

Influence du cycle semi-diurne et vives-eaux mortes-eaux sur la disponibilité du matériel particulaire et son utilisation par une population de *Mytilus edulis*

Jean PROU¹, Laurent BARILLÉ^{1,2}, Maurice HÉRAL¹,
Gilles RATISKOL¹, Patrick SOLETCHNIK¹, Serge BOUGRIER¹,
Daniel RAZET¹ et Philippe GEAIRON¹

ABSTRACT

During a fortnightly tidal cycle, a *Mytilus edulis* population was submitted to natural food conditions in the bay of Marennes-Oléron. During 4 tidal cycles, *in vivo* continuous measurements of turbidity and fluorescence were recorded to study the evolution of Total Particulate Matter (TPM), phaeopigments and chlorophyll-a concentrations. Turbidity in the water column is clearly influenced by resuspension of sediment. Degradated cells of phytoplankton were associated with sediments, involving strong correlation between phaeopigments and turbidity. High values of chlorophyll-a were encountered during neap tides when turbidity was low. No relation with resuspension processes were observed.

No effect of fortnightly variability on retention was observed by using covariance analysis. No influence of TPM was detected on clearance rate ($1.5 \text{ l.h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$). Non selectivity of mussels on particles above $2 \mu\text{m}$, resulted in equal clearance rates on TPM, phaeopigments and chlorophyll. Relative importance of microphytobenthos and phytoplankton on filtration is discussed.

RESUME

Une population de *Mytilus edulis*, placée en race-way, a été étudiée dans la baie de Marennes-Oléron en Mai 1992. Des enregistrements en continu de la turbidité et de la fluorescence à l'entrée et à la sortie du race-way ont été effectués pendant 4 cycles semi-diurnes étalés sur un cycle vives-eaux mortes-eaux. L'évolution de la matière particulaire totale montre l'importance des phénomènes de remise en suspension du sédiment. Les phéopigments très fortement corrélés à la matière totale particulaire indiquent que les pigments dégradés sont intimement liés à la dynamique du sédiment. En mortes-eaux, la chlorophylle-a, choisie comme indice de la biomasse algale, semble indépendante des processus de remise en suspension et présente des valeurs fortes associées à des micro-concentrations spatiales de phytoplancton pélagique.

Une analyse de covariance (ANCOVA) montre que la rétention des moules est constante sur le cycle vives-eaux mortes-eaux. La filtration estimée à $1,5 \text{ l.h}^{-1}$ par gramme de poids sec ne présente pas d'influence de la charge sestonique. L'absence de sélectivité du filtre branchial au-dessus de $2 \mu\text{m}$, contrairement à l'huître *Crassostrea gigas*, entraîne une filtration égale estimée avec les trois paramètres étudiés.

En terme de consommation, les parts respectives des phéopigments, de la chlorophylle représentée dans cette étude par un bloom de *Rhizosolenia* sp., et du matériel phytobenthique sont discutées.

¹ I.F.R.E.M.E.R - BP 133 . 17390 La Tremblade

² LBBM, E.A. 1220, IUT, 15, rue François de Vaux de Foletier, 17026 La Rochelle cedex

INTRODUCTION

Le bassin de Marennes-Oléron est le premier centre européen de production d'huîtres creuses *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). Héral *et al.* (1986) ont mis en évidence la surcharge biologique de cet écosystème due à la biomasse trop importante d'huîtres creuses (95000 T), mais aussi aux compétiteurs trophiques de l'huître au nombre desquels l'espèce *Mytilus edulis* (Linné, 1758) occupe une place prépondérante. Sauriau (1992) estime à 2900 T la biomasse de moules sauvages et Boromthanasarat (1986) à 3600 T la biomasse de moules cultivées sur bouchots. Afin de mieux définir la capacité trophique du bassin (Héral, 1985), il est nécessaire d'estimer la déplétion de nourriture occasionnée par les principales populations compétitrices.

De nombreuses études concernant l'alimentation des bivalves, revues par Bayne (1976), Bayne et Newell (1983), Jørgensen (1991), se sont attachées à étudier l'effet des variables environnementales essentielles (température, salinité, concentration particulière) et de la qualité de la nourriture (Bayne *et al.*, 1987). Les relations établies lors d'expériences *in vivo* entre la filtration et la concentration algale, qui ont permis l'analyse des mécanismes physiologiques, se sont avérées difficilement transposables au milieu naturel où la variabilité de la quantité et de la qualité de la nourriture disponible est considérable (Bayne, 1992). Il n'existe que peu de travaux décrivant le comportement des animaux alimentés avec de l'eau de mer non filtrée en provenance du milieu naturel (Wright *et al.*, 1982; Matthews *et al.*, 1989) ou soumis aux variations naturelles de la composition spatiale et temporelle de la nourriture liée aux cycles de marée (Fréchette et Bourget, 1987; Stenton-Dozey et Brown, 1992). A Marennes-Oléron, le cycle vives-eaux mortes-eaux et le cycle semi-diurne de la marée sont principalement responsables de la variabilité temporelle de la colonne d'eau (Prou, 1991). L'action du vent local, des courants de marée sont les facteurs induisant la remise en suspension des sédiments vaseux des estrans (Raillard, 1991). Les phénomènes d'érosion agissent aussi sur le matériel phytobenthique associé au sédiment (De Jonge, 1992) et sur les cellules algales dégradées.

Le but de cette étude est d'établir la disponibilité de la nourriture particulière en fonction de la variabilité de la colonne d'eau à court terme sur un cycle semi-diurne et à moyen terme sur un cycle vives-eaux mortes-eaux et d'analyser les réponses physiologiques d'une population de moules *Mytilus edulis* au niveau de la rétention, de la filtration et de la consommation.

MATERIEL ET METHODES

Le site expérimental est situé au centre du bassin de Marennes-Oléron (figure 1). Le choix de ce site a été dicté par sa position représentative des conditions hydrologiques moyennes du secteur ostréicole (Héral *et al.*, 1983).

A chaque cycle de marée, l'eau est pompée en continu à 50 cm au-dessus de l'estran sablo-vaseux et alimente un race-way pendant environ 9 h, le point de prélèvement étant à sec à marée basse. Le volume du race-way est de 65 litres et le flux laminaire ainsi créé permet la mesure d'une rétention significative entre l'entrée et la sortie, tout en évitant la remise en suspension des biodépôts produits par les animaux. Le débit d'eau (10 l.mn^{-1}) et le nombre d'animaux placés dans le race-way (≈ 250) sont aussi choisis de manière à assurer une rétention significative sans cependant dépasser 50% de rétention. Des mesures de turbidité et de fluorescence *in vivo* sont effectuées à l'entrée et à la sortie du race-way (figure 2). L'enregistrement en continu de ces valeurs et du débit s'effectue au moyen d'une carte d'acquisition Analog Connection reliée à un micro-ordinateur. La visualisation en temps réel des signaux (pas d'échantillonnage = 1 mn) permet les ajustements nécessaires du débit dans le race-way.

Les expérimentations ont été conduites en mai 1992 du 19 Mai au 1er Juin et ont porté sur 4 cycles particuliers : 19 et 1er Juin, marées de vives-eaux (VE); 23 et 28 Mai, marées de mortes-eaux (ME).

Des prélèvements sont réalisés toutes les heures afin d'étalonner les signaux en continu. Les matières en suspension sont mesurées par filtration de 500 ml d'eau de mer sur filtres Whatman GFC ($\emptyset 47$). Après rinçage, les filtres déshydratés et prépesés sont stockés à l'étuve à 60°C pendant 24

heures. La fraction minérale est séparée du matériel organique par crémation à 450°C pendant 1 heure.

