème	Moyenne	30.89	2.54	13.15	8.72	0.75	13.47	4.98	1.60
			Test (N.K)	C	D	D	B	B	BC	D	B

Annexe 8' : Etude de l'effet combiné des facteurs : type du sédiment et heure de la marée, en demi-cycles circadiens sur les fractions de seston total de 5 à 10 μ et 10 à 250 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, "VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

Date		24.07.86	29.07.86	01.11.86	10.11.86	09.02.87	16.02.87	17.05.87	19.05.87	
Coefficient		92	46	105	50	37	85	93	54	
Chla _a (0-5 μ) (μg/l)	Surface	Moyenne	0,34	0,59	0,33	0,35	0,10	0,21	0,28	0,14
		Test (N.K.)	B	A	A	A	A	A	A	A
	Profondeur	Moyenne	0,94	0,58	0,50	0,31	0,13	0,44	0,32	0,24
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	1er	Moyenne	0,51	0,76	0,65	0,22	0,09	0,52	0,36	0,18
		Test (N.K.)	A	A	A	A	B	A	A	A
	2ème	Moyenne	0,42	0,62	0,36	0,29	0,10	0,31	0,77	0,11
		Test (N.K.)	A	A	A	A	B	A	A	A
	3ème	Moyenne	0,355	0,74	0,40	0,25	0,12	0,39	0,28	0,45
		Test (N.K.)	A	A	A	A	AB	A	A	A
Prélèvement	Moyenne	0,73	0,45	0,30	0,44	0,11	0,23	0,13	0,12	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	AB	A	A	A	
4ème	Moyenne	1,08	0,43	0,34	0,43	0,13	0,29	0,19	0,14	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
5ème	Moyenne	0,74	0,52	0,42	0,35	0,12	0,21	0,09	0,15	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	AB	A	A	A	

Profondeur	Moyenne	0,41	0,10	0,12	0,12	0,04	0,09	0,09	0,19
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
Chla _a (5-10 μ) (μg/l)	Moyenne	0,50	0,22	0,39	0,08	0,04	0,12	0,15	0,07
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
1er	Moyenne	0,28	0,08	0,42	0,25	0,04	0,06	0,21	0,09
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A
2ème	Moyenne	0,28	0,11	0,55	0,08	0,06	0,10	0,19	0,06
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A
3ème	Moyenne	0,46	0,11	0,08	0,06	0,02	0,02	0,08	0,22
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	C	A	A
Prélèvement	Moyenne	0,21	0,25	0,17	0,06	0,08	0,10	0,05	0,17
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A
4ème	Moyenne	0,78	0,07	0,15	0,05	0,02	0,22	0,16	0,09
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
5ème	Moyenne	0,72	0,33	0,18	0,08	0,01	0,11	0,03	0,16
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A

Annexe 9': Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée, en demi-cycles circadiens sur les fractions de chlorophylle a de 0 à 5 μ et de 5 à 10 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance).

Date		24.07.86	29.07.86	03.11.86	10.11.86	09.02.87	16.02.87	13.05.87	19.05.87		
Coefficient		92	4b	105	50	37	88	93	54		
Chla (10-250 μ) (μ g/l)	Surface	Moyenne	1,46	0,25	0,32	0,25	0,07	0,19	0,68	0,99	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	Profondeur	Moyenne	1,45	0,44	0,41	0,35	0,08	0,95	0,32	0,89	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	Prélèvement	1er	Moyenne	0,40	0,46	0,37	0,15	0,05	0,31	0,50	2,07
			Test (N.K.)	B	A	A	A	A	A	A	A
		2ème	Moyenne	0,32	0,30	0,40	0,19	0,09	0,14	0,06	0,89
			Test (N.K.)	B	A	A	A	A	A	A	B
		3ème	Moyenne	1,18	0,60	0,20	0,13	0,08	1,30	0,67	2,46
			Test (N.K.)	AB	A	A	A	A	A	A	A
	4ème	Moyenne	3,03	0,43	0,40	0,55	0,04	1,39	0,30	0,02	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	C	
5ème	Moyenne	1,97	0,14	0,45	0,32	0,13	0,12	1,00	0,12		
	Test (N.K.)	AB	A	A	A	A	A	A	C		
6ème	Moyenne	1,84	0,12	0,37	0,44	0,05	0,14	0,37	0,09		
	Test (N.K.)	AB	A	A	A	A	A	A	C		

Phéo (0-5 μ) (μ g/l)	Profondeur	Moyenne	0,79	1,36	2,46	0,96	0,33	0,79	0,75	0,81
		Test (N.K.)	B	A	A	A	A	A	B	A
	Prélèvement	Moyenne	1,27	1,29	3,36	0,80	0,44	1,29	1,24	0,82
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	1er	Moyenne	1,16	1,34	6,34	0,63	0,59	1,64	1,28	0,39
		Test (N.K.)	A	A	A	B	A	A	B	B
	2ème	Moyenne	0,75	1,21	2,19	0,72	0,35	1,21	2,07	0,30
		Test (N.K.)	A	A	B	B	A	A	A	B
	3ème	Moyenne	0,77	1,27	3,22	0,64	0,38	1,03	0,95	0,49
		Test (N.K.)	A	A	B	B	A	A	B	B
	4ème	Moyenne	1,03	1,29	3,01	1,14	0,32	0,84	0,63	0,59
		Test (N.K.)	A	A	B	A	A	A	B	B
5ème	Moyenne	1,28	1,27	1,28	1,22	0,35	0,83	0,40	1,54	
	Test (N.K.)	A	A	B	A	A	A	B	A	
6ème	Moyenne	1,09	1,56	1,41	0,92	0,31	0,67	0,49	1,59	
	Test (N.K.)	A	A	B	AB	A	A	A	A	

Annexe 10' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée, en demi-cycles circadiens sur les fractions de chlorophylle a de 10 à 250 μ et de phéopigments de 0 à 5 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance).

