

Découvrez un ensemble de documents, scientifiques ou techniques,
dans la base Archimer : <http://www.ifremer.fr/docelec/>

ifremer

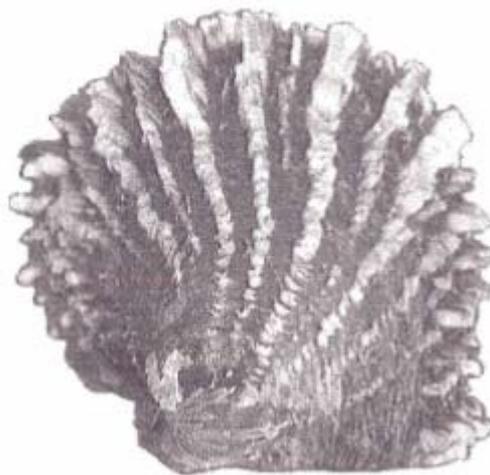
D. Buestel , S. Pouvreau, J. Tiapari, S. Bougrier,
J.M. Chabirand, P.Geairon, A. Fougrouse

RIDRV95-18 RA/TAHITI

Programme général de recherche sur la nacre

ACTION DE RECHERCHE N° 7
CROISSANCE – MILIEU

Écophysiologie de l'huître perlière
approche des relations entre
la croissance de l'huître *Pinctada
margaritifera*
et le milieu dans le lagon de Takapoto



2001

INSTITUT FRANCAIS DE RECHERCHE POUR L'EXPLOITATION DE LA MER

ADRESSE IFREMER/COP BP 7004 TARAVALO - TAHITI POLYNESIE FRANCAISE		DIRECTION DES RESSOURCES VIVANTES DEPARTEMENT RESSOURCES AQUACOLES CENTRE OCEANOLOGIQUE DU PACIFIQUE UNITE HUITRE PERLIERE
AUTEURS : BUESTEL D., S. POUVREAU, J. TIAPARI, S. BOUGRIER, J.M. CHABIRAND, P.GEAIRON, A. FOUGEROUSE		CODE : RIDRV 95 - 18 Date : Juin 1995 Tirage en nombre : 50
TITRE : ECOPHYSIOLOGIE DE L'HUITRE PERLIERE. APPROCHE DES RELATIONS ENTRE LA CROISSANCE DE L'HUITRE <i>PINCTADA MARGARITIFERA</i> ET LE MILIEU DANS LE LAGON DE TAKAPOTO.		Nb pages : 132 Nb figures : 60
CONTRAT (intitulé) IFREMER - EVAAM	Rapport final convention de recherche N° 7 du Programme Général de Recherche sur la Nacre	DIFFUSION libre X restreinte ◊ confidentielle ◊

RESUME : Une étude de la croissance et de la mortalité d'un stock expérimental d'huîtres perlières *Pinctada margaritifera* a été menée dans l'atoll de Takapoto (archipel des Tuamotu) selon un rythme mensuel entre juin 1990 et septembre 1991. En parallèle, l'échantillonnage des paramètres représentatifs de la nourriture des bivalves sur un cycle annuel a montré une remarquable stabilité spatiale du milieu. L'échelle de variation temporelle se situe dans de courts intervalles de temps, de l'ordre de quelques jours. La capacité nutritive du milieu paraît peu importante : le contenu énergétique de l'eau relatif au matériel particulaire, avec une valeur moyenne de 2 joules/l, est d'un ordre de grandeur 10 fois plus faible que dans les zones tempérées. En revanche, l'effet saisonnier est réduit et la nourriture particulaire est toujours disponible.

Les conditions d'élevage des huîtres perlières se sont révélées favorables avec une mortalité faible et une croissance en taille régulière sur les 16 mois de l'étude (de 97 mm à 136 mm). Les huîtres profitent de la stabilité des conditions de milieu en utilisant régulièrement l'énergie disponible, sans accumuler de réserves. Il y a une maturation continue tout au long de l'année avec une forte variabilité inter-individus. Les huîtres en élevage ont une croissance et un engraissement supérieur à celles du milieu naturel.

Deux méthodes complémentaires pour gérer rationnellement les stocks en élevage sont proposées : mise en place d'un réseau de suivi biologique de la perliculture et détermination de la capacité biotique des atolls grâce à une approche analytique des conditions de fonctionnement de l'écosystème conchylicole.

ABSTRACT : A study of pearl oysters *Pinctada margaritifera* growth and mortality was done on a monthly basis between June 1990 and September 1991 in Takapoto atoll (Tuamotu archipelago). Meanwhile, sampling parameters representative of bivalves food showed a remarkable spatial stability within the lagoon. The amplitude of temporal variability varied in the order of some days. Carrying capacity appears low : energetic content of particulate material in waters is about 2 joules/liter, ten times lower than in temperate areas. On the opposite, seasonal effect is reduced and particulate food is always available.

Oysters rearing conditions were appropriate during the studied period with a low mortality rate and a regular growth in size (from 97 mm to 136 mm). Pearls oysters regularly used the available energy without accumulating tissue reserves. Gonad maturation was continue during the year with a strong variability between individuals. Growth of reared oysters was faster than the growth of natural stock oysters.

Two kinds of methods for a optimized management of pearl oyster culture are presented : regular acquisition on growth, rearing stocks and environment data and direct determination of carrying capacity by analytic methods.

Mots clés : *Pinctada margaritifera*, Croissance, Capacité Trophique, Huître Perlière, Atoll.

Key words : *Pinctada margaritifera*, Growth, Carrying capacity, Pearl oyster, Atoll.





**ECOPHYSIOLOGIE DE L'HUITRE PERLIERE
APPROCHE DES RELATIONS ENTRE LA CROISSANCE DE L'HUITRE
PINCTADA MARGARITIFERA ET LE MILIEU DANS LE LAGON DE
TAKAPOTO**

PREAMBULE

Ces travaux sont réalisés en Polynésie Française dans le cadre du Programme Général de Recherche sur l'Huître perlière. Contrat de plan 1989-1993 pour la recherche et les transferts de technologie entre l'état et le gouvernement territorial avec la participation financière du ministère des DOM-TOM, du ministère de la recherche et de la technologie, du fonds européen (VI^{ème} -), et du gouvernement de Polynésie Française.

Ce document constitue le rapport final correspondant à la convention n° 7 passée avec l'EVAAM dans le cadre du programme général de recherche sur la nacre.

Ce travail a été réalisé par l'unité huître perlière du COP en collaboration avec l'unité de recherche en écophysiologie du laboratoire IFREMER de la TREMBLADE et l'EVAAM qui a mis à disposition ses moyens logistiques et le personnel de l'antenne de Takapoto.

Nous tenons à remercier pour leur contribution : G. JONQUIERES, H. TEISSIER, C. BRIE, J. PROU, C. BACHER, P. LEVY, C. SOYEZ et toute l'équipe de l'antenne EVAAM de Takapoto sans qui les prélèvements n'auraient pu être faits.



SOMMAIRE

1. INTRODUCTION	4
2. PRESENTATION GENERALE DE L'ATOLL DE TAKAPOTO	5
2. 1. CARACTERISTIQUES PHYSIQUES ET HYDROLOGIQUES	5
2. 2. L'EXPLOITATION DE L'HUITRE PERLIERE A TAKAPOTO	7
3. MATERIELS ET METHODES	9
3. 1. ETUDE EXPERIMENTALE DE LA CROISSANCE ET DE L'ETAT PHYSIOLOGIQUE DES HUITRES	9
3. 1. 1. Méthodologie d'échantillonnage	9
3. 1. 2. Paramètres étudiés et techniques de mesure	16
3. 1. 3. Méthodes d'analyse statistique	17
3. 2. ETUDE DES CARACTERISTIQUES SPATIO - TEMPORELLES DE L'HYDROLOGIE LAGONAIRE	17
3. 2. 1. Paramètres étudiés	18
3. 2. 2. Analyse de la variation spatiale	18
3. 2. 3. Analyse de la variabilité temporelle	19
3. 2. 4. Techniques de mesure	21
4. RESULTATS ET DISCUSSION	24
4. 1. ETUDE DES CARACTERISTIQUES SPATIO - TEMPORELLES DE L'HYDROLOGIE LAGONAIRE	24
4. 1. 1. Température	24
4. 1. 2. Salinité	29
4. 1. 3. Charge sestonique	31
4. 1. 4. Chlorophylle a et phéopigments	38
4. 1. 5. Protéines, lipides et glucides particuliers	45
4. 1. 6. Acides aminés et glucides dissous	54
4. 1. 7. Contenu énergétique de l'eau	59
4. 2. CONCLUSIONS SUR L'ETUDE DU MILIEU	63
4. 3. ETUDE EXPERIMENTALE DE LA MORTALITE, DE LA CROISSANCE ET DE L'ETAT PHYSIOLOGIQUE DES HUITRES	66
4. 3. 1. Elevages expérimentaux	66
4. 3. 2. Huîtres du stock naturel	102
4. 4. CONCLUSIONS SUR L'ETUDE DE LA CROISSANCE	108
4. 5. RELATIONS HUITRES MILIEU - CAPACITE BIOTIQUE	109
4. 5. 1. Méthode globale d'appréciation de la capacité biotique	109
4. 5. 2. Méthode analytique d'appréciation de la capacité biotique des atolls	110
5. CONCLUSION	114
6. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	116
7. ANNEXES	124
7. 1. PROPOSITION DE MISE EN PLACE D'UN RESEAU DE SUIVI BIOLOGIQUE DE LA PERLICULTURE DANS LES LAGONS DE POLYNESIE FRANCAISE	125
7. 2. COMPORTEMENT NUTRITIONNEL ET CROISSANCE DE L'HUITRE PERLIERE, <i>PINCTADA MARGARITIFERA</i> , AU SEIN DE L'ECOSYSTEME LAGONAIRE DE TAKAPOTO	128



ECOPHYSIOLOGIE DE L'HUITRE PERLIERE

APPROCHE DES RELATIONS ENTRE LA CROISSANCE DE L'HUITRE *PINCTADA MARGARITIFERA* ET LE MILIEU DANS LE LAGON DE TAKAPOTO

1. INTRODUCTION

L'épisode de mortalité de 1985 a montré le manque de connaissances de base concernant la biologie de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. En particulier il n'existe que très peu de données concernant la croissance et l'état physiologique des huîtres en élevage. Or ces éléments reflètent bien l'ensemble des conditions auxquelles sont soumis les mollusques en élevage. Ce sont en particulier des indices très sensibles aux surcharges du milieu comme l'ont montré de nombreuses études. Citons l'exemple de Marennes-Oléron où la surcharge patente du bassin ostréicole (HERAL *et al.*, 1989) ralentit considérablement la croissance des huîtres. Il faut actuellement cinq à six ans pour obtenir une huître commercialisable alors que le temps "normal" est de trois ans. Une autre conséquence est un affaiblissement des huîtres : les animaux en mauvaise condition physiologique deviennent alors très vulnérables aux épizooties.

Il est donc apparu utile au cours de cette première phase d'étude de disposer de données de base concernant la croissance, l'état physiologique et les mortalités des huîtres en élevage. Dans un premier temps, une étude a été menée sur le site atelier choisi dans le cadre du Programme Général de Recherche sur la Nacre (PGRN) : l'atoll de Takapoto.

Ces données situeront les performances de croissance des huîtres perlières ainsi que le niveau de mortalité dans le contexte donné de la relance de la perliculture à Takapoto. La comparaison avec les données du même genre concernant *Pinctada margaritifera*, et d'autres espèces de bivalves devrait permettre de savoir si la croissance observée présente des anomalies et si la mortalité présente un caractère anormalement élevé.

D'autre part ce travail est couplé avec une étude de la qualité nutritive des eaux du lagon de Takapoto. Les études concernant la nutrition de *Pinctada margaritifera* (NASR, 1984 ; ALAGARSWAMI *et al.*, 1989) et celle d'autres espèces voisines comme *Pinctada fucata* (ALAGARSWAMI *et al.*, 1983 ; CHELLAM, 1987) et *Pinctada martensii* (CHANG *et al.*, 1988) indiquent que, comme la plupart des bivalves, l'huître perlière est un organisme filtreur se nourrissant de particules en suspension dans l'eau et en particulier de phytoplancton.

Il a semblé dès lors intéressant de situer dans l'espace et dans le temps le niveau des principaux paramètres connus pour représenter la nourriture disponible des bivalves.

Les objectifs de cette étude sont donc :

- Caractériser la richesse nutritive du lagon : niveau moyen, disponibilité spatiale, variation temporelle.
- Décrire en détail la croissance, la mortalité et l'engraissement des huîtres en élevage en mettant en évidence les problèmes éventuels sur les différents sites d'élevage.
- Comparer les performances de croissance en élevage observées sur différents sites caractéristiques. Les comparer également avec celles des huîtres du stock naturel.
- Identifier les facteurs qui agissent sur la croissance et l'engraissement des huîtres perlières.

Ce travail a été mené en parallèle avec d'autres recherches concernant la reproduction (thèse de M. THIELLEY), la recherche d'agents pathogènes (COP et EVAAM) et l'étude des stocks naturels de nacre.



2. PRESENTATION GENERALE DE L'ATOLL DE TAKAPOTO

2. 1. CARACTERISTIQUES PHYSIQUES ET HYDROLOGIQUES

Cet atoll a fait l'objet de nombreuses études et il est l'un des mieux connus des Tuamotu. Les principaux travaux qui nous ont permis de faire un résumé de ses principales caractéristiques sont les suivants : SOURNIA et RICARD (1976), RENON (1977), GUEREDRAT et ROUGERIE (1978), CHEVALIER *et al.*, (1979), RICHARD *et al.*, (1979), SALVAT et RICHARD (1985).

L'atoll de Takapoto est situé au Nord-Ouest des Tuamotu par 14°30' Sud et 145°20' Ouest. La carte de la figure 1 présente ses caractéristiques générales calculées à partir d'une image satellite Spot (source Station Polynésienne de Télédétection). Il est constitué d'une couronne calcaire en forme d'ellipse de l'ordre de 600 m de large qui enserme un lagon de 18,7 km de longueur et de 4,4 km de largeur moyenne. La surface du lagon est de 81,7 km². La profondeur moyenne est de 23 m et la profondeur maximale de 55 m. Le lagon est parsemé de nombreuses constructions coralliennes, les pinacles, qui peuvent affleurer (*karena*) ou non (*marahi*) la surface. La superficie et le volume de ces pinacles sont très variables et le volume global de l'eau du lagon, difficile à estimer, serait de l'ordre de 1,3 à 1,5 km³ (ROUGERIE, 1979).

La caractéristique principale de cet atoll est d'être quasiment fermé. Les échanges avec l'extérieur sont en effet très réduits. Seuls les *hoas* (chenaux peu profonds) de **Teavatika** et **Orapa** sur le côté Est de l'atoll sont animés de mouvements d'eau irréguliers. Les échanges sont en définitive très faibles comme l'indiquent GUEREDRAT et ROUGERIE (1978). Cette caractéristique de lagon fermé en fait un milieu original isolé, indépendant de l'océan extérieur.

Du point de vue climatique il y a deux saisons assez bien marquées avec une période chaude et pluvieuse entre décembre et avril et une période sèche et plus fraîche durant l'hiver austral.

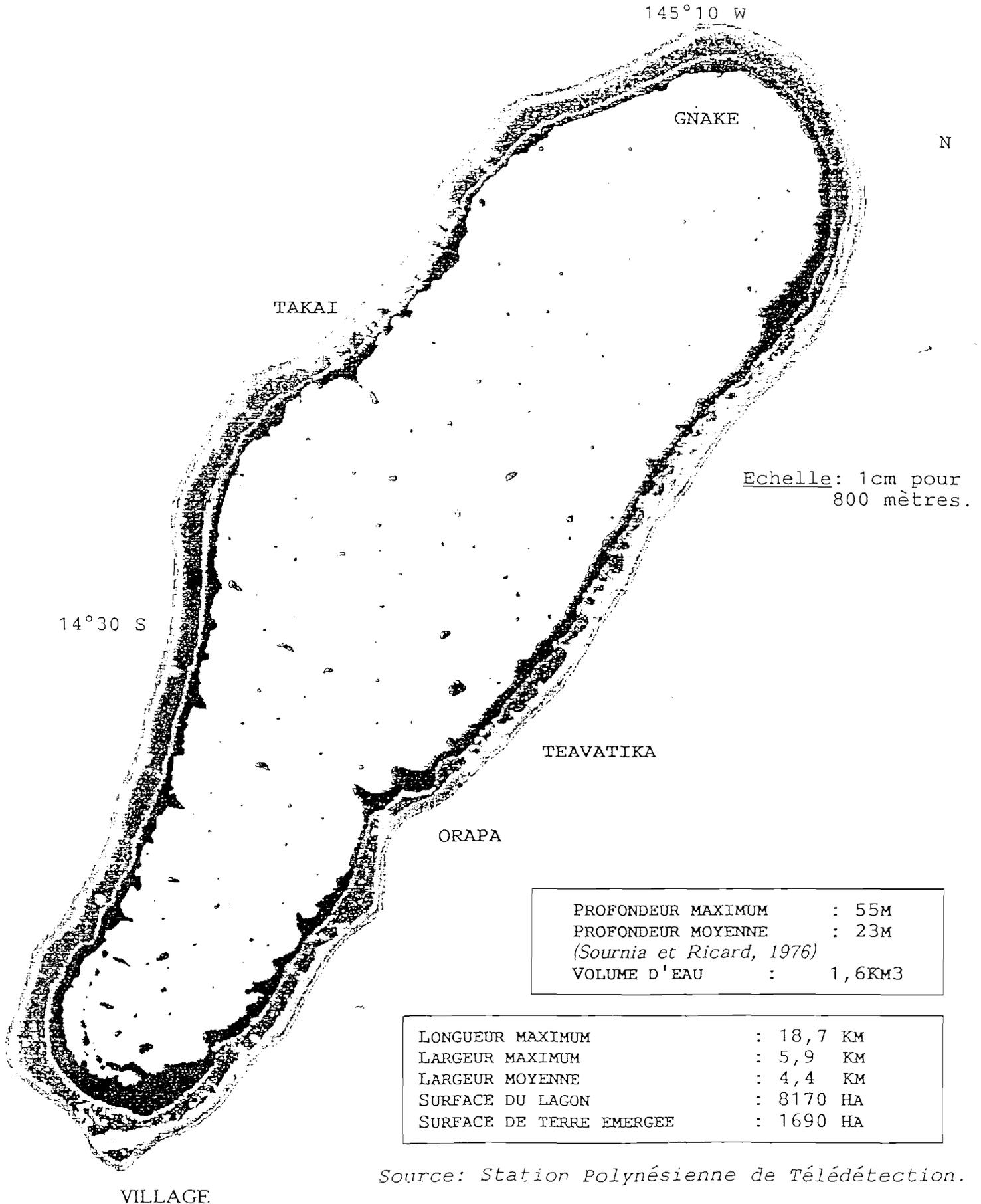
La température de l'air varie entre 24°C et 32°C. Celle du lagon fluctue entre 26°C et 30°C. Les précipitations qui se présentent souvent sous forme de violents grains passagers sont de 1,5 m par an. L'évaporation correspondante est de 2 m, ce qui donne un déficit annuel de 0,5 m (SOURNIA et RICARD, 1976).

Les vents d'Est et nord-est sont nettement prédominants (fréquence de 70 %) avec des vitesses variant de 5 à 20 noeuds. Ils génèrent une dérive de surface de même direction dont la vitesse est comprise entre 10 et 20 cm/s selon la force du vent. Le mouvement d'eau superficiel ainsi créé se transforme en un courant de retour à l'encontre de la côte Ouest (côte sous le vent) où la profondeur moyenne est de 8 mètres. Sa vitesse (quelques cm/s) et son épaisseur sont fonction de la force du vent. A partir de 20 mètres de profondeur, ce contre-courant n'existe plus. Par ailleurs il n'atteindrait pas la côte Est, côte au vent où règne seulement un petit courant de surface. Cette dynamique lagonaire (RICARD *et al.*, 1976) n'est valable que pour les conditions d'alizés cités, aucun travaux n'ayant été fait par vent d'Ouest (conditions assez rares).

Du fait du caractère fermé de l'atoll, il y a un confinement des eaux dont le temps de résidence a été estimé à plusieurs années (SOURNIA et RICARD, 1976) et le temps de renouvellement quasi-total à 17 ans (MAGNIER et WAUTHY, 1977). Malgré ce confinement, le taux d'oxygène dissous est partout égal ou supérieur à la saturation. Ceci montre que la consommation d'oxygène est compensée par une production due à l'activité photosynthétique et aux échanges produits par le vent quasi permanent.

La salinité est nettement plus forte que dans l'océan proche, fluctuant entre 38 et 41 g/l. Pour expliquer les anomalies constatées en ce qui concerne le bilan en sels, ROUGERIE, (1979), propose un schéma faisant appel à un processus de percolation à

FIGURE 1: CARACTERISTIQUES GENERALES DU LAGON DE L'ATOLL DE TAKAPOTO



Source: Station Polynésienne de Télédétection.



travers le socle corallien poreux. Il y aurait évacuation de sel vers l'océan mais également apport de sels nutritifs dans l'autre sens. En effet les concentrations en sels nutritifs du lagon sont toujours très faibles, inférieures à celles de l'océan. Ce gradient occasionnerait un transfert de faibles quantités de sels nutritifs, suffisants pour maintenir une production primaire plus importante qu'à l'extérieur.

SOURNIA et RICARD (1976), trouvent en effet une concentration en chlorophylle *a* dans le lagon relativement forte, (en moyenne de 0,46 $\mu\text{g/l}$) par rapport à l'oligotrophie en sels nutritifs. Ils mettent en évidence une variation spatiale au cours d'une étude ponctuelle s'étendant sur une semaine : les teneurs sont plus fortes dans la partie sud-ouest. Il apparaît aussi une variation saisonnière : l'hiver austral (0,17 $\mu\text{g/l}$) est moins riche que l'été (0,40 $\mu\text{g/l}$) (GUEREDRAT et ROUGERIE, 1978). La production primaire phytoplanctonique est de l'ordre de 0,4 g de carbone par m^2 par jour avec un rendement photosynthétique élevé de 2,6 mg de carbone par mg de chlorophylle *a* par heure (SOURNIA et RICARD, 1976). Ce phytoplancton est constitué principalement de diatomées (en nombre de taxons) et de dinoflagellés (en effectif) : ces espèces motiles et à fort pouvoir de phagotrophie sont particulièrement adaptées aux conditions oligotrophiques, fait similaire à la Méditerranée (SOURNIA et RICARD, 1976).

Le phytoplancton ne doit pas faire oublier le microphytobenthos (principalement constitué de foraminifères), dont la production primaire semble être de première importance.

Du point de vue des peuplements, le confinement entraîne une pauvreté relative du lagon en coraux et poissons ; en revanche les bivalves sont extrêmement abondants. Cette abondance est corrélée avec une diversité spécifique faible. Quelques espèces sont largement dominantes : bénitiers (*Tridacna maxima*), petites nacres "pipi" (*Pinctada maculata*), arches (*Arca ventricosa*), chama (*Chama iostoma*), nacres (*Pinctada margaritifera*), comme le montrent RICHARD *et al.*, (1979) et SALVAT et RICHARD (1985), RICHARD (1987).

De l'ensemble des travaux existants, il ressort que l'atoll de Takapoto peut être en première approximation considéré comme un système échangeant très peu avec l'extérieur. Dans ce monde relativement clos, l'énergie solaire très importante permet une accélération de toutes les réactions biologiques. Le lagon, caractérisé d'oligotrophe (SOURNIA et RICARD, 1976), fonctionnerait en économie quasi-fermée (percolation possible) avec un recyclage très rapide de la matière, la production globale étant assez peu importante en regard de la biomasse totale.

2. 2. L'EXPLOITATION DE L'HUITRE PERLIÈRE A TAKAPOTO

L'atoll de Takapoto a toujours été un des hauts lieux de la pêche en plongée des huîtres perlières (INTES 1982). Il aurait autrefois produit annuellement jusqu'à 400 tonnes de nacre. Malgré de nombreuses mesures de protection (e.g., réserve, quotas, limitation des périodes de pêche) il a fait l'objet d'une surexploitation chronique qui a entraîné une très forte diminution des stocks vers les années 1970.

C'est à ce moment qu'a débuté la perliculture qui a complètement changé la situation. Le stock naturel résiduel, moins sollicité, a permis un bon collectage de naissain. L'atoll de Takapoto est alors devenu un centre de production de juvéniles alimentant les autres atolls. Les activités de collectage et de perliculture ont alors connu un succès extraordinaire jusqu'au coup d'arrêt de 1985-1986. En effet, une mortalité très importante a touché les nacres en élevage, mais aussi celles du stock naturel et d'autres bivalves comme les bénitiers.

L'estimation de stock faite par INTES en 1984 donne pour l'ensemble de Takapoto un nombre d'huîtres de 7.500.000 soit une densité globale d'une huître pour 10 mètres carrés. Sur ce cheptel, 2.500.000 nacres seraient mortes durant l'épisode critique de 1985 (INTES *et al* 1990). L'origine de cette mortalité, qui a touché jusqu'à 80% des cheptels en élevage dans certaines fermes, n'a pas pu être déterminée (GRIZEL *et al* 1986). L'hypothèse de la surcharge biotique du compartiment benthique a été logiquement posée (INTES 1988).



Après un ralentissement de l'activité de perliculture en 86-87, une reprise progressive a eu lieu en même temps que les conditions d'élevage redevenaient propices. C'est à partir de 1990 qu'on a pu assister à un nouveau bond dans le développement grâce à un marché de la perle très porteur et lucratif.

Le nombre de nacres par ferme et le nombre de fermes ont alors sensiblement augmenté. Il y avait au moment de l'étude une soixantaine de fermes perlières et la population, qui était d'environ 300 personnes il y a une quinzaine d'années, a pratiquement doublé.



3. MATERIELS ET METHODES

Deux objectifs simultanés sont recherchés : il s'agit de décrire l'hydrologie du milieu lagunaire et dans le même temps d'étudier la croissance et l'état physiologique des huîtres perlières. Par conséquent, ce chapitre sera séparé selon ces deux points.

3. 1. ETUDE EXPERIMENTALE DE LA CROISSANCE ET DE L'ETAT PHYSIOLOGIQUE DES HUITRES

3. 1. 1. METHODOLOGIE D'ECHANTILLONNAGE

3. 1. 1. 1. Choix des huîtres

L'objectif est de décrire l'évolution au cours d'un cycle annuel d'huîtres perlières représentatives de la population d'huîtres en élevage. Il était impossible de suivre tous les stades de l'élevage et il a fallu faire un choix de la population étudiée. Pour des raisons pratiques (coût) et méthodologiques (problèmes posés par la greffe), la population des nacres greffées a été écartée. Nous avons choisi d'étudier des huîtres non greffées dans une gamme de taille qui correspond à celle des huîtres en élevage entre le collectage et la greffe. L'élevage a donc débuté avec des individus de hauteur extérieure (figure 2) comprise entre 85 et 107 mm (figure 3). Cet échantillon est donc représentatif de la population de nacres en attente de la greffe qui constitue une partie importante des stocks en élevage de l'atoll.

3. 1. 1. 2. Choix des sites

Il s'agit de décrire l'évolution globale de cette population dans le lagon, mais aussi de pouvoir vérifier l'hétérogénéité spatiale éventuelle. En fonction des possibilités de travail, il était envisageable d'étudier trois sites. Le lagon a donc été divisé en trois zones en se basant sur les considérations suivantes :

- **Evolution de la mortalité durant le phénomène catastrophique de 1985**

Il est bien établi (ARNAUDIN 1985, ARAKINO com. pers.) que la mortalité s'est propagée progressivement dans tout le lagon à partir d'un foyer situé près du village dans la zone dite de la "réserve" (figure 4). Il est donc possible de définir une première zone I correspondant à cette partie du lagon qui apparaît particulièrement sensible.

- **Données du service de la mer et de l'aquaculture concernant la distribution des élevages en 1986**

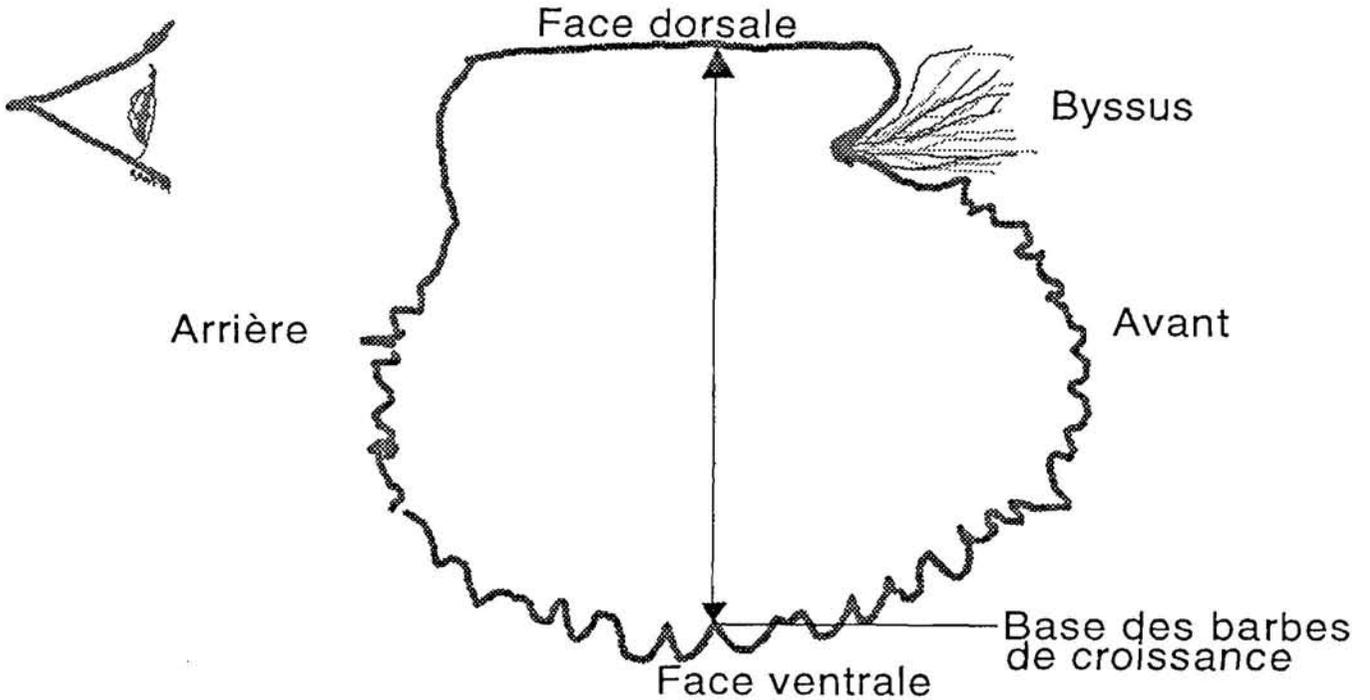
Le recensement effectué en 1986 par le Service de la Mer et de l'Aquaculture (HAUTI *et al.*, 1987) a dénombré environ 300 000 nacres en attente de la greffe et 100 000 nacres greffées. Le lagon était divisé en quatre secteurs : la réserve citée plus haut et les secteurs 1 à 3. La réserve contenait 55% du cheptel pour une surface de lagon de 7%. Le secteur 1 contenait 41% des nacres pour une surface de lagon de 22%. Les secteurs 2 et 3 contenaient 4% du cheptel pour une surface de lagon de 71%.

Bien que la répartition des élevages en 1990 ait changé, avec une tendance à décharger le secteur de la réserve et à s'étendre vers les secteurs 2 et 3, la propension à occuper préférentiellement des sites proches du village subsiste. Il a donc paru judicieux de se baser sur ces répartitions pour individualiser deux zones d'échantillonnage supplémentaires, les zones II et III correspondant respectivement aux secteurs 1 et 2-3 du Service de la Mer et de l'Aquaculture.

Du point de vue du confinement des eaux, il est aussi possible de distinguer ces trois zones. La zone II est la seule qui comporte des *hoas* régulièrement fonctionnels

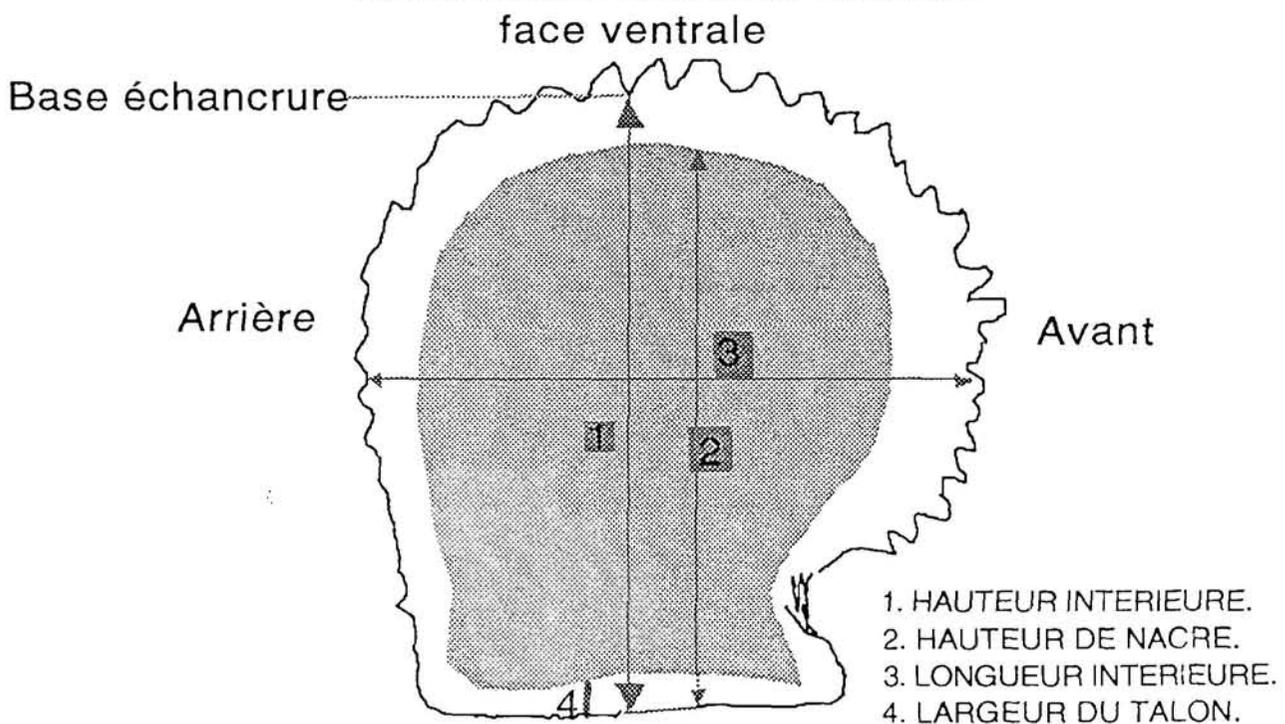
FIGURE 2: BIOMETRIE DE L' HUITRE PERLIERE

FIG 2A: ORIENTATION DE L'HUITRE.



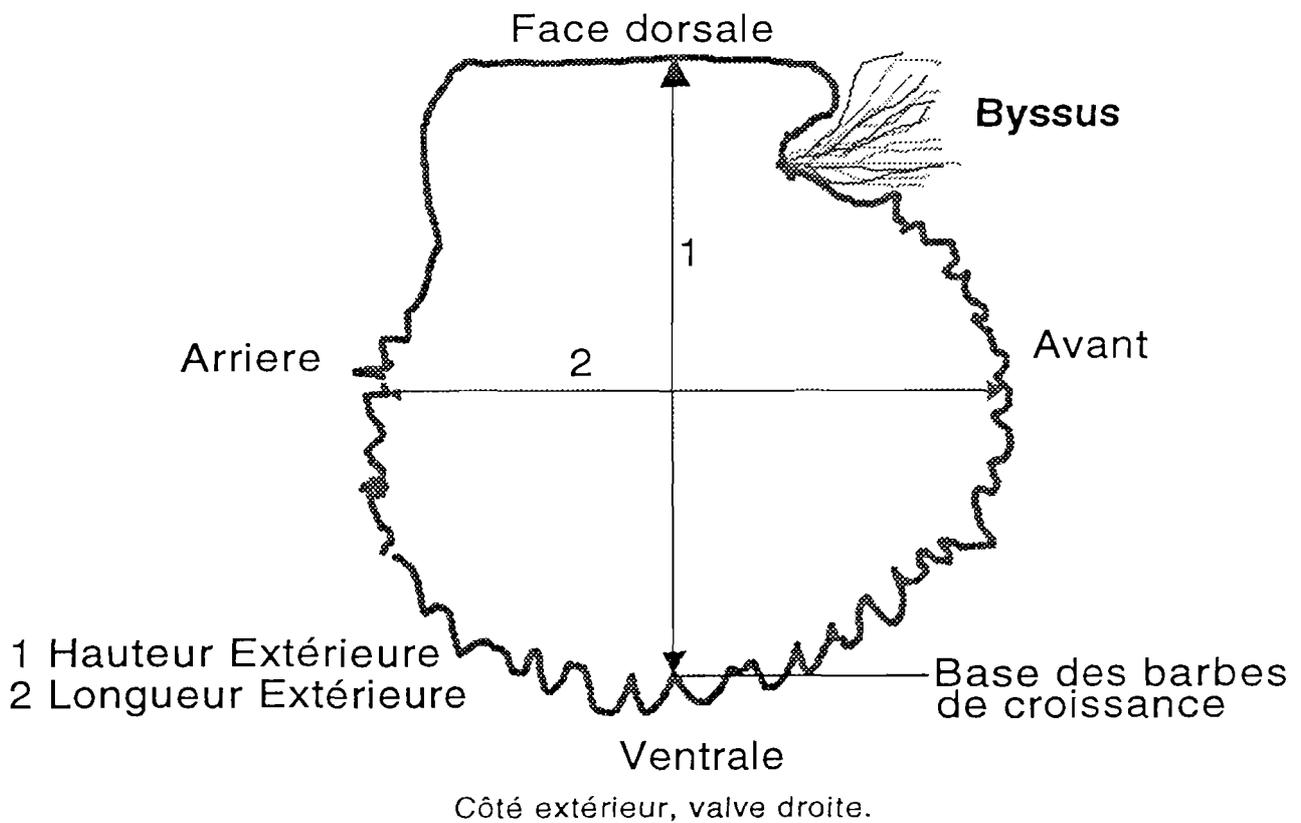
Lorsque l'huitre est tenue la face dorsale vers le haut et parallèle au sol, l'échancrure byssale pointant vers l'avant par rapport à un observateur, la valve droite se situe à sa droite.

MESURES DES DIMENSIONS INTERIEURES



Côté interne de la coquille, la partie grisée figure la nacre. **Face dorsale**
VALVE DROITE

FIG 2B: MESURES DES DIMENSIONS EXTERIEURES



Vue de profil

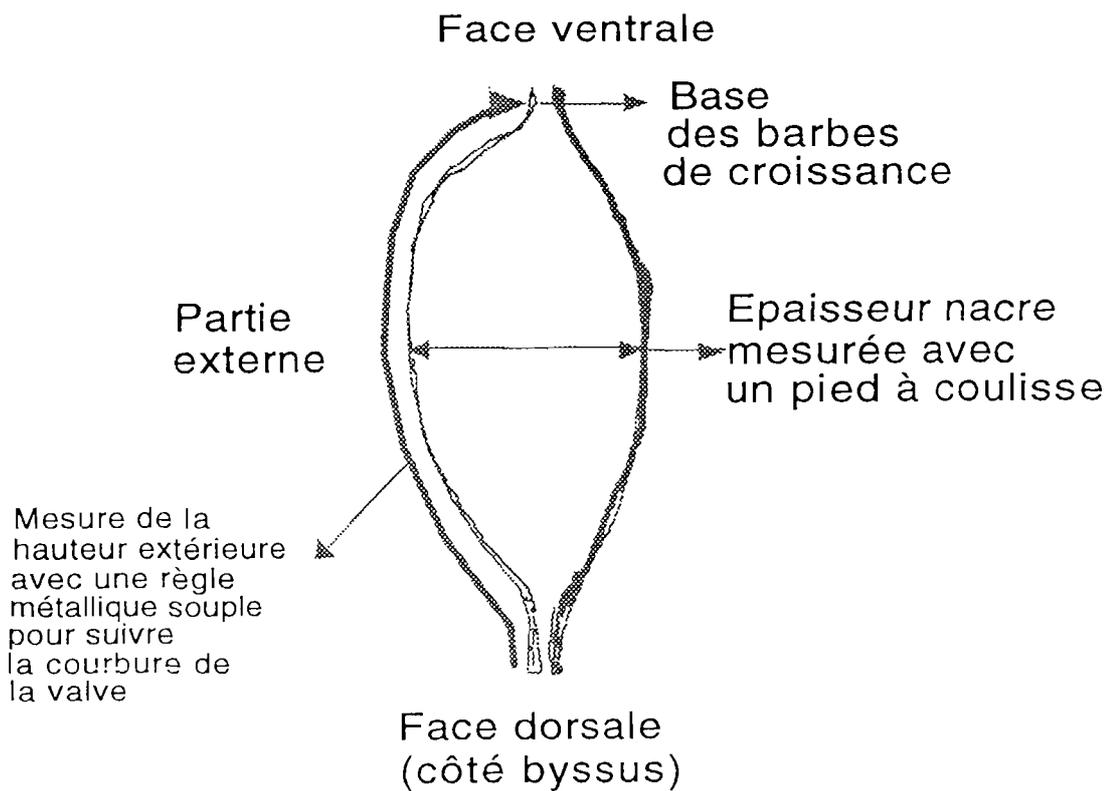


Figure 3: Naissain collecté à TAKAROA
le 17/05/90.

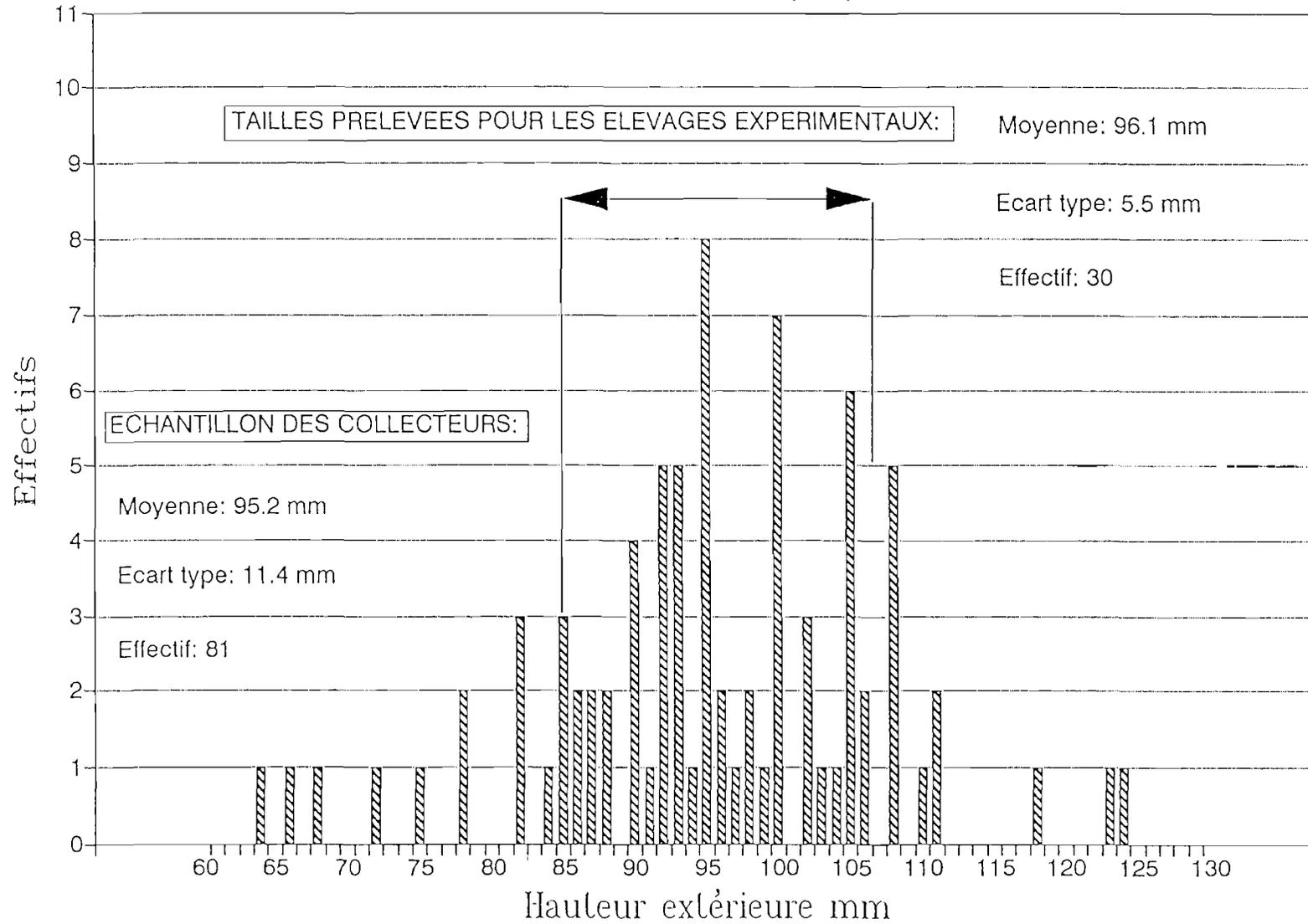
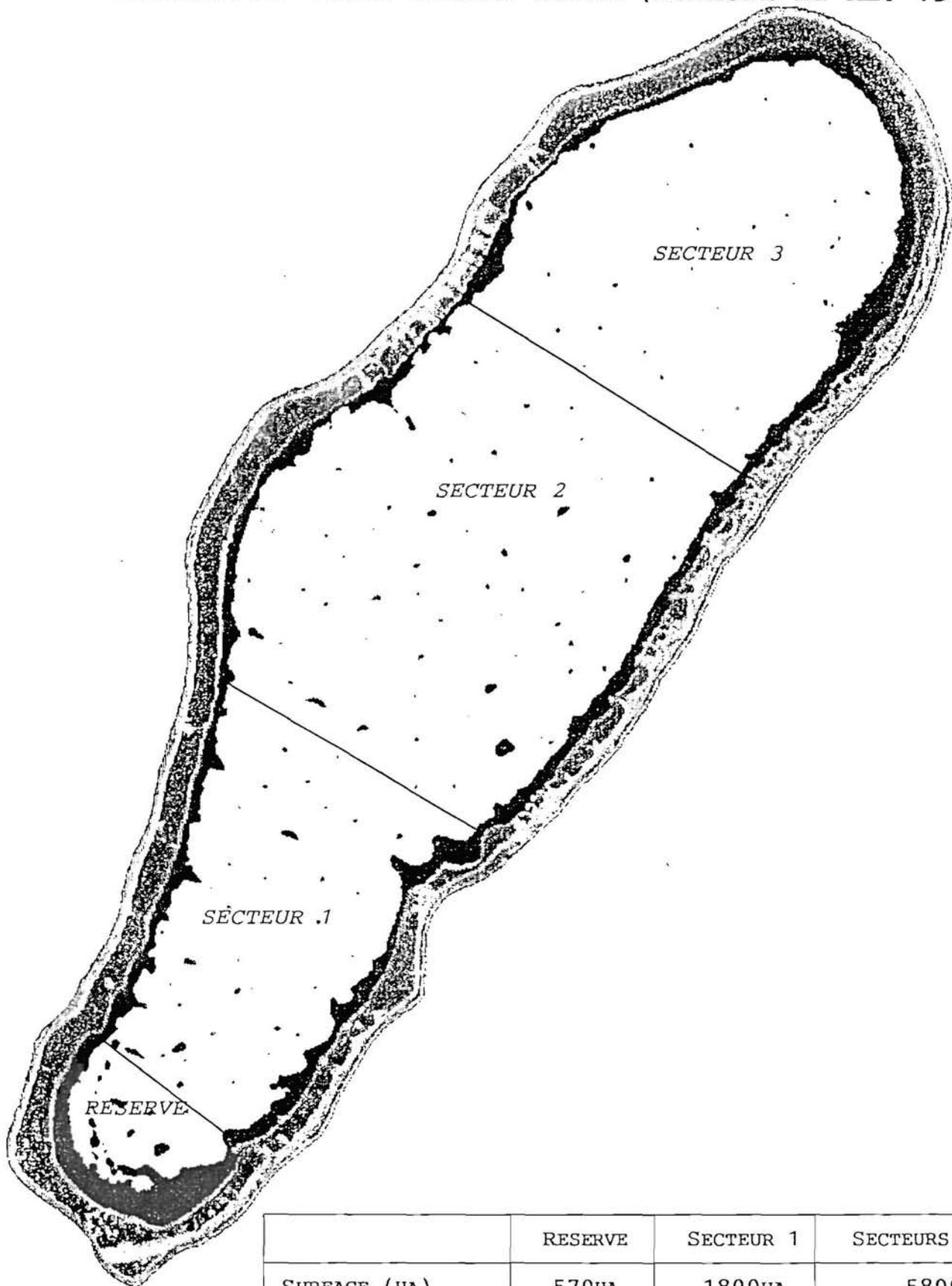


FIGURE 4 : REPARTITION DES HUITRES PERLIERES EN ELEVAGE EN 1986. SOURCE S.M.A (A.HAUTI ET AL. 1987).



	RESERVE	SECTEUR 1	SECTEURS 2 ET 3
SURFACE (HA)	570HA 7%	1800HA 22%	5800HA 71%
NOMBRE D'HUITRES	220 000 55%	164 000 41%	16 000 4%



occasionnant un renouvellement de l'eau du lagon. La zone I en cul-de-sac et peu profonde est située sous les vents dominants ; ses eaux sont animées d'un mouvement giratoire qui assure un certain remplacement.

La zone III qui est la plus profonde et dont l'eau n'est mise en mouvement que superficiellement par le vent, paraît la plus confinée.

Trois sites supposés représentatifs de chacune des zones ainsi déterminées ont été choisis pour des raisons pratiques : site 1 devant la station de l'E.V.A.A.M au village, site 2 sur la zone expérimentale d'élevage de l'E.V.A.A.M à **Orapa**, site 3 à **Nake** au nord (figure 5).

L'étude de l'état physiologique a été faite sur la population d'huître expérimentale répartie sur ces trois sites.

Il s'avérait intéressant d'avoir un élément de comparaison avec les huîtres du stock naturel déjà étudiées en 1985 et 1986 (LACHAR-CHEFFORT et INTES 1989). Aussi une étude parallèle a-t-elle été faite sur ces huîtres du stock naturel au niveau de la zone 2. Dans la mesure du possible les prélèvements ont été faits dans la même gamme de taille que les animaux du stock expérimental en élevage. Il était prévu au départ d'échantillonner le stock naturel à l'endroit même du site 2. Cela n'a pas été possible du fait du nombre insuffisant d'animaux sur les *karenas* proches du site 2. Aussi deux autres *karenas* plus éloignés, au large du site 2 ont été échantillonnés (figure 4).

3. 1. 1. 3. Origine du cheptel utilisé

L'objectif était de trouver un lot d'huîtres homogène, de hauteur extérieure comprise entre 90 et 100 mm. Il a été impossible de trouver ce lot à Takapoto. Cette pénurie s'explique par la demande très forte en naissain à ce moment de redémarrage de la perliculture. Aussi a-t-il fallu s'approvisionner à Takaroa, l'atoll voisin, beaucoup plus productif à cette époque. Un lot de 1000 individus a été sélectionné à partir de collecteurs. Par manque de temps, la sélection n'a pu être faite correctement que pour les deux tiers des animaux (mesure à la règle pour ne retenir que les individus entre 90 et 100 mm), le dernier tiers étant sélectionné *de visu*. Les huîtres ont été percées, mises en chapelets de 10 individus et transférées à Takapoto les 16, 17 et 18 mai 1990.

Selon notre fournisseur, les huîtres proviennent de collecteurs posés en février 1989 qui ont donc séjourné 14 mois dans le lagon. Les mesures effectuées sur un lot pris aléatoirement lors du détroquage donnent des tailles comprises entre 60 et 123 mm, avec une moyenne de 95,2 mm et un écart type de 11,4 mm (fig. 3). Si la date de pose des collecteurs est exacte, la fixation a dû intervenir très peu de temps après la pose des collecteurs et l'âge des huîtres est donc très voisin d'un an.

3. 1. 1. 4. Répartition et échantillonnage

Le lot de 1000 individus a été réparti sur les sites 1, 2 et 3 à raison de 250 individus par site pour le suivi de l'état physiologique et de 250 individus supplémentaires pour un suivi histologique de la reproduction sur le site 2. Cette répartition a été faite "au hasard" le 20/05/1990. Les chapelets, mis en attente la veille au bord du lagon, dans une faible profondeur d'eau, ont été repris dans leur ordre d'arrivée (en principe lui même au hasard), pour être installés sur les filières d'élevage.

Par la suite, une numérotation précise des chapelets et des huîtres a permis d'effectuer pour chaque échantillonnage mensuel un véritable tirage aléatoire de 10 individus (nombres aléatoires générés sur calculatrice) sur chacun des quatre lots suivis.

Bien que perturbateur (ponte provoquée éventuelle), un entretien des huîtres a été inévitable à cause des salissures. Un nettoyage tous les trois mois a donc été pratiqué en



même temps qu'était réalisé un inventaire précis du stock restant (fiches élevages en annexe du rapport intermédiaire).

Lors de l'échantillonnage mensuel, les huîtres sont prélevées le matin en plongée, conditionnées à sec (entre du papier journal humide avec des packs glacés) en glacière et transportées dans l'après midi au C.O.P à Vairao où elles arrivent en soirée. Elles sont alors placées au réfrigérateur jusqu'à la dissection, pratiquée une douzaine d'heures après leur arrivée.

3. 1. 2. PARAMETRES ETUDIÉS ET TECHNIQUES DE MESURE

Dans un premier temps, les données individuelles relatives aux mensurations (sur la valve droite comme indiqué sur la figure 2) et aux poids frais sont récoltées (CHABIRAND et TIAPARI, 1993) :

Hauteur extérieure	(HEXTE)
Hauteur intérieure	(HINTE)
Hauteur de nacre	(HNACR)
Poids de chair humide	(PCHAH)
Poids de coquille humide	(PCOQH)
Poids du byssus humide	(PBYHU)
Poids total humide	(PTOTH)

La détermination de ces poids humides a toujours été faite dans des conditions identiques en égouttant la chair sur papier filtre et en effectuant la pesée après environ une demi heure.

De plus les données qualitatives suivantes sont déterminées :

Sexe	(SEXE)
Stade macroscopique de la gonade	(STGONM)
Stade histologique de la gonade	(STGONH)

Le sexe est déterminé par examen d'un frottis de la gonade. Les stades macroscopiques des gonades sont déterminés en utilisant une échelle simplifiée inspirée de THIELLEY *et al.* (1989).

- Stade 1 : gonade peu développée plate non colorée
- Stade 2 : début de développement avec coloration
- Stade 3 : développement intermédiaire avec coloration et volume plus importants
- Stade 4 : gonade pleine gonflée et bien colorée.

De même, l'échelle des stades histologiques sont ceux définis par THIELLEY *et al.* (1989).

Dans un deuxième temps les données individuelles relatives aux poids secs sont déterminées. La chair, congelée à moins 20°C puis à moins 80°C, est lyophilisée puis finement broyée et homogénéisée au broyeur électrique. Les échantillons sont stockés à moins 20°C en attendant leur utilisation.

Les paramètres suivants sont mesurés :

Poids de chair sèche	(PCHAS)
Poids de cendres de la chair	(PCCHA)
Poids de coquille sèche	(PCOQS)
Poids du byssus sec	(PBYSS)

Les poids secs sont déterminés après séchage à l'étuve à 70°C pendant 24h. Les poids de cendres sont déterminés après crémation à 480°C pendant 36 h d'un échantillon de un gramme de chair sèche.



Ces données permettent de calculer les variables suivantes :

Poids sec total	(PSTOT)
Pourcentage de cendres	(PCEND)
Poids de chair sèche sans cendres	(PCHSC)

Les constituants biochimiques de la chair sèche sont ensuite analysés (laboratoire de la Tremblade) :

Protéines	(PROTE)
Lipides	(LIPID)
Sucres libres	(SULIB)
Glycogène	(GLYCO)

Les protéines sont dosées par la méthode de LOWRY *et al.* (1951) après extraction par la soude normale. Le résultat est exprimé en milligrammes d'équivalent albumine de boeuf. Ce dosage ne prend pas en compte les protéines de structure : seules les protéines libres sont dosées.

Les lipides totaux extraits par un mélange de chloroforme et méthanol (BLIGH et DYER, 1959) sont analysés selon la technique de MARSH et WEINSTEIN (1966). Le résultat est donné en milligrammes d'équivalent tripalmitate.

Les sucres totaux et le glycogène précipité par l'éthanol à 99% sont déterminés par la méthode de DUBOIS *et al.* (1956) selon le protocole de MALARA et CHARRA (1972), les sucres libres étant déterminés par différence. Les résultats sont exprimés en milligrammes d'équivalent glucose.

Pour la chair d'huître, les résultats sont exprimés en pourcentage d'équivalent glucide, protéine, et lipide respectivement, par rapport au poids de chair sèche sans cendres.

3. 1. 3. METHODES D'ANALYSE STATISTIQUE

Le logiciel de traitement STATGRAPHICS a été utilisé pour la représentation des différents résultats de biométrie, les comparaisons de moyenne par analyse de variance à un ou deux facteurs et le calcul de régression simple selon un modèle linéaire, exponentiel ou puissance. Lorsque que les conditions de l'analyse de variance ne sont pas respectées, l'analyse est faite sur variables transformées ou au moyen du test de Kruskal-Wallis.