La chlorophylle et les phéopigments sont mesurés par filtration de 100 ml sur filtres Whatman GFC (ø 25). La détermination des pigments est effectuée selon la méthode fluorimétrique de Yentsch et Mentzel (1963) décrite par Neveux (1973).

Pour chaque cycle de marée, le signal du néphélomètre (NTU) est transformé en concentration pondérale de seston total (ST) par l'utilisation d'une droite d'étalonnage construite à partir des valeurs discrètes de seston $ST = f(NTU)$. Les évolutions temporelles de chlorophylle (CHLA) et de phéopigments (PHEO) à l'entrée et à la sortie du race-way sont calculées à l'aide de la régression linéaire multiple $CHLA$ ou $PHEO = f(NTU, FLUO)$.

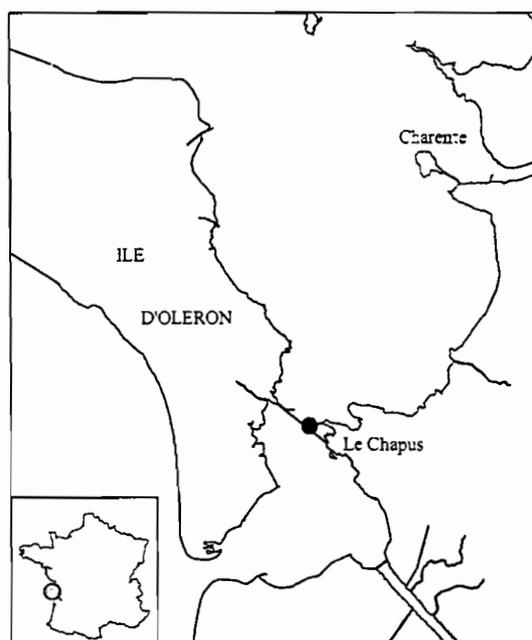


Figure 1. Carte du bassin de Marennes-Oléron et situation du point de prélèvement

Le pourcentage de particules retenues par rapport à la ration fournie (R) est estimé par régression entre la Sortie (S) et l'Entrée (E) des prélèvements discrets :

$$S = a \times E + b$$

$$R = (E - S) / E = (1 - a) - b/E$$

La filtration (F) en litres par heure et par gramme de poids sec de moule est calculée de la façon suivante :

$$F = R \times d / Nb / (Bi/Nb)^k$$

où d est le débit en $l.h^{-1}$, Nb le nombre d'animaux dans le race-way, Bi la biomasse de moules en g de poids sec et $k = 0,67$ le coefficient d'allométrie de poids, utilisé par Bayne *et al.* (1987) et estimé par Møhlenberg et Riisgård (1979).

Les 20 (VE) et 27 Mai (ME) ainsi que le 1er Juin (VE), des échantillons d'un litre d'eau à l'entrée du race-way ont été prélevés et fixés par 10 ml de lugol et 12 ml de formol. Après

conservation à l'obscurité, des comptages des genres dominants de diatomées sont effectués. Le 20 Mai (VE) et 24 Mai (ME), des prélèvements sont effectués pour la détermination de la distribution de taille des particules. Les comptages sont réalisés sur un compteur de particules Multisizer Coultronics équipé d'une sonde de 100 μm .

Les moules utilisées (taille moyenne de 45 mm) pendant l'expérience proviennent d'élevages situés au nord de l'île d'Oléron (Boyardville). Une analyse des caractéristiques génétiques d'un échantillon de moules de cette région a montré sans ambiguïté des allèles propres au taxon *Mytilus edulis*.

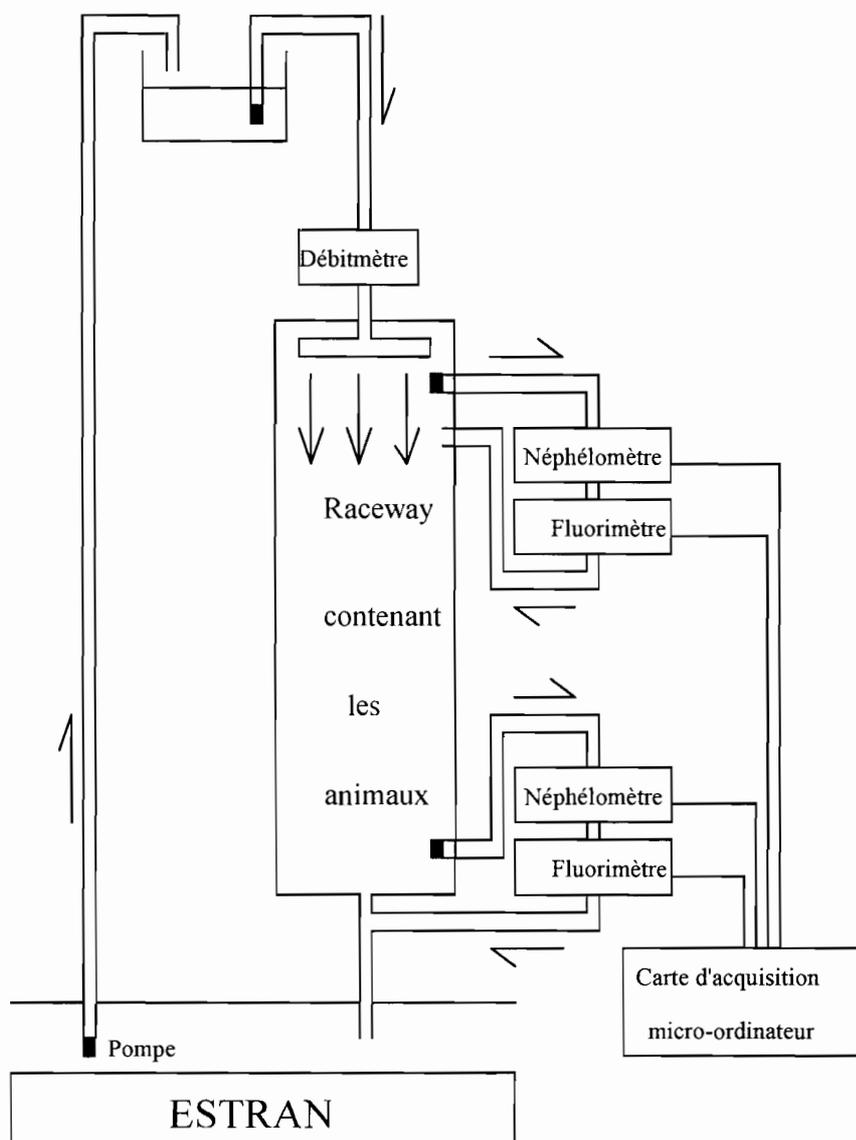


Figure 2. Protocole expérimental

RESULTATS

La colonne d'eau

Date	Débits l.h ⁻¹	Biomasse totale g sec	Nombre d'individus	Seston total mg.l ⁻¹ (écart-type)	Chlorophylle µg.l ⁻¹ (écart-type)	Phéopigments µg.l ⁻¹ (écart-type)	Coeff. de marée
19 mai	576	142,1	235	46 (17)	4,1 (1,3)	3,0 (1,2)	79
23 mai	534	166,0	270	33 (10)	4,6 (2,2)	1,5 (0,6)	48
28 mai	552	162,5	260	30 (15)	5,2 (1,0)	1,4 (0,9)	53
1 Juin	516	173,6	248	52 (15)	3,1 (1,4)	2,6 (1,0)	85

Tableau 1 : Conditions expérimentales moyennes lors des quatre cycles de marée étudiés.

