

PROGRAMME COORDONNE ECOTRON SUR LE SITE D'ARCACHON (AQUITAINE, FRANCE) :
CONTROLE DE LA PRODUCTION BIOLOGIQUE MARINE DANS UN ECOSYSTEME
LAGUNAIRE AMENAGE (RESERVOIRS A POISSONS)
BILAN, SYNTHESE ET PERSPECTIVES

par

Pierre LASSERRE

Institut de Biologie Marine, Université de Bordeaux I - 33120 Arcachon

RESUME

Les "réservoirs à poissons" du Bassin d'Arcachon constituent des écosystèmes lagunaires eutrophes, transformés empiriquement pour l'élevage extensif de poissons amphihalins (muges, bars, anguilles, dorades). Ces 1000 hectares d'exploitations, bien intégrés dans un contexte socio-économique traditionnel sont inadapés de nos jours pour des raisons variées.

Les recherches coordonnées, menées depuis 1974 dans le cadre du Programme ECOTRON (Cnexo), sur le site d'Arcachon démontrent que les réservoirs à poissons constituent des écosystèmes lagunaires à très forte productivité, bien adaptés, moyennant certaines interventions, pour la mise en oeuvre d'une aquaculture semi-intensive.

Les travaux de laboratoire et de terrain ont porté sur les lagunes aménagées du Domaine de Certes (258 hectares dont 142 ha en eau). Les résultats actuels s'appliquent à des modules de production représentatifs de 1000 m² à 2 hectares.

Les investigations se développent suivant des axes complémentaires :

- 1° - dynamique des populations, modalités de recrutement, interactions trophiques (diatomées, macrophytes, bactéries, plancton, meiofaune, macrofaune invertébrée, poissons),
- 2° - propriétés physiologiques comparées des organismes autochtones (microflore, meiofaune) et des espèces immigrantes (recrutement en poissons juvéniles et adultes),
- 3° - relations énergétiques et interactions compétitives entre niveaux inférieurs (bactéries, diatomées, meiofaune) et supérieurs (macrofaune invertébrée, poissons) du réseau trophique, métabolisme et flux d'énergie.

Ces recherches, étayées par des interventions sur le terrain à caractère appliqué tiennent compte de budgets d'énergie et d'estimations métaboliques *in situ*, acquis par des expérimentations approfondies de laboratoire et de terrain. Un modèle en flux d'énergie est proposé et constitue une tentative utile de simulation des fonctions équilibrées (eutrophie) et déséquilibrées (dystrophie) de l'écosystème.

Il apparaît à travers les recherches effectuées, que les crises dystrophiques estivales peuvent être atténuées par une amélioration du recrutement en prédateurs capables de modifier la structure intrinsèquement déséquilibrée de peuplements autochtones ("stratégues r"). Par exemple, l'introduction de soles juvéniles dans une lagune aménagée améliore les interactions trophiques, la structure démographique globale et l'équilibre métabolique au niveau de l'interface eau-sédiment.

Des productions semi-intensives de soles de 500 Kg à 1000 Kg par ha/an sont envisageables sans ajout de nourriture. Une amélioration notable des rendements en espèces exploitables (soles, dorades, muges et à un degré moindre bars) peut être obtenue à court terme par un alevinage approprié de certains réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon.

ABSTRACT

Coordinated ECOTRON Program on the Arcachon Basin (Aquitaine, France) :
Control of marine biological production in a man-modified lagoon ecosystem
(fish ponds). Results, synthesis and prospects.

The "fish reservoirs" of the Arcachon Basin consist of eutrophic lagoon ecosystems, empirically exploited for extensive amphihaline fish culture (grey mullets, sea bass, eels, sea breams). The 1000 hectares of exploited farms, well integrated in a traditional socio-economic context, are presently not adapted for various reasons. The coordinate researches, which have been developed at Arcachon since 1974, within the ECOTRON (CNEXO) Program, show that these highly productive man modified ecosystems are well adapted for the development of semi-intensive aquaculture. *In situ* and laboratory studies in the "Domaine de Certes", a 258 ha fish farm, are directed towards the acquisition of a basic ecological knowledge. Our current results are applied to representative production patterns covering 1000 m² to 2 hectares. This research is being developed along complementary axis :

- (1) Population dynamics, recruitment, trophic interactions (diatoms, macrophytes, bacteria, plankton, meiofauna, invertebrate macrofauna, fishes)
- (2) Comparative physiological properties of the autochthonous organisms (microflora and meiofauna) and the immigrant species (recruiting in juvenile and adult fish)
- (3) Energy relationships and competitive interactions between lower levels (bacteria, diatoms, meiofauna) and upper levels (invertebrate macrofauna, fishes) of the food web, metabolism and energy flow.

This research which is complemented by applied programs takes into account energy budgets and *in situ* metabolic data. Models using the energy circuit language are proposed. They are a useful attempt to simulate the balanced (eutrophy) and unbalanced (dystrophy) functions of the ecosystem.

Theoretical and applied considerations show that we can reduce significantly the summer dystrophic crisis by improving the recruitment in predators. These immigrants can change the intrinsically unbalanced structure derived by autochthonous populations ("r strategists"). For example, the introduction of juvenile soles into a lagoon impoundment betters (1) trophic interactions, (2) the overall demographic structure and (3) the metabolic balance at the water-sediment interface.

Semi-intensive sole productions of 500 Kg to 1000 Kg per ha/yr are possible without artificial feeding. A significant improvement in the yield of the cultivated species (soles; sea breams, grey mullets and sea bass to a lesser degree) can be rapidly attained by appropriate fry stocking into certain fish farms of the Arcachon Basin.

MOTS - CLES : Lagunes côtières exploitées, réservoirs à poissons, Bassin d'Arcachon, fonctionnement écosystème, contrôle productivité, modélisation, développement potentiel.

KEY WORDS : Exploited coastal lagoons, fish ponds, Arcachon Bay, Ecosystem functioning, productivity control, modelling, potential development.

HISTORIQUE ET SITUATION ACTUELLE

1. LES ECOSYSTEMES LAGUNAIRES TRANSFORMES PAR L'HOMME EN MOYEN DE PRODUCTION

L'utilisation par l'homme des écosystèmes naturels du littoral atlantique pour la production de sel puis pour la conchyliculture et la pisciculture a correspondu, jusqu'à la première moitié de notre siècle, à des initiatives anciennes harmonieusement intégrées dans un contexte socio-économique de type traditionnel (marais de Guérande, marais du Poitou-Charente, Bassin d'Arcachon).

Le Bassin d'Arcachon, connu pour son ostréiculture, recèle, sur sa rive orientale des écosystèmes lagunaires remarquables, transformés en marais salants au Moyen Age puis aménagés à la fin du XVIII^e siècle pour une production piscicole de type extensif. Ces exploitations qui connurent un développement important sous le Second Empire occupent encore aujourd'hui près de 1000 hectares, elles portent localement le nom de réservoirs à poissons. L'ensemble des réservoirs constituant le domaine de Certes est le plus important en surface. Il occupe une superficie totale de 258 hectares et comprend 142 hectares de lagunes aménagées (réservoirs proprement dits) peuplés de poissons amphihalins : muges, bars, daurades, anguilles. Les bassins ont une morphologie très typique : on distingue (fig.2,3) des creusements ou "profonds" (largeur 3-4 m, profondeur 1,5-2 m) qui desservent des étendues de grande surface (1000 m² à 32000 m²) et de faible profondeur (0,4-0,5 m). Ces "plats" ou "jas" sont séparés par des "bosses" ou levées de terre constituées par le sédiment enlevé lors du creusement. Les réservoirs ont été aménagés dans la partie haute du marais maritime et entourés de 7 km de digues. Un renouvellement partiel des eaux est assuré au niveau de vingt et une écluses distribuées à intervalles réguliers le long des digues. On fait pénétrer l'eau du Bassin d'Arcachon dans les réservoirs lors des marées hautes de vives eaux, pour renouveler l'eau qui a pu s'écouler à la marée haute précédente. On peut alimenter les réservoirs en eau deux fois par jour aux pleines mers du matin et du soir pour des coefficients supérieurs à 75, soit en moyenne 2 semaines par mois.

Par des manoeuvres appropriées des écluses, à des périodes déterminées (printemps automne), on fait pénétrer les alevins de poissons en créant un courant d'eau artificiel. La pénétration des alevins ou des poissons adultes venant du Bassin d'Arcachon est seule possible. Le poisson se nourrit sur la production naturelle, les espèces ne sont pas séparées et l'alevinage intensif pratiqué autrefois a été (à tort) abandonné. Les populations de poissons et de crevettes se déplacent en liberté dans les enclosures lagunaires qui communiquent entre elles par les canaux de jonction ("profonds"). Suivant la situation plus ou moins continentale des lagunes, les régimes thermiques et salins peuvent être fort différents. On trouve des données synthétisées sur le fonctionnement et l'écologie des réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon dans MILLET (1856), DESCAS & MURATET (1909) ARNE (1938), AMANIEU (1967), FONTAINE (1968), MILNE (1972), LEDOUX (1974), LAS-SERRE & GALLIS (1975), LABOURG (1976).

Les réservoirs à poissons sont parfaitement intégrés au milieu environnant, seule une observation aérienne révèle leur origine anthropique (fig. 2). Ces écosystèmes transformés par l'homme en moyen de production piscicole sont très comparables aux "valli" de la côte adriatique (DE ANGELIS, 1960) et plus encore aux "tambaks" ou étangs aménagés d'eau saumâtre en Indonésie (SCHUSTER, 1952).

2. DES ESPOIRS DECUS

Les exploitations piscicoles en lagunes aménagées furent florissantes au XIX^e siècle et très rentables jusqu'à la Seconde guerre mondiale. Elles sont inadaptées de nos jours pour des raisons variées : vieillissement ou détérioration par comblement des enclosures lagunaires, coût de la main d'oeuvre, arriération des techniques aquacoles utilisées, désintéressement pour ce type d'exploitation et surtout une méconnaissance de leur potentiel biologique. Les rendements à l'hectare sont modestes : 140 kg/ha.an en moyenne, soit environ 50 % de muges, 35 % d'anguilles, 14 % de bars, 1 % de daurades. Le désir justifié d'utiliser le littoral pour des opérations de développement plus adaptées à notre économie a conduit, cette dernière décennie, à l'élaboration de projets d'aménagements aquacoles intensifs nettement prématurés. Un essai de restructuration de 8 hectares de réservoirs fut tenté en 1971, à Certes, en vue d'une exploitation intensive (LEDOUX & DE GUENIN, 1971). Ces réalisations n'ont pas donné les résultats escomptés. Des essais similaires de restructuration de lagunes littorales, de mangroves réalisés à la même époque en Asie du sud-est et en Amérique latine, aux Etats-Unis et en Europe furent également décevants. Les demi-succès ou les échecs passés ont conduit certains à considérer ce type d'aquaculture comme irréalizable ou non rentable .

3. LE CONTROLE DE LA PRODUCTION DANS LE CADRE DU PROGRAMME ECOTRON

Un simple réarrangement des structures d'élevage traditionnelles ne pouvait constituer qu'un effort empirique susceptible même de perturber ou de gravement endommager des écosystèmes littoraux naturels à très haut rendement. A la lumière de nos recherches récentes effectuées sur le fonctionnement des écosystèmes marins, il est apparu qu'une maîtrise non empirique des productions primaires et secondaires passait par une connaissance approfondie des transferts de matière et d'énergie, au sein de l'écosystème et de ses interfaces.

L'élaboration d'un modèle de synthèse tenant compte de données analytiques (descriptions auto- et synécologiques) d'une part, de données systémiques d'autre part (métabolisme, flux d'énergie) a donc été envisagée dans le cadre du Programme ECOTRON sur le site d'Arcachon.

Les réservoirs à poissons du Domaine de Certes ont été choisis pour notre action concertée. Ce programme devait réunir, entre 1974 et 1978, une vingtaine de chercheurs des Universités de Bordeaux et de Montpellier, du Muséum National d'Histoire Naturelle et du C.N.R.S., travaillant en étroite collaboration et coopérant avec d'autres laboratoires, notamment le Centre Océanologique de Bretagne (CNEXO), et les équipes de Marseille et de Banyuls axées sur le site Ecotron des Embiez (VICENTE, 1979).

4. UN AVENIR PROMETTEUR

La mise en oeuvre du Programme concerté ECOTRON sur le site d'Arcachon a amené des progrès substantiels dans la connaissance du fonctionnement d'un écosystème lagunaire exploité. Cette recherche de fond à finalité appliquée est menée à travers une expérimentation systématique conçue selon une échelle dimensionnelle et une complexité croissantes. Les efforts restreints d'abord à des analyses de laboratoire et à des travaux sur des surface limitées de 10 à 100 m² ont été amplifiés. Nos investigations au laboratoire et sur le terrain s'appliquent actuellement à des modules de production représentatifs, de l'ordre de 1000 m² à un hectare.

Au terme de quatre années de recherches, nous pouvons nous permettre de prédire, sans optimisme excessif, que le potentiel productif de tels écosystèmes à haut rendement sera utilisable, au cours de la prochaine décennie, pour des opérations d'aquaculture marine semi-intensives. Des productions annuelles en poissons de 500 à 1000 Kg par hectare (soles notamment) nous paraissent très envisageables, *sans ajout de nourriture artificielle* et moyennant certaines interventions sur le milieu coordonnées par les scientifiques, les ingénieurs, en collaboration étroite avec les exploitants. Une amélioration notable des rendements pourrait être obtenue à court terme par un alevinage intensif de certains réservoirs à poissons.

RECHERCHES EFFECTUEES DANS LE CADRE DU PROGRAMME CONCERTÉ ECOTRON ARCACHON

1. LABORATOIRES ET CHERCHEURS PARTICIPANT AU PROGRAMME ECOTRON ARCACHON

1.1. LABORATOIRES

Université de Bordeaux I :

- Institut Universitaire de Biologie Marine, Arcachon (1)
(logistique et coordination du Programme)
- Laboratoire d'Anatomie Comparée, Talence (2)

Université des Sciences et Techniques du Languedoc :

- Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, Montpellier (3)

Muséum National d'Histoire Naturelle :

- Laboratoire de Zoologie (Vers), Paris (4)

C.N.R.S. : chercheur (5)

C.N.E.X.O. : chercheur du C.O.B., chercheur sous contrat (6)

D.G.R.S.T./C.N.E.X.O. : boursier de 3^e cycle (doctorat) (7)

C.I.E.S. : stagiaire du Ministère des Affaires Etrangères (8)

1.2. CHERCHEURS

Coordonnateur du Programme : Pierre LASSERRE (1)

Groupe écologie bactéries (responsable B. BALEUX) :

- B. BALEUX (3,5) (bactéries het.aérobies et sulfooxydantes)
- P. CAUMETTE (3,5) (bactéries sulfooxydantes photosynthétiques)
- M. TROUSSELLIER (3,7) (bactéries hétérotrophes aérobies)

Groupe dynamique plancton, meiofaune, microflore (responsable P. LASSERRE) :

- J. CASTEL (1,6) (plancton, meiofaune copépodes)
- C. COURTIES (1,6) (plancton)
- N. GOURBAULT (4,5) (meiofaune, nématodes)
- P. LASSERRE (1) (meiofaune)
- M.O. MALISSEN (1,7) (microflore benthique diatomées)
- J.M. POLI (1,7) (plancton, cycle copépodes)
- J. RENAUD-MORNANT (4,5) (meiofaune)

Groupe dynamique macrofaune (responsable M. AMANIEU) :

M. AMANIEU	(3)	(invertébrés, poissons)
P. BEAUDELIN	(3,7)	(invertébrés)
E. C. DOMINIQUE	(3,7)	(invertébrés)
T. DO CHI	(3)	(invertébrés)
P.J. LABOURG	(1)	(invertébrés, poissons)
G. LASSERRE	(3)	(poissons)
T.W. LEE	(3,8)	(poissons)

Groupe écophysiologie, métabolisme (responsables J. BOISSEAU & P. LASSERRE):

F. BELLOC	(2,7)	(écophy. poissons osmorégulation)
C. BICAL	(1,7)	(écophy. poissons respiration)
G. BOEUF	(1,6)	(écophy. poissons osmorégulation)
J. BOISSEAU	(1,2)	(écophy. poissons reproduction)
P. CASSIFOUR	(1,2)	(écophy. poissons reproduction)
J. CASTEL	(1,6)	(écophy. meiofaune, modèles)
C. COURTIES	(1,6)	(écophy. larves, métabolisme)
J.L. GALLIS	(1,5)	(écophy. poissons osmorégulation)
I. GUERRA	(1,8)	(écophy. poissons osmorégulation)
P. LASSERRE	(1,2)	(écophy., métabolisme, modèles)
M.O. MALISSEN	(1,7)	(métabolisme, hétérotrophie diatomées)
J.M. POLI	(1,7)	(écophy. meiofaune)
T. TOURNIE	(1,7)	(métabolisme, hétérotrophie sédiment/eau)

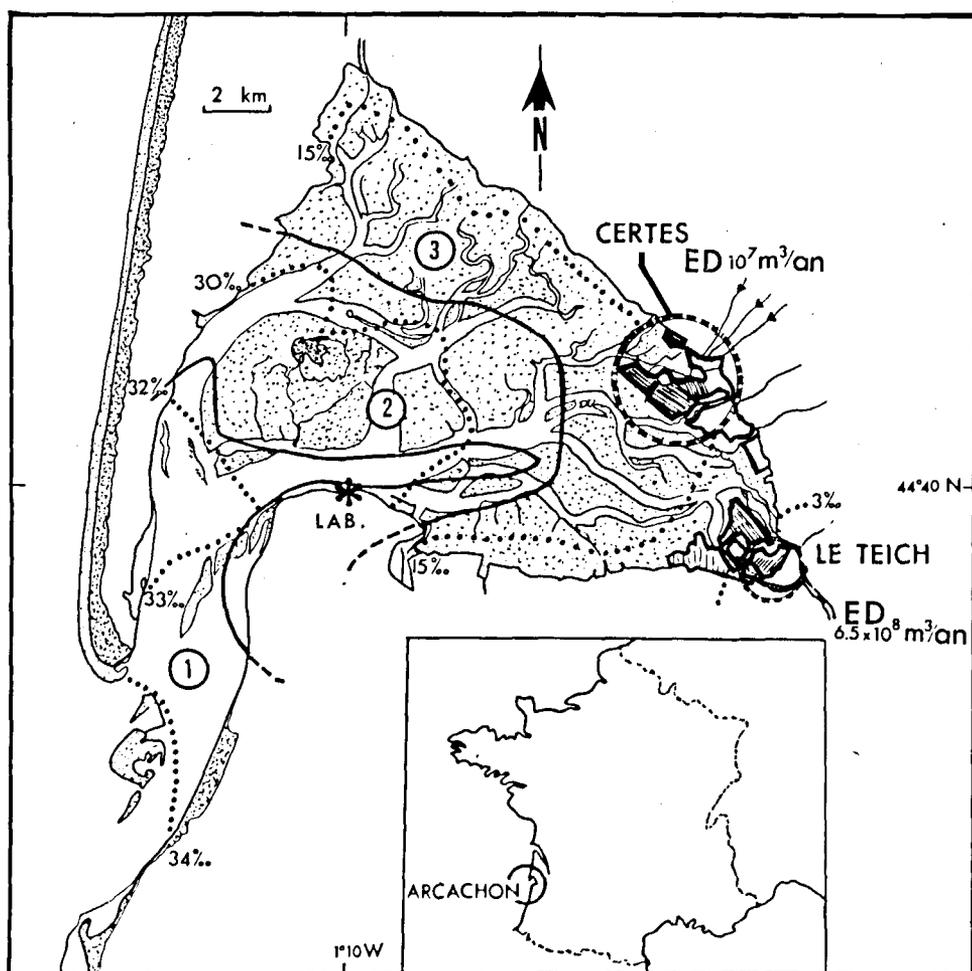


Fig. 1. Bassin d'Arcachon et localisation des réservoirs à poissons de Certes et du Teich (cercles). Isohalines indiquées par des lignes en pointillé. 1,2,3 = masses d'eaux néritiques externes, moyennes, internes. ED = apports d'eau douce (nappes d'eau et rivières).