Date		21.07.86	29.07.86	03.11.86	10.11.86	09.02.87	16.02.87	13.05.87	19.05.87		
	Coefficient	92	46	105	50	37	88	93	54		
Phéo (5-10 μ) ($\mu\text{g/l}$)	Surface	Moyenne	0,33	0,13	0,62	0,16	0,04	0,20	0,11	0,10	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	Profondeur	Moyenne	0,26	0,29	0,97	0,16	0,06	0,33	0,34	0,17	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	Prélèvement	1er	Moyenne	0,15	0,15	1,75	0,33	0,02	0,79	0,45	0,11
			Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
		2ème	Moyenne	0,34	0,11	0,86	0,09	0,10	0,21	0,49	0,09
			Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
		3ème	Moyenne	0,20	0,07	0,38	0,16	0,03	0,10	0,19	0,17
			Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	4ème	Moyenne	0,37	0,29	0,16	0,02	0,09	0,12	0,03	0,20	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
5ème	Moyenne	0,28	0,10	1,25	0,14	0,01	0,20	0,08	0,17		
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A		
6ème	Moyenne	0,46	0,51	0,38	0,22	0,07	0,18	0,13	0,06		
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A		

Profondeur	Moyenne	1,24	0,18	1,65	0,45	0,19	0,29	1,09	0,86
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A
Phéo 10-250 μ ($\mu\text{g/l}$)	Moyenne	1,21	0,24	1,55	0,99	0,18	0,89	0,85	0,69
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
1er	Moyenne	0,35	0,40	1,39	1,20	0,33	1,53	0,98	1,42
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
2ème	Moyenne	0,28	0,36	1,70	0,60	0,25	0,57	1,27	0,75
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A
3ème	Moyenne	1,71	0,22	1,63	0,25	0,07	0,60	1,44	1,26
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A
4ème	Moyenne	1,89	0,06	1,99	0,70	0,14	0,33	0,58	0,21
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A
5ème	Moyenne	1,26	0,14	1,27	1,10	0,23	0,33	1,03	0,62
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A
6ème	Moyenne	1,90	0,10	1,61	0,54	0,10	0,16	0,52	0,40
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A

Annexe 11' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée, en demi-cycles circadiens sur les fractions de phéopigments de 5 à 10 μ et de 10 à 250 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance).

Date		24.07.86	29.07.86	03.11.86	10.11.86	09.02.87	16.02.87	13.05.87	19.05.87	
	Coefficient	92	46	105	50	37	88	93	54	
Prot _(0-5 μ) (mg/l)	Profondeur	Moyenne	0,27	0,31	0,55	0,29	0,16	0,37	0,50	0,32
		Test (N.K.)	B	B	A	B	B	B	B	B
		Moyenne	0,39	0,38	0,71	0,41	0,33	0,66	0,77	0,43
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	1er	Moyenne	0,34	0,35	0,89	0,34	0,32	0,88	0,74	0,41
		Test (N.K.)	A	A	A	BC	A	A	B	A
	2ème	Moyenne	0,33	0,32	0,60	0,24	0,29	0,51	1,03	0,32
		Test (N.K.)	A	A	A	C	AB	B	A	A
	3ème	Moyenne	0,30	0,33	0,71	0,24	0,25	0,49	0,64	0,32
		Test (N.K.)	A	A	A	C	AB	B	B	A
	Prélèvement	Moyenne	0,30	0,34	0,49	0,36	0,24	0,40	0,44	0,33
		Test (N.K.)	A	A	A	BC	AB	B	B	A
	4ème	Moyenne	0,35	0,38	0,56	0,50	0,20	0,39	0,49	0,40
		Test (N.K.)	A	A	A	A	B	B	B	A
	5ème	Moyenne	0,37	0,38	0,55	0,43	0,19	0,40	0,46	0,46
		Test (N.K.)	A	A	A	AB	B	B	B	A

Profondeur	Moyenne	0,03	0,05	0,08	0,04	0,04	0,04	0,05	0,02
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	B	A
	Moyenne	0,05	0,03	0,11	0,05	0,07	0,04	0,03	0,04
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
1er	Moyenne	0,02	0,04	0,01	0,05	0,06	0,02	0,05	0,06
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
2ème	Moyenne	0,05	0,08	0,05	0,02	0,03	0,07	0,07	0,02
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
3ème	Moyenne	0,03	0,03	0,09	0,05	0,05	0,06	0,05	0,02
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
Prélèvement	Moyenne	0,04	0,03	0,14	0,01	0,07	0,03	0,03	0,01
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
4ème	Moyenne	0,06	0,04	0,07	0,04	0,09	0,03	0,10	0,04
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
5ème	Moyenne	0,04	0,02	0,21	0,09	0,03	0,04	0,03	0,03
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A

Annexe 12' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée, en demi-cycles circadiens sur les fractions de protéines particulières de 0 à 5 μ et de 5 à 10 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance).

Date		24.07.86	29.07.86	03.11.86	10.11.86	09.02.87	16.02.87	13.05.87	19.05.87	
Coefficient		92	46	105	50	37	85	93	54	
Prot (10-250 μ) (μ g/l)	Surface	Moyenne	0,11	0,04	0,23	0,05	0,03	0,04	0,32	0,16
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A
	Profondeur	Moyenne	0,10	0,08	0,24	0,13	0,07	0,27	0,42	0,24
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	Fond	Moyenne	0,17	0,04	0,21	0,02	0,07	0,27	0,32	0,25
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	AB
	1er	Moyenne	0,04	0,05	0,15	0,10	0,03	0,20	0,57	0,36
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	2ème	Moyenne	0,11	0,05	0,22	0,09	0,02	0,15	0,31	0,31
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	3ème	Moyenne	0,08	0,12	0,28	0,08	0,07	0,10	0,35	0,13
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	BC
4ème	Moyenne	0,03	0,05	0,36	0,11	0,02	0,10	0,30	0,07	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	C	
5ème	Moyenne	0,18	0,04	0,21	0,14	0,08	0,11	0,37	0,10	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	BC	
6ème	Moyenne	0,18	0,04	0,21	0,14	0,08	0,11	0,37	0,10	
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	BC	

Surface	Moyenne	0,50	0,32	0,36	0,13	0,23	0,26	0,39	0,14
	Test (N.K.)	A	A	B	A	A	A	A	A
Profondeur	Moyenne	0,38	0,31	0,76	0,29	0,48	0,44	0,51	0,20
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
Fond	Moyenne	0,38	0,41	0,32	0,22	0,37	0,32	0,51	0,12
	Test (N.K.)	A	A	A	A	AB	A	A	A
1er	Moyenne	0,73	0,33	0,27	0,22	0,47	0,32	0,40	0,10
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
2ème	Moyenne	0,35	0,27	0,27	0,15	0,19	0,26	0,54	0,17
	Test (N.K.)	A	A	A	A	B	A	A	A
3ème	Moyenne	0,65	0,28	0,87	0,18	0,43	0,30	0,45	0,14
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
4ème	Moyenne	0,36	0,32	0,78	0,19	0,32	0,32	0,22	0,29
	Test (N.K.)	A	A	A	A	AB	A	A	A
5ème	Moyenne	0,17	0,28	0,81	0,34	0,36	0,60	0,59	0,20
	Test (N.K.)	A	A	A	A	AB	A	A	A
6ème	Moyenne	0,17	0,28	0,81	0,34	0,36	0,60	0,59	0,20
	Test (N.K.)	A	A	A	A	AB	A	A	A

Annexe 13' : Étude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée en demi-cycles circadiens sur les fractions de protéines particulières de 10 à 250 μ et lipides particuliers de 0 à 5 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance).