Le tableau 1 indique les valeurs moyennes des 3 paramètres mesurés pour chaque cycle étudié. Les 19 et 1er juin reflètent des conditions de vives-eaux (coefficients 79 et 85) alors que les marées du 23 et 28 Mai sont des marées typiques de mortes-eaux (coefficients 48 et 53). Les valeurs moyennes de seston enregistrées (46 et 52 mg.l⁻¹, en vives-eaux ; 33 et 30 mg.l⁻¹, en mortes-eaux) et de phéopigments (3 et 2,6 µg.l⁻¹, en vives-eaux ; 1,5 et 1,4 µg.l⁻¹, en mortes-eaux) montrent que les marées de vives-eaux entraînent des charges sestoniques plus fortes qu'en mortes-eaux. Les évolutions temporelles du seston total sur les cycles semi-diurnes décrites à la figure 3 confortent cette distinction.

Ces résultats peuvent être expliqués par les processus d'érosion-sédimentation prédominants dans le bassin de Marennes-Oléron. La vitesse du courant et l'action du vent, associées au marnage important expliquent les fortes remises en suspension locales enregistrées sur les larges estrans vaseux. Les turbidités les plus fortes sont localisées au début de chaque cycle (figure 3) lorsque le front de marée progresse sur l'estran, la faible hauteur d'eau et le clapot généré par le vent même faible suffisant à expliquer les fortes concentrations sestoniques. Lorsque la hauteur d'eau augmente, le matériel remis en suspension est transporté à condition que les vitesses de courant ou que l'agitation liée à la houle soient assez fortes (turbulence). Ainsi, les évolutions temporelles du seston lors des marées de vives-eaux montrent un deuxième pic de turbidité lié au transport des particules en suspension venant des estrans situés plus au nord (figure 3 VE). Ceci a été confirmé par des études de trajectoires issues des modèles numériques et par des suivis de drogue. En marée de mortes-eaux, les vitesses de courant sont trop faibles pour entraîner la remise en suspension et favorisent la sédimentation.

L'évolution des phéopigments dans la colonne d'eau présente le même schéma que pour le seston. Les phéopigments sont un des produits de dégradation de la chlorophylle. Les cellules

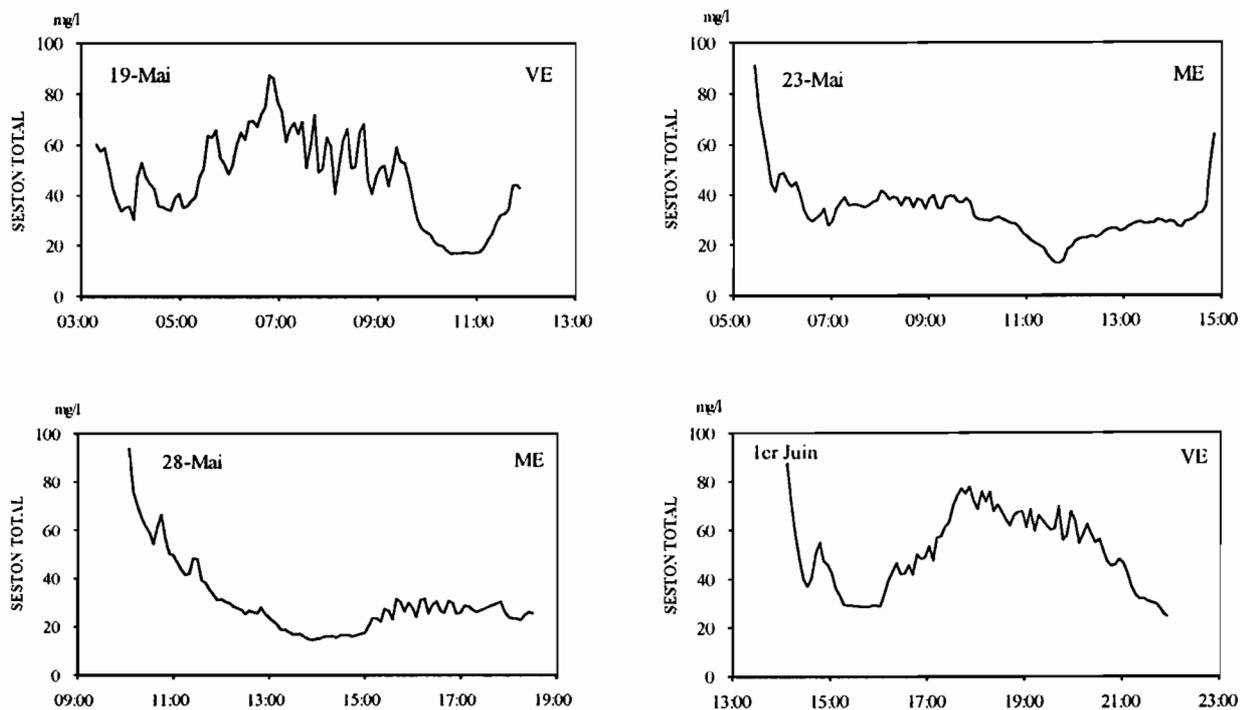


Figure 3. Evolution du seston total pendant 4 cycles semi-diurnes. Marée de vives-eaux (VE). Marée de mortes-eaux (ME).

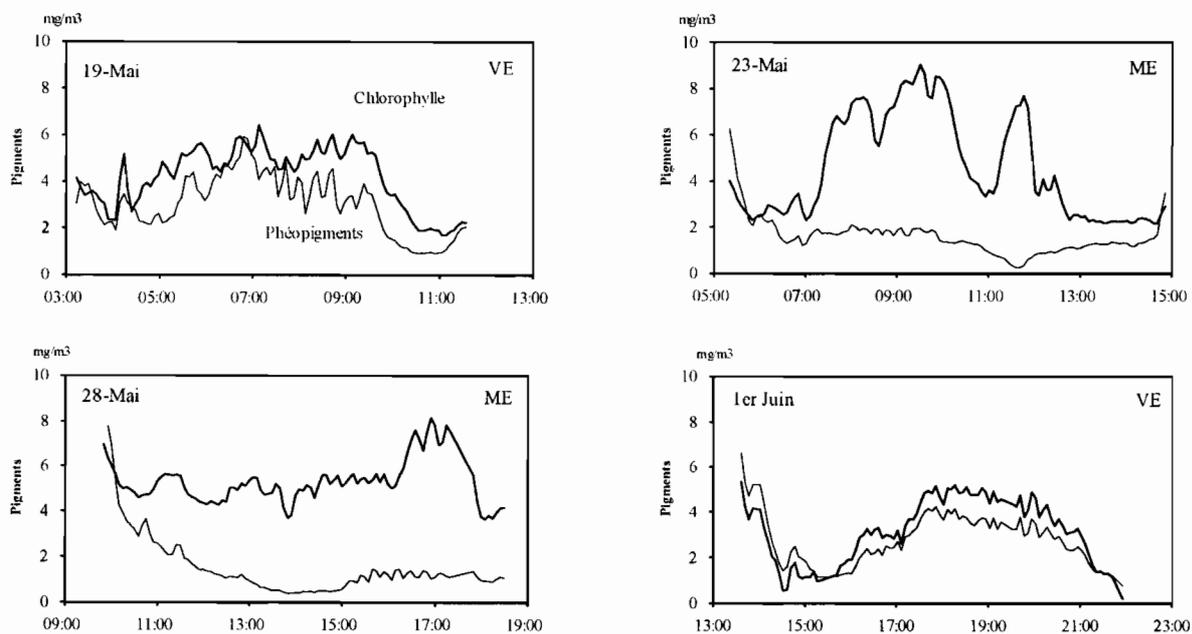


Figure 4. Evolution des pigments (chlorophylle et phéopigments) pendant les 4 cycles semi-diurnes.