Dans certains cas la distribution des valeurs a été représentée par le procédé "box-plot". Les valeurs sont réparties par rapport à la médiane qui les sépare en deux groupes et aux quartiles qui les séparent en quatre groupes. La barre horizontale situe la médiane. La boîte, comprise entre le premier et le troisième quartile englobe 50% des valeurs. Des lignes verticales s'étendent de chaque côté de la boîte. La ligne inférieure va du premier quartile jusqu'à la plus petite valeur comprise dans un intervalle s'étendant sur 1,5 interquartile (différence entre le premier et le troisième quartile). La ligne supérieure va du troisième quartile jusqu'à la plus grande valeur comprise dans un intervalle s'étendant sur 1,5 interquartile. Les valeurs très éloignées de la médiane sont représentées individuellement par des points et les valeurs aberrantes ("outliers") par des points soulignés par des signes plus.

3. 2. ETUDE DES CARACTERISTIQUES SPATIO - TEMPORELLES DE L'HYDROLOGIE LAGONAIRE

Dans l'étude du milieu, nous avons cherché à atteindre deux objectifs. Le premier consiste à décrire la distribution spatiale des paramètres étudiés à l'échelle d'une année, ce qui n'a pas encore été fait. Le deuxième est l'étude des variations temporelles à court, moyen et long terme. Par conséquent deux grandes stratégies d'échantillonnage ont été élaborées, avec chacune un traitement statistique spécifique.



3. 2. 1. PARAMETRES ETUDIES

L'objectif recherché est d'apporter des données sur l'abondance de nourriture potentielle pour l'huître perlière dans un secteur d'élevage. En première approche l'huître perlière est considérée comme ayant un comportement alimentaire comparable à celui des autres bivalves. On s'est donc intéressé aux paramètres considérés comme représentatifs de la nourriture disponible pour les bivalves. Parmi la très abondante littérature existante sur ce sujet nous avons suivi les méthodes d'études employées au laboratoire Ifremer de la Tremblade : HERAL *et al.* (1983), DESLOUS-PAOLI et HERAL (1984). Ces auteurs utilisent les paramètres suivants :

- Le **seston total** représente la totalité de la matière particulaire contenue dans l'eau. Il se divise en **seston minéral** et **seston organique**.
- Les **protéines, lipides et glucides** particuliers.

Leur somme convertie en énergie est considérée comme un bon indice de la totalité de nourriture *assimilable* par les mollusques (WIDDOWS *et al.*, 1979).

- La **chlorophylle** et les **phéopigments** qui représentent l'abondance du phytoplancton.

Ce dernier constitue habituellement la source principale de nourriture des bivalves.

- Les **acides aminés** et **glucides dissous** qui estiment l'abondance de matière organique dissoute.

Bien que ce domaine soit assez peu connu, on sait que les bivalves peuvent se nourrir en partie avec cette matière organique dissoute.

De ces variables sont déduites trois variables synthétiques exprimant le contenu énergétique de l'eau :

- La fraction énergétique du phytoplancton
- La fraction énergétique du dissous
- La fraction énergétique des Protéines - Glucides - Lipides

Les coefficients de passage à l'unité d'énergie, le joule ont été pris dans la littérature.

Chlorophylle a : 2,8 joules/ μ g (HERAL, 1983)

Protéines : 23,64 joules/mg (BRODY, 1945)

Glucides : 17,15 joules/mg (BRODY, 1945)

Lipides : 39,5 joules/mg (BRODY, 1945)

Acides aminés : 3,77 joules/ μ mole (ELLIOT et DAVIDSON, 1975)

La profondeur échantillonnée correspond à la profondeur de maintien des huîtres sur les structures d'élevage, soit 10 m. En complément, le fond a été également échantillonné (3 m au dessus du fond). L'objectif est d'avoir une comparaison entre la nourriture disponible pour les animaux du stock en élevage situé entre deux eaux et ceux du stock naturel, situés sur le fond.

A chaque prélèvement d'eau la *température* (**TEMP**) et la *salinité* (**SALI**) ont été mesurées dans un premier temps respectivement au thermomètre à mercure au dixième de degré et au réfractomètre à 0,5 pour mille près. Une sonde multiparamètres HYDROLAB a ensuite permis, à partir du mois d'avril 1991 de faire des mesures plus précises de température et de salinité (à 0,01 mg/l près).

3. 2. 2. ANALYSE DE LA VARIATION SPATIALE

3. 2. 2. 1. Plan de l'échantillonnage « spatial »

L'échantillon de base comprend les trois sites expérimentaux d'élevage. De plus, pour affiner les connaissances concernant la variation spatiale, trois sites supplémentaires dans les zones II et III et un site supplémentaire dans la zone I ont également été échantillonnés de la



même façon. L'ensemble de ces sites de prélèvement disposés selon une grille (figure 5) constituent l'échantillonnage dit "spatial".

Le plan d'échantillonnage utilisé est assimilé à un échantillonnage mensuel du second degré. Dix sites (unités primaires) ont été choisis de façon systématique (figure 5) de manière à analyser au mieux la variabilité horizontale du lagon, puis pour chaque site, deux niveaux de profondeur (unités secondaires) sont sélectionnés pour rendre compte de la variabilité dans la colonne d'eau :

Niveau 1 : à 10 mètres de la surface (8 m pour le site 1)

Niveau 2 : à 3 mètres au dessus du fond.

Sites	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10
Niveau 1	08 m	10 m								
Niveau 2		17 m	26 m	22 m	24 m	37 m	28 m	26 m	24 m	

NB : Pour les sites 1 & 10, le niveau 1 est confondu avec le niveau 2.

Les prélèvements (*unité d'échantillonnage*) sont effectués une fois par mois (*pas mensuel*), le même jour et dans le même ordre (sites 2-9-8-7-1-4-3-5-6-10) pour l'ensemble des sites. Cet échantillonnage est effectué dans un délai de temps minimum (de 6 à 11 heures du matin) afin d'éviter la variabilité due à l'évolution journalière possible des cycles biologiques. On considère que le choix des dix sites et des deux niveaux de profondeur relève de l'aléa, et que les résultats des tests pourront être inférés à l'ensemble du lagon. Ce plan a été réalisé du mois de juillet 1990 au mois de septembre 1991. Les variables mesurées sont :

- La température et la salinité, la teneur en protéines, lipides, glucides particuliers, en acides aminés et glucides dissous sur l'ensemble des 15 mois ;
- La chlorophylle a, les phéopigments, le seston organique et minéral sur les 5 derniers mois.

3. 2. 2. 2. Méthodes d'analyse statistique

Pour chaque variable, une analyse de variance à deux critères de classification site et profondeur (*modèle aléatoire croisé à échantillons de même effectif*, DAGNELIE, 1986) permet d'analyser conjointement la variabilité horizontale et verticale, les différents mois observés constituent les répétitions pour chaque croisement site-profondeur, ce qui permet l'analyse des interactions. Les conditions d'application de l'analyse de variance sont vérifiées par un test de Bartlett et le cas échéant, les données sont transformées en logarithmes.

Les sites 1 et 10 ne peuvent être pris en compte pour cette analyse car une seule profondeur a été échantillonnée puisque le niveau 1 est égal au niveau 2.

3. 2. 3. ANALYSE DE LA VARIABILITE TEMPORELLE

3. 2. 3. 1. Plan de l'échantillonnage « Temporel »

L'objectif est de cerner la variabilité temporelle des paramètres représentant la nourriture des huîtres au niveau des sites 1-2-3, à l'emplacement précis des huîtres des élevages expérimentaux. La variabilité à moyenne fréquence est étudiée avec un échantillonnage mensuel. La variabilité à haute fréquence est étudiée avec des prélèvements durant la journée, toutes les trois heures de 6h à 18h (toutes les deux heures pour les premières missions). Ce type d'échantillonnage a été appelé "ponctuel". Les sites 1 et 3 ont été échantillonnés à un niveau de profondeur : 10 mètres. Le site 2 l'a été à deux niveaux de profondeur : dix mètres et trois mètres au dessus du fond soit dix sept mètres.

Au départ il s'agit d'un *échantillonnage renouvelé du troisième degré*. Les trois sites sont analysés à différents jours : *unités primaires*. Pour chaque site, et donc pour chaque jour, un ou plusieurs niveaux de profondeur sont étudiés : *unités secondaires*. Puis au sein



de chaque unité secondaire, un tirage systématique en fonction de l'heure, toutes les 3 heures dans la journée, fournit les unités d'échantillonnage : *unités tertiaires*.

En définitive, l'analyse statistique a porté sur un plan simplifié : l'absence de variabilité spatiale ayant été montrée, les données relatives au deuxième niveau de profondeur sont supprimées et le facteur site est considéré comme négligeable vis à vis du facteur jour. De plus, bien que l'échantillonnage ait été réalisé de juillet 1990 à Septembre 1991 pour tous les paramètres, *l'analyse ne porte que sur une année, d'octobre 1990 à septembre 1991*. Ceci permet de ne travailler que sur des données correspondant à une méthode de prélèvement stabilisée (voir plus loin). Le plan d'échantillonnage devient un plan du second degré renouvelé pendant 12 mois (FRONTIER, 1983). Pour des raisons pratiques, les jours étudiés se suivent ; c'est une contrainte qui peut minimiser la variabilité inter-jours existante. Tous les paramètres cités plus haut sont pris en compte.

3. 2. 3. 2. Plan d'échantillonnage complémentaire « 24 heures »

Pour préciser la variabilité journalière, les prélèvements effectués lors de l'échantillonnage ponctuel ont été occasionnellement complétés de manière à couvrir un cycle de 24h. Les données sont disponibles pour les périodes suivantes :

- juillet (site 3 à 10 m) et août (site 2 à 10 m et à 17 m) 1990 ;
- janvier (site 1 à 08 m), février (site 2 à 10 m et à 17 m) et mars (site 3 à 10 m) 1991.

Il s'agit d'un échantillonnage systématique du premier degré destiné à détecter la présence de rythmes éventuels.

3. 2. 3. 3. Méthodes d'analyse statistique

Nous chercherons à mettre en évidence et à comparer l'importance des différents niveaux de variation : variation intra-jours, inter-jours et inter-mois. En d'autres termes, y a-t-il plus de variations au cours d'une journée, ou au cours de plusieurs jours ? La variation intra-mensuelle est elle plus forte que la variation inter-mensuelle ?

Pour chaque paramètre étudié, une analyse de variance (modèle aléatoire hiérarchisé à deux critères, DAGNELIE, 1986) permet une décomposition de la variance (SOKAL & ROLF, 1981). Ponctuellement, des analyses de variance à un critère de classification sont réalisées à titre explicatif. Nous nous sommes abstenus des études d'homoscédasticité et de normalité car la technique de décomposition de la variance est assez robuste vis à vis de ces conditions.

Afin de donner un niveau moyen de chaque paramètres, une estimation de la moyenne annuelle et de l'intervalle de confiance à 95% ont été calculées.

L'estimateur de la moyenne annuelle et l'estimateur de sa variance sont les suivants :

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

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

Avec

$$Var(\bar{\bar{y}}) = \frac{(1 - m/M) \sum_{i=1}^m (\bar{y}_i - \bar{\bar{y}})^2}{m(m-1)} + \frac{m/M \cdot (1 - k/K) \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k (y_{iju} - \bar{y}_i)^2}{mk \cdot m \cdot (k-1)}$$



Avec: n : Nombre de renouvellement (12 mois) ;
 m : Nombre de jours (unités primaires) échantillonnés dans un mois ;
 k : Nombre de prélèvements effectués (unités secondaires) dans une journée ;
 y_{iju} : Valeur du $u^{ème}$ prélèvement de la $j^{ème}$ journée du $i^{ème}$ mois.

3. 2. 4. TECHNIQUES DE MESURE

3. 2. 4. 1. Modalités des prélèvements et de la filtration

Les modalités des prélèvements ont évolué au cours des premières missions en fonction du matériel disponible et d'un ajustement en fonction des résultats obtenus. Les dates et modalités des prélèvements sont résumés dans le tableau suivant :

Date	Sites	Plan d'échantillonnage	Modalités de prélèvs et filtration	Température et salinité	Météo
05/07/1990	3	Temporel	1	l	calme
06/07/1990	3	Complément 24h	1	l	légrt agité
06/07/1990	1	Temporel	1	l	la
07/07/1990	2	Temporel	1	l	la
09/07/1990	1 à 10	Spatial	1	l	agité
02/08/1990	3	Temporel	2	l	c
03/08/1990	2	Temporel	2	l	la
04/08/1990	2	Complément 24h	2	l	c
03/08/1990	1	Temporel	2	l	a
07/08/1990	1 à 10	Spatial	2	l	la
06/09/1990	3	Temporel	3	l	la
08/09/1990	2	Temporel	3	l	la
09/09/1990	1	Temporel	3	l	c
10/09/1990	1 à 10	Spatial	3	l	c
04/10/1990	2	Temporel	3	l	c
05/10/1990	3	Temporel	3	l	c
06/10/1990	1	Temporel	3	l	c
08/10/1990	1 à 10	Spatial	3	l	c
01/11/1990	2	Temporel	3	l	la
02/11/1990	3	Temporel	3	l	c
03/11/1990	1	Temporel	3	l	la
05/11/1990	1 à 10	Spatial	3	l	la
06/12/1990	1	Temporel	3	l	a
07/12/1990	3	Temporel	3	l	c
08/12/1990	1 à 10	Spatial	3	l	c
10/12/1990	2	Temporel	3	l	c
10/01/1991	2	Temporel	3	l	c
11/01/1991	3	Temporel	3	l	c
12/01/1991	1	Temporel	3	l	a
13/01/1991	1	Complément 24h	3	l	a
14/01/1991	1 à 10	Spatial	3	l	la
07/02/1991	3	Temporel	3	l	c
08/02/1991	2	Temporel	3	l	c
09/02/1991	2	Complément 24h	3	l	c
09/02/1991	1	Temporel	3	l	c
11/02/1991	1 à 10	Spatial	3	l	la



Date	Sites	Plan d'échantillonnage	Modalités de prélèvements et filtration	Température et salinité	Météo
07/03/1991	2	Temporel	3	1	c
08/03/1991	1 à 10	Spatial	4	1	la
09/03/1991	1	Temporel	3	1	c
11/03/1991	3	Temporel	3	1	c
12/03/1991	3	Complément 24h	3	1	c
09/04/1991	2	Temporel	3	1	c
10/04/1991	1	Temporel	3	1	l
11/04/1991	3	Temporel	3	1	c
12/04/1991	1 à 10	Spatial	4	1	c
15/05/1991	2	Temporel	3	2	la
16/05/1991	3	Temporel	3	2	c
17/05/1991	1	Temporel	3	2	c
18/05/1991	1 à 10	Spatial	4	2	la
05/06/1991	1	Temporel	3	2	c
06/06/1991	2	Temporel	3	2	c
07/06/1991	3	Temporel	3	2	la
08/06/1991	1 à 10	Spatial	4	2	la
02/07/1991	2	Temporel	3	2	a
03/07/1991	1	Temporel	3	2	a
04/07/1991	3	Temporel	3	2	a
05/07/1991	1 à 10	Spatial	4	2	a
07/08/1991	2	Temporel	3	2	a
08/08/1991	3	Temporel	3	2	c
09/08/1991	1	Temporel	3	2	la
12/08/1991	1 à 10	Spatial	4	2	c
04/09/1991	2	Temporel	3	2	c
05/09/1991	3	Temporel	3	2	c
06/09/1991	1	Temporel	3	2	c
07/09/1991	1 à 10	Spatial	4	2	c

Légende du tableau:***Modalités prélèvements et filtration :***

1. Bouteille Niskin de 1,5 l - Périodicité ponctuel : 2 h - Volumes filtrés ponctuel et spatial : chloro, 1 l ; seston, 2 l, PLG, 1 l.
2. Pompe - Modification des volumes filtrés ponctuel et spatial : seston, 4 l, PLG, 1,5 l.
3. Modification périodicité qui passe à 3 h et des volumes filtrés : ponctuel (seston, 4 l, protéines, 6 l, lipides et glucides 4 l) et spatial (protéines, 5 l, lipides et glucides, 3 l)
4. Ajout du seston (2 l) et de la chlorophylle (1 l).

Modalités de mesure de la température et de la salinité :

1. Thermomètre verre et réfractomètre.
2. Sonde Hydrolab.

En considérant l'échantillonnage stabilisé (à partir de septembre 90), le déroulement des opérations peut être résumé comme suit. Sur le site de prélèvement, la pompe est réglée au minimum de son débit, environ 0,5 mètre cube par heure. L'eau préfiltrée à 200 microns est conservée en glacière, en bidons de dix litres, puis au laboratoire, dans un réfrigérateur.



3. 2. 4. 2. Modalités d'analyse au laboratoire

Après une homogénéisation soignée, les différents volumes nécessaires sont répartis dans des éprouvettes graduées et sont filtrés avec un vide de l'ordre de 0,7 bar. Les filtres employés sont des filtres WHATMAN GFC de 1,2 - 1,3 micron de rétention moyenne (SHELDON, 1972).

Les protocoles utilisés pour la mesure de la chlorophylle a et de la matière en suspension sont issus de AMINOT et CHAUSSEPIED (1983). Pour la chlorophylle a on utilise quelques milli-litres d'hydroxycarbonate de magnésium à 0,5% placés sur le filtre avant la filtration pour assurer une bonne conservation des échantillons. Les filtres sont conservés congelés à -18°C dans des tubes à hémolyse protégés de la lumière. Le transport en glacière de Takapoto à Vairao n'a pas posé de problèmes particuliers.

Les dosages sont effectués au fluorimètre, après extraction à l'acétone avec un étalonnage à partir de chlorophylle pure SIGMA. Du fait de la disponibilité en matériel, les premiers dosages n'ont pu être effectués qu'en mars 91 imposant une longue conservation des échantillons. En plus du paramètre *chlorophylle (CHLO)* en micro gramme par litre, ont été mesurés les *phéopigments (PHEO)* et calculé le *pourcentage de chlorophylle active (CHAC)* soit $CHLO / (CHLO + PHEO) * 100$.

La matière en suspension ou seston est déterminée par pesée au dixième de milligramme près. Les filtres GFC, placés dans une nacelle d'aluminium, sont préalablement calcinés (1h à 480°) puis rincés à l'eau distillée et séchés à l'étuve à 70° pendant 1h. Ils sont ensuite prépesés.

Une fois la quantité filtrée, 4 litres pour l'échantillonnage ponctuel et 3 litres pour le spatial, le filtre est rincé au formiate d'ammonium ou à l'eau distillée. Il est conservé dans une boîte de pétri dans un congélateur à -18°C. Après transport, le filtre est remis à l'étuve 1h à 70°C et pesé. Il est ensuite mis 1h au four à 480°C pour la détermination du poids de cendres.

Ceci permet la détermination en milligramme par litre du *seston total (STOT)*, du *seston minéral (SMIN)*, du *seston organique (SORG)*, et du *pourcentage de seston organique (PSOR)*.

Les *protéines (PROT)*, *lipides (LIP)*, et *glucides (GLUC) particuliers* sont déterminés par les mêmes dosages que ceux employés pour la chair des huîtres ; les résultats sont exprimés en milligrammes d'équivalents albumine, tripalmitate et glucose respectivement par litre d'eau de mer. Les filtres GFC utilisés sont préalablement calcinés par passage au four 1h à 480°C. La matière organique dissoute est dosée sur des échantillons de 20 ml d'eau de mer filtrée sur filtre GFC. Ces échantillons sont conservés au congélateur à -18°C.

On appelle donc par convention "dissous" tout ce qui a traversé les filtres GFC, c'est à dire ce qui est inférieur à environ 1 micron.

Les acides aminés dissous (AADI) sont dosés par la méthode de NORTH (1975) et les résultats sont exprimés en micro-mole d'équivalent glycine par litre d'eau de mer. Les glucides dissous (GLDI) sont dosés par la méthode de DUBOIS et al., (1956) et les résultats exprimés en milligrammes d'équivalent glucose par litre.

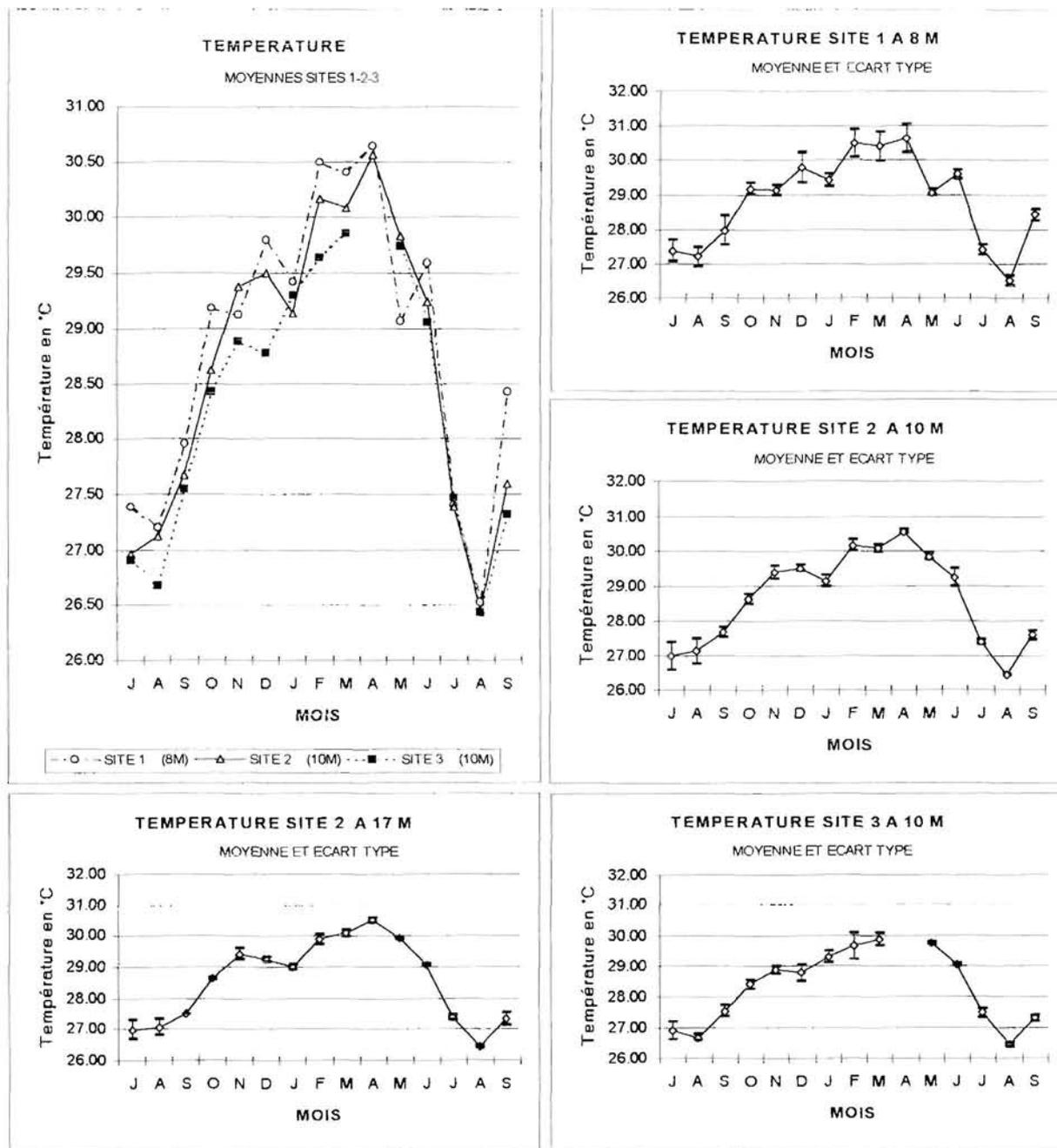
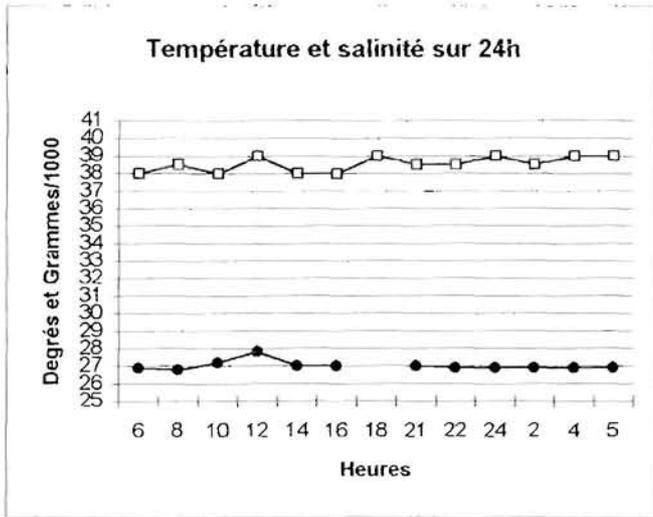
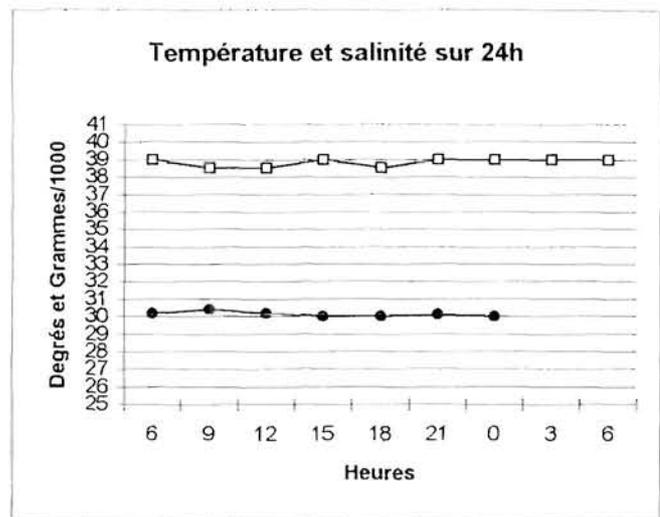


Figure 6 : Température à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

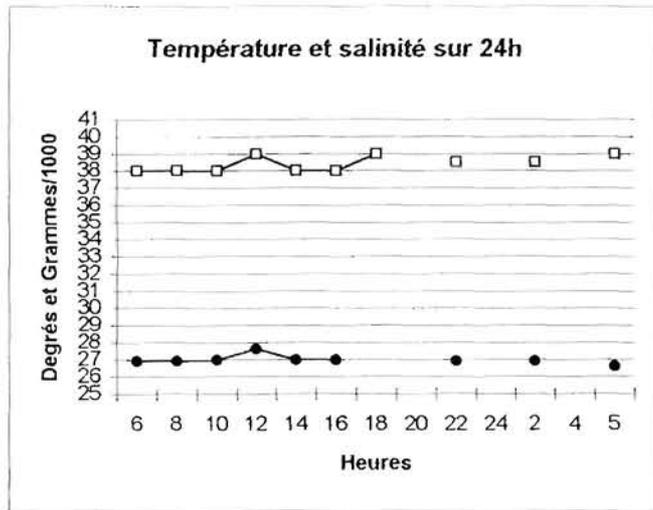
Figure 7 : Evolution nycthemérale de la température et de la salinité à Takapoto.



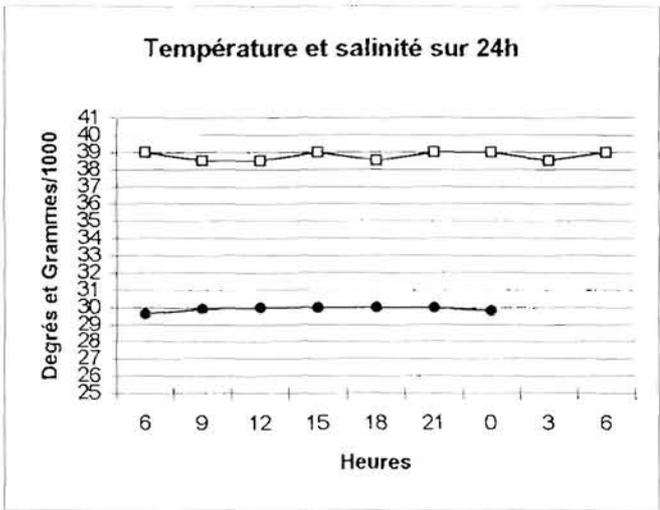
Graphique 1 03/ 04 Août 90 - Site 2-10m



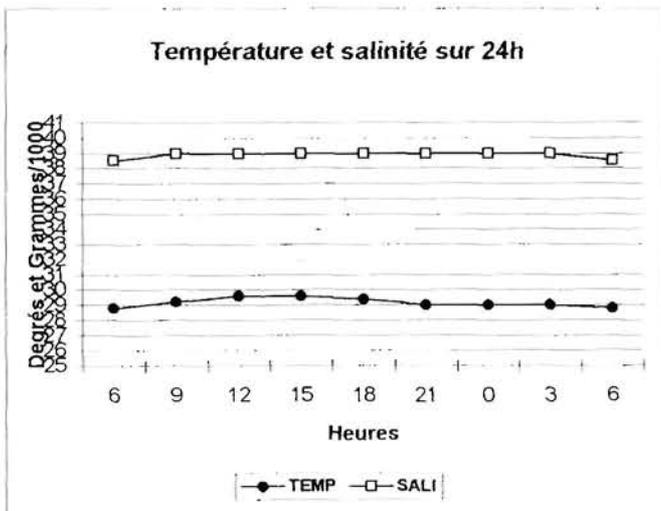
Graphique 4 08/ 09 février 91- Site 2-10 m



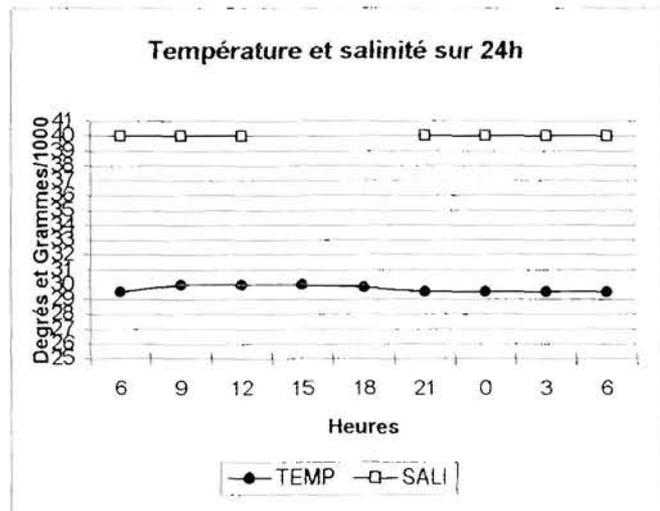
Graphique 2 03/ 04 Août 90 - Site 2-17m



Graphique 5 08/ 09 février 91- Site 2-17 m



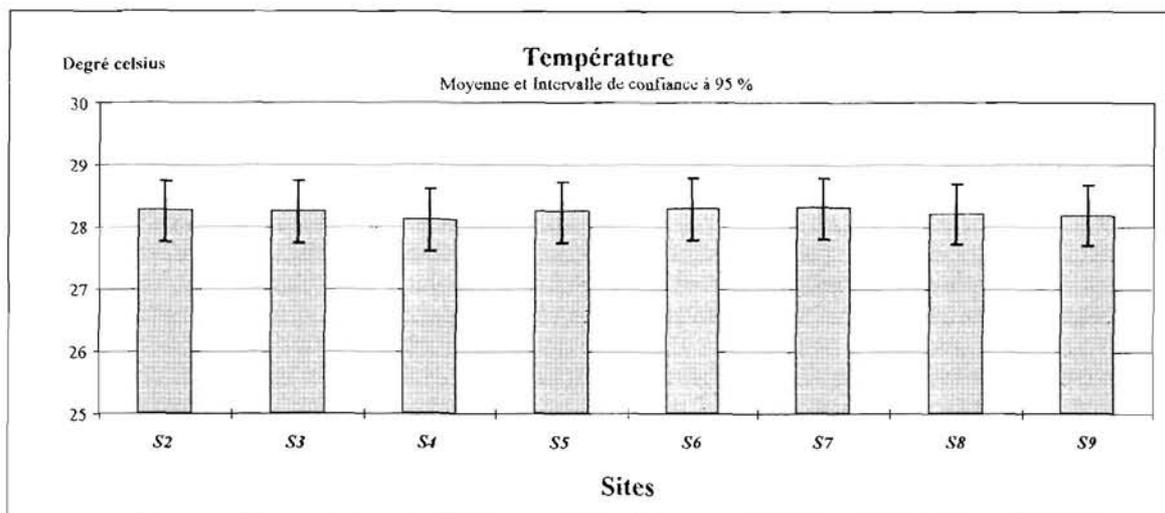
Graphique 3 10/11 Janvier 91 - Site 1- 8m



Graphique 6 11/12 mars 91 - Site 3-10 m



La température moyenne sur l'ensemble du lagon et la totalité des missions est de 28,20°C.



Ceci rejoint l'isotropie de la température constatée lors d'une mission en août 1975 (SOURNIA & RICARD, 1976). Une mission ORSTOM en décembre 1974 montrait par contre un gradient faible mais significatif du NE vers le SW, cette situation faisant suite à une période très pluvieuse et venteuse (MAGNIER et WAUTHY, 1976). En novembre 1975, les mêmes auteurs constatent l'absence de stratification ; ils relient cela à des conditions météorologiques relativement calmes.

Il apparaît donc qu'à l'échelle annuelle, aucune différence spatiale n'existe pour la température. Ce n'est pas contradictoire avec l'existence de gradients de courte durée, fonction des conditions météorologiques à court terme : leurs effets s'annulent sur des périodes plus longues.

4. 1. 1. 2. Analyse de la variabilité temporelle

4. 1. 1. 2. 1. Variabilité à long terme

Les figures 6 et 7 résument l'évolution de la température sur les trois sites. On constate que le mois d'août 1990 présente une valeur supérieure à celle d'août 1991 : la différence est faible, mais elle pose la question de la reproductibilité des phénomènes d'une année sur l'autre.

4. 1. 1. 2. 2. Variabilité à moyen et court terme

Calculée sur une année, la décomposition de la variance est fournie dans le tableau suivant :

Paramètres	% variance inter-mois	% variance inter-jour	% variance résiduelle
Température	90 %	6 %	4 %

La température est un paramètre relativement stable dans la journée et entre jours proches. Les variations entre les mois expliquent 90% de la variabilité. L'influence saisonnière est donc largement prédominante dans l'évolution de la température.

Le graphique global montre que l'amplitude de variation thermique annuelle est de 4°C, la température variant entre 26,5°C et 30,5°C. Il y a un cycle annuel marqué et quatre périodes sont distinguables :



4. 1. 1. 2. 3. *Estimation de la moyenne annuelle*

En respectant le plan d'échantillonnage temporel utilisé, l'estimation de **la moyenne annuelle de la température est de 28,98°C +/- 0,3%**. En 1977, un suivi annuel fournit une température moyenne annuelle de 28,2°C (ROUGERIE, 1980), cet écart peut s'expliquer par des conditions météorologiques différentes entre les deux années. Ce qui confirme le fait que la reproductibilité de la température d'une année à l'autre n'est pas parfaite.

4. 1. 1. 2. 4. *Comparaison avec d'autres milieux*

La température océanique autour de Takapoto suit le même schéma d'évolution (GUEREDRAT et ROUGERIE, 1978), mais avec une amplitude plus faible de l'ordre de 2°C, entre un minimum à 27,2 °C en août 1976 et un maximum à 29,2 °C en janvier 1977.

La température évolue de façon similaire dans d'autres lagons : à Tahiti, RENON (1978) décrit une évolution de la température de 26°C en août à 30°C en février dans le lagon de Faa'a.

Ces valeurs et variations n'ont évidemment aucune commune mesure avec celles observées en France dans le bassin de Marennes-Oléron, où la température moyenne oscille harmoniquement entre 9°C et 19°C (RAILLARD et al., 1988).

4. 1. 2. SALINITE

Notons que la précision limitée des mesures (réfractomètre) ne permet pas une description fine de l'évolution de la salinité qui a été faite par d'autres auteurs, MAGNIER et WAUTHY (1976), ROUGERIE et GUEREDRAT (1983).

4. 1. 2. 1. *Analyse de la variabilité spatiale*

Comme pour la température, ces données permettent d'affirmer que les conditions moyennes auxquelles sont soumises les huîtres durant l'année sont équivalentes quelque soit les sites, bien que des variations localisées spatio-temporellement semblent exister. Ces variations sont à associer aux conditions météorologiques du moment. Ceci rejoint les conclusions de MAGNIER et WAUTHY (1976) sur les corrélations entre les conditions météorologiques et l'existence ou non d'une stratification haline.

4. 1. 2. 2. *Analyse de la variabilité temporelle*

4. 1. 2. 2. 1. *Variabilité à long terme*

Les figures 7 et 8 résument l'évolution de la salinité sur les trois sites pendant plus d'un an. Elle fluctue entre 38 ‰ et 40 ‰.

4. 1. 2. 2. 2. *Variabilité à moyen et court terme*

La décomposition de la variance est fournie dans le tableau suivant :

Paramètres	% variance inter-mois	% variance inter-jour	% variance résiduelle
Salinité	77 %	4 %	19 %

La grande source de variation est entre les mois, mais aucun cycle précis n'a pu être extrait des données. La salinité est plus forte en seconde période, à partir mars 1991, mais des accidents sont fréquents. Sur la période étudiée, les variations s'échelonnent de 38 à 40 ‰. La valeur moyenne annuelle **de la salinité de 39,21‰ +/- 0,1%**.

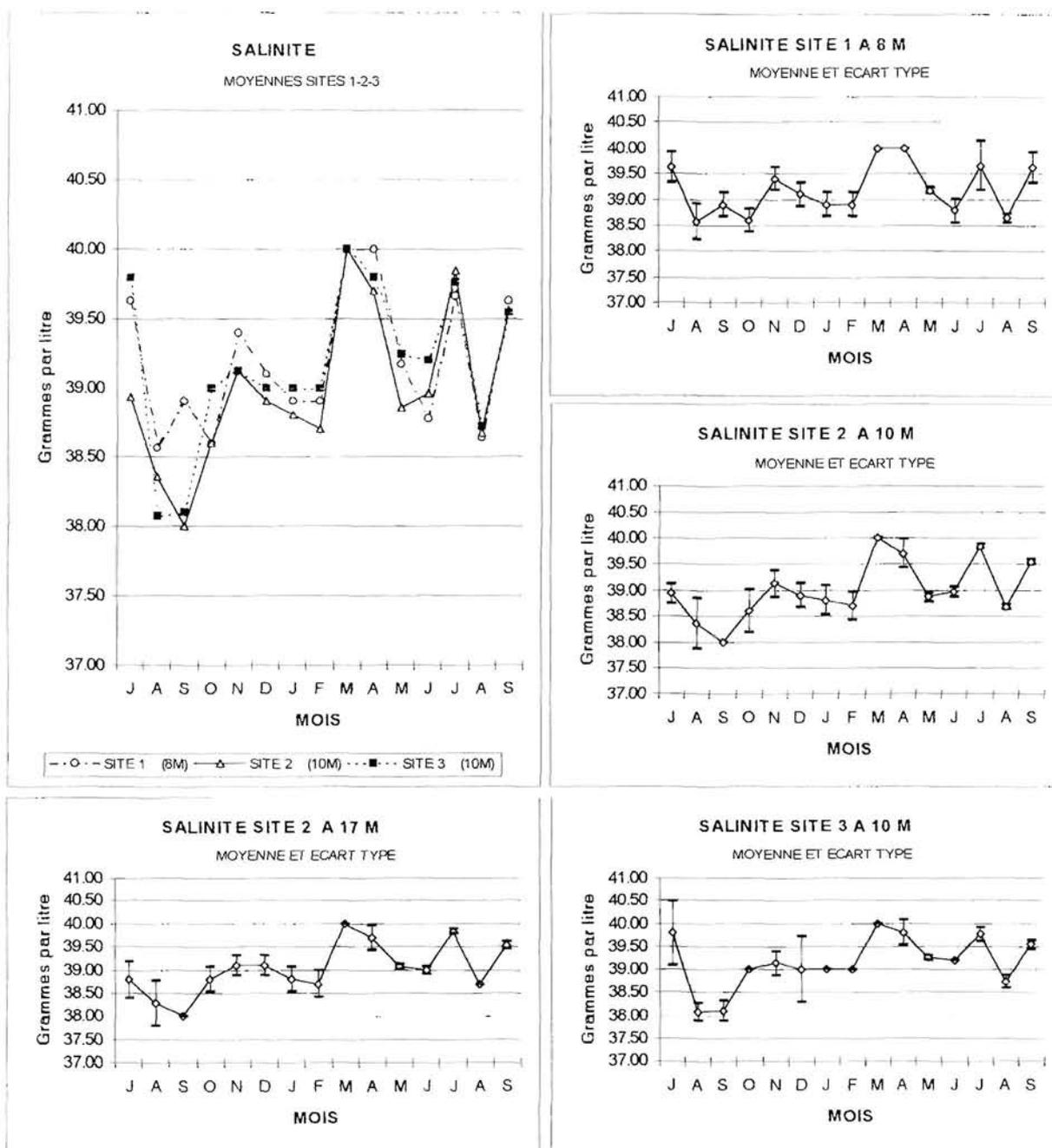


Figure 8 : Salinité à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.



4. 1. 2. 3. Comparaison interannuelle et avec d'autres atolls

GUEREDRAT et ROUGERIE (1978) obtiennent des valeurs élevées de 41‰ en février 1977, valeurs que nous n'avons pas rencontrées au cours de l'étude. Ceci peut s'expliquer par des variations inter-annuelles non négligeables à relier aux conditions météorologiques très variables. Il semble là aussi que les phénomènes affectant l'évolution de la salinité ne sont pas forcément reproductibles d'une année sur l'autre.

Notons que le milieu océanique environnant Takapoto présente une salinité de 36 ‰ (GUEREDRAT et ROUGERIE, 1978).

Le lagon de Takapoto présente une salinité intermédiaire entre un atoll ouvert comme Rangiroa, où la salinité est de 35,9 ‰ (GROS, JARRIGE et FRAIZIER, 1980) et un atoll fermé en voie de comblement comme Tairao, où SALVAT (1976) mesure une salinité de 43‰.

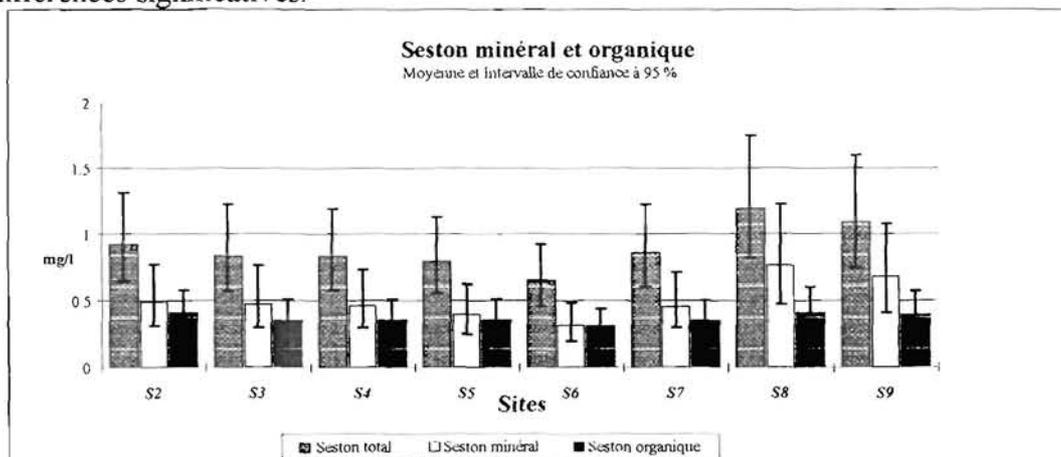
4. 1. 3. CHARGE SESTONIQUE

4. 1. 3. 1. Analyse de la variabilité spatiale

Le tableau d'analyse de variance ci-dessous montre que pour l'ensemble des missions, aucune différence spatiale ne peut être mise en évidence au sein de l'eau du lagon, aussi bien pour la fraction minérale qu'organique.

Variable	Nature de la variation	Sommes des carrés des écarts	Nombre de degré de liberté	Variance estimée	F calculé	Niveau de signification
Seston Minéral (log)	Due au site	4,0762485	7	0,5823212	1,499	0,1923
	Due à la profondeur	0,0244961	1	0,0244961	0,063	0,8056
	Due à l'interaction	1,7528206	7	0,2504029	0,644	0,7169
	Due aux erreurs	17,486763	45	0,3885954		
	Totale	23,409505	60			
Seston Organique (log)	Due au site	0,4671771	7	0,0667396	0,269	0,9629
	Due à la profondeur	0,0286675	1	0,0286675	0,115	0,7393
	Due à l'interaction	0,4496564	7	0,0642366	0,259	0,9666
	Due aux erreurs	11,179619	45	0,2484360		
	Totale	12,152887	60			

Le graphique des moyennes et intervalles de confiance par sites montre que les niveaux de seston minéral sont plus forts aux sites 8 et 9, mais l'incertitude assez élevée ne rend pas les différences significatives.



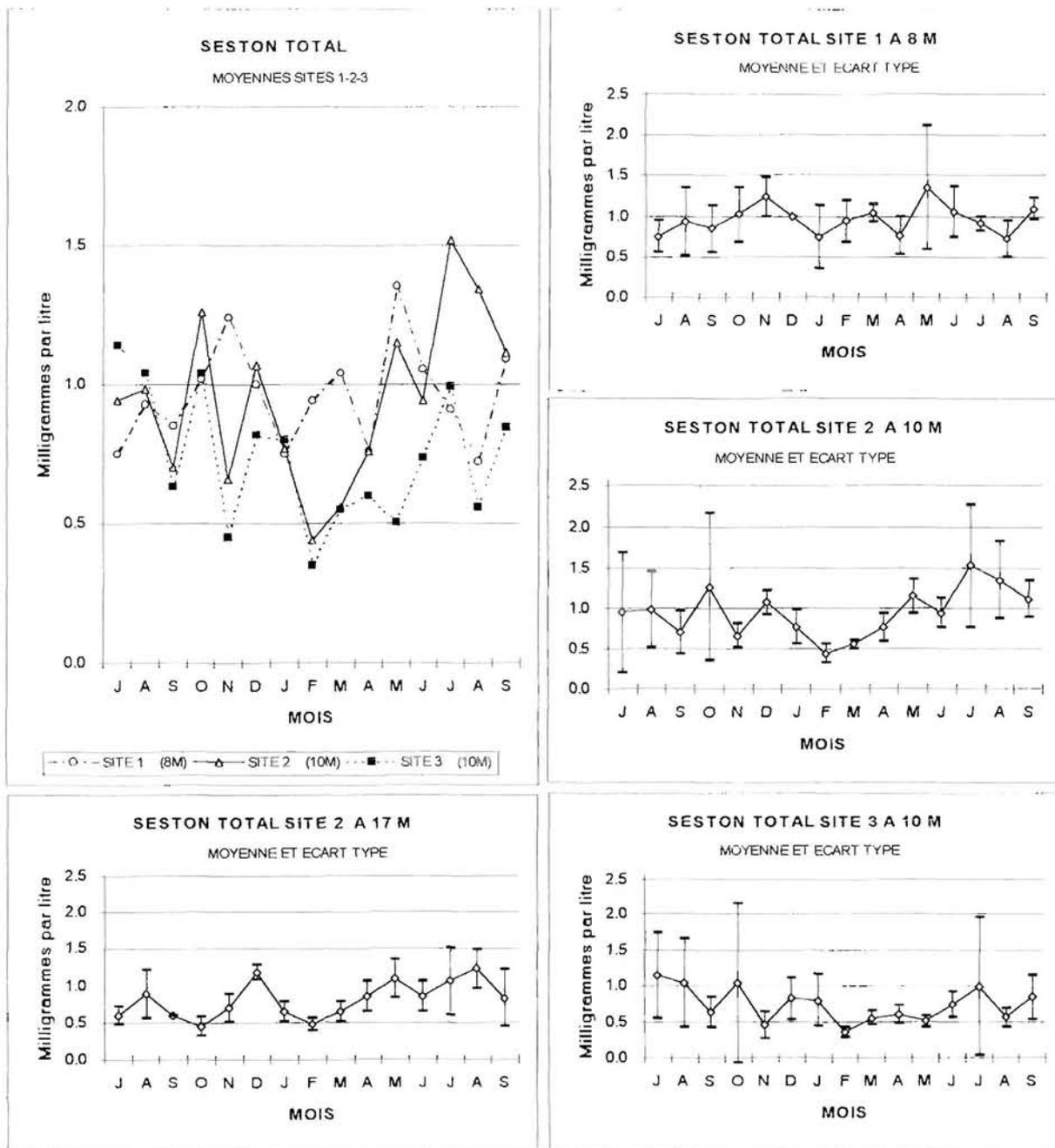


Figure 9 : Seston total à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2, 3.

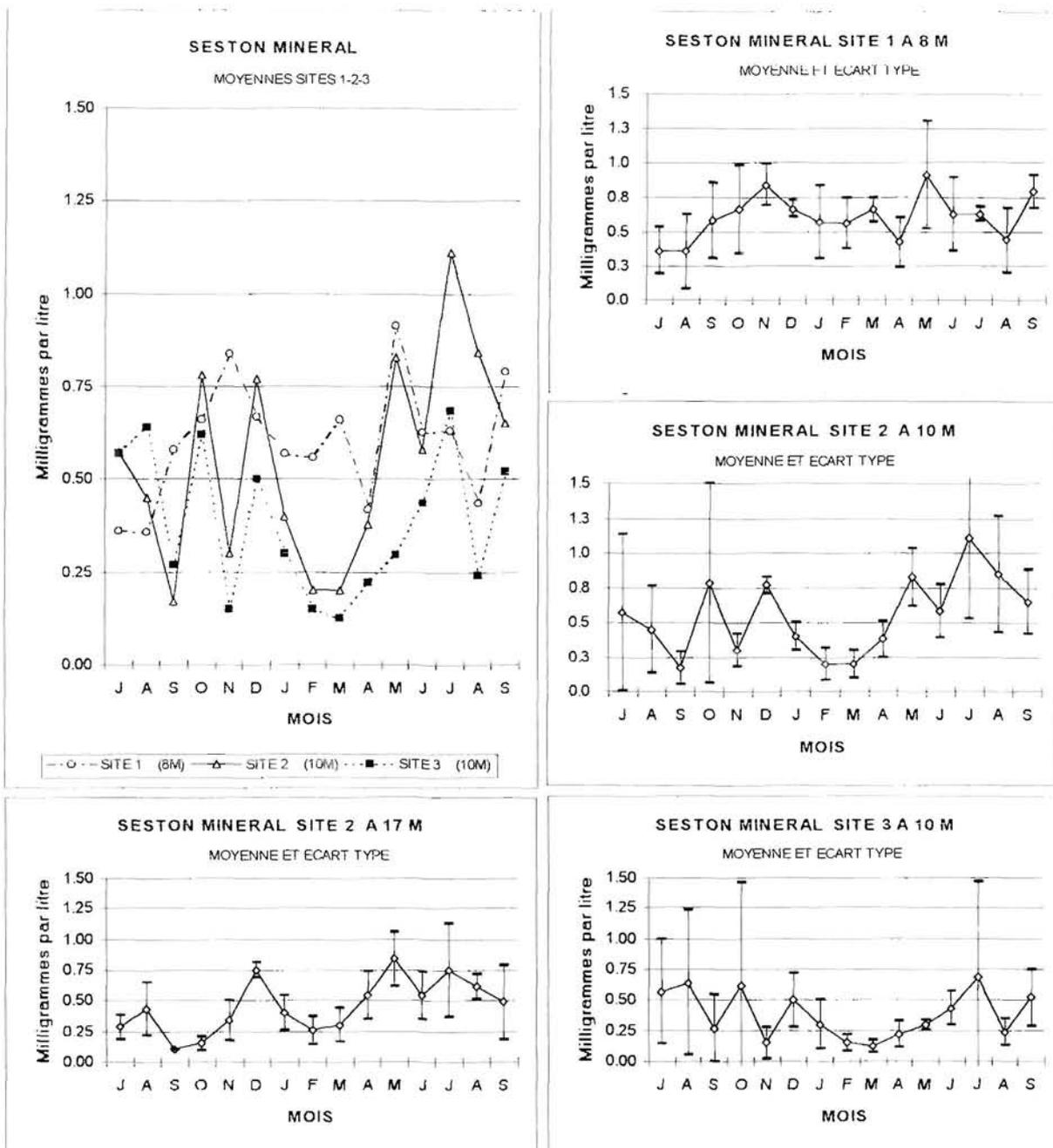


Figure 10 : Seston minéral à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

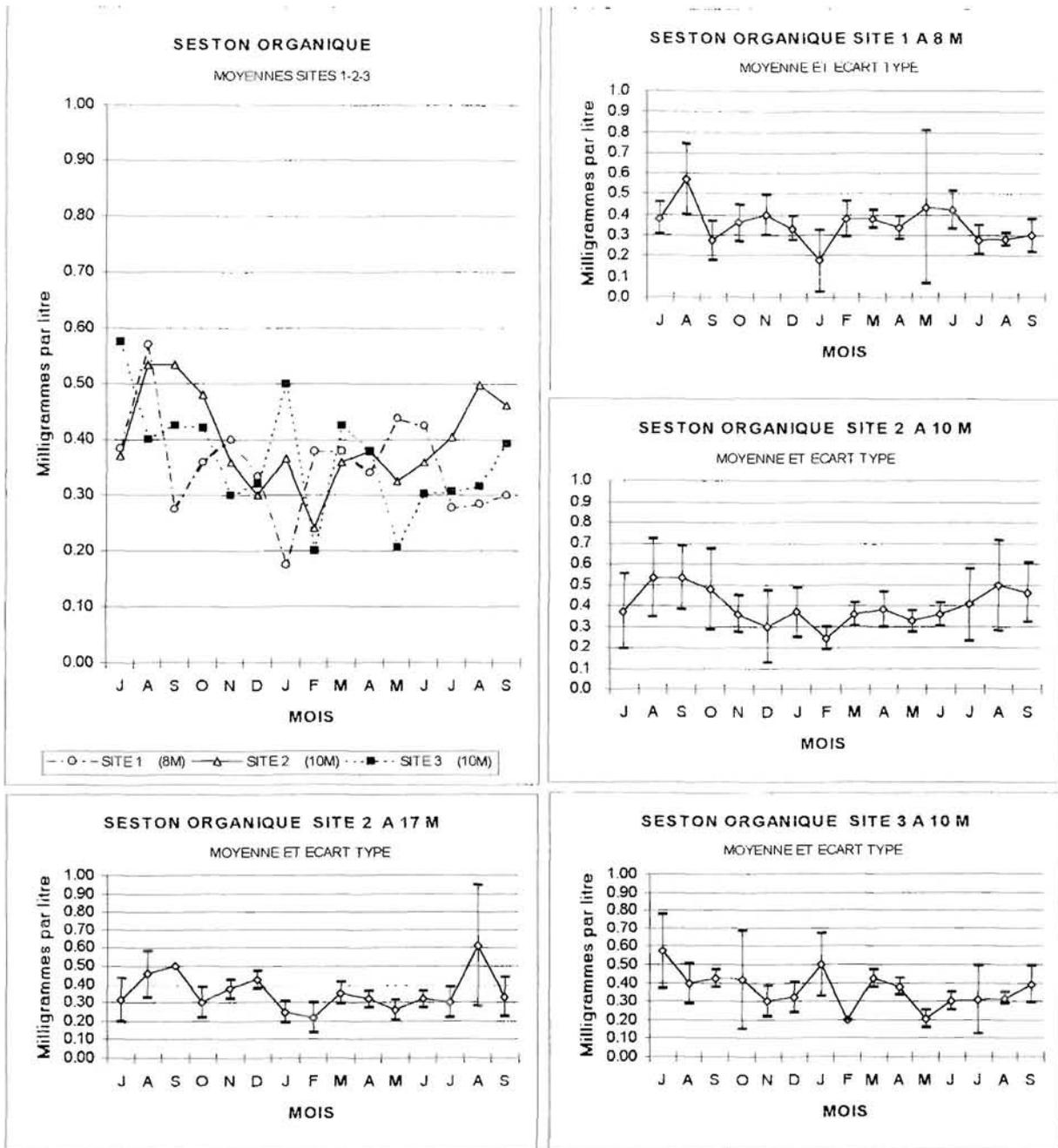


Figure 11 : Seston organique à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

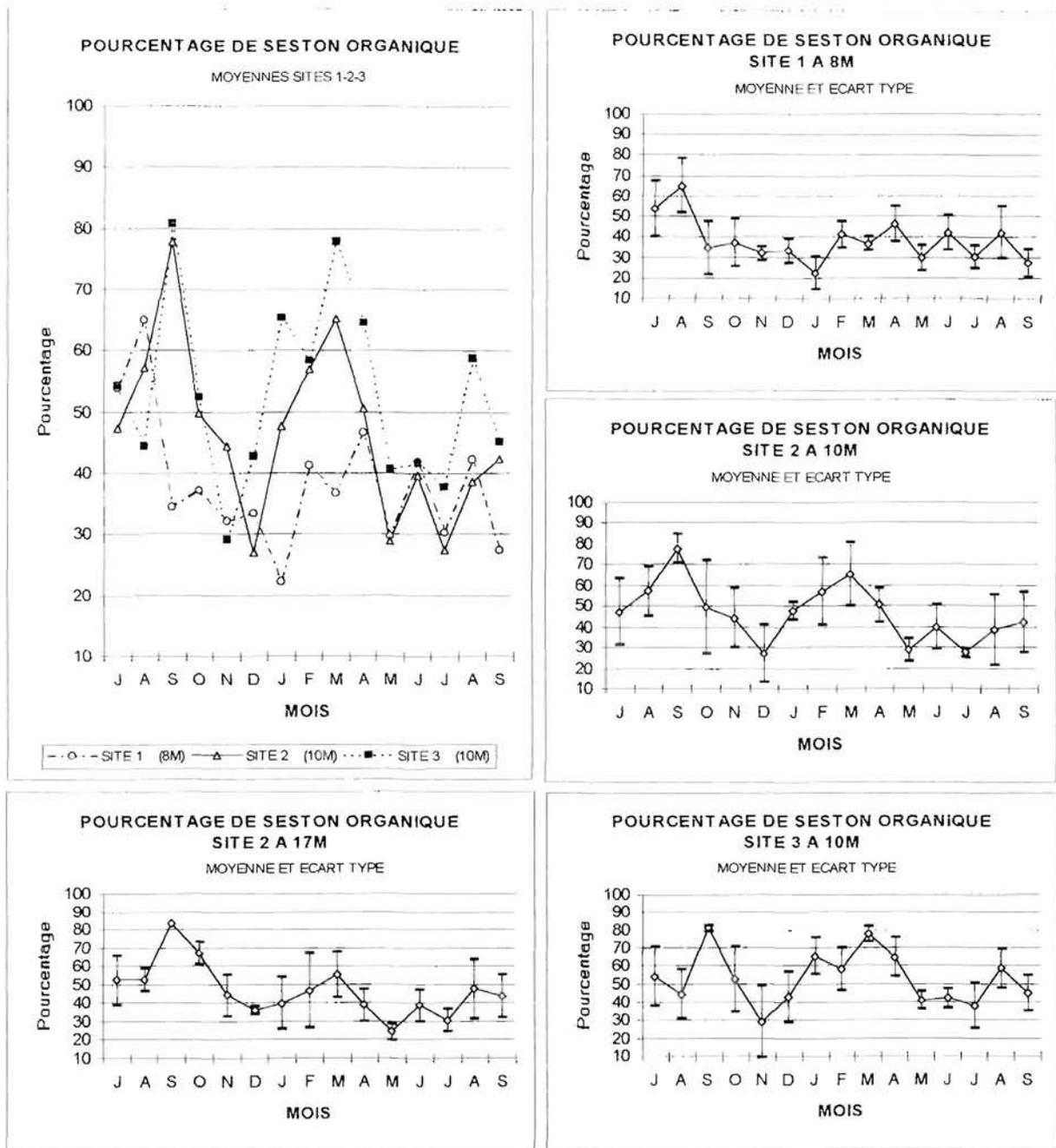
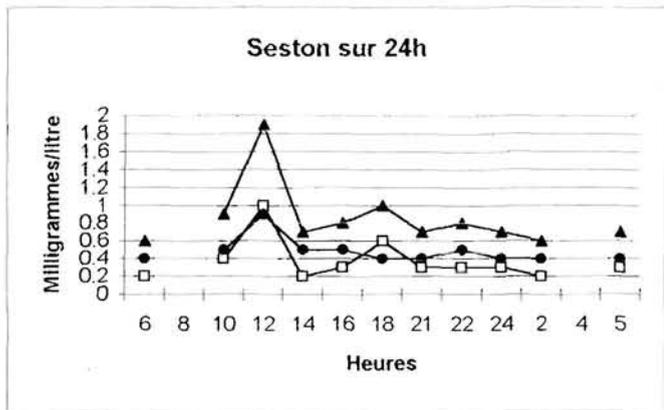
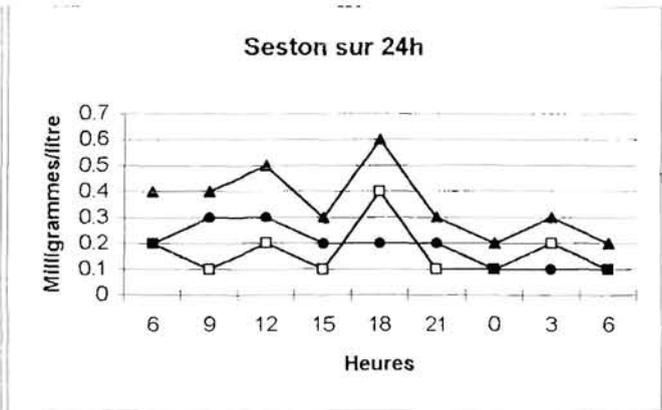


Figure 12 : Pourcentage de seston organique à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

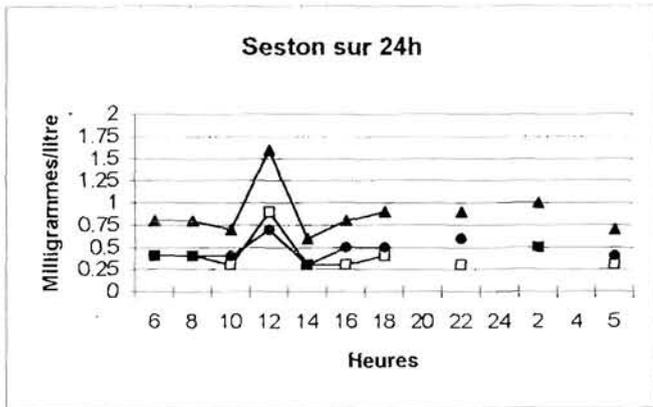
Figure 13 : Evolution nycthémerale du seston total, organique et minéral à Takapoto



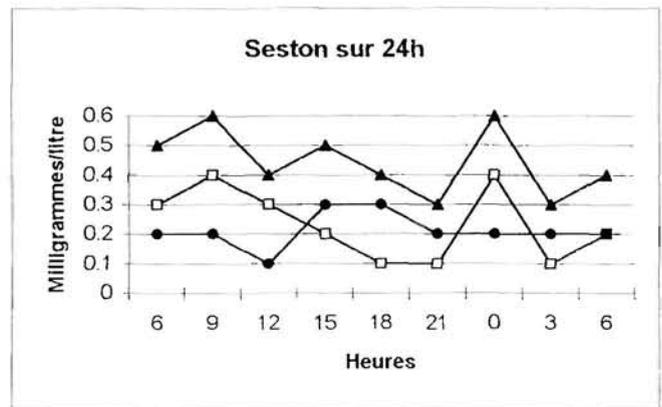
Graphique 1 03/ 04 Août 90 - Site 2-10m



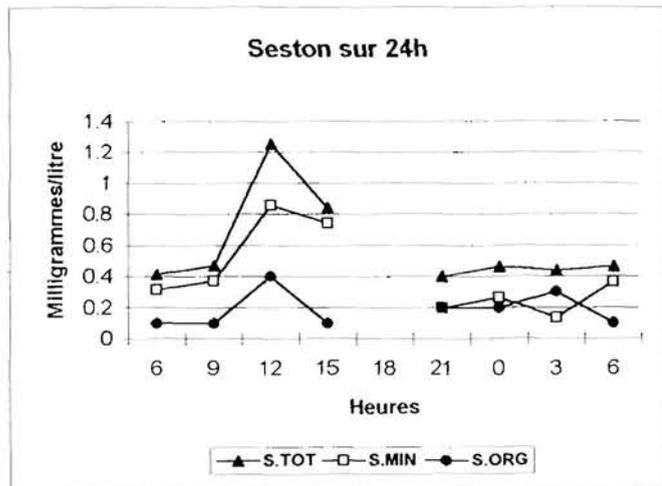
Graphique 4 08/ 09 février 91- Site 2-10 m



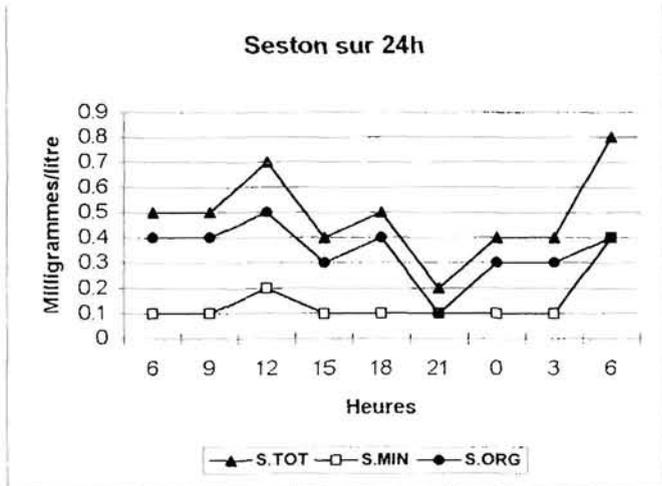
Graphique 2 03/ 04 Août 90 - Site 2-17m



Graphique 5 08/ 09 février 91- Site 2-17 m



Graphique 3 10/11 Janvier 91 - Site 1- 8m



Graphique 6 11/12 mars 91 - Site 3-10 m



Il en résulte donc que le lagon présente une grande homogénéité spatiale de la charge sestonique. Sur l'ensemble des sites et des missions, un calcul de moyenne fournit les valeurs suivantes : **0,50 mg/l** pour le seston minéral et **0,36 mg/l** pour le seston organique.