Fig. 2A. Vue aérienne des réservoirs à poissons: domaines de Certes et de Graveyron. On notera les lacs de tonnes (T) contigus aux digues (d) e = écluse

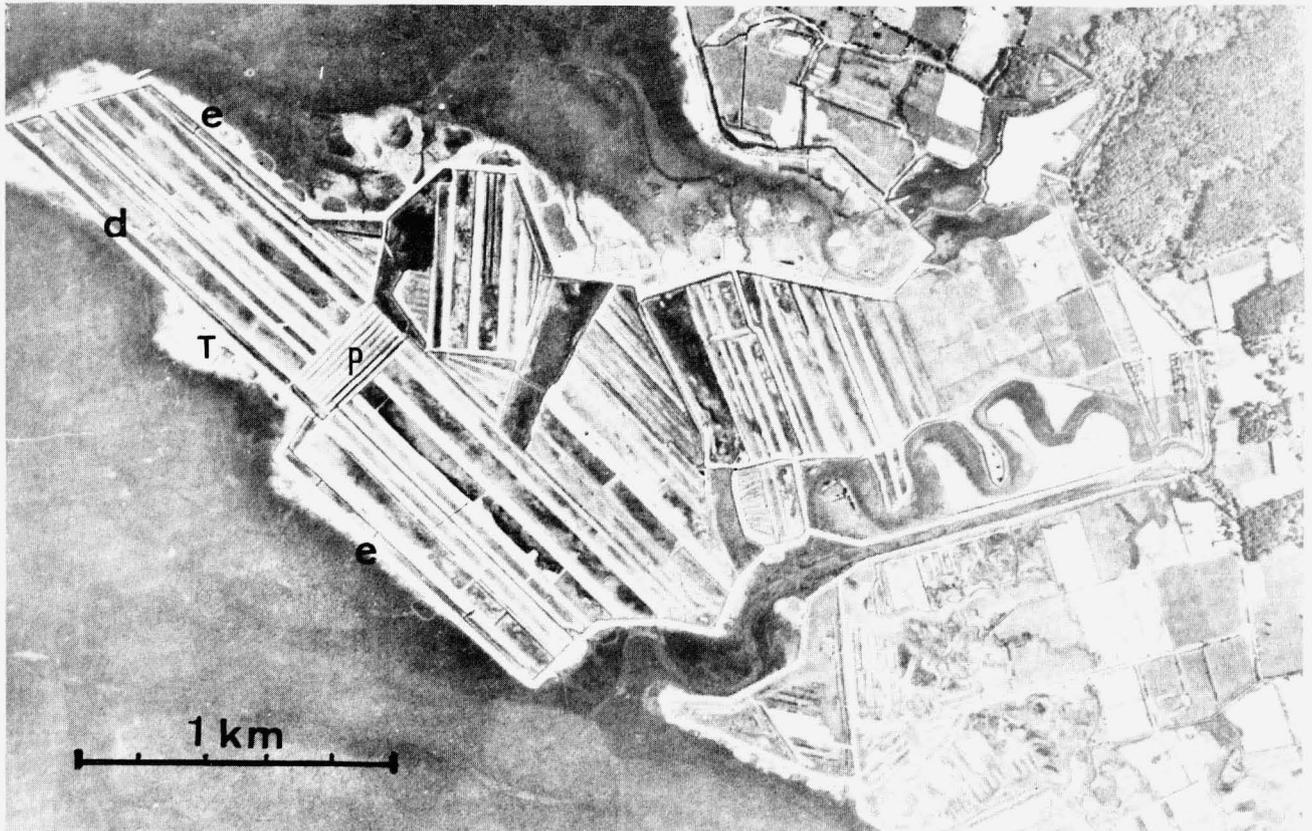


Fig. 2B. Domaine de Certes : emplacement des lagunes faisant l'objet des recherches sur le contrôle de la production (Programme concerté ECOTRON Arcachon).



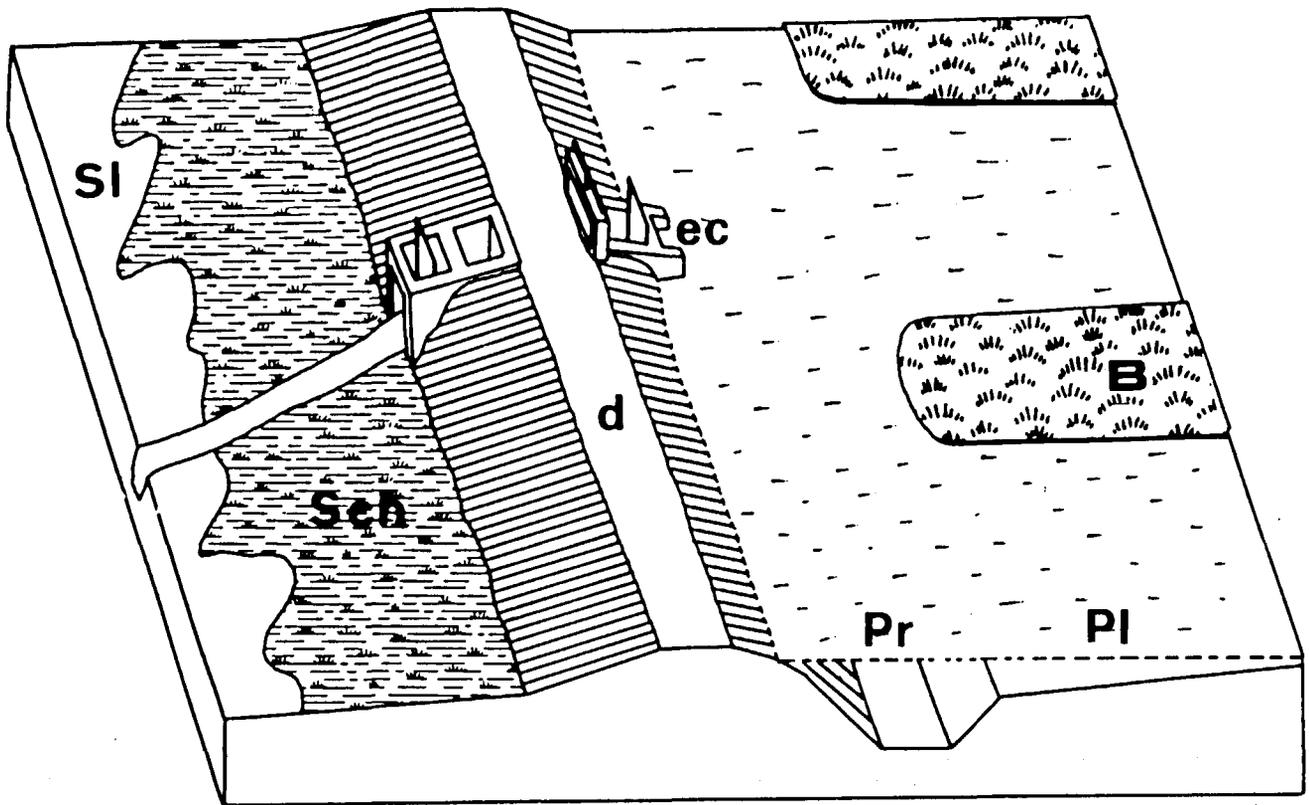


Fig. 3A. Bloc-diagramme schématique des lagunes aménagées ou "réservoirs à poissons". A gauche, le marais maritime du Bassin d'Arcachon, avec la slikke (S1) et le Schorre (Sch). Au centre la digue et une écluse (d, ec); à droite, les lagunes aménagées; ces dernières ont toutes une morphologie identique : on distingue le fossé ou profond (Pr) largeur 3-4 m, prof. 1,5-2,0 m, qui dessert les plats (Pl), largeur 10-40 m, longueur 100 m à 800 m, profondeur 0,4-0,5 m; les plats sont séparée par des levées de terre ou bosses (B). Comparer avec les vues aérienne de la Fig. 2.

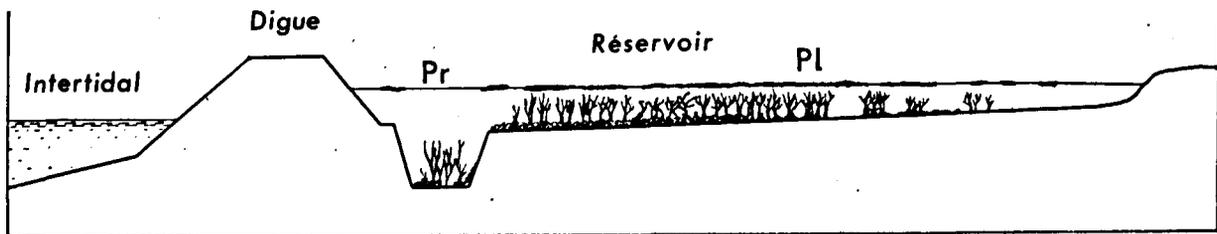


Fig. 3B. Profil d'une lagune aménagée. On distingue le profond (Pr) et le plat (Pl) envahis par une abondante végétation halophile : algues filamenteuses en surface (*Cladophora*) et en profondeur (*Chaetomorpha*), herbiers à *Ruppia maritima* à rhizomes persistants (Rm). Le sédiment, réduit en profondeur est recouvert d'une couche oxydée de débris végétaux colonisés par les bactéries et la meiofaune.

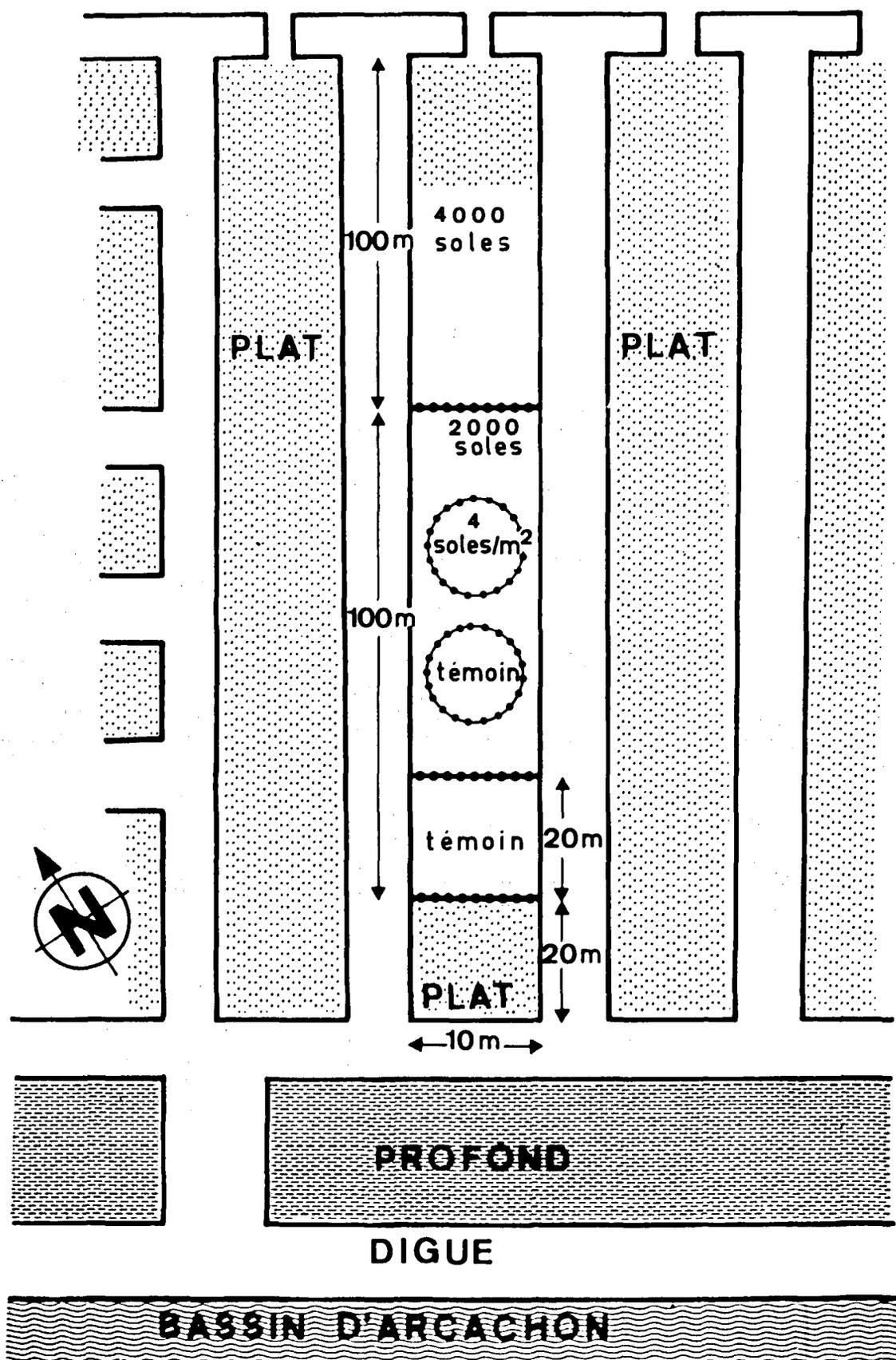


Fig. 4. Essais de production contrôlée de soles d'élevage. Emplacement des modules d'acclimation semi-intensive dans les lagunes aménagées du domaine de Certes (station P sur la Fig. 2B). L'échelle est volontairement déformée.

2. ANALYSE DES RECHERCHES

Le programme devait, dès 1975, regrouper les activités de chercheurs spécialisés dans le domaine de la dynamique des populations (Université des Sciences et Techniques du Languedoc et Université de Bordeaux I), de la microbiologie (U.S.T.L., Montpellier), de l'énergétique écologique et de l'écophysiologie (Université de Bordeaux I).

Les travaux exécutés ont des objectifs complémentaires.

1°/ Déterminer l'importance respective des sources de production dans des structures d'élevage sélectionnées à l'intérieur des réservoirs à poissons.

2°/ Réaliser des expériences de transplantations d'espèces exploitables en mode intensif ou semi-intensif. Le but de telles expériences n'était pas tant de réaliser une aquaculture, mais plutôt de déterminer les modifications spatio-temporelles des espèces autochtones et introduites (espèces exploitables) et d'apprécier les ressources énergétiques utilisables par ces dernières ainsi que leurs capacités adaptatives.

3°/ Mettre au point des modèles de synthèse tenant compte d'une part de la composition biologique spécifique des peuplements végétaux et animaux, les réseaux trophiques, les associations coenotiques et la structure énergétique qui en découle et, d'autre part, des caractéristiques physico-chimiques, structurales et dynamiques des milieux.

2.1. Dynamique des peuplements

2.1.1. Modifications spatio-temporelles des productions naturelles à fort taux de renouvellement (microflore benthique, bactéries, plancton, meiofaune)

- Microflore benthique

Les diatomées jouent un rôle dans le maintien d'une production photosynthétique élevée au niveau benthique. L'évolution saisonnière des populations de diatomées tychoplanctoniques a pu être suivie depuis 1974 (CASTEL, sous-presse). Les diatomées benthiques sont caractérisées par la dominance d'une ou plusieurs espèces avec une succession d'espèces dominantes bien marquée (*Nitzschia*, *Navicula*, *Amphora*). Une estimation non biaisée de l'importance quantitative des diatomées benthiques tient compte des taux de renouvellement, des taux de doublement et des effectifs (MALISSEN & LASSERRE, 1979).

- Bactéries hétérotrophes aérobies

Le nombre de bactéries hétérotrophes évolue significativement suivant les saisons. On assiste à une prolifération estivale des populations bactérien-

nes suivie d'une certaine stabilité hivernale au niveau des sédiments; cet effet est plus discret dans les eaux lagunaires BALEUX et al., 1979a).