phytoplanctoniques mortes isolées, et, associées ou non dans les pseudofécès et les pelotes fécales produites par les animaux suivent de la même manière que les particules inorganiques les mécanismes d'érosion-sédimentation. Ainsi, une relation entre phéopigments et seston, établie sur les prélèvements discrets montre une forte corrélation :

$$\text{PHEO } [\mu\text{g.l}^{-1}] = 0,05037 \text{ ST } [\text{mg.l}^{-1}] - 0,2081 \quad (R^2 = 0,74 ; \text{dl} = 82)$$

Les valeurs moyennes de chlorophylle sont assez constantes sur les quatre cycles (4,1 et 3,1 $\mu\text{g.l}^{-1}$, en vives-eaux ; 4,6 et 5,2 $\mu\text{g.l}^{-1}$, en mortes-eaux), ne montrant pas de relation avec la charge sestonique. Les évolutions temporelles décrites dans la figure 4 mettent en évidence des différences entre les marées de vives-eaux et de mortes-eaux. Les marées de vives-eaux (19 Mai et 1er Juin) montrent une relation entre la chlorophylle et la charge sestonique.

$$\text{CHLA } [\mu\text{g.l}^{-1}] = 0,055 \text{ ST } [\text{mg.l}^{-1}] + 0,957 \quad (R^2 = 0,69 ; \text{dl} = 13)$$

Cette relation peut être expliquée par la présence de cellules phytobenthiques liées au sédiment, participant ainsi aux échanges verticaux entre le substrat sédimentaire et la colonne d'eau.

En marées de mortes-eaux (23 et 28 mai), les débuts de cycle où l'érosion est forte (faible hauteur d'eau) montrent une nette dépendance avec le seston total. Ce phénomène peut aussi être interprété comme la remise en suspension de cellules phytobenthiques. En milieu de cycle, lorsque les vitesses de courant sont faibles et la hauteur d'eau importante, il n'est plus observé de relation entre chlorophylle et matières en suspension.

L'évolution de la chlorophylle lors du cycle du 23 Mai (fig. 4) montre des pics bien lissés pouvant être interprétés comme des micro-concentrations spatiales de phytoplancton dont la concentration maximale atteint 9 $\mu\text{g.l}^{-1}$. L'absence de relation avec les paramètres de remise en suspension peut faire penser à un développement de cellules phytoplanctoniques pélagiques. Des comptages des principaux genres de Diatomées ont été effectués dans la même période et permettent ainsi de confirmer cette hypothèse.

La composition algale

Les figures 5 et 6 illustrent la composition de la colonne d'eau en Diatomées centriques et pennées. L'ordre des Centrales (fig.6) est illustré par la forte prédominance de *Rhizosolenia sp.* décrit par Ricard (1987) comme étant un genre spécifiquement pélagique. Il est particulièrement bien représenté pendant la première marée de vives-eaux (20 Mai) et pendant la marée de mortes-eaux du 27 Mai. Lors de la marée de revif (1er Juin), son influence est moins prédominante et s'équilibre avec les genres *Melosira sp.* et *Coscinodiscus sp.*. Les Diatomées pennées majoritairement benthiques sont bien représentées lors de la première marée de vives-eaux (20 Mai) par les genres *Navicula sp.*, *Nitzschia sp.*, *Fragilaria sp.*, *Thalassionema sp.* et *Cocconeis sp.* Le 1er Juin, seule la prédominance des genres *Fragilaria sp.*, *Navicula sp.* et *Nitzschia sp.* est constatée. La marée de mortes-eaux (27 Mai), n'est plus représentée que par les genres *Navicula sp.* et *Nitzschia sp.* (figure 5).

Un prélèvement isolé effectué le 24 Mai, lors d'une forte augmentation de la fluorescence, montre parallèlement une forte concentration en chlorophylle (10 $\mu\text{g.l}^{-1}$), et une concentration de 100 000 cellules.l⁻¹ de *Rhizosolenia sp.*, ce qui laisse supposer que les pics de chlorophylle observés en mortes-eaux sont prioritairement composés d'algues du genre *Rhizosolenia sp.* dont la taille mesurée varie entre 50 et 150 μm .

La consommation

Les valeurs résumées au tableau 2 montrent une forte dépendance du coefficient de marée et donc de la charge sestonique moyenne sur les consommations en seston et phéopigments.

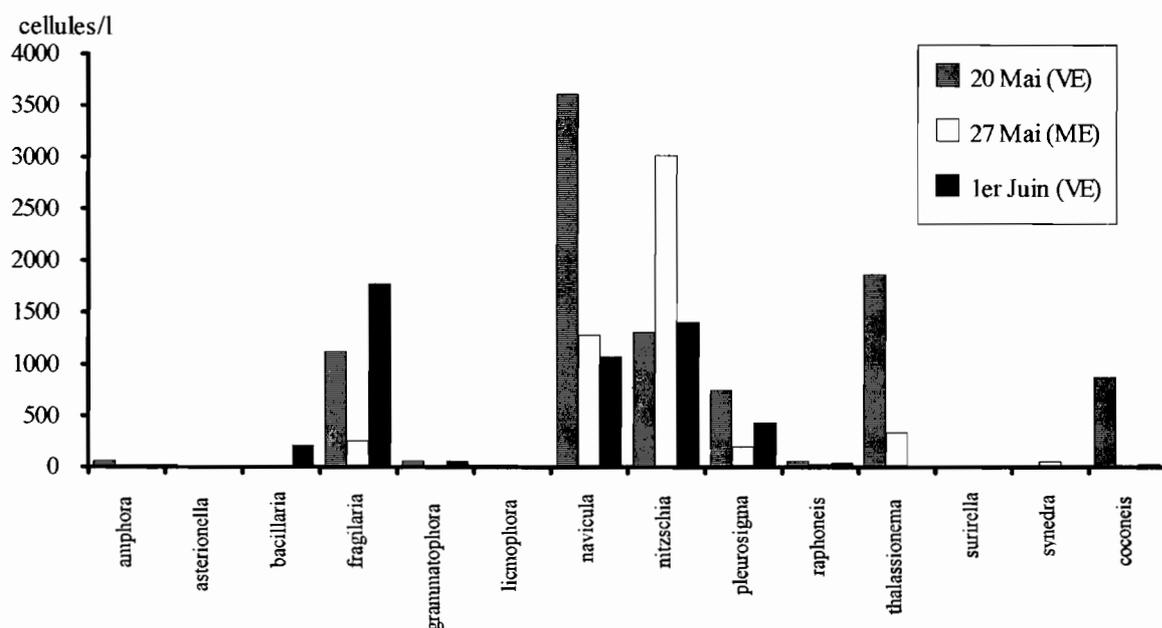


Figure 5. Concentrations moyennes journalières des Diatomées pennées les 20, 27 Mai et 1er Juin.