Date		24.07.86	29.07.86	03.11.86	10.11.86	09.02.87	16.02.87	13.05.87	19.05.87	
Coefficient		92	46	105	50	37	88	93	54	
LIP _p (5-10 μ) (mg/l)	Profondeur	Moyenne	0,15	0,05	0,20	0,02	0,12	0,04	0,10	0,12
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	1er	Moyenne	0,25	0,06	0,16	0,06	0,14	0,17	0,19	0,23
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	2ème	Moyenne	0,37	0,09	0,08	0,01	0,06	0,13	0,13	0,22
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	3ème	Moyenne	0,11	0,02	0,02	0,04	0,02	0,04	0,10	0,13
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	4ème	Moyenne	0,23	0,12	0,38	0,04	0,20	0,04	0,18	0,27
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	5ème	Moyenne	0,18	0,03	0,22	0,03	0,23	0,07	0,04	0,13
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	6ème	Moyenne	0,07	0,03	0,07	0,03	0,19	0,15	0,31	0,06
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	Somme	Moyenne	0,22	0,03	0,30	0,09	0,11	0,20	0,12	0,22
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A

LIP _p (10-250 μ) (mg/l)	Surface	Moyenne	0,36	0,11	0,17	0,08	0,17	0,06	0,38	0,12
		Test (N.K.)	A	A	A	B	A	B	A	A
	Profondeur	Moyenne	0,34	0,17	0,15	0,44	0,33	0,28	0,71	0,29
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	Fond	Moyenne	0,09	0,05	0,22	0,18	0,18	0,16	0,45	0,15
		Test (N.K.)	A	B	A	A	A	A	A	A
	1er	Moyenne	0,80	0,15	0,17	0,24	0,29	0,14	0,36	0,24
		Test (N.K.)	A	AB	A	A	A	A	A	A
	2ème	Moyenne	0,48	0,10	0,17	0,27	0,23	0,20	0,73	0,54
		Test (N.K.)	A	B	A	A	A	A	A	A
	3ème	Moyenne	0,24	0,19	0,09	0,21	0,30	0,17	0,67	0,12
		Test (N.K.)	A	AB	A	A	A	A	A	A
	4ème	Moyenne	0,37	0,25	0,12	0,26	0,28	0,13	0,24	0,13
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	5ème	Moyenne	0,12	0,09	0,20	0,40	0,22	0,21	0,82	0,05
		Test (N.K.)	A	B	A	A	A	A	A	A
	6ème	Moyenne								
		Test (N.K.)								

Annexe 14' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée, en demi-cycles circadiens, sur les fractions de lipides particulaires de 5 à 10 μ et de 10 à 250 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyses de variance).

Date		24.07.86	29.07.86	03.11.86	10.11.86	09.02.87	16.02.87	13.05.87	19.05.87	
Coefficient		92	46	105	50	37	88	93	54	
Glu. (0-5 μ) (mg/l)	Profondeur	Moyenne	0,11	0,26	0,04	0,28	0,11	0,27	0,29	0,15
		Test (N.K.)	B	A	B	A	B	B	B	A
	1er	Moyenne	0,16	0,29	0,06	0,31	0,17	0,37	0,38	0,19
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
	2ème	Moyenne	0,17	0,32	0,11	0,30	0,12	0,60	0,48	0,21
		Test (N.K.)	A	A	A	A	BC	A	A	A
	3ème	Moyenne	0,13	0,30	0,04	0,18	0,22	0,36	0,51	0,14
		Test (N.K.)	A	A	B	A	A	B	A	A
	4ème	Moyenne	0,12	0,24	0,06	0,21	0,14	0,31	0,36	0,15
		Test (N.K.)	A	A	B	A	BC	B	B	A
	5ème	Moyenne	0,12	0,27	0,05	0,32	0,15	0,24	0,24	0,15
		Test (N.K.)	A	A	B	A	B	B	C	A
	6ème	Moyenne	0,15	0,26	0,03	0,42	0,12	0,21	0,24	0,17
		Test (N.K.)	A	A	B	A	BC	B	C	A
	Prélèvement	Moyenne	0,13	0,25	0,03	0,33	0,11	0,21	0,18	0,18
		Test (N.K.)	A	A	B	A	C	B	C	A

Glu. (5-10 μ) (mg/l)	Profondeur	Surface	Moyenne	0,03	0,06	0,02	0,03	0,02	0,04	0,06	0,04
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	Fond	Moyenne	0,02	0,02	0,02	0,03	0,03	0,09	0,13	0,05	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	1er	Moyenne	0,01	0,11	0,02	0,04	0,03	0,18	0,19	0,08	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	2ème	Moyenne	0,01	0,03	0,01	0,03	0,02	0,06	0,23	0,01	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	AB	A	A	
	3ème	Moyenne	0,05	0,02	0,01	0,02	0,01	0,07	0,06	0,02	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	AB	A	A	
	4ème	Moyenne	0,02	0,04	0,01	0,02	0,05	0,01	0,03	0,03	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A	
	5ème	Moyenne	0,01	0,05	0,02	0,02	0,02	0,02	0,05	0,03	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	B	A	A	
	6ème	Moyenne	0,04	0,01	0,01	0,05	0,01	0,05	0,03	0,12	
		Test (N.K.)	A	A	A	A	A	AB	A	A	

Annexe 15' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée, en demi-cycles circadiens, sur les fractions de glucides particulières de 0 à 5 μ et de 5 à 10 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance).