4. 1. 3. 2. Analyse de la variabilité temporelle

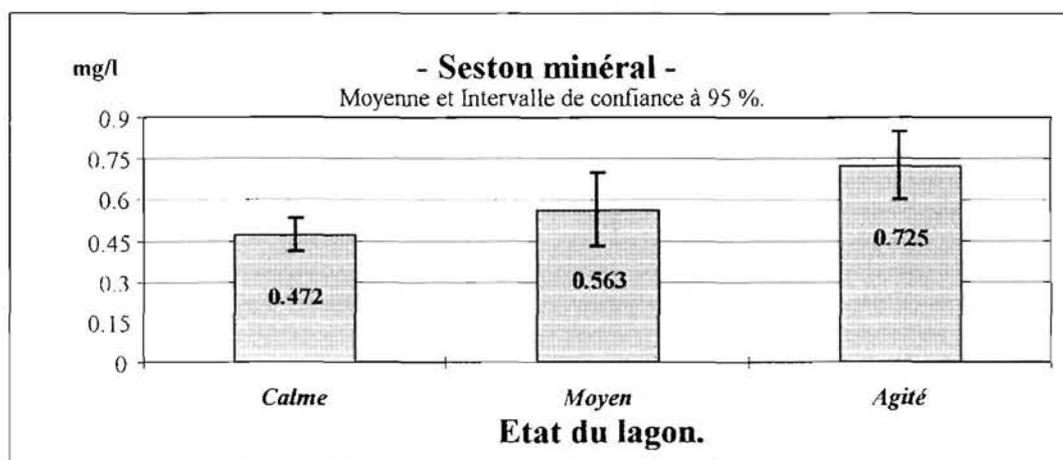
L'évolution temporelle détaillée du seston aux sites 1, 2 et 3 est donnée dans les planches 9,10,11,12 et 13 en décomposant la fraction minérale et la fraction organique.

Le tableau suivant expose la décomposition de la variabilité temporelle :

Paramètres	% variance inter-mois	% variance inter-jour	% variance résiduelle
Seston minéral	7 %	22 %	70 %
Seston organique	1 %	15 %	80 %

La source de variabilité résiduelle est de beaucoup la plus importante. Les cycles journaliers ne montrent pas d'évolution particulière et les différents graphiques sont difficiles à interpréter du fait de cette forte variabilité résiduelle.

Il semble cependant se dégager une tendance à la diminution du seston minéral en été austral avec pour conséquence une augmentation du pourcentage de seston organique. En effet ce dernier reste relativement stable toute l'année. Il se trouve que le lagon est moins agité durant l'été et nous avons testé l'influence de l'agitation en tenant compte des données météo succinctes qui avaient été relevées.



Il y a bien une corrélation du niveau du seston minéral avec l'état du lagon : le niveau moyen passe de 0,47 mg/l à 0,72 mg/l en fonction de l'état d'agitation du milieu. Ceci souligne l'importance des conditions météorologiques dans l'évolution à court terme du lagon. Ce phénomène mériterait d'être précisé avec des données météorologiques plus fines.

Aucune explication n'est apportée à ce jour, pour expliquer la très forte variabilité résiduelle du seston organique.

Les moyennes annuelles estimées par l'échantillonnage temporel sont respectivement les suivantes :

Seston minéral: 0,53 mg/l +/- 13%;

Seston organique: 0,35 mg/l +/- 7%;

Cela équivaut à une fraction organique de 40 %. Notons que ces valeurs moyennes coïncident parfaitement avec celles obtenues par l'échantillonnage spatial ; ce qui confirme la précision des estimations.



SOURNIA et RICARD (1976) mesurent une charge particulaire de $0,32 \pm 0,08$ mg/l. Cette valeur est beaucoup plus faible, mais n'est que le reflet du mois d'août 1975. En février 1991, nous mesurons au site 3 une valeur minimale de 0,35 mg/l.

4. 1. 3. 3. Comparaison avec d'autres milieux

Les valeurs moyennes du seston donnent bien une idée de l'originalité de l'atoll par rapport aux milieux tempérés comme le bassin de Marennes-Oléron où le seston fluctue entre 15 et 280 mg/l et entre 6 et 37 mg/l respectivement pour le seston minéral et organique (HERAL et al., 1983a, GOULLETQUER, 1989).

Des différences moindres existent aussi avec les lagons d'îles hautes où RICARD et ROUGERIE (1980) déterminent une charge sestonique variant entre 2 et 10 mg/l dans le lagon de Port Phaeton à Tahiti. Des mesures dans le lagon fermé de Scilly (Société) fournissent des valeurs de 6 à 14 mg/l (RICARD et DELESALLE, 1981). BLANCHOT *et al.*, (1989) mesurent à Tikehau (atoll ouvert des Tuamotu) en avril 1986 une charge sestonique de 2 mg/l et montrent que 80 % des particules la constituant présentent une taille inférieure à 3 µm. Il est fort probable qu'il en soit ainsi pour le lagon de Takapoto.

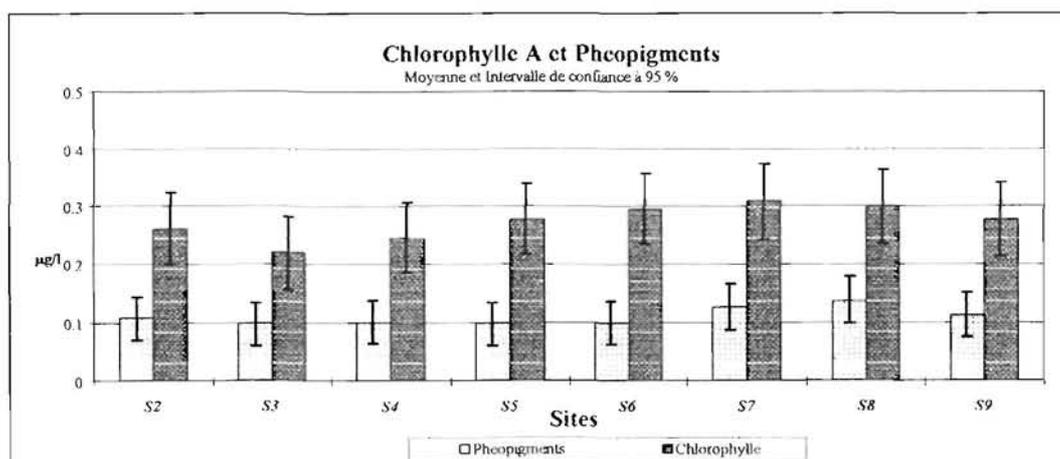
4. 1. 4. CHLOROPHYLLE A ET PHEOPIGMENTS

4. 1. 4. 1. Analyse de la variabilité spatiale

Aucune différence spatiale significative ne peut être dégagée pour ces deux variables, comme le montre la valeur du niveau de signification dans le tableau suivant :

Variable	Nature de la variation	Sommes des carrés des écarts	Nombre de degré de liberté	Variance estimée	F calculé	Niveau de signification
Chlorophylle	Due au site	0,060005	7	0,0085721	0,911	0,504
	Due à la profondeur	0,0228868	1	0,0228868	2,433	0,124
	Due à l'interaction	0,0207556	7	0,0029651	0,315	0,9444
	Due aux erreurs	0,5737943	61	0,0094065		
	Totale	0,6758557	76			
Pheopigments	Due au site	0,0144807	7	0,0020687	0,594	0,758
	Due à la profondeur	0,0080364	1	0,0080364	2,309	0,1338
	Due à l'interaction	0,008461	7	0,0012087	0,347	0,9286
	Due aux erreurs	0,2123011	61	0,0034803		
	Totale	0,2429887	76			

Ces résultats se retrouvent sur le graphique ci-dessous, où le recouplement des intervalles de confiance traduit l'absence de différence significative.





Les moyennes par site données dans le graphique ci dessus montrent que les teneurs en chlorophylle a et phéopigments sont homogènes sur l'ensemble du lagon pour une longue période. Les moyennes générales sur l'ensemble des missions sont respectivement de **0,27µg/l** pour la chlorophylle et **0,11µg/l** pour les phéopigments.

4. 1. 4. 2. Analyse de la variabilité temporelle

4. 1. 4. 2. 1. Variabilité à long terme

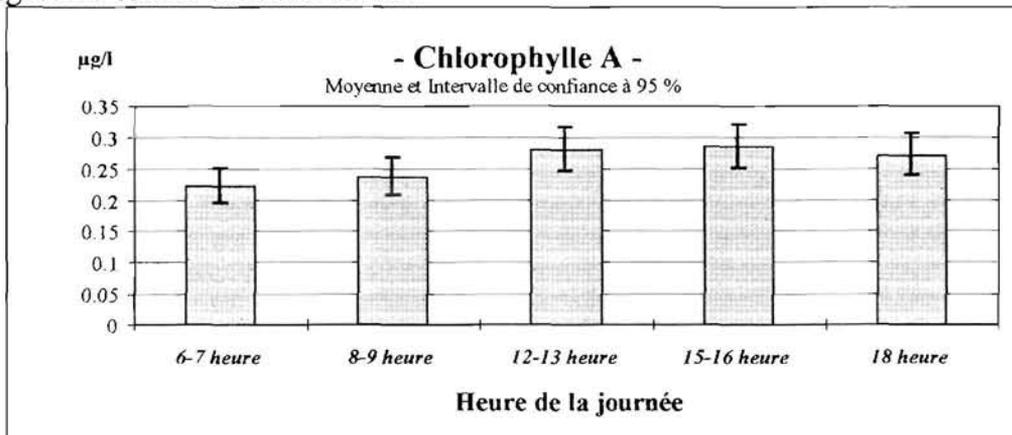
Les données globales sont présentées dans les figures N° 14,15,16,17. Par avance, il est visible que les mois de juin, juillet, août, septembre ne présentent pas des valeurs similaires entre 1990 et 1991.

4. 1. 4. 2. 2. Variabilité à moyen et court terme

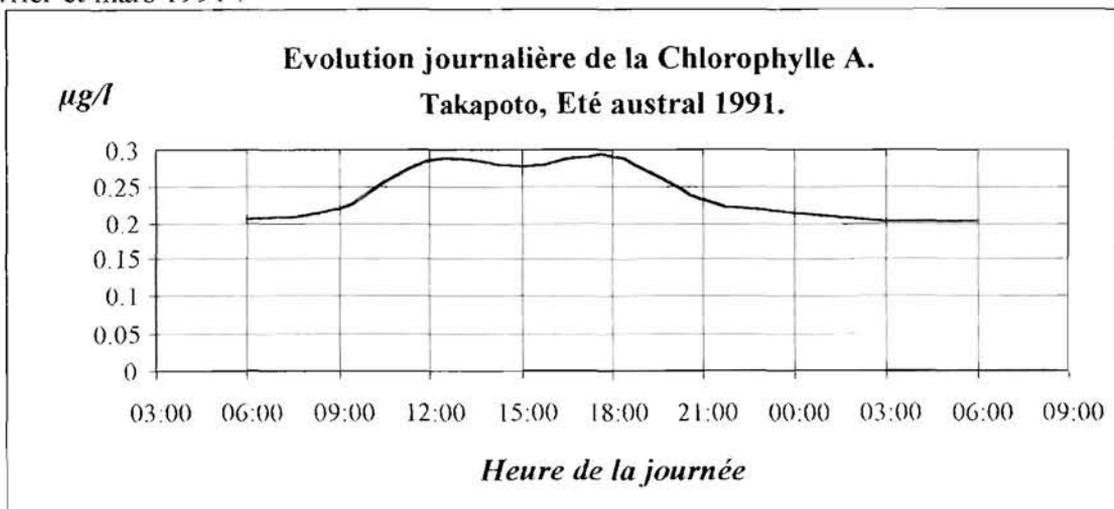
La décomposition de la variabilité temporelle de l'ensemble des pigments chlorophylliens (réalisée à partir d'un an de données) est la suivante :

Paramètres	% variance inter-mois	% variance inter-jour	% variance résiduelle
Pigments chlorophylliens	22 %	48 %	30 %

Il apparaît que la variabilité entre les jours d'un même mois ainsi que la variabilité résiduelle sont plus fortes que la variabilité saisonnière. Pour la chlorophylle a, une augmentation journalière, à l'origine de la variabilité résiduelle, est significative : la valeur moyenne annuelle est de 0,22 µg/l à 6 heures, et atteint son maximum vers 16 heures avec 0,29 µg/l. Elle semble diminuer ensuite.



Une telle tendance est confirmée par le suivi sur 24 heures qui a été effectué (figure 17). Voici l'évolution de la moyenne de trois observations faites pendant les mois de janvier, février et mars 1991 :



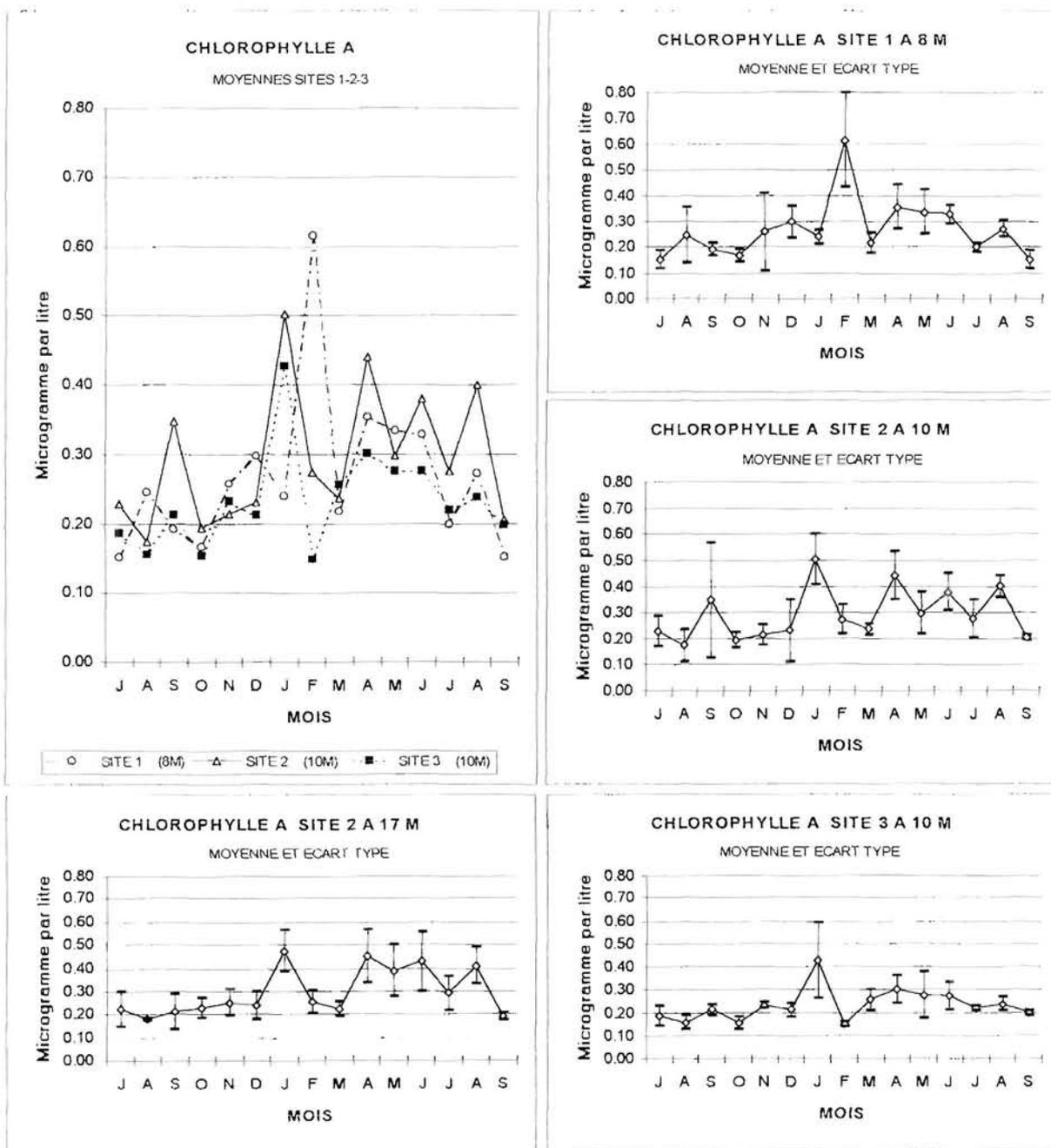


Figure 14 : Chlorophylle a à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

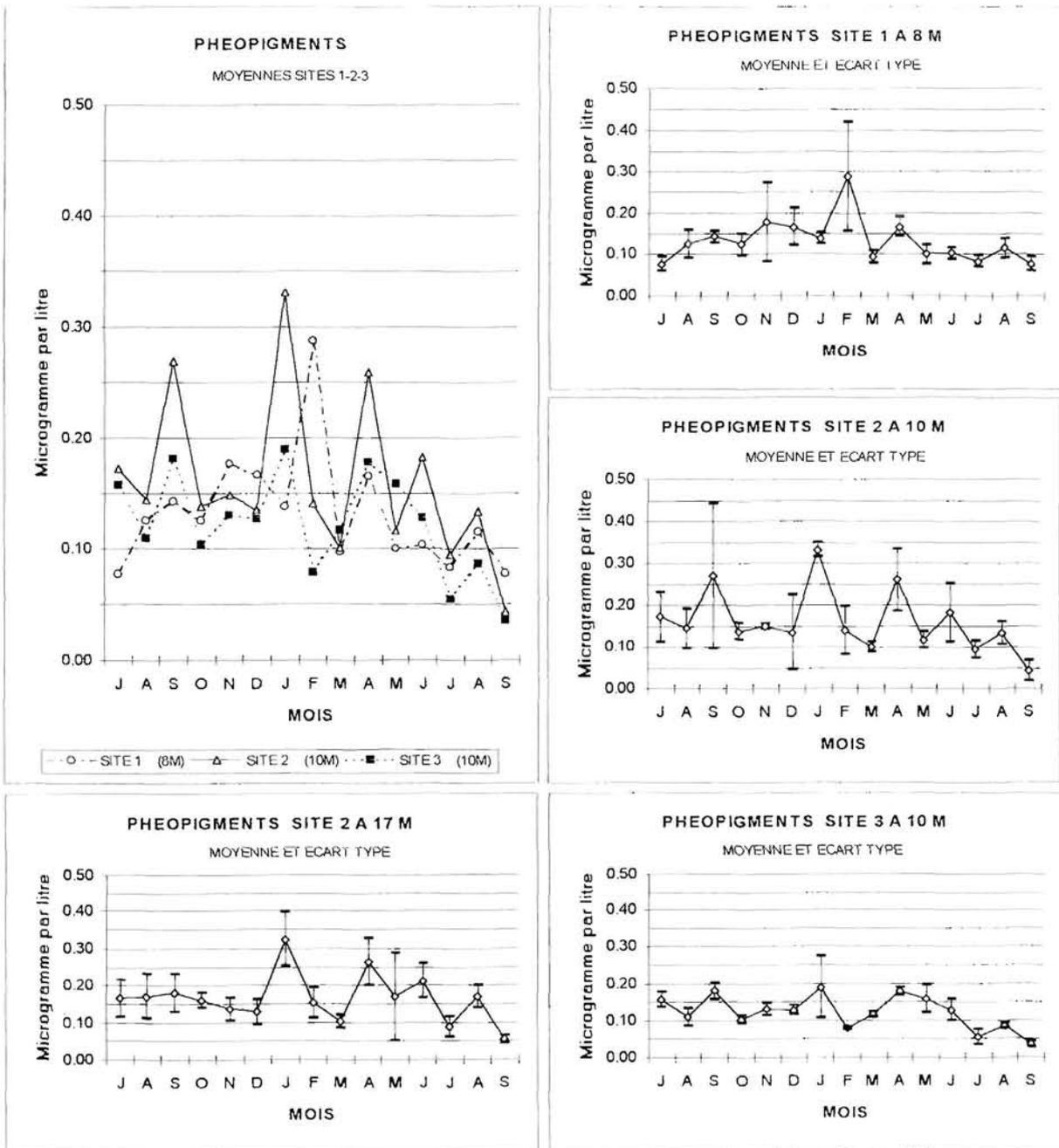


Figure 15 : Phéopigments à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

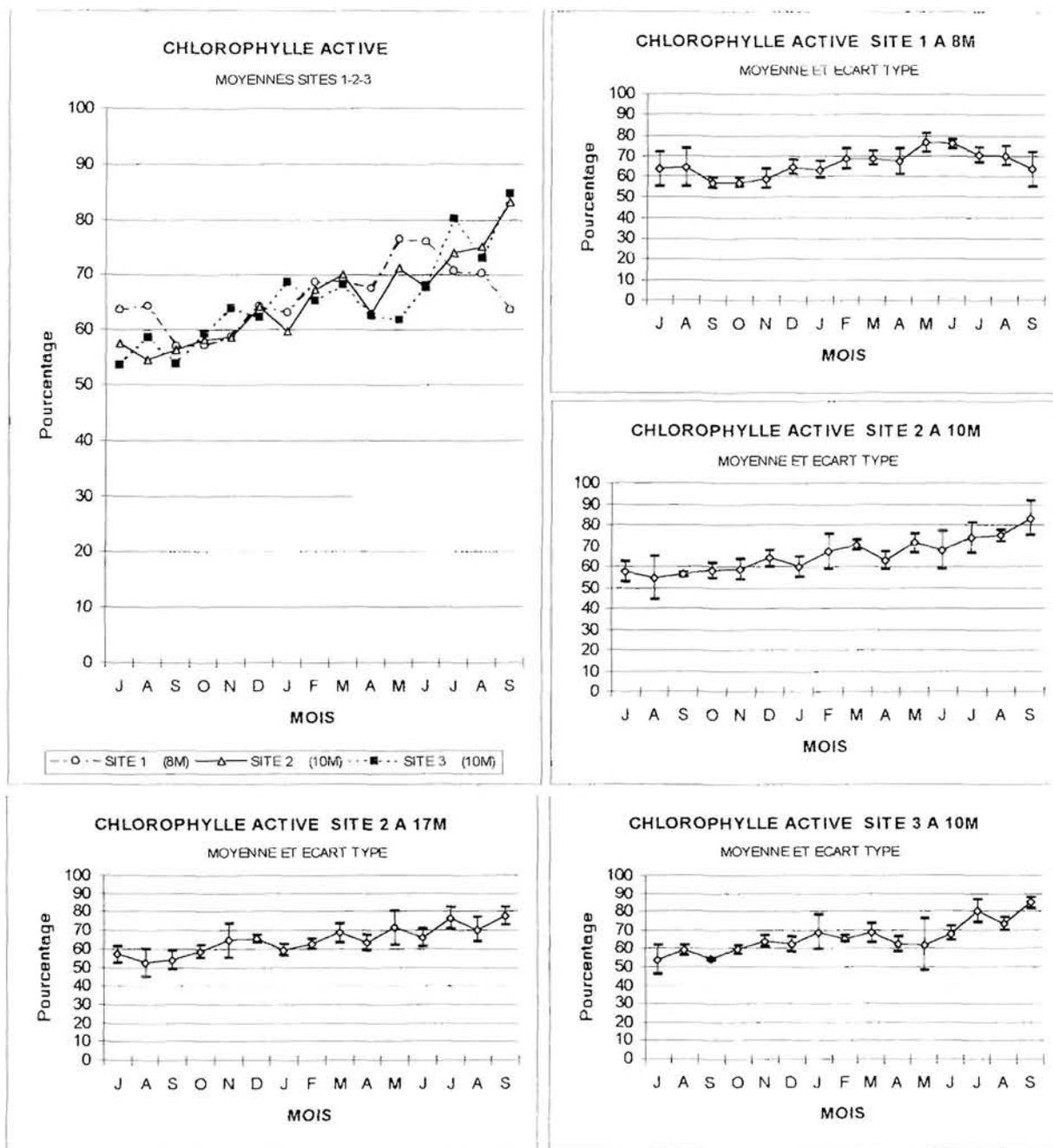
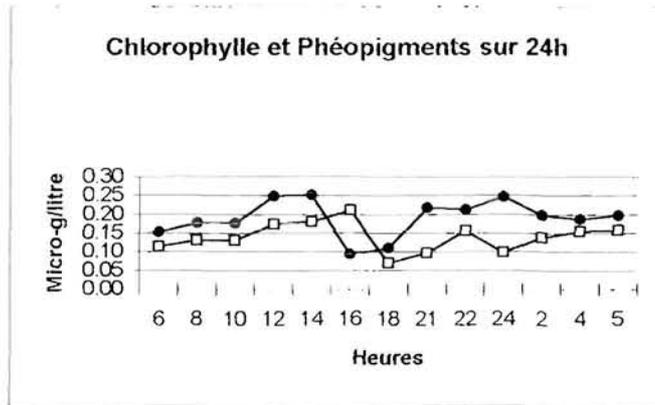
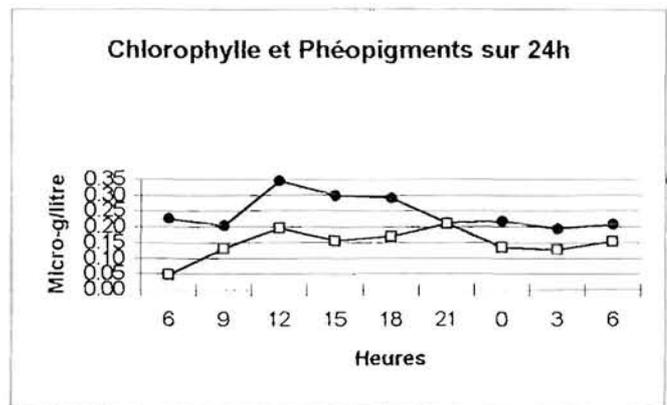


Figure 16 : Pourcentage de chlorophylle a « active » à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

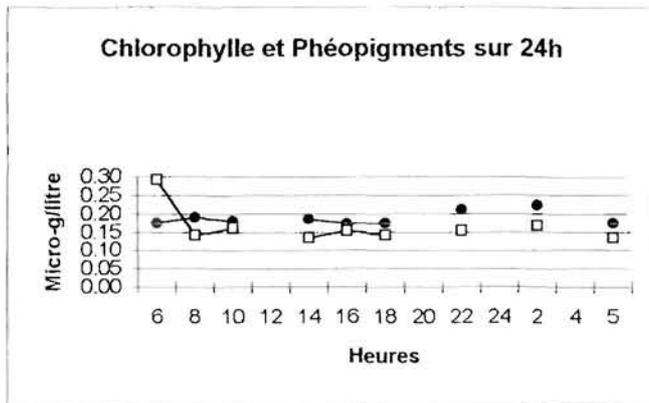
Figure 17 : Evolution nycthemérale de la chlorophylle et des phéopigments à Takapoto.



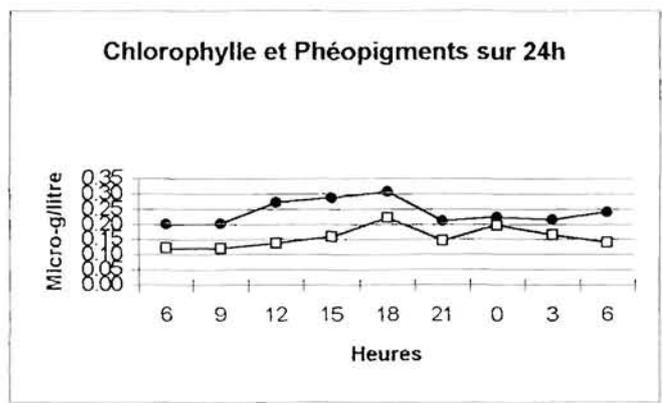
Graphique 1 03/ 04 Août 90 - Site 2-10m



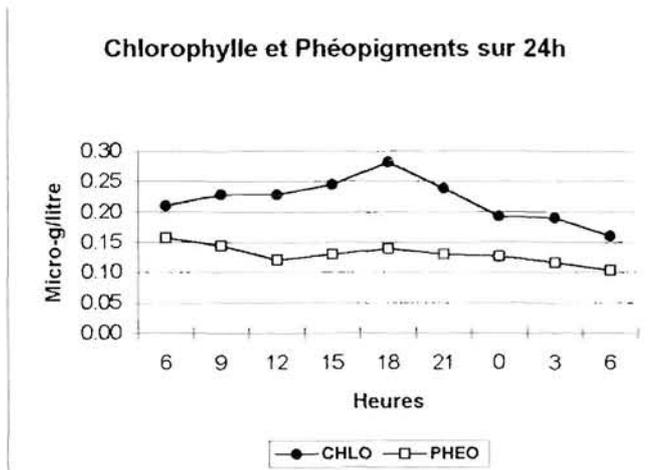
Graphique 4 08/ 09 février 91- Site 2-10 m



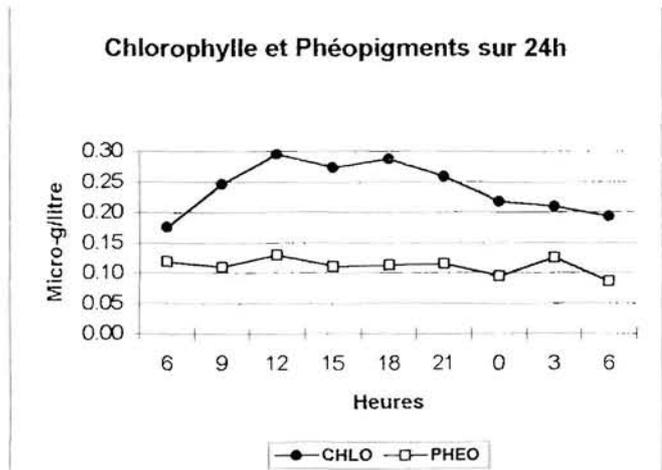
Graphique 2 03/ 04 Août 90 - Site 2-17m



Graphique 5 08/ 09 février 91- Site 2-17 m



Graphique 3 10/11 Janvier 91 - Site 1- 8m



Graphique 6 11/12 mars 91 - Site 3-10 m



On y constate effectivement une augmentation de la chlorophylle a durant la journée jusque vers 18 heures et une diminution durant la nuit.

Pour les phéopigments, aucune tendance à une variation nyctémérale n'a pu être extraite.

Une estimation de la moyenne annuelle de ces deux paramètres est présentée ci dessous :

Valeurs moyennes	Moyenne	Intervalle de confiance en %
Chlorophylle a	0,28 µg/l	10
Phéopigments	0,13 µg/l	11
Somme pigments chlorophylliens	0,41 µg/l	10

Ces valeurs sont très proches de celles obtenues à partir de l'échantillonnage spatial, ce qui renforce la validité de ces estimations.

4. 1. 4. 3. Discussion et comparaison avec d'autres milieux

La figure 16 donne un pourcentage de chlorophylle active plus faible dans les premiers mois de l'étude. Ceci est en contradiction avec les observations faites sur ces milieux où ce pourcentage est constant et voisin de 70-80% (CHARPY *et al.*, 1986). Il y a donc très vraisemblablement un biais sur les données des premiers mois avec une sous estimation des valeurs de chlorophylle a. Ce biais peut être attribué aux dosages tardifs de la chlorophylle. C'est pourquoi pour plus de sécurité la décomposition de la variabilité temporelle a porté sur l'ensemble Chlorophylle a + Phéopigments. L'estimation des moyennes est faite, rappelons le, sur les douze dernières missions, où ce biais est minimisé. Pourtant le pourcentage de chlorophylle a sur cette période est de l'ordre de 58%. DELESALLE (1990) présente des pourcentages de 48% dans le lagon de Tiahura à Moorea et de 66 % dans le lagon de Moruroa. Il explique ces faibles valeurs par la présence de débris végétaux. Ce peut être une explication pour le faible taux observé à Takapoto.

Les valeurs de chlorophylle a données par SOURNIA et RICARD (1976) durant l'hiver austral 1975 (variation de 0,14 à 0,46 µg/l) s'inscrivent dans la gamme trouvée ici. En revanche nous n'avons pas mis en évidence de différence spatiale comme signalée par ces auteurs. En réalité leur étude n'a porté que sur une courte période (une semaine en août 1975). Des études plus longues dans les lagons de Moorea, Matavai, et Moruroa (DELESALLE, 1990) mettent en évidence des différences spatiales, mais ces lagons sont ouverts, les entrées océaniques ne deviennent plus négligeables. A Takapoto, des différences entre sites doivent exister à court terme mais elles doivent s'inverser périodiquement puisqu'à long terme, aucune différence spatiale n'est détectée. Un plan d'échantillonnage spatio-temporel très fin serait nécessaire pour comprendre précisément cette dynamique lagonaire sous-jacente.

Un cycle journalier a été mis en évidence et ceci est à rapprocher des observations de CHARPY *et al.* (1992) qui constatent une augmentation du nombre de cyanobactéries au cours de la journée. L'augmentation de la chlorophylle serait due aux divisions des cellules du phytoplancton durant le jour. La consommation de ces cellules durant la nuit expliquerait le retour à un bas niveau le matin. DELESALLE (1990) observe, lors d'un suivi nyctéméral à Mataiva, la même évolution : la chlorophylle a passe de 0,13 µg/l à 06 heure à 0,33 µg/l à 18 heure ; elle décroît ensuite. Il fournit la même explication que CHARPY *et al.*, à savoir un broutage " nocturne " par le zooplancton.

GUEREDRAT et ROUGERIE envisagent l'existence d'un cycle annuel avec une richesse plus grande en été austral. Bien que nous ayons trouvé des valeurs un peu plus fortes en janvier et février, il est difficile de parler de cycle. En effet l'analyse des sources de variabilité a montré que l'aspect saison est moins important que l'aspect variation entre les



jours d'un même mois. DELESALLE (1990) n'a pu mettre en évidence de cycle saisonnier dans les variations du phytoplancton à Moorea et à Mataiva. A Moruroa, le suivi journalier pendant 386 jours (de juillet 1981 à juillet 1982) de la teneur en chlorophylle a n'a montré aucune périodicité évidente (DELESALLE, 1990). Les variations inter-jour systématiquement observées sont peut être à relier aux conditions climatiques : une corrélation entre la nébulosité, le vent ou les précipitations et la teneur en chlorophylle pourrait les expliquer.

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

Le tableau suivant permet de comparer la teneur en chlorophylle a mesurée à Takapoto avec celle d'autres milieux de Polynésie Française et du Pacifique :

Site de prélèvements	Teneur lagonaire en µg/l	Teneur océanique en µg/l	Référence
<i>Punaauia (Tahiti)</i>	0,124	0,09	MARTIN (1989)
<i>Port Phaeton (Tahiti)</i>	0,2	0,09	RICARD et ROUGERIE (1980)
<i>Taotoi (Moorea)</i>	0,2	0,1	RICARD (1980)
<i>Tiahura (Moorea)</i>	0,1	0,2	LEGENDRE et al. (1988)
<i>Tiahura (Moorea)</i>	0,05 à 0,46	0,03 à 0,21	DELESALLE (1990)
<i>Rangiroa (Tuamotu)</i>	0,1 à 0,2	0,08	GROS et al. (1980)
<i>Mururoa (Tuamotu)</i>	0,22 à 0,4	0,08	ROUGERIE (1980)
<i>Raiatea (Tuamotu)</i>	0,1 à 0,3		ROUGERIE (1980)
<i>Rapa (Australes)</i>	0,35	0,15	
<i>Hiva-oo (Marquises)</i>	2,32	2,32	
<i>Kaneohe Bay (Hawaï)</i>	1,0 à 2,3		TAGUCHI et LAWS (1987)

Cette constance d'un niveau très bas de pigments chlorophylliens constatée à Takapoto, ou dans d'autres milieux de Polynésie s'oppose aux conditions des milieux tempérés où la composante saisonnière est très forte (1 à 20µg/l) (HERAL et al. , 1987, GOULLETQUER, 1989, PARACHE et MASSE, 1987).

4. 1. 5. PROTEINES, LIPIDES ET GLUCIDES PARTICULAIRES

4. 1. 5. 1. Analyse de la variabilité spatiale

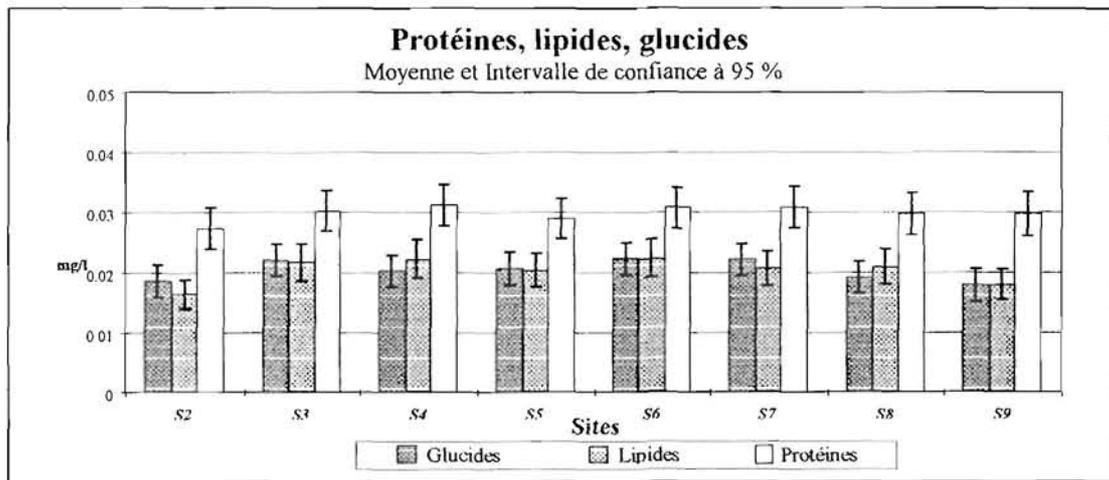
Le tableau de l'analyse de variance suivant montre une différence spatiale horizontale pour les lipides ainsi qu' une différence spatiale verticale pour les glucides. Aucune différence spatiale ne peut être mise en évidence pour les protéines.

Variable	Nature de la variation	Sommes des carrés des écarts	Nombre de degré de liberté	Variance estimée	F calculé	Niveau de signification
	Due au site	6,21E-04	7	8,87E-05	1,573	0,1444
	Due à la profondeur	3,29E-04	1	3,29E-04	5,834	0,0165 *
Glucides	Due à l'interaction	5,41E-04	7	7,73E-05	1,372	0,2184
	Due aux erreurs	0,012573	223	5,64E-05		
	Totale	0,0140642	238			

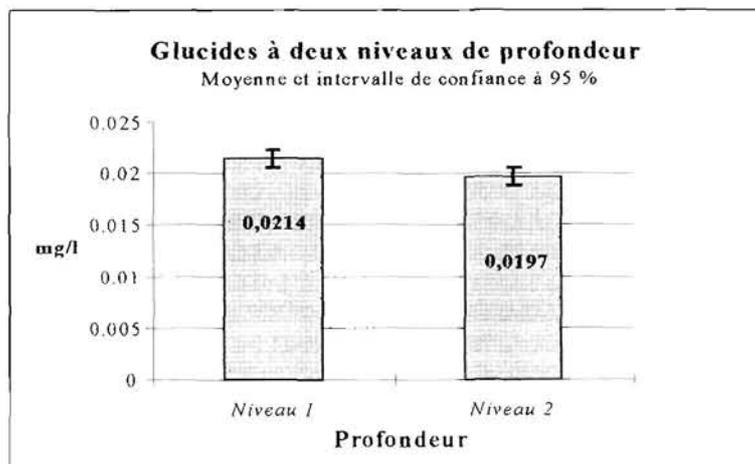


Variable	Nature de la variation	Sommes des carrés des écarts	Nombre de degré de liberté	Variance estimée	F calculé	Niveau de signification
	Due au site	2,5601567	7	0,3657367	2,319	0,0266 *
	Due à la profondeur	0,093258	1	0,093258	0,591	0,4509
Lipides	Due à l'interaction	0,6794989	7	0,0970713	0,615	0,7429
(log)	Due aux erreurs	35,012236	222	0,1577128		
	Totale	38,333987	237			
	Due au site	3,27E-04	7	4,68E-05	0,513	0,8243
	Due à la profondeur	7,17E-07	1	7,17E-07	0,008	0,9304
Protides	Due à l'interaction	1,74E-04	7	2,48E-05	0,272	0,9641
	Due aux erreurs	0,0199602	219	9,11E-05		
	Totale	0,0204632	234			

Sur le graphique des moyennes par site, il apparaît que la différence spatiale est due au déficit des sites 2 et 9. A cette exception près, les autres sites présentent une composition semblable en protéines, glucides et lipides.



Le graphique suivant montre la différence existant au sein de la colonne d'eau pour les glucides. Elle est suffisamment minimale pour être négligée.



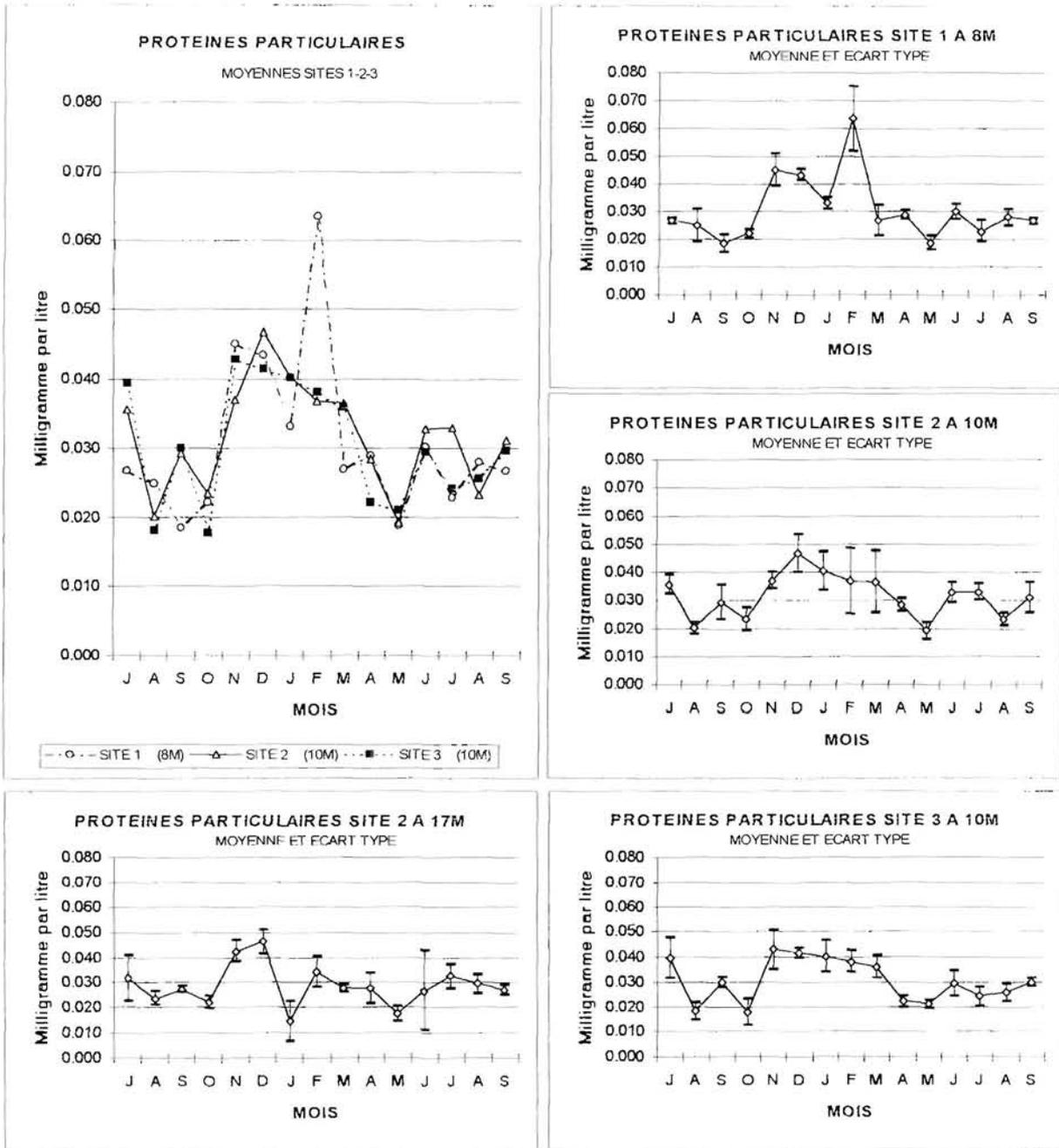


Figure 18 : Protéines particulaires à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

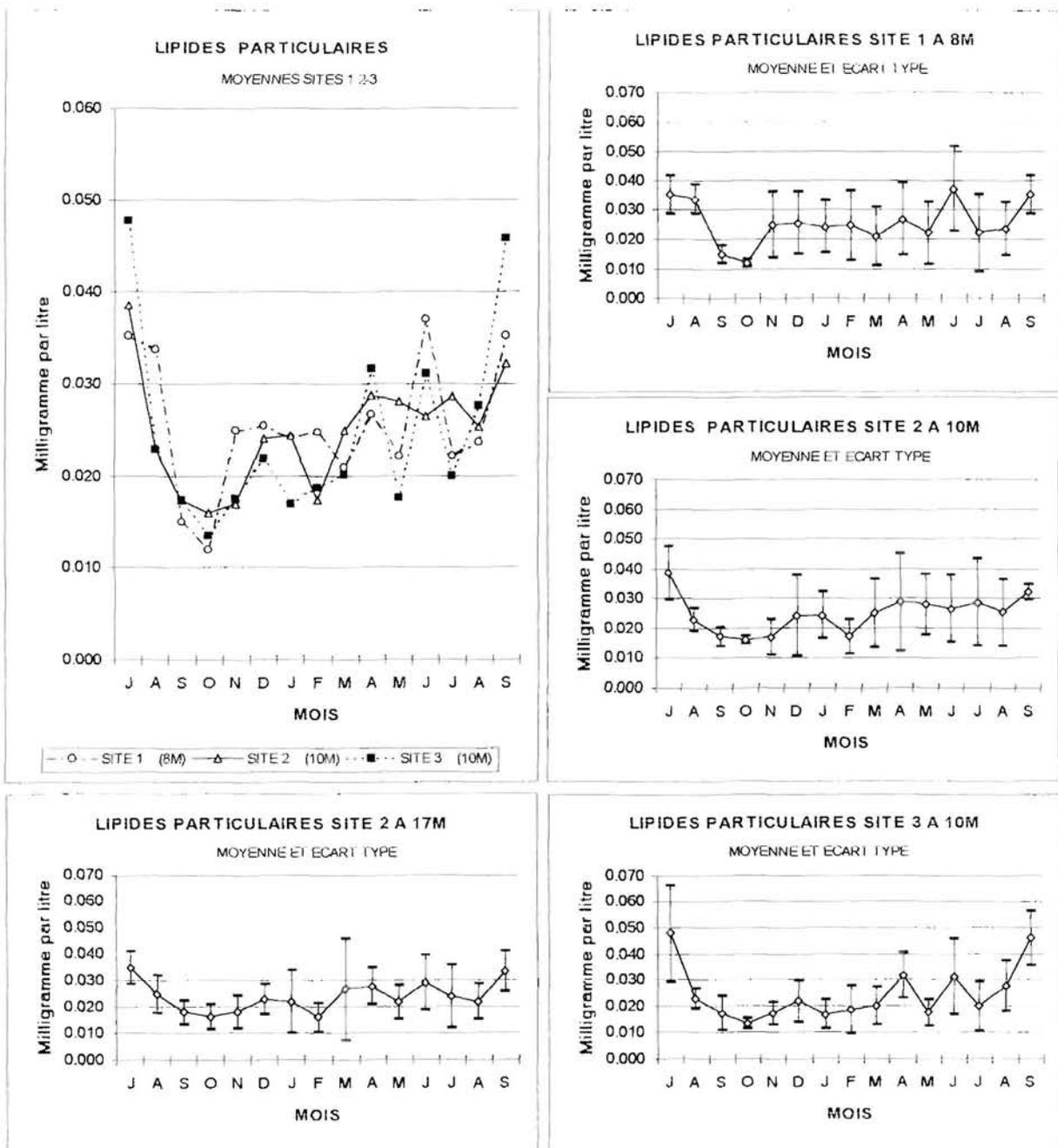


Figure 19 : Lipides particuliers à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

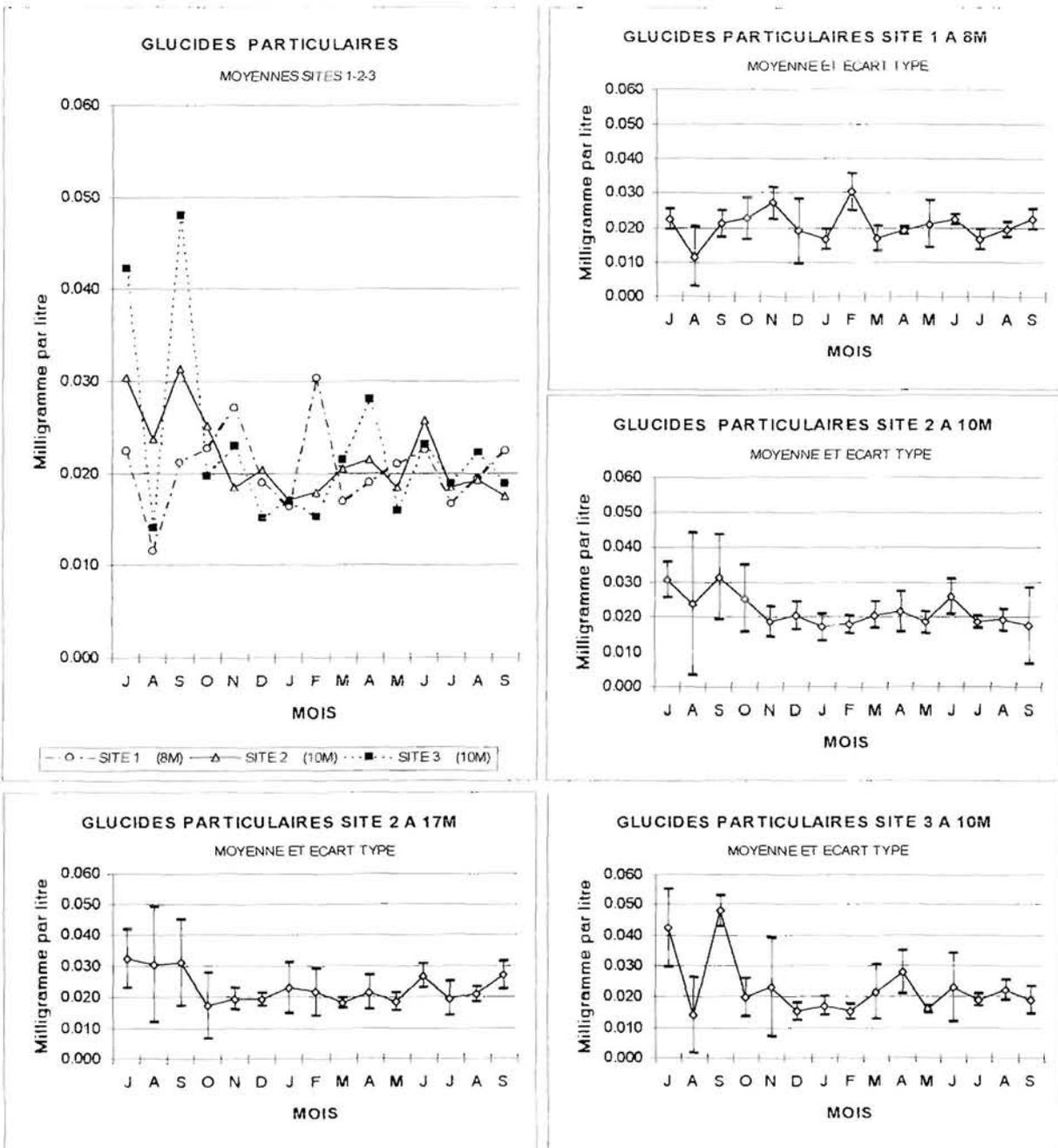
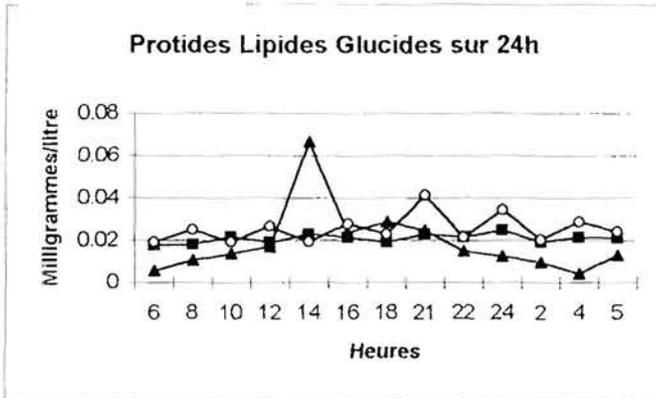
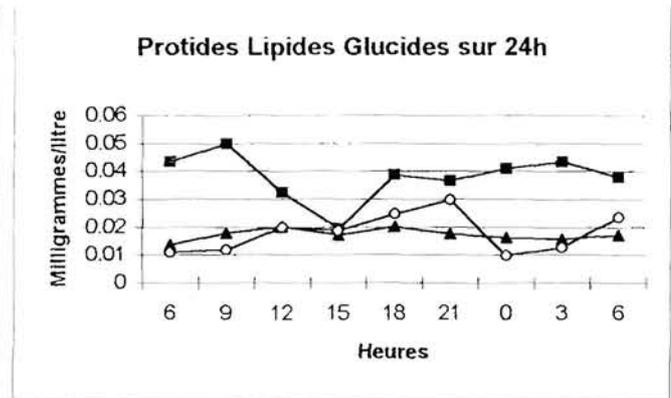


Figure 20 : Glucides particulaires à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

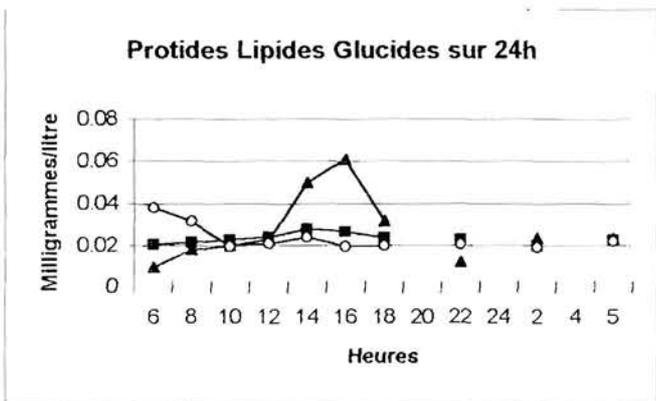
Figure 21 : Evolution nycthemérale des Protéines-Glucides-Lipides particulières à Takapoto.