Les biomasses bactériennes sont estimées à partir de dénombrements, compte tenu d'un volume moyen bactérien estimé. La biomasse bactérienne globale est plus élevée dans les sédiments que dans les eaux.

Il est indiqué que l'existence des biomasses élevées et de fortes variations saisonnières se réalisent préférentiellement dans une station lagunaire où les éléments microbiotiques sont peu variés (peu de végétaux, peu de macrofaune) et où les influences abiotiques agissent plus directement (milieu peu protégé). Des symptômes d'une pollution par les coliformes et entérocoques ont été observés dans les lagunes aménagées de Certes. Cette contamination est toutefois moins importante que dans les environs immédiats des lagunes.

Ce travail aborde également l'étude de quelques caractères physiologiques et une ébauche de taxonomie (BALEUX et al., 1979a).

- Bactéries sulfo-oxydantes photosynthétiques

Les concentrations en bactéries photosynthétiques relevées dans les sédiments des lagunes aménagées de Certes sont peu différentes de celles trouvées dans le Bassin d'Arcachon proprement dit ni des lagunes méditerranéennes (étang du Prévost). L'absence de bactéries phototrophes dans les eaux est due au fait que les taux de sulfures sont normalement peu élevés. Ces bactéries apparaissent dans les zones "d'eaux rouges" en présence d' H_2S d'origine sédimentaire et en l'absence d'oxygène dissous. La prolifération de bactéries sulfuraires pourpres dans l'eau des lagunes aménagées de Certes est cependant toujours très localisée et de faible ampleur par rapport au même phénomène observé en Méditerranée. Les crises dystrophiques, caractérisées essentiellement par la création de zones anoxiques à forte toxicité pour la faune et la flore se matérialisent par l'apparition "d'eaux blanches" chargées en sulfures et en composés carbonatés. Paradoxalement, les bactéries photosynthétiques ne se développent pas dans ces eaux qui conservent leur toxicité pendant une plus longue durée, le pouvoir épurateur des bactéries phototrophes ne pouvant s'exercer (BALEUX et al. 1979b).

- Importance relative des peuplements de zooplancton et de meiofaune

Une étude générale a porté sur la structure démographique et sur les modifications spatio-temporelles du zooplancton et de la meiofaune, dans le Bassin d'Arcachon proprement dit et dans les lagunes aménagées de Certes.

Outre leur importance sur le plan énergétique (voir paragraphe "Synthèse et perspectives"), les peuplements de zooplancton et de meiofaune, par leur importance numérique et leur structure démographique, impriment une dynamique particulière dans les réseaux trophiques.

Les populations de Copépodes holoplanctoniques ainsi que les contingents larvaires d'Annélides Polychètes présentent un déséquilibre croissant au fur et à mesure que l'on passe des masses d'eau sous contrôle océanique direct (entrée du Bassin d'Arcachon, eaux néritiques externes) aux masses d'eau sous influence continentale (eaux néritiques internes) et, a fortiori, dans l'écosystème endigué de Certes (CASTEL & COURTIES, 1979).

Il n'existe pas, dans les lagunes de Certes de zooplancton autochtone sauf dans des conditions particulières de topographie et d'hydrologie (lagunes profondes oligohalines). Les apports sont passifs et correspondent aux périodes de vivification par les eaux néritiques internes (qui rentrent au niveau des écluses). Cette immigration planctonique est éphémère (CASTEL, 1976; 1979).

Les peuplements zooplanctoniques sont remplacés par des populations d'espèces ubiquistes, surtout des Copépodes dont la répartition spatiale est moins stricte. Les Copépodes "d'interface" ont les caractéristiques d'une meiofaune : affinité pour un substrat (benthique ou phytal), taille inférieure au millimètre (CASTEL & LASSERRE, 1977). La structure des peuplements meiofauniques stricts et des Copépodes d'interface a été considérée en détail (CASTEL & LASSERRE, 1979; CASTEL, sous-presse; CASTEL & LASSERRE, sous-presse).

La communauté établie dans les réservoirs de Certes est caractérisée par un fort degré "d'opportunisme" : abondance et taux de reproduction élevés, très forte dominance, décalage des pics d'abondance entre espèces dominantes, évitant ainsi la compétition interspécifique (CASTEL & LASSERRE, 1977; LASSERRE *et al.*, 1976).

Au cours des périodes climatiquement perturbées (été, hiver) l'indice de diversité de Shannon est corrélé très significativement avec la dominance plus qu'avec la richesse spécifique : quelques espèces seulement dominent, entraînant une faible diversité. En automne et au printemps, lorsque les conditions climatiques sont plus homogènes, diversité et équitabilité sont à leur maximum. Dans ce dernier cas l'hétérogénéité spatiale du système est globalement améliorée (CASTEL & LASSERRE, sous-presse). Lorsque les saisons sont bien marquées, on note, au printemps une tendance vers l'équilibre des peuplements de Copépodes avec une diversité maximum en mai-juin. En juillet, période d'eutrophisation intense, l'abondance des espèces dominantes est telle que la communauté est déséquilibrée, la diversité étant très faible. Après une période de restructuration mise en évidence sur le plan démographique en automne, les peuplements sont à nouveau déséquilibrés par la dominance des espèces les plus opportunistes en hiver. Ces espèces hivernales pilotes sont différentes des espèces estivales et elles présentent des abondances comparables.

Etudié à titre de comparaison, un écosystème lagunaire contigu, non endigué et soumis à l'alternance des marées ("lac de tonne") présente une structure démographique en Copépodes qui évolue peu si les conditions climatiques sont stables. Les peuplements sont généralement moins résistants et la dominance marquée d'un petit nombre d'espèces est ici atténuée grandement. L'hétérogénéité spatiale est maintenue, mais l'abondance est moins élevée.

On peut dire plus généralement que les groupes meiofauniques dominants sont représentés pour plus de 75 à 90 % par des Nématodes et des Copépodes. Les inventaires faunistiques et les premiers dénombrements furent réalisés dès 1974 par J. Renaud-Mornant, J. Castel et P. Lasserre. Les premières déterminations de Nématodes furent réalisées par Guy Boucher (CNRS, Roscoff). Ce travail sur les Nématodes est poursuivi par N. Gourbault (CNRS, Paris). Les Copépodes ont fait l'objet d'un inventaire faunistique détaillé depuis 1973 (CASTEL, 1976).

- Modifications dans la structure des peuplements de meiofaune à la suite de l'introduction de soles d'élevage

L'introduction de soles d'élevage dans une lagune aménagée de Certes a été tentée à partir de mai 1977 (voir également paragraphe "Synthèse et perspectives"). Cette expérience de repeuplement nous a donné l'occasion de découvrir des modifications importantes et significatives dans la structure démographique des Copépodes meiofauniques après l'introduction d'une charge de 1 sole par m² ou de 10 soles par m² dans des enclos d'élevage (CASTEL & LASSERRE, 1979 et en préparation).

Nous avons constaté un fait important nouveau; la prédation exercée par les soles modifie la structure des peuplements de meiofaune en améliorant (fait important pour le contrôle d'une production) l'équilibre démographique.

Pour une charge de 1 sole/m² l'abondance et la richesse spécifique de la meiofaune augmentent, ce qui suggère une accélération du "turn-over" (ou vitesse de renouvellement) des populations. La richesse en proies disponibles pour de jeunes soles de 50 mg qui se nourrissent de meiofaune est donc améliorée au printemps. En revanche, en période estivale (août surtout), l'augmentation du potentiel de reproduction concerne surtout les espèces meiofauniques les plus opportunistes. On assiste donc à une diminution de l'hétérogénéité spatiale (faible diversité, forte abondance).

L'introduction d'une charge trop peu importante en soles (1 sole/m²) augmente encore ce déséquilibre et favorise la dystrophie de l'écosystème.

Une charge élevée de 10 soles juvéniles / m² exerce une prédation suffisante qui diminue la prolifération des espèces opportunistes durant les périodes de stress climatique et entraîne ainsi une amélioration de l'équilibre démographique de la communauté et, par voie de conséquence, une meilleure utilisation de l'énergie potentielle des premiers échelons (bactéries, algues unicellulaires, macrophytes) monopolisée, en période de déséquilibre, par la meiofaune opportuniste (LASSERRE, 1977).

Des expériences du même ordre seront poursuivies les années à venir et incluront d'autres espèces exploitables.

2.1.2. Dynamique des peuplements de macrofaune invertébrée et poissons.

Les études d'écologie et de dynamique des populations de macrofaune, initiées par AMANIEU (1967; 1973) ont pu être poursuivies par un effort soutenu surtout depuis 1972 (STEQUERT, 1972; LABOURG & STEQUERT, 1973; LASSERRE G. & LABOURG, 1974a et b; LASSERRE G. et al., 1976; CASTEL et al., 1977; DO CHI et al., 1978).

- Macrofaune invertébrée

Une étude conjointe des densités, des biomasses, de la richesse spécifique, de la diversité, permet une interprétation cohérente de l'évolution structurale des peuplements de la macrofaune invertébrée (LABOURG, 1979).

Les peuplements d'Invertébrés à affinité benthique et phytophile sont caractérisés par une richesse spécifique faible, des dominances numériques et pondérales accentuées pour un petit nombre d'espèces.

Les fluctuations au cours de l'année sont amples et l'on note une richesse spécifique plus accentuée dans les parties profondes (1-1,5 m de profondeur) que dans les plats (0,5 m de hauteur d'eau). La prédation exercée par trois espèces de poissons (athérine, bar, anguille) influe probablement sur la structure des peuplements d'Invertébrés dans l'herbier à *Ruppia maritima* des profonds.

La place importante occupée par la crevette *Palaemonetes varians* dans le compartiment macrofaunique a été mis en évidence par une méthodologie adaptée aux conditions de milieu (utilisation de filets-pièges, marquage individuel et collectif par coloration, évaluation des stocks par simple ou multiple marquages et recaptures). Les résultats préliminaires publiés par DO CHI et al. (1978) sont précisés dans le travail de BEAUDELIN et al. (1979). Outre une évaluation des stocks de crevettes et des précisions sur leur comportement migrateur dans les réservoirs, un protocole expérimental est proposé dans lequel des modèles théoriques de marquage-capture-recapture ont été adaptés au type d'habitat et à la biologie particulière de l'espèce.

- Poissons exploités

Des estimations de stocks ont porté sur les principales espèces exploitées dans les réservoirs de Certes.

CASSIFOUR (1975) a montré que la croissance du muge "noir", *Chelon labrosus*, est plus rapide que celle du muge "blanc", *Liza ramada*. La taille commerciale de ces poissons est atteinte dans les réservoirs en 4 ans. En outre, la taille maximum atteinte par la première espèce est très supérieure à celle atteinte par la seconde. A taille égale, le muge "noir" est plus lourd que le muge "blanc". Enfin, il apparaît que la croissance des deux espèces est plus lente dans les réservoirs que dans l'océan.

STEQUERT (1972) a montré que la croissance linéaire du bar (*Dicentrarchus labrax*) était plus rapide dans les réservoirs que dans le milieu océanique. Des phénomènes de croissance différentielle, probablement liés à la charge, existent entre plusieurs ensembles de réservoirs.

G. LASSERRE & LABOURG (1974 a et b) ont comparé les croissances de la daurade royale (*Sparus aurata*) dans les réservoirs à poissons d'une part, et dans les étangs du Languedoc d'autre part. Il ressort de cette étude qu'à âge égal la daurade des réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon est plus grande et plus lourde que dans les étangs méditerranéens.

La structure des populations des anguilles de dévalaison (*Anguilla anguilla*) pêchées en hiver a été estimée par la méthode du double échantillonnage stratifié par classe de taille. Les tailles moyennes obtenues sont sensiblement inférieures à celles qui sont observées dans les "valli" italiennes (LEE, 1979). Il faut remarquer que la pêche à l'écluse, pratiquée dans les réservoirs de Certes ne capture que les anguilles migratrices et que l'exploitation des anguilles par ce procédé ne dépasse pas 18 % de la biomasse en place. D'après G. LASSERRE et al. (1976) le stock d'anguilles est de 1200 kg/ha, il est nettement sous-exploité (48,9 kg/ha en 1975).

Les produits de la pêche dans les réservoirs atteignaient, entre 1856 et 1923, 200 à 335 kg/ha et par an. Ces rendements sont à rapprocher de ceux obtenus dans les "valli" : 300 kg/ha dont 15 kg/ha de bars et de daurades, 205 kg/ha de muges, 80 kg/ha d'anguilles (rapport CTGREF, 1975). Les rendements ont baissé dans les réservoirs d'Arcachon à partir de 1938, pour atteindre 130 kg/ha en moyenne. D'après LABOURG (1976) on a pêché à Certes (150 ha), en 1975, 139,7 kg/ha (muges : 69,9 kg/ha; bars : 20,9 kg/ha; anguilles : 48,9 kg/ha). Une telle diminution des rendements provient notamment du mauvais entretien général des bassins et d'un alevinage insuffisant.

2.2. Capacités d'adaptation des espèces exploitées ou susceptibles d'exploitation : approche écophysiological

Une partie des travaux poursuivis depuis une dizaine d'années à l'IUBMB sont orientés plus spécifiquement vers une approche écophysiological des capacités d'adaptation d'espèces exploitées ou susceptibles d'être exploitées.

Les informations sur la dynamique des peuplements sont en effet insuffisantes pour traduire les caractéristiques indissociables de ressources physiologiques adaptatives des espèces et leurs impératifs homéostasiques. Les demandes énergétiques de chaque organisme ne sont pas satisfaites individuellement, mais au travers d'équilibres complexes intra- et interspécifiques. Ces équilibres sont influencés par leur tolérance physiologique au milieu, leur mode de reproduction et de dissémination. Une connaissance approfondie de l'identité écophysiological s'avère donc nécessaire. L'ensemble des irradiations physiologiques adaptatives confère à une espèce sa "valence écophysiological" (LASSERRE, 1977) et donne une idée du degré d'efficacité globale de l'espèce dans son milieu.

Les poissons amphihalins exploités dans les lagunes aménagées de Certes favorisent le maintien d'une hétérogénéité spatiale, salutaire pour le milieu (voir paragraphe "Structure spatio-temporelle des peuplements et interactions compétitives") mais leurs aptitudes à croître et à se reproduire dans les lagunes sont limitées par les effets rapides ou différés du stress (chocs osmotiques,

hypoxie, etc) conduisant notamment à des retards de croissance, des troubles de la reproduction, l'apparition d'épizoécies dues à la mauvaise condition des poissons (LASSERRE, 1976). Les effets délétères du stress (par exemple des températures basses en hiver, une faible oxygénation due à un excès d'eutrophisation, un choc salin) ne seront plus compensés chez des espèces amphihalines dont la valence écophysiological est perturbée. C'est le cas pour des poissons maintenus artificiellement dans des lagunes aménagées.

Nous avons entrepris une détermination précise des capacités osmorégulatrices d'une part et de l'activité respiratoire, d'autre part des poissons soumis à des variations expérimentales des paramètres température, salinité, oxygène dissous. De telles recherches écophysiologicals permettent de préciser le degré de tolérance des espèces exploitables, leurs aptitudes à se reproduire et de dresser un bilan probable de santé vis-à-vis des modifications climatiques et dynamiques du milieu.

On pourra ainsi tenter d'améliorer, en connaissance de cause, des structures d'élevage inadaptées. C'est ainsi qu'à l'origine, les poissons avaient la possibilité de se réfugier, en hiver, dans les creusements de 1 m à 1,5 m de profondeur abrités des vents de nord-nord-est et de sud. Dans les parties peu profondes (0,5 m) la température des eaux peut descendre, lors d'hivers rigoureux, au-dessous de 1°C les poissons meurent (en 1956, 40 tonnes furent décimées par le froid à Certes) s'ils n'ont pas la possibilité de migrer vers des parties plus tempérées. C'est souvent le cas du fait du comblement des canaux de jonction entre bassins "plats" et "profonds". Les variations thermiques des eaux peuvent être atténuées par des résurgences d'eau douce en hiver comme en été.

2.2.1. Osmorégulation et reproduction du muge et du bar adultes

Les travaux poursuivis dans le cadre du Programme Ecotron ont permis de préciser des aspects écophysiologicals de l'osmorégulation et de l'évolution génétique de poissons mugilidés (BOISSEAU et al., 1975; LASSERRE & GALLIS, 1975; CASSIFOUR & CHAMBOLLE, 1976; CHAMBOLLE & CASSIFOUR, 1975; revue in LASSERRE, 1976)

Des recherches sur les mécanismes osmorégulateurs périphériques (Na^+ - K^+ ATPases branchiales) et intracellulaires (acides aminés) initiés par LASSERRE (1971) chez le muge et le bar élevés à Certes ont fait l'objet de travaux poussés (GALLIS et al., 1979a et b; LASSERRE & GILLES, 1971; LASSERRE P., 1977; BOEUF & LASSERRE 1979).

Ces différentes espèces pénètrent différenciellement dans des réservoirs à salinité décroissante en fonction de leurs aptitudes osmorégulatrices. *Liza ramada* est dominant dans les réservoirs oligohalins (0-5 ‰); *Chelon labrosus* domine dans les réservoirs poly- et mésosalins (10-30 ‰). *L. ramada* présente une régulation anisosmotique efficace, même après un long séjour en eau douce, alors que *Chelon labrosus* manifeste une balance osmotique déficitaire dans les milieux de faible salinité et pour des températures relativement basses, qui peut se matérialiser spectaculairement par une mort massive des animaux (LASSERRE & GALLIS, 1975). La détermination précise des capacités osmorégulatrices comparées d'espèces exploitées à Certes permet donc de préciser le degré de tolérance des espèces et d'interpréter leurs distributions, de lier certaines dysfonctions physiologiques (retard de croissance, stérilité, infection chronique) à un déséquilibre homéostatique non compensé ("effet rémanent du stress", LASSERRE, 1977).

Chez le muge élevé à Certes, la spermatogénèse paraît normale. En revanche, l'ovogénèse abortive est de règle. Très exceptionnellement, quelques cas de maturation naturelle ont été rencontrés (CASSIFOUR, 1975).