Date		24.07.86	29.07.86	03.11.86	10.11.86	09.02.87	16.02.87	11.05.87	19.05.87
Coefficient		92	46	105	50	37	88	93	54
Profondeur	Moyenne	0,02	0,05	0,03	0,05	0,04	0,04	0,24	0,08
	Test (N.K.)	B	A	A	A	A	A	A	B
Glu. (10-250 μ) (mg/l)	Moyenne	0,07	0,09	0,07	0,12	0,11	0,24	0,35	0,28
	Test (N.K.)	K	A	A	A	A	A	A	A
1er	Moyenne	0,04	0,03	0,06	0,04	0,05	0,37	0,09	0,14
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	C	A
2ème	Moyenne	0,06	0,02	0,05	0,06	0,07	0,02	0,50	0,21
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	A	A
3ème	Moyenne	0,03	0,05	0,08	0,08	0,09	0,09	0,27	0,26
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	B	A
Prélèvement	Moyenne	0,02	0,09	0,06	0,08	0,06	0,11	0,32	0,26
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	B	A
4ème	Moyenne	0,04	0,13	0,04	0,12	0,08	0,11	0,29	0,10
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	B	A
5ème	Moyenne	0,06	0,08	0,03	0,16	0,10	0,12	0,29	0,09
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	B	A
6ème	Moyenne	0,04	0,03	0,06	0,08	0,06	0,11	0,32	0,26
	Test (N.K.)	A	A	A	A	A	A	B	A

Annexe 16': Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée, en demi-cycles circadiens, sur la fraction de glucides particuliers de 10 à 250 μ (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance).

Année		1986				1987					
Date		24/07	29/07	03/11	10/11	09/02	16/02	13/05	19/05		
Coefficient		92	46	105	50	37	88	93	54		
Glucides dissous (mg/l)	Surface	Moyenne	9.76	13.89	10.85	11.16	18.87	11.84	9.22	9.61	
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	Profondeur	Moyenne	10.41	16.62	12.80	11.41	17.13	11.70	9.90	9.32	
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	Prélèvement	1er	Moyenne	10.48	17.74	11.30	10.07	18.35	10.07	11.50	9.14
			Test (N.K)	A	A	A	B	A	A	A	A
		2ème	Moyenne	10.07	15.69	10.58	10.17	18.05	13.14	9.86	10.10
			Test (N.K)	A	A	A	B	A	A	A	A
		3ème	Moyenne	9.15	13.24	10.89	9.76	16.72	9.76	9.04	9.41
			Test (N.K)	A	A	A	B	A	A	A	A
		4ème	Moyenne	9.56	16.21	11.40	10.17	18.76	10.48	9.76	9.35
			Test (N.K)	A	A	A	B	A	A	A	A
		5ème	Moyenne	12.01	13.75	15.39	9.45	20.81	14.06	8.84	9.41
			Test (N.K)	A	A	A	B	A	A	A	A
		6ème	Moyenne	9.25	14.88	11.40	15.08	15.29	13.14	8.33	9.40
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A

Acides Aminés (µmol/l)	Surface	Moyenne	2.00	1.38	1.33	1.11	1.57	1.96	1.11	1.24	
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	Profondeur	Moyenne	2.56	1.12	1.06	1.54	1.98	1.97	1.21	1.20	
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	
	Prélèvement	1er	Moyenne	1.57	1.39	0.92	1.57	1.47	1.98	1.02	1.32
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
		2ème	Moyenne	1.92	1.36	1.70	1.46	1.82	2.07	1.11	1.05
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
		3ème	Moyenne	2.60	1.03	0.96	1.21	2.09	1.73	1.19	1.45
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
		4ème	Moyenne	1.73	1.22	1.22	1.10	1.41	1.40	1.14	1.15
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
		5ème	Moyenne	3.19	1.34	1.06	1.61	1.99	2.12	1.11	1.35
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
		6ème	Moyenne	2.66	1.14	1.32	1.01	1.88	2.48	1.39	1.00
			Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A

Annexe 17' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée, en demi-cycles circadiens, sur le matériel biochimique dissous (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance).

Année		1986				1987				
Date		24/07	29/07	03/11	10/11	09/02	16/02	13/05	19/05	
Coefficient		92	46	105	50	37	88	93	54	
Glucides dissous (mg/l)	Surface	Moyenne	9.76	13.89	10.85	11.16	18.87	11.84	9.22	9.61
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	Profondeur	Moyenne	10.41	16.62	12.80	11.41	17.13	11.70	9.90	9.32
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	1er	Moyenne	10.48	17.74	11.30	10.07	18.35	10.07	11.50	9.14
		Test (N.K)	A	A	A	B	A	A	A	A
	2ème	Moyenne	10.07	15.69	10.58	10.17	18.05	13.14	9.86	10.10
		Test (N.K)	A	A	A	B	A	A	A	A
	3ème	Moyenne	9.15	13.24	10.89	9.76	16.72	9.76	9.04	9.41
		Test (N.K)	A	A	A	B	A	A	A	A
	4ème	Moyenne	9.56	16.21	11.40	10.17	18.76	10.48	9.76	9.35
		Test (N.K)	A	A	A	B	A	A	A	A
	5ème	Moyenne	12.01	13.75	15.39	9.45	20.81	14.06	8.84	9.41
		Test (N.K)	A	A	A	B	A	A	A	A
	6ème	Moyenne	9.25	14.88	11.40	15.08	15.29	13.14	8.33	9.40
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A

Acides Aminés (µmol/l)	Surface	Moyenne	2.00	1.38	1.33	1.11	1.57	1.96	1.11	1.24
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	Profondeur	Moyenne	2.56	1.12	1.06	1.54	1.98	1.97	1.21	1.20
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	1er	Moyenne	1.57	1.39	0.92	1.57	1.47	1.98	1.02	1.32
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	2ème	Moyenne	1.92	1.36	1.70	1.46	1.82	2.07	1.11	1.05
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	3ème	Moyenne	2.60	1.03	0.96	1.21	2.09	1.73	1.19	1.45
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	4ème	Moyenne	1.73	1.22	1.22	1.10	1.41	1.40	1.14	1.15
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	5ème	Moyenne	3.19	1.34	1.06	1.61	1.99	2.12	1.11	1.35
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
	6ème	Moyenne	2.66	1.14	1.32	1.01	1.88	2.48	1.39	1.00
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A

Annexe 17' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement et heure de la marée, en demi-cycles circadiens, sur le matériel biochimique dissous (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance).