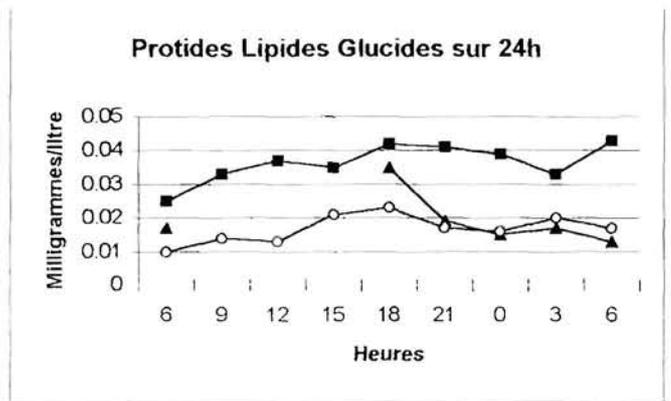
Graphique 1 03/04 Août 90 - Site 2-10m



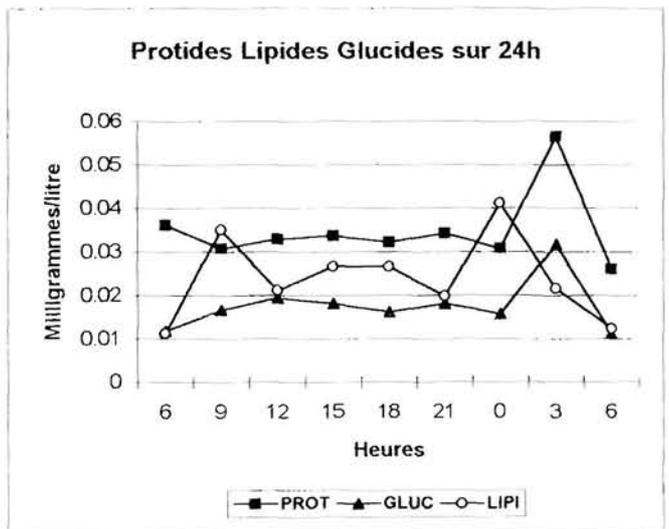
Graphique 4 08/09 février 91- Site 2-10 m



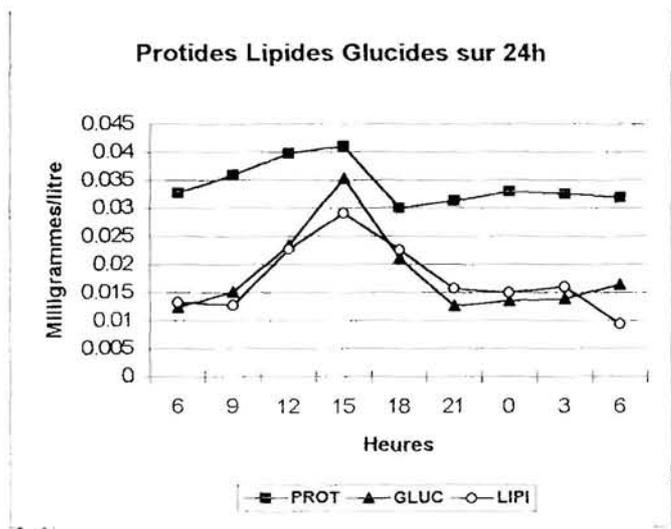
Graphique 2 03/04 Août 90 - Site 2-17m



Graphique 5 08/09 février 91- Site 2-17 m



Graphique 3 10/11 Janvier 91 - Site 1- 8m



Graphique 6 11/12 mars 91 - Site 3-10 m



Il s'avère par conséquent que les différences spatiales bien que significatives sont très faibles. Le lagon de Takapoto présente là aussi une très grande isotropie des teneurs en protéines, lipides, glucides.

Sur l'ensemble des missions, les niveaux moyens de ces trois variables pour le lagon de Takapoto sont : 0,030 mg/l pour les protéines, 0,020 mg/l pour les lipides et 0,020 mg/l pour les glucides.

4. 1. 5. 2. Analyse de la variabilité temporelle

4. 1. 5. 2. 1. Variabilité à long terme

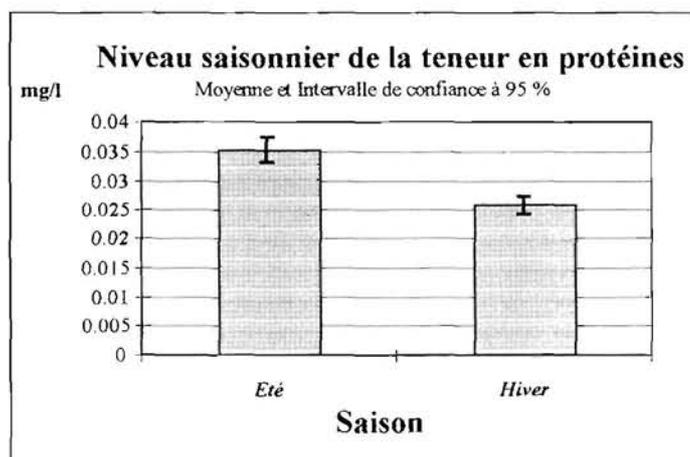
Les données détaillées sont présentées dans les figures 18,19,20,21,22.

4. 1. 5. 2. 2. Variabilité à moyen et court terme

Les sources de variation temporelle se décomposent comme suit :

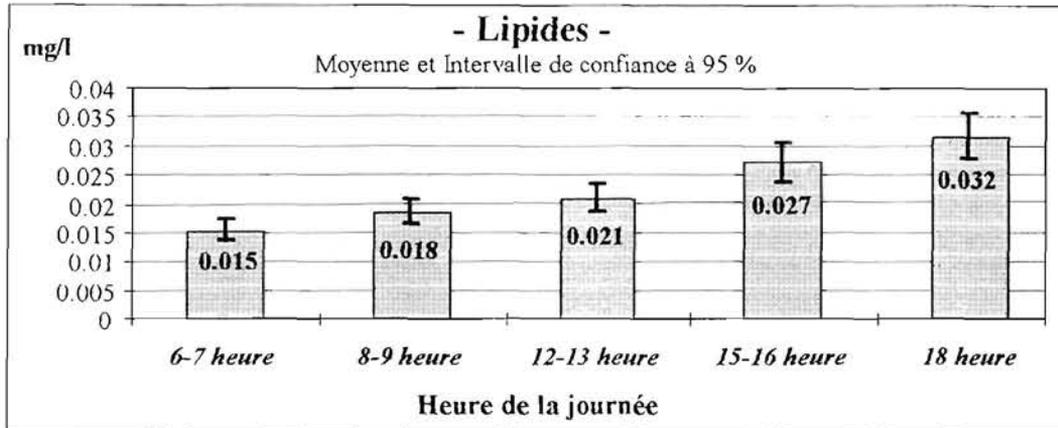
Variable	% Variance inter-mois	% Variance inter-jour	% Variance résiduelle
Protéines	50	25	25
Lipides	25	1	74
Glucides	4	11	85

Les protéines sont les seules avec la température à présenter une variation saisonnière nette. Une analyse de variance selon le facteur saison (sur transformées logarithmiques) révèle une différence significative entre l'été austral (0,035 mg/l) et l'hiver austral (0,025mg/l), représentée sur ce graphique :

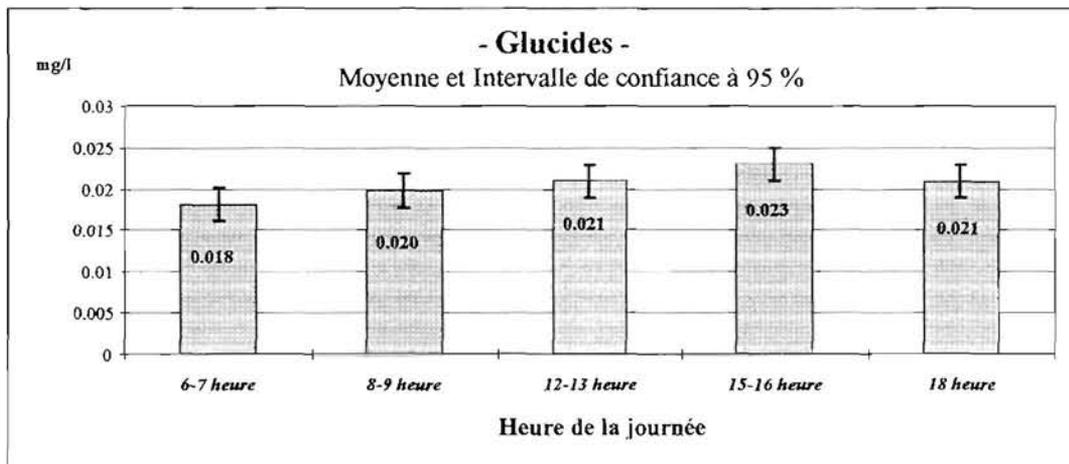


Pour les lipides et glucides, la variance résiduelle est très forte. L'étude des données globales heure par heure montre des variations journalières significatives pour chacune de ces deux variables.

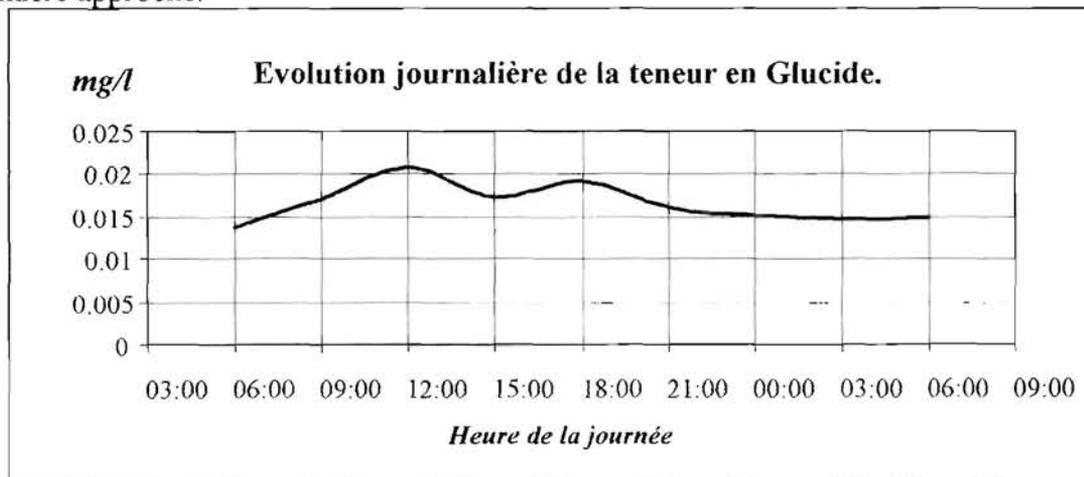
Ceci est particulièrement bien visible pour les lipides dont la quantité moyenne passe de 0,015 mg/l à 06h à 0,035 mg/l à 18h, comme le représente le graphique suivant, issu d'une analyse de variance selon l'heure de la journée :

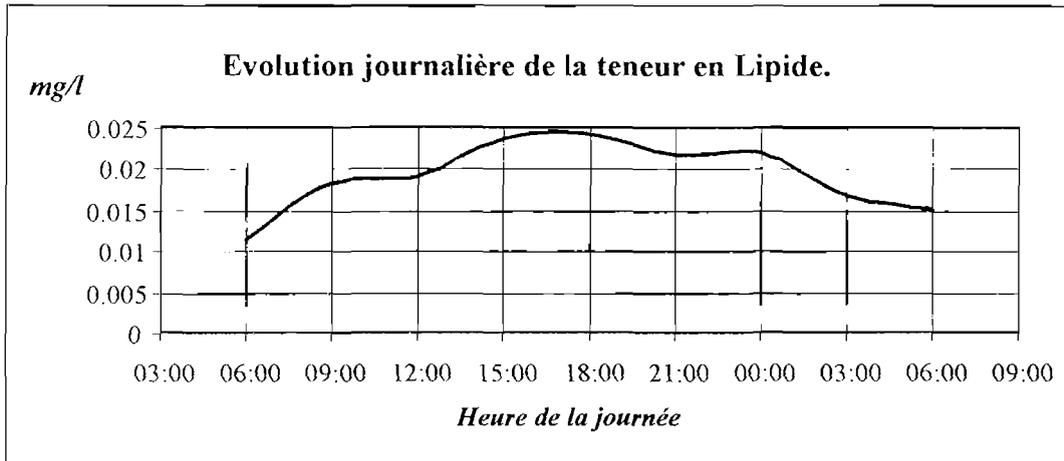


Une tendance similaire peut être montrée sur la quantité de glucides avec une moyenne minimale de 0,018 mg/l à 06 h et une moyenne maximale de 0,023 mg/l à 16 h.



L'analyse des suivis sur 24h confirme cette variation journalière. Rappelons que les données qui ont servi à l'établissement de ces courbes, sont issues des trois échantillonnages journaliers de janvier, février et mars 1991 (figure 21) avec des prélèvements selon un pas de temps de 3 heures pendant 24 heures. Il en résulte trop peu de données pour envisager les méthodes de régression. Un graphique des moyennes de chaque paramètre permet une première approche.





L'estimation des moyennes annuelles de ces trois composants biochimiques sont les suivantes :

Variables	Moyenne	Intervalle de confiance en %
Protéines	0,032 mg/l	5
Lipides	0,024 mg/l	5
Glucides	0,021 mg/l	5

Ces valeurs moyennes sont là encore pratiquement les mêmes que celles calculées à partir de l'échantillonnage spatial.

4. 1. 5. 3. Discussion et comparaison avec d'autres milieux

Ce type de dosage est utilisé pour définir la nourriture potentielle des bivalves (WIDDOWS *et al.*, 1979 ; HERAL *et al.*, 1980, 1983 b ; PARACHE et MASSE, 1987 ; GOULLETQUER, 1989). Il n'a pas encore été fait dans les atolls. Il est difficile de comparer les situations entre atoll et milieu tempéré. Les conditions des milieux estuaires tels que Marennes-Oléron sont totalement différentes avec des variabilités saisonnières très fortes et des charges particulières importantes. Les protéines et les glucides y sont largement dominants par rapport aux lipides avec des maxima respectifs de 2,7, 1,4, et 0,17 mg/l (HERAL *et al.*, 1980). La somme des constituants biochimiques y représente 3% et 17% du seston total et organique. A Takapoto, la somme des PLG est en moyenne de 77 µg/l et elle représente respectivement 9 et 22% du seston total et organique. Ces valeurs sont plutôt à comparer à celles des milieux méditerranéens oligotrophes à capacité biotique peu importante où PARACHE et MASSE (1986) donnent une valeur moyenne de 108 µg/l pour la somme des trois constituants biochimiques qui constituent 5,5% du seston organique et 1,8% du seston total. Dans un autre milieu méditerranéen considéré comme ayant des potentialités nutritives importantes, l'anse de Carteau, la valeur moyenne de la somme des PLG est de 413 µg/l avec des maxima de 1 mg/l au printemps où la somme des PLG représente 26% de la matière organique particulaire (PARACHE et MASSE, 1987). Dans ce dernier milieu moins turbide que Marennes - Oléron, la somme des PLG qui regroupe la matière organique labile d'origine phytoplanctonique, bactérienne ou détritique est en relation étroite avec la croissance des moules.

Les différents constituants de la matière organique à Takapoto sont à peu près également distribués avec environ 1/3 pour chacun et par conséquent une teneur en lipides particulièrement élevée. PARACHE et MASSE (1987) donnent une teneur en lipide équivalente dans la zone de Carteau en soulignant son caractère exceptionnel. Ainsi elle ne dépasse pas 10% à Marennes (HERAL *et al.*, 1980). Il est intéressant de noter que PARACHE et MASSE rattachent cette forte teneur en lipides à l'abondance des dinoflagellés



riches en acides gras essentiels (FOLAK, 1986). Or SOURNIA et RICARD (1976) donnent les dinoflagellés comme largement majoritaires à Takapoto.

Le fait que la somme des PLG ne représente que 22 % du seston organique signifie que, comme à Marennes-oléron et dans de nombreux autres sites (MENZEL et RYTHÉ, 1970 ; STRIKLAND, 1972 ; WIDDOWS *et al.*, 1979) une bonne partie de la matière organique particulaire est réfractaire aux analyses biochimiques et par conséquent non assimilable par les filtreurs. Ceci est à rapprocher des travaux de CHARPY et CHARPY-ROUBAUD (1990) qui montrent à Tikehau que 85% du carbone organique particulaire est d'origine détritique.

Les valeurs des rapports protéines/chlorophylle (en moyenne 113), glucides/chlorophylle (en moyenne 70) et protéines/glucides (en moyenne 1,6) se rapprochent des valeurs données par différents auteurs pour du phytoplancton vivant (PARSONS *et al.*, 1961 ; ANTIA *et al.*, 1963 ; MAC ALLISTER *et al.*, 1960). La matière organique assimilable serait donc essentiellement produite par le phytoplancton. En dépit de sa biomasse faible, la production du phytoplancton dans les atolls est forte : 440 mg de carbone par m² par jour à Tikehau (CHARPY et CHARPY-ROUBAUD, 1990).

L'augmentation saisonnière du pourcentage de protéines pourrait trouver une explication dans l'étude des variations de population zooplanctonique.

Les variations nyctémérales de la quantité de glucides et de lipides sont très certainement à relier avec l'évolution similaire de la chlorophylle a ; ce qui impliquerait une relation entre lipides, glucides et phytoplancton. Des échantillonnages beaucoup plus précis seraient à mettre en oeuvre pour détailler ces phénomènes.

4. 1. 6. ACIDES AMINES ET GLUCIDES DISSOUS

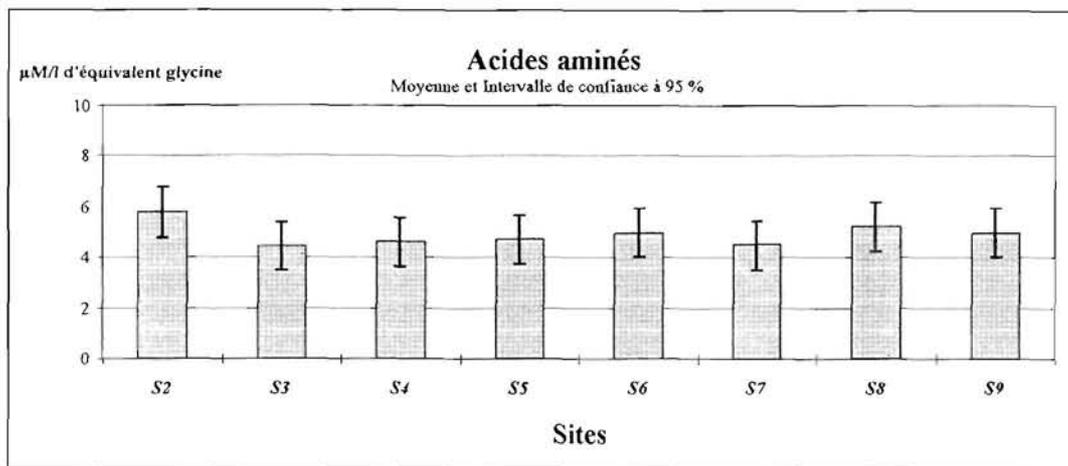
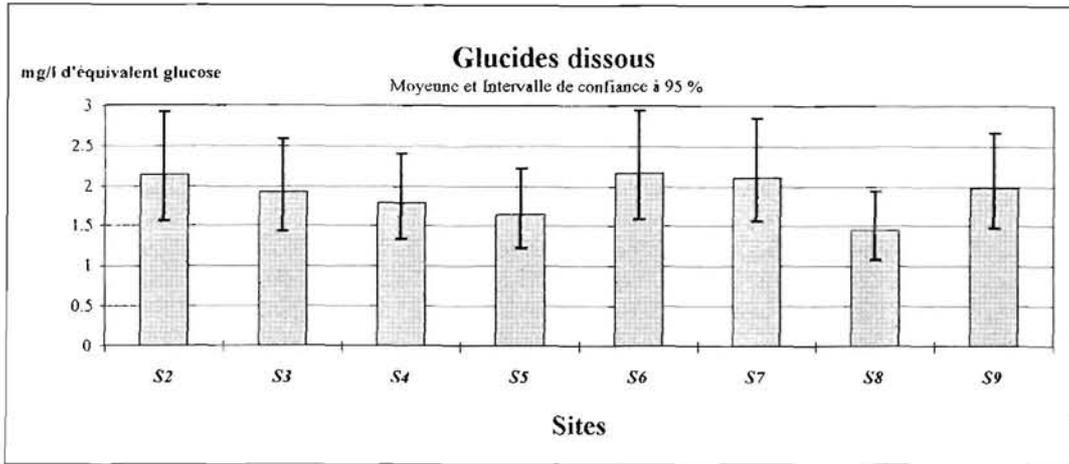
4. 1. 6. 1. Analyse de la variabilité spatiale

Le tableau d'analyse de variance montre qu'il n'y a pas de différences significatives pour la fraction dissoute : elle présente aussi une forte homogénéité spatiale au sein du lagon.

Variable	Nature de la variation	Sommes des carrés des écarts	Nombre de degré de liberté	Variance estimée	F calculé	Niveau de signification
Acides Aminés	Due au site	39,060355	7	5,580051	0,785	0,6002
	Due à la profondeur	21,147564	1	21,147564	2,976	0,0859
	Due à l'interaction	23,318126	7	3,3311608	0,469	0,8565
	Due aux erreurs	1584,4987	223	7,1053755		
	Totale	1668,6059	238			

Variable	Nature de la variation	Sommes des carrés des écarts	Nombre de degré de liberté	Variance estimée	F calculé	Niveau de signification
Glucides Dissous (log)	Due au site	4,1529844	7	0,5932835	0,883	0,521
	Due à la profondeur	1,0422944	1	1,0422944	1,551	0,2144
	Due à l'interaction	2,8447714	7	0,4063959	0,605	0,7518
	Due aux erreurs	145,85978	217	0,6721649		
	Totale	153,98475	232			

Les deux graphiques suivants donnent les moyennes par sites pour ces deux variables. On constate en effet le recouvrement de tous les intervalles de confiance.



Sur l'ensemble des missions, les moyennes sont de 1,90 mg/l d'équivalent glucose pour les glucides dissous et 4,90 µMoles/l d'équivalent glycine pour les acides aminés.

4. 1. 6. 2. Analyse de la variabilité temporelle

4. 1. 6. 2. 1. Variabilité à long terme

Les figures 22,23,24, résument l'évolution de cette fraction dissoute sur les trois sites de juillet 1990 à septembre 1991.

4. 1. 6. 2. 2. Variabilité à moyen et court terme

La décomposition de la variance est fournie dans le tableau suivant :

Paramètres	% Variance inter-mois	% Variance inter-jour	% Variance résiduelle
Acides Aminés	50%	12%	45%
Glucides Dissous	5%	5%	90%

Les acides aminés apparaissent comme un paramètre stable entre les jours d'une même mission, mais dont la variance résiduelle est très élevée. La différence entre les mois est forte sans qu'on puisse y trouver une tendance saisonnière, comme c'était possible avec les protéines. Les glucides dissous présente une très forte variabilité résiduelle inexplicée.

En l'absence d'explications des sources de variabilité, la moyenne annuelle permet une première approche de ces éléments :

Paramètres	Moyenne	Intervalle de confiance en %
Acides Aminés	5,24 µM/l	10
Glucides Dissous	2,08 mg/l	10

Notons que l'on retrouve là aussi l'équivalence avec l'échantillonnage spatial.

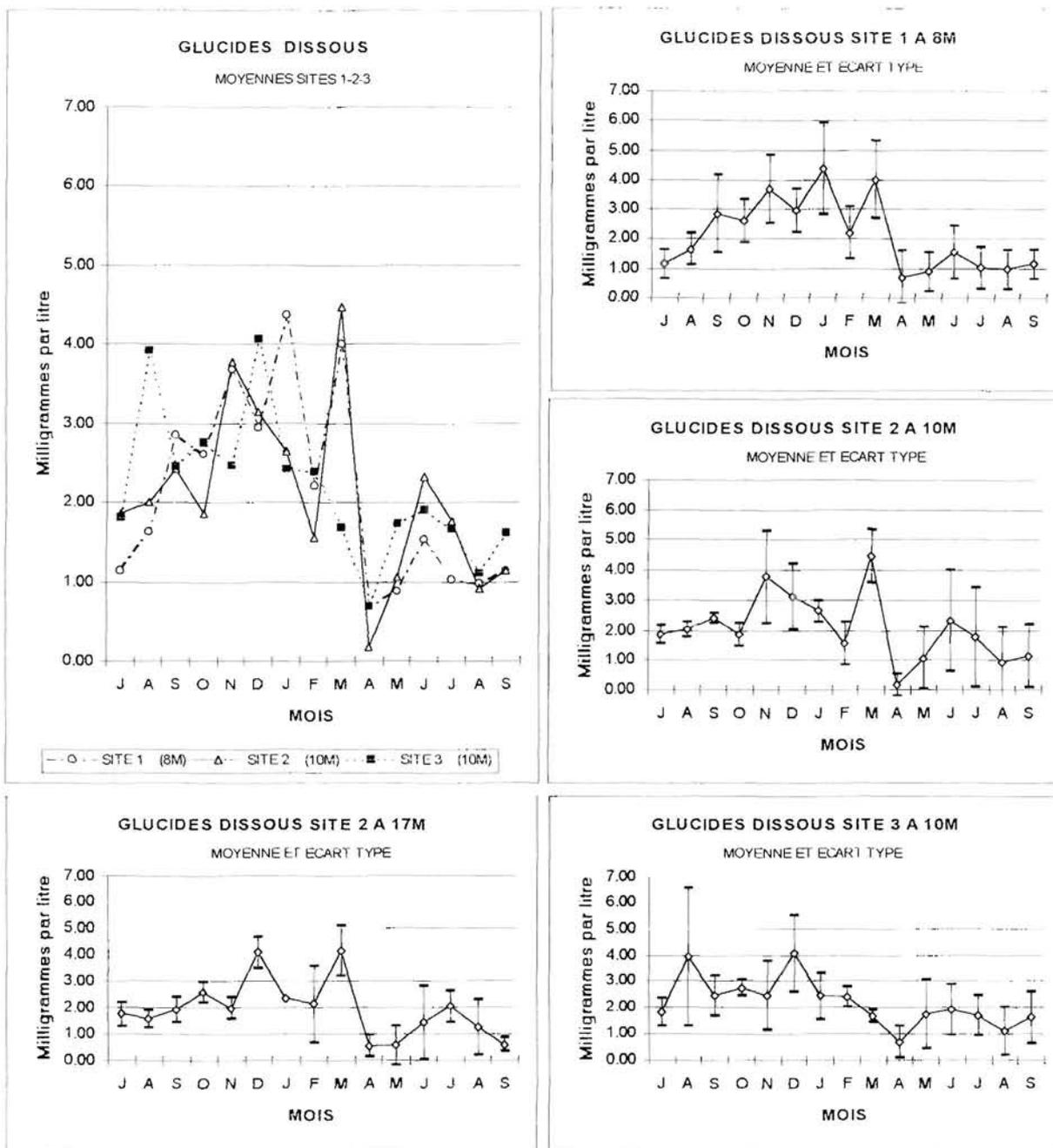


Figure 22 : Glucides « dissous » à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

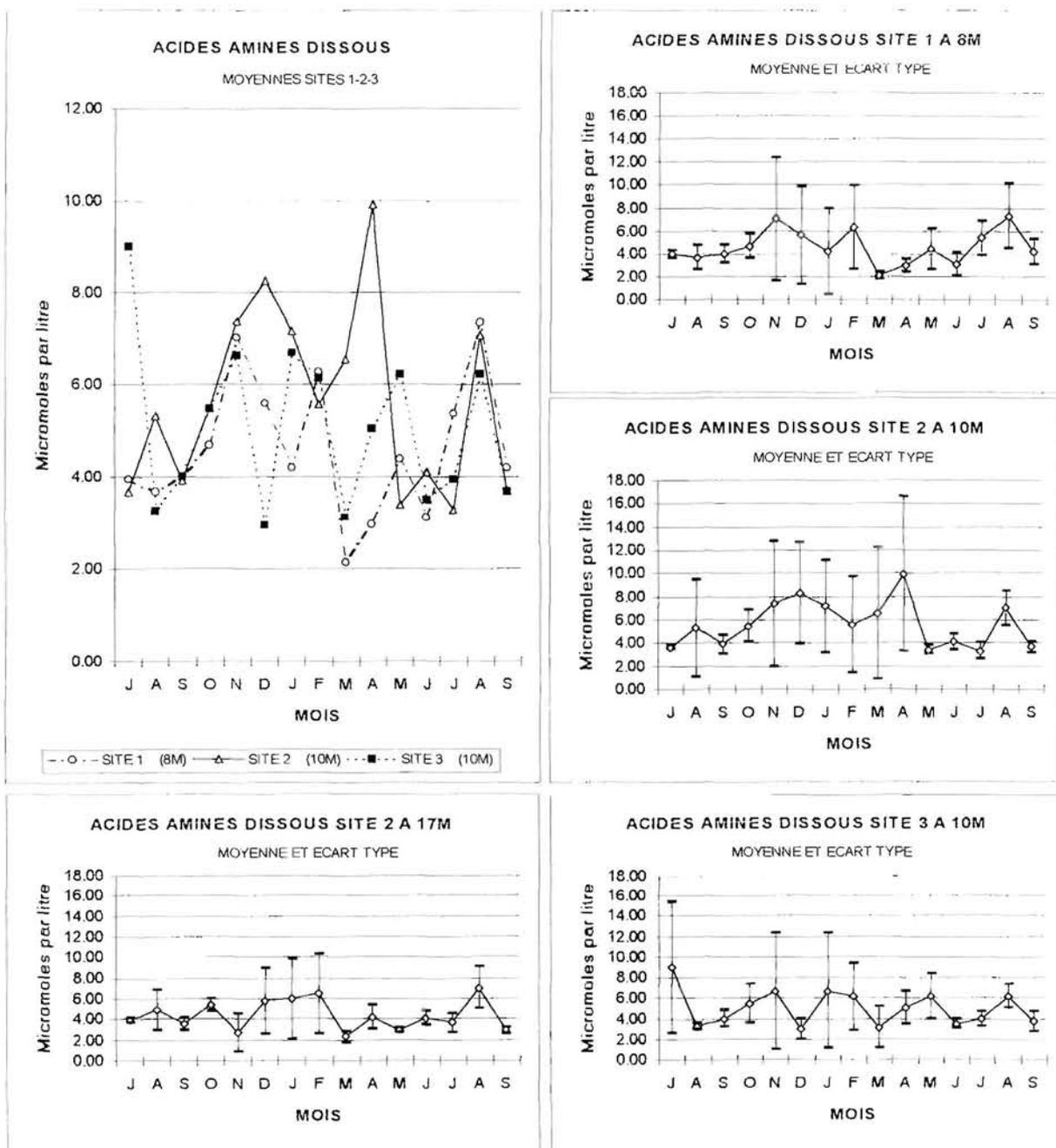
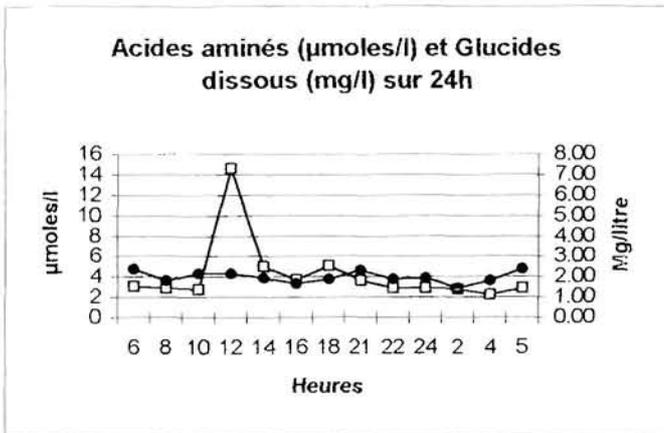
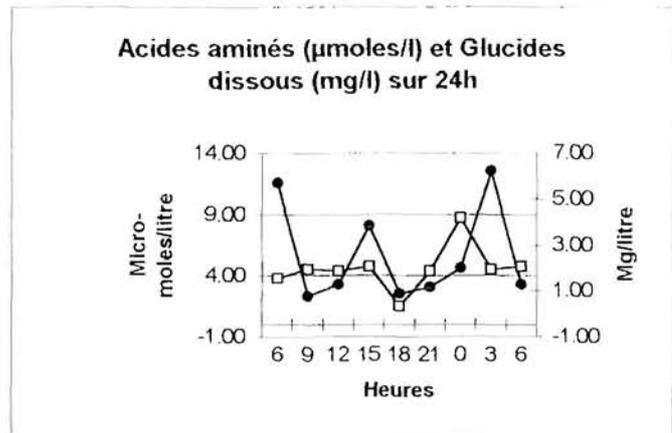


Figure 23 : Acides aminés « dissous » à Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

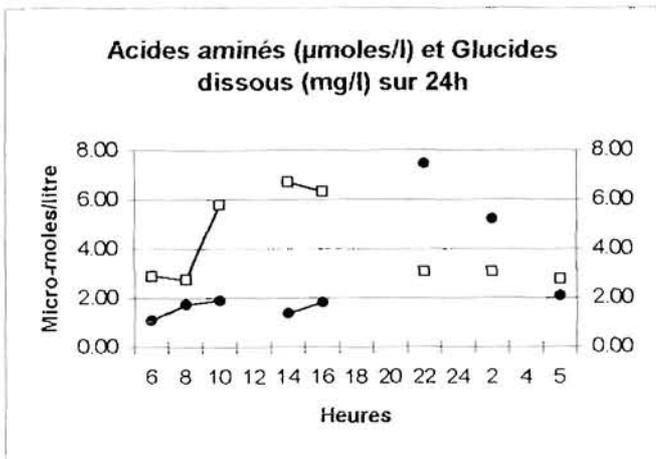
Figure 24 : Evolution nyctémérale des acides aminés et glucides dissous à Takapoto.



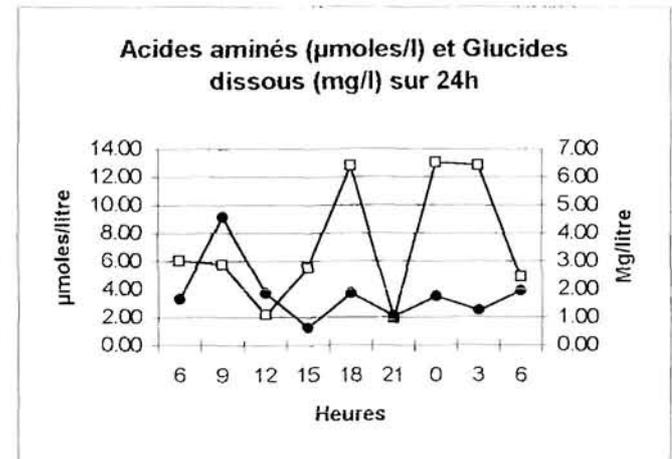
Graphique 1 03/ 04 Août 90 - Site 2-10m



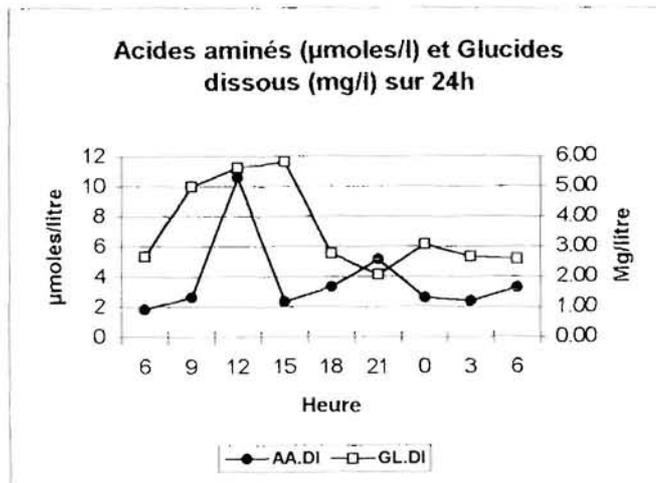
Graphique 4 08/ 09 février 91- Site 2-10 m



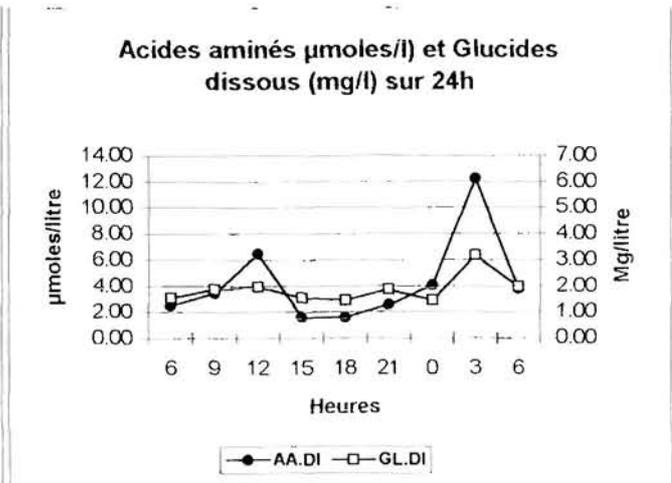
Graphique 2 03/ 04 Août 90 - Site 2-17m



Graphique 5 08/ 09 février 91- Site 2-17 m



Graphique 3 10/11 Janvier 91 - Site 1-8m



Graphique 6 11/12 mars 91 - Site 3-10 m



4. 1. 6. 3. Discussion et comparaison avec d'autres milieux

Aucune cause précise ne peut actuellement expliquer les sources de variations enregistrées sur la fraction dissoute. Les variations journalières (figure 24) apparaissent assez erratiques. Si le niveau mensuel global des acides aminés est relativement constant, il n'en est pas de même des glucides qui chutent dans les derniers mois du suivi.

Cette fraction dissoute est rarement prise en compte dans les études concernant la nutrition des bivalves. Il est intéressant de constater que les quantités trouvées ici sont dans des limites comparables à ce qui existe en milieu estuarien. En effet, GOULLETQUER (1989) montre à Marennes-Oléron que les glucides dissous oscillent avec une forte variabilité autour de 2 mg/l et que les acides aminés varient entre 2 et 13 μ Moles par litre. Contrairement à la matière particulaire dont les ordres de grandeurs sont très différents, le matériel dissous est donc équivalent entre les deux milieux avec dans les deux cas une grande variabilité.

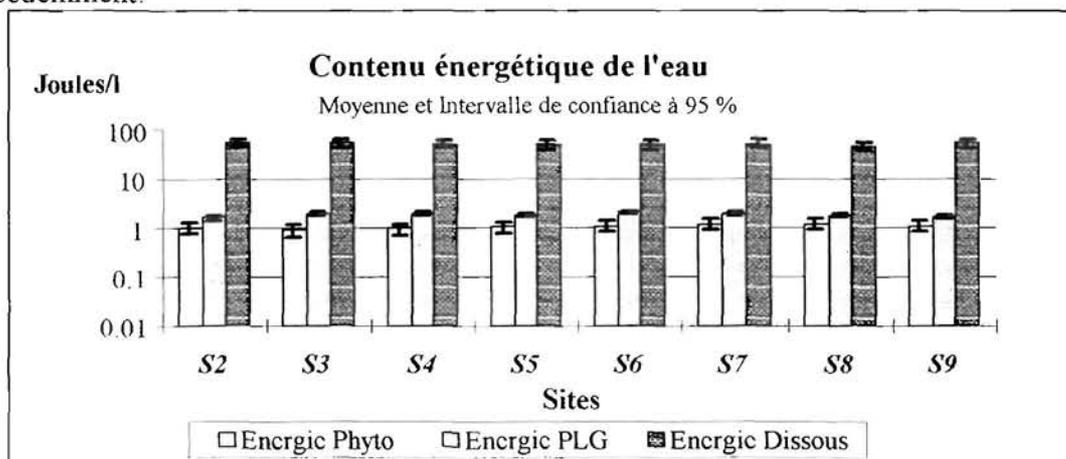
4. 1. 7. CONTENU ENERGETIQUE DE L'EAU

4. 1. 7. 1. Analyse de la variabilité spatiale

L'analyse des niveaux de signification donne une différence inter site pour la variable "contenu énergétique PLG", mais aucune différence pour les variables "contenu énergétique fraction dissoute et phytoplancton".

Variable	Nature de la variation	Sommes des carrés des écarts	Nombre de degré de liberté	Variance estimée	F calculé	Niveau de signification
	Due au site	5,3753661	7	0,7679094	3,718	0,0008 *
Energie	Due à la profondeur	0,2575996	1	0,2575996	1,247	0,2653
PLG	Due à l'interaction	1,5011954	7	0,2144565	1,038	0,405
	Due aux erreurs	46,259491	224	0,2065156		
	Totale	53,3936521	239			

Le graphique des moyennes par site montre que la différence est très faible et provient des différences de niveaux de lipides aux sites 2 et 9, qui ont été mises en évidence précédemment.



Cette différence de niveaux des lipides provient du fait que ces deux sites sont échantillonnés tôt le matin au moment où les concentrations en lipides sont les plus faibles. Elle peut donc être négligée. Sur une longue période, aucun site ne semble présenter de déficit énergétique : le lagon présente une grande homogénéité spatiale dans son contenu énergétique.



4. 1. 7. 2. Analyse de la variabilité temporelle

4. 1. 7. 2. 1. Variabilité à long terme

Les figures 25 et 26 résument l'évolution du contenu énergétique de l'eau sur les trois sites pendant plus d'un an.

4. 1. 7. 2. 2. Variabilité à moyen et court terme

La décomposition de la variance est fournie dans le tableau suivant :

Paramètres	% Variance inter-mois	% Variance inter-jour	% Variance résiduelle
Energie phyto	20%	49%	31%
Energie PLG	21%	12%	67%
Energie Dissous	37%	6%	57%

La variabilité résiduelle occupe une très forte part. Aucune tendance saisonnière ne peut être dégagée. Notons cependant que l'énergie apportée par le phytoplancton varie fortement d'un jour à l'autre.

Une fois convertie en énergie, les estimations de tous les paramètres précédents deviennent :

Paramètre	Moyenne annuelle	Intervalle de confiance en %
Fraction dissoute	55,50 J/l	6,9
P,L,G.	2,06 J/l	4,3
Pigments chlorophylliens	1,18 J/l	10,2

4. 1. 7. 3. Discussion et comparaison avec d'autres milieux

L'énergie apportée par les PLG est considérée comme directement assimilable par les bivalves. Sa valeur est faible mais remarquablement constante tout au long de l'année. La part apportée par le phytoplancton est de l'ordre de 60%. A titre de comparaison, l'énergie des PLG varie à Marennes Oléron entre 10 et 120 Joules/l et la part du phytoplancton varie entre 25 et 40% (GOULLETQUER, 1989). La valeur énergétique moyenne de 1 mg de seston organique est de 5,6 joules, supérieure à la valeur citée de 3,6 joules/mg par HERAL *et al.* (1980) à Marennes. La valeur énergétique d'un milligramme de nourriture potentielle est de 27 joules, supérieure aux valeurs habituelles de Marennes (20,5 joules) et équivalente aux valeurs trouvées durant les blooms de phytoplancton (GOULLETQUER, 1989).

L'énergie apportée par le "dissous" est 25 fois plus importante que l'énergie du particulaire. En réalité, nous avons appelé par convention dissous la fraction qui passe à travers un filtre GFC dont la porosité est voisine de 1μ . Il est connu que l'essentiel du phytoplancton des eaux tropicales est composé d'espèces de petite taille. Ainsi BLANCHOT *et al.* (1989) montrent que dans l'atoll de Tikehau, les particules inférieures à 3μ rendent compte de 81% du carbone total. Parmi ces particules, les cyanobactéries de taille 0.8μ sont très abondantes (CHARPY *et al.*, 1992). Aussi, en plus du véritable matériel dissous, nous avons pris en compte le matériel particulaire de très petite taille inférieur à la porosité de notre filtre GFC.

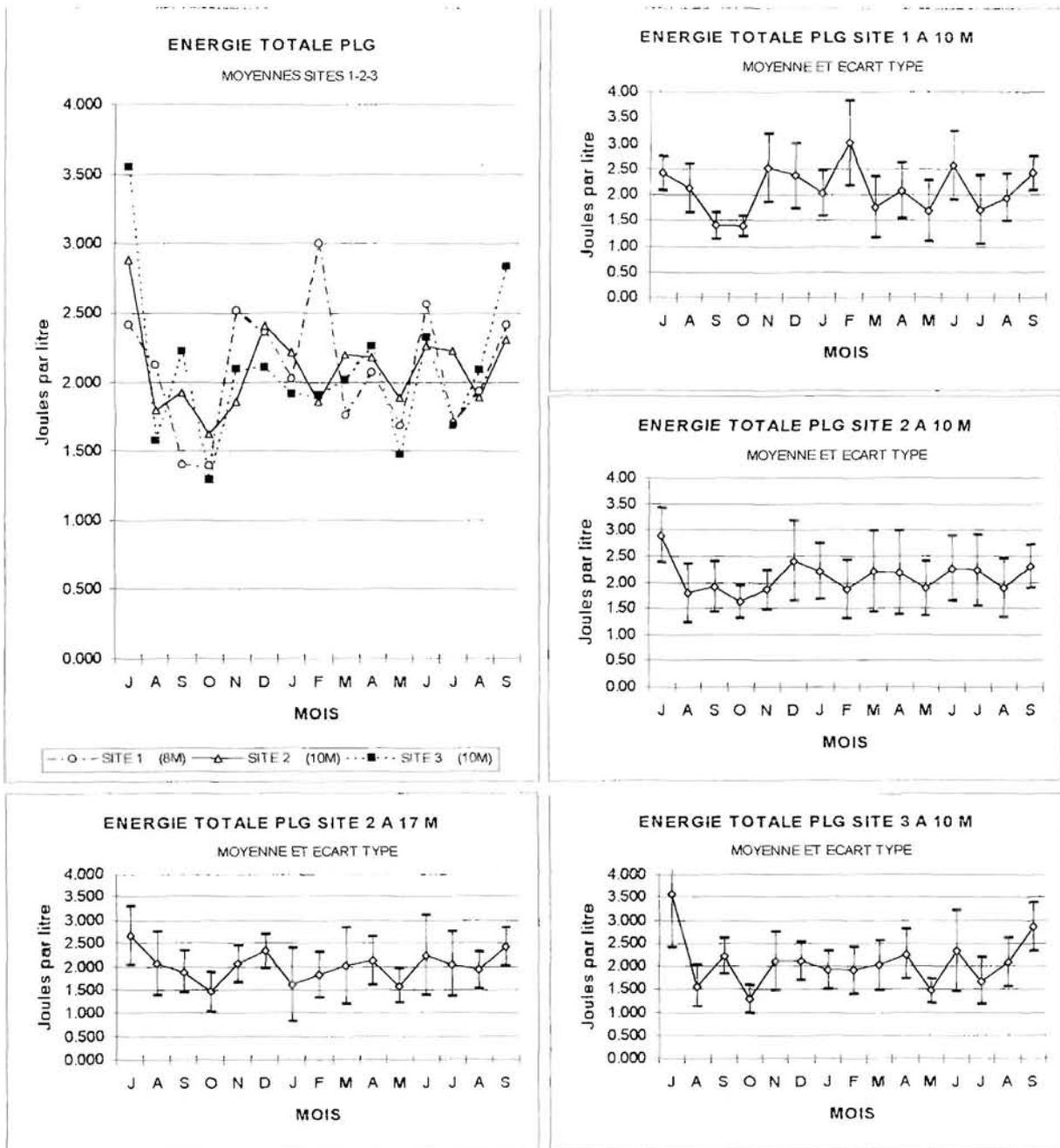


Figure 25 : Energie du particulaire (somme des protéines-glucides-lipides) dans l'eau du lagon de Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.

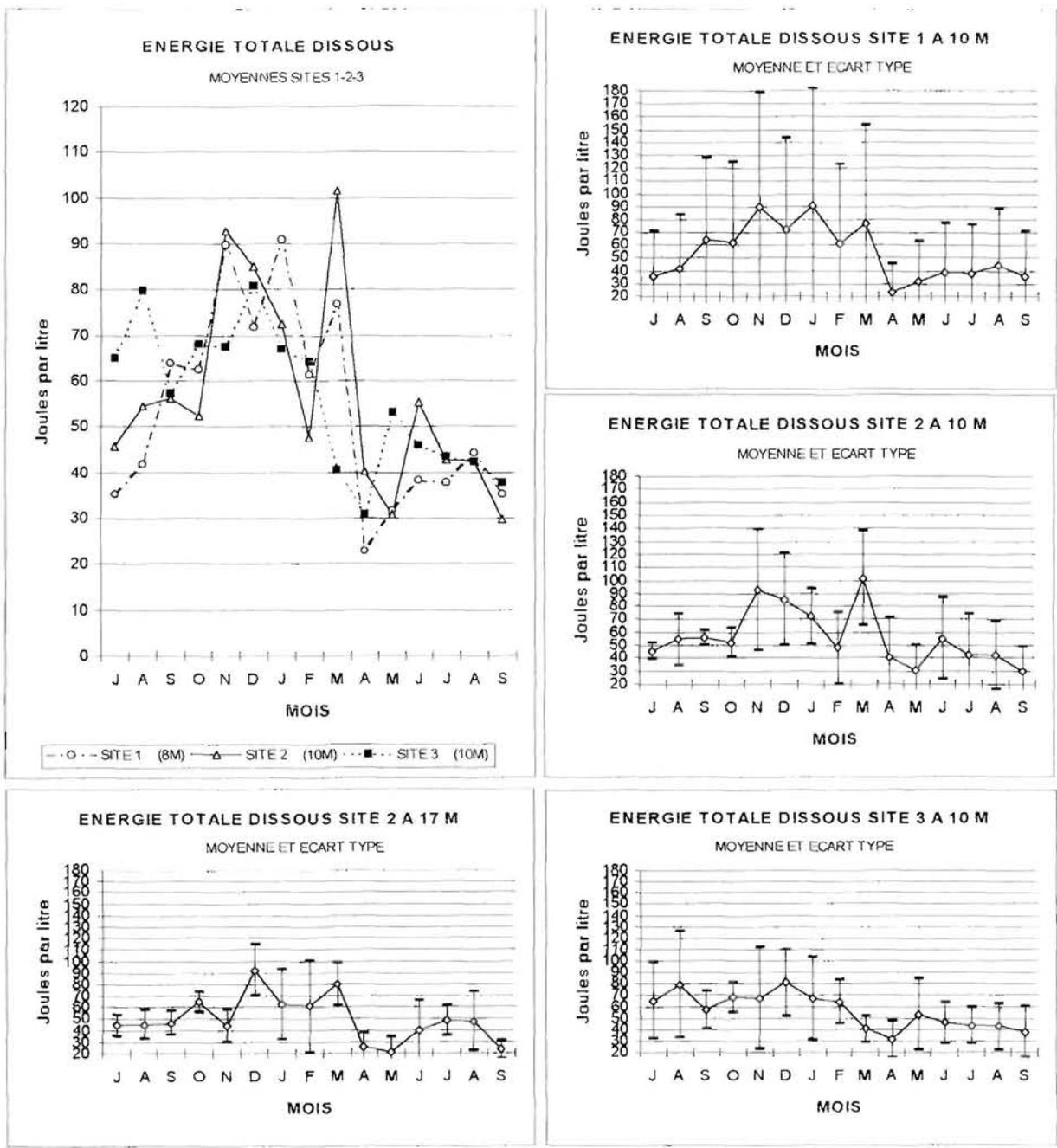


Figure 26 : Energie du « dissous » (somme des acides aminés et glucides dissous) dans l'eau du lagon de Takapoto entre juillet 1990 et septembre 1991 aux sites 1, 2 et 3.