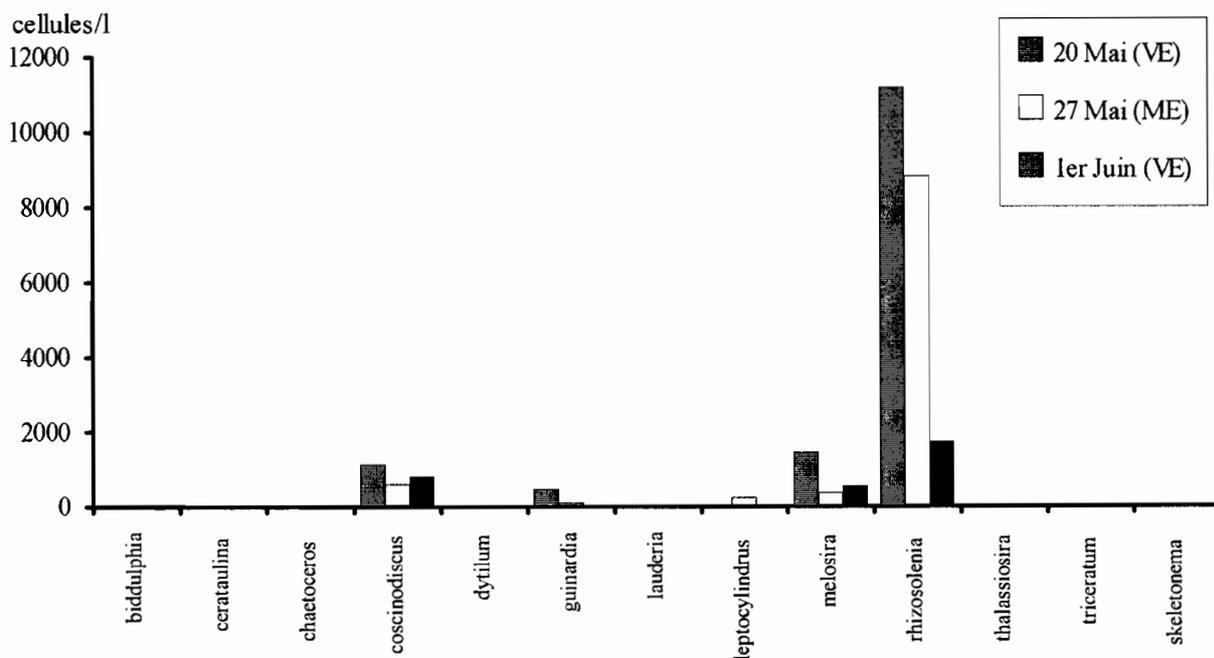


Figure 6. Concentrations moyennes (géométriques) journalières des Diatomées centrales les 20, 27 Mai et 1er Juin.

La figure 7 illustre cette dépendance. On peut ainsi évaluer à $0,053 \mu\text{g}$, la quantité de phéopigments consommés par mg de seston consommé. La consommation en chlorophylle est supérieure à celle des phéopigments et ne montre pas de variabilité au cycle vives-eaux mortes-eaux. Les cycles du 19 Mai (VE) et du 28 Mai (ME) montrent des valeurs similaires de consommation ($7,7$ et $7,5 \mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g sec}^{-1}$) alors que les évolutions temporelles des signaux de chlorophylle sont différentes.

Date	Seston $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$	Phéopigments $\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$	Chlorophylle $\mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$
19 Mai	66	3,7	7,7
23 Mai	46	2,5	8,9
28 Mai	23	1,3	7,5
1er Juin	65	2,8	4,15

Tableau 2. Consommation moyenne du seston, des phéopigments et de la chlorophylle calculée sur chaque cycle de marée et standardisée pour une moule de 1 g de poids sec.

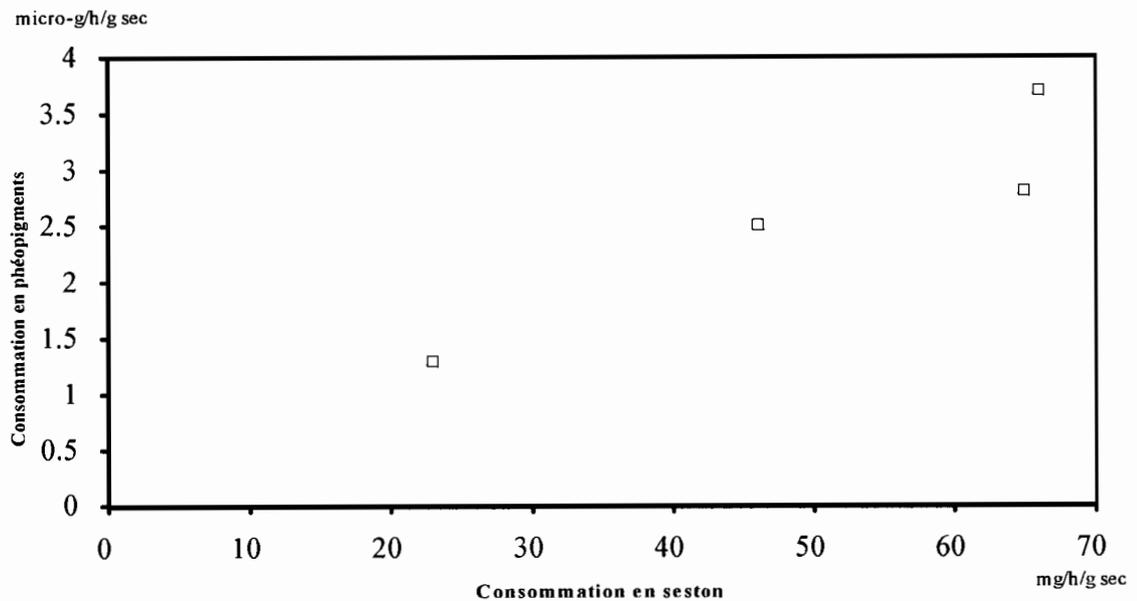


Figure 7. Relation entre la consommation des phéopigments et celle du seston par heure et par gramme de chair sèche de moule

La filtration

Une analyse de covariance sur les concentrations de sortie du race-way avec les concentrations d'entrée comme covariable a permis de tester l'effet du cycle vives-eaux mortes-eaux. Le tableau 3 montre qu'aucun effet n'est mis en évidence. La rétention totale et par conséquent la filtration (dans la mesure où les conditions de débits et de biomasse sont restées constantes), ne montrent pas de réponse liée à la variabilité entre les cycles étudiés.

Paramètre étudié	Statistique F	Significativité à 95%	Nombre de valeurs	Pente	Ordonnée à l'origine	R ²
SESTON	0,00015	non F(2;30)=3,32	31	0,492	2,363	0,89
PHEOPIGMENTS	1,09	non F(2;20)=3,49	25	0,497	0,174	0,94
CHLOROPHYLLE	2,33	non F(2;30)=3,32	35	0,459	0,151	0,63

Tableau 3. Tests de l'effet vives-eaux mortes-eaux sur la rétention totale. Résultats de l'ANCOVA sur le modèle $\text{Sortie} = f(\text{Entrée})$ et coefficients de régression estimés du modèle linéaire.

La figure 8 résume les résultats de calculs de la filtration sur les trois paramètres étudiés. Chaque calcul de filtration est exprimé dans sa relation avec la concentration du paramètre considéré. Les filtrations estimées s'établissent à $1,5 \text{ l.h}^{-1}.\text{g sec}^{-1}$ pour le seston, $1,4 \text{ l.h}^{-1}.\text{g sec}^{-1}$ pour les phéopigments et $1,6 \text{ l.h}^{-1}.\text{g sec}^{-1}$ pour la chlorophylle.