		Tpt (°C)	Salinité (‰)	Oxygène (mg/l)	Oxygène (%)	Turbidité (NTU)	NH4 (µ /l)	
Profondeur	Surface	Moyenne	13.4	33.3	5.90	98.2	13.7	2.7
		Test (N.K)	A	A	A	A	B	A
	Fond	Moyenne	13.4	33.3	5.92	98.6	19.5	2.6
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A
Coefficient de Marée	M.E	Moyenne	13.2	33.4	6.07	101.0	12.6	2.7
		Test (N.K)	A	A	A	A	B	A
	V.E	Moyenne	13.6	33.3	5.75	95.9	20.6	2.6
		Test (N.K)	A	B	B	B	A	A
Date	MAI	Moyenne	14.7	31.0	6.68	113.8	7.7	4.8
		Test (N.K)	D	E	B	A	E	A
	JUN	Moyenne	17.8	33.1	5.41	99.3	12.5	1.7
		Test (N.K)	C	C	FG	BCD	DE	D
	JUL	Moyenne	20.6	33.6	5.26	101.9	9.4	4.2
		Test (N.K)	A	B	G	B	DE	AB
	AOU	Moyenne	19.4	34.9	4.99	95.5	12.3	3.0
		Test (N.K)	B	A	H	DEF	DE	C
	SEP	Moyenne	17.7	35.0	5.01	92.7	5.9	1.7
		Test (N.K)	C	A	H	EF	E	D
	OCT	Moyenne	17.1	33.9	5.60	101.9	12.0	1.2
		Test (N.K)	C	B	F	B	DE	B
	NOV	Moyenne	13.5	34.1	5.89	100.2	26.1	3.7
		Test (N.K)	E	B	E	BC	B	BD
	DEC	Moyenne	10.6	33.7	5.81	92.1	19.5	1.1
		Test (N.K)	C	B	E	F	C	D
	JAN	Moyenne	2.4	33.1	7.14	93.2	35.0	3.6
		Test (N.K)	J	C	A	EF	A	BC
	FEV	Moyenne	6.9	32.9	6.63	96.2	16.5	4.0
		Test (N.K)	I	C	B	CDEF	CD	AB
	MAR	Moyenne	8.7	32.9	6.38	96.8	16.4	1.4
		Test (N.K)	H	C	C	CDE	CD	D
	AVR	Moyenne	11.2	32.2	6.12	97.7	26.2	1.2
		Test (N.K)	F	D	D	CD	B	D

Annexe 18' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement, coefficient de marée et date, sur les paramètres physico-chimiques de l'eau (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, VE = vives-eaux, ME = mortes-eaux).

			Courant (cm/s)	SESTON MINERAL (mg/l)			SESTON ORGANIQUE (mg/l)			SESTON TOTAL (mg/l)		
				0-5 μ	5-10 μ	10-250 μ	0-5 μ	5-10 μ	10-250 μ	0-5 μ	5-10 μ	10-250 μ
Site	VS	Moyenne	26.70	31.37	5.75	20.96	8.14	1.53	2.54	39.51	7.28	23.50
		Test (N.K)	C	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	SV	Moyenne	30.05	31.68	5.81	18.94	7.19	1.81	3.59	38.87	7.62	22.53
		Test (N.K)	B	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	SB	Moyenne	34.73	26.50	3.68	13.90	7.06	1.42	2.22	32.66	5.10	16.12
		Test (N.K)	A	B	B	B	A	A	A	B	B	B
Coefficient de Marée	V.E	Moyenne	41.32	46.29	6.23	29.16	9.96	2.52	4.56	56.25	8.75	33.75
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	A	B
	M.E	Moyenne	19.67	12.81	3.93	6.68	4.96	0.65	1.01	17.77	4.58	7.69
		Test (N.K)	B	B	B	B	B	B	B	B	B	A
	JUL	Moyenne	28.84	28.93	6.27	19.44	6.18	2.06	3.46	35.11	8.33	22.91
		Test (N.K)	A	B	A	B	B	B	B	B	A	B
	NOV	Moyenne	36.54	41.06	6.61	28.90	8.63	3.02	4.90	49.69	9.62	33.80
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	FEV	Moyenne	27.70	27.26	4.67	12.18	6.75	0.62	1.48	34.01	3.39	13.66
		Test (N.K)	A	B	A	C	B	C	C	B	B	C
	MAI	Moyenne	28.89	20.94	2.77	11.21	8.29	0.66	1.29	29.23	5.33	12.51
		Test (N.K)	A	B	B	C	A	C	C	B	B	C

Annexe 19' : Etude de l'effet combiné des facteurs : nature du sédiment, coefficient de marée et date sur les courants et les seston (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, "VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux, ME = mortes-eaux, VE = vives-eaux).