4. 2. CONCLUSIONS SUR L'ETUDE DU MILIEU

L'échantillonnage spatial a montré que le lagon de Takapoto est un milieu particulièrement homogène pour l'ensemble des paramètres étudiés tant sur le plan horizontal que vertical. Si comme SOURNIA et RICARD (1976) ou MAGNIER et WAUTHY (1976) l'ont montré, il peut apparaître d'éventuelles stratifications spatiales pour certains paramètres, celles-ci ne sont qu'occasionnelles, de courtes durées, et s'inversent périodiquement. *Nous en retiendrons qu'à l'échelle annuelle, le lagon de Takapoto apparaît comme parfaitement isotrope.*

Seule la température obéit à un schéma clair du point de vue de la variabilité temporelle avec une composante saisonnière bien marquée. Si cette tendance saisonnière est encore visible dans une moindre mesure pour la salinité et la teneur en protéines, les autres paramètres suivent des règles de variation différentes liées à de courtes échelles de temps de l'ordre de la journée (chlorophylle, glucides, lipides) à quelques jours (pigments chlorophylliens). Les conditions météorologiques ont vraisemblablement un rôle essentiel dans ces variations comme le montre l'influence de l'agitation sur la composition en seston minéral. SOURNIA et RICARD (1976) avaient déjà conclu que l'échelle de temps des processus biologiques était vraisemblablement très courte, de l'ordre de quelques jours. Ces auteurs ont remarqué également qu'il n'y avait pas de reproductibilité des biomasses et des abondances phytoplanctoniques entre deux années consécutives. Les analyses faites en 1990 et 1991 montrent également cette absence de saisonnalité. Ainsi, la saisonnalité de la température, de l'ensoleillement et des précipitations (INTES *et al.*, 1990) ne suffisent pas à forcer le système à l'échelle annuelle.

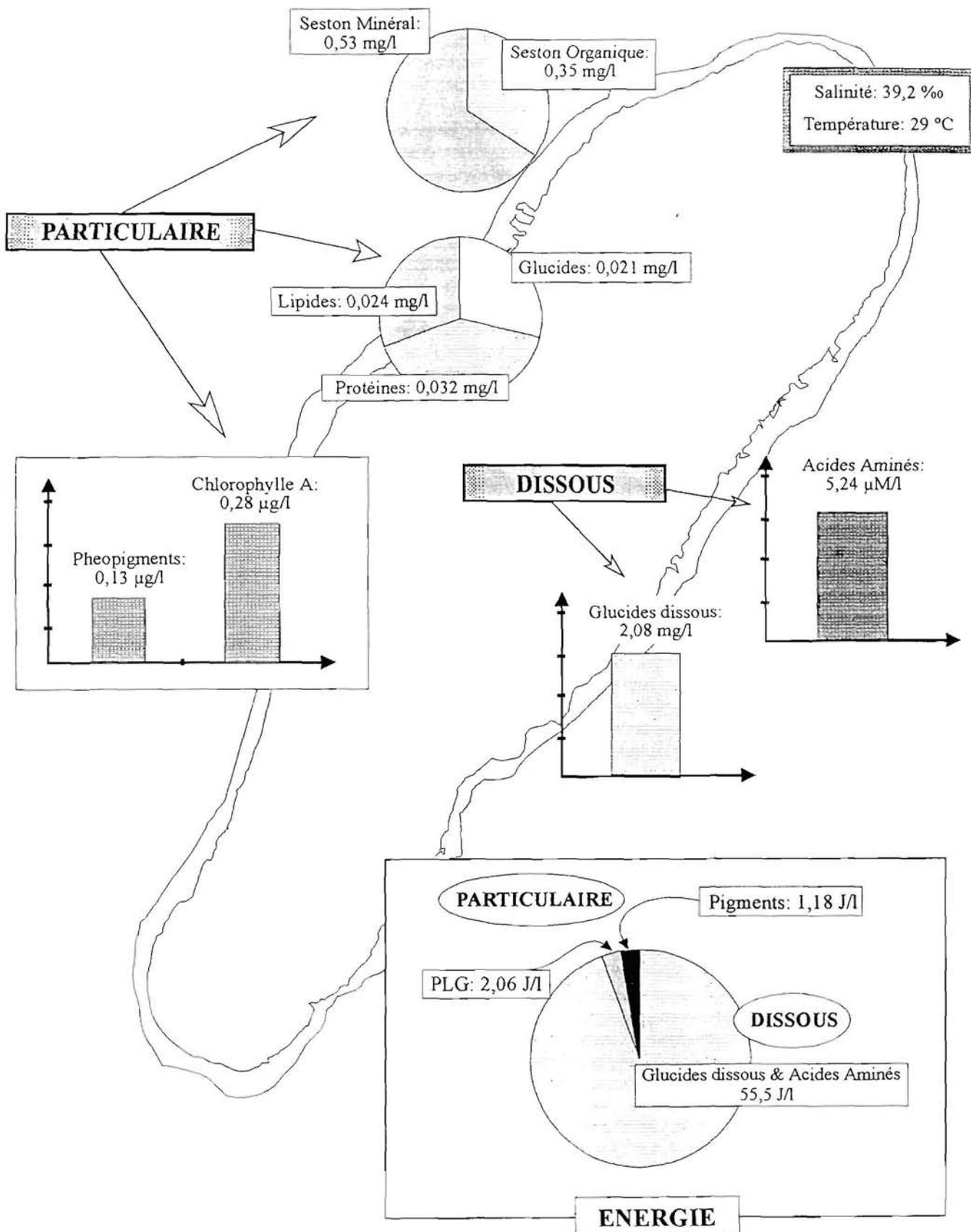
Une approche spatio-temporelle plus fine permettrait de comprendre le paradoxe entre une hétérogénéité spatiale de court terme et une isotropie à l'échelle annuelle. Des travaux de courantologie (GUEREDRAT et ROUGERIE, 1978) ont mis en évidence l'existence d'une dérive superficielle Est-Ouest et d'un contre-courant en profondeur, particulièrement influencés par les conditions météorologiques. Des travaux complémentaires permettraient de comprendre la dynamique lagonaire de Takapoto et de la modéliser.

Par ailleurs, le temps de résidence des masses d'eau étant de quelques années (SOURNIA et RICARD, 1976), il faut voir cet écosystème comme quasiment fermé. Ainsi que le rappellent ces auteurs et INTES *et al.* (1990), les flux et processus au niveau du sédiment (production secondaire, production phytobenthique, bioturbation, sédimentation et relargage de nutriments) sont sans doute de première importance. A l'échelle mensuelle ou annuelle, les flux seraient constants, créant ainsi un bruit de fond perturbé à une échelle de temps beaucoup plus courte.

Dans ces conditions, la moyenne des différents paramètres établie sur une année d'observation (répétition mensuelle des mesures par site) fournit une estimation satisfaisante de la composition spatio-temporelle moyenne du lagon de Takapoto. La figure 27 résume les caractéristiques de l'ensemble des paramètres qui ont été mesurés au cours de cette étude dans le lagon de Takapoto.

La matière particulaire est peu abondante et, de ce point de vue, ce milieu peut être défini comme ayant une capacité biotique faible pour les bivalves. Il y a là une contradiction avec le fait que les atolls fermés de type Takapoto sont caractérisés par une certaine richesse en bivalves (RICHARD 1978, 1985 ; INTES, 1988 ; INTES *et al.*, 1990). L'explication est sans doute à rechercher aux niveaux des adaptations développées par ces derniers pour exploiter au mieux les potentialités du milieu et en particulier l'énergie de ce que nous avons appelé le "dissous" : très petites particules et véritable dissous qu'il conviendra de décrire plus en détail. Ce thème fait l'objet de travaux complémentaires dans le cadre des opérations nutrition et écophysiologie du PGRN.

Figure 27: Moyenne annuelle des différents paramètres physicochimiques mesurés dans le lagon de Takapoto.



L'incertitude sur la moyenne est de 0,1 % pour la salinité, 0,3 % pour la température et comprise entre 5 et 13 % pour les autres paramètres.

CONVENTION: Particulaire: > à 1 µm
Dissous: < à 1 µm.

Source Ifremer 1994.



L'importance des variations à court terme amène à privilégier des stratégies d'échantillonnage en continu sur un site pendant plusieurs jours avec des conditions météorologiques variées plutôt que des pas d'échantillonnage mensuels. L'influence prépondérante des conditions météorologiques justifierait par ailleurs l'installation d'une petite station météo manuelle sur le site atelier de Takapoto.

Ces données confirment bien les idées déjà acquises sur l'atoll de Takapoto au niveau d'un cycle annuel. Elles présentent l'intérêt de servir de données de références du milieu au moment du redémarrage de la perliculture à Takapoto. Elles peuvent être considérées comme représentatives de conditions normales du lagon.



4. 3. ETUDE EXPERIMENTALE DE LA MORTALITE, DE LA CROISSANCE ET DE L'ETAT PHYSIOLOGIQUE DES HUITRES

Au cours de ce chapitre, élevages expérimentaux et stock naturel sont analysés successivement.

4. 3. 1. ELEVAGES EXPERIMENTAUX

4. 3. 1. 1. Etude de la mortalité

Le suivi complet des élevages est donné en annexe du rapport intermédiaire (BUESTEL *et al.*, 1992), chaque intervention faisant l'objet d'une fiche. Des inventaires précis des stocks expérimentaux ont été effectués en juin et septembre 1990 et en janvier, avril, juin et septembre 1991. Ils permettent de suivre l'évolution de la mortalité qui est représentée sur la figure 28.

La mortalité au cours des 16 mois de suivi est respectivement de 10%, 10% et 2% pour les sites 1, 2 et 3. Il n'y a pas de période préférentielle et le taux de mortalité est régulier.

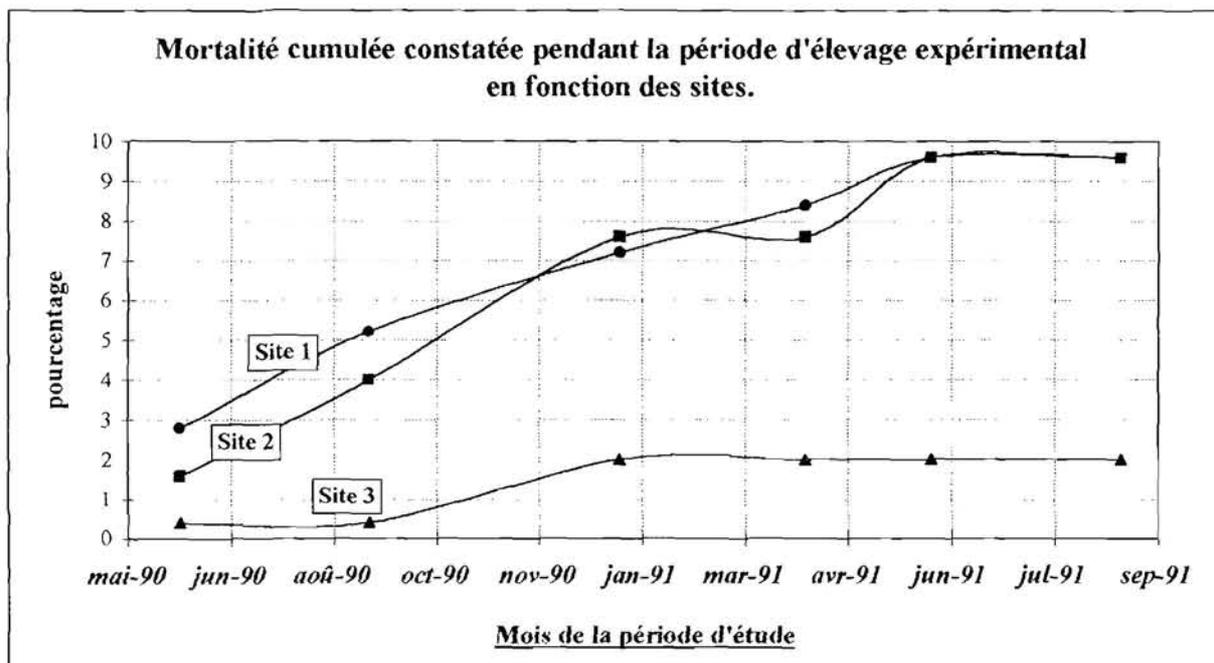


Figure 28 : taux de mortalité durant la période d'élevage.

Parmi ces mortalités, nous avons noté la présence d'huîtres anormales que nous avons appelées "boudeuses" par analogie avec le terme employé par les conchyliculteurs pour qualifier des huîtres qui n'ont pas de "pousse". Ce sont des huîtres qui présentent des anomalies de croissance : petite taille, peu ou pas de "barbes" de croissance. Elles sont maigres et souvent, mais pas toujours, affectées de malformations internes de la coquille. Elles sont qualifiées de malades par les perliculteurs. Quoique atteintes préférentiellement par la mortalité, elles peuvent végéter tout au long d'un élevage en reprenant même quelquefois une certaine croissance. Dans notre cas, il est probable que les 5% d'individus de ce type observés en septembre 90 étaient déjà présents lors du tri sur les collecteurs. Lors de la dissection des huîtres au laboratoire, les malformations de la coquille ont été notées et le bilan est résumé dans le tableau suivant :



Site	Atteinte légère	Atteinte sévère	Effectif total
Site 1 - Elevage	4	10	160
Site 2 - Elevage	4	9	160
Site 3 - Elevage	10	5	160
Site 2 - Stock naturel	3		140

Il apparaît ici que les huîtres du stock naturel sont plus saines que celles des élevages. Il semble donc que les malformations et infections diverses observées sur les huîtres en élevage sont à relier aux pratiques culturales.

En effet aucune "maladie" n'a pu être trouvée pour expliquer ces anomalies (GRIZEL et CHAGOT, 1991 ; WEPPE et FOUGEROUSE, 1992). Elles sont à relier à des stress divers : par exemple attaque du bord de la coquille par les poissons sur les collecteurs, irritation et blessure du manteau par les salissures et en particulier les *Pinctada maculata* qui se fixent jusqu'à l'intérieur de la coquille, attaque de la coquille par l'intérieur par des éponges ou autres organismes perforants, etc. L'intensité des salissures a été très différente selon les sites. Les huîtres du site 1 sont restées exemptes de salissures tout au long de l'étude ; elles étaient recouvertes d'un dépôt de particules minérales qui a pu jouer le rôle d'antisalissures. C'est également le cas des huîtres du stock naturel qui sont en général moins atteintes que les huîtres en élevage. Les huîtres du site 3 ont toujours été très « sales » avec une grande variété d'épibiontes et en particulier des fixations d'hydrides urticants et de *Pinctada maculata* importantes. Les huîtres du site 2 étaient dans une situation intermédiaire avec des salissures moins importantes et de nature différente (peu de *P. maculata* et d'hydrides).

Si une infestation de l'intestin postérieur par une grégarine a été mise en évidence (WEPPE et FOUGEROUSE, 1992 ; CHAGOT *et al.*, 1993), aucun lien direct avec le mauvais état des huîtres n'a pu être démontré. Ceci a été confirmé au cours de notre suivi : une comparaison de l'infestation par la grégarine a été faite avec 10 animaux "boudeurs" et 10 animaux sains de notre élevage expérimental (voir fiche élevage n°12 en annexe du rapport intermédiaire cité plus haut). Il n'a pas été trouvé de différence, les animaux des deux lots étant également infestés par la grégarine.

4. 3. 1. 2. Etude de la croissance en hauteur

4. 3. 1. 2. 1. Différentes mesures de la hauteur

Les résultats obtenus avec la mesure de la hauteur extérieure (HEXTE) (figure 2) sont entachés d'un manque de précision car une approximation est nécessaire pour déterminer la base des "barbes" de croissance. Cette détermination varie beaucoup d'un expérimentateur à l'autre (se référer au compte rendu de la mission 3 en annexe du rapport intermédiaire cité plus haut). De plus, il y a une légère différence selon que l'on se sert d'une règle souple en tenant compte de l'aspect bombé de la valve (comme pratiqué ici) ou d'une règle plate et d'un pied à coulisse. L'inégalité de courbure des valves joue aussi et il y a une différence selon la valve mesurée ; c'est pourquoi nous avons systématiquement mesuré la même valve : la valve droite.

Lorsqu'on sacrifie les huîtres, la mesure de la hauteur intérieure (HINTE) et mieux de la hauteur de nacre (HNACR) (figure 2) sont beaucoup plus précises et donnent une mesure plus fiable dans l'absolu. Cependant, les imprécisions se compensant de très bonnes relations entre ces différentes mesures peuvent être établies, comme le montrent les équations des droites de régression.



Equation estimée hauteur en mm	Coefficient de détermination	Degré de liberté
$HEXTE = 1,04 HINTE + 0.95$	R = 0,98	ddl = 478
$HEXTE = 1,11 HNACR + 5.14$	R = 0,96	ddl = 479
$HINTE = 1,06 HNACR + 5.09$	R = 0,95	ddl = 478
$HINTE = 0,92 HEXTE + 4.32$	R = 0,98	ddl = 478
$HNACR = 0,90 HINTE + 0.25$	R = 0,98	ddl = 478
$HNACR = 0,83 HEXTE + 3.14$	R = 0,96	ddl = 479

Bien que la hauteur intérieure et la hauteur de nacre soient des mesures plus précises, seule la mesure de la hauteur extérieure est réalisable sans détérioration du matériel vivant ; elle est généralement utilisée (CHEFFORT, 1988) pour caractériser la croissance linéaire. Signalons que lorsque la mesure de la hauteur extérieure est faite sans tenir compte de la courbure des valves (à la règle ou au pied à coulisse), elle équivaut à notre mesure hauteur intérieure. D'autre part les tailles données par les perliculteurs correspondent la plupart du temps à notre mesure de la hauteur de nacre. En effet ces derniers ne tiennent pas compte de la partie souple de la coquille.

Face à cette diversité dans la mesure de la taille d'une nacre, nous croyons utile de donner le graphique (ou le tableau précédent) des courbes de régression correspondantes de manière à estimer un paramètre par rapport à un autre en précisant qu'elles ne sont utilisables que dans le domaine de taille considéré, entre 80 mm et 140 mm environ (figure 29).

4. 3. 1. 2. 2. Comparaison entre sites

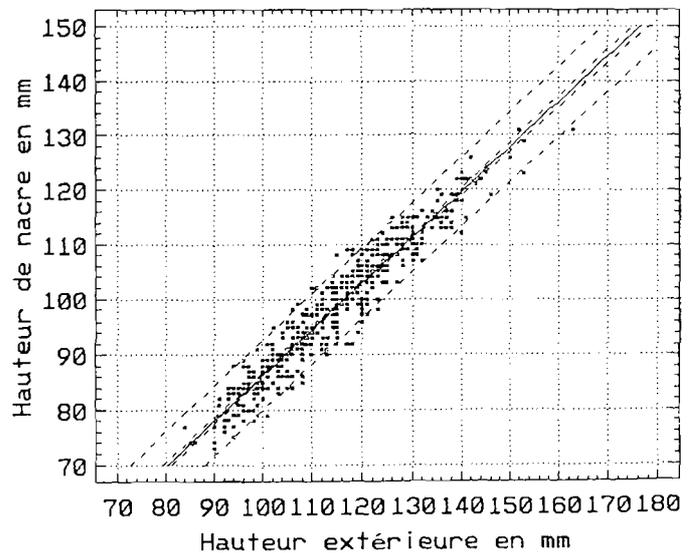
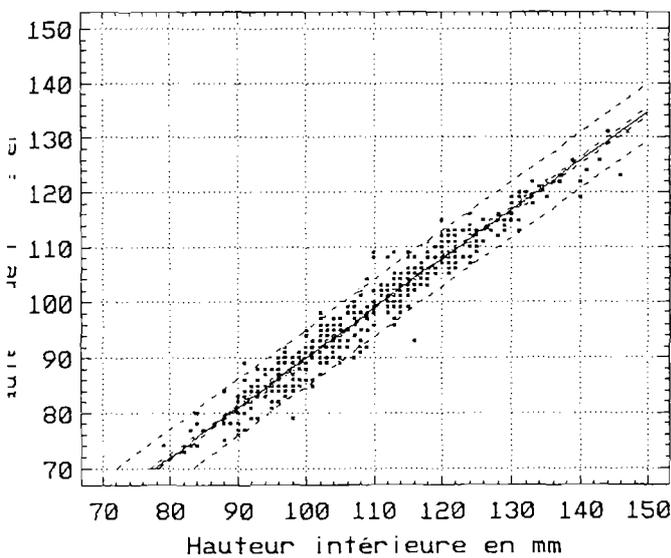
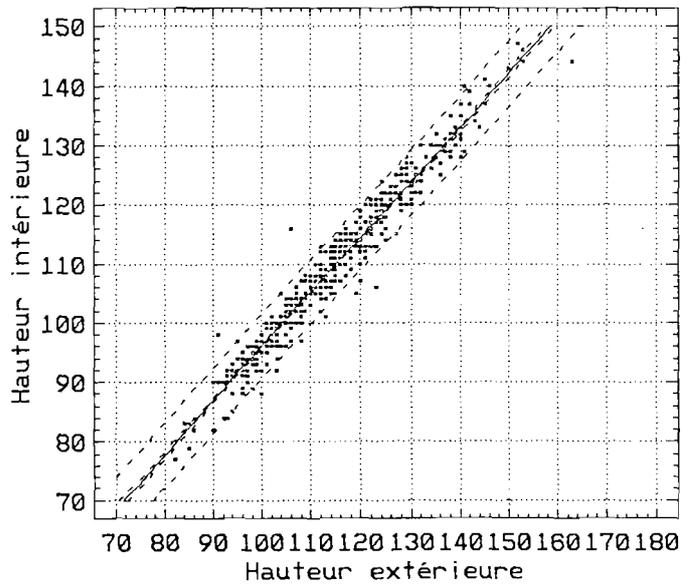
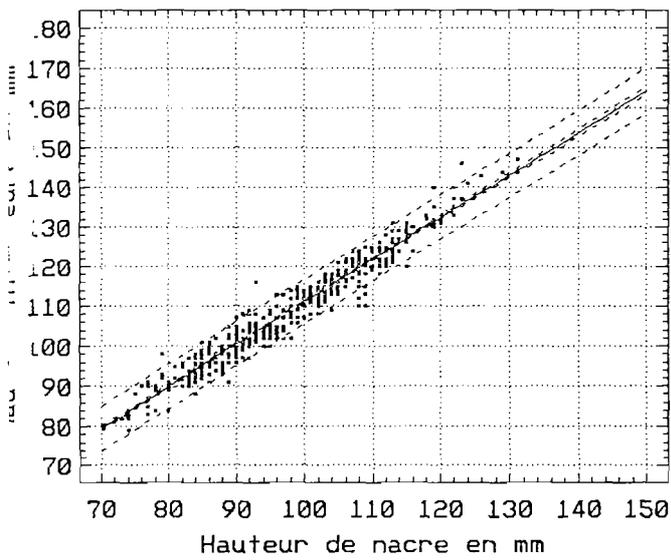
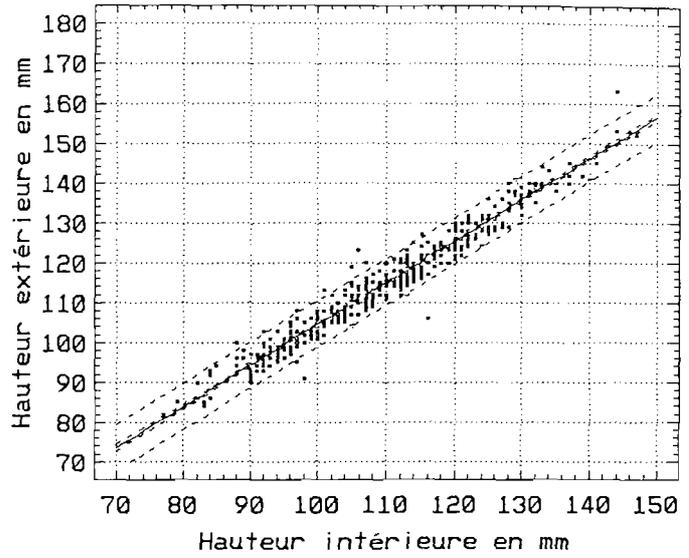
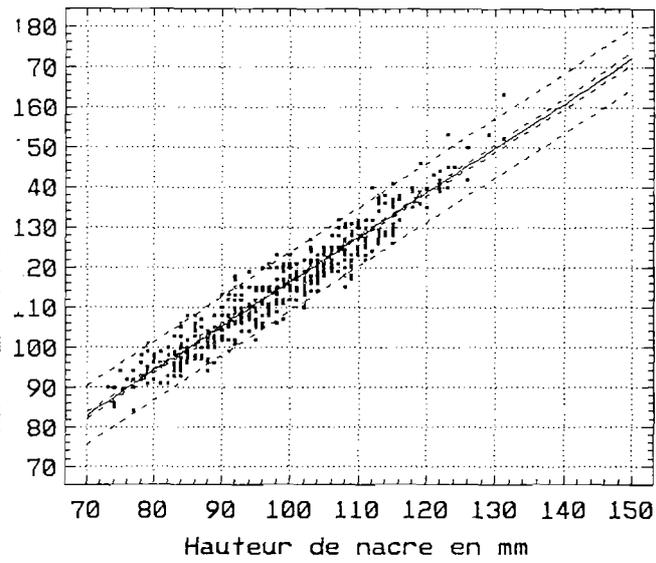
Les évolutions de la hauteur extérieure sur chaque site sont données sur la figure 30. Les barres verticales indiquent les intervalles de confiance à 95%. Au départ en juillet 1990, les tailles sont identiques montrant que la répartition des différents lots a été correctement réalisée aléatoirement suivant le critère hauteur. En définitive, les hauteurs extérieures des huîtres prélevées sur les collecteurs s'échelonnent entre 85 et 107 mm, la moyenne étant de 96,1 mm et l'écart type de 5,5 mm (figure 3). Par rapport à la population des collecteurs, la sélection a eu pour résultat de réduire l'écart type de 11,4 à 5,5 mm en conservant une moyenne très proche.

La variabilité sur les mesures est dans l'ensemble assez faible avec des coefficients de variation en dessous de 10%. Le fait d'avoir trié les huîtres au départ a contribué à diminuer cette variabilité. Un test d'homogénéité des variances effectué en comparant les différentes dates pour chaque site donnent des variances homogènes aux sites 1 et 3 mais pas au site 2. Une comparaison globale des sites 1 et 3 par analyse de variance ne met pas en évidence de différence de hauteur significative. Cependant l'examen des courbes montre que si pour le site 1, la croissance est régulière et quasiment linéaire, elle devient irrégulière (présence de palier) au site 3. Le départ de croissance y est plus rapide mais la situation s'inverse à partir d'octobre 90 et il y a par la suite une relative stagnation de la croissance en hauteur. Les tailles finales sont :

Site	Moyenne	Ecart type	Effectif
Site 1	137,1	2,3	10
Site 2	138,4	4,4	10
Site 3	129,4	3,1	10

Au seuil de 5 %, un test de Kruskal-Wallis met en évidence que seules les missions 6 et 17 présentent une différence de croissance en hauteur entre site (figure ci-dessous). L'analyse des rangs montre que ces différences sont dues à un léger déficit au site 3. D'une façon globale (toutes missions confondues), le test de Kruskal-Wallis ou l'analyse de la variance sur la transformé logarithmique de HEXTE ne parviennent pas à mettre évidence de

Figure 29 : Relations entre les différentes mesures de la hauteur chez *Pinctada margaritifera* en élevage à Takapoto.



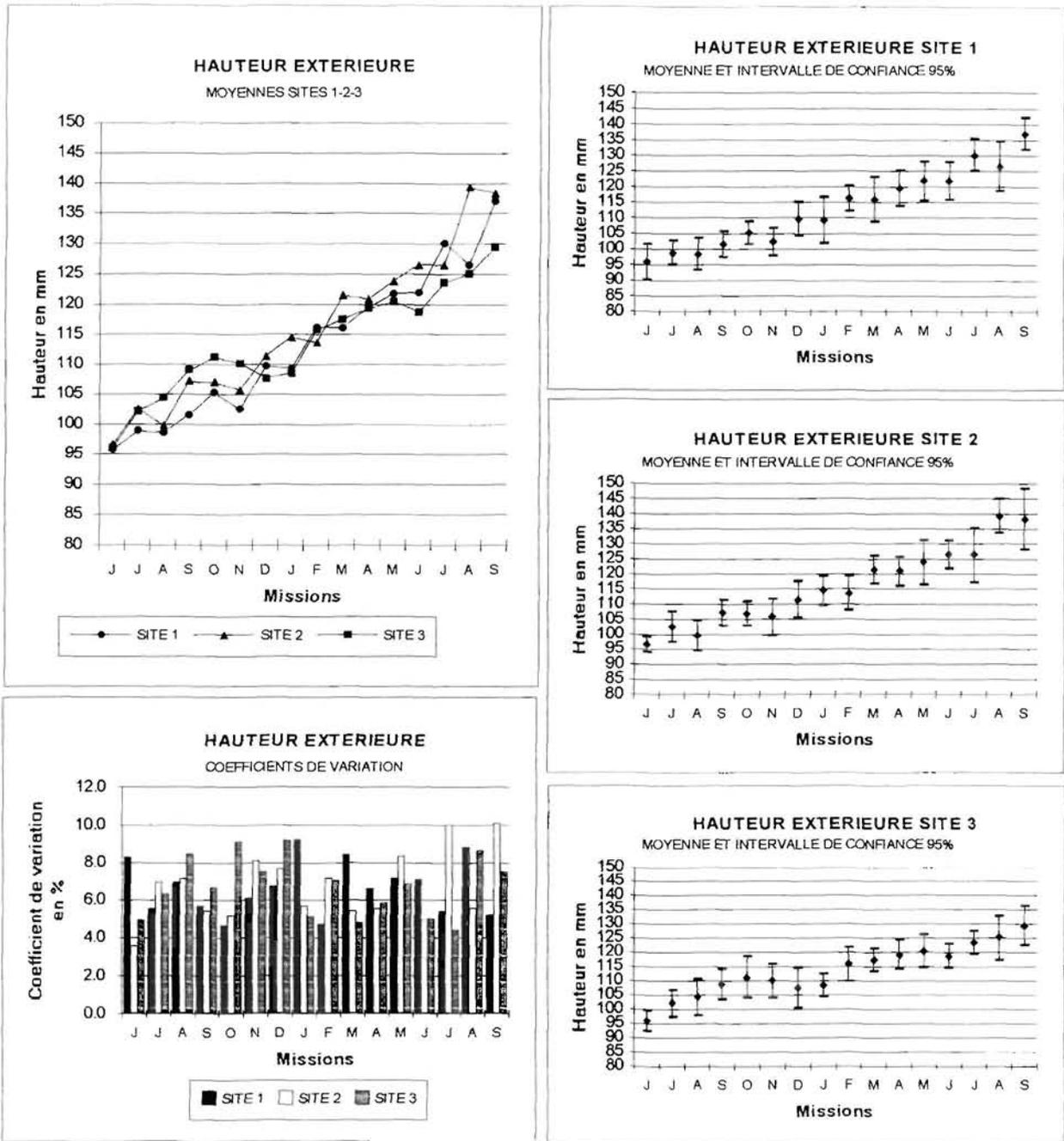
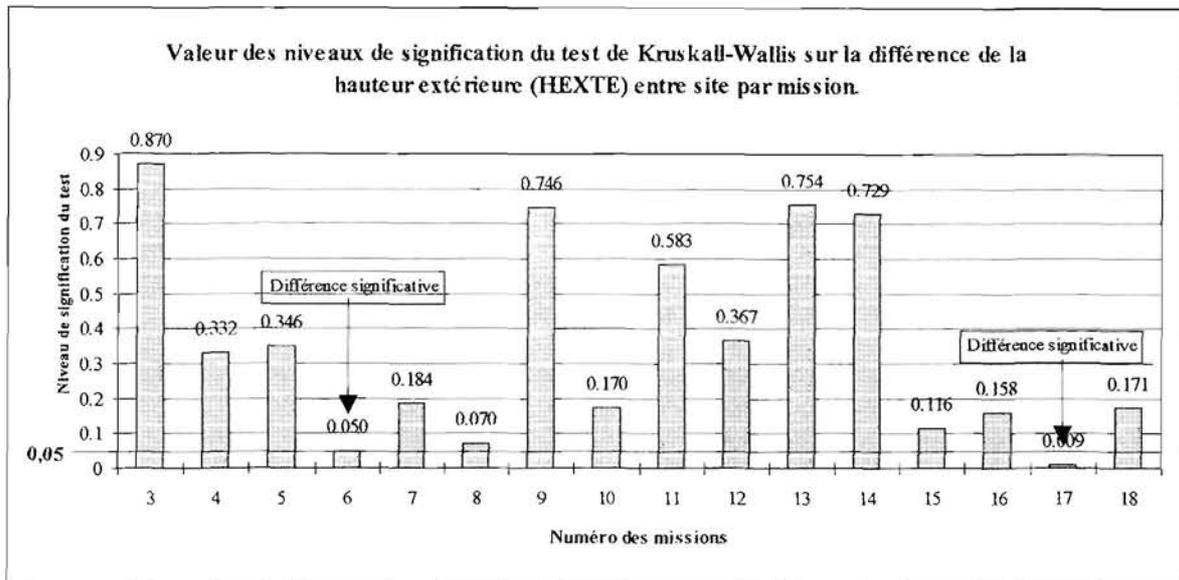


Figure 30 : Hauteur extérieure des huîtres des élevages expérimentaux aux sites 1, 2, 3.



différence significative entre site (niveau de signification = 0,29 pour le test de Kruskal-Wallis et 0,17 pour le rapport F de l'analyse de variance).



Si on exprime le temps en jours en prenant pour origine le premier échantillonnage du 11/06/90, les équations des droites liant la hauteur extérieure au temps sont :

Site 1 : $HEXTE = 0,084 * T + 94,10$

Site 2 : $HEXTE = 0,087 * T + 96,21$

Site 3 : $HEXTE = 0,060 * T + 100,04$

Ces différentes équations sont utilisables entre les temps $t=1$ jour et $t=450$ jours, et pour des huîtres dont la hauteur dépasse 94 mm.

Les estimations des différents paramètres de ces équations de régression sont données dans le tableau suivant :

Site	Pente	Erreur type pente	Ordonnée origine	Erreur type ordonnée	Coefficient corrélation	Degrés liberté	Intervalle de confiance sur les pentes
1	0,084	0,0042	94,6	1,1	0,85	155	0,0758 - 0,0922
2	0,086	0,0041	96,6	1,1	0,86	151	0,0780 - 0,0940
3	0,060	0,0045	100,0	1,2	0,73	159	0,0512 - 0,0688

Le coefficient de corrélation s'avère moins fort pour le site 3. La régression linéaire s'ajuste correctement sur les sites 1 et 2, mais les variations observées au site 3 empêchent la parfaite adéquation d'un modèle linéaire. Il convient de prendre des réserves quand à l'estimation de la pente de croissance au site 3.

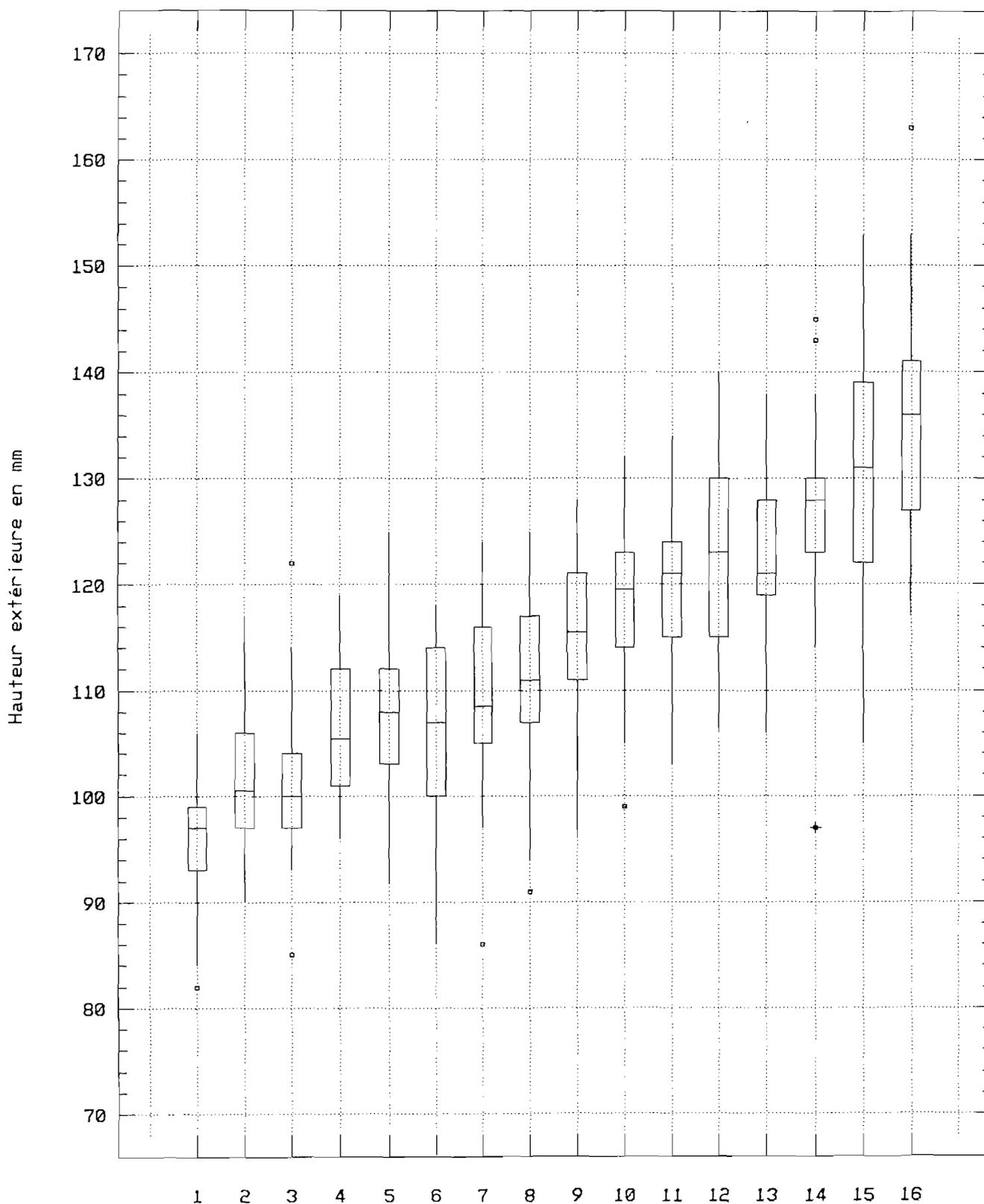
4. 3. 1. 2. 3. Evolution globale de la hauteur extérieure

Les hauteurs extérieures ont été regroupées pour donner une évolution moyenne de la croissance à Takapoto (figure 31). Le schéma du type "box plot" montre l'hétérogénéité des valeurs avec une variance qui augmente avec la moyenne au cours du temps. L'équation de la droite de régression liant la taille **HEXTE** au temps **T** en jours (jour 1 au 11/06/90 - équation utilisable entre les hauteurs 96 et 136 mm) est :

$HEXTE = 0,077 * T + 96,8$ avec $R = 0,79$ ddl = 479

D'une moyenne de 96,1 mm (éc. type=5,5 - n=30) en juin 90 pour des huîtres âgées au plus de 14 mois nous passons à 135 mm (éc. type=11,1 - n = 30) en septembre 91, pour un âge de 30 mois. Le gain de taille est de 38 mm en 16 mois, soit **2,4 mm par mois**.

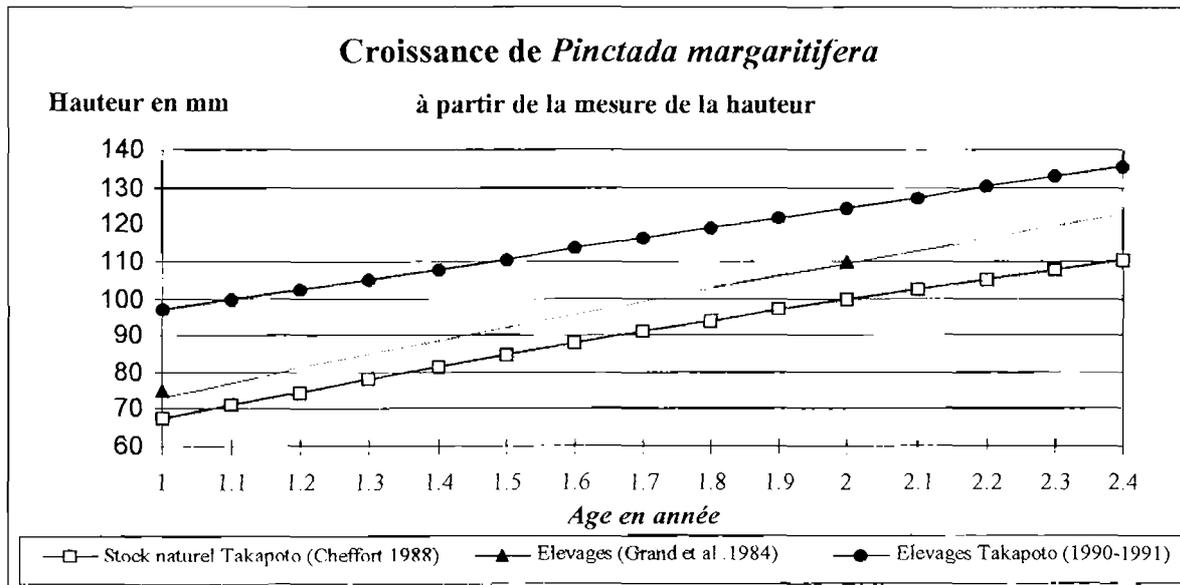
Figure 31 : Croissance en hauteur extérieure des huîtres perlières des élevages expérimentaux tous sites confondus à Takapoto.



Missions mensuelles de juin 1990 (1) à septembre 1991 (16)



Il est très difficile de comparer ces données avec les données disponibles sur la croissance de *Pinctada margaritifera* car nous n'avons pas de certitude absolue sur l'âge réel de nos huîtres. Si les collecteurs ont bien été posés en février 1989, les huîtres sont âgées de 14 mois au plus. La figure suivante replace la courbe obtenue par rapport à la courbe de croissance des huîtres du stock naturel donnée par CHEFFORT (1988) et par rapport aux quelques données succinctes que nous possédons sur la croissance en élevage (GRAND *et al.*, 1984 et COEROLI *et al.*, 1984).



Nous noterons que la croissance des nacres en élevage est donnée pour plus rapide que celle des huîtres du stock naturel. Si la vitesse de croissance dans nos élevages expérimentaux est comparable à celle des autres courbes, elles auraient une avance en taille très importante, équivalente à une année de croissance. L'explication de cette avance est peut être à rechercher dans l'origine des huîtres. En effet, selon les perliculteurs, la croissance à Takaroa est supérieure à celle observée à Takapoto. De plus, le développement sur les collecteurs en pleine eau pourrait aussi apporter des conditions plus favorables. Ceci reste à vérifier avec des huîtres dont l'âge serait connu avec exactitude.

4. 3. 1. 3. Etude de la croissance en poids

4. 3. 1. 3. 1. Poids totaux- Poids de coquille -Poids de chair

• Evolution dans le temps

Les figures 32 à 39 résument l'évolution des poids humides et secs (les poids de byssus sont donnés pour mémoire). Bien que les graphiques montrent une tendance linéaire pour les accroissements en poids dans le temps, le modèle linéaire n'est pas utilisable directement. En effet la répartition des résidus en fuseau indique que la variance augmente avec la moyenne au cours du temps. Une transformation logarithmique est donc appliquée et l'ajustement est réalisé sur un modèle du type :

$$\text{POIDS} = \exp (a+bT)$$

Ceci revient à ajuster la droite $\text{Log (POIDS)} = a + bT$ de pente b et d'ordonnée à l'origine a .

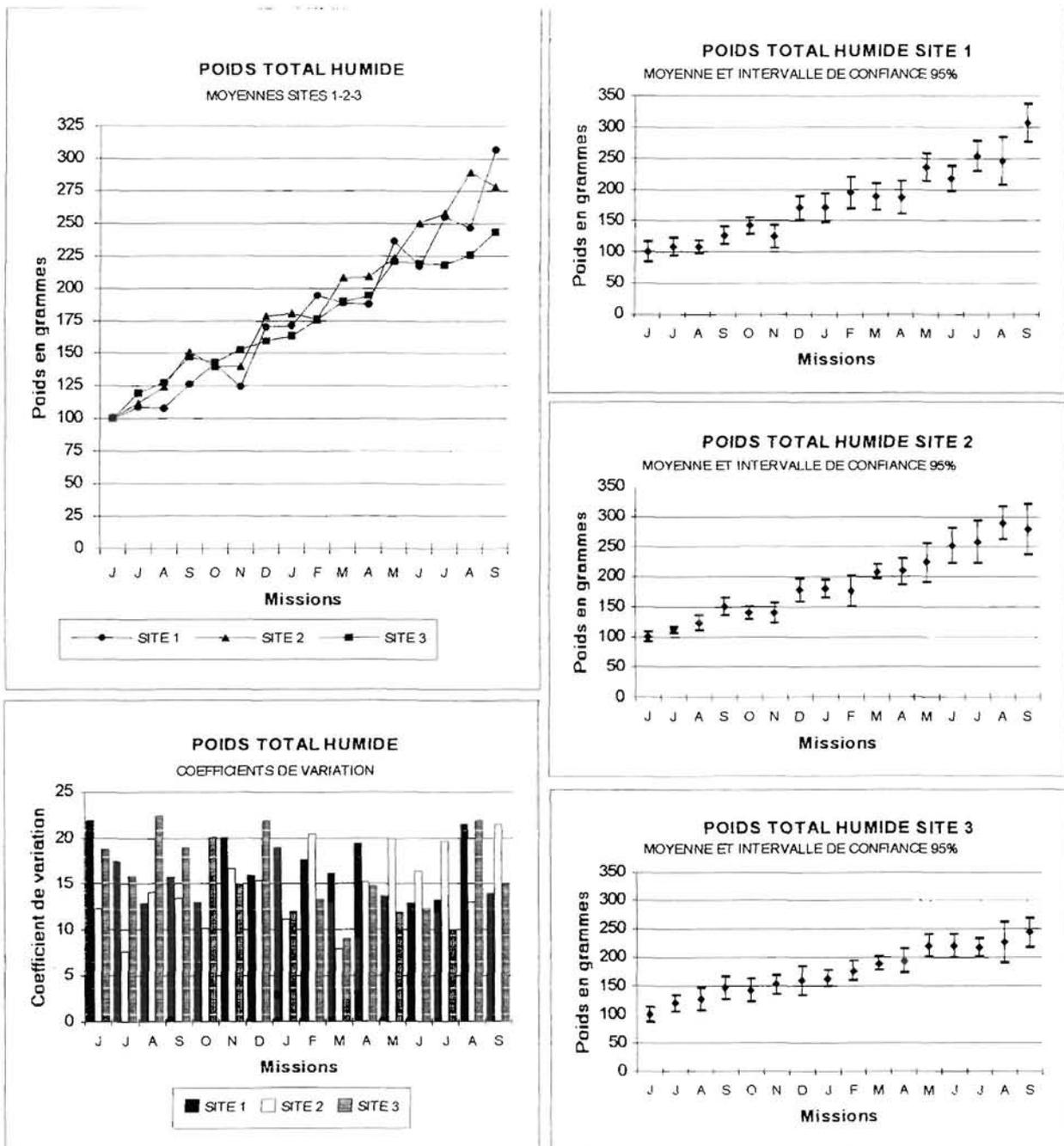


Figure 32 : Poids total humide des huîtres des élevages expérimentaux aux sites 1, 2, 3.

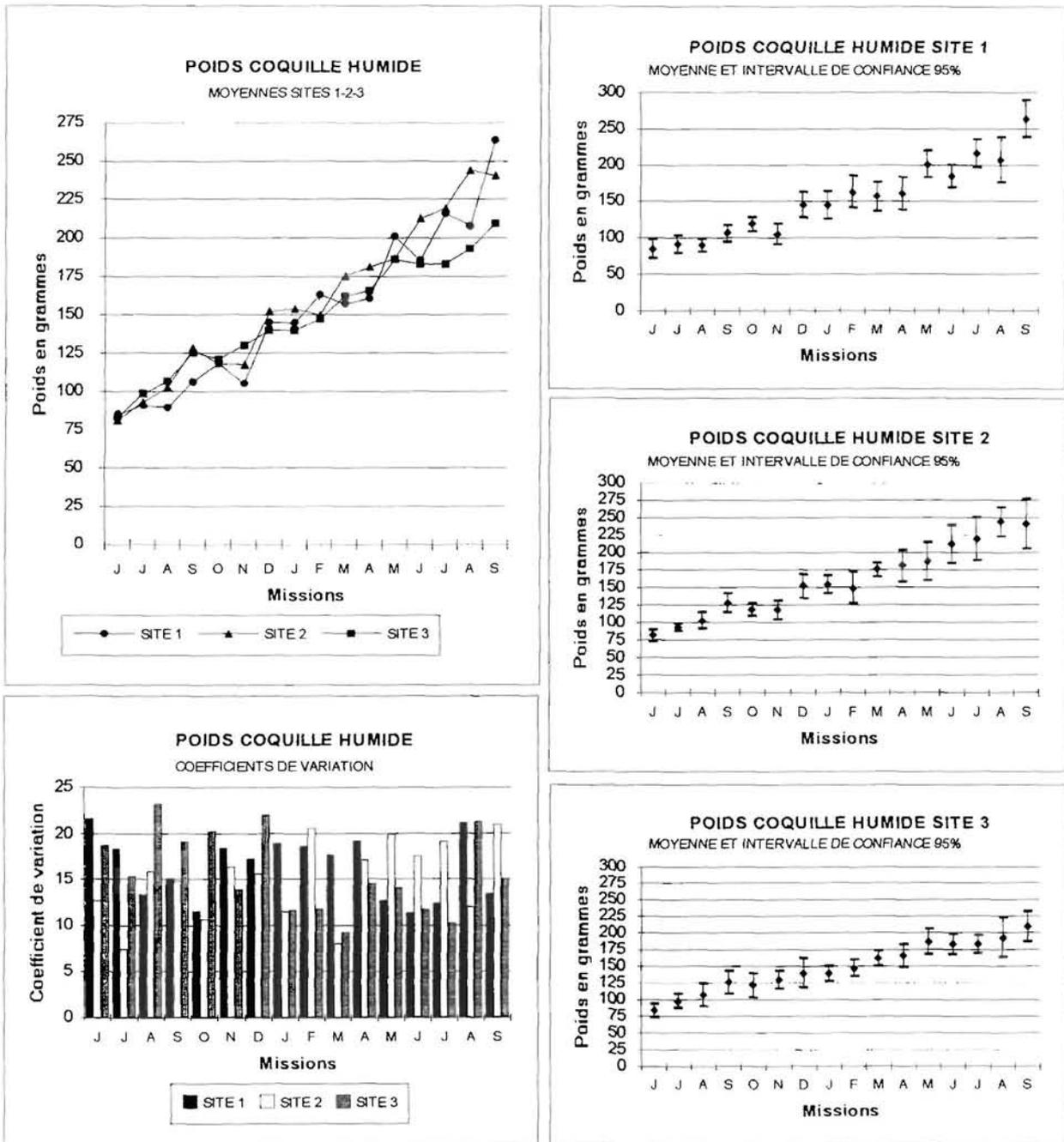


Figure 33 : Poids de coquille humide des huîtres des élevages expérimentaux aux sites 1, 2, 3.

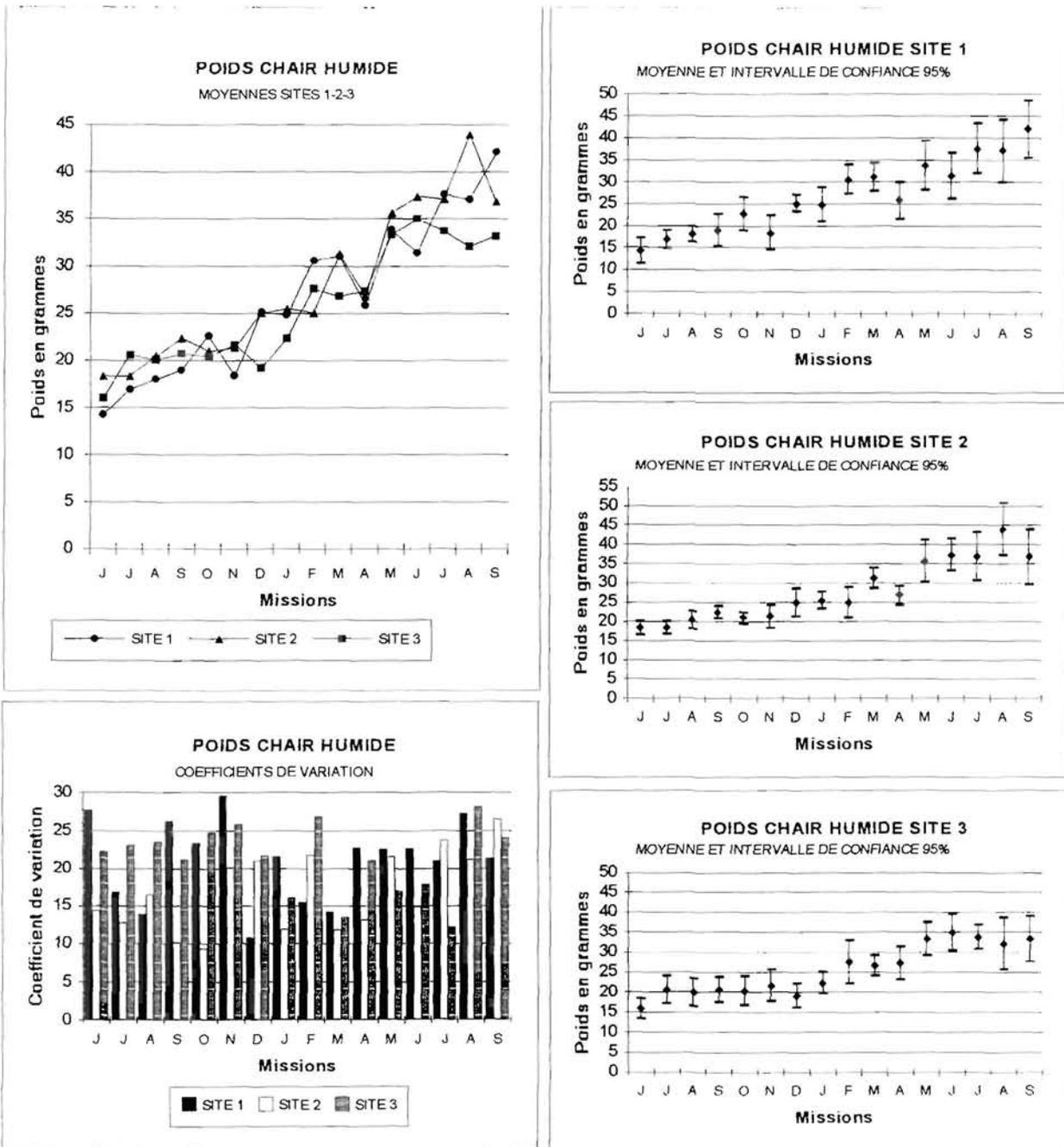


Fig. 34 : Poids de chair humide des huîtres des élevages expérimentaux aux sites 1, 2, 3.

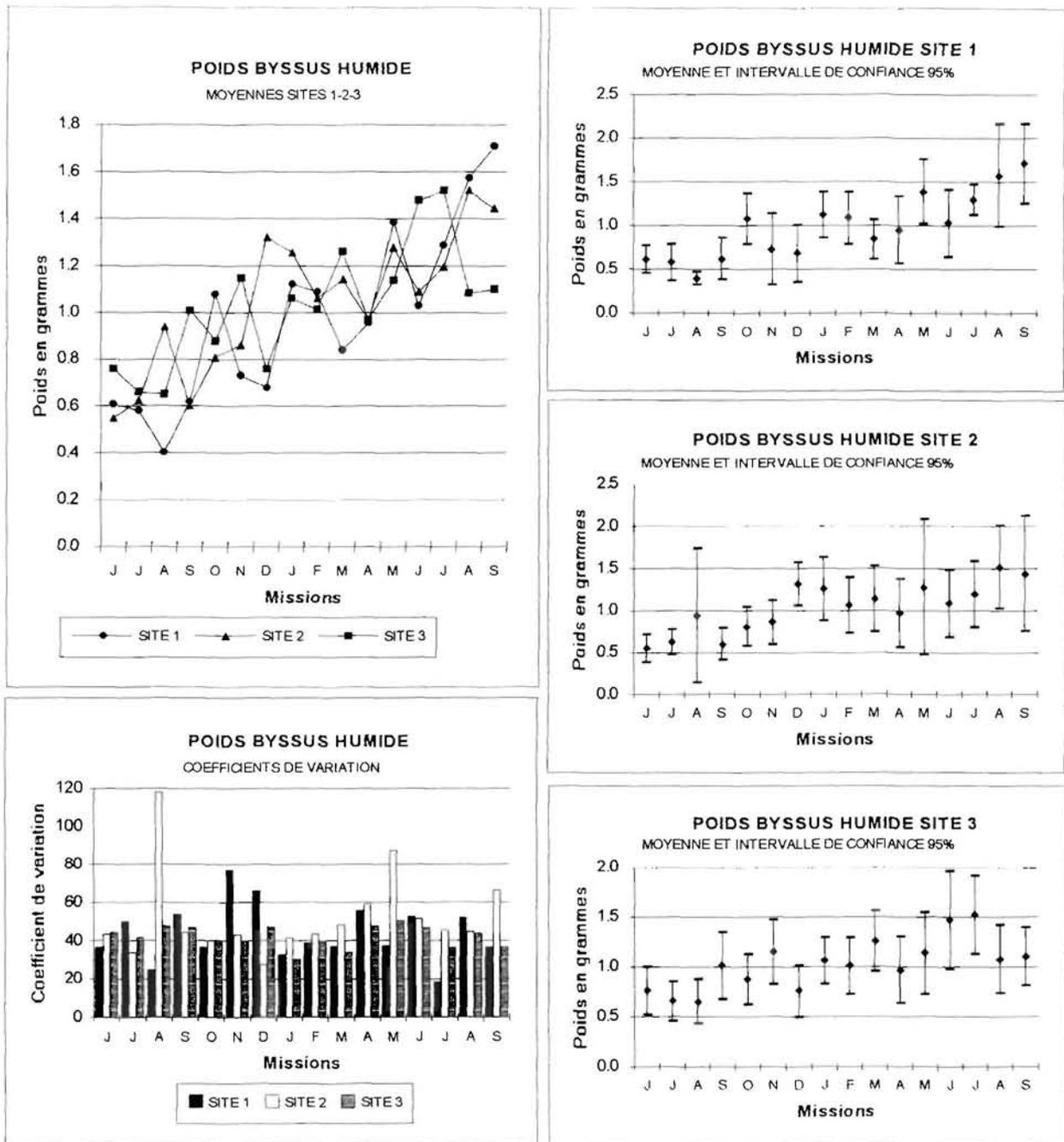


Fig. 35 : Poids du byssus humide des huîtres des élevages expérimentaux aux sites 1, 2, 3.