Dans le cadre de l'hypothèse d'une compétition entre les nécessités de l'osmorégulation et celles de la reproduction, des études histométriques recouvrant un cycle annuel ont été effectuées sur le muge et sur le bar (CASSIFOUR, 1975; STEQUERT, 1972, BOISSEAU et al., 1975).

Ces travaux, repris par la suite (CASSIFOUR & CHAMBOLLE, 1975), montrent un parallélisme étroit entre les couches corticotropes et prolactiniennes qui varient en sens inverse de la salinité. Enfin, la maturation chez *C. labrosus* a pu être provoquée dans les réservoirs saumâtres de Certes par injection de progestérone au stade III (CASSIFOUR & CHAMBOLLE, 1976).

2.2.2. Régulation osmotique et activité respiratoire chez le juvénile de bar et de sole

Les réactions écophysiologicals du bar juvénile âgé de 2 à 6 mois ont été suivies afin de préciser les conditions d'introduction de cette espèce dans des lagunes et notamment celles du Domaine de Certes.

Les alevins utilisés pour les expérimentations provenaient du C.O.B.

L'évolution de l'ATPase branchiale a été suivie en détail de mai à septembre 1977 (BOEUF & LASSERRE, 1979). Dans ce travail préliminaire nous montrons des taux d'activités élevés ou bas de $\text{Na}^+\text{-K}^+$ ATPase reliés aux capacités osmorégulatrices, interprétés comme des préadaptations à l'environnement salé (voir revue in LASSERRE, 1976) idées reprises récemment pour déterminer la période de transfert en eau de mer du saumon coho (*Oncorhynchus kisutch*) élevé dans les piscicultures de la région de Brest (LASSERRE et al., 1978; BOEUF et al., 1978). L'intérêt de l'élevage du bar juvénile en eau saumâtre (10-20 ‰) est dégagé.

Une étude détaillée de la consommation d'oxygène du bar juvénile a été entreprise parallèlement (BICAL & LASSERRE, 1979; BICAL, 1979). Ces contributions, faites également dans le cadre du Programme Ecotron, apportent des résultats originaux de deux ordres :

- une quantification des niveaux respiratoires chez les bars juvéniles d'âges et de poids déterminés, associés aux degrés d'activité motrice et à la nutrition
- une mise en évidence de capacités adaptatives, soulignées par des plateaux respiratoires pour des domaines bien délimités de température, de salinité et de teneur en oxygène dissous. Ces plateaux traduisent une économie sur le plan énergétique.

L'existence d'ajustements respiratoires rapides pour des chocs thermiques indique une aptitude, chez le bar juvénile, à s'adapter aux conditions de vie en estuaire ou en lagune naturelle ou aménagée. On enregistre couramment, dans ces milieux, des différences de température de 10 à 12°C d'amplitude par 24 h. D'autre part, la très bonne euryhalinité des bars est montrée par les ajustements rapides de leur consommation d'oxygène dans des limites de salinité compatibles avec les conditions écologiques (30 à 3 ‰, 30 à 45 ‰).

Un bilan énergétique détaillé, tenant compte de la valeur énergétique des aliments consommés et des paramètres de croissance, d'excrétion, de respiration est envisagé. Une telle étude analogue a été abordée également sur la sole d'élevage (LASSERRE & LASSERRE, 1979 et en préparation).

SYNTHESE ET PERSPECTIVES

3. THEORIE : FLUX D'ENERGIE ET INTERACTIONS COMPETITIVES

3.1. Flux d'énergie - Métabolisme

Dans leur grande ligne, les réseaux trophiques des enclosures marines utilisées pour l'aquaculture ne sont pas différents de ceux des écosystèmes naturels, non aménagés.

Le confinement inévitable des lagunes exploitées (réservoirs, valli) entraîne, cependant, des particularités dans le flux de matière et d'énergie. De tels écosystèmes sont caractérisés par de très fortes productions photosynthétiques (algues, phanérogames halophiles). Si les oscillations atteignent une amplitude suffisante, par exemple à la suite d'une charge minérale ou organique excessive (d'origine naturelle ou humaine) assortie d'une température estivale élevée (généralement août-septembre), l'écosystème entrera dans une période de crise, qualifiée de "dystrophique" accompagnée d'un cortège de manifestations spectaculaires ("eaux blanches", "eaux rouges") toujours accompagnées par de très fortes déplétions en oxygène dissous pendant la nuit et suivies de mortalités importantes de la faune, notamment des poissons. De tels phénomènes sont fréquemment observés dans d'autres systèmes lagunaires eutrophes du littoral atlantique et de la Méditerranée (Languedoc-Roussillon, BALEUX et al., 1979b).

La pérennité des équilibres biocénétiques reposera, en grande partie, sur les capacités adaptatives de la flore et de la faune qui les composent et sur les possibilités d'interventions sur les flux d'énergie et de matière qui caractérisent ces écosystèmes.

Les exports d'énergie et de matière sont très limités à cause du renouvellement très partiel de la production benthique et d'une action limitée des marées. Les relations entre les interfaces air/eau/végétation/pellicule sédimentaire oxydée/sédiment réduit sont permanentes et intenses. Le tapis de débris végétaux de quelques millimètres d'épaisseur et ses productions associées (microphytobenthos, bactéries, meiofaune, macrofaune de petite taille) constituent la partie centrale du réseau énergétique (LASSERRE, 1977 ; LASSERRE et al., 1976 ; CASTEL & LASSERRE, 1977).

Un apport non limité de sels nutritifs combiné à une pénétration aisée de la lumière, un brassage important des eaux par le vent, conduisent à de fortes productivités printanières d'algues et d'herbiers de phanérogames, suivies de fortes poussées des populations de bactéries (BALEUX et al., 1979a) et de meiofaune (LASSERRE et al., 1976). L'augmentation générale du métabolisme oxydatif à l'interface eau-sédiment qui s'ensuit entraîne une demande biologique en oxygène très supérieure aux possibilités de production en oxygène d'origine photosynthétique (LASSERRE et al., en préparation et LASSERRE, 1977).

Le confinement des lagunes favorise la succession rapide des bactéries et des Métazoaires opportunistes à forte demande oxydative. Nous avons montré par exemple, que lors des périodes de forte eutrophisation, les populations de meiofaune pouvaient être la source principale d'un déséquilibre énergétique dans l'écosystème tout entier. Au printemps et au début de l'été (mai-juillet), les activités respiratoires des populations bactériennes et meiofauniques sont accrues dans de telles proportions (75 à 85 % de la consommation d'oxygène total mesurée in situ, dont plus de 50 % par la meiofaune en juillet et août), que l'oxygène disponible du milieu est rapidement épuisé (LASSERRE et al., 1976). Une mise en évidence directe de l'action de la meiofaune sur le flux d'énergie à l'interface eau-sédiment a pu être démontrée très récemment par une méthode directe de microcalorimétrie à flux (LASSERRE et al., en préparation).

3.2. Structure spatio-temporelle des peuplements et interactions compétitives

Très schématiquement, les lagunes eutrophes aménagées par l'homme en systèmes de production voient s'établir deux types de peuplements :

1°/ Des peuplements d'espèces autochtones qui obéissent à une dynamique non équilibrée ("opportunistes" ou "stratégues r" des démographes) : taux de croissance très rapides et de type malthusien, petite taille, inférieure au centimètre, le plus souvent voisine du millimètre. Ces peuplements indigènes prolifèrent pendant les périodes de pleine eutrophie (printemps, été, automne) et entretiennent une hétérogénéité temporelle, génératrice de déséquilibre énergétique (voir paragraphe 2.1.1.).

2°/ Des peuplements de prédateurs à dynamique équilibrée ("stratégues K") constitués par une majorité d'espèces immigrantes venant le plus souvent de l'océan et dont le recrutement s'effectue généralement au printemps. Ces espèces favorisent le maintien d'une hétérogénéité spatiale (compétition interspécifique, complexification de la niche écologique), salutaire pour le milieu : accroissement de la diversité spécifique et des échelons trophiques, meilleure répartition de l'énergie. Leurs aptitudes à croître et à se reproduire dans les habitats eutrophes littoraux sont limitées par les effets délétères, rapides ou différés du stress : chocs osmotiques, chocs thermiques, déficit en oxygène conduisent à des retards de croissance, des troubles de la reproduction, une susceptibilité accrue aux maladies endémiques.

Les communautés autochtones ("opportunistes" ou "stratégues r") d'une part, les espèces immigrantes d'autre part, vont répondre à la pression sélective du milieu en changeant, suivant leur degré de réussite, la dominance spécifique la prédation et la succession. L'extrême dynamique physico-chimique des écosystèmes lagunaires à haute énergie entraîne une instabilité très grande dans les biocénoses. On assiste à une alternance plus ou moins régulière dans le temps entre une phase dystrophique, où l'écosystème tend vers une désorganisation structurale et une phase équilibrée où l'écosystème s'ordonne. La compréhension du mécanisme responsable de ce type d'alternance est la clé du contrôle de la production dans les lagunes littorales, les estuaires, et d'une façon plus générale dans les systèmes côtiers à forte productivité.

Les demandes énergétiques de chaque organisme ne sont pas satisfaites individuellement mais au travers d'équilibres complexes intra- et interspécifiques. Ces équilibres sont influencés par le comportement, la tolérance physiologique, le mode de reproduction et de dissémination, enfin le recrutement. Ils reposent donc sur une connaissance approfondie de la structure démographique des populations et de leur évolution, d'une part, de la valence écophysiological (1) des espèces pilotes d'autre part. Les travaux récents effectués suivant les deux approches sont parfaitement concordants dans leurs conclusions (AMANIEU et al., 1979; LASSERRE, 1977).

4. INTERVENTIONS

4.1. Considérations générales

Les exploitations traditionnelles en lagunes littorales tendent à favoriser l'hétérogénéité temporelle (très fortes fluctuations des niveaux de production et de respiration) génératrice de déséquilibre énergétique (LASSERRE, 1977). L'introduction de petite macrofaune, notamment de juvéniles de prédateurs exploitables par l'homme améliorera la nature et l'intensité des échanges trophiques en favorisant l'équilibre démographique au sein des populations immigrantes de prédateurs. En d'autres termes, des interventions précises tendant à améliorer la complexité trophique de l'écosystème devrait favoriser les espèces exploitables. Par exemple, un alevinage intensif de l'écosystème ne peut qu'améliorer son rendement et limiter l'intensité des interactions compétitives entre stratèges r (espèces autochtones de petite taille) et stratèges K (espèces prédatrices notamment exploitables).

(1) l'écophysiological étudiée, pour les comparer, les propriétés physiologiques et biochimiques, unitaires et dissemblables, des espèces dans une perspective adaptative. La "valence écophysiological" est la sommation des radiations physiologiques qui caractérise le degré d'adaptation d'une espèce à son habitat (LASSERRE, 1977).

4.2. Le déséquilibre métabolique et son contrôle.

Le confinement des lagunes et plus particulièrement des écosystèmes semi-fermés aménagés pour l'aquaculture favorise la succession rapide des populations opportunistes (voir paragr.1.2). Au printemps et au début de l'été (mai à juillet) les activités respiratoires des peuplements de meiofaune (copépodes et nématodes) et de microfaune (ciliés) atteignent plus de 58% des consommations d'oxygène totales mesurées *in situ*. On retrouve les mêmes tendances dans le compartiment benthique et le compartiment phytal (tableau 1).

La production photosynthétique d'oxygène n'arrive plus à compenser la demande biologique en oxygène. L'écosystème entre dans une phase aiguë de déséquilibre métabolique. La pellicule oxydée du sédiment superficiel bascule dans une phase anoxique touchant de proche en proche tous les autres compartiments (phytal, pélagique). Cette "crise dystrophique" s'accompagne d'une mortalité spectaculaire de la macrofaune (poissons notamment) et d'une apparition localisée puis généralisée de bactéries photosynthétiques sulfo-oxydantes. Comme il a été dit plus haut (paragr.1.2.), au déséquilibre métabolique va correspondre une désorganisation structurale de l'écosystème, mise en évidence sur le plan démographique.

Des écosystèmes lagunaires ouverts comme les "lacs de tonnes", de même structure fondamentale que les réservoirs, mais soumis à l'alternance des marées ne manifestent pas le déséquilibre métabolique constaté dans les réservoirs à poissons (écosystèmes lagunaires semi-fermés). La respiration meiofaunique n'excède jamais 25% de la demande totale en oxygène (tableau 1).

Tableau 1. Respiration totale *in situ* et estimation de la part meiofaunique dans les réservoirs à poissons (=écosystème lagunaire semi-fermé) et dans les lacs de tonnes (=écosystème lagunaire ouvert): d'après P. LASSERRE, 1977 (données 1975).

écosystème	compartiment	respiration	ml O ₂ / m ² . h		% meiofaune	
			juillet	décembre	(juil.)	(déc.)
réservoirs	phytal	totale	218	44		
		meiofaune	39	9	17.9	20.5
	benthique	totale	108	28		
		meiofaune	63	12	58.3	42.9
lac de tonne	phytal	totale	99	23		
		meiofaune	11	5	11.1	21.7
	benthique	totale	81	16		
		meiofaune	13	4	16.0	25.0

Il existe une corrélation étroite entre la nourriture consommée, le métabolisme et la croissance, indépendamment du cycle thermique. On sait que la prise de nourriture par le zooplancton dépend de la concentration en nourriture disponible, cette dernière est sous la dépendance de la prise de nourriture par la population zooplanctonique. Pour le benthos, les relations de ce type ne sont pas aussi claires car l'apport d'énergie sous la forme de matière organique qui vient de la colonne d'eau sus-jacente (interface) est indépendante de la biomasse de la population benthique, alors que le taux d'utilisation hétérotrophe de cette matière organique dépend en fait de la richesse de cette population.

Si l'on considère la respiration benthique *in situ*, on constate que la consommation d'oxygène du sédiment augmente au printemps et atteint un maximum en juillet et que cette augmentation correspond à l'augmentation de la production primaire et de la charge en bactéries et en méiofaune, plutôt qu'à un simple effet de l'augmentation de la température (qui passe de 12°C à 25°C en moyenne). La Q_{10} est d'environ 1,9 par conséquent insuffisant pour expliquer l'augmentation par un facteur 5 des taux de consommation d'oxygène benthique. Le métabolisme oxydatif benthique est donc sous la dépendance directe de la biomasse et de la production.

Dans la mesure où la densité des populations de prédateurs introduites dans les lagunes aménagées (par exemple des soles juvéniles, voir 2.3.) n'affecte par la quantité de nourriture disponible, une modification de la température entraîne une augmentation de la respiration donc de la prise de nourriture et de ce fait va agir directement sur la croissance. On a donc intérêt à aleviner les structures d'élevage tout au début du printemps : l'augmentation saisonnière de la température entraînera une augmentation de la respiration donc de la prise de nourriture et de ce fait stimulera la croissance (production).

On pourra calculer le nombre optimum de prédateurs (soles, bars, dorades, muges juvéniles, anguilles) introduits dans les lagunes aménagées, en rapport avec l'énergie potentielle de nourriture disponible dans l'écosystème. Mais il vient se surajouter la mortalité intrinsèque de la population due aux agressions climatiques et physico-chimiques (température, salinité, oxygène etc.). Il faut donc s'attendre à des taux de mortalité élevés. D'autre part, le stress va agir comme facteur de sélection sur la population introduite. On pourra ainsi sélectionner des souches mieux adaptées au milieu. De telles recherches supposent une connaissance de l'ensemble des mécanismes physiologiques adaptatifs, c'est-à-dire de la *valence écophysiological* (P.LASSERRE, 1977), qui confère à une espèce utile à l'homme une aptitude à coloniser un écosystème déterminé. De telles recherches sont en cours dans notre Laboratoire.

4.3. Exemple : acclimatation de la sole d'élevage.

Une analyse des modulations de la production pour une population de 4000 soles d'élevage introduite dans une lagune de 1000 m² a été menée à bien compte-tenu de l'évolution démographique de la population, de ses caractéristiques adaptatives écophysiologicals et de sa demande d'énergie et des potentialités trophiques de l'enclos d'acclimatation utilisé (voir fig. 2 & 3 et G. LASSERRE & P. LASSERRE, 1979).

La production obéit à deux facteurs limitants :

1°) L'énergie potentielle totale de la nourriture consommée et l'utilisation effective de cette énergie (estimée par la respiration) pour la croissance (égale ici à la production). On a intérêt à utiliser des enclos d'acclimatation de grande surface pour introduire des alevins de sole de 40 à 60 mg. Une charge de 1 à 2 individus par m² correspond à l'énergie potentielle totale de la nourriture consommée (régime composé essentiellement de meiofaune). L'énergie trophique disponible dans le milieu n'est plus limitée après le changement de régime alimentaire (larves de chironomides, annélides) intervenant chez les soles qui ont atteint 70 mg environ.

2°) Les modifications de température dans l'enclos et tous les autres facteurs physico-chimiques excédant les capacités adaptatives des soles. Un changement rapide et modéré du régime thermique pourra être compensé métaboliquement par la population introduite. En revanche, une fluctuation saisonnière importante (été-hiver) ou rapide (heures, jours) excédant les fluctuations admissibles par la population entraînent des changements visibles dans sa structure. Des enclos d'acclimatation couverts (serres) permettraient de remédier à ces inconvénients.