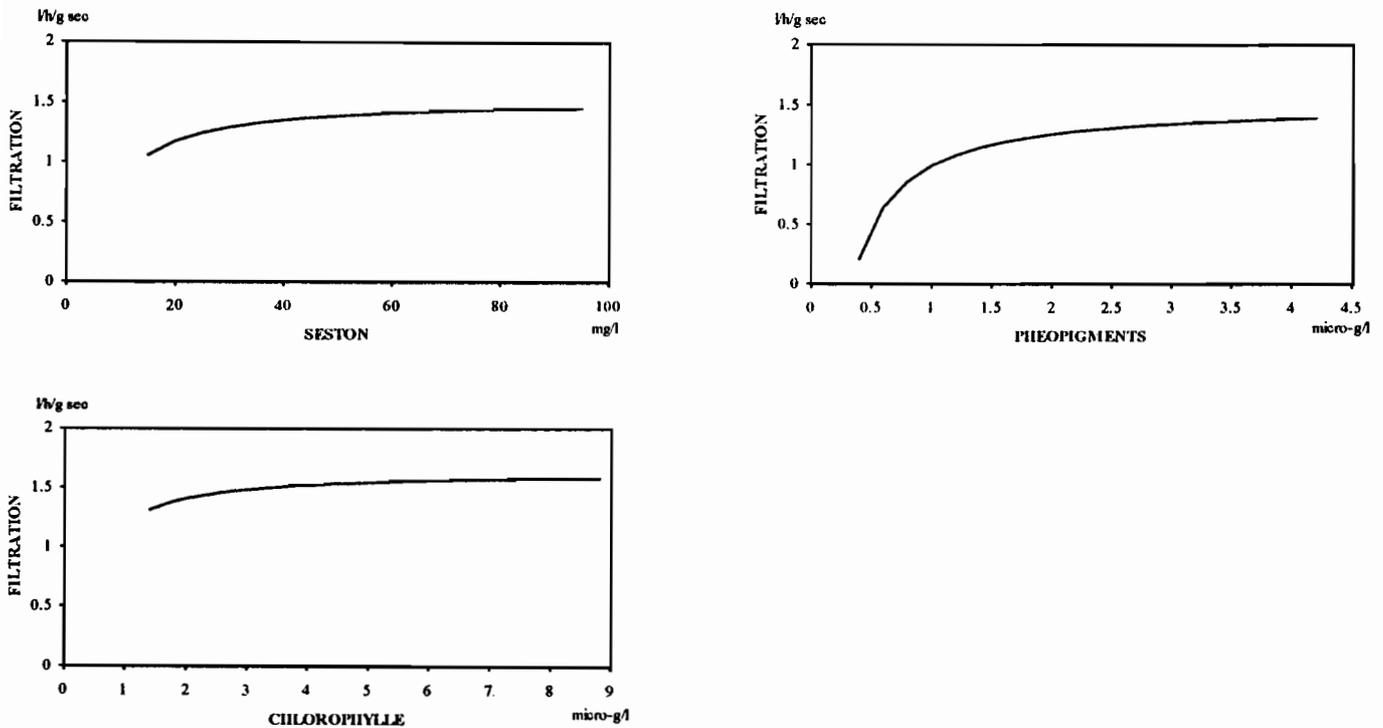


Figure 8 : Estimation de la filtration calculée à partir du seston, des phéopigments et de la chlorophylle en fonction de leurs concentrations respectives.

DISCUSSION

Les résultats présentés ne montrent pas d'effet de la concentration sur la filtration tant au niveau du cycle de marée semi-diurne (figure 8) que sur le cycle vives-eaux mortes-eaux (ANCOVA, $P > 0,05$). La valeur de filtration estimée à $1,5 \text{ l.h}^{-1} \cdot \text{g sec}^{-1}$ est concordante avec les calculs effectués par Hawkins et Bayne (1993) dans des expériences conduites parallèlement sur des individus. L'indépendance de la filtration avec la charge corrobore les résultats de Prins et Smaal (1990), Smaal *et al.* (1986) et Hawkins et Bayne (1993). Cependant, d'autres auteurs, Widdows *et al.* (1979), Kiørboe *et al.* (1980) mettent en évidence *a contrario* une influence négative de la charge sur la filtration. Il semble, en comparant les protocoles expérimentaux, que l'utilisation de populations de *Mytilus edulis* soumises aux conditions du milieu naturel en continu (Prins et Smaal, 1990; Smaal *et al.*, 1986; cette étude) montre une filtration plus constante que dans des conditions typiquement expérimentales et sur des animaux isolés. Les études sur des animaux isolés peuvent engendrer de nombreux biais liés à la forte variabilité écophysiologique individuelle et au choix des individus sélectionnés pour leur forte activité.

Le calcul de la filtration utilisé dans cette étude est lié à l'efficacité de rétention du filtre branchial et peut donc varier en fonction de la distribution des tailles des particules. Pour l'huître *Crassostrea gigas*, la filtration calculée de la même manière présente des valeurs plus fortes pour la chlorophylle que pour le seston total (Soletchnik *et al.*, 1991). En effet, la majorité des cellules algales ont une taille supérieure au mode enregistré pour les particules minérales composant la majeure partie du seston. Ainsi, le filtre branchial possède une sélectivité plus forte pour les cellules algales que pour le seston. (Razet *et al.*, 1990; Barillé *et al.*, 1993a).

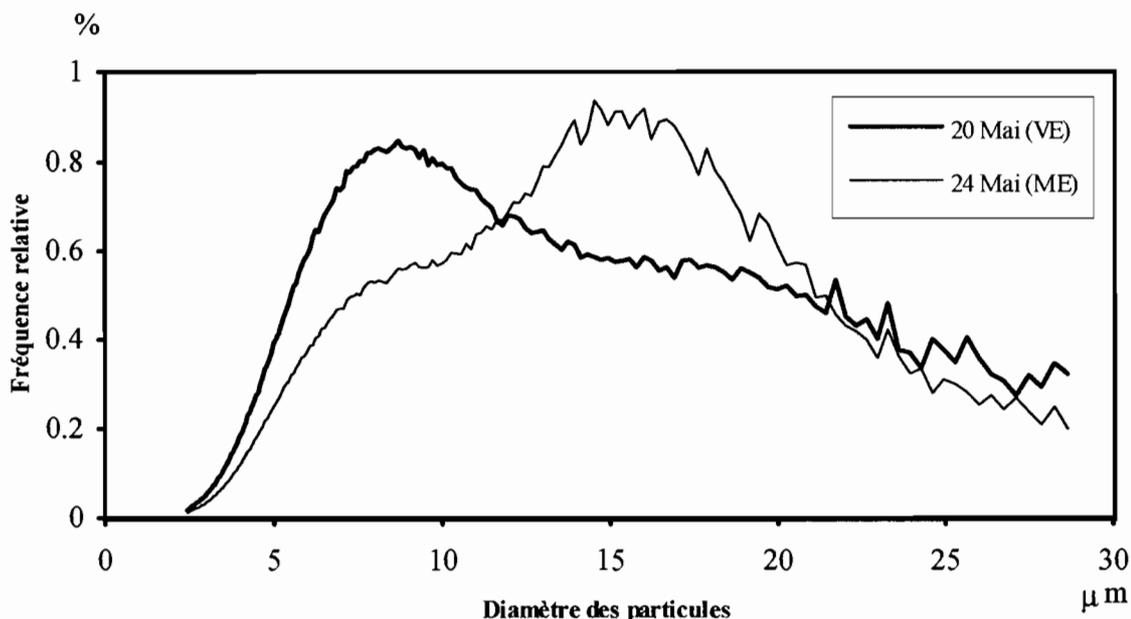


Figure 9. Distribution moyenne (fréquence relative) du volume de particules en fonction de la taille lors de deux marées en Mai 1992 au Chapus.

Vahl (1972), Møhlenberg et Riisgård (1978) montrent que la moule présente une rétention non sélective au-dessus de $2 \mu\text{m}$. La figure 10 corrobore ces résultats, l'optimum de rétention étant atteint pratiquement dès le plus petit diamètre mesuré, soit $2,45 \mu\text{m}$. Chez une population de *Crassostrea gigas*, l'optimum de rétention en milieu naturel, est estimé par Barillé *et al.* (1993b) à $10 \mu\text{m}$. Cette différence entre les deux espèces explique que, chez la moule, contrairement à l'huître, la filtration calculée sur le seston rejoint celle calculée sur la chlorophylle. Dans ces cas et contrairement à *Crassostrea gigas*, la valeur de filtration peut être utilisée comme valeur de "taux de pompage".