		SESTON MINERAL			SESTON ORGANIQUE			SESTON TOTAL			
		0-5 μ	5-10 μ	10-250 μ	0-5 μ	5-10 μ	10-250 μ	0-5 μ	5-10 μ	10-250 μ	
Profondeur	Surface	Moyenne	19.16	4.01	8.47	5.52	1.26	1.60	24.68	5.27	10.08
		Test (N.K)	B	B	B	A	A	A	B	A	B
	Fond	Moyenne	24.43	4.90	12.07	6.09	1.00	1.50	30.83	5.91	13.57
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	A
Coefficient de Marée	M.E	Moyenne	11.84	3.31	6.80	4.89	0.94	1.35	16.74	4.25	8.15
		Test (N.K)	B	B	B	B	B	B	B	B	B
	V.E	Moyenne	31.75	5.60	13.75	6.72	1.33	1.75	38.47	6.93	15.50
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	A
Date	MAI	Moyenne	17.31	1.47	4.95	4.86	0.82	1.15	22.16	2.30	6.11
		Test (N.K)	DEF	C	D	BCD	B	AB	DE	CD	DE
	JUN	Moyenne	11.67	4.04	7.09	4.29	1.73	0.99	15.96	5.77	8.08
		Test (N.K)	EFG	BC	CD	CD	AB	AB	EF	BCD	DE
	JUL	Moyenne	16.38	4.70	13.36	3.95	1.32	2.13	20.33	6.02	15.49
		Test (N.K)	DEF	BC	B	CD	AB	AB	DE	BC	AB
	AOU	Moyenne	13.30	3.85	9.48	4.98	1.32	0.87	18.28	5.17	10.35
		Test (N.K)	EFG	BC	BC	BCD	AB	AB	EF	BCD	DE
	SEP	Moyenne	5.10	1.12	3.39	3.04	0.29	0.67	8.14	1.41	4.06
		Test (N.K)	FG	C	D	D	B	B	F	D	E
	OCT	Moyenne	3.52	2.27	6.74	4.40	0.78	1.57	7.93	3.05	8.31
		Test (N.K)	G	BC	CD	CD	B	AB	F	CD	DE
	NOV	Moyenne	46.40	5.06	16.64	8.93	2.56	3.37	55.33	7.62	20.01
		Test (N.K)	A	BC	A	A	A	A	A	AB	A
	DEC	Moyenne	32.81	5.94	10.65	5.90	0.70	2.22	38.71	6.64	12.87
		Test (N.K)	BC	BC	BC	BC	B	AB	BC	AB	CD
	JAN	Moyenne	36.77	11.37	17.03	8.96	1.48	1.51	45.73	12.85	18.54
		Test (N.K)	B	A	A	A	AB	AB	B	A	A
	FEV	Moyenne	29.33	2.96	12.91	6.48	0.75	1.36	35.81	3.71	14.26
		Test (N.K)	BCD	BC	B	ABC	B	AB	BC	CD	BCD
	MAR	Moyenne	22.64	4.34	10.00	6.66	0.98	1.42	29.31	5.32	11.42
		Test (N.K)	CDE	BC	BC	ABC	B	AB	CD	BCD	CDE
	AVR	Moyenne	26.35	6.32	11.03	7.22	0.87	1.37	33.57	7.20	12.40
		Test (N.K)	BCD	BC	BC	AB	B	AB	BC	AB	CD

Annexe 20' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement, coefficient de marée et date sur les différentes fractions de seston (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, ME : mortes-eaux, VE : vives-eaux).

		CHLOROPHYLLE ($\mu\text{g/l}$)			PHEOPIGMENTS ($\mu\text{g/l}$)			
		0-5 μ	5-10 μ	10-250 μ	0-5 μ	5-10 μ	10-250 μ	
Profondeur	Surface	Moyenne	0.69	0.25	0.80	1.43	0.26	1.03
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A
	Fond	Moyenne	0.64	0.23	0.87	1.61	0.34	1.41
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A
Coefficient de Marée	M.E	Moyenne	0.70	0.22	0.64	1.50	0.22	1.23
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A
	V.E	Moyenne	0.62	0.26	1.03	1.54	0.38	1.13
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A
Date	MAI	Moyenne	1.39	0.45	2.03	2.10	0.22	2.55
		Test (N.K)	A	AB	AB	AB	B	A
	JUN	Moyenne	0.30	0.14	0.46	1.29	0.54	0.70
		Test (N.K)	CD	B	CD	CD	AB	AB
	JUL	Moyenne	0.61	0.31	0.90	1.17	0.25	0.72
		Test (N.K)	BC	AB	B	BC	B	B
	AOU	Moyenne	1.07	0.30	0.79	2.54	0.16	3.13
		Test (N.K)	A	AB	B	A	B	A
	SEP	Moyenne	0.60	0.09	2.40	1.45	0.08	1.60
		Test (N.K)	BC	B	A	ABC	B	AB
	OCT	Moyenne	0.75	0.68	0.63	1.70	0.49	0.27
		Test (N.K)	AB	A	B	AB	A	B
	NOV	Moyenne	0.37	0.18	0.33	1.89	0.48	1.17
		Test (N.K)	CD	B	B	AB	A	AB
	DEC	Moyenne	0.46	0.17	0.23	1.72	0.21	0.56
		Test (N.K)	BC	B	B	AB	B	B
	JAN	Moyenne	0.59	0.09	0.43	0.95	0.13	1.16
		Test (N.K)	BC	B	B	C	B	AB
	FEV	Moyenne	0.22	0.07	0.11	0.71	0.16	0.39
		Test (N.K)	D	B	B	C	B	B
	MAR	Moyenne	0.30	0.09	0.16	0.68	0.18	0.59
		Test (N.K)	CD	B	B	C	B	B
	AVR	Moyenne	1.29	0.31	2.49	2.41	0.35	0.32
		Test (N.K)	A	AB	A	A	AB	A

Annexe 21' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement, coefficient de marée et date sur les différentes fractions de pigments photosynthétiques (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, ME : mortes-eaux, VE : vives eaux).