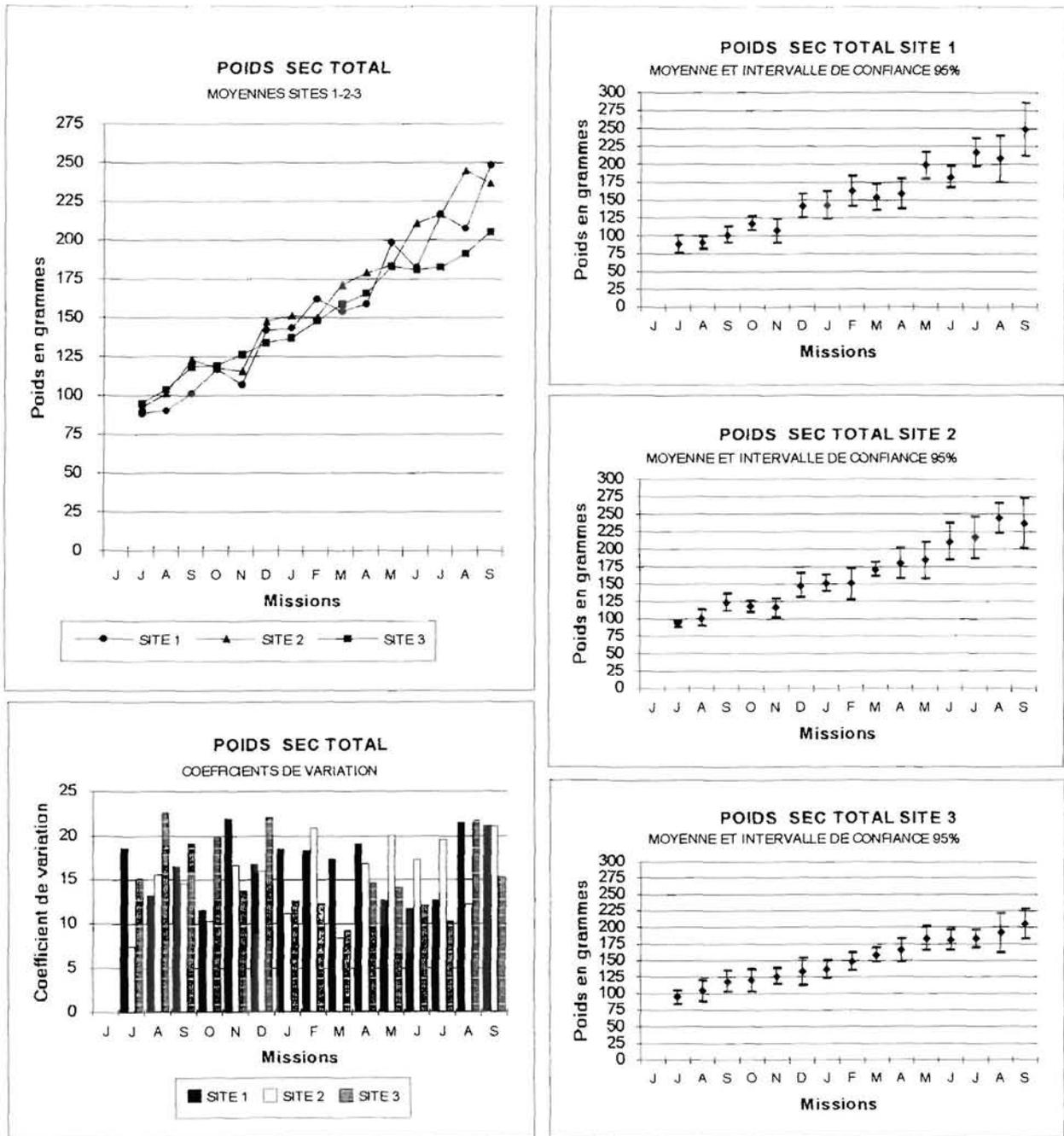


Figure 36 : Poids sec total des huîtres des élevages expérimentaux aux sites 1, 2, 3.

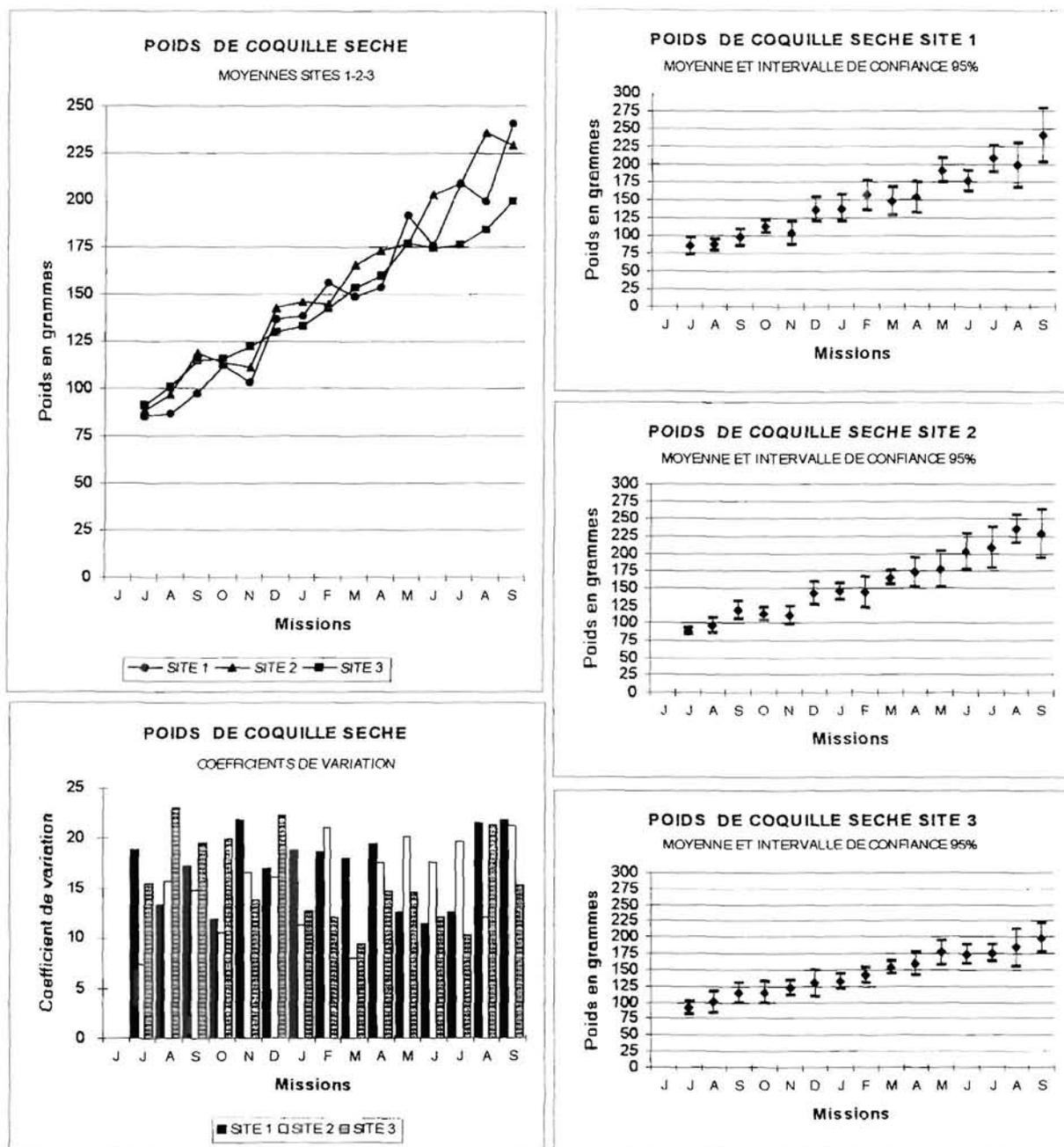


Figure 37 : Poids de coquille sèche des huîtres des élevages expérimentaux aux sites 1, 2 et 3 entre juin 1990 et septembre 1991

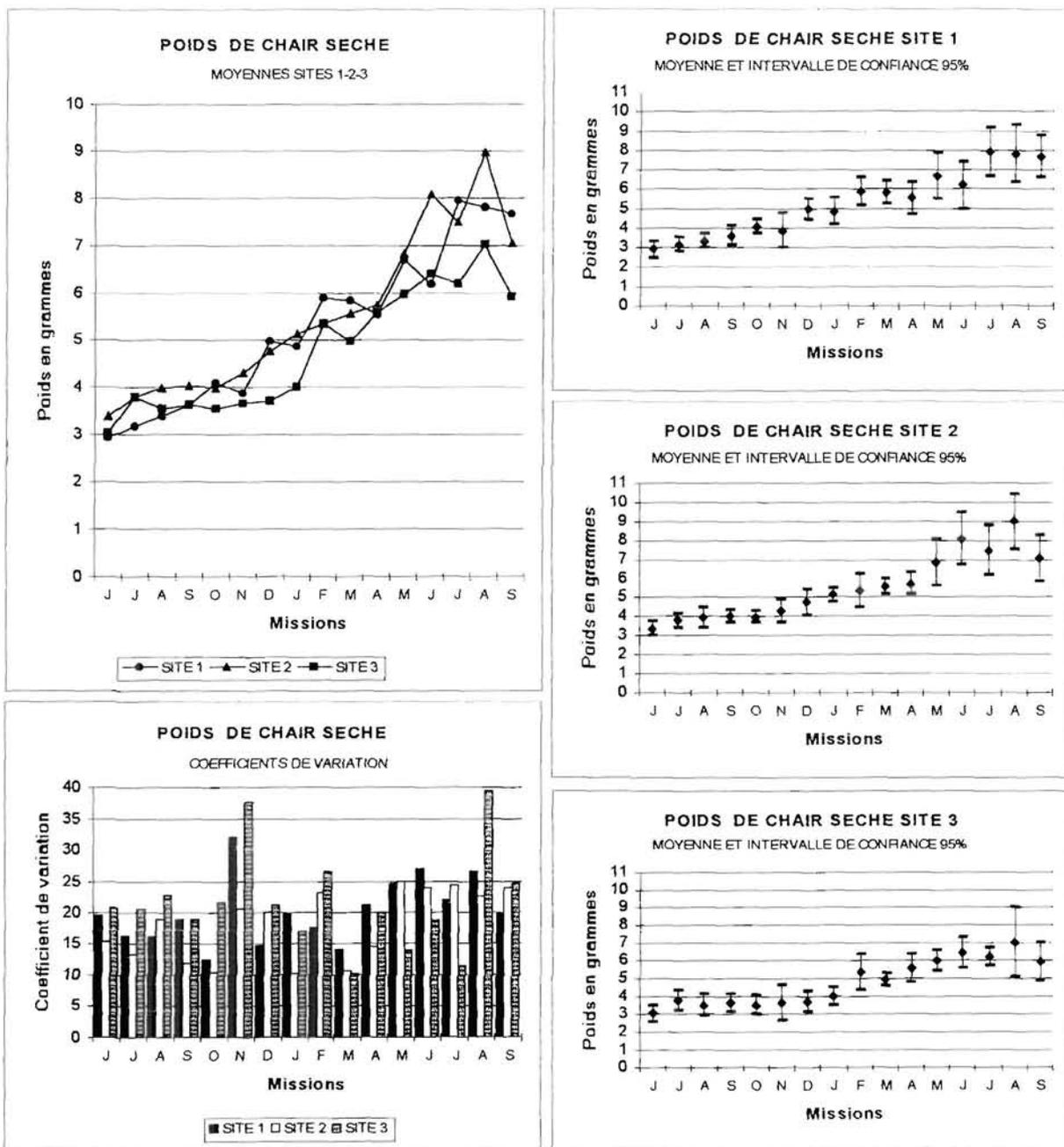


Figure 38 : Poids de chair sèche des huîtres des élevages expérimentaux aux sites 1, 2 et 3 entre juin 1990 et septembre 1991

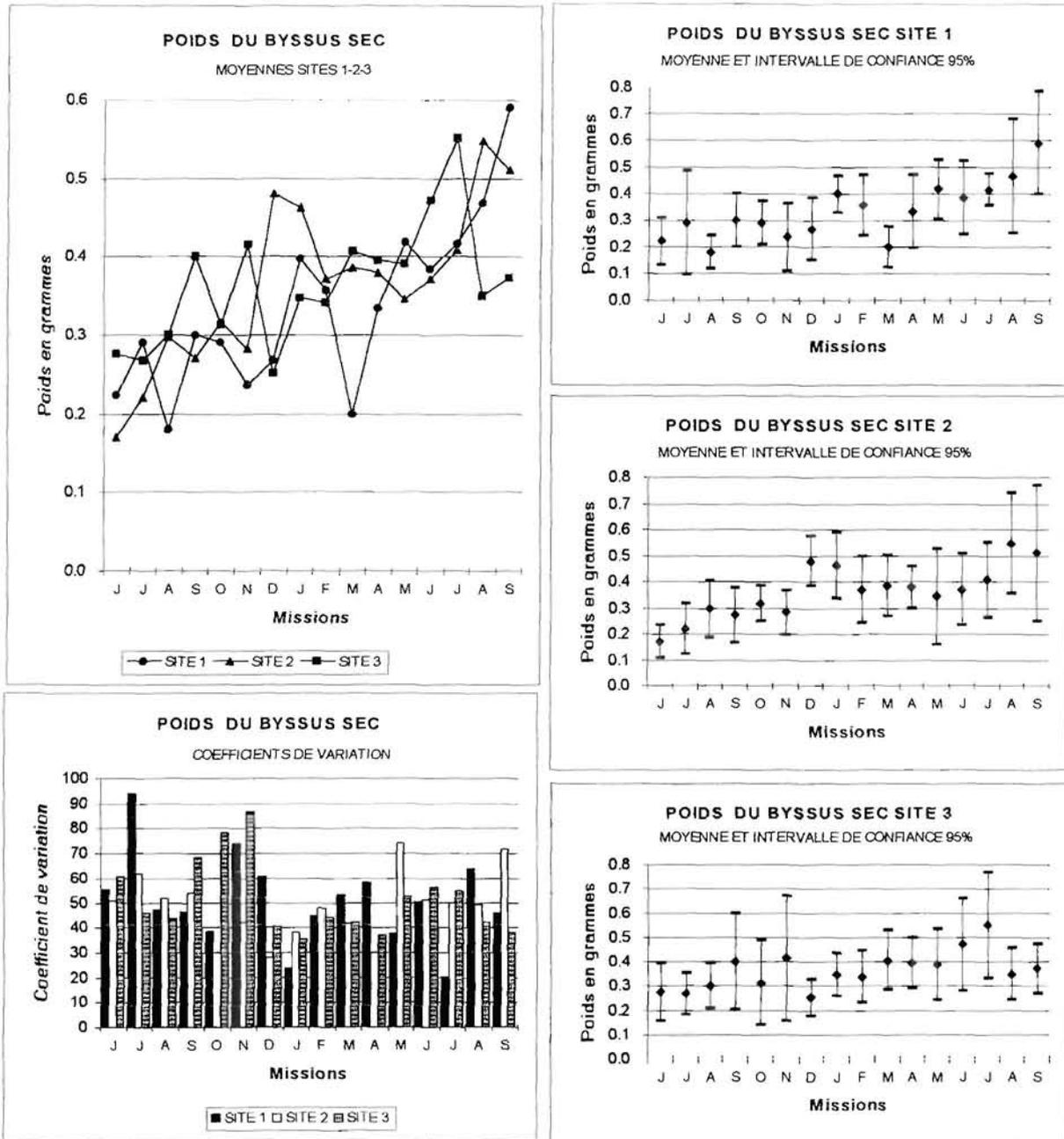


Figure 39: Poids du byssus sec des huîtres des élevages expérimentaux aux sites 1, 2 et 3 entre juin 1990 et septembre 1991



Les paramètres et équations liant les différentes variables au temps sont résumés dans le tableau suivant :

Variable	Pente	Erreur type pente	Ordonnée origine	Err. type ordonnée	Coefficient corrélation	Degrés liberté
Poids total humide	$2,1051 \cdot 10^{-3}$	$5,7208 \cdot 10^{-5}$	4,666	0,0152	0,86	479
Poids coquille humide	$2,1503 \cdot 10^{-3}$	$5,7325 \cdot 10^{-5}$	4,488	0,0153	0,86	479
Poids chair humide*	$1,9102 \cdot 10^{-3}$	$7,2434 \cdot 10^{-5}$	2,816	0,0180	0,78	440
Poids sec total**	$2,0928 \cdot 10^{-3}$	$6,3103 \cdot 10^{-5}$	4,492	0,0174	0,84	449
Poids sec de coquille**	$2,0992 \cdot 10^{-3}$	$6,3491 \cdot 10^{-5}$	4,452	0,0175	0,84	449
Poids sec de chair*	$2,0951 \cdot 10^{-3}$	$8,5017 \cdot 10^{-5}$	1,116	0,0212	0,76	449

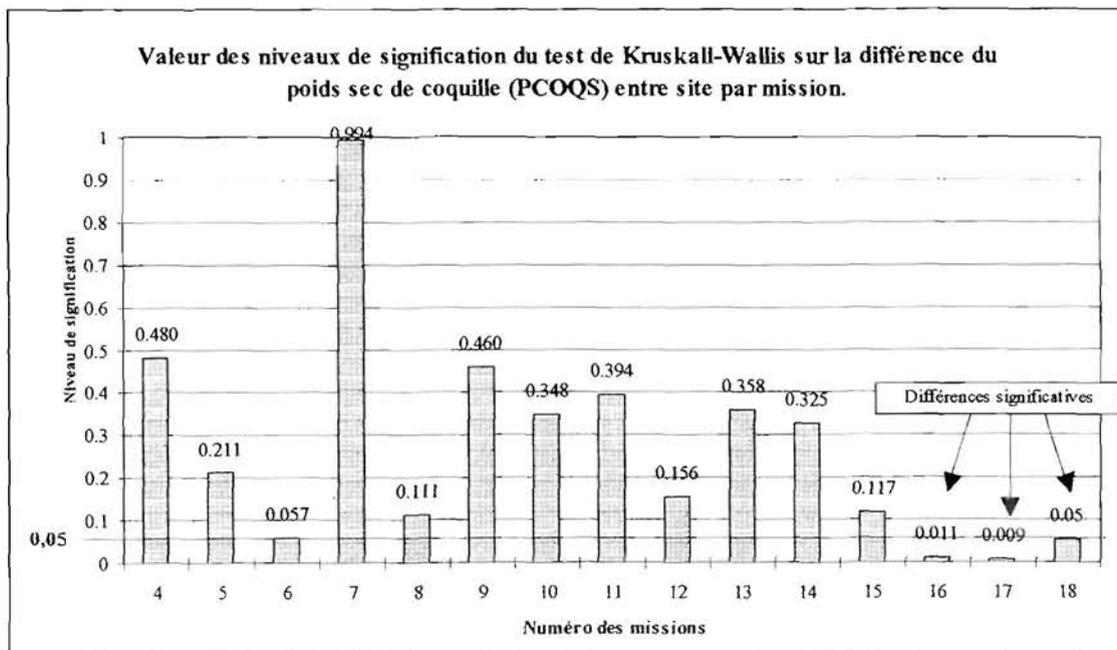
* Sans les données de septembre 1991

** Sans les données de juin 1990

• Comparaison entre sites

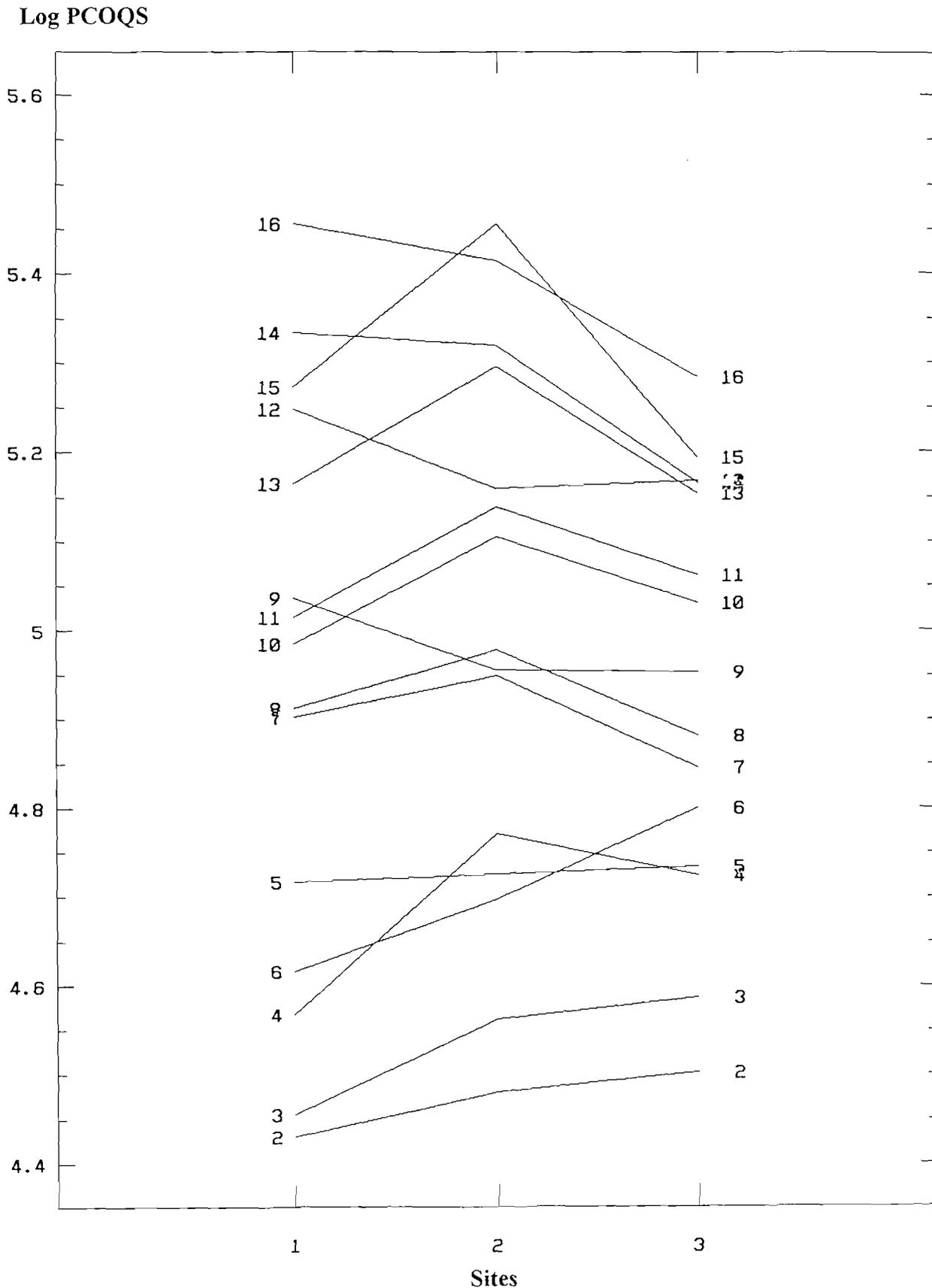
Les données se prêtent dans l'ensemble difficilement à l'analyse de variance paramétrique du fait d'un manque d'homoscédasticité.

Poids sec de coquille : la variable Log du poids sec de coquille permet une analyse de variance à deux facteurs Mission - Site (test C de COCHRAN d'homogénéité des variances effectué sur l'ensemble des missions : $p=0,50$). Le résultat donne une différence significative entre les sites : le poids de coquille est globalement plus fort au site 2 qu'aux sites 1 et 3 qui ne sont pas différents entre eux. De plus il y a une interaction significative entre les deux facteurs. Le graphique des interactions (figure 40) montre une évolution similaire à celle des hauteurs : au niveau du site 3 et au début du suivi, la prise de poids est équivalente, voire plus forte, à celle des sites 1 et 2. La tendance s'inverse à partir de décembre 1990 et, en fin de suivi, les poids au site 3 sont nettement inférieurs. Ceci est confirmé par l'analyse des niveaux de signification du test de Kruskal-Wallis, dont voici le graphique récapitulatif.



Ainsi seules les trois dernières missions mettent en évidence une différence entre sites. L'analyse des rangs montre qu'elle provient d'un déficit au site 3.

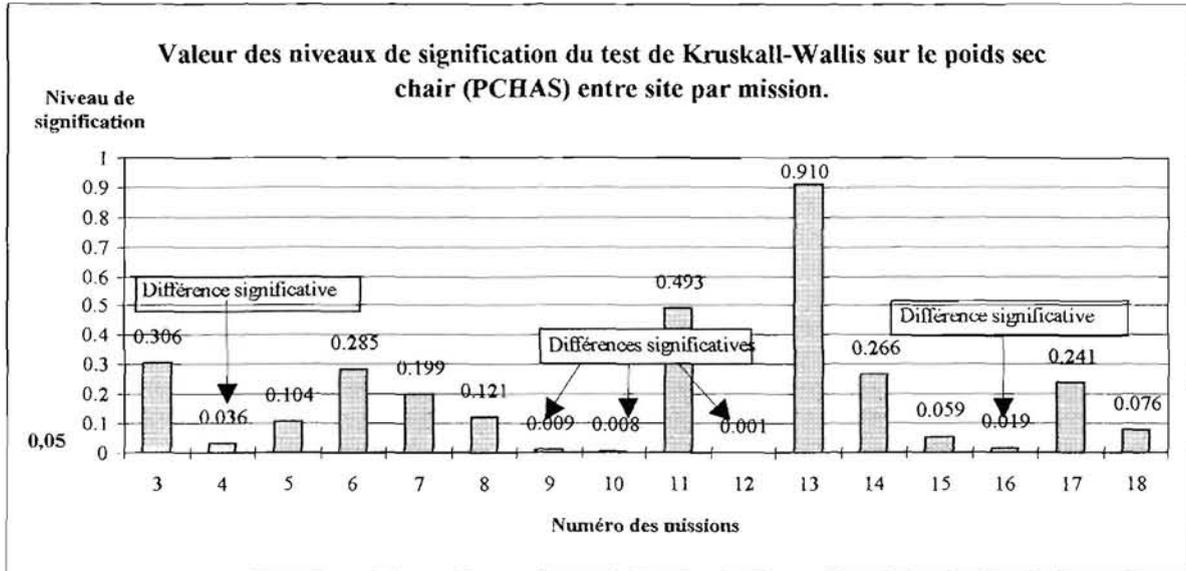
Figure 40 : Graphique des interactions missions-sites pour la variable logarithme du poids sec de coquille pour les huîtres des élevages expérimentaux aux sites 1, 2 et 3.



Les missions sont numérotées de 2 (juillet 1990) à 16 (septembre 1991).



Poids sec de chair : Seul le test non paramétrique de Kruskal-Wallis permet l'analyse des différences entre sites.



A l'exception de la différence à la mission 4 (due au site 1), les autres différences sont dues à un déficit pondéral des huîtres du site 3. Un test de Kruskal-Wallis sur l'ensemble des missions met en évidence également un déficit pondéral du site 3 ($p=0,004$). Les autres variables pondérales suivent dans l'ensemble les mêmes tendances. Il y a donc confirmation d'une situation assez complexe au site 3 qui présente un déficit de croissance pondéral global par rapport aux sites 1 et 2. Il est important de remarquer que des variations temporelles existent, puisque des différences mise en évidence lors d'une mission peuvent disparaître à la mission suivante. Des phénomènes cycliques en seraient la cause. L'étude du milieu ne permet pas de différencier les sites du point de vue de la richesse nutritive. Du fait du redémarrage de la perliculture et de la colonisation très récente du site 3, il semble difficile d'incriminer un phénomène de surdensité locale pour expliquer ces différences de croissance. Elles sont plutôt à relier au problème des salissures qui étaient comme nous l'avons précisé beaucoup plus importantes sur ce site. Cela expliquerait l'aspect un peu irrégulier de la croissance au site 3 ou une fréquence de nettoyage tous les trois mois s'avère insuffisante. Une description fine des salissures a été effectuée (LECA, 1992). De plus, l'étude de l'impact des biofouisseurs est en cours (MAO CHE et al., 1993). *Il serait essentiel de compléter ces travaux par une évaluation de la concurrence trophique exercée par les salissures se comportant comme des compétiteurs des huîtres perlières.*

4. 3. 1. 4. Relations taille poids

Les équations des relations liant la hauteur extérieure aux poids humide et sec sont calculées sur l'ensemble des données d'après le modèle :

$$\text{POIDS} = a * \text{HEXTE}^b$$

Cela revient à ajuster la droite $\text{Log POIDS} = \text{Log } a + b * \text{Log HEXTE}$ de pente b et d'ordonnée à l'origine $\text{Log } a$. Les différents paramètres de ces ajustements sont donnés dans le tableau suivant (poids en g et hauteur en mm).



Variable	Pente	Erreur type pente	Ordonnée origine	Erreur type ordonnée	Coefficient corrélation	Degrés liberté
Poids total humide	2,697	0,048	$4,90 \cdot 10^{-4}$	0,226	0,93	479
Poids coquille humide	2,732	0,050	$3,53 \cdot 10^{-4}$	0,236	0,93	479
Poids chair humide*	2,550	0,068	$1,45 \cdot 10^{-4}$	0,320	0,86	479
Poids sec total**	2,642	0,055	$5,34 \cdot 10^{-4}$	0,261	0,91	449
Poids sec de coquille**	2,647	0,056	$5,03 \cdot 10^{-4}$	0,265	0,91	449
Poids sec de chair*	2,590	0,078	$0,23 \cdot 10^{-4}$	0,369	0,83	479

Ces relations qui sont données en détail sur la figure 41 seront commentées ultérieurement à la lumière des résultats du même type obtenus sur les huîtres du stock naturel.

4. 3. 1. 5. Etude des conditions physiologiques

4. 3. 1. 5. 1. Teneur en eau de la chair

La teneur en eau de la chair varie très peu autour de 80% (figure 42). Il est connu qu'une forte proportion d'eau traduit un mauvais état physiologique lié en général à un manque de nourriture. Ainsi DESLOUS-PAOLI et HERAL (1988) donnent un pourcentage d'eau compris entre 70 et 86% pour *Crassostrea gigas* de Marennes Oléron, cette dernière valeur étant atteinte en hiver lors de conditions trophiques difficiles. Nos données sont dans une situation moyenne, ce qui indiquerait une condition physiologique correcte. Le point remarquable est la constance de cette teneur qui traduit une constance de l'état physiologique tout au long de la période d'étude.

4. 3. 1. 5. 2. Poids de cendres

Le poids de cendres augmente régulièrement et le pourcentage de cendres varie également très peu autour de 13% (figures 43 et 44). En général, le pourcentage de cendres augmente lors de l'émission de produits génitaux ou lors de conditions défavorables. Des variations de 10 à 23% sont données pour *Crassostrea gigas* dans l'étude citée plus haut. Là encore les faibles fluctuations autour de 13% indiquent des perturbations physiologiques relativement réduite chez nos huîtres.

4. 3. 1. 5. 3. Poids de chair sèche sans cendre et état des gonades

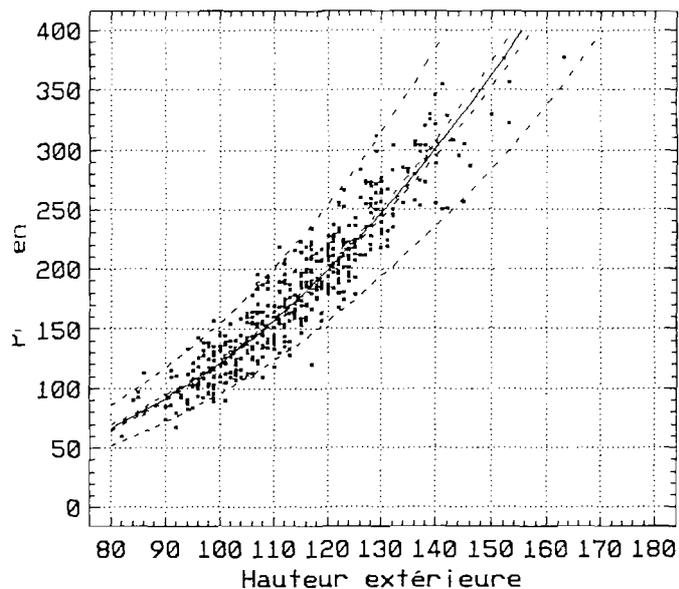
Le poids de chair sèche sans cendres intègre les pertes de poids dues aux pontes éventuelles, il donne une bonne idée de l'état physiologique général des huîtres. Il est important de savoir si l'évolution de ce poids sec rend compte de l'effort de ponte. Aussi une étude simultanée des résultats concernant les gonades sera faite. Les poids de chair sèche sans cendres aux trois sites sont donnés sur les graphiques 45 et 46. Ce dernier graphique utilise la représentation en "box plot" qui permet de visualiser la variabilité des données et de situer les pertes de poids correspondant à des pontes.

4. 3. 1. 5. 3. 1. Analyse au site 2

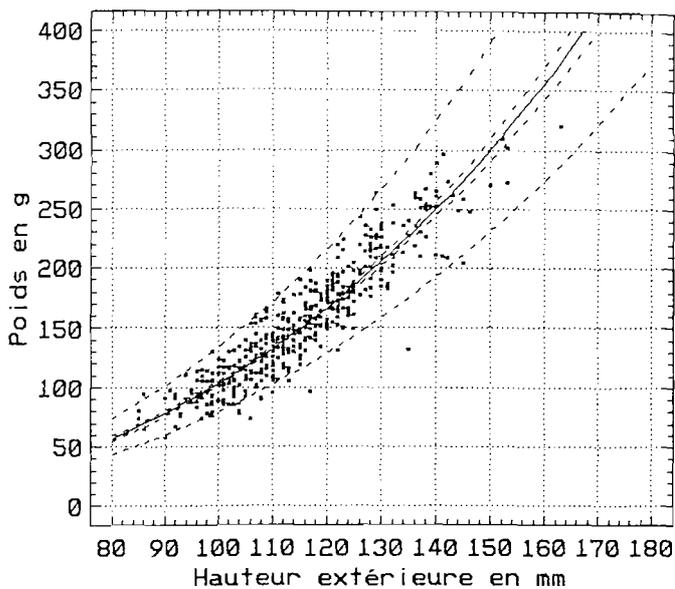
Nous nous attacherons dans un premier temps aux résultats obtenus sur le site 2 qui a fait l'objet d'un suivi macroscopique et histologique des gonades (figure 47). Le lot 1 correspond à 10 individus pour lesquels nous disposons de stades macroscopiques et histologiques de la gonade (en grisé et en noir). Le lot 2 concerne 10 autres individus du même élevage et pour lesquels nous disposons des seuls stades macroscopiques. Les observations macro et microscopiques effectuées sur les mêmes échantillons ne correspondent pas bien lorsque les gonades sont à des stades intermédiaires (août et octobre 1990). Il y a correspondance seulement lorsque les gonades sont pleines (janvier et février

Figure 41 : Relations taille-poids chez l'huître perlière *Pinctada margaritifera* en élevage aux sites 1, 2, 3.

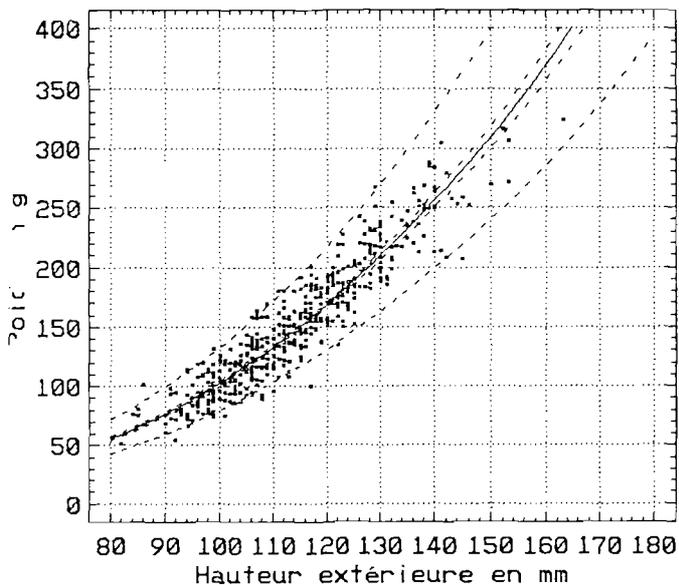
POIDS TOTAL HUMIDE



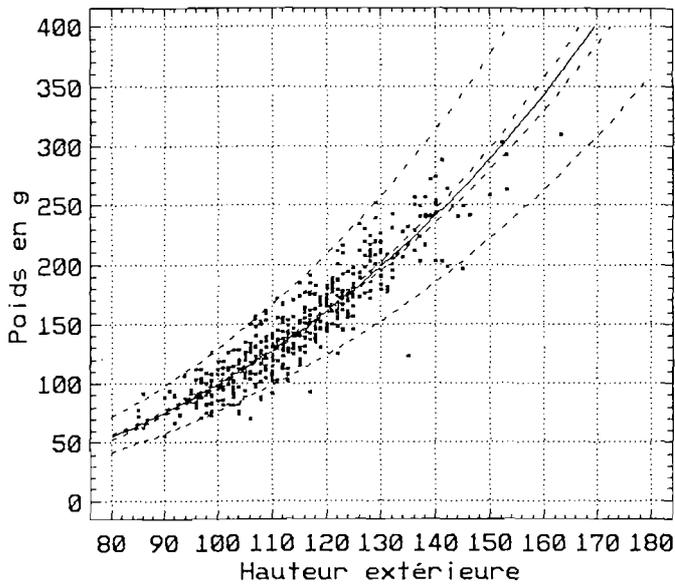
POIDS SEC TOTAL



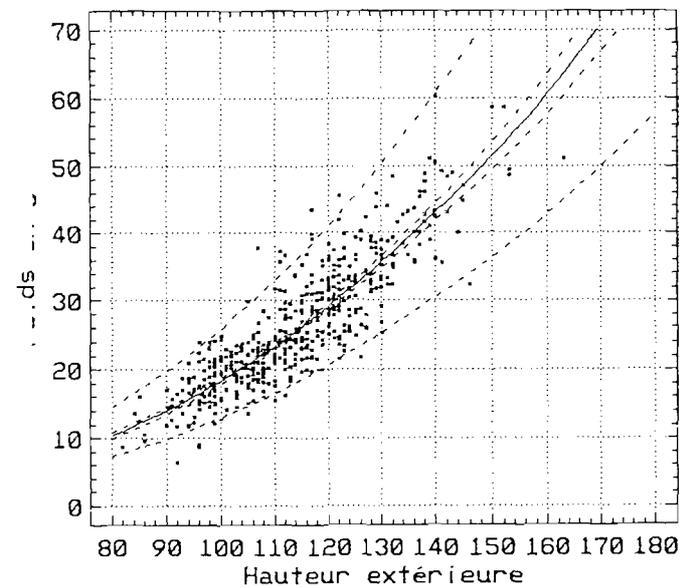
POIDS DE COQUILLE HUMIDE



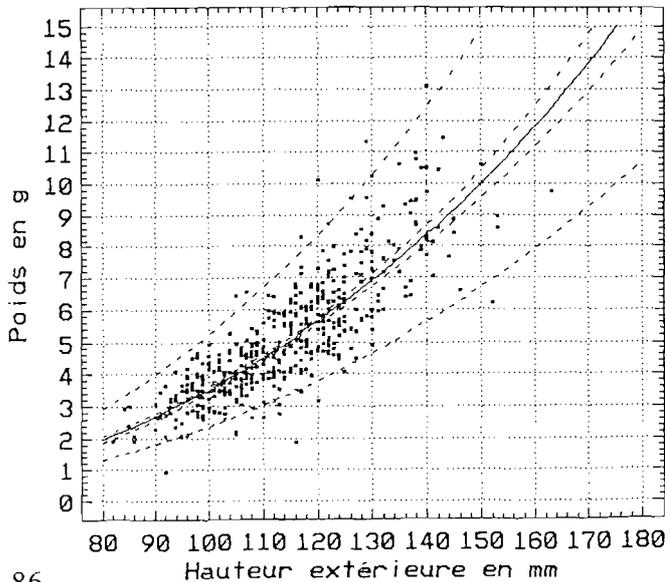
POIDS SEC DE COQUILLE



POIDS DE CHAIR HUMIDE



POIDS SEC DE CHAIR



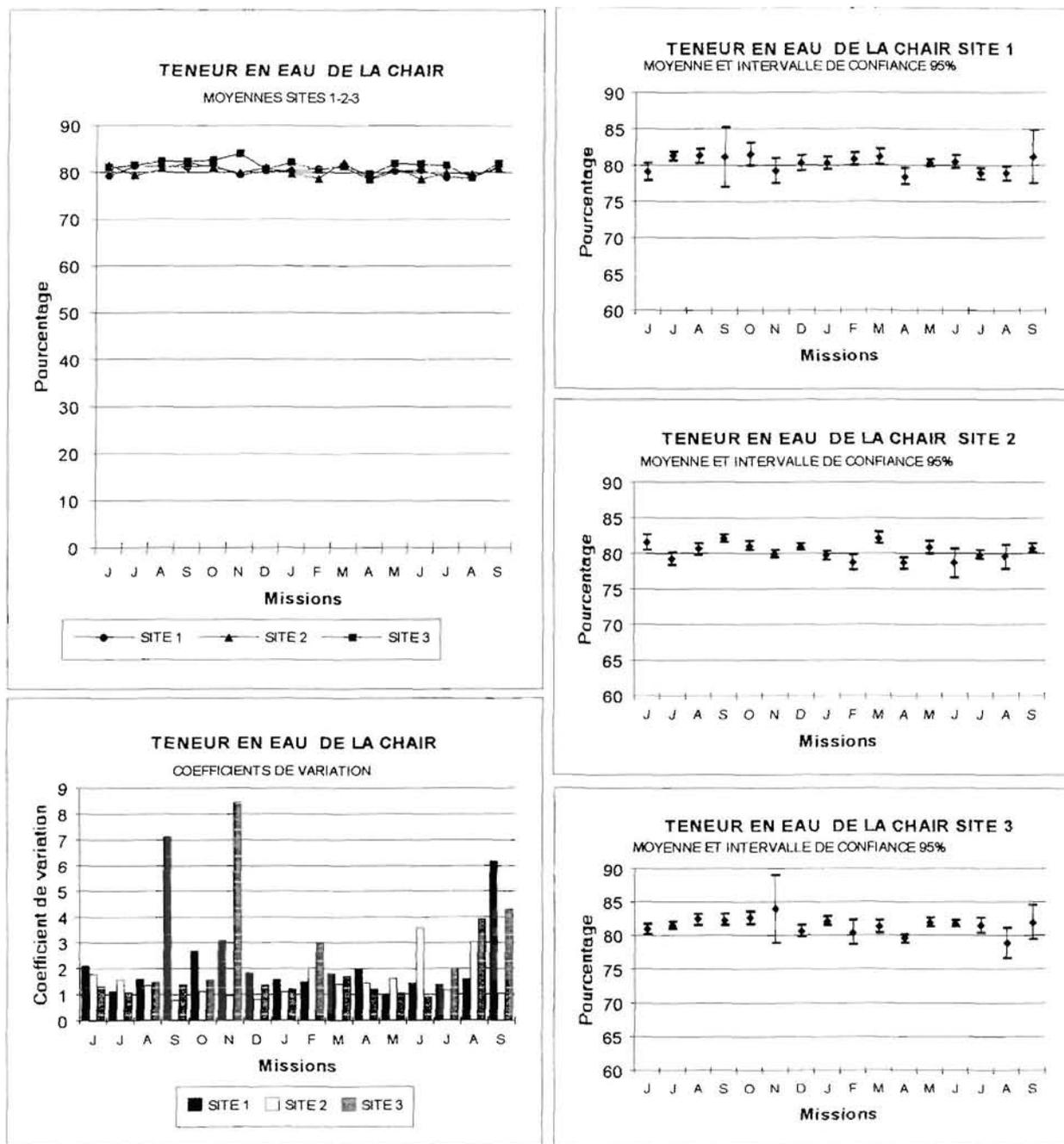


Figure 42 : Teneur en eau des huîtres en élevage aux sites 1, 2 et 3 entre juin 1990 et septembre 1991.

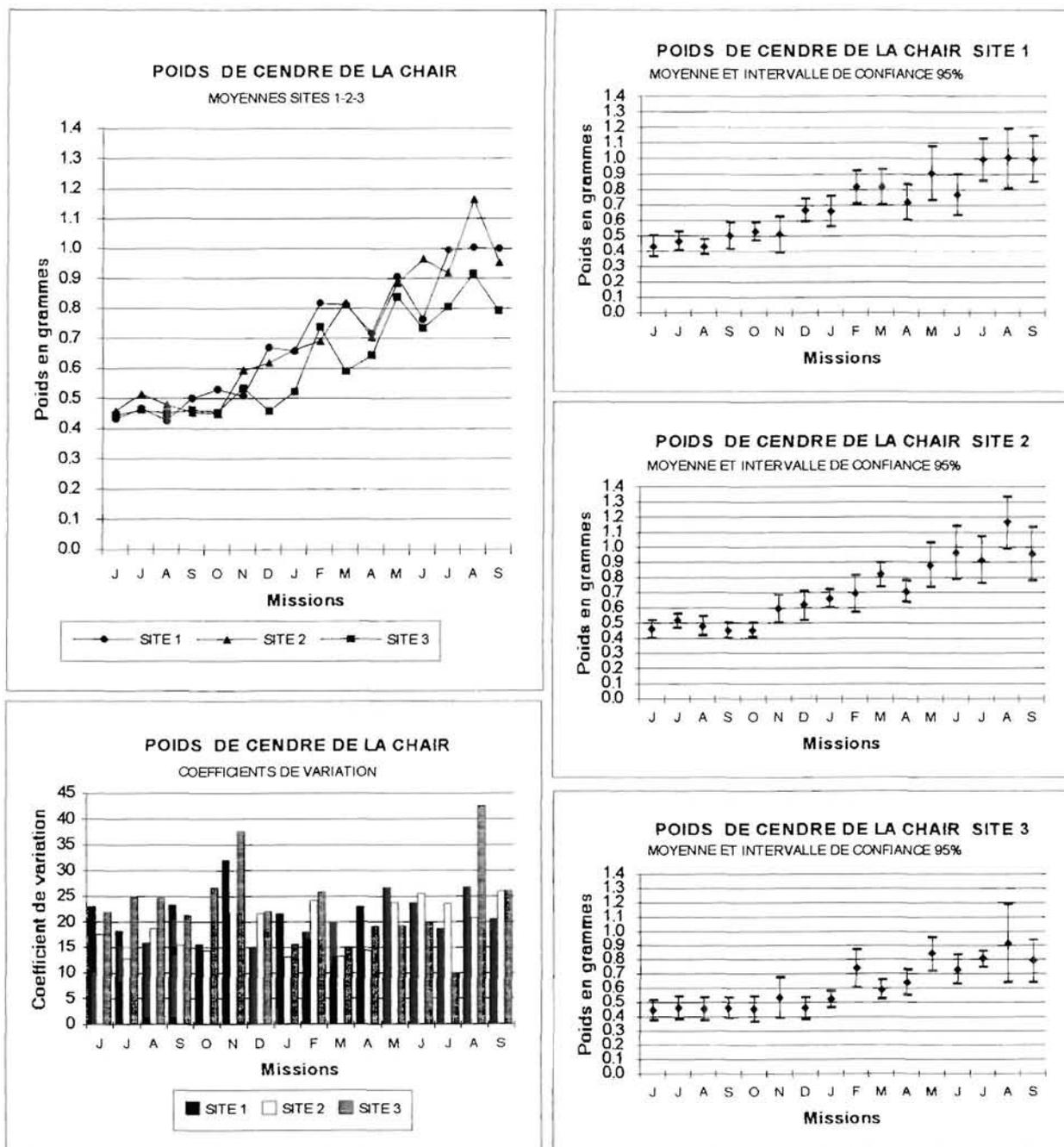


Figure 43 : Poids de cendre de la chair des huîtres en élevage aux sites 1, 2 et 3 entre juin 1990 et septembre 1991.

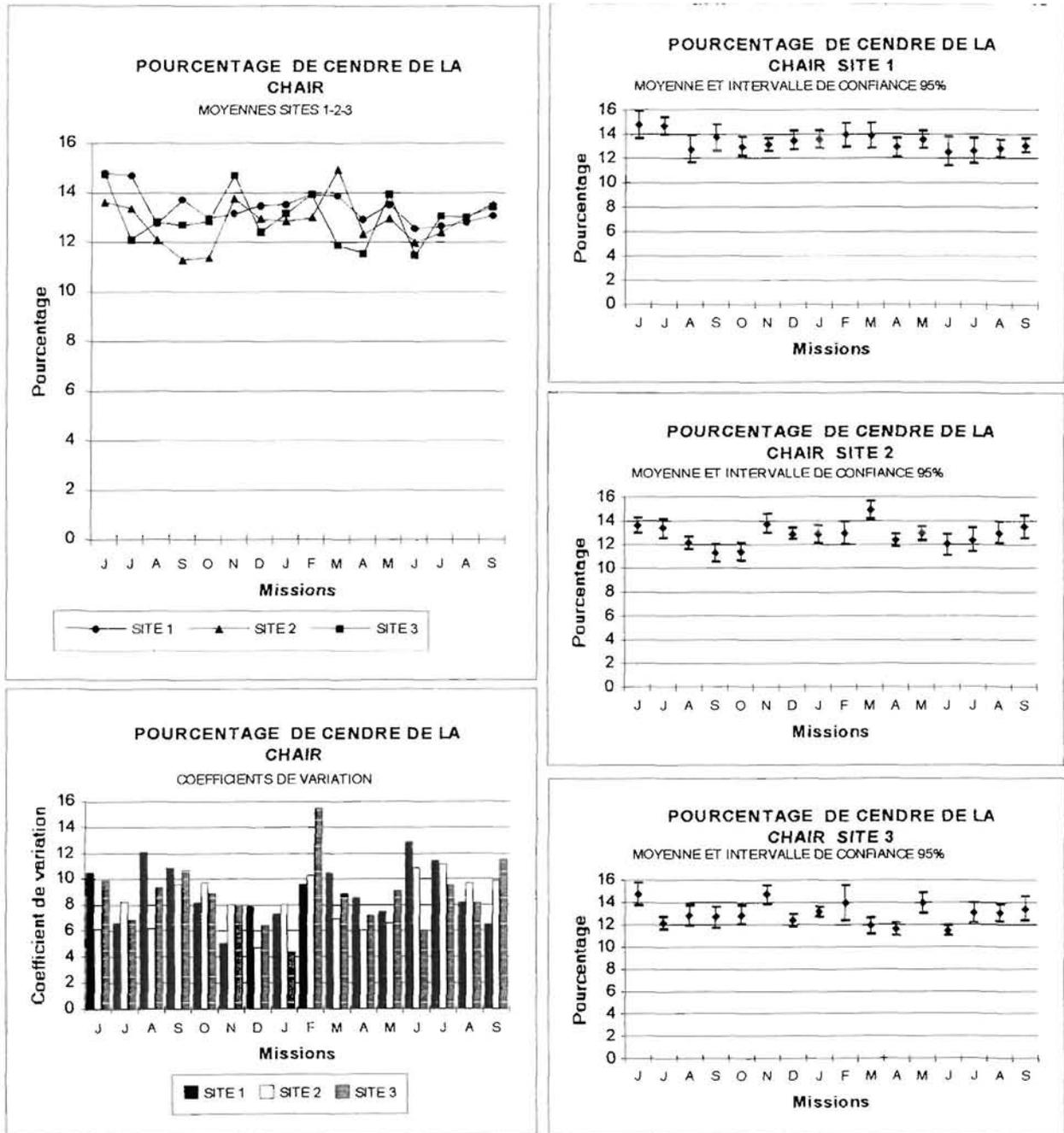


Figure 44 : Pourcentage de cendre de la chair des huîtres en élevage aux sites 1,2 et 3 entre juin 1990 et septembre 1991.

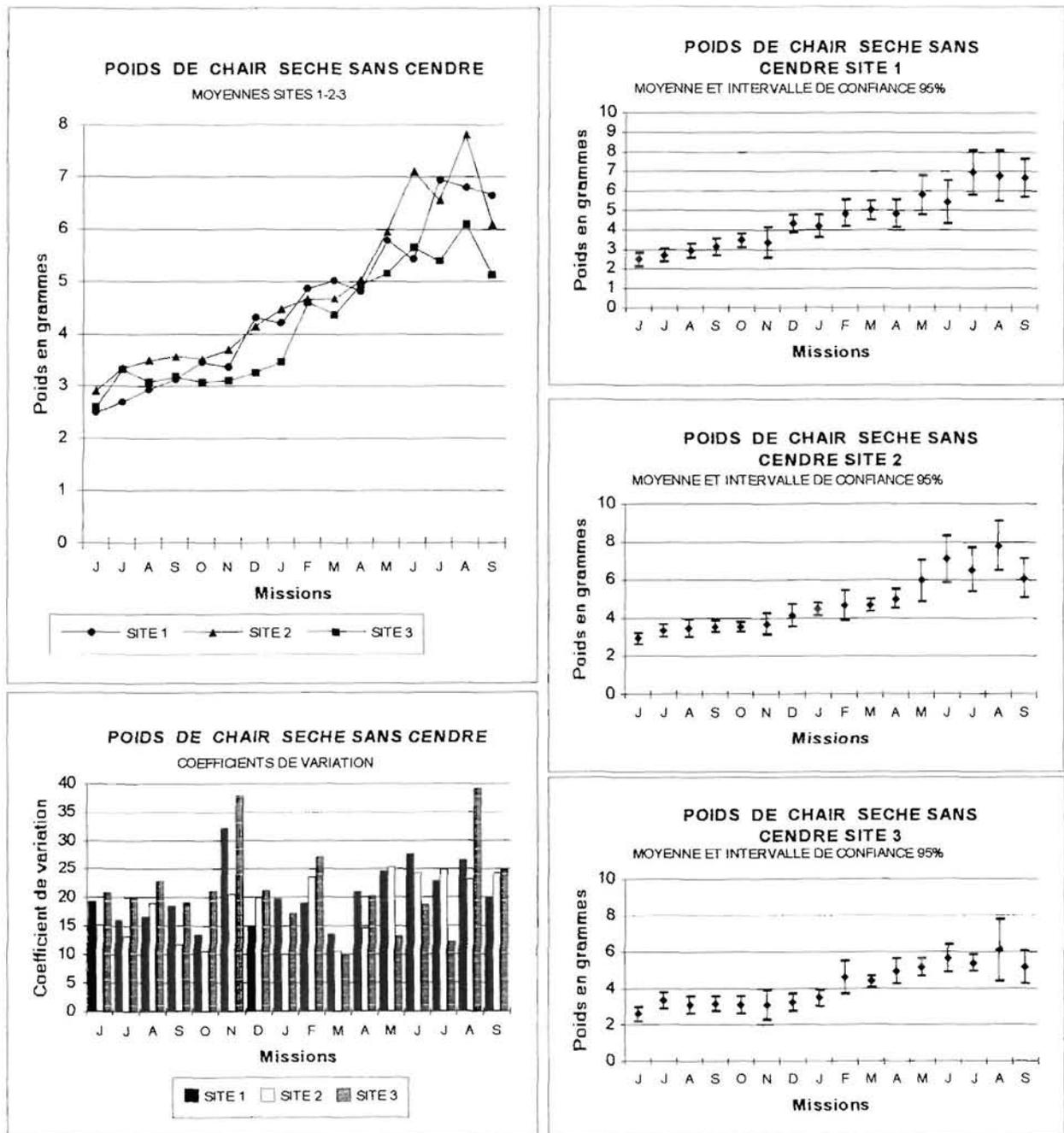


Figure 45 : Poids de chair sèche sans cendre des huîtres en élevage aux sites 1, 2 et 3 entre juin 1990 et septembre 1991.

Figure 46 : Poids sec sans cendre de la chair pour les huîtres des élevages expérimentaux aux sites 1, 2, 3.