5. MODELISATION DE LA PRODUCTION

5.1. Modèles en flux d'énergie et de matière (Fig. 7,8)

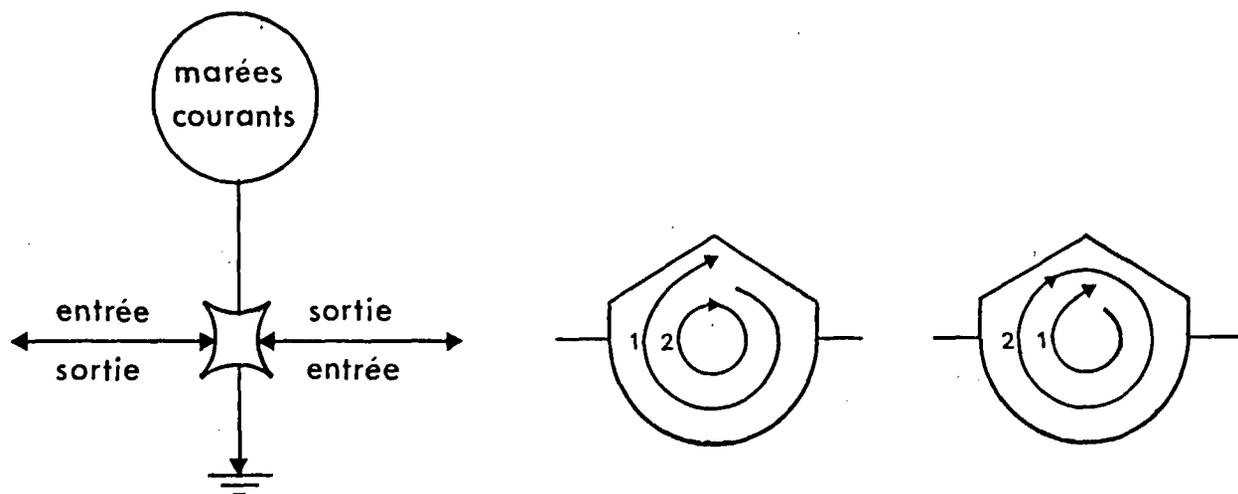
Nous proposons un modèle en flux d'énergie et de matière en utilisant le langage logistique mis au point par H. ODUM (1972) pour les structures biologiques dissipatives. Les caractéristiques dynamiques des écosystèmes considérés sont réunies sous le dénominateur commun d'énergie : concentration de substances chimiques, synthèse de matière organique, flux vecteurs liés aux régimes hydrauliques (marées, courants), relations trophiques, biomasses, productions primaire et secondaire, exploitation par l'homme, effluents. Les sources d'énergie et leurs réserves, les productions sont symbolisées par des modules quantifiables sous la forme d'équations différentielles et analogiques. Les modules sont liés les uns aux autres par des coupleurs de transfert. L'ensemble visualise le fonctionnement de l'écosystème et ses caractéristiques essentielles en flux de matière et d'énergie (voir également NIXON et OVIATT, 1973 ; JANSSON, 1972).

5.2. Modèle des interfaces océan - Bassin d'Arcachon : marais maritimes - réservoirs à poissons (fig. 9).

Les trois écosystèmes : plateau continental - marais maritimes intertidaux et lagunes aménagées en réservoirs à poissons supportent des activités économiques importantes sur le plan régional et national, respectivement la pêche côtière, la conchyliculture (ostréiculture), l'aquaculture de poissons marins.

Ces écosystèmes sont mis en communication par des verrous (processus côtiers, masses d'eaux néritiques) qui conditionnent les transferts du flux

d'énergie et de matière (E.M). Les masses d'eaux nêritiques externes (influence océanique dominante) et internes (influence continentale dominante) sont les vecteurs qui permettent le passage du flux d'un écosystème à l'autre. Ces vecteurs se comportent en signaux "ouvert - fermé" (signal analogique, voir fig.5,7).



(1:énergie exportée, 2:énergie recyclée)

Fig. 5 FLUX VECTEUR
double entrée

RESERVES D'ENERGIE

marais maritime
(ouvert)

réservoirs à poissons
(semi-fermé)

Le flux d'énergie et de matière entre l'écosystème océanique (plateau continental) et l'écosystème lagunaire ouvert (marais maritime) est bipolarisé. Les courants et les marées fonctionnent en flux vecteurs Océan - Bassin et Bassin - Océan. Le flux d'E.M entre marais maritimes et réservoirs n'est orienté que dans le sens marais - réservoirs. Les productions I et II issues de l'activité eutrophe dans les réservoirs à poissons ne sont pratiquement pas exportées, l'écosystème est sur-eutrophisé.

Remarque: les cercles concentriques à l'intérieur des modules de réserve (fig. 5 et 9) indiquent des vitesses de recyclage E.M très élevées. Une part importante de la production est exportée dans l'écosystème lagunaire ouvert (marais) alors que pratiquement toute la production est concentrée sur place dans l'écosystème semi-fermé (réservoirs).

5.3. Modèle de base d'un écosystème lagunaire intertidal (marais maritime) et semi-fermé (lagunes aménagées en réservoirs) (Fig. 10)

Les entrées sont caractérisées :

- par des flux vecteurs (courants, marées, soleil, précipitations),
- des apports océaniques (sédiment, eaux nêritiques et leurs apports associés tels que sels nutritifs, apports phyto- et zooplanctoniques, recrutement en necton),
- des apports continentaux (cours d'eau, eau phréatique, sels minéraux, sédiment, végétation de la zone humide parhalienne).

Dans l'écosystème lagunaire, l'importance majeure des productions primaires est liée à la faible profondeur et aux relations étroites d'interface (air-eau-sédiment). On note :

- une production de macrophytes : herbiers à *Zostera* dans les marais, herbiers à *Ruppia* dans les lagunes exploitées, algues filamenteuses chaetomorphes, cladophores et entéromorphes,

- une production phytoplantonique composée surtout d'algues épiphytes et benthiques (diatomées).

La partie benthique (algues, bactéries, meiofaune, macrofaune) est composée d'un compartiment superficiel oxydé (le "détritius") en étroite relation avec la colonne d'eau sus-jacente et le compartiment sédimentaire sous-jacent réduit (le sulfuretum : FENCHEL, 1969, LASSERRE 1976a, LASSERRE et al. 1976

Les relations entre interfaces :

- air - eau - végétation d'une part,

- air - eau - végétation - sédiment oxydé/réduit d'autre part sont permanentes et intenses (P. LASSERRE et al., en préparation).

5.4. Modèles détaillés d'écosystèmes lagunaires semi-fermés exploitables (réservoirs à poissons, "lacs de tonnes"): figures 11 et 12 .

Modèles détaillés d'un réservoir à poissons et d'un "lac de tonne" en été (fig. 11) et en hiver (fig. 12).

Les "lacs de tonnes" sont des mini-lagunes contiguës aux réservoirs, aménagées dans le marais maritime pour la chasse. D'une surface moyenne de 1000 à 2000 m², ces plans d'eau sont délimités par une digue submergée par les hautes mers de vives eaux. De tels écosystèmes sont naturellement colonisés par un fort contingent de larves et juvéniles de poissons, du printemps à l'automne, ils sont généralement désertés en hiver. On pourrait utiliser les "lacs de tonnes" comme nurseries pour les larves de mollusques bivalves et les alevins de poissons (bars, muges, soles, dorades) destinés à être transférés ensuite dans les réservoirs à poissons pour le grossissement.

Les réservoirs à poissons bénéficient d'un recrutement régulier, notamment en juvéniles de poissons, mais trop limité dans le temps et quantitativement insuffisant pour compenser, par un effet de prédation, le monopole exercé par les populations opportunistes (meiofaune).

On retrouve les caractéristiques décrites pour le modèle de base (3.3.)

1°) Entrées caractérisées par des flux vecteurs (côté gauche des modèles)

2°) Apports océaniques liés aux masses d'eaux néritiques internes : sels minéraux, matière organique, immigration de juvéniles et d'adultes.

3°) Apports continentaux : eau douce, haute slikke (végétation).

On retrouve dans les réservoirs et dans les lacs de tonnes les quatre compartiments suivants :

(1) *compartiment pélagique* à phytoplancton, bactéries, zooplancton, poissons carnivores (bars, dorades). Le zooplancton est plus diversifié et plus abondant dans les lacs de tonnes que dans les réservoirs,

(2) *compartiment phytal* à herbiers de *Cladophora*, *Ruppia*, *Chaetomorpha* et peuplé de crustacés pécararides, crevettes *Palaemonetes varians*, larves de chironomes, poissons mugilidés. La meiofaune phytophile et d'interface (copépodes, nématodes) et les ciliés sont très abondants,

(3) *compartiment benthique superficiel (détritius)* à microflore algale, bactéries hétérotrophes aérobies, meiofaune aérobie, macrofaune : *Hydrobia*, *Cardium*, crustacés pécararides, mugilidés, soles, anguilles.

(4) *compartiment benthique anaérobie* à bactéries anaérobies, meiofaune euroxybionte (nématodes) : le sulfuretum.

En hiver (figure 12), la structure de l'écosystème est la même mais simplifiée : l'herbier à *Ruppia* est pratiquement inexistant. D'autre part, les interactions entre compartiments sont réduites. Le flux d'énergie est très ralenti : les estimations *in situ* de la respiration indiquent des activités oxydatives benthiques particulièrement basses lors d'hivers rigoureux (température inférieure à 5°C), voir le tableau 1.

Les sources de stress et leurs effets négatifs (flux d'énergie détourné par une ou plusieurs perturbations) sont signalées par des symboles particuliers (fig. 6, 7, 11,12)

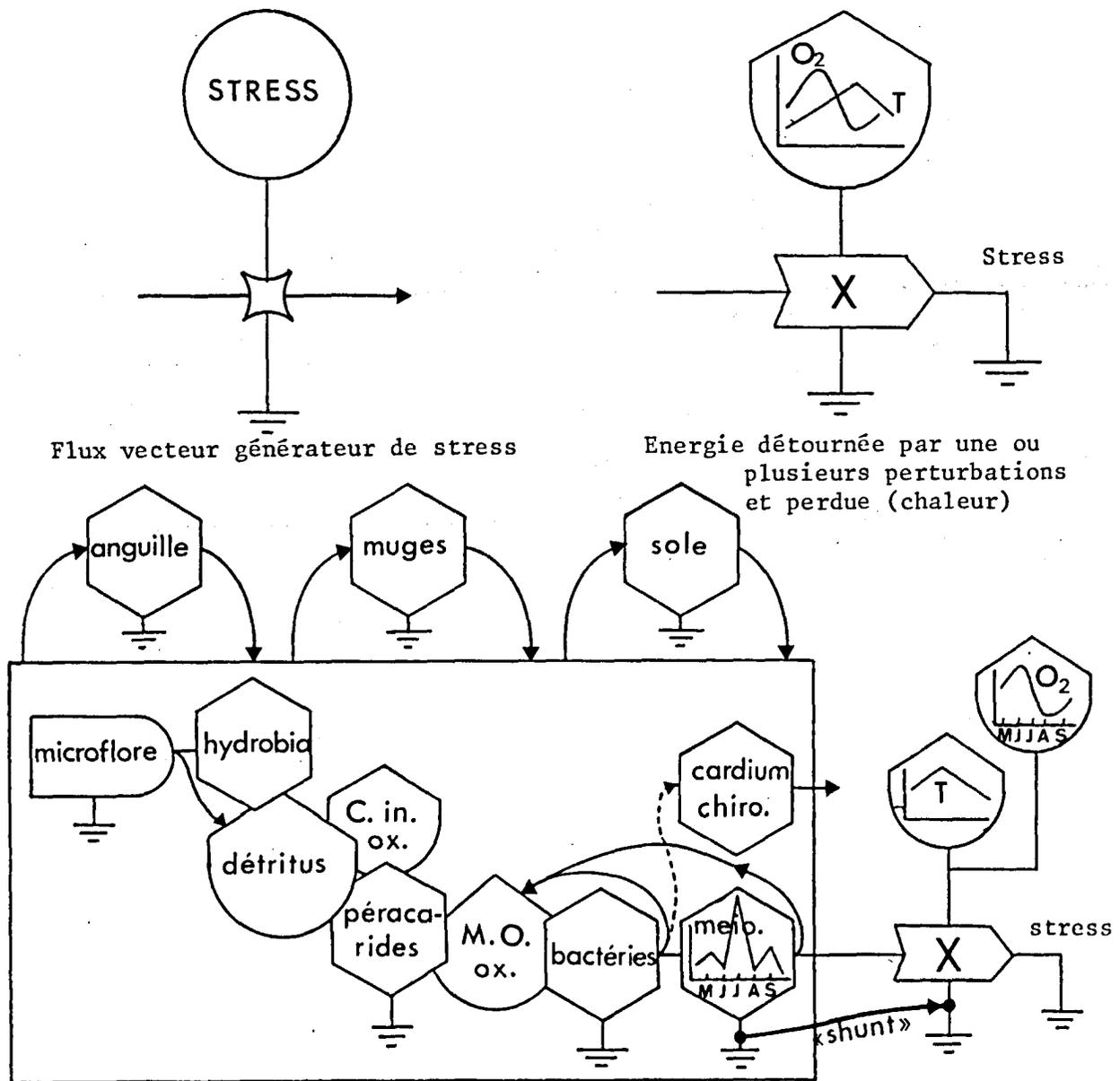
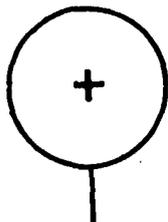


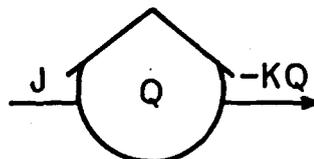
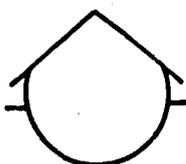
Fig. 6 . Compartiment sédimentaire benthique en déséquilibre métabolique (été) La méiofaune tend à monopoliser le flux d'énergie (voir fig. 11).

SOURCE D'ENERGIE :



SOLEIL, PARAMÈTRES HYDRAULIQUES (MARÉE, EAU INTERSTITIELLE, EAU DOUCE), PARAMÈTRES PHYSIQUES (INSOLATION, SALINITÉ, OXYGÈNE, ETC.).

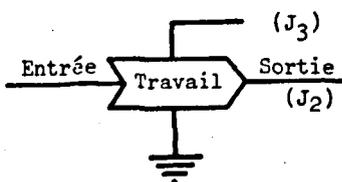
RESERVE D'ENERGIE :



J = INFLUX DE MATÉRIEL (ORGANIQUE, INORGANIQUE)
 Q = MATIÈRE ORGANIQUE OU INORGANIQUE (DÉTRITUS, BIOMASSE).
 L'ÉVOLUTION DANS LE TEMPS DE LA BIOMASSE OBEÏT À UNE ÉQUATION DE CROISSANCE EXPONENTIELLE (BERTALANFFY)

$$\frac{dq}{dt} = J - KQ$$

COUPLEUR DE TRANSFERT :



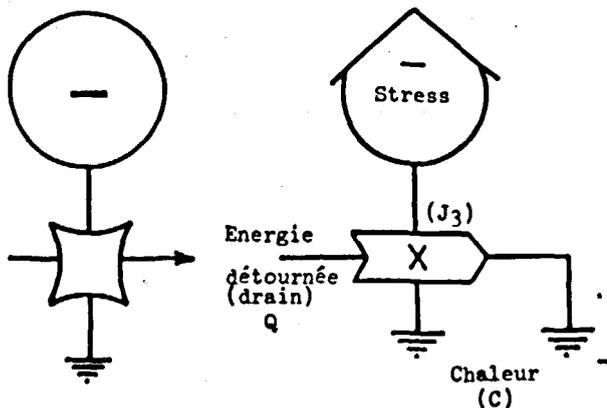
(Y) = FACTEUR LIMITANT OU PERMISSIF

$$J_2 = K J_1 J_3$$



ÉCLUSE

SYMBOLE DU STRESS :



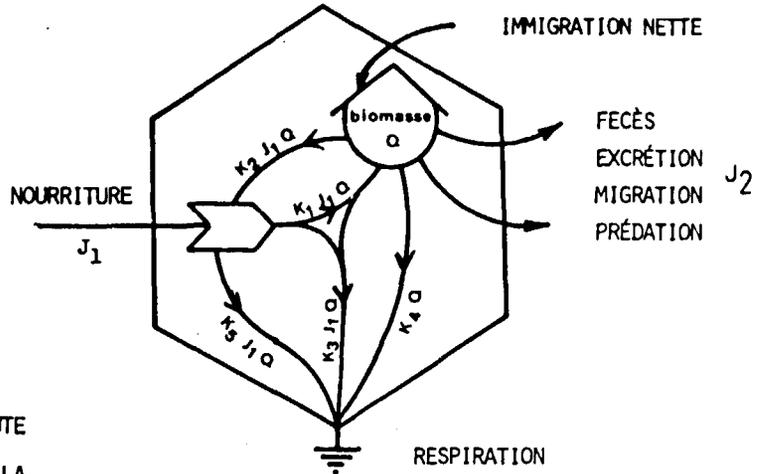
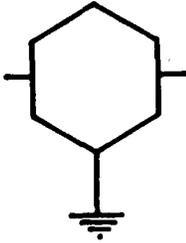
$$C = K J_3 Q$$

SOURCES PHYSIQUES (SALINITÉ, TEMPÉRATURE, OXYGÈNE) GÉNÉRATRICES DE STRESS ET DE DÉSÉQUILIBRES ÉNERGÉTIQUES.

ÉNERGIE POTENTIELLE DÉTOURNÉE PAR UNE OU PLUSIEURS PERTURBATIONS D'ORIGINE PHYSIQUE OU BIOLOGIQUE (OXYGÈNE, TEMPÉRATURE, SALINITÉ, EUTROPHISATION), PERDUE SOUS FORME DE CHALEUR (RESPIRATION) ET ACCENTUANT (1) LE DÉSÉQUILIBRE DYSTROPHIQUE, GÉNÉRATEUR DE TAUX ÉLEVÉS DE MORTALITÉ (MACROFAUNE) MAIS D'UNE AUGMENTATION DE LA SÉDIMENTATION ET FINALEMENT D'UN ENRICHISSEMENT EN MATIÈRE ORGANIQUE, (2) LES TROUBLES DE L'HOMÉOSTASIE (OSMORÉGULATION, ETC.)

Fig. 7. Symboles utilisés dans les modèles en flux d'énergie (voir Fig. 9 à 12) (d'après H. ODUM, 1972 et P. LASSERRE, 1977).