		MATÉRIEL PARTICULAIRE									MAT. DISSOUS		
		Protéines			Lipides			Glucides			Acides Aminés	Glucides dissous	
		0-5 μ	5-10 μ	10-250 μ	0-5 μ	5-10 μ	10-250 μ	0-5 μ	5-10 μ	10-250 μ			
Profondeur	Surface	Moyenne	0.30	0.06	0.09	0.33	0.05	0.14	0.20	0.04	0.08	14.69	1.44
		Test (N.K)	B	A	A	A	A	A	B	A	A	A	A
	Fond	Moyenne	0.36	0.05	0.13	0.34	0.06	0.14	0.25	0.04	0.09	13.98	1.56
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
Coefficient de Marée	M.E	Moyenne	0.29	0.06	0.11	0.34	0.05	0.13	0.20	0.03	0.07	14.84	1.41
		Test (N.K)	B	A	A	A	A	A	B	A	A	A	A
	V.E	Moyenne	0.36	0.05	0.12	0.34	0.06	0.15	0.25	0.05	0.10	13.83	1.58
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
Date	MAI	Moyenne	0.23	0.03	0.10	0.49	0.08	0.27	0.22	0.03	0.10	13.39	1.65
		Test (N.K)	EF	A	B	A	A	A	BCD	A	AB	AB	A
	JUN	Moyenne	0.23	0.05	0.11	0.32	0.04	0.11	0.18	0.05	0.03	13.29	1.43
		Test (N.K)	EF	A	B	ABC	A	BCD	CD	A	B	AB	A
	JUL	Moyenne	0.34	0.04	0.08	0.45	0.08	0.20	0.21	0.03	0.05	12.67	1.76
		Test (N.K)	D	A	B	AB	A	AB	BCD	A	B	B	A
	AOU	Moyenne	0.23	0.03	0.08	0.43	0.08	0.17	0.15	0.04	0.02	13.85	1.37
		Test (N.K)	EF	A	B	AB	A	BC	CD	A	B	AB	A
	SEP	Moyenne	0.17	0.02	0.04	0.37	0.06	0.15	0.10	0.03	0.05	16.36	1.54
		Test (N.K)	F	A	B	ABC	A	BC	D	A	B	AB	A
	OCT	Moyenne	0.22	0.01	0.06	0.22	0.04	0.11	0.11	0.02	0.10	20.08	1.61
		Test (N.K)	EF	A	B	BC	A	CD	CD	A	AB	A	A
	NOV	Moyenne	0.49	0.07	0.16	0.19	0.03	0.09	0.17	0.02	0.07	11.30	1.26
		Test (N.K)	AB	A	AB	C	A	D	CD	A	B	B	A
	DEC	Moyenne	0.42	0.06	0.11	0.24	0.04	0.07	0.24	0.04	0.06	13.23	1.35
		Test (N.K)	BC	A	B	BC	A	D	BC	A	B	AB	A
	JAN	Moyenne	0.45	0.12	0.23	0.32	0.05	0.14	0.51	0.06	0.14	14.90	1.71
		Test (N.K)	BC	A	A	ABC	A	BCD	A	A	AB	AB	A
	FEV	Moyenne	0.38	0.05	0.10	0.29	0.05	0.11	0.23	0.04	0.11	14.88	1.87
		Test (N.K)	CD	A	B	ABC	A	CD	BCD	A	AB	AB	A
	MAR	Moyenne	0.28	0.07	0.09	0.18	0.04	0.08	0.31	0.05	0.08	17.32	1.26
		Test (N.K)	E	A	B	C	A	D	B	A	B	AB	A
	AVR	Moyenne	0.54	0.03	0.26	0.55	0.08	0.20	0.31	0.06	0.21	10.73	1.18
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	AB	B	A	A	B	A

Annexe 22' : Etude de l'effet combiné des facteurs : profondeur du prélèvement, coefficient marée et date, sur la composition biochimique de la masse d'eau au niveau du secteur d'élevage (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, ME : mortes-eaux, VE : vi- ves-eaux).

		PARAMETRES ABIOTIQUES					PARAMETRES BIOTIQUES				
		Tpt (°C)	Salinité (‰)	O2 (mg/l)	O2 (%)	Eh	Eau (%)	Orga (mg/g)	Chlo (µg/g)	Phéo (µg/g)	
Site	VS	Moyenne	13.4	33.7	5.02	83.7	-24.3	30.9	22.4	1.77	6.12
		Test (N.K)	A	A	B	B	B	A	A	A	A
	SV	Moyenne	13.5	33.7	5.32	89.3	-18.7	24.9	20.5	1.34	5.13
		Test (N.K)	A	A	B	B	B	B	A	B	A
	SB	Moyenne	13.5	33.8	6.36	107.4	+65.7	20.8	11.4	1.13	1.89
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	C	B	B	B
Date	MAI	Moyenne	14.5	31.8	5.64	96.2	+37.8	22.8	16.8	1.37	4.72
		Test (N.K)	E	C	ABC	AB	AB	A	A	BCD	AB
	JUN	Moyenne	17.1	33.1	6.26	113.6	+52.2	23.1	18.7	1.95	7.28
		Test (N.K)	D	B	A	A	A	A	BC	A	A
	JUL	Moyenne	20.7	33.8	4.84	91.6	- 4.8	24.5	15.4	1.85	4.84
		Test (N.K)	B	B	D	BC	CD	A	D	AB	AB
	AOU	Moyenne	22.4	34.1	5.00	100.6	+ 9.6	23.7	18.0	1.54	5.16
		Test (N.K)	A	AB	CD	AB	BCD	A	BC	ABC	AB
	SEP	Moyenne	18.5	34.5	4.54	85.2	-23.5	25.7	19.4	1.84	5.76
		Test (N.K)	C	A	D	BC	D	A	BC	ABCD	AB
	OCT	Moyenne	17.3	35.0	5.16	95.0	+14.1	27.0	17.4	1.66	6.57
		Test (N.K)	D	A	BCD	AB	BCD	A	BCD	ABC	AB
	NOV	Moyenne	14.1	35.3	5.55	96.2	+14.7	27.2	21.2	1.47	4.41
		Test (N.K)	E	A	ABC	AB	BCD	A	AB	BCD	AB
	DEC	Moyenne	9.3	34.8	5.69	88.5	- 7.4	25.2	17.1	0.91	2.94
		Test (N.K)	G	A	ABC	BC	CD	A	BCD	D	B
	JAN	Moyenne	2.1	33.2	5.96	77.5	-18.4	25.9	16.8	0.89	2.78
		Test (N.K)	J	B	AB	C	CD	A	BCD	D	B
	FEV	Moyenne	5.3	31.8	6.05	84.3	- 2.2	27.0	16.4	0.87	2.65
		Test (N.K)	I	C	AB	BC	CD	A	CD	D	B
	MAR	Moyenne	8.5	33.6	6.01	91.3	- 0.8	24.9	15.9	1.01	2.16
		Test (N.K)	H	B	AB	BC	CD	A	CD	D	B
	AVR	Moyenne	11.8	33.6	6.22	101.6	+19.5	29.2	23.9	1.17	2.97
		Test (N.K)	F	B	A	AB	BC	A	A	BCD	B

Annexe 23': Etude de l'effet combiné des facteurs : type du sédiment et date, sur les paramètres abiotiques et biotiques du substrat (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, "VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SR" : site sableux).