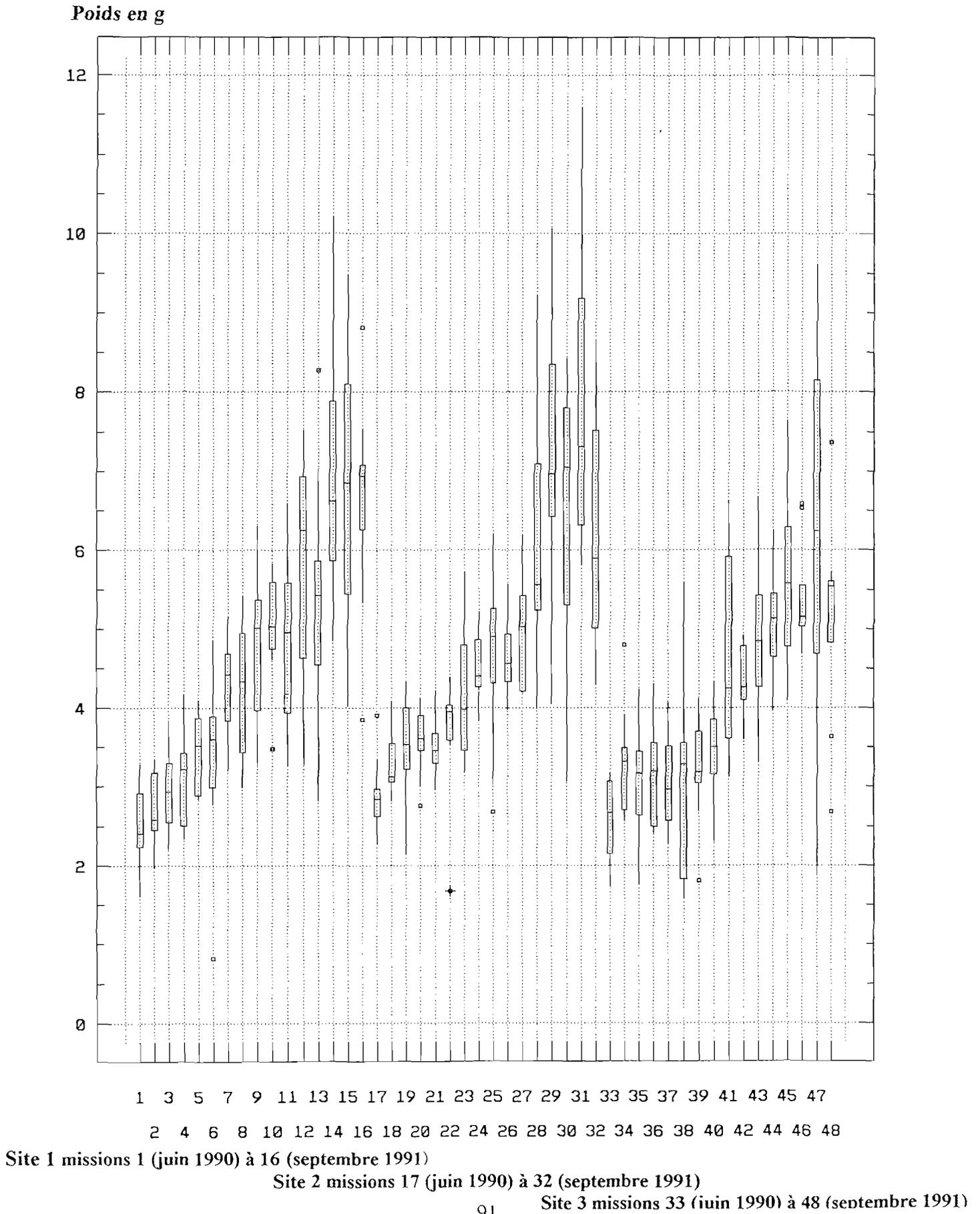
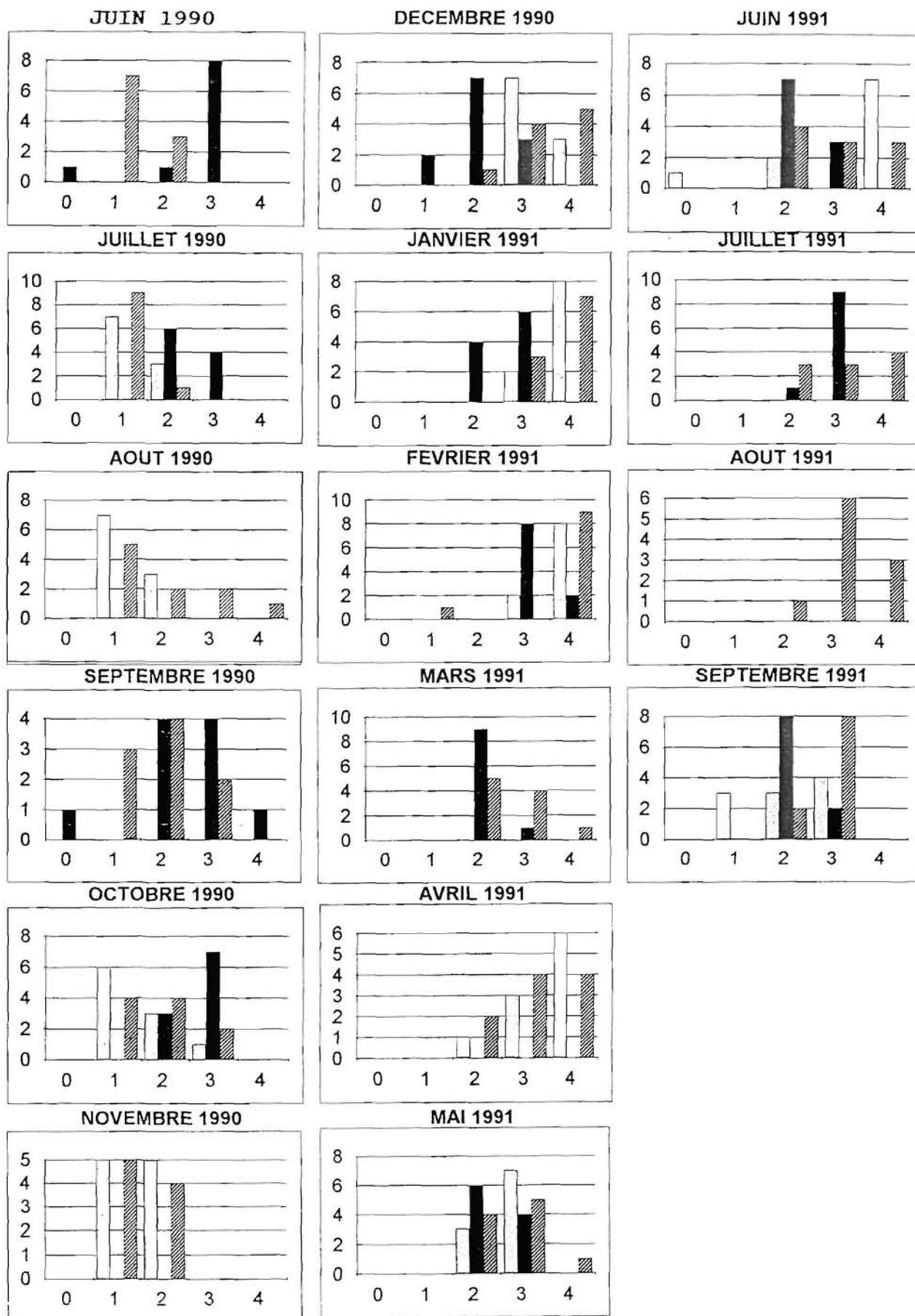


Figure 47 : Stades macroscopiques et microscopiques de la gonade des huîtres des élevages expérimentaux au site 2.



Légende : Effectifs en ordonnée
Stade gonade en abscisse

Stades macroscopiques lot 1 en gris (n=10)
Stades macroscopiques lot 2 en barres (n=10)
Stades histologiques en noir (n=10)



1991). Ceci avait été déjà noté par THIELLEY (1992) au cours de son étude de la reproduction. Le suivi des gonades permet de situer des pontes entre septembre et novembre, février et mars 1991 et de manière moins évidente entre juillet et septembre. Nos résultats concordent avec ceux de THIELLEY qui sur ce même site signale également des pontes pour des huîtres en élevage entre septembre et octobre-novembre 1990, février et mars 1991 et juillet et septembre 1991.

L'examen de l'évolution des poids secs sans cendres au site 2 montre aux dates de pontes citées des décrochements qui peuvent donc être attribués à celles ci. Au début du suivi, la variabilité est faible ; les pontes ne se traduisent que par un plateau dans la courbe de croissance et les pertes de poids sont minimales. En fin de suivi, après une forte accélération de la croissance en poids accompagnée d'une forte augmentation de la variabilité, la perte de poids est beaucoup plus sensible : la moyenne des poids passe de 7,8 g à 6,1g **soit une perte de l'ordre de 25% du poids sec sans cendres**.

4. 3. 1. 5. 3. 2. Analyse au site 1

L'évolution au site 1 est comparable à celle du site 2 sans être synchronisée : il y a un décalage de la ponte par rapport au site 2 en avril. Le décrochage de septembre 1991 est limité et la ponte n'est pas visible au niveau du suivi macroscopique des gonades (figure 48).

4. 3. 1. 5. 3. 3. Analyse au site 3

La croissance en poids sec sans cendres est inférieure à celle des deux autres sites. La variabilité est forte, ce qui ne permet pas de tester statistiquement cette différence par analyse de variance. On retrouve des pontes partielles en août 1990 (émission de sperme vue en plongée lors du nettoyage des huîtres), octobre 1990, février 1991 et avril 1991 (figure 49). La très forte hétérogénéité des résultats en août-septembre 1991 traduit une maturation accompagnée d'une ponte partielle qui a également été observée *in situ*, en plongée lors du nettoyage de septembre sur les huîtres du site 3 peu avant le prélèvement.

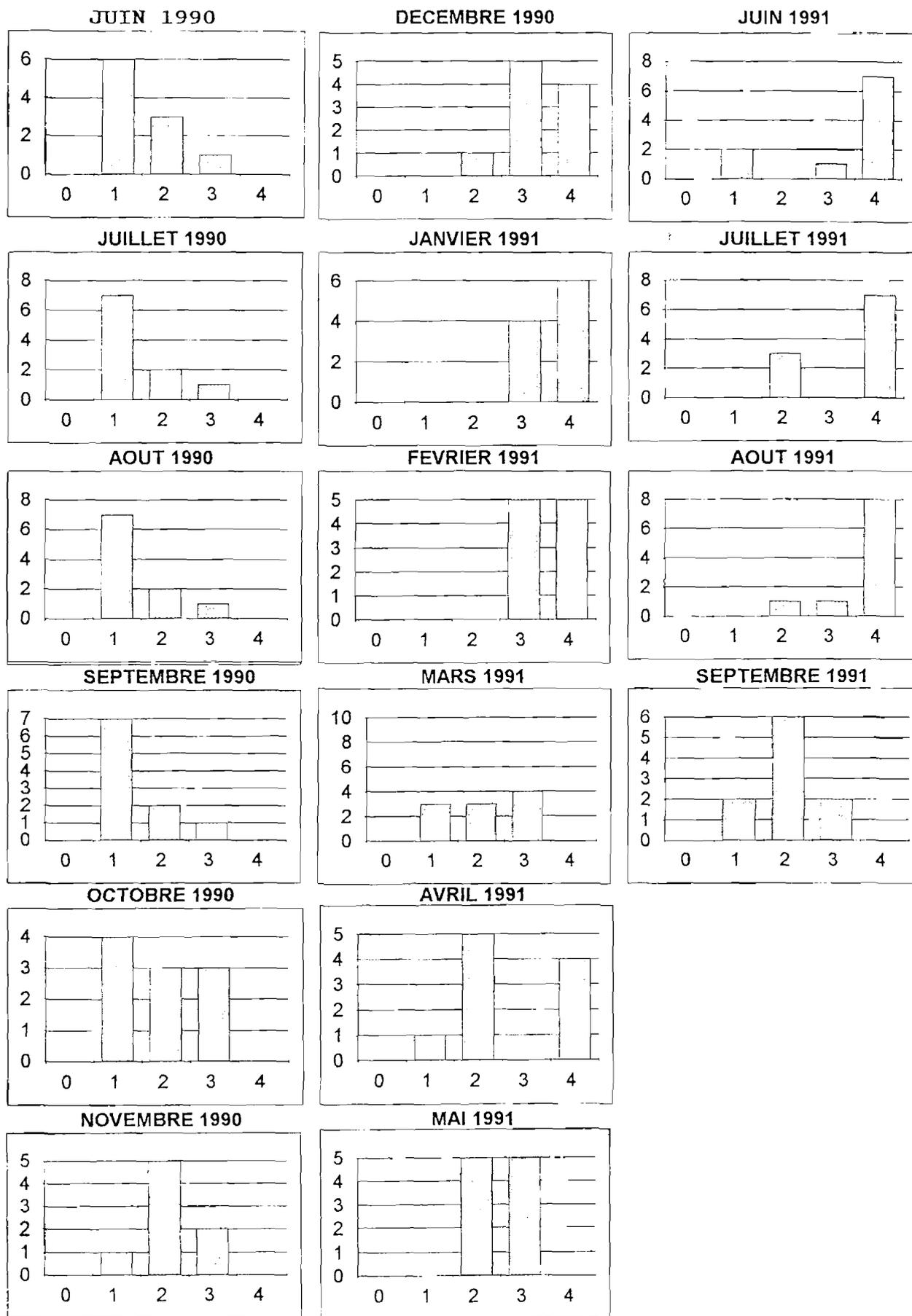
En résumé, les pontes repérées ici correspondent au début de l'activité sexuelle. Elles sont partielles et d'intensité réduite. Il semble comme l'a aussi constaté THIELLEY (1992) que des pontes puissent se produire sous l'effet de stress divers alors que les huîtres ne sont pas vraiment matures. Des émissions de sperme plus ou moins importantes ont ainsi été vues à plusieurs reprises lors des nettoyages en plongée.

Les huîtres sont en fait très souvent dans des stades de maturation intermédiaires et elles peuvent émettre des gamètes à tout moment lorsqu'elles sont stressées.

Cette situation est comparable au comportement de *Crassostrea rhizophorae* du Brésil où NASCIMENTO (1991) montre que les fortes températures induisent une gamétogénèse continue sur toute l'année. Des pontes partielles sont suivies d'une lyse des cellules sexuelles qui permet une rematuration rapide des gonades. Les pontes sont généralement déclenchées par un facteur extérieur tel que des pluies abondantes.

Les pontes plus fortes de la fin du suivi ont un impact non négligeable sur le poids sec. Il apparaît donc possible de quantifier l'effort de ponte en terme de perte de poids. Cependant, du fait de la forte variabilité et des phénomènes de rematuration apparemment très rapides, un échantillonnage beaucoup plus important en effectif et resserré en périodicité sera nécessaire pour quantifier précisément l'effort de ponte sur ces huîtres jeunes. Il est probable que l'impact de la ponte en terme de perte de poids sec est beaucoup plus important sur des huîtres plus âgées.

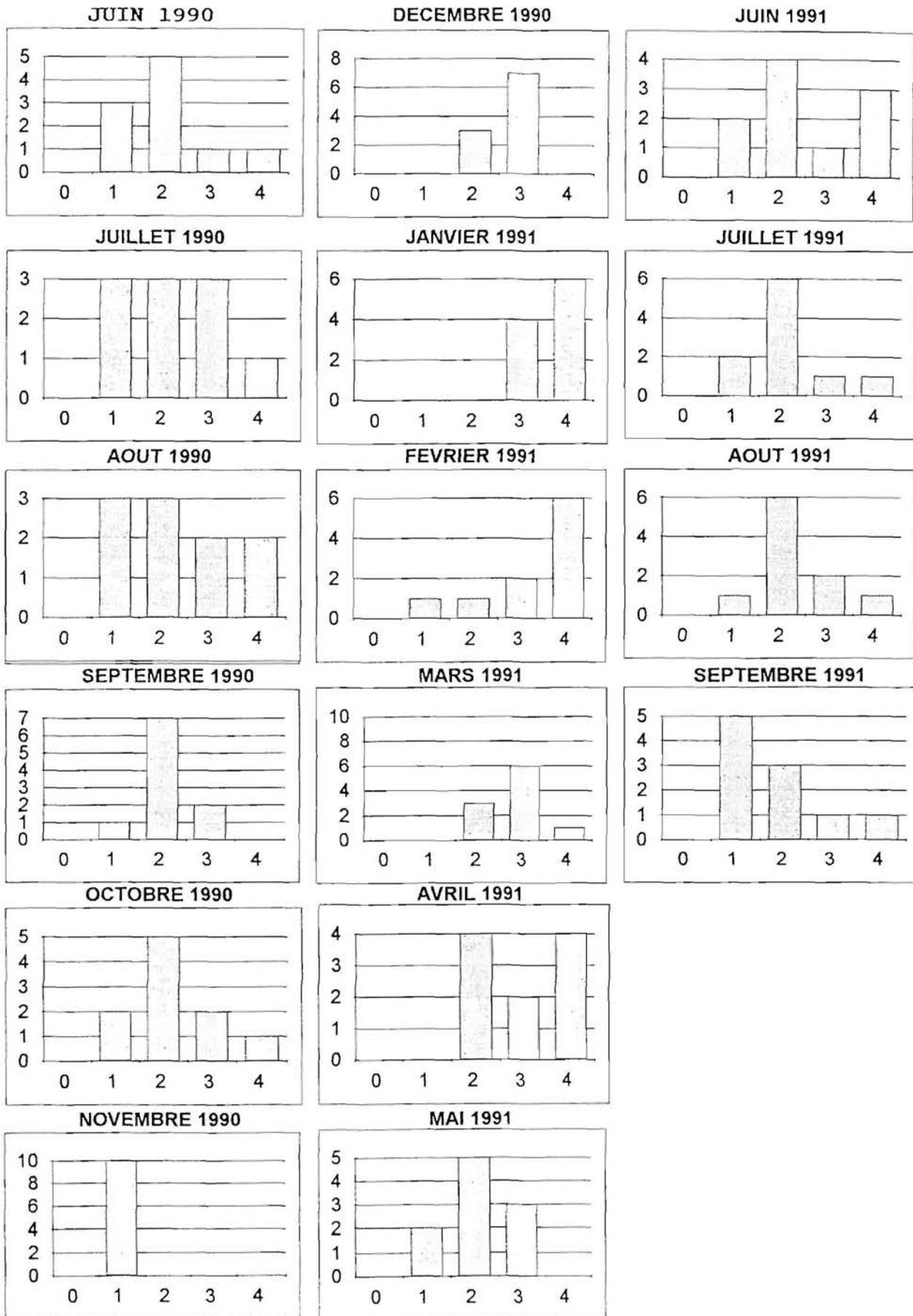
Figure 48 : Stades macroscopiques des gonades des huîtres des élevages expérimentaux au site 1.



Légende : Effectifs en ordonnée

Stades macroscopiques en gris (n=10)

Figure 49 : Stades macroscopiques des gonades des huîtres des élevages expérimentaux au site 3.



Légende : Effectifs en ordonnée

Stades macroscopiques en grisé (n=10)



4. 3. 1. 5. 4. Etude de la sex-ratio

Le sexe des individus est donné dans le tableau suivant :

Prélèvement	Mâles	Femelles	Indéterminé
11/06/90	Pas noté	"	"
11/07/90	27	3	
08/08/90	28	1	1
11/09/90	26	4	
10/10/90	26	4	
07/11/90	23	3	4
12/12/90	29	1	
16/01/91	27	3	
12/02/91	29	1	
12/03/91	30	3	
16/04/91	28	2	
10/05/91	27	3	
10/06/91	29	1	
08/07/91	28	2	
13/08/91	28	2	
10/09/91	28	2	
Total	413 (91,5%)	35 (8,5%)	5

Ces résultats ne concordent pas avec ceux de CHEFFORT (1987) qui trouve une sex-ratio équilibrée pour des animaux dont la profondeur au talon est comprise entre 3 et 8 mm, ce qui correspond à peu de choses près à notre éventail de taille. Le protandrisme très accusé des nacres d'élevage a aussi été constaté par THIELLEY (1992).

4. 3. 1. 5. 5. Indice de condition

L'indice de condition a pour but de caractériser globalement l'état physiologique d'un animal. Parmi les très nombreux indices utilisés, nous avons choisi d'étudier le rapport de poids de chair sèche sur le poids de coquille sèche. Cet indice est donné comme un bon indicateur d'un état de stress ou de l'état de maturité sexuelle chez les bivalves des régions tempérées (LUCAS et BENINGER, 1985). En effet, la coquille représente la croissance cumulée qui varie relativement peu par rapport au poids de chair qui lui évolue fortement en fonction de l'activité sexuelle et des conditions de milieu plus ou moins favorables.

Les courbes des indices aux différents sites (figure 50) donnent des valeurs moyennes comprises entre 2,8 et 4,3. Les huîtres du site 3 apparaissent là encore dans un état physiologique moins favorable. La chute de l'indice entre août et septembre 1991 reflète bien les pontes qui se sont produites à cette date.

Il faut souligner que l'utilisation de cet indice est assez difficile car les huîtres, très jeunes, sont dans une phase de croissance intense et le poids de coquille évolue très vite en même temps que le poids de chair. Les fluctuations d'échantillonnage ont alors une grande importance et les variations de l'indice sont assez difficiles à interpréter. Ce ne serait certainement pas le cas pour des individus plus âgés chez qui les variations du poids de chair liées à l'activité sexuelle sont plus fortes.

4. 3. 1. 5. 6. Constituants biochimiques

Les évolutions temporelles des différents constituants biochimiques sont résumées dans les figures 51,52,53. Le pourcentage moyen de protéines au site 1 présente une valeur stable autour de 45% du poids sec sans cendre. Aux sites 2 et 3 les taux baissent brusquement en octobre 1990 pour rester par la suite à un niveau plus faible, de l'ordre de 30%. Les moyennes des taux de lipides se maintiennent assez régulièrement entre 5 et 6%.

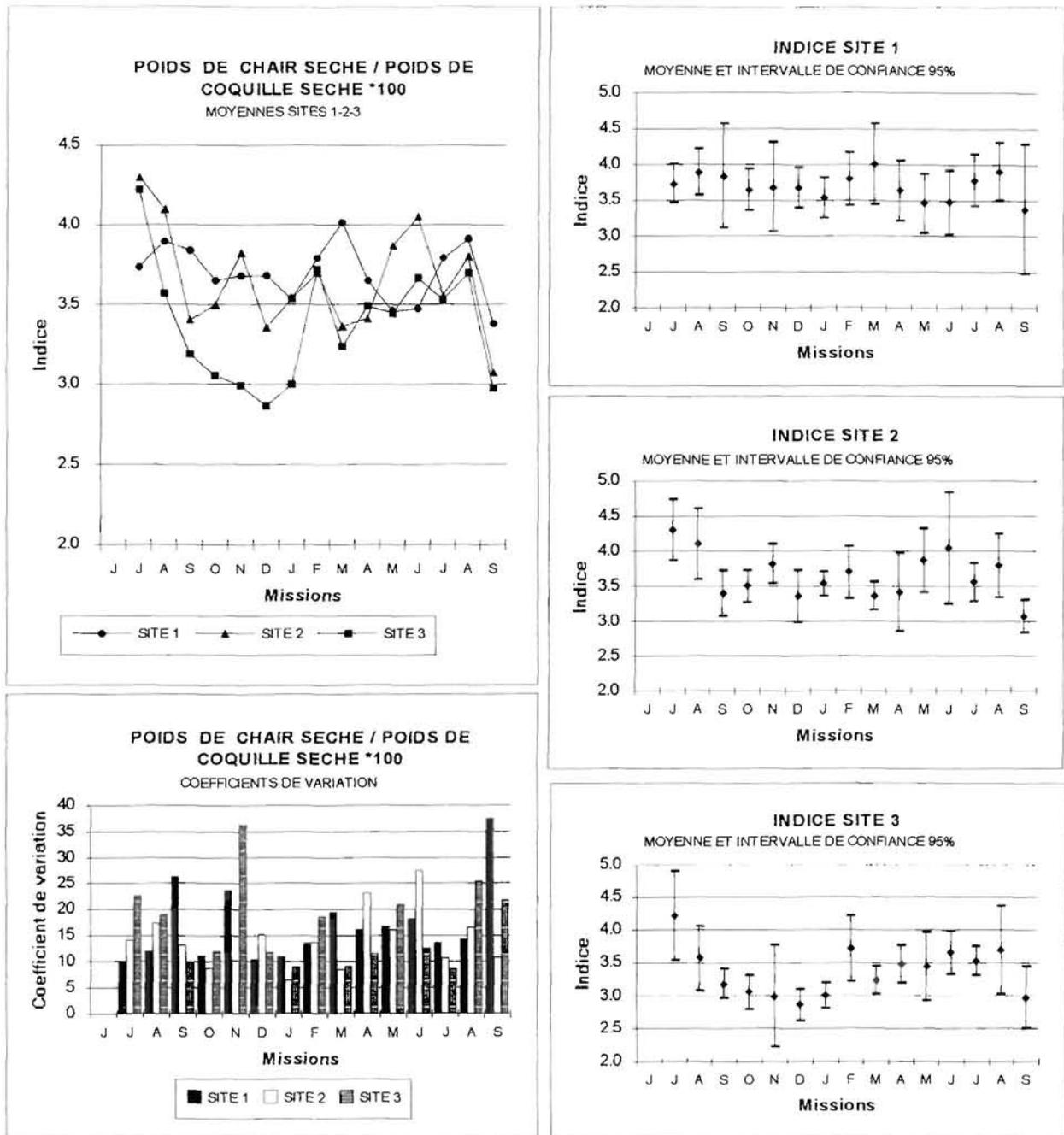


Figure 50 : Indice de condition des huîtres en élevage aux sites 1, 2 et 3 entre juin 1990 et septembre 1991.

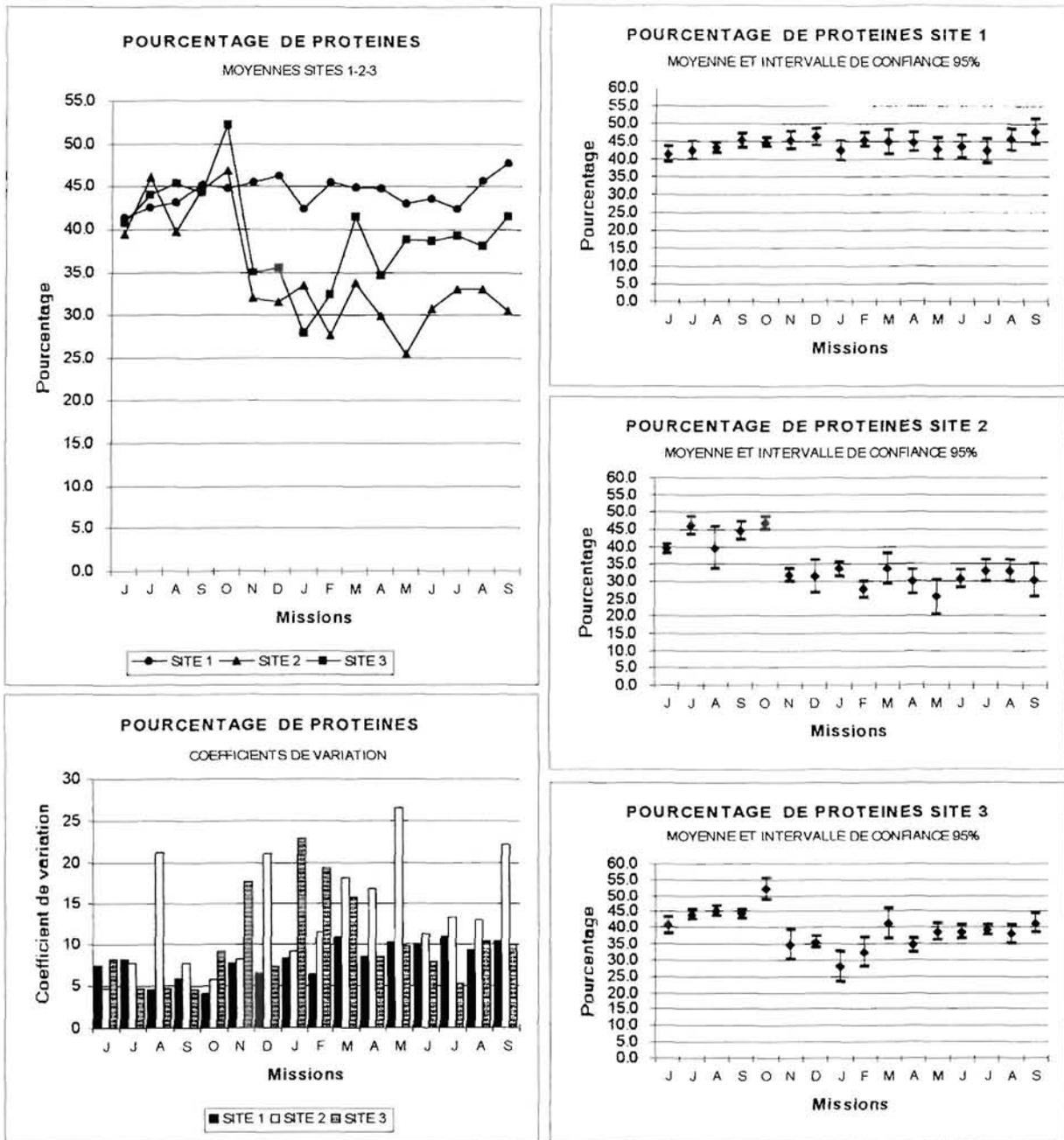


Figure 51 : Teneur en protéines de la chair des huîtres en élevage aux sites 1, 2 et 3 en pourcentage du poids sec sans cendres de la chair entre juin et septembre 1991.

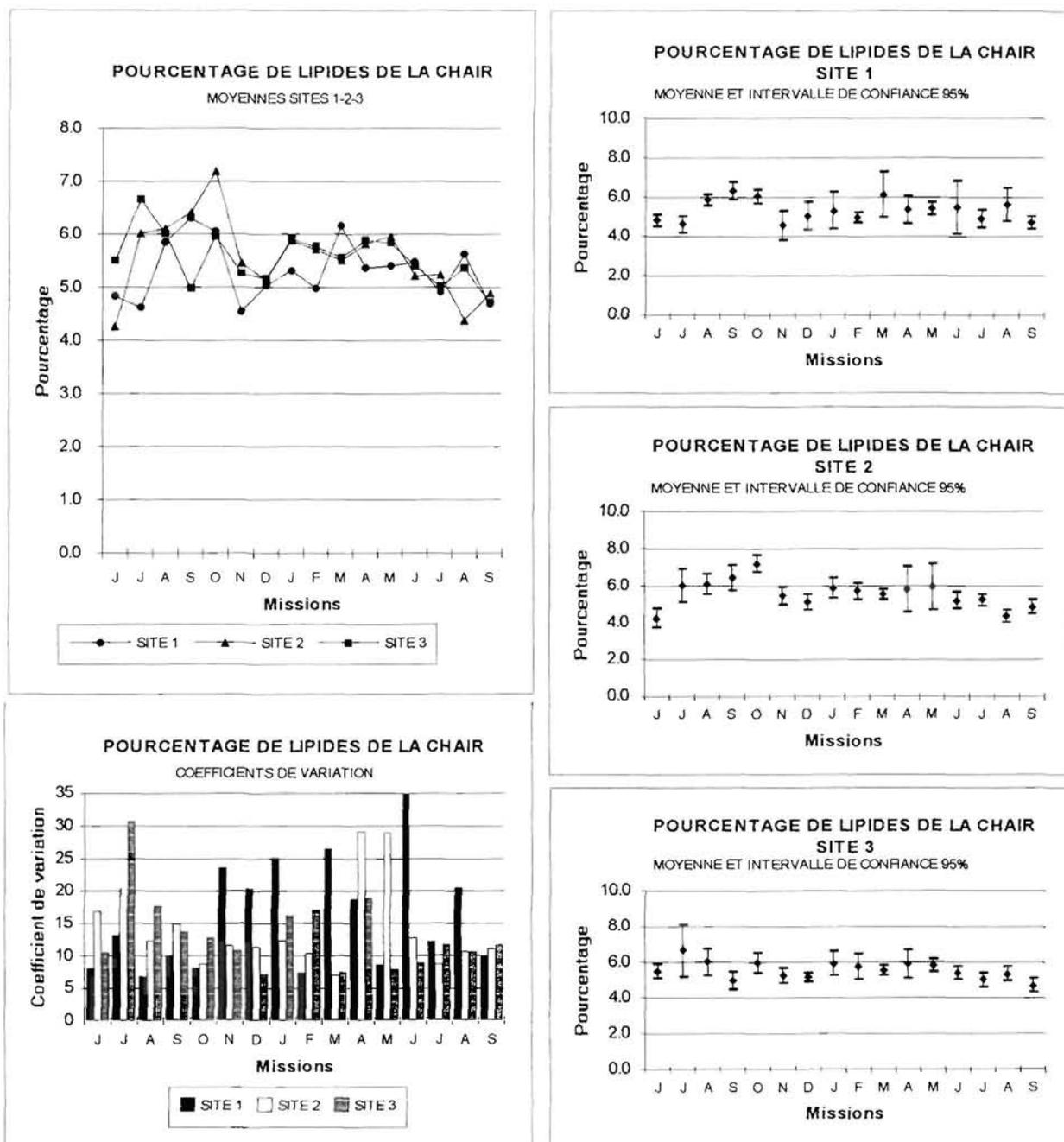


Figure 52 : Teneur en lipides de la chair des huîtres en élevage aux sites 1, 2 et 3 en pourcentage du poids sec sans cendres entre juin 1990 et septembre 1991.

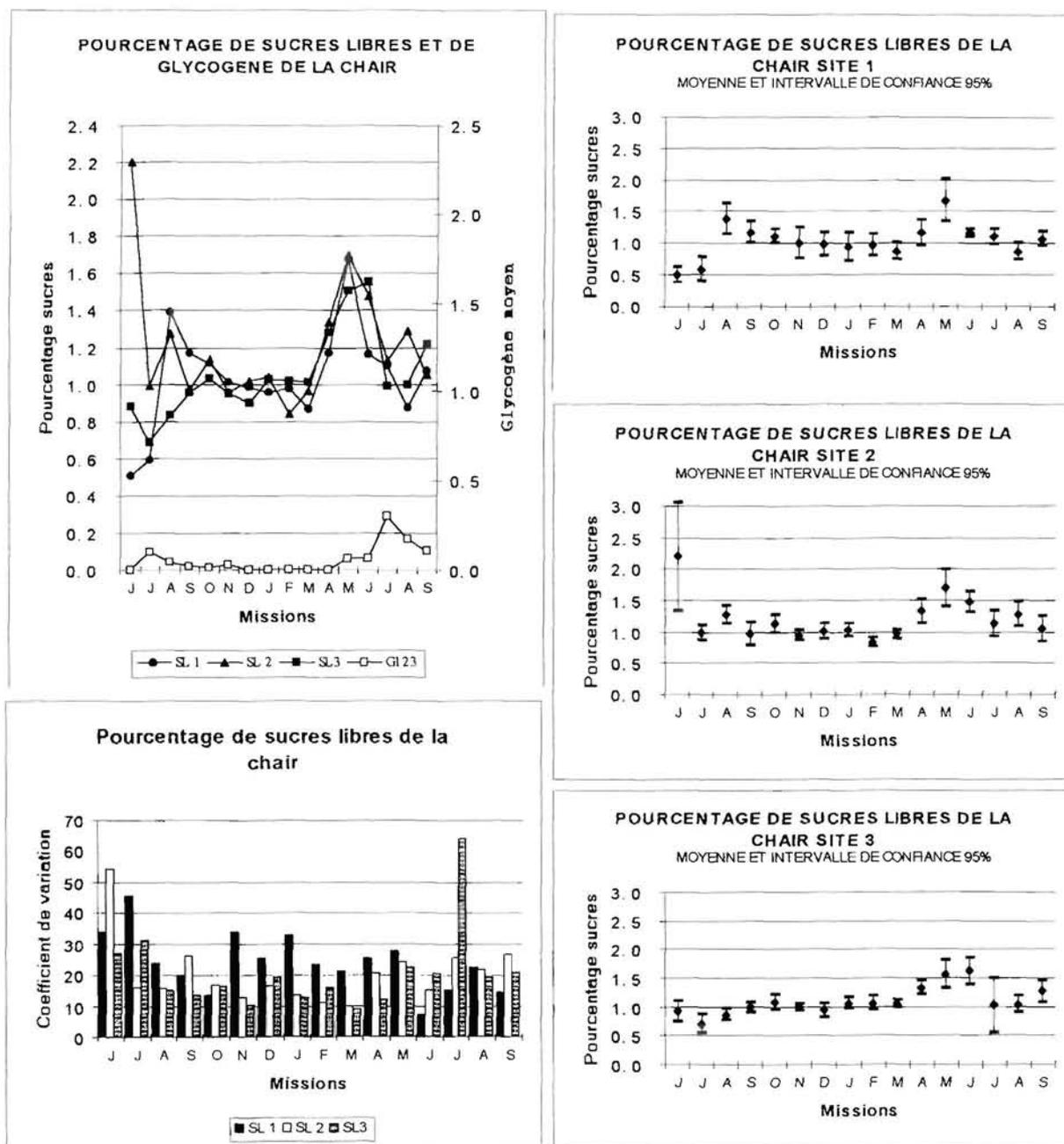


Figure 53 : Sucres libres et glycogène en pourcentage du poids sec sans cendres de la chair des huîtres en élevage aux sites 1, 2 et 3 entre juin 1990 et septembre 1991.

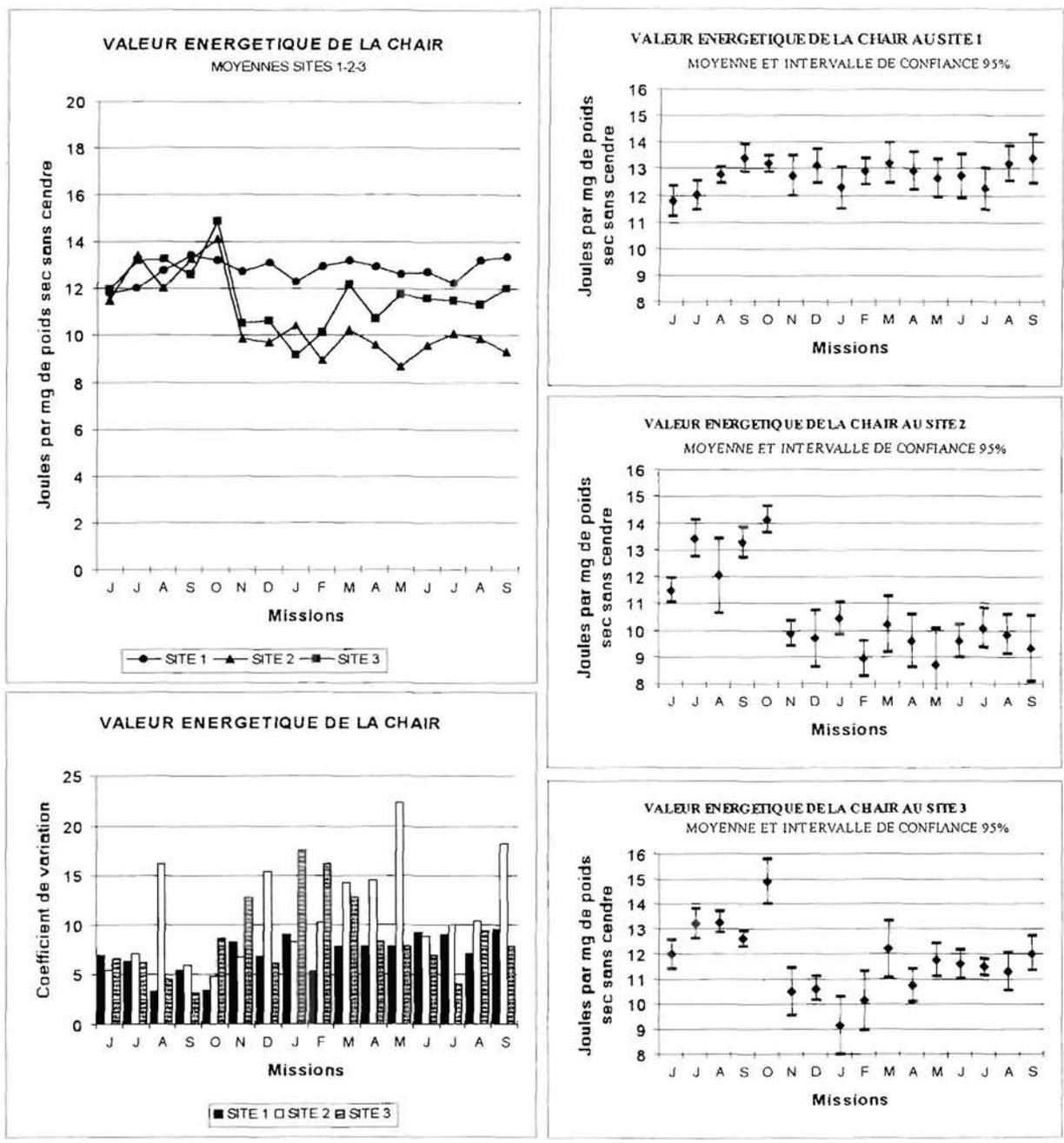
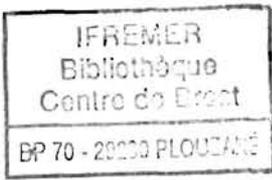


Figure 54 : Valeur énergétique de la chair des huîtres des élevages expérimentaux aux sites 1, 2 et 3 entre juin 1990 et septembre 1991





Les sucres oscillent entre 0,5 et 2%. Les mesures de glycogène donnent des valeurs nulles entre décembre et avril ; des traces sont décelées entre juillet et novembre 1990 et les taux augmentent très légèrement en fin d'expérience entre mai et septembre 1991.

La chute des taux de protéines aux sites 1 et 3 n'est pas compensée par l'apparition d'autres constituants et il n'y a pas non plus de modifications au niveau teneur en eau ou poids de cendre. Il y a une augmentation de la partie non dosée par les méthodes d'analyse employées. Il s'agit donc vraisemblablement d'un artefact méthodologique qui pourrait provenir d'une méthode de broyage de la chair inadéquate. On se basera donc plus sur les valeurs obtenues au site 1 dont l'évolution régulière est plus cohérente avec l'ensemble des résultats.

Les pourcentages de lipides et de glucides sont nettement inférieurs à ceux que l'on observe sur *Crassostrea gigas* de Marennes-Oléron, respectivement 9 à 13% et 3 à 9% (HERAL et DESLOUS-PAOLI 1983).

Dans l'ensemble, la somme des trois constituants biochimiques au site 1 ne représente en moyenne que 51% du poids de chair sèche sans cendres, ce qui est faible par rapport aux résultats habituels de ce type de dosages : 63 à 84% pour HERAL et DESLOUS-PAOLI (1983) et 72% (+ ou - 11%) pour MORCHID et MASSE (1987). La valeur énergétique moyenne de la chair calculée en appliquant les coefficients de Brody aux différents constituants biochimiques au site 1 est de 13 joules par mg de chair sèche sans cendres (figure 54). Compte tenu du faible pourcentage dosé, il y a une sous estimation de cette valeur énergétique qui a vraisemblablement deux causes. D'une part le faible pourcentage du poids de chair sèche sans cendres expliqué par les dosages biochimiques incite à penser à un artefact méthodologique qui pourrait provenir de la méthode de broyage. D'autre part, cette sous estimation de la valeur énergétique par les méthodes biochimiques a été démontrée par HERAL et DESLOUS-PAOLI (1983) et MORCHID et MASSE (1987) : ces auteurs mettent en évidence une différence de 20 à 30% par rapport à une estimation directe par calorimétrie. Si on rajoute le fait que nous avons affaire à des huîtres jeunes dont l'effort de reproduction est limité et que l'essentiel des animaux est constitué de mâles dont la composition en lipides est ordinairement plus réduite, tout concourt à donner une valeur énergétique faible pour nos huîtres.

En considérant que les dosages effectués auraient dû expliquer de l'ordre de 70% du poids sec sans cendres au lieu des 51% trouvés et que les proportions respectives de différents constituants restent les mêmes, la valeur énergétique de la chair serait alors de 18 joules par milligramme de poids sec. Compte tenu de la sous estimation due à la méthode, nous nous replaçons dans une gamme de valeur qui se rapproche des 20,3 joules par milligramme de poids sec sans cendres donnée par HERAL et DESLOUS-PAOLI (1983) pour *Crassostrea gigas*.

En dehors de cette estimation de la valeur énergétique de la chair, l'intérêt de ces dosages est de suivre l'état physiologique par l'étude des remaniements au niveau des différents constituants de la chair, particulièrement au cours du phénomène de la reproduction. Nous noterons la constance de ces constituants chez la population d'huître perlière étudiée et le taux de glycogène très faible. Ceci reflète l'activité régulière de l'huître perlière qui exploite l'énergie du milieu toujours disponible sans faire de réserves.

4. 3. 2. HUITRES DU STOCK NATUREL

4. 3. 2. 1. Etude des conditions physiologiques

Les huîtres du stock naturel constituent un échantillon assez hétérogène car il n'a souvent pas été possible de pêcher en plongée des animaux de taille équivalente à celle des huîtres en élevage. De plus, les sites d'échantillonnages autour du site 2 ont varié au cours du suivi. En conséquence, seules des comparaisons relatives seront possibles.



Les tailles moyennes des échantillons sont données sur la figure 55 qui présente également les principales caractéristiques résumant l'état physiologique.

Dans l'ensemble, les résultats diffèrent peu de ceux observés sur les élevages. En particulier, il y a une très forte similitude pour les teneurs en eau, le pourcentage de cendres et l'indice de condition. L'état physiologique de ces huîtres apparaît donc en première approche tout à fait comparable à celui des huîtres en élevage.

L'examen des stades macroscopiques de l'évolution des gonades montre également que des pontes ont eu lieu comme entre février et mars 91 (figure 56). La sex ratio est aussi du même type que pour les huîtres d'élevage puisque sur 137 individus 127 sont mâles (93%), 7 sont femelles et 3 sont de sexe indéterminé.

4. 3. 2. 2. Relations taille-poids

Les relations taille-poids ont été calculées comme précédemment ($\text{Log Poids} = \text{Log } a + b * \text{Log HEXTE}$) et les courbes correspondantes apparaissent figure 57 (poids en g et taille en mm).

Variable	Pente	Erreur type pente	Ordonnée originé	Erreur type ordonnée	Coefficient corrélation	Degrés liberté
Poids total humide	2,434	0,153	$1,44 * 10^{-3}$	0,725	0,81	139
Poids coquille humide	2,427	0,160	$1,26 * 10^{-3}$	0,763	0,79	139
Poids chair humide*	2,428	0,168	$2,16 * 10^{-4}$	0,800	0,78	139
Poids sec total**	2,308	0,166	$2,22 * 10^{-3}$	0,792	0,78	128
Poids sec de coquille**	2,313	0,162	$2,07 * 10^{-3}$	0,770	0,77	139
Poids sec de chair*	2,060	0,222	$2,29 * 10^{-4}$	1,053	0,62	139

La comparaison de ces résultats avec les données obtenues en élevage et avec les mêmes données provenant du suivi de CHEFFORT en 1985-1986 a été faite en traçant les courbes théoriques reliant les poids et la hauteur (figure 58).

- *Huîtres du stock naturel de cette étude (90-91) et huîtres en élevage* : les valeurs de départ proches s'écartent au fur et à mesure de l'augmentation de taille. La croissance des deux stocks est donc différente. L'égalité de départ est difficile à expliquer, elle peut être due à un problème d'ajustement (données moins nombreuses et plus hétérogènes pour le stock naturel).

- *Huîtres en élevage et huîtres du stock naturel de 85-86* : les différences sont tout à fait nettes avec une évolution parallèle des différentes courbes.

- *Huîtres du stock naturel 90-91 et huîtres du stock naturel 85-86* : la courbe de l'évolution du poids de chair humide montre des valeurs tout à fait proches.

On peut donc déduire de cette étude que la condition physiologique des huîtres en élevage est nettement supérieure à celle du stock naturel. Il a été vu en début de partie que la croissance de ces huîtres en élevage était également plus rapide. Les résultats équivalents pour les huîtres des stocks naturels en 90-91 et en 85-86 montrent une stabilité de l'état physiologique du stock naturel entre ces deux dates.

Signalons au passage la difficulté d'utilisation de l'indice de condition : nous avons vu que les valeurs des indices de condition des deux populations d'huîtres en 90-91 sont proches. En première approximation, les conditions physiologiques paraissent similaires alors que ce n'est finalement pas le cas. Ceci provient du fait que, pour une même taille, les poids secs de coquille et les poids secs de chair sont inférieurs dans les mêmes proportions chez les huîtres du stock naturel par rapport aux huîtres en élevage.

Nous ne pouvons pour l'instant fournir aucune explication à cette différence d'évolution entre les huîtres d'élevage et les huîtres du stock naturel. En effet, nos données concernant le milieu n'ont pas montré de différences notables entre la richesse nutritive au

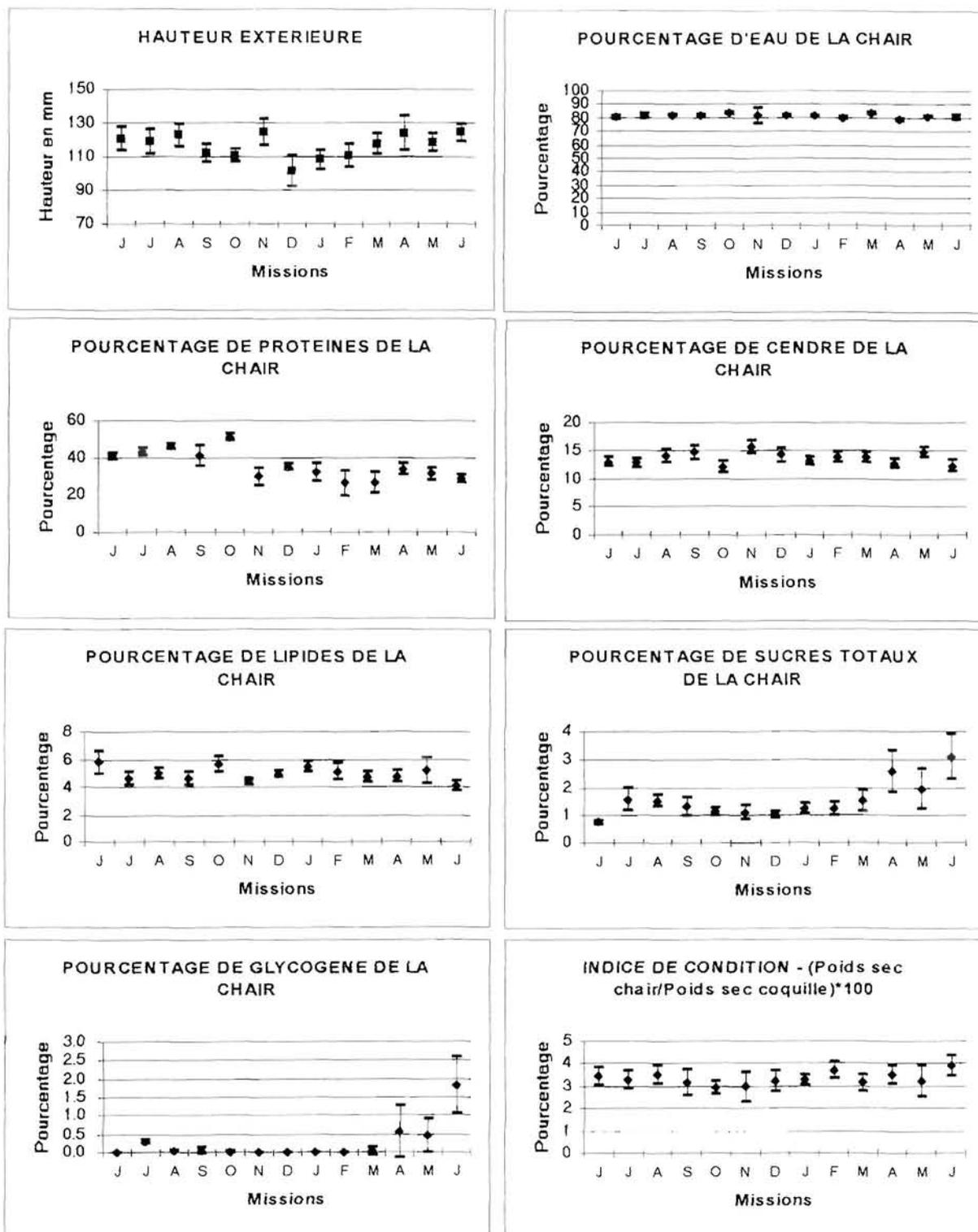
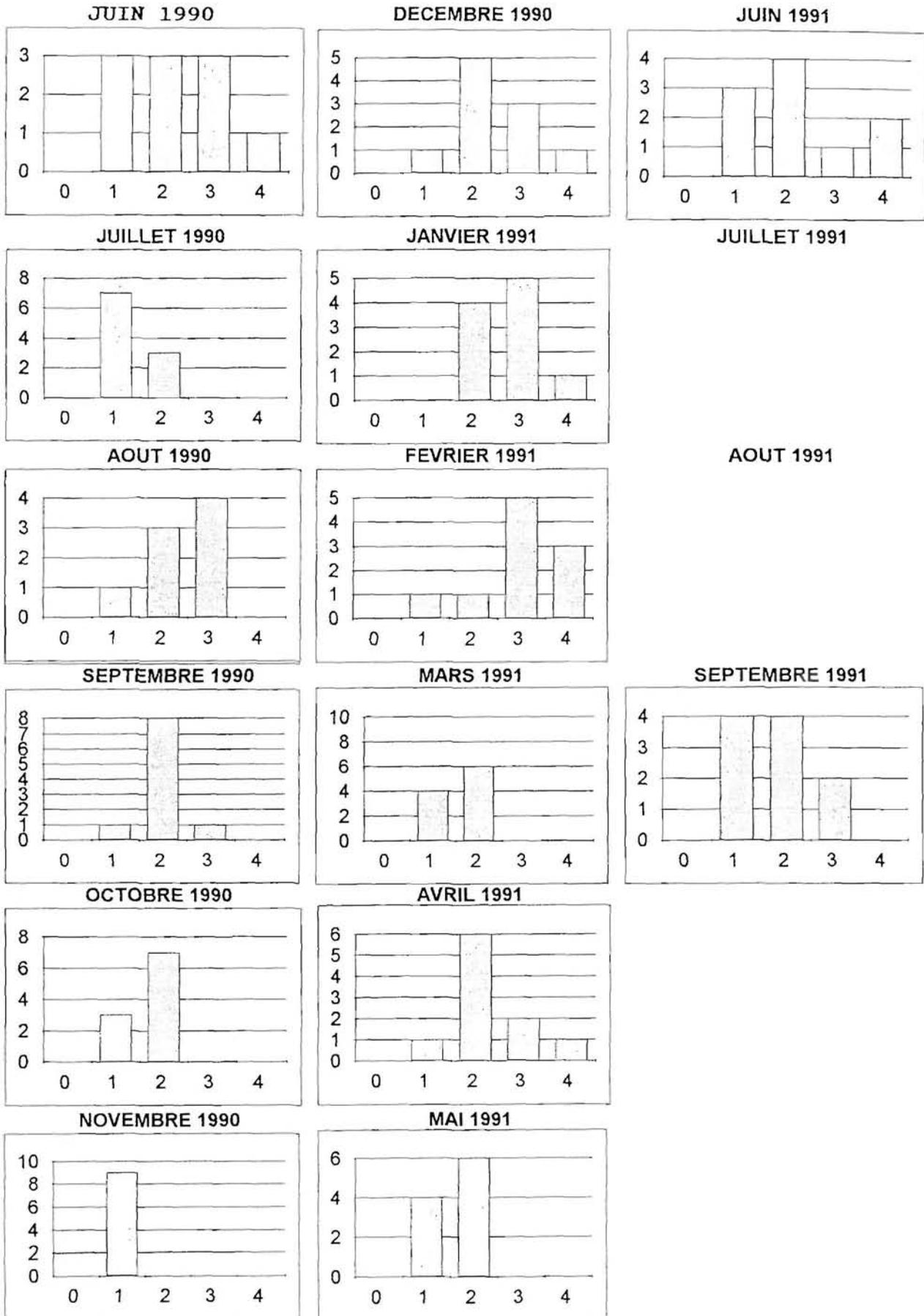


Figure 55: Etat physiologique des huîtres du stock naturel à Takapoto au site 2 entre juin 1990 et septembre 1991.

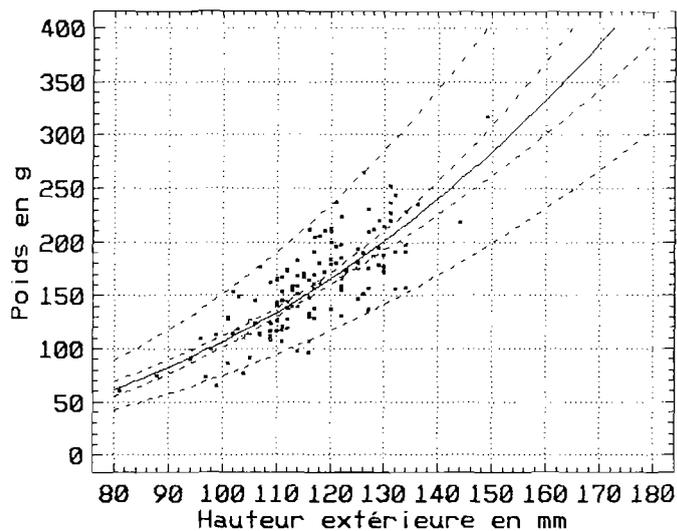
Figure 56 : Stades macroscopiques des gonades des huîtres du stock naturel au site 2.