ECOSYSTEME, SOUS-UNITE D'UN ECOSYSTEME, POPULATION, COMMUNAUTE ANIMALE, ESPECE :



$K_1 J_1 Q$ = FLUX D'ÉNERGIE OU PRODUCTION BRUTE
 $K_2 J_1 Q + K_5 J_1 Q$ = ÉNERGIE DÉPENSÉE POUR LA MAINTENANCE, LA REPRODUCTION, LA NUTRITION ET D'AUTRES FONCTIONS MÉTABOLIQUES DE RÉGULATION (OSMORÉGULATION PAR EXEMPLE).
 $K_3 J_1 Q$ = ÉNERGIE DÉPENSÉE POUR LA CROISSANCE
 $K_4 Q$ = ÉNERGIE PERDUE PAR UNE AUGMENTATION DE L'ENTROPIE.

ÉVOLUTION DE LA BIOMASSE :

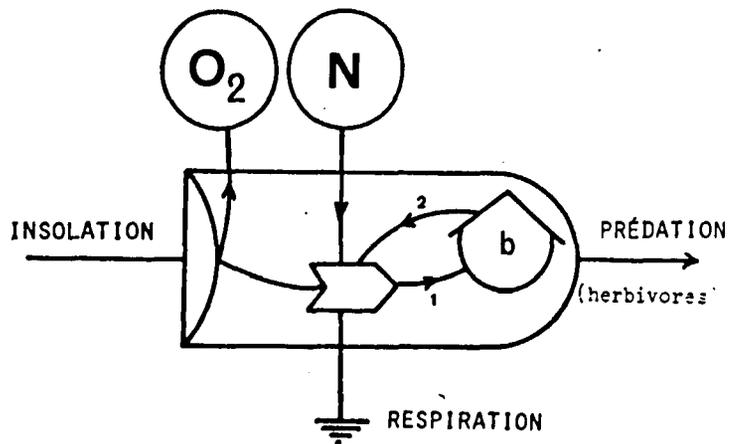
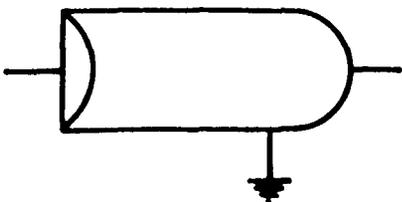
$$\frac{dQ}{dt} = K_1 J_1 Q - K_3 J_1 Q - K_4 Q - J_2$$

PRODUCTION NETTE :

$$P = K_1 J_1 Q - (K_2 J_1 Q + K_5 J_1 Q)$$

PRODUCTEUR PHOTOSYNTHETIQUE :

ALGUES FILAMENTEUSES :
CLADOPHORA, CHAETOMORPHA.
 ALGUES MICROSCOPIQUES
 PHANÉROGAMES : ZOSTERA, RUPPIA, SPARTINA,
SALICORNIA.



PRODUCTIVITÉ NETTE :

$$p = 1 - 2$$

b = BIOMASSE

Fig. 8. Symboles utilisés dans les modèles en flux d'énergie (voir Fig. 9 à 12) (d'après H. ODUM, 1972 et P. LASSERRE, 1977).

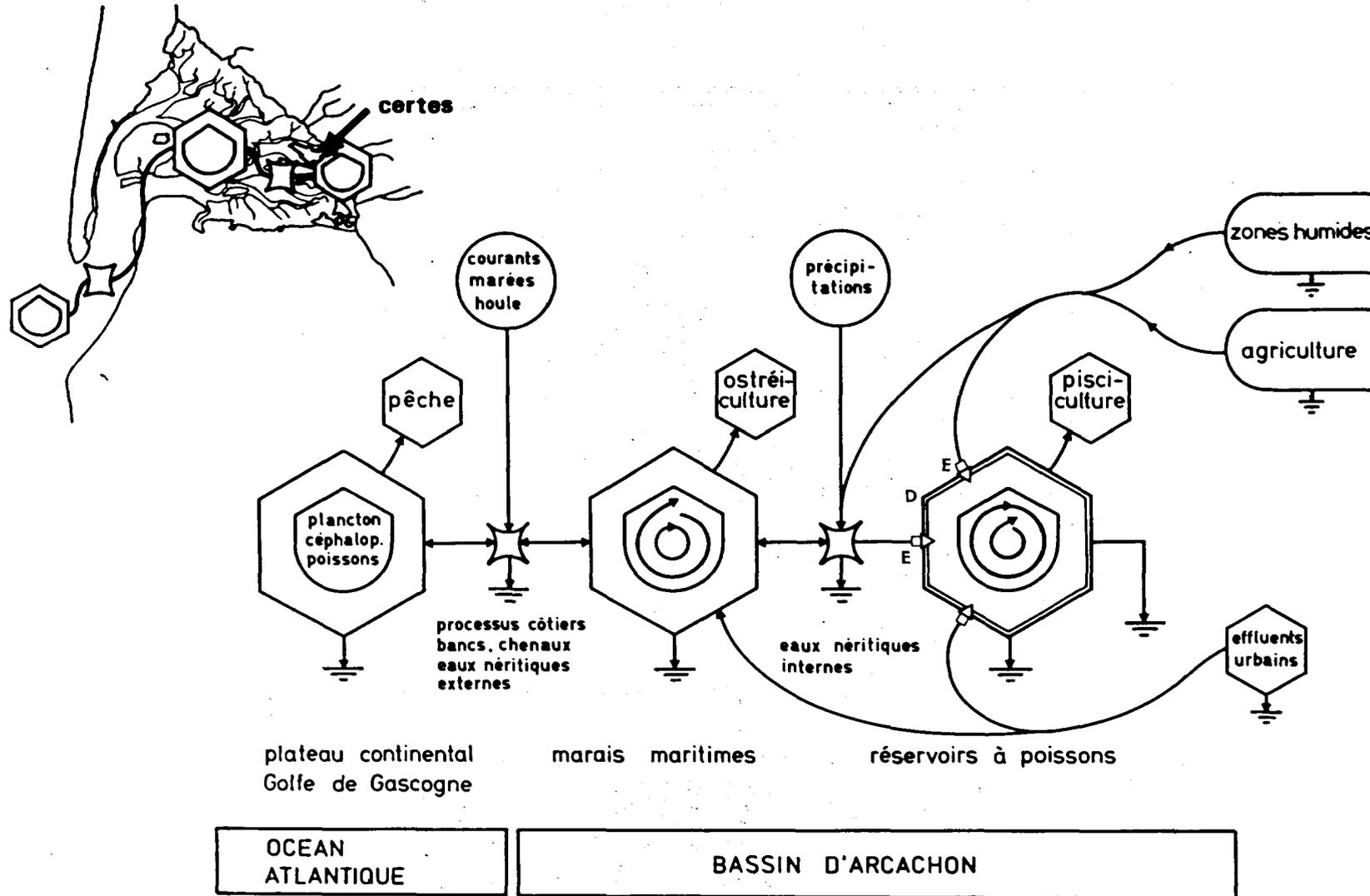


Fig. 9. Modèle en flux d'énergie des interfaces océan - Bassin d'Arcachon (marais maritimes-réservoirs à poissons) - continent. D = digues, E = écluses.

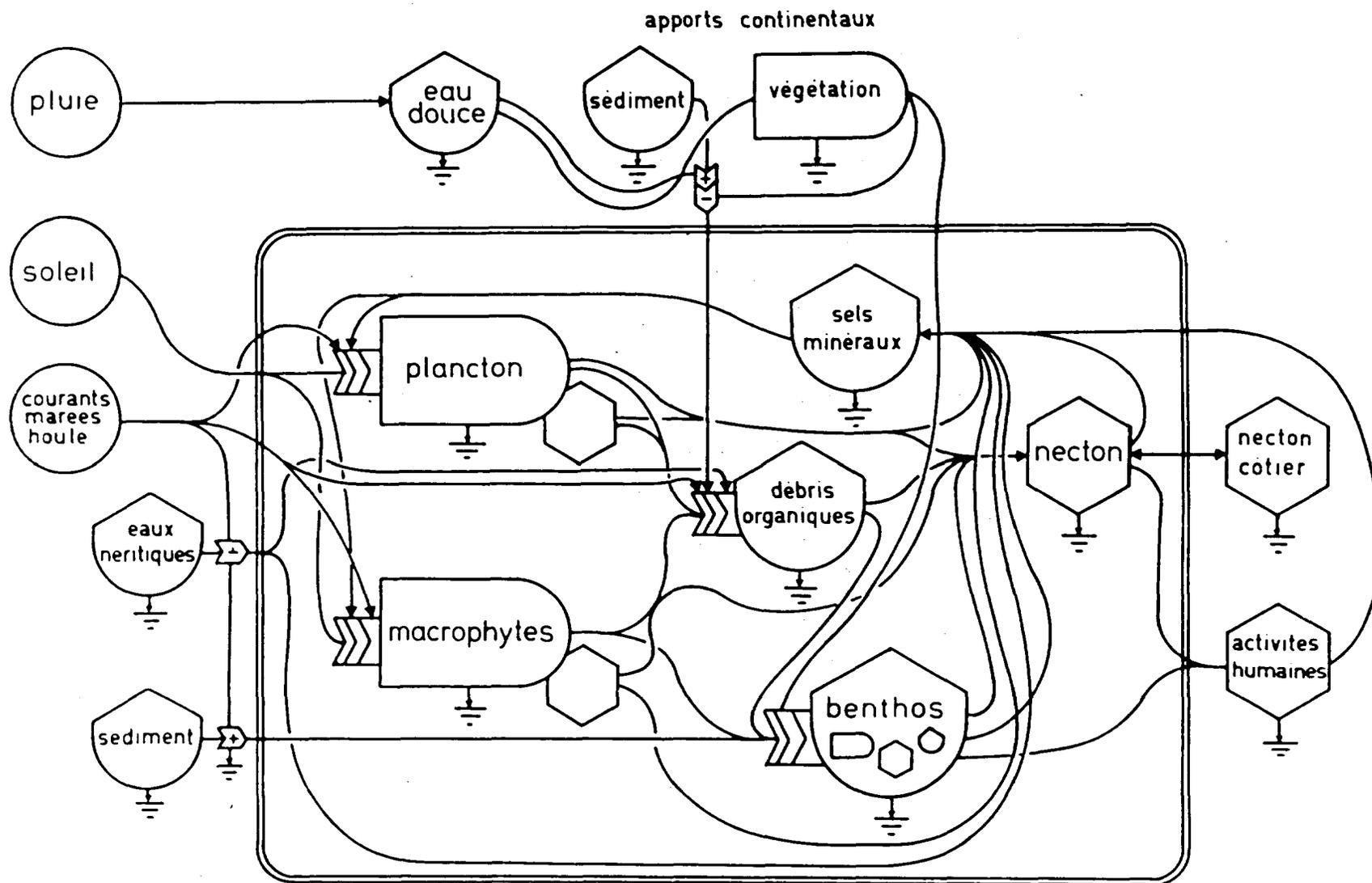


Fig.10. Modèle de base d'un écosystème lagunaire eutrophe.

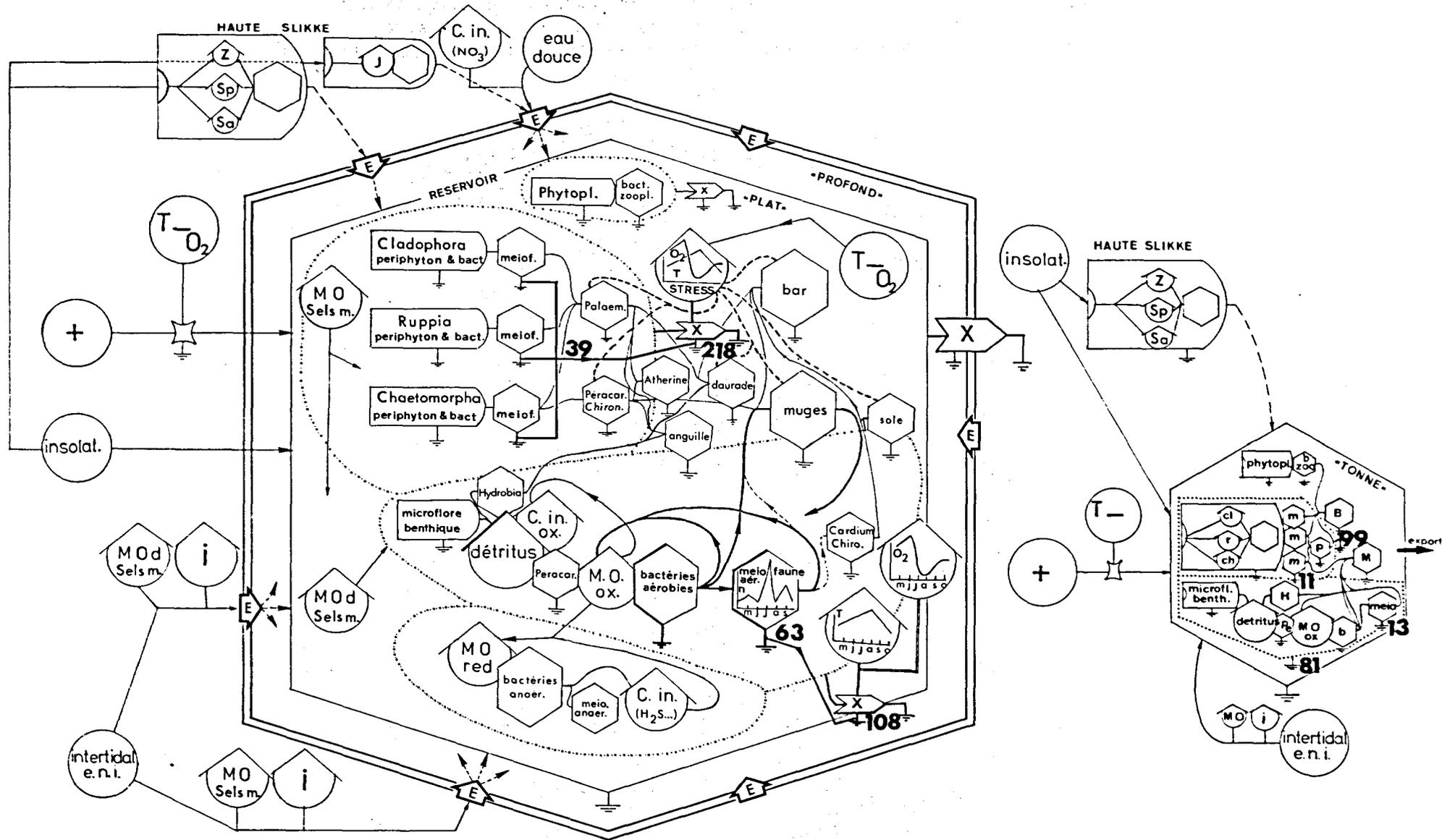


Fig.11 Flux d'énergie dans les lagunes mixohalines aménagées du Bassin d'Arcachon (réservoirs de Certes) et dans un lac de "tonne". Période estivale (juillet 1975). Les respirations totales (in situ) et meiofauniques sont données en $\text{ml O}_2/\text{m}^2.\text{h.}$ (d'après P. LASSERRE, 1977)

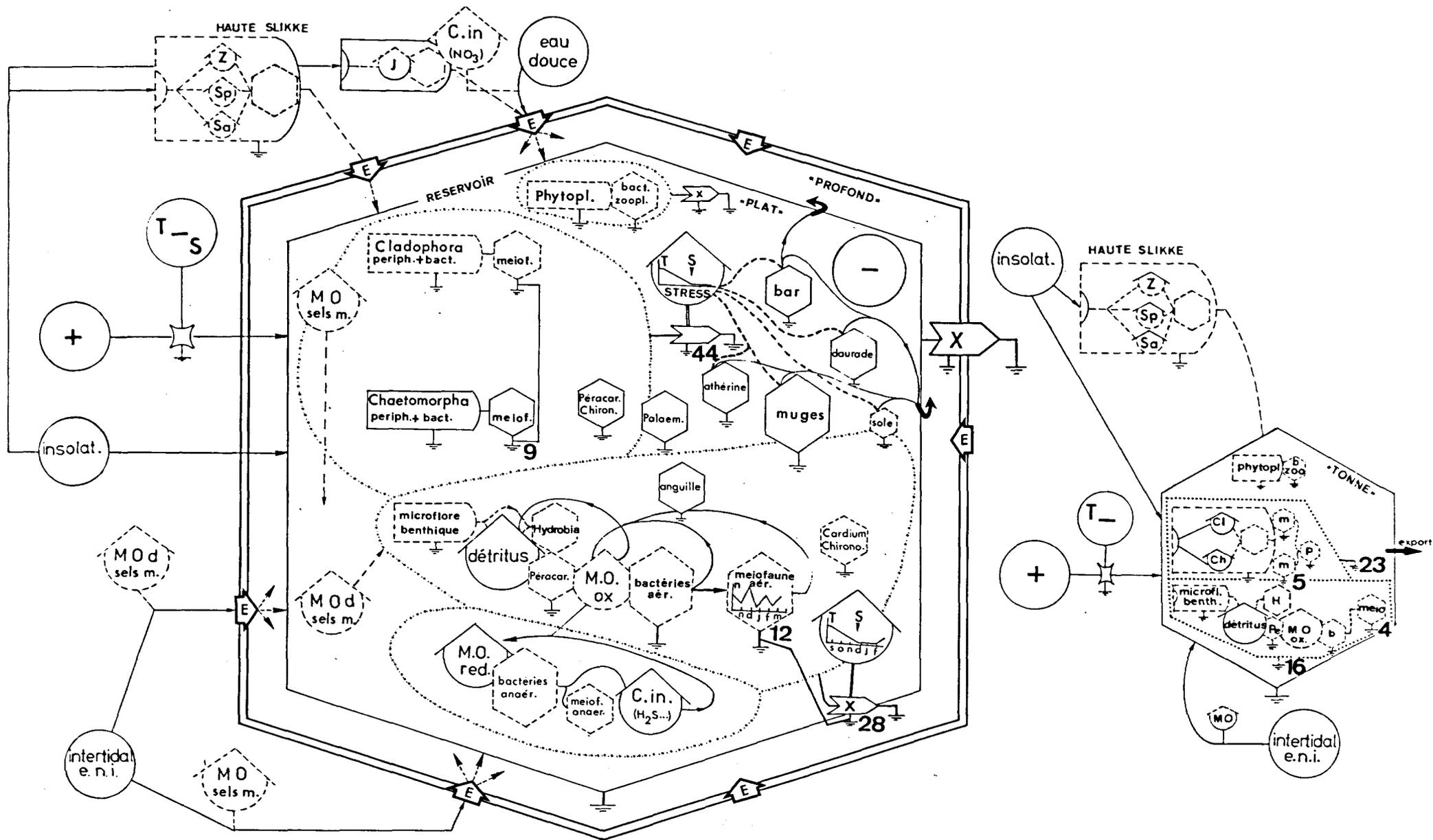


Fig.12 Flux d'énergie dans les lagunes mixohalines aménagées du Bassin d'Arcachon (réservoirs de Certes) et dans un lac de "tonne". Période hivernale (décembre 1975). Les respirations totales (in situ) et meiofauniques sont données en ml O₂/m².h. (d'après P. LASSERRE, 1977)