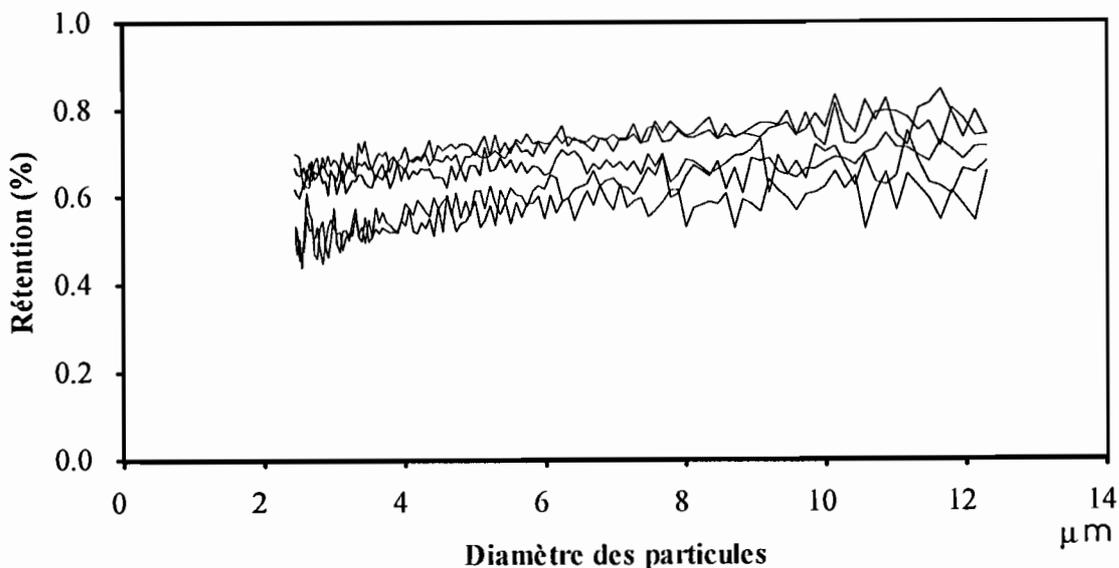


Figure 10. Rétention relative (%) des particules du seston en fonction de la taille lors du cycle de marée du 23 Mai 1992 (ME).

A Marennes-Oléron, lors des marées de vives-eaux, les charges sestoniques sont assez élevées et la distribution des tailles de particules, majoritairement inorganiques, est centrée sur 5 µm en nombre de particules (Prou *et al.*, 1992). Le mode s'établit entre 8 et 9 µm lorsque les distributions sont déterminées en volume (figure 9), confirmant les résultats obtenus par Barillé *et al.*, (1993b) en Mai 1991 sur ce même site. Cependant, en mortes-eaux (24 Mai), le mode se déplace autour de 15 µm (figure 9). Ceci s'explique par les charges sestoniques plus faibles causées par la sédimentation, augmentant l'importance relative des concentrations phytoplanctoniques. L'absence de sélectivité chez la moule au niveau de la rétention permet d'expliquer que, même en présence de distribution de taille de particules très différentes entre VE et ME, les tests de comparaison (ANCOVA) ne montrent aucune différence dans la filtration dans le cycle vives-eaux mortes-eaux.

A débit et filtration constant (indépendance avec la charge), la consommation est proportionnelle à la concentration d'entrée du race-way ($[E-S] \times d = F \times E$), (tableaux 1 et 2). Ceci s'avère juste au regard des tableaux 1 et 2. Pour le seston et les phéopigments, les marées de vives-eaux montrent des concentrations et des consommations plus fortes qu'en mortes-eaux. La chlorophylle, de même, montre une concentration et une consommation le 1er Juin plus faible que pour les autres cycles.

Dans le bassin de Marennes-Oléron, les périodes de forte croissance (printemps et automne) correspondent aux périodes de fortes concentrations planctoniques (Héral *et al.*, 1989). Les résultats exposés illustrent l'importance des différentes sources de chlorophylle à travers le cycle vives-eaux mortes-eaux. La consommation en vives-eaux est largement influencée par les apports du sédiment, qu'il s'agisse du phytoplancton détritique, des pseudofécès, des fécès ou des cellules phyto-benthiques remises en suspension. La consommation en mortes-eaux est plutôt influencée par les cellules phytoplanctoniques ou les cellules phytobenthiques assez motiles pour rester en suspension dans la colonne d'eau (tychoplanctoniques). Les cycles étudiés montrent la prépondérance du genre *Rhizosolenia* sp. dans la composition algale. Les fortes concentrations rencontrées expliquent les fortes consommations de chlorophylle enregistrées pendant les cycles du 23 et du 28 Mai. Le 1er Juin, lorsque le bloom de *Rhizosolenia* sp. s'atténue, les consommations chutent. Le phytobenthos représenté principalement par les genres *Navicula* sp., *Nitzschia* sp. et *Fragilaria* sp. assure alors l'essentiel de la consommation en chlorophylle. De Jonge et Van Beusekom (1992) montrent, dans

l'embouchure de l'Ems, que le phytobenthos participe pour 22% au total de la biomasse chlorophyllienne et pour 100% plus en amont où les remises en suspension sont plus fortes. Baillie et Welsh (1980), Anderson *et al.* (1981) donnent plusieurs causes à la remise en suspension du matériel phytobenthique et des phéopigments sur les estrans vaseux. Au début du flot, la faible hauteur d'eau, la vitesse du courant, l'effet du vent sur le front de marée et les courants de convection liés à la différence de température entre l'eau et l'estran surchauffé pendant l'assec, expliquent les remises en suspension du sédiment et de la microflore associée.

Baillie et Welsh (1980) et Gouletquer (1989) notent la stabilité saisonnière de la biomasse phytobenthique contrairement à la biomasse phytoplanctonique plus sujette à de grandes variabilités temporelles. Les consommations des filtreurs en élevage sur les estrans sont donc très largement influencées par la flore phytobenthique. Le 1er Juin, par exemple ne montre pas d'importantes concentrations de cellules phytoplanctoniques (figure 6). La consommation est malgré tout de $4,15 \mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ s.

Une partie du matériel consommé revient au milieu naturel sous forme de pseudofécès et de fécès. Les pigments ainsi dégradés après l'ingestion et illustrés ici par les phéopigments sont intégrés au processus d'érosion-sédimentation par leur agglutination dans les pelotes fécales. Ils interviennent ainsi, pendant leur phase de lyse, dans la consommation de l'animal.

La remise en suspension du matériel minéral dans la colonne d'eau agit comme une dilution de la ressource nutritive pour le bivalve si l'on se réfère aux indices classiques de qualité de nourriture comme le pourcentage de matière organique (Berg et Newell, 1986) ou le rapport chlorophylle/seston total (Anderson et Meyer, 1986). L'impact de cette dilution est illustrée à la figure 9 où le mode des particules passe de $15 \mu\text{m}$ à $5 \mu\text{m}$ sous l'effet de l'augmentation de la charge sestonique majoritairement minérale. On peut supposer que cette différence de qualité de la nourriture entraîne chez l'animal un coût énergétique plus important en vives-eaux qu'en mortes-eaux. En effet, la filtration étant constante sur le cycle, c'est au niveau du tri des particules lors de la production des pseudofécès (Kiørboe et Møhlenberg, 1981) et lors de l'assimilation (Prins *et al.*, 1991), que l'animal peut être amené à une dépense énergétique plus élevée en vives-eaux qu'en mortes-eaux. Cette énergie dépensée semble malgré tout bien utilisée puisque la partie disponible pour la croissance (Scope for Growth) est en relation avec la charge sestonique (Hawkins et Bayne, 1993).