		Lon (mm)	Lar (mm)	Epa (mm)	P.tot (g)	P.coq (g)	P.frais (g)	P.sec (mg)	PSSC (mg)	
Site	VS	Moyenne	36.42	26.38	18.32	11.53	5.57	2.01	406.05	359.85
		Test (N.K)	C	C	C	C	B	C	C	C
	SV	Moyenne	37.12	26.92	18.68	12.28	5.96	2.21	454.15	404.49
		Test (N.K)	B	B	B	B	B	B	B	B
	SB	Moyenne	38.56	27.97	19.59	14.48	7.26	2.59	536.87	480.98
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A
Date	MAI	Moyenne	30.54	22.59	14.97	6.86	3.51	1.34	264.28	235.48
		Test (N.K)	H	G	G	G	G	F	F	F
	JUN	Moyenne	32.28	24.02	16.00	8.04	4.00	1.79	401.14	362.53
		Test (N.K)	F	F	F	F	F	E	DE	DE
	JUL	Moyenne	34.71	25.34	17.26	9.80	4.74	1.98	422.84	375.68
		Test (N.K)	E	E	E	E	E	E	DE	DE
	AOU	Moyenne	35.84	26.21	18.05	11.03	5.39	2.30	481.33	422.88
		Test (N.K)	D	D	D	D	D	CD	C	C
	SEP	Moyenne	36.54	26.02	18.08	10.93	5.29	1.76	368.04	318.30
		Test (N.K)	D	D	D	D	D	E	E	E
	OCT	Moyenne	38.86	27.89	19.67	14.27	6.97	2.79	573.19	510.82
		Test (N.K)	C	C	C	C	C	B	B	B
	NOV	Moyenne	38.91	27.99	19.73	14.46	7.05	2.47	554.69	492.53
		Test (N.K)	C	C	C	C	C	BC	B	B
	DEC	Moyenne	38.81	28.13	19.86	14.23	7.04	2.48	490.91	437.03
		Test (N.K)	C	C	C	C	C	BC	C	C
	JAN	Moyenne	39.03	28.20	19.93	14.31	7.05	2.19	449.00	403.66
		Test (N.K)	C	C	C	C	C	D	CD	CD
	FEV	Moyenne	40.21	29.07	20.67	15.56	7.53	2.46	412.89	370.57
		Test (N.K)	BC	B	B	B	C	BC	DE	DE
	MAR	Moyenne	41.36	29.73	20.80	16.53	7.99	2.56	499.16	448.28
		Test (N.K)	AB	A	B	A	B	B	C	C
	AVR	Moyenne	41.66	29.89	21.31	17.22	8.59	3.15	642.38	580.57
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A

Annexe 24' : Etude de l'effet combiné des facteurs : nature du substrat et date, sur les paramètres biométriques des palourdes en élevage (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, "VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" ; site sableux) .

			VALEUR ABSOLUE (mg)					TENEUR RELATIVE (%)						
			Protéines	Lipides	Sucres totaux	Glycogène	Sucres libres	Cendres	Protéines	Lipides	Sucres totaux	Glycogène (%)	Sucres libres	Cendres (%)
Site	VS	Moyenne	149.99	28.15	10.79	6.76	4.04	46.46	36.77	6.85	2.58	1.60	0.98	11.42
		Test (N.K)	C	C	C	C	C	C	A	B	C	C	B	A
	SV	Moyenne	168.28	31.81	17.22	12.21	5.01	50.06	36.73	6.90	3.54	2.48	1.06	11.00
		Test (N.K)	B	B	B	B	B	B	A	B	B	B	B	B
	SB	Moyenne	200.76	39.78	22.74	16.09	6.65	55.80	37.62	7.42	4.04	2.83	1.21	10.52
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	C
Avant ponté	VS	Moyenne	144.17	29.83	6.06	2.15	3.91	50.98	36.16	7.30	0.96	0.23	0.74	12.72
		Test (N.K)	D	B	D	D	C	C	A	B	C	C	A	A
	SV	Moyenne	155.11	33.65	8.58	4.98	3.60	54.38	36.50	8.11	1.07	0.30	0.78	12.46
		Test (N.K)	CD	B	D	D	C	C	A	B	C	C	A	A
	SB	Moyenne	176.38	47.68	9.15	4.50	4.65	52.81	37.25	11.38	1.29	0.30	0.98	11.24
		Test (N.K)	C	AB	D	D	B	C	A	A	C	C	A	B
Après ponté	VS	Moyenne	173.20	32.29	16.14	11.05	5.09	52.83	39.77	6.42	3.40	2.31	1.10	11.58
		Test (N.K)	C	B	C	C	B	C	A	B	BC	B	A	B
	SV	Moyenne	232.68	41.68	32.38	24.48	7.90	61.64	40.77	6.93	5.82	4.25	1.58	10.71
		Test (N.K)	B	AB	B	B	A	B	A	B	A	A	A	C
	SB	Moyenne	286.42	52.43	42.01	33.93	8.08	75.34	40.99	7.32	6.78	5.50	1.28	10.52
		Test (N.K)	A	A	A	A	A	A	A	B	A	A	A	C

Annexe 25': Etude de l'effet combiné des facteurs : nature du substrat et date, sur la composition biochimique des palourdes (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, "VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).

			ENERGIE DE LA CHAIR par calorimétrie	
			(KJ)	(J/mg)
Site	VS	Moyenne	7.67	21.16
		Test (N.K)	C	A
	SV	Moyenne	8.61	21.14
		Test (N.K)	B	A
	SB	Moyenne	10.03	21.03
		Test (N.K)	A	A
Date	AVR	Moyenne	2.98	19.91
		Test (N.K)	K	F
	MAI	Moyenne	4.97	20.99
		Test (N.K)	J	BCD
	JUN	Moyenne	7.49	21.31
		Test (N.K)	H	A
	JUL	Moyenne	8.26	21.52
		Test (N.K)	G	BCD
	AOU	Moyenne	9.32	22.14
		Test (N.K)	E	B
	SEP	Moyenne	6.63	20.65
		Test (N.K)	I	BCD
	OCT	Moyenne	10.39	20.36
		Test (N.K)	B	E
	NOV	Moyenne	10.13	20.59
		Test (N.K)	C	DE
	DEC	Moyenne	9.22	20.93
		Test (N.K)	E	BCD
	JAN	Moyenne	8.44	21.04
		Test (N.K)	F	BCD
	FEV	Moyenne	7.92	21.30
		Test (N.K)	GH	B
	MAR	Moyenne	9.67	21.09
		Test (N.K)	D	BC
AVR	Moyenne	12.30	21.11	
	Test (N.K)	A	BC	

Annexe 26' : Etude de l'effet combiné des facteurs : nature du substrat et date sur l'allocation d'énergie des palourdes Ruditapes philippinarum (test (N.K.) = test de Newman Keuls pour la comparaison des moyennes en analyse de variance, "VS" : site vaseux, "SV" : site sablo-vaseux, "SB" : site sableux).