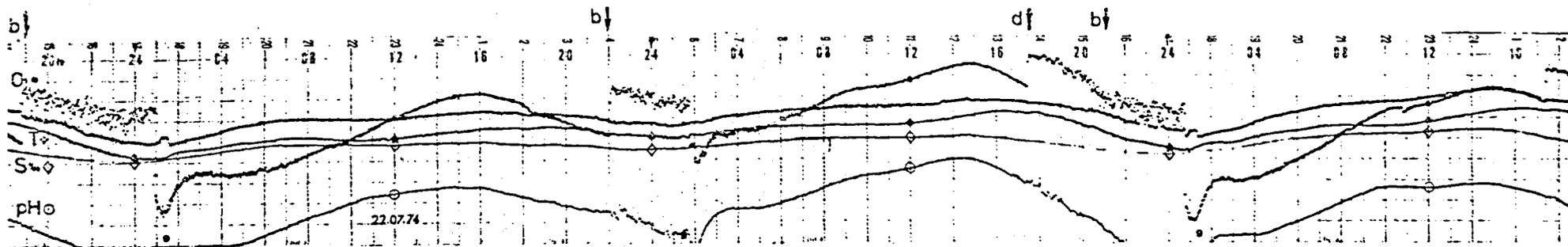


FIG 1

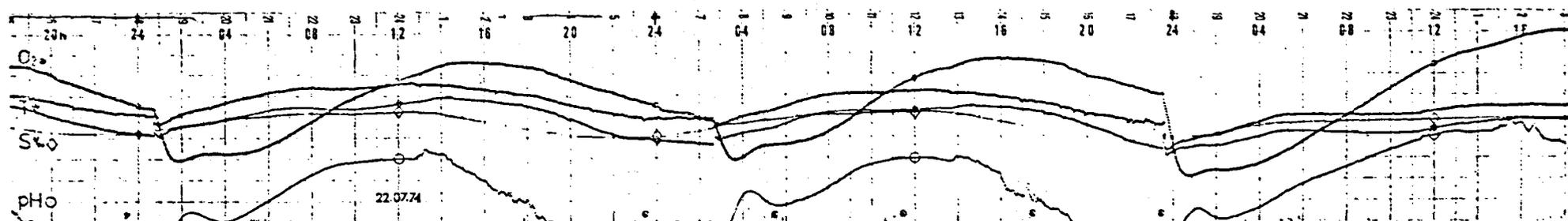


FIG 2



FIG 3

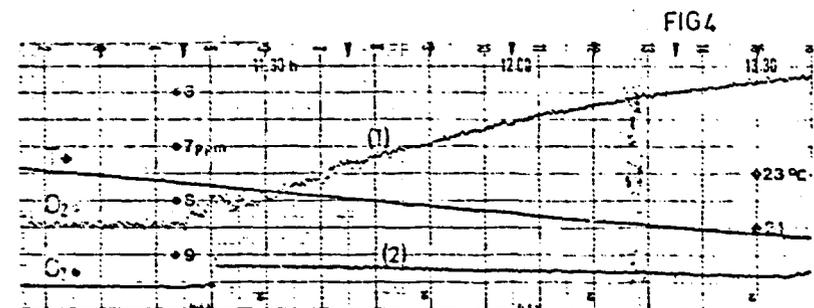


FIG 4

LEGENDE. FIG. 1 à 3. FLUCTUATIONS PHYSICO-CHIMIQUES DES EAUX LAGUNAIRES MIXOHALINES (RÉSÉROIRS DE CERTES). ENREGISTREMENTS CONTINUS À 0,5 M DE PROFONDEUR DE L'OXYGÈNE DISSOUS, DE LA TEMPÉRATURE, DE LA SALINITÉ ET DU PH. FIG. 1. CANAL DE JONCTION DES LAGUNES POLY-MESOHALINES (PROFONDEUR 1 M), À 40 M D'UNE ÉCLUSE (21-24 JUILLET 1974). L'OUVREMENT DE L'ÉCLUSE (FLÈCHES DANS LA PARTIE SUPÉRIEURE DU DIAGRAMME) CRÉE UN COURANT SORTANT À MARÉE BASSE ("FAIRE DÉBOIRE" : D), ENTRANT À LA PLEINE MER ("FAIRE BOIRE" : B). EN B, L'EAU DE LA BAIE D'ARCACHON PÉNÈTRE DANS LES RÉSERVOIRS; EN D, L'EAU DES RÉSERVOIRS S'ÉCULE VERS LA MER. FIG. 2. MÊME CANAL, MAIS À 400 M DE L'ÉCLUSE (21-24 JUILLET 1974). FIG. 3. CANAL DE JONCTION DU "GRAND MARAIS" À L'ENTRÉE DU DOMAINE DE CERTES (15-18 JUILLET 1974).

LES SALINITÉS MOYENNES DE CES STATIONS POLYHALINES SONT COMPRISES ENTRE 24 ET 25 ‰, AVEC DES AMPLITUDES SUR 24 H DE 3 À 5 ‰. LE PH SOIT DES VARIATIONS IMPORTANTES. IL EST NEUTRE OU LÉGÈREMENT ACIDE PENDANT LA NUIT (6,4 à 6,9 : FIG. 1 ET 2; 7,8 : FIG. 3), ALCALIN DANS L'APRÈS-MIDI (8,2 à 8,6-9,5). ON NOTERA L'EFFET RELATIVEMENT PEU IRRADIÉ DE L'OXYGÉNATION DES EAUX CONSÉCUTIF À L'OUVREMENT DE L'ÉCLUSE (B ET D; FIG. 1 ET 2). APRÈS UNE SATURATION DES EAUX ENTRE 22,00 ET 24,00 H (PHOTOSYTHÈSE), LE TAUX DE L'OXYGÈNE DISSOUS DÉCROÎT TRÈS RAPIDEMENT ENTRE 02,00 ET 02,00 H DU MATIN (JUSQU'À 1 ppm); IL PASSE PAR UN MINIMUM ENTRE 02,00 ET 05,00 H DU MATIN. LA STATION DU CANAL DE JONCTION DU "GRAND MARAIS" (FIG. 3), AUX EAUX MÈDIA BRASÉES PAR UN COURANT FORT ET RÉGULIER, PRÉSENTE DES FLUCTUATIONS MARQUÉES, MAIS LE TAUX D'OXYGÈNE NE DESCEND PAS EN DESSOUS DE 4 À 5 ppm. LA HAUTE OXYGÉNATION DES EAUX LAGUNAIRES DE CERTES APPARAÎT DONC PLUS LIÉE AU MOUVEMENT DES EAUX DANS LES RÉSERVOIRS QU'À LEUR RENOUVELLEMENT, D'AILLEURS LIMITÉ, PAR LES EAUX DE MARÉE DE LA BAIE D'ARCACHON.

FIG. 4. ÉVÉNEMENT DE RESPIRATION BENTHIQUE IN SITU (1), MESURÉE DANS UNE LAGUNE POLY-MESOHALINE DE CERTES (UN "PLAT" DE 0,5 M DE PROFONDEUR), CHAMBRE RESPIRATOIRE Ovale DE 10 CM DE DIAMÈTRE : 1,9 ppm d'O₂ PAR H (20 JUILLET 1974). EN (2), CONCENTRATION D'OXYGÈNE DANS L'EAU AMBIANTE (EXTÉRIEURE À LA CHAMBRE DE MESURE).

5.5. Budgets énergétiques et flux d'énergie.

L'acquisition de données nouvelles en flux d'énergie est encore nécessaire pour renforcer le réalisme des modèles proposés, notamment pour quantifier les transferts d'énergie en unités communes (calories par unité de surface et de temps).

Nous nous efforçons de trouver des expressions énergétiques des productions vivantes qui soient liées aux biomasses mais aussi au métabolisme (ENGELMANN, 1966). Cette approche doit tenir compte des modulations spatio-temporelles des biomasses spécifiques (recherches sur la structure dynamique des peuplements) mais aussi des modalités d'adaptation des peuplements (recherches écophysiological). Il va sans dire que cette double approche est complexe et qu'elle fait appel à une méthodologie adaptée, liée à l'acquisition de *budgets énergétiques* dont les paramètres puissent être quantifiés indépendamment les uns des autres (condition rarement remplie).

L'équation du budget énergétique est telle que (PETRUSEWICZ et McFAYDEN, 1970) :

$$C = P + R + F + U \quad (1)$$

C = consommation ou énergie disponible (nourriture assimilable dans l'écosystème)

P = production ou énergie produite (croissance, réserves)

R = respiration ou énergie perdue (chaleur)

F et U = énergie non assimilée (féces et excréments) recyclée dans l'écosystème.

Dans la pratique, les écologistes simplifient la description des échanges quantitatifs en utilisant quelques facteurs d'intérêt général : la production (P) et la respiration (R), voir par exemple McNEILL et LAWTON (1970). Dans une grande majorité des cas les paramètres d'excrétion (F et U) sont négligés. D'autre part les mesures de consommation d'oxygène *in situ* et au laboratoire ne sont pas toujours faites avec la rigueur nécessaire sur le plan technique et elles tiennent rarement compte de possibles compensations (consommation d'oxygène constante pour des domaines plus ou moins étendus de température, salinité, oxygène dissous).

L'équation du budget énergétique (1) décrit les transformations biologiques de l'énergie. Elle peut être mise en parallèle avec l'équation thermodynamique dérivée du 1er Principe. Les écosystèmes marins à haute productivité sont assimilables à des systèmes non équilibrés traversés par un flux net intense de matière et d'énergie. Le changement total dans l'enthalpie des organismes (ou des peuplements) qui composent et caractérisent ces écosystèmes est tel que :

$$\Delta H = (H1 - H2) + (Q1 - Q2) + (W1 - W2) \quad (2)$$

H1 - H2 est le changement dans l'enthalpie du flux de matière

Q1 - Q2 est la chaleur nette échangée entre l'organisme (ou le peuplement) et son milieu (métabolisme)

W1 - W2 est le travail net échangé

Le changement total d'enthalpie (H) est égal à l'énergie chimique mise en jeu pour la production (croissance, réserves) pour un intervalle de temps déterminé. Le terme $H_1 - H_2$ dans l'équation (2) est égal à la différence entre les valeurs d'enthalpie de la matière ingérée (C) et de la matière non assimilée ou excrétée (F + U). La valeur de $Q_1 - Q_2$ est égale au flux net de chaleur perdue par dissipation (chaleur de respiration R). Le flux net du à un travail ($W_1 - W_2$) est négligé (voir WIEGERT, 1968)

L'équation du changement d'enthalpie peut s'écrire :

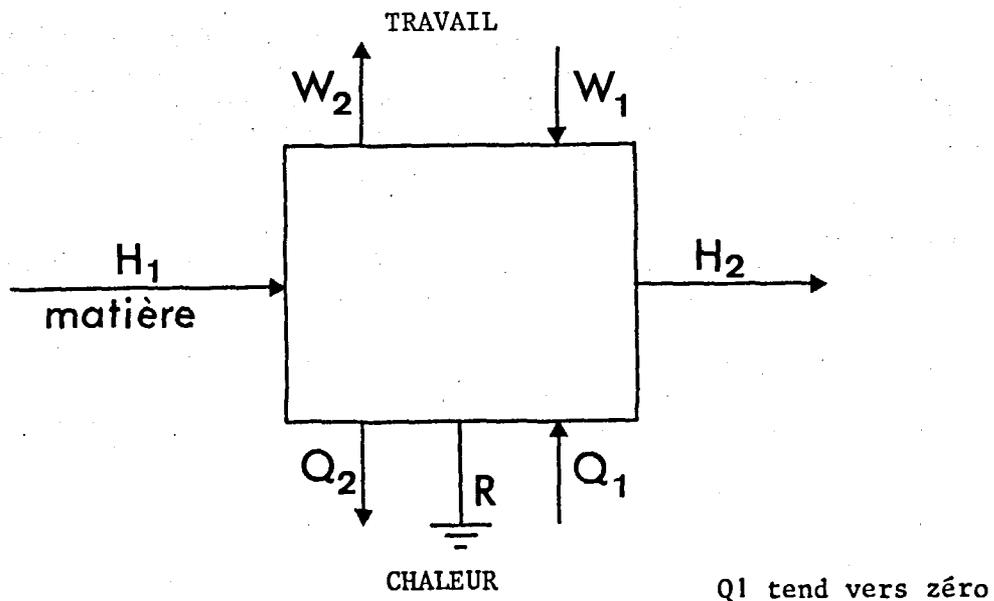
$$\Delta H = (H_1 - H_2) + (Q_1 - Q_2) \quad (3)$$

La mise en adéquation des relations (1) et (3) est valable si l'on admet que pour un temps suffisamment long tout système biologique est en équilibre thermique (Q_1 tend mathématiquement vers zéro).

$$\Delta H = (H_1 - H_2) + (Q_1 - Q_2)$$

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

Le budget énergétique décrit ainsi quantitativement les transferts biologiques de l'énergie. Notre approche détaillée, longue et coûteuse, se trouve ainsi justifiée.



Remarque : la différence $Q_1 - Q_2$ est supérieure ou égale à R (respiration). Les dépenses métaboliques liées à l'oxygène ne représentent pour un écosystème lagunaire fortement eutrophisé qu'une fraction du métabolisme total, une part non négligeable du métabolisme faisant appel à une utilisation anaérobie de l'énergie (Jørgensen & Fenchel, 1974). Une détermination précise des échanges calorifiques totaux est menée actuellement pour des écosystèmes miniatures (microcosmes) à l'aide de techniques combinées de consommation d'oxygène et de microcalorimétrie à flux.

CONCLUSION

Les lagunes côtières, les marais maritimes et leurs équivalents tropicaux les mangroves, se révèlent aujourd'hui d'un intérêt considérable pour développer des activités aquacoles avancées dans les pays développés et du tiers monde. Les nécessités d'une connaissance approfondie du fonctionnement de tels écosystèmes, se traduisent par une réflexion scientifique d'ensemble sur le plan international (UNESCO, SCOR, IABO; voir (1) à la page suivante).

L'objectif principal du Programme ECOTRON sur le site d'Arcachon est d'apporter des éléments de réponse à des questions liées à l'aménagement rationnel des écosystèmes lagunaires eutrophes sur la façade atlantique. Les réservoirs à poissons du Domaine de Certes (142 hectares de lagunes aménagées) ont été pris comme support pour cette action concertée.

Les recherches poursuivies pendant 4 années consécutives (1974 - 1978) ont fait intervenir 15 chercheurs des Universités de Bordeaux I et de Montpellier et d'organismes de recherches du C.N.R.S., du Muséum National d'Histoire Naturelle, du Centre Océanologique de Bretagne, ainsi que huit boursiers de formation de la D.G.R.S.T. et du C.N.E.X.O. et deux stagiaires du C.I.E.S. du Ministère des Affaires Etrangères.

Outre les 11 communications données au Colloque ECOTRON de Brest (3-6 juillet 1978, In Actes de Colloques CNEOX, 1979), 20 autres travaux effectués dans le cadre du Programme sur le site d'Arcachon ont été publiés dans des revues à comité de lecture (notamment *Aquaculture*, *Estuar. Coast. Mar. Sc.*, *Gen. Comp. Endocrinol.*, *J. Physiol.*, *Bull Ecol.*, *C.R. Acad. Sci.*). Certains résultats importants ont fait l'objet de communications à des congrès internationaux : 10^e et 11^e Symposium européen de Biologie Marine (Ostende, Belgique 1975 et Galway, Irlande 1976), 3rd International Estuarine Research Conference (Galveston, USA 1975).

Un ensemble cohérent de connaissances, applicable au contrôle de la production en milieu lagunaire semi-fermé a pu être dégagé du bilan des recherches et donner lieu à la synthèse développée dans le présent texte.

Une simple approche descriptive, par inventaire qualitatif et quantitatif (abondance, biomasse) des peuplements ne pouvait suffire pour une évaluation objective des possibilités de contrôle des productions dans les écosystèmes eutrophes étudiés.

Des informations d'ordre analytique et systémique ont pu être réunies sur:

- la dynamique des productions naturelles de l'écosystème (approche démographique): stocks, recrutement, structure des peuplements,

- les types d'adaptation au milieu (approche écophysiological) des peuplements autochtones (microflore benthique, bactéries, meiofaune, macrofaune) et immigrants (poissons amphihalins juvéniles et adultes),

- les conditions écologiques et métaboliques les plus propices (paramètres du milieu, ressources trophiques, interactions compétitives) au développement d'espèces utiles à l'homme (mugilidés, bars, soles).