BIBLIOGRAPHIE

- Anderson F.E., Black L., Watling L.E., Mook W. & Mayer L.M., 1981. A temporal and spatial study of mudflat erosion and deposition. *Journal of Sedimentary Petrology*, 51(3) : 729-736.
- Anderson F.E. & Meyer L.M., 1986. The interaction of tidal currents on a disturbed intertidal bottom with a resulting change in particulate matter quantity, texture and food quality. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 22 : 19-29.
- Baillie P.W. & Welsh B.L., 1980. The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipellic algae in an estuary. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 10 : 165-180.
- Barillé L., Prou J., Héral M. & Bougrier S., 1993a. No influence of food quality, but ratio-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 171 : 91-106.
- Barillé L., Prou J., Héral M. & Soletchnik P., 1993b. Feeding behaviour of a population of *Crassostrea gigas* in the natural environment of Marennes-Oleron during a spring tide cycle : resource availability and utilization. Poster World Aquaculture conference, Toremolinos, Spain.
- Bayne B.L., 1976. Marine mussels, their ecology and physiology. Cambridge University Press, London.
- Bayne B.L., 1992. Feeding physiology of bivalves : time-dependence and compensation for changes in food available, NATO ASI Series, subseries G : Ecological science vol. 33, R.F. Dame (ed.) : bivalve filter feeder in estuarine and coastal ecosystem processes.
- Bayne B.L., Newell R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In : Saleuddin, A.S.M. Wilbur, K.M. (eds.). The Mollusca, vol.4, Physiology, Part 1. Academic Press, New-York : 407-515.

- Bayne B.L., Hawkins A.J.S. & Navarro E., 1987. Feeding and digestion by the common mussel *Mytilus edulis* L. (Bivalvia : Mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **111** : 1-22.
- Berg J.A., Newell R.I.E., 1986. Temporal and spatial variations in the composition of seston available to the suspension feeder *Crassostrea virginica*. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **23** : 375-386.
- Boromthanasart S., 1986. Les bouchots à *Mytilus edulis* L. dans l'écosystème de Marennes-Oléron (France) : Aspects biologique et bioénergétique. Thèse Doctorat 3ème cycle, Océanologie, Université Aix-Marseille II : 142 p.
- De Jonge V.N., 1992. Physical processes and dynamics of microphytobenthos in the Ems estuary (the Netherlands). Thesis Rijksuniversiteit Groningen. With ref. ISBN 90-369-0112-X : 176 p.
- De Jonge V.N. & Van Beusekom J.E.E., 1992. Contribution of resuspended microphytobenthos to total phytoplankton in the Ems estuary and its possible role for grazers. *Netherlands Journal of Sea Research*, **30** : 91-105.
- Fréchette M. & Bourget E., 1987. Significance of small-scale spatio-temporal heterogeneity in phytoplankton abundance for energy flow in *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, **94** : 231-240.
- Gouilletquer P., 1989. Etude des facteurs environnementaux intervenant sur la production de la palourde japonaise d'élevage *Ruditapes philippinarum*. Thèse Doctorat 3ème cycle, Océanographie, Université de Bretagne Occidentale : 347p.
- Hawkins A.J.S. & Bayne B.L., 1993. Monitoring feeding responses to wide fluctuations in food availability that occur during natural tidal cycles. EEC FAR contract n° AQ2500.
- Héral M., 1985. Evaluation of the carrying capacity of Molluscan Shellfish Ecosystems. Aquaculture Shellfish Culture Development and Management. International Seminar in La Rochelle, IFREMER : 297-318.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.M., Berthome J.P. & Garnier J., 1983. Caractéristiques saisonnières de l'hydrologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes*, **46** : 97-119.
- Héral M., Deslous-Paoli J.M., Prou J., 1986. Dynamiques des productions et des biomasses des huîtres creuses cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. CIEM C.M. 1986/F : 41.
- Héral M., Razet D. & Prou J., 1989. Acquisition de données en continu sur la matière particulaire de la baie estuarienne de Marennes-Oléron pendant le bloom printanier planctonique : effet sur le taux de filtration de l'huître *Crassostrea gigas*. CIEM C.M./K : 34.
- Jørgensen C.B., 1991. Bivalve filter feeding : hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen and Olsen, Fredensborg.
- Kjørboe T., Møhlenberg F., 1981. Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, **5** : 291-296.
- Kjørboe T., Møhlenberg F. & Nøhr O., 1980. Feeding, particle selection and carbon absorption in *Mytilus edulis* in different mixtures of algae and resuspended bottom material. *Ophelia*, **19**(2) : 193-205.
- Matthews S., Lucas M.I., Stenton-Dozey J.M.E. & Brown A.C., 1989. Clearance and yield of bacterioplankton and particulates for two suspension-feeding, infaunal bivalves, *Donax serra* Röding and *Macra lilacea* Lam. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **125** : 219-234.
- Møhlenberg F. & Riisgård H.U., 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia*, **17** : 239-246.
- Møhlenberg F. & Riisgård H.U., 1979. Filtration rate, using a new indirect technique in thirteen species of suspension feeding bivalves. *Marine Biology*, **54** : 143-147.
- Neveux J., 1973. Recherches sur la chlorophylle a et la phéophytine a. Thèse Doctorat 3ème cycle, Océanographie, Université Paris VI : 116 p.
- Prins T.C. & Smaal A.C., 1990. Benthic-pelagic coupling : the release of inorganic nutrients by an intertidal bed of *Mytilus edulis*. *Trophic Relationships in the Marine Environment* : 89-103.
- Prins T.C., Smaal A.C. & Pouwer A.J., 1991. Selective ingestion of phytoplankton by the bivalves *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* (L.). *Hydrobiological Bulletin*, **25**(1) : 93-100.
- Prou J., 1991. Evolution temporelle de la composition de la colonne d'eau pendant un cycle vives-eaux mortes-eaux. Mémoire : 39 p.

- Prou J., Soletchnik P., Héral M., Geairon P., Razet D. & Bougrier S., 1992. Characteristics of the particulate matter during the mai'92 experiment. Effect on ecophysiological functions on mussel and oyster populations. EEC FAR contract n° AQ2500.
- Raillard O., 1991. Etude des interactions entre les processus physiques et biologiques intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) du bassin de Marennes-Oléron : essais de modélisation. Thèse Doctorat, Université de Paris VI : 212 p + annexes.
- Razet D., Héral M., Prou J., Legrand J. & Sornin J.M., 1990. Variations des productions de biodepôts (fèces et pseudofécès) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal : baie de Marennes-Oléron. *Haliotis*, **10** : 143-161.
- Ricard M., 1987. Atlas du phytoplancton marin. Vol. 2 : Diatomophycées. Editions du CNRS, Paris : 297 p.
- Sauriau P.G., 1992. Les mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron : estimation et cartographie des stocks non cultivés, compétition spatiale et trophique, dynamique de population de *Cerastoderma edule* (L.). Thèse Doctorat, Université de Bretagne Occidentale : 309 p.
- Smaal A.C., Verhagen J.H.G., Coosen J. & Haas H.A., 1986. Interaction between seston quantity and quality and benthic suspension feeders in the oosterschelde, the Netherlands. *Ophelia*, **26** : 385-399.
- Soletchnik P., Prou J., Héral M., Barillé L., Razet D. & Guezennec L., 1991. Influence de la charge particulaire sur la filtration d'une population d'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin estuarien de Marennes-Oléron (France) : analyse de deux cycles de marée. CIEM C.M. 1991/F : 53.
- Stenton-Dozey J.M.E. & Brown A.C., 1992. Clearance and retention efficiency of natural suspended particles by the rock-pool bivalve *Venerupis corrugatus* in relation to tidal availability. *Marine Ecology Progress Series*, **82** : 175-186.
- Vahl O., 1972. Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L. *Ophelia*, **10** : 17-25.
- Widdows J., Fieth P. & Worrall C.M., 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common Mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, **50** : 195-207.
- Wright R.T., Coffin R.B., Ersing C.P. & Pearson D., 1982. Field and laboratory measurements of bivalve filtration of natural marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, **27** : 91-98.
- Yentsch C.S. & Menzel D.W., 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Research*, **19** : 1221-1231.