Un schéma biologique de synthèse a été élaboré. Ce modèle encore qualitatif visualise le fonctionnement de l'écosystème lagunaire aménagé et de ses interfaces (Bassin d'Arcachon proprement dit - zones humides) en flux de matière et d'énergie. Un modèle prévisionnel quantifié en flux de M & E est en cours d'élaboration. Il tient compte de l'acquisition de données en flux (métabolisme et pouvoir hétérotrophe au niveau du sédiment, de l'eau et des interfaces; budgets énergétiques sur les espèces "leader").

L'acquisition de données complémentaires est encore nécessaire, notamment sur la production et le rôle des macrophytes (herbiers de phanérogames, algues filamenteuses) où notre information est encore très réduite.

Nos travaux ont porté, il est important de le rappeler, sur des modules de production en *vraie grandeur* de 1000 m² à 2 hectares. Une aquaculture semi-intensive de poissons amphihalins (soles, dorades, muges, anguilles et, à un degré moindre, bars) est parfaitement envisageable à moyen terme dans ces modules lagunaires à haut rendement.

-
- (1) - "Coastal lagoon Survey". Enquête mondiale menée par le Comité consultatif Scor/Unesco sur les lagunes côtières.
Unesco Technical Papers in Marine Science, Unesco, Paris (sous-presse), 1979.
- Seminar on Present and future research on coastal lagoons (UNESCO/IABO). Report, guidelines and recommendations (Beaufort, N.C., USA, 8 août-2 septembre 1978). (editors : P. LASSERRE, H. POSTMA, M. STEYAERT).
Unesco Technical Papers in Marine Science, Unesco, Paris (sous-presse).
 - Seminar on Present and future research on coastal lagoons (UNESCO/IABO). The proceedings.
Unesco Technical Papers in Marine Sciences, Unesco, Paris (sous-presse).
 - "Coastal lagoon ecosystems. Aspects of research". (éditeur: P. LASSERRE). (Academic Press, New York & London) (en préparation).

REMERCIEMENTS

Le Programme Ecotron sur le site d'Arcachon a fait l'objet d'une série de contrats liant les Universités de Bordeaux I et de Montpellier (USTL) au CNEXO (1974-1978). L'Institut Universitaire de Biologie Marine de Bordeaux (IUBMB) à Arcachon a servi de support logistique. Je suis tout particulièrement reconnaissant à MM. L. LAUBIER et D. REYSS du CNEXO, MM. M. RIMPAULT, Président de l'Université de Bordeaux I et J. BOISSEAU, Directeur de l'IUBMB pour leur aide efficace et leurs encouragements. Je suis reconnaissant à mes collègues chercheurs et techniciens pour leur active participation à un effort commun, notamment M. le Professeur M. AMANIEU. Je suis reconnaissant à Monsieur le Professeur J.M. PERES pour ses encouragements et ses conseils. Certains développements de ce Programme, notamment la modélisation de l'écosystème et les principes de son fonctionnement ont pu être discutés au cours du Séminaire sur les lagunes côtières (UNESCO, IABO, SCOR: Beaufort, USA, 1978), je remercie plus particulièrement les Drs J.D. COSTLOW (Duke University), B.O. JANSSON (Université de Stockholm), S. NIXON (Rhode Island University) et M. STEYAERT (Unesco, Division des Sciences de la Mer). La réalisation du Programme a été grandement facilitée grâce à l'aimable coopération de la Société Civile Agricole du Domaine de Certes.

B I B L I O G R A P H I E

- AMANIEU M. -1967- Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. Vie Milieu, 18, (2B), p. 381-446.
- AMANIEU M. -1973- Ecologie et exploitation des étangs et lagunes saumâtres du littoral français. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique, 103, p. 79-84.
- AMANIEU M., GUELORGET O. & MICHEL P. -1979- Evolution structurale des peuplements de la macrofaune benthique des étangs palavasiens. Vie Milieu (sous-pres.).
- de ANGELIS R. -1960- Brackish-water lagoons and their exploitation. Stud. Rev. gen. Fish. Coun. Mediterr., 12.
- ARNE P. -1938- Contribution à l'étude de la biologie des muges du Golfe de Gascogne. R. et P.V. Com. int. Explor. Sci. Mediter., 11, p. 76-115.
- *BALEUX B., CAUMETTE P. & TROUSSELIER M. -1979a- Numération et approche qualitative des populations bactériennes des lagunes aménagées de Certes. I. Bactéries hétérotrophes aérobies. Colloque Ecotron, Brest, 3-6 juillet 1978. Actes de Colloques, CNEEXO (sous-presse).
- *BALEUX B., CAUMETTE P. & TROUSSELIER M. -1979b- Numération et approche qualitative des populations bactériennes des lagunes aménagées de Certes. II. Bactéries sulfoxydantes photosynthétiques. Colloque Ecotron, Brest 3-6 juillet 1978. Actes de Colloques, CNEEXO (sous-presse).
- *BEAUDELIN P., CHARLES-DOMINIQUE E. & DO CHI T. -1979- Ecologie et dynamique des populations de crevettes, *Palaemonetes varians* dans un écosystème lagunaire (Domaine de Certes, Arcachon, France). Colloque Ecotron, Brest 3-6 juillet 1978. Actes de Colloques, CNEEXO (sous-presse).
- *BICAL C. -1979- Contribution à l'étude de l'activité respiratoire du bar juvénile, *Dicentrarchus labrax* (L.): influence de la température, de la salinité et de la teneur en oxygène du milieu. Thèse de Spécialité Océanographie, Université de Paris VI.
- *BICAL C. & LASSERRE P. -1979- Influence de la température sur la consommation d'oxygène du bar juvénile, *Dicentrarchus labrax* (L.). Colloque Ecotron, Brest 3-6 juillet 1978. Actes de Colloques, CNEEXO (sous-presse).
- *BOEUF G. & LASSERRE P. -1979- Aspects de la régulation osmotique chez le bar juvénile, *Dicentrarchus labrax*, en élevage et introduit dans les lagunes aménagées de Certes (Gironde). Colloque Ecotron, Brest 3-6 juillet 1978. Actes de Colloques, CNEEXO (sous-presse).
- BOEUF G., LASSERRE P. & HARACHE Y. -1978- Osmotic adaptation of *Oncorhynchus kisutch* Walbaum II. Plasma osmotic and ionic variations and gill $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ ATPase activity of yearling coho salmon transferred to sea water. Aquaculture, 15, p. 35-52.



- *BOISSEAU J., LASSERRE P., GALLIS J.L. & CASSIFOUR P. -1975- Aspects écophysiologicals de l'osmorégulation et de l'évolution génitale de poissons mugilidés en milieu lagunaire. J. Physiol. (Paris), 70, p.669-670.
- *CASSIFOUR P. -1975- Contribution à l'étude de la biologie des Mugilidés des réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon. Thèse Spécialité Biologie, Université de Bordeaux I.
- *CASSIFOUR P. & CHAMBOLLE P. -1975- Induction de la ponte par injection de progestérone chez *Crenimugil labrosus* (Risso) poisson téléostéen, en milieu saumâtre. J. Physiol. (Paris), 70, p. 565-570.
- *CASSIFOUR & CHAMBOLLE P. -1976- Evolution des cellules prolactiniennes et corticotropes au cours de l'osmorégulation chez deux espèces de Mugilidae (Téléostéens marins). Gén. Comp. Endoc. 30, p. 522-524.
- *CASTEL J. -1976- Etude écologique du plancton et de la meiofaune d'interface des étangs mixohalins du Bassin d'Arcachon. Thèse de Spécialité Biologie, Université de Bordeaux I.
- *CASTEL J. -1977- Introduction à l'étude du phytoplancton des étangs saumâtres du Bassin d'Arcachon. Bull. Soc. Linn. Bordeaux, 7, (sous-presse).
- *CASTEL J. -1979- Plancton estival dans les étangs saumâtres du Bassin d'Arcachon (France). Bull. off. Nat. Pêches Tunisie, 2 (1-2) (sous-presse).
- *CASTEL J. -1979- Description des peuplements de Copépodes meiobenthiques dans un système lagunaire du Bassin d'Arcachon. Utilisation de modèles de distributions d'abondance. Cah. Biol. Mar. (sous-presse).
- *CASTEL J., CASSIFOUR P. & LABOURG P.J. -1977- Croissance et modifications du régime alimentaire d'un Téléostéen Mugiliforme : *Atherina boyeri* Risso, 1810 dans les étangs saumâtres du Bassin d'Arcachon. Vie Milieu, 27(A), p. 385-410.
- *CASTEL J. & COURTIES C. -1979- Structure et importance des peuplements zooplanctoniques dans la baie d'Arcachon : milieux ouverts et lagunes aménagées de Certes. Colloque Ecotron, Brest 3-6 juillet 1978, Actes de Colloques, CNEXO (sous-presse).
- *CASTEL J. & LASSERRE P. -1977- Colonisation et distribution spatiale des Copépodes dans des lagunes semi-artificielles. In : "Biology of Benthic Organisms". 11th Europ. Symp. Mar. Biol., October 1976 (Keegan, B.F., Ceidigh P.O. & Boaden P.J.S. eds), p. 129-146. Pergamon Press, Oxford and New York.
- *CASTEL J. & LASSERRE P. -1979- Modifications de l'équilibre démographique de la meiofaune dans les lagunes aménagées de Certes. Colloque Ecotron, Brest 3-6 juillet 1978. Actes de Colloques, CNEXO (sous-presse).
- *CASTEL J. & LASSERRE P. -1979- Opportunistic Copepods in temperate lagoons of Arcachon Bay : differential distribution and temporal heterogeneity. Estuar. Coast. mar. Sci. (sous-presse).
- CHAMBOLLE P. & CASSIFOUR P. -1975- Influence de l'hypophysectomie sur l'adaptation en eau douce de trois espèces de Mugilidae (Téléostéens marins). C.R. Acad. Sci. Sér.D, 281, p. 659-662.

- C.T.G.R.E.F. -1975- Missions d'études sur l'aquaculture en Italie. La Pisciculture française, 41, p. 67-80.
- DESCAS C. & MURATET L. -1909- Le Bassin d'Arcachon, son histoire, ses réservoirs à poissons. Mem. C.R. Séanc. Congr.nat. Pêche marit., Bordeaux, 52 p.
- *DO CHI T., LABOURG P.J. & LASSERRE G. -1978- Note préliminaire sur les stocks de *Palaemonetes varians* (Crustacé Décapode Natantia) dans les étangs saumâtres du Bassin d'Arcachon. Bull. Ecol., 9, p. 149-155.
- ENGELMAN M.D. -1966- Energetics, terrestrial field studies and animal productivity. In : "Advances in ecological Research" (Cragg J.B. ed.), Vol.3. Academic Press, New York & London, p. 73-115.
- FENCHEL T. -1969- The ecology of marine microbenthos. Ophelia 6, p. 1-182.
- FONTAINE M. -1968- L'aquiculture marine. Bull. Cent. Etud. sci. Biarritz, 7, p. 7-25.
- GALLIS J.L., LASSERRE P. & BELLOC F. -1979a- Fresh-water adaptation of euryhaline Teleost, *Chelon labrosus*. I) Effects of continuance of adaptation, prolactin, cortisol and actinomycin D treatments on plasm osmotic balance and Na⁺-K⁺ ATPase in gill and kidney. Gen. Comp. Endocrinol. (sous-presse)
- *GALLIS J.L., BELLOC F., LASSERRE P. & BOISSEAU J. -1979b- Freshwater adaptation of euryhaline Telost, *Chelon labrosus*. II) Effects of continuance of adaptation, cortisol treatment and environmental calcium on water influx in isolated gill. Gen. Comp. Endocrinol. (sous-presse).
- JANSSON B.O. -1976- Modeling of Baltic ecosystems. Ambio Special Report, n°4, p. 157-169.
- JØRGENSEN B.B. & FENCHEL T. -1974- The sulfur cycle of a marine sediment model system. Marine Biol., 24, p. 189-201.
- LABOURG P.J. -1976- Les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon et l'élevage extensif de poissons euryhalins (muges, anguilles, bars, daurades). La Pisciculture française, 45, p. 35-52.
- *LABOURG P.J. -1979- Structure et évolution des peuplements de la macrofaune invertébrée des lagunes aménagées de Certes. Colloque Ecotron, Brest, 3-6 juillet 1978. Actes de Colloques, CNEXO (sous-presse).
- LABOURG P.J. & STEQUERT B. -1973- Régime alimentaire du bar *Dicentrarchus labrax* L. des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. Bull. Ecol., 4,(3), p. 187-194.
- LASSERRE G. & LABOURG P.J. -1974a- Etude comparée de la croissance des Daurades, *Sparus auratus* L. de la région d'Arcachon et de la région de Sète. Vie Milieu, 24 (1A), p. 156-170.
- LASSERRE G. & LABOURG P.J. -1974b- Etude comparée de la croissance de la Daurade *Sparus auratus* L. des régions d'Arcachon et de Sète. Vie Milieu, 24(2A), p. 357-364.
- *LASSERRE G., LABOURG P.J. & DO CHI T. -1976- Alevinage et exploitation des étangs saumâtres de la région d'Arcachon. Vie Milieu, 26 (2B), p. 299-317.

- *LASSERRE G. & LASSERRE P. -1979- Croissance, production et demande d'énergie d'une population de soles (*Solea vulgaris*) introduite dans une lagune aménagée de Certes. Colloque Ecotron, Brest 3-6 juillet 1978. Actes de Colloques, CNEOX (sous-presse).
- *LASSERRE P. -1971- Increase of ($\text{Na}^+ - \text{K}^+$) dependent ATPase activity in gills and kidneys of two euryhaline marine teleosts, *Crenimugil labrosus* (Risso, 1826) and *Dicentrarchus labrax* (Linné, 1758), during adaptation to fresh water. Life Sci., 10, p. 113-119.
- *LASSERRE P. -1976a- Metabolic activities of benthic microfauna and meiofauna. (NATO Scient. Conf., Les Arcs, 1974). In: "The benthic Boundary Layer" (I.N. McCave ed.), Plenum Press, New York, p. 95-142.
- *LASSERRE P. -1976b- Osmoregulatory responses to estuarine conditions : chronic osmotic stress and competition. In: "Estuarine Processes, Vol. 1: Uses, Stresses and Adaptation to the Estuary (M.L. Wiley ed.), Academic Press, New York and London, p. 395-413.
- *LASSERRE P. -1977- Aspects de l'adaptation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherches écophysiologicals sur la meiofaune et les poissons mugilidés. Thèse doct. Etat, Univ. Bordeaux I.
- LASSERRE P., BOEUF G. & HARACHE Y. -1978- Osmotic adaptation of *Oncorhynchus kusushtch* Walbaum. I. Seasonal variations of gill $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ ATPase activity in coho salmon, 0⁺-age and yearling, reared in fresh water. Aquaculture, 14, p. 365-382.
- *LASSERRE P. & GALLIS J.L. -1975- Osmoregulation and differential penetration of two grey mullets, *Chelon labrosus* (Risso) and *Liza ramada* (Risso) in estuarine fish ponds. Aquaculture, 5, p. 323-344.
- LASSERRE P. & GILLES R. -1971- Modification of the amino acid pool in the parietal muscle of two euryhaline teleosts during osmotic adjustment. Experientia, 27, p. 1434-1435.
- *LASSERRE P., RENAUD-MORNANT J. & CASTEL J. -1976- Metabolic activities of meiofaunal communities in semi-enclosed lagoon. Possibilities of trophic competition between meiofauna and mugilid fish. Proc. 10th Europ. Symp. Mar. Biol. (Persoone G. & Jaspers E. eds), Universa Press, Wetteren, p. 393-414.
- LEDOUX O. -1974- Colloque sur l'Aquaculture, Brest. Actes de Colloques, CNEOX: 409-417.
- LEDOUX O. et DE GUENIN A. -1971- Domaine de Certes. Etude pour la restructuration et le développement fonctionnel des bassins d'aquaculture. Rapport CNEOX, 52 p.
- *LEE T.W. -1979- Structure d'âge et sex-ratio des anguilles argentées dans les lagunes aménagées de Certes. Colloque Ecotron, Brest 3-6 juillet 1978. Actes de Colloques, CNEOX (sous-presse).
- McNEILL S. & LAWTON J.H. -1970- Annual production and respiration in animal populations. Nature, 225, p. 472-474.

- *MALISSEN M.O. & LASSERRE P. -1979- Evolution saisonnière des populations de diatomées benthiques dans les lagunes aménagées de Certes. Colloque Ecotron, Brest 3-6 juillet 1978. Actes de Colloques, CNEXO (sous-presse).
- MILLET M.C. -1856- Considérations générales et pratiques sur l'aquaculture marine. 24 p. Gros et Donmand, Paris.
- MILNE P.H. -1972- Fish and shellfish farming in coastal waters. Fishing News (Books), London, 208 p.
- NIXON S.W. & OVIATT C.A. -1973- Ecology of a New England salt marsh. Ecol. Monogr. 43, p. 463-498.
- ODUM H. -1972- An energy circuit language for ecological and social systems : its physical basis. In: "Systems Analysis and Stimulation in Ecology" (D.C. Patten ed), Academic Press, New York and London, p. 139-211.
- PETRUSEWICZ K. & McFAYDEN A. -1970- Productivity of terrestrial animals : principles and methods. IBP Handbook n° 13, Blackwell Sc. Publ., Oxford, 188p.
- SCHUSTER W.H. -1952- Fish-culture in brackish-water ponds of Java. FAO Indo-Pac. Fish. Council. Sp. Publ. n°1, 143 p.
- STEQUERT B. -1972- Contribution à l'étude de la biologie du bar (*Dicentrarchus labrax* L.) des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. Thèse spécialité Biologie, Université de Bordeaux I.
- VICENTE L. -1979- Présentation du Programme concerté Ecotron, site des Embiez. Colloque Ecotron, Brest 3-6 juillet 1978. Actes de Colloques, CNEXO (sous-presse).
- WIEGERT R.G. -1968- Thermodynamic considerations in animal nutrition. Amer. Zool., 8, p. 71-81.

L'astérisque * désigne les travaux publiés dans le cadre du Programme concerté Ecotron sur le site d'Arcachon.