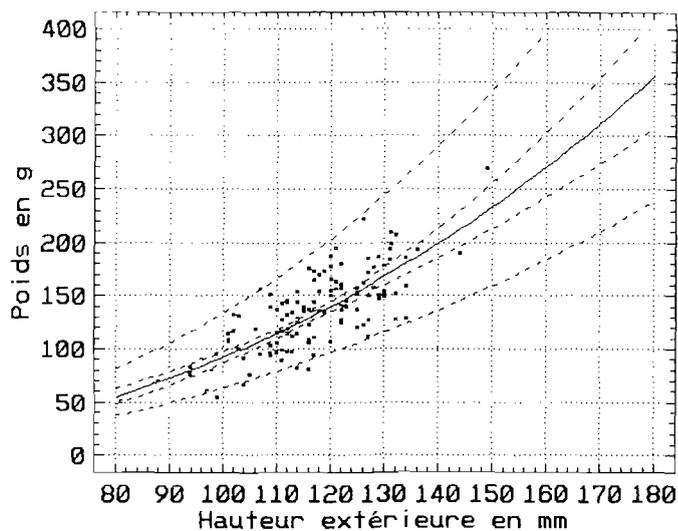
Légende : Effectifs en ordonnée

Stades macroscopiques en grisé (n=10)

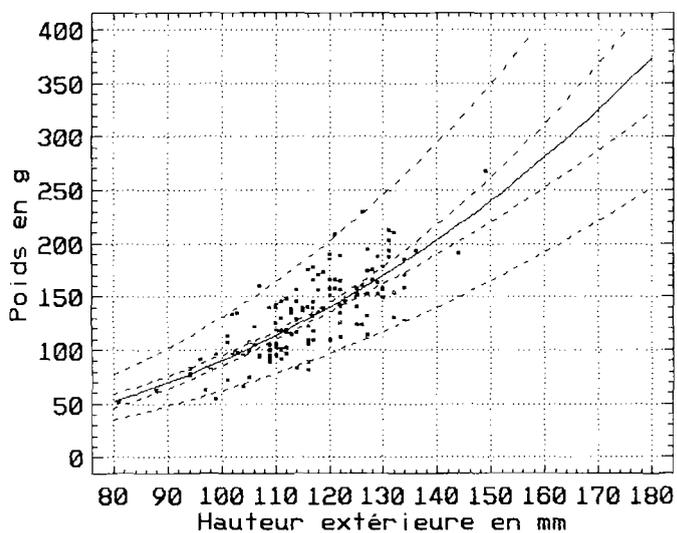
POIDS TOTAL HUMIDE



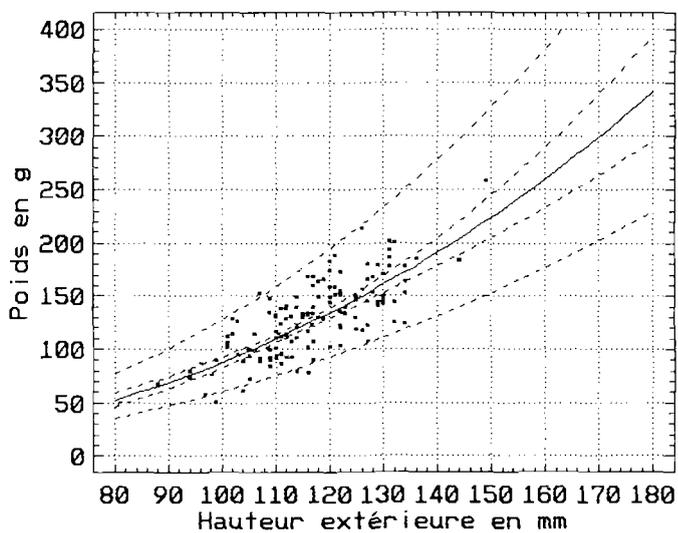
POIDS SEC TOTAL



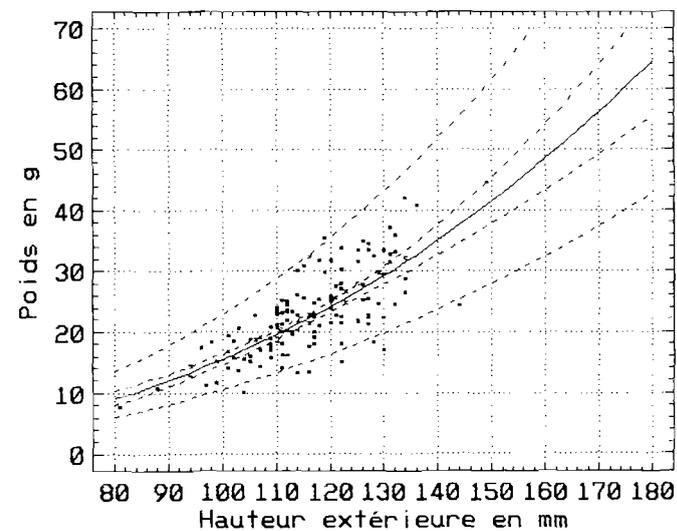
POIDS DE COQUILLE HUMIDE



POIDS SEC DE COQUILLE



POIDS DE CHAIR HUMIDE



POIDS SEC DE CHAIR

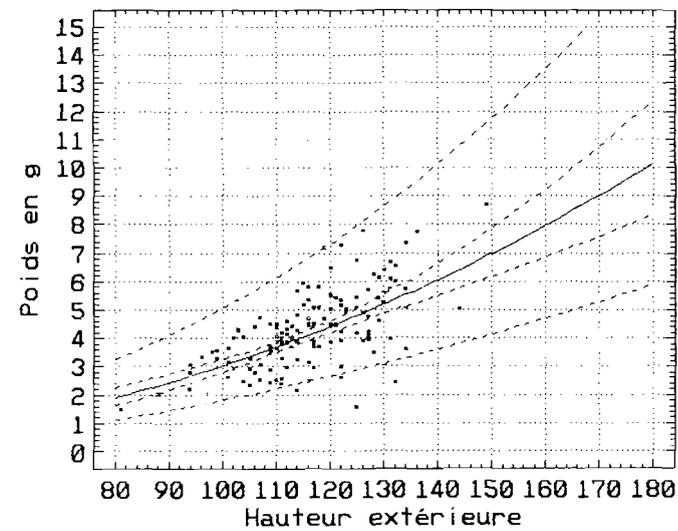


Fig.57 : Relations taille-poids chez l'huître perlière *Pinctada margaritifera* du stock naturel au site 2

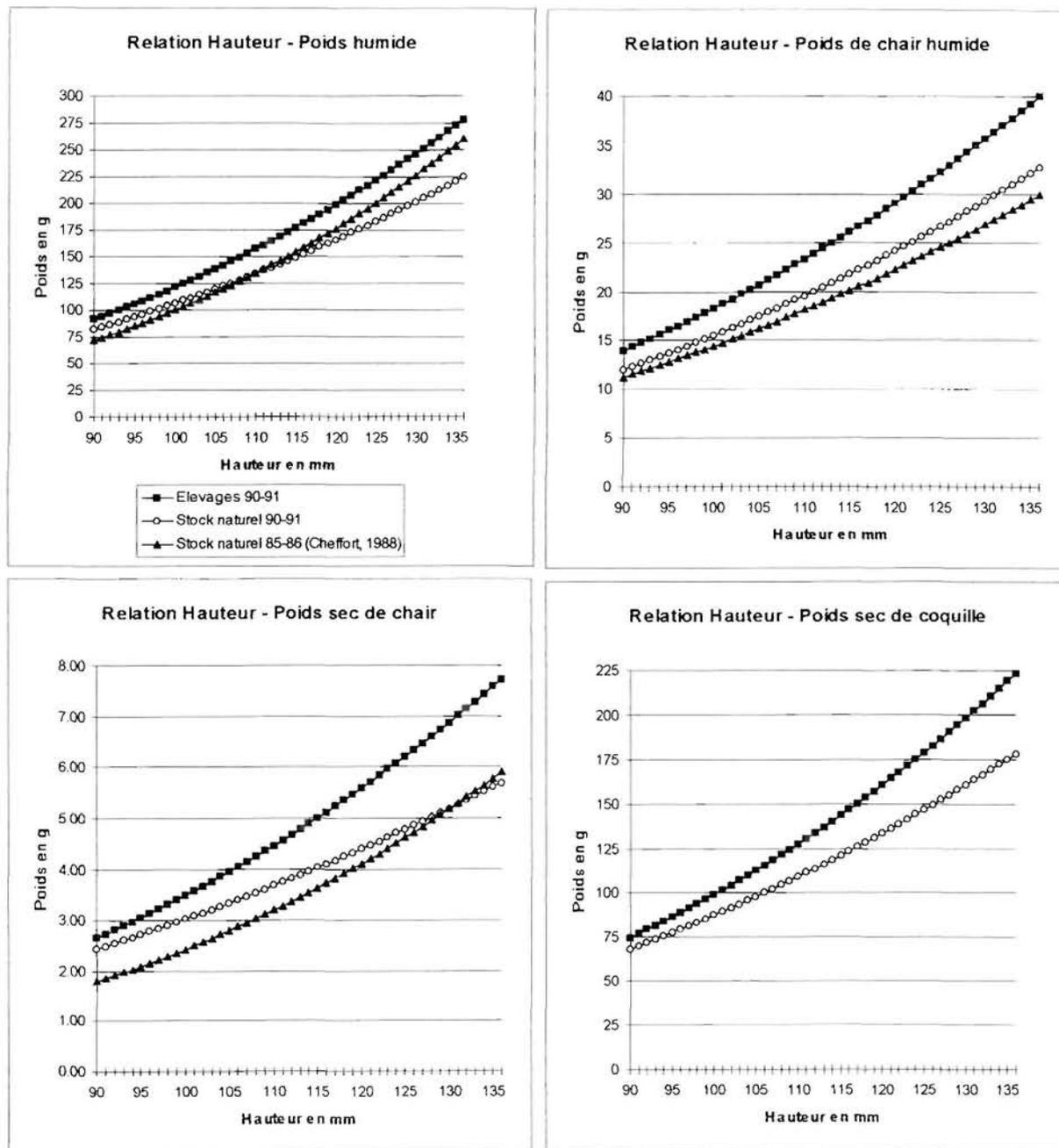


Figure 58. Relations Taille - Poids des huîtres perlières à Takapoto



fond (échantillon effectué à 3 mètres au dessus du fond) et à 10 mètres de profondeur. Des échantillons à l'interface entre le substrat des nacres et l'eau sus-jacente seraient à effectuer pour tenter d'élucider ce phénomène.

Si aucune explication directe ne peut être avancée, signalons que ce type de croissance différente entre cultures de fond et cultures suspendues est un phénomène classique observé par exemple au Japon pour les cultures de coquille Saint-Jacques *Patinopecten yessoensis*. En effet, sur un même site, les coquilles en élevage suspendu sont commercialisées à deux ans alors qu'il en faut trois pour atteindre la même taille sur le fond.

Ces différences de croissance seraient à relier à un problème d'accessibilité de la nourriture. En effet, les bivalves sont des filtreurs qui exploitent un volume d'eau. Un animal en pleine eau dispose d'un volume supérieur par rapport à un autre situé sur le fond. Dans le contexte de Takapoto où les courants qui renouvellent la nourriture disponible sont très faibles, pour ne pas dire inexistantes au fond, on peut concevoir que l'accessibilité à la nourriture est supérieure pour une huître suspendue à 10 m de profondeur.

4. 4. CONCLUSIONS SUR L'ETUDE DE LA CROISSANCE

Les conclusions que nous pouvons tirer de cette étude de la croissance s'appliquent en toute rigueur à des animaux jeunes, en pleine phase d'accélération de croissance et en début d'activité sexuelle. Les paramètres de croissance (hauteur-poids total) des huîtres en élevage ne montrent pas de variations saisonnières marquées. Cela reflète assurément la remarquable stabilité des conditions de milieu de l'atoll.

En zone tempérée, la production de coquille est liée à l'âge et fortement modulée par un effet saisonnier relié prioritairement à la température (HERAL *et al.*, 1984). La stabilité des conditions de température dans les atolls peut induire une croissance régulière uniquement liée à l'âge.

L'évolution du poids de chair sèche et des composants biochimiques montre la même tendance régulière. Dans les milieux tempérés, les animaux développent des stratégies temporelles basées sur les variations physico-chimiques et trophiques du milieu (HERAL *et al.*, 1984). Ainsi, au cours de l'année, *Crassostrea gigas* connaît des périodes de stockage et d'utilisation des réserves bien identifiées, ainsi qu'une période de gamétogénèse isolée entre avril et août (HERAL et DESLOUS-PAOLI, 1988). La température intervient de façon prépondérante sous la forme d'effets seuil (température minimale pour l'activité de filtration ou pour l'émission des gamètes) et d'effets intégrateurs (nombre de degrés jours pour la maturation). Les animaux soumis à de telles contraintes développent prioritairement des comportements collectifs optimisant ainsi l'énergie issue du milieu pour assurer les fonctions primordiales que sont la croissance (soma), la reproduction (gamétogénèse), ou la survie (utilisation des réserves). C'est ainsi que les évolutions temporelles des composants biochimiques, chez *Crassostrea gigas* en milieu tempéré montrent une succession nette de phénomènes ou la variabilité temporelle est plus forte que la variabilité individuelle.

Contrairement aux élevages de mollusques en zone tempérée, l'huître perlière exploite le milieu sans contraintes de température et l'énergie disponible est utilisée régulièrement, tout au long de l'année, pour la production de coquille, de chair et de gonade. Bien qu'il existe des comportements de maturation (THIELLEY, 1992) et de ponte synchrones, la variabilité inter-individus au niveau des indices gonadiques est forte et il peut y avoir à tout moment des stades de maturation très variés et des pontes partielles. Les taux très bas de glucides et la quasi absence de glycogène montrent que les huîtres perlières de notre étude n'emmagasinent pas de réserves. Elles sont donc étroitement dépendantes des conditions de milieu.

Les différences de croissance entre sites et entre stocks ne peuvent donner lieu pour l'instant qu'à des hypothèses à vérifier : influence des salissures pour les huîtres en élevage et accessibilité moindre pour la nourriture pour celles du stock naturel.



4. 5. RELATIONS HUITRES MILIEU - CAPACITE BIOTIQUE

Si les élevages se sont maintenus jusqu'à présent dans une situation relativement favorable, il ne faut pas oublier l'alerte sérieuse enregistrée en 1985-1986. Une mortalité catastrophique est apparue dans certains atolls et en particulier à Takapoto où les dégâts ont été considérables. Cette mortalité toujours inexplicée montre que des risques importants existent et que l'on ne peut pas tout se permettre dans des milieux relativement confinés et fragiles. C'est ce qui a motivé la mise en oeuvre du Programme Général de Recherche sur la Nacre dont un des objectifs principaux est de comprendre le fonctionnement de l'écosystème conchylicole des atolls de manière à sécuriser la production de nacres et de perles.

Dans des situations de développement rapide des élevages de mollusques comme c'est le cas de la perliculture actuellement, un des risques est de dépasser la capacité trophique (nutritionnelle) des sites d'élevage en pratiquant une surcharge chronique. Cette situation de surcharge provoque un affaiblissement général du cheptel, une baisse de la croissance et une augmentation de la mortalité. Elle favorise aussi l'apparition des maladies des huîtres.

La connaissance de cette capacité trophique, encore appelée capacité biotique est donc essentielle pour ajuster les stocks et donc le nombre de concessions ou de fermes aux possibilités réelles des atolls.

Comment déterminer cette capacité des atolls en terme de stocks de nacres en élevage?

4. 5. 1. METHODE GLOBALE D'APPRECIATION DE LA CAPACITE BIOTIQUE

4. 5. 1. 1. Principe

Une première méthode globale consiste à suivre l'évolution de la croissance, mortalité et engraissement des huîtres en élevage en parallèle avec l'évolution quantitative globale des stocks. Elle nécessite la mise en place d'un réseau de mesure des performances des huîtres sur une base pluriannuelle. Ce suivi doit permettre de situer empiriquement les seuils critiques à ne pas dépasser. On peut estimer que le seuil critique est atteint lorsque, avec des conditions de milieu relativement stables, les performances de croissance et l'état physiologique des huîtres baissent d'une façon significative par rapport à un niveau de référence proche de l'optimum de croissance. Cette baisse est en général associée à une augmentation de la mortalité. Si l'on possède une estimation des stocks en élevage en parallèle, il devient possible de situer un niveau maximum du stock admissible. Cette approche suppose que les conditions environnementales restent à peu près constantes et en particulier que les stocks des compétiteurs trophiques des nacres en élevage ne varient pas.

4. 5. 1. 2. Application à l'atoll de Takapoto

Les premières données de croissance obtenues au cours de cette étude permettent une première réflexion dans cet esprit. Les résultats globaux de croissance en hauteur sont comparables aux références de la littérature sur la croissance des huîtres en élevage dans les Tuamotu (GRAND et al., 1984 et COEROLI et al., 1984). Il semble donc qu'il n'y ait pas eu de dérive notable de la croissance linéaire par rapport aux débuts de la perliculture. Nous manquons cependant singulièrement de références pour mieux situer ces performances, en particulier par rapport à un optimum de croissance que nous ne connaissons pas.

Cette étude a été réalisée à une période où les stocks en élevage étaient à un niveau relativement bas. En effet, la mortalité de 1985-1986 a très fortement diminué le stock en élevage aussi bien que le stock naturel de nacres et les stocks de compétiteurs (autres bivalves). La reconstitution des stocks naturels ne s'est faite que progressivement par la suite. De même la perliculture n'a été relancée que peu à peu à partir de 1987 - 1988. Les stocks n'ont donc fortement augmenté qu'à partir de l'année 1991 (élevage plus cheptel des très nombreux collecteurs). Les données de croissance obtenues peuvent donc servir de



références d'une situation relativement favorable pour les élevages d'autant plus que la mortalité constatée, d'environ 10% sur 16 mois d'élevage, peut être considérée comme normale pour un élevage de ce type.

Nous avons vu que la baisse de croissance observée au site 3 est source d'interrogation : dans un autre contexte et sans autre information complémentaire, on pourrait se demander si elle est à relier à un stock en élevage trop important qui entraînerait une moindre richesse nutritive. La connaissance de l'évolution du stock en élevage sur le site serait alors nécessaire pour statuer. Dans notre contexte de stock relativement faible, et dans la mesure où les salissures sont très importantes sur ce site, nous avons privilégié l'hypothèse d'une concurrence des salissures (*Pinctada maculata*, éponges, hydrides, polychètes, etc.) qui se comportent en compétiteurs trophiques. Cet exemple montre que l'interprétation d'une baisse de croissance nécessite la connaissance simultanée d'un minimum de paramètres à prendre impérativement en compte dans le cadre d'un réseau de suivi de la croissance.

4. 5. 2. METHODE ANALYTIQUE D'APPRECIATION DE LA CAPACITE BIOTIQUE DES ATOLLS

4. 5. 2. 1. Principe

Elle consiste dans un premier temps à décrire et modéliser le comportement nutritionnel et la croissance des huîtres perlières. Ce modèle doit permettre de prédire la croissance pondérale des huîtres en fonction des conditions du milieu. Il doit calculer les consommations des populations en élevage et permettre une appréciation de leur impact sur le stock de nourriture potentielle. Il doit calculer la production de biodépôts (pseudofèces et fèces) qui constituent un accroissement des flux de matière en suspension.

Dans un deuxième temps, ce premier modèle devra être intégré dans un modèle plus large calculant la production globale de nourriture potentielle de l'atoll et incluant l'ensemble des compétiteurs trophiques de la nacre. Le couplage avec un modèle courantologique prenant en compte des phénomènes d'ordre météorologique sera peut être à envisager.

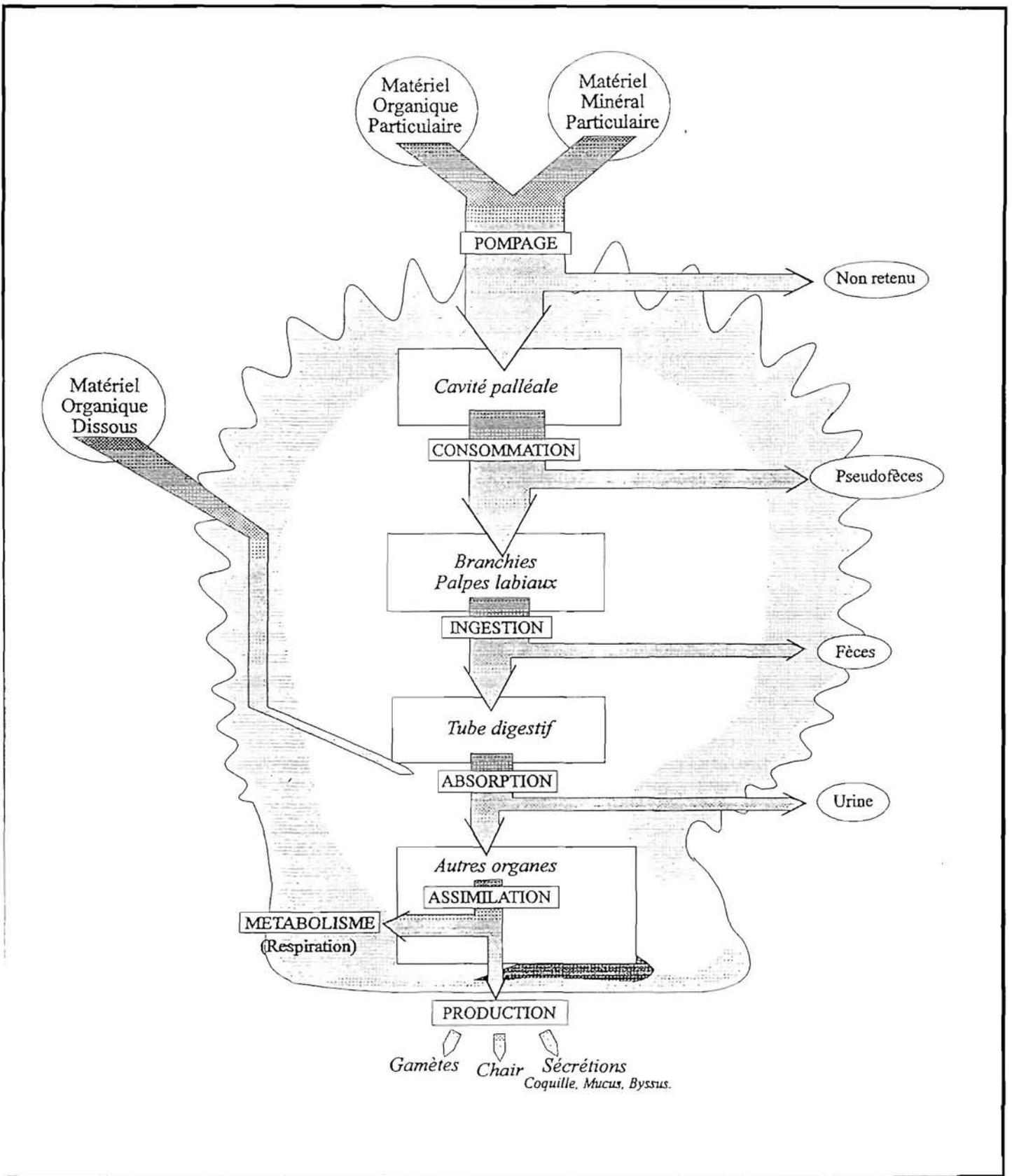
Le premier modèle du comportement nutritionnel et de la croissance constitue l'aboutissement des recherches de la première phase du PGRN. Le schéma du fonctionnement nutritionnel et de la croissance des bivalves peut être appliqué en première approche à l'huître perlière. Ce schéma est présenté sous forme d'un diagramme de flux d'énergie (figure 59).

Chez la plupart des bivalves, l'essentiel de la nourriture ou apport d'énergie est composé de matériel particulaire, principalement du phytoplancton. La chlorophylle constitue donc généralement un bon indice de la nourriture. On utilise aussi comme nous l'avons vu plus haut, la somme des constituants biochimiques de la matière particulaire (WIDDOWS et al., 1979).

Cette matière particulaire pénètre dans la cavité palléale (formée par les feuillets du manteau) avec l'eau pompée par l'activité ciliaire des branchies. Une petite partie se déposera dans la cavité palléale avant d'atteindre les branchies et sera éliminée par des contractions du muscle adducteur avec les pseudofèces et fèces (*vide infra*). L'essentiel de cette matière particulaire est filtré au niveau des branchies. La taille optimum des particules varie suivant les espèces, mais la plus petite taille de particule retenue se situe généralement aux alentours de 2 microns (JORGENSEN, 1990). On considère donc en première approche que les bactéries ou le bactérioplancton interviennent pour une part insignifiante dans la nutrition des bivalves (JORGENSEN, 1990).

De nombreux auteurs ont pu montrer que la matière organique dissoute (acides aminés, glucose) pouvait être également absorbée, principalement au niveau du manteau et des branchies. L'importance de cet apport dans la nutrition est difficilement quantifiable et il n'est généralement pas pris en compte dans les bilans nutritifs.

Figure 59 : Comportement nutritionnel de l'huître perlière *Pinctada Margaritifera*





Suivant la concentration en particules, un tri peut avoir lieu au niveau des palpes labiaux, ce qui occasionne un rejet de pseudofèces ou particules intactes enrobées de mucus.

Les particules ingérées passent dans le tube digestif et une partie va être absorbée au niveau des parois du tube digestif, et l'autre rejetée au niveau de l'anus sous forme de fèces. La partie absorbée va donner lieu à d'autres rejets sous forme d'excrétion urinaire pour aboutir à la partie assimilée utilisable pour le bivalve.

Cette énergie assimilée est employée d'une part pour le métabolisme (représenté par la respiration), c'est à dire pour effectuer toutes les réactions chimiques nécessaires à la vie et d'autre part pour la production de tissus: chair, gamètes, coquille, byssus, mucus.

Une formalisation de ce schéma peut être réalisée grâce à l'équation du bilan énergétique (ANONYME, 1987):

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

Avec

- P = croissance somatique (chair, coquille, byssus) et G = croissance germinale ou production de gamètes

- P + G = Production de tissus ou gain brut d'énergie. C'est le "scope for growth" (BAYNE et NEWELL, 1976) qui constitue un indice permettant d'estimer l'adaptabilité d'un organisme à son environnement.

- C = Consommation ou énergie retirée du milieu par l'alimentation.

- R = Respiration ou perte d'énergie au cours du métabolisme respiratoire.

- F = Egestion particulaire ou perte d'énergie sous forme de fèces et pseudofèces.

- U = Excrétion dissoute ou perte d'énergie sous forme d'urine.

Modéliser le comportement nutritionnel et de croissance de l'huître perlière suppose donc la formalisation mathématique des différentes lois physiologiques régissant ce bilan énergétique : nutrition (filtration), respiration, excrétion, production.

4. 5. 2. 2. Application aux premières données acquises à Takapoto

On peut écrire l'équation du bilan énergétique sous une forme simplifiée :

$$P + R = a \times C$$

Avec :

P = Production de chair

C = Consommation

R = Respiration

a = coefficient d'assimilation

Les dépenses d'énergie qui correspondent à la production de chair et aux dépenses métaboliques représentées par la respiration sont équilibrées par l'acquisition d'énergie : énergie retirée du milieu corrigée d'un coefficient d'assimilation pour tenir compte des rejets (F et U). Cette forme simplifiée ne prend pas en compte la production de gamètes et de coquille ; elle sous-estime donc le terme de production.

4. 5. 2. 2. 1. *Eléments du bilan*

Outre la croissance en poids sec de chair qui donne l'aspect production, les éléments permettant d'effectuer un calcul préliminaire du bilan à Takapoto seront tirés soit de la littérature soit de données acquises au COP sur la physiologie des nacres.

Production : 1 mg de chair équivaut à 20,3 joules (coefficient utilisé pour *Crassostrea gigas*, DESLOUS- PAOLI ET HERAL, 1988).



Filtration : 3,7 litres par heure et par gramme de poids sec (premières données obtenues au COP)

Respiration : consommation de 0,9 milligramme d'oxygène par heure par gramme de poids sec (STIGER *et al.*, 1993). Un milligramme consommé équivaut à une dépense énergétique de 13,6 joules.

Assimilation : fixée arbitrairement à 0,8 qui est une valeur relativement forte mais que l'on trouve dans la littérature en particulier pour des concentrations phytoplanctoniques faibles (THOMPSON et BAYNE, 1974).

4. 5. 2. 2. Bilan annuel au site 1 basé sur l'apport énergétique calculé à partir de la somme des protéines lipides glucides

Le bilan a été fait en admettant que la croissance est linéaire sur l'année et que l'activité de filtration et de respiration reste constante sur l'ensemble de l'année. Ce bilan schématique est figuré dans le tableau suivant.

Mois	Poids g poids sec	Production g poids sec	Production chair joules	Filtration litres/mois	Energie PLG joules/l	Consommation joules	Assimilation joules	Respiration joules
Juil	3,25	0,25	5075	8658	2,67	23095	18476	28642
Août	3,50	0,25	5075	9324	2,12	19775	15820	30845
Sept	3,75	0,25	5075	9990	1,40	13967	11173	33048
Oct	4,00	0,25	5075	10656	1,39	14809	11847	35251
Nov	4,25	0,25	5075	11322	2,52	28483	22786	37454
Déc	4,50	0,25	5075	11988	2,36	28281	22625	39658
Jan	4,75	0,25	5075	12654	2,02	25594	20475	41861
Fév	5,00	0,25	5075	13320	3,01	40033	32027	44064
Mars	5,25	0,25	5075	13986	1,75	24521	19617	46267
Avril	5,50	0,25	5075	14652	2,07	30265	24212	48470
Mai	5,75	0,25	5075	15318	1,68	25787	20630	50674
Juin	6,00	0,25	5075	15984	2,57	41021	32816	52877
Total		3	60900	147852	2,13	315631	252505	489110

A une dépense d'énergie de 550 000 joules (production de chair + respiration), l'apport du particulaire ne fait correspondre que 250 000 joules. Le matériel particulaire n'explique donc pas les croissances observées et ceci d'autant plus que la dépense d'énergie est sous estimée (gamètes, coquille). Si on tient compte du matériel "dissous", qui correspond pour nous à la fraction traversant un filtre de 1 micron, l'équation devient largement équilibrée.

Il semblerait donc que l'huître perlière puisse faire appel pour une large part à cette partie "dissoute" pour sa nutrition. Il reste à vérifier ce que recouvre réellement cette fraction inférieure à 1 μ . Nous savons qu'elle comprend des petites particules du type cyanobactéries d'environ 0,8 μ (CHARPY *et al.*, 1992). Les huîtres perlières seraient elles capables de filtrer efficacement de si petites particules? Si oui quelle en est la valeur nutritive?

D'autre part quelle est la partie réellement dissoute de cette fraction et comment est elle exploitée par *Pinctada margaritifera*? Autant de questions à résoudre pour identifier le régime alimentaire exact de l'huître perlière et mettre au point une méthode d'évaluation simple de l'énergie disponible pour la nutrition des huîtres dans l'eau des lagons.

Cette étape franchie, il restera à bien cerner les lois physiologiques essentielles que sont la respiration, la filtration et l'excrétion. Dans l'état actuel, ce bilan préliminaire fait à



partir des premières données de Takapoto permet de montrer l'esprit dans lequel sont menées les recherches en écophysiologie et de poser les problèmes.

Il est bien évident que ces premières conclusions schématiques demandent à être confirmées par une étude approfondie des différentes lois qui gouvernent la physiologie des huîtres, suivie d'une première compilation du modèle de croissance.

5. CONCLUSION

Ce travail effectué au début du PGRN sur le site atelier de Takapoto apporte un certain nombre de données de références sur le milieu d'élevage et sur les huîtres perlières.

L'échantillonnage mensuel des paramètres représentatifs de la nourriture des bivalves sur un cycle annuel a permis de confirmer et d'affiner les connaissances concernant l'environnement des élevages d'huîtres perlières. Compte tenu des critères habituels utilisés pour les mollusques bivalves, la capacité nutritive du milieu paraît peu importante : le contenu énergétique de l'eau relatif au matériel particulaire, avec une valeur moyenne de 2 joules/l, est d'un ordre de grandeur 10 fois plus faible que dans les zones tempérées. En revanche, les variations saisonnières sont réduites et la nourriture particulaire est toujours disponible. Le contenu énergétique du matériel « dissous » est beaucoup plus important, de l'ordre de 25 fois plus que le particulaire.

L'étude de la variabilité a montré, à l'échelle de l'échantillonnage pratiqué, une remarquable stabilité des conditions moyennes de milieu aussi bien sur le plan spatial que temporel. L'échelle de variation se situe dans de courts intervalles de temps. Les phénomènes météorologiques locaux semblent avoir une influence prépondérante sur cette évolution à court terme. L'accent devra dorénavant porter sur l'acquisition de variables météorologiques judicieuses.

La croissance, la mortalité, l'état physiologique d'une population expérimentale d'huître perlière représentative de la phase dite d'élevage (entre le collectage et la greffe) ont pu être décrites en détail. Dans l'ensemble, les conditions d'élevage se sont révélées favorables avec une mortalité faible et une croissance régulière sur les 16 mois de l'étude. Les caractéristiques physiologiques ont été précisées : les huîtres profitent de la stabilité des conditions de milieu en utilisant régulièrement l'énergie disponible, sans accumuler de réserves. Bien que l'activité sexuelle soit limitée chez ces huîtres jeunes, il y a une maturation continue tout au long de l'année avec une forte variabilité individuelle. Les huîtres sont très sensibles à divers stimuli (mécanique en particulier) et des pontes partielles sont possibles à tout moment.

Une différence de croissance sur un site a été constatée et la présence de salissures importantes sur ce site laisse penser à une compétition trophique. Ceci souligne l'importance des compétiteurs trophiques dont la multiplication est favorisée par la perliculture qui leur apporte des supports : nacres, cordages, bouées. C'est le cas de l'espèce *Pinctada maculata* qui constitue une gêne particulièrement forte pour la perliculture.

Les huîtres en élevage ont une croissance et un engraissement supérieurs à celles du milieu naturel. L'hypothèse d'une accessibilité différente de la nourriture due à un renouvellement moindre de l'eau environnant les huîtres reste à vérifier.

Dans l'état actuel des connaissances sur les performances physiologiques des huîtres (filtration, respiration, assimilation), le matériel nutritif particulaire semble insuffisant pour expliquer les croissances observées des huîtres en élevage. L'existence d'un abondant matériel "dissous" (filtration sur 1μ) incluant du picoplancton pose la question de son utilisation par les huîtres perlières.

Ce travail permet de situer le cadre des différentes actions à entreprendre et les stratégies adoptables pour progresser dans la gestion des stocks d'huîtres perlières. Si jusqu'à présent, les conditions d'élevages se sont montrées plutôt favorable, la situation de



développement rapide des élevages pose la problème de la capacité biotique des atolls. En d'autres termes, quelle est la population maximale admissible dans un atoll donné pour que les huîtres puissent se développer sans problèmes? Cette question de la capacité biotique des sites d'élevage peut paraître théorique, surtout lorsqu'il n'y a pas trop de problèmes d'élevage comme c'est le cas actuellement. N'oublions pas cependant que la perliculture n'en est encore qu'à ses débuts et que les risques sont toujours présents dans ces zones à l'équilibre très complexe que sont les atolls. Rappelons aussi que dans le domaine de la pathologie, un parasite de l'appareil digestif du type grégarine a été découvert (CHAGOT *et al.*, 1991; MARQUES *et al.*, 1992 ; WEPPE et FOUGEROUSE, 1993). Ce parasite est présent systématiquement dans tous les échantillons examinés aussi bien en provenance de Takapoto que dans les quelques autres atolls prospectés. Il cause des lésions plus ou moins importantes de l'épithélium intestinal au niveau du rectum. Dans certains cas cet épithélium peut être complètement détruit.

Il n'a pas pu être démontré pour l'instant l'existence de liens directs entre mortalité actuelle et présence du parasite. Il est aussi très difficile d'établir *a posteriori* un lien avec la mortalité massive de 1985. Malgré le manque de relation entre la présence du parasite et la mortalité, il faut noter que des échantillons en provenance d'autres régions touchées également par de fortes diminutions des populations (Mer Rouge, Fidji, Cook) contiennent aussi ce parasite. Il s'agit donc d'un organisme systématiquement présent chez *Pinctada margaritifera* qui pourrait s'avérer pathogène dans certaines conditions d'environnement..

L'hypothèse que nous faisons est que le caractère pathogène de ce parasite puisse se révéler lorsque les conditions d'élevage se détériorent (modifications climatiques telles que cyclones, famine etc.).

Dans ces conditions l'hypothèse de l'influence de la surcharge des élevages qui en affaiblissant les individus occasionnerait un renforcement de l'action pathogène est plus que jamais d'actualité.

Pour pouvoir apporter le plus rapidement possible des éléments de réponse à cette question de la capacité biotique des sites d'élevage, il nous semble indispensable de lancer en parallèles deux démarches complémentaires.

La première suppose la mise en place d'un réseau de mesure **Croissance - Stocks - Milieu** dans les principales zones d'élevage de l'huître perlière. Ce réseau devra, pour être efficace, associer les organismes scientifiques et techniques ainsi que la profession des perliculteurs. Il donnera rapidement des informations utilisables pour la gestion des élevages. Une première proposition de ce que pourrait être un tel réseau figure en annexe.

La seconde démarche, plus fondamentale, suppose une progression significative dans la connaissance scientifique des milieux d'atolls, des populations d'huîtres perlières et des autres bivalves qui les occupent. Cette démarche est en cours puisque la première phase du PGRN permettra d'apporter les premiers éléments de modélisation du comportement nutritionnel et de croissance de l'huître perlière. Elle pourra s'appuyer sur les acquis concernant l'huître comestible *Crassostrea gigas* pour laquelle des modèles existent (BACHER, 1991 ; RAILLARD, 1992 ; RAILLARD *et al.*, 1993). Ces modèles pourront être adaptés à l'huître perlière quand les principales lois physiologiques la concernant seront connues. Les projets en matière de modélisation sont fournis en annexe 2 de ce rapport.

Si des éléments de réponse seront disponibles à moyen terme, ce n'est qu'après des travaux de longue haleine que cette question de la capacité trophique des atolls pourra être résolue précisément. La compréhension de l'écosystème lagunaire, dont la modélisation constitue l'outil indispensable, est essentielle aux décisions en matière de gestion de ces espaces conchylicoles.



6. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES



Alagarswami, K., Dharmaraj, A., Velayudhan, T.S., Chellam, A., Victor, A.C.C., Gandhi, A.D., 1983. Larval rearing and production of spat of pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould). *Aquaculture*, 34 : 287-301.

Alagarswami, K., Dharmaraj, A., Chellam, A., Velayudhan, T.S., 1989. Larval and juvenile rearing of black-lip, pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Linnaeus). *Aquaculture*, 76 : 43-56.

Aminot, A., Chaussepied, M., 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. C.N.E.X.O. Ed.: 395 p.

Anonyme, 1987. Bilan énergétique chez les Mollusques Bivalves. Groupe de travail, Sept 84, Vie marine, H.S. n°7 : 68 p.

Arnaudin, H. 1985, 1986. Rapport sur la maladie des *Pinctada* de Takapoto. Rapports de mission ORSTOM à Takapoto. 10 p.

Bacher, C., 1989. Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron : couplage d'un modèle de transport particulaire et d'un modèle de croissance de l'huître *C. gigas*. *Aquat. Liv. Resour.*, 2, : 199-214.

Jorgensen, C.B., 1990. Bivalve Filter Feeding : Hydrodynamics, Bioenergetics, Physiology and Ecology. Olsen & Olsen, 140 p.

Bayne, B. L., Newell, R.C., 1976. Physiological energetics of marine molluscs, in: The mollusca, K. M. Wilburg and A.S.M. Saleuddin, editors. Academic Press, Londres, : 407-515.

Blanchot, J., Charpy, L., Le Borgne, R., 1989. Size composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago). *Mar. Biol.* 102 : 329-339.

Bligh, E.G., Dyer, W.F., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 37: 911-917.

Brody S., 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold, New-York, 309 p.

Buestel, D., Tiapari, J., Bougrier, S., Jonquières, G., Chabirand, J.M., Geairon, P., Tessier, H., Soyeze, C., Levy, P., 1992. Programme général de recherche sur la nacre. Ecophysiologie de l'huître perlière. Approche des relations entre la croissance de l'huître *Pinctada margaritifera* et le milieu dans le lagon de Takapoto. Rapport d'avancement des travaux de l'action de recherche Croissance-Milieu du P.G.R.N. 93 p.

Chabirand, J.M., Tiapari, J., 1993. Unité huître perlière. Méthodes d'analyse et de mesure. Document pratique. Rapport interne IFREMER COP, 66 p.

Chagot, D., Fougerouse, A., Weppe, M., Marquès, A., Bouix, G., 1993. Présence d'une grégarine (Protozoa Sporozoa) parasite de l'huître perlière à lèvres noires *Pinctada margaritifera* (L., 1758) (Mollusca Bivalvia) en Polynésie Française. *C. R. Acad. Sci., Paris*, t.316, Série III, : 239-244.

Chang, M., Hong, J.S., Huh, H.T., 1988. Environmental conditions in the pearl oyster culture grounds and food of *Pinctada fucata martensii* (Dunker). *Ocean Research* 10 (1) : 67-77.



Charpy, A., Bonnet, S., Le Borgne, R. 1986. Environnement, matière organique particulaire et production phytoplanctonique. Notes et documents ORSTOM, N° 28 : 81-113.

Charpy, A., Blanchot, J., Lo, L., 1992. Contribution des cyanobactéries (*Synechococcus spp.*) à la production phytoplanctonique dans un lagon d'atoll fermé (Takapoto, Tuamotu, Polynésie Française). C. R. Acad. Sci., Paris, 314, sér. III, : 395-401.

Charpy, L., Charpy-Roubaux, C. J., 1990. Trophic structure and productivity of the lagoonal communities of Tikehau atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). Hydrobiologia 207 : 43-52.

Cheffort, N., 1988. Les caractéristiques biologiques du stock naturel d'huîtres perlières (*Pinctada margaritifera*, L. 1758) dans l'atoll de Takapoto. (Tuamotu, Polynésie française). Rapport E.N.S.A.R.

Chellam, A., 1987. Biology of pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould). C. M. F. R. I., Bulletin n°39, 13-20.

Chevalier, J.P., Salvat, B., 1976. Le lagon de l'atoll de Taiaro in Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. Etat des connaissances. ORSTOM ed., Papeete, 1984, 1 : 116-117.

Chevalier, J.P., Denizot, M., Ricard, M., Salvat, B., Sournia, A., Vasseur, P., 1979. Géomorphologie de l'atoll de Takapoto. J. Soc. Océanistes, 35 (62) : 9-18.

Coeroli, M., De Gaillande, D., Landret, J.P., Coatanéa, D., 1984. Recent innovations in cultivation of molluscs in French polynesia. Aquaculture, 39: 45-67.

Dagnélie, P., 1975. Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. Tome II: (2^e édition), 463 pages.

Delesalle, B., 1990. Ecologie du phytoplancton des lagons de Polynésie Française. Thèse. Ecole Pratique des Hautes Etudes : 214 p.

Deslous-Paoli, J.M., Héral, M., Berthome, J.P., Razet, D., Garnier, J., 1982. Reproduction naturelle de *Crassostrea gigas* Thunberg, dans le bassin de Marennes-Oléron en 1979 et 1981 : Aspects biochimiques et énergétiques. Rev. Trav. Inst. Pêches marit. 45(4) : 319-327.

Deslous-Paoli, J.M., Héral, M., 1984. Transferts énergétiques entre la nourriture disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole et l'huître *Crassostrea gigas* âgée de un an. Haliotis, 14, 79-90.

Deslous-Paoli J.M., Héral, M., 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. Aquat. Liv. Resour., 1 : 239-249.

Dubois, F., Gilles, A., Hamilton, J.K., Rebecs, P.A., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugar and related substances. Anal. Chem., 28 : 350-356.



Elliot J.M., Davidson, W., 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animals energetics. *Oecologia* (Berlin), 19 : 195-201.

Gouletquer P., 1989. Etude des facteurs environnementaux intervenant sur la production de la palourde japonaise d'élevage *Ruditapes Philipinarum*. Thèse Université Bretagne Occidentale. Fac. Sci. Brest, N° 76.

Grand S., Coeroli, M., Siu, P., Landret J. P., Yen, S., 1984. Exploitation du milieu lagunaire in Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. Etat des connaissances. ORSTOM ed., Papeete, 1984, 1 : 94-95.

Grizel H., Chagot, D., 1991. Etude des lésions du manteau in *Pinctada margaritifera*. Le manteau, ses altérations en Polynésie. Rapport final action CORDET 88/210 : 123-140.

Grizel, H., Weppe, M., Comps, M., Chagot, D. 1986. Etude des mortalités de l'huître perlière *Pinctada margaritifera* dans l'archipel des Tuamotu (Polynésie française). Rapport IFREMER, DRV 86, Centre de Brest : 22p.

Gros, R., Jarrige, F., Fraizier A., 1980. Le lagon de Rangiroa in Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. Etat des connaissances. ORSTOM ed., Papeete, 1984, 1 : 111-113.

Guédrat, J.A., Rougerie, F. 1978. Etude physico-chimique et planctologique du lagon de l'atoll de Takapoto. Rapport ORSTOM, Nouméa : 39 p.

Hauti, A., Tehoiri, G.A., Tchoung, M., Matitai, G. 1987. L'aquaculture nacrifère et perlière à Takapoto en 1986. Rapport du Service de la Mer et de l'Aquaculture : 26 p.

Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., 1983. Valeur énergétique de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* estimée par mesurés microcalorimétriques et par dosages biochimiques. *Oceanologica acta* . Vol. 6; N°2 : 193-199.

Héral, M., Razet, D., Maestrini, S., Garnier, J., 1980. Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du Bassin de Marennes-Oléron. Apport énergétique pour la nutrition de l'huître. C.I.E.M. C. N. 1980/ L : 44, 14 p.

Héral, M., Razet, D., Deslous-Paoli, J.M., Berthome, J.P., Garnier, J., 1983a. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (FRANCE). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*; 46 (2) : 97-119.

Héral M., Deslous-Paoli J.M., Sornin, J.M., 1983b. Transfert énergétique entre l'huître *C. gigas* et la nourriture potentielle dans un bassin ostréicole : premières approches. *Oceanis*, 9 : 169-194.

Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., Razet, D., Prou, J., 1984. Essai de mise en évidence in situ de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau à l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas*. *Océanis*. Vol. 10, Fasc 4.



Héral, M., Bacher C., Deslous-Paoli, J.M., 1989. La capacité biotique des bassins ostréicoles. Ed. Troadec J.P., Gauthier Villars, Paris.

Intes, A., 1982. La nacre en Polynésie française (*Pinctada margaritifera* Linné, Mollusca, Bivalvia). Evolution des stocks naturels et de leur exploitation. Notes et doc. océanogr. ORSTOM-Papeete, 16 : 48 p.

Intes, A., 1988. Pearl farming responsible of its own death? 6th Int. Coral Reef Congr., Townsville, August 1988 : 6p.

Intes, A., Charpy-Roubaux, C., Charpy, L., Lemasson, L., Morize, E., 1990. Les lagons d'atolls en Polynésie française: bilan des travaux du programme "ATOLL" (Années 1981-1987). Notes et doc. océanogr., ORSTOM Tahiti, N° 43 : 136p.

Lachhar-Cheffort, N., Intes, A., 1989. Les caractéristiques biologiques du stock naturel d'huîtres perlières (*Pinctada margaritifera* L., 1758) dans l'atoll de Takapoto. Journées de la recherche, 22-23-24 Nov. 1989, Tahiti, Polynésie française : 55-63.

Leca, L., 1992. Etude des épibiontes associés à l'huître perlière *Pinctada margaritifera* (L) var. *Cumingii* (Jameson) dans deux atolls de polynésie Française. Thèse Université Française du Pacifique, 170 p.

Legendre, L., Demers, S., Delesalle, B., Harnois, C., 1988. Biomass and photosynthetic activity of phototrophic picoplankton in coral reef waters (Moorea Island, French Polynesia). Mar. Ecol. Progr. Ser., Vol 47 : 153-160.

Lowry, O.M., Roseborough, N.I., Farrand, A.L., Randall, R.J., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. J. Biol. Chem., 193 : 107-116.

Lucas, A., Beninger, P., 1985. The use of physiological condition indices in marine bivalve aquaculture. Aquaculture, 44 : 187-200.

Magnier, Y., Wauthy, B., 1976. Esquisse hydrologique du lagon de Takapoto (Tuamotou). Cah. O.R.S.T.O.M.; Sér. Oceanogr. Vol. XIV(n° 4) : 279-287.

Malara G., Charra R., 1972. Dosage des glucides particuliers selon la méthode de Dubois. Note de travail, S.Z. Villefranche sur mer, 5 p.

Mao Che, L., Payri, C., Le Campion, T., 1993. Biodégradation des coquilles d'huîtres perlières (*Pinctada margaritifera* (Linné). var. *cumingii* (Jameson). Actes des troisièmes journées de la recherche en polynésie Française : 73-76.

Marquès, A., Fougerouse, A., Loyat, A., Coste, F., Weppe, M., Bouix, G., 1991. Mortality in populations of black-lipped oysters from French Polynesia : occurrence of a *gregarina* (protozoa) in the hind gut of bivalves. Congrès PAMAQ. Montpellier 2-4 avril 92. Poster.

Marsh, J.B., Weinstein, D., 1966. Simple charring method for determination of lipids. J. Lipids. Res., 7 : 574-576.



- Martin, M. 1989. Contribution à l'étude du picoplancton des lagons de Tahiti (Archipel de la société, Polynésie française). DEA Univ. Française Pac., 39 p.
- Menzel, D. W., Ryther, J. N., 1970. Distribution and cycling of organic matter in the oceans. In : Organic matter in natural waters. ed. by D. W. Hood. College, Alaska : 31-54.
- Morchid A., Masse, H., 1987. Valeur énergétique des tissus de la moule *Mytilus edulis galloprovincialis* (Lmk) en période de reproduction dans une baie eutrophe des Côtes Méditerranéennes Française. Haliotis, 16 : 159-171.
- Nascimento, I. A., 1991. *Crassostrea rhizophorae* and *Crassostrea brasiliana* in South America and Central America. In : Estuarine and Marine Mollusk Culture. W. Menzel ed., C.R.C. Press Inc : 125-134.
- Nasr, D.H., 1984. Feeding and growth of the pearl oyster *Pinctada margaritifera* (L.) in Dongonab Bay, Red Sea. Hydrobiologia, 110 : 241-245.
- North, B.B., 1975. Primary amines in California coastal waters : utilisation by phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 20 (1) : 20-27.
- Parache, A., Masse, H., 1986. Croissance de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) sur filières en mer ouverte en Méditerranée Nord Occidentale. Haliotis, 15 : 163-171.
- Parache, A., Masse, H., 1987. Influence des facteurs du milieu sur le cycle biologique de *Mytilus galloprovincialis* (LMK) en élevage sur corde dans l'anse de Carteau (Côte Méditerranéenne Française). Haliotis, 16 : 137-147.
- 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. Université de Paris VI : 204 p.
- Raillard, O., Deslous-Paoli, J.M., Héral, M., Razet, D., 1993. Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. Oceanologica Acta, 16, 1 : 73-82.
- Renon, J.P., 1977. Zooplancton du lagon de l'atoll de Takapoto (Polynésie française). Ann. Inst. Océanogr., 53 (2) : 213-236.
- Renon, J.P., 1978. Hydrologie du lagon de Faa in Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. Etat des connaissances. ORSTOM ed., Papeete, 1984, 1 : 94-95.
- Ricard, M., 1980. La production biologique in Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. Etat des connaissances. ORSTOM ed., Papeete, 1984, 1 : 147-180.
- Ricard, M., Delesalle, B., 1981. Le lagon de Scilly in Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. Etat des connaissances. ORSTOM ed., Papeete, 1984, 1 : 107-109.
- Ricard, M., Rougerie, F., 1980. Baie de Port-Phaeton in Les écosystèmes lagunaires de Polynésie Française. Etat des connaissances. ORSTOM ed., Papeete, 1984, 1 : 92-94.



- Richard, G., 1978. Abondance et croissance de *Arca ventricosa* dans le lagon de Takapoto. *Haliotis*, 9 (1) : 7-10.
- Richard, G., 1985. Richness of the great sessile bivalves in Takapoto lagoon. Proc. 5 th. Int. Coral Reef Congr. Tahiti, May 1985.
- Richard, G., 1987. Evolution de l'extension des mortalités massives de mollusques autres que la nacre (Bénitiers, Spondyles, Arches, etc.) à Takapoto. *Muséum National d'histoire naturelle*. 1897 (17) : 1-54.
- Richard, G., Salvat, B. Millous, O., 1979. Mollusques et faune benthique du lagon de Takapoto. *J. Soc. Océanistes*, 62 (25) : 59-68.
- Rougerie, F., 1979. L'environnement de l'Atoll de Takapoto-Tuamotu. Caractéristiques générales du milieu liquide lagonaire de l'atoll de Takapoto. *J. Soc. Océanistes*, Paris, 33 (62) : 35-45.
- Rougerie, F., 1980. Eléments du régime hydrologique de la Baie de Port Phaeton. Anonyme : 1-29.
- Salvat, B., Richard, G., 1985. Atoll de Takapoto. Archipel des Tuamotu. Proc. 5th. Int. Coral Reef Congr., Tahiti, 1 : 323-378.
- Scherrer B., 1983. Techniques de sondage en écologie. in *Stratégies d'échantillonnage en écologie*, Frontier éd., Masson : 63-162.
- Sheldon, R.W., 1972. Size separation of marine seston by membrane and glass-fiber filters. *Limnol. Oceanogr.* 17 : 494-498.
- Sokal R.R., Rohlf F.J., 1969. *Biometry*. Freeman and company ed., second edition.
- Sournia, A., Ricard, M., 1976. Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, Iles Tuamotu). *Vie et milieu*, Vol. XXVI, fasc 2, sér. B : 243-279.
- Stiger, V., Buestel, D., Cochard, J.C., Coutures, E., Robert, S., 1993. Etude de la respiration de l'huître perlière *Pinctada margaritifera* (L.) var. *Cumingii* (Jameson) en fonction de son état métabolique. Troisièmes journées de la recherche. Tahiti. Résumé.
- Strickland, J. D. H., 1972. Research on the marine planctonic food web at the Institute of Marine resources : a review of the post seven years of work. *Oceanogr. mar. Biol. A. Rev.* 10 : 349-414.
- Taguchi, S., Laws, E.A., 1987. Patterns and causes of temporal variability in the physiological condition of the phytoplankton community in Kaneohe Bay, Hawaiï. *J. Plankton Res.*, 9 (6) : 1143-1157.



Thielley, M., 1992. Etude cytologique de la gamétogénèse, de la sex-ratio et du cycle de reproduction chez l'huître perlière *Pinctada margaritifera* (L) var. *cumingii* (Jameson), (mollusques, bivalves). Comparaison avec le cycle de *Pinctada maculata* (Gould). Thèse Université Française du Pacifique : 233 p.

Thielley, M., Cabral, P., Weppe, M., Herbaut, C., 1989. Etude histologique et cytochimique de la gamétogénèse chez la nacre *Pinctada margaritifera* (L) var. *Cumingii* (Jameson). Journées de la recherche, 22-23-24 Nov. 1989, Tahiti, Polynésie française : 45-54. Thompson, R.J., Bayne, B.L., 1974. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis* L. Mar. Biol. 27 : 317-326.

Weppe, M., Fougerouse A., 1992. Programme de recherche général sur la nacre. Rapport d'avancement des travaux de l'action de recherche Pathologie Infectieuse. du P.G.R.N, 17 p.

Widdows, J., Fieth, P., Worral, C., 1979. Relationship between seston available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. Mar Biol., 50 : 195-207.



7. ANNEXES

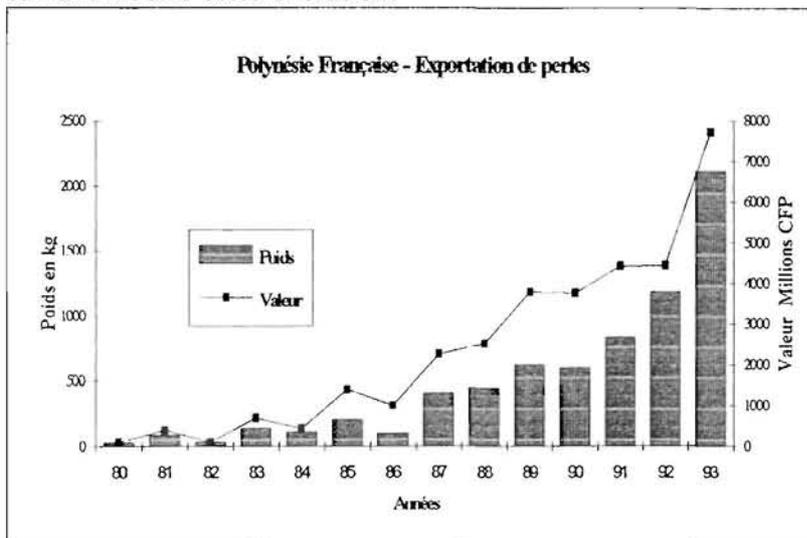


7.1. PROPOSITION DE MISE EN PLACE D'UN RESEAU DE SUIVI BIOLOGIQUE DE LA PERLICULTURE DANS LES LAGONS DE POLYNESIE FRANCAISE

CROISSANCE-STOCK-MILIEU

INTRODUCTION

La perliculture en Polynésie Française a connu ces 15 dernières années une expansion très rapide, pour atteindre une production de 2,2 tonnes de perles en 1994. Le graphique suivant illustre cette évolution.



Cette activité y est devenue essentielle. Les emplois directs se comptent par milliers dans les atolls et le chiffre à l'exportation a franchi la barre des 7 milliards de Francs Pacifique en 1994. Cependant certains problèmes biologiques (très forte mortalité de nacres en 1985) et économiques (marché de la perle) montrent qu'une gestion intégrée de la perliculture doit être

envisagée pour répondre aux demandes des professionnels, des décideurs, des administrations, et de la recherche. *Le manque de données spatio-temporelles fiables*, et notamment sur le plan de la gestion biologique des élevages, constitue à ce jour un frein à cette gestion. Dans cette optique, il convient de mettre en place un *suivi à long terme* des paramètres **Croissance-Stock-Milieu** sous la forme d'un *réseau spatial* constitué d'un certain nombre de sites de perliculture caractéristiques.



OBJECTIFS

Parmi les paramètres qui caractérisent l'état de santé des huîtres perlières, *la croissance et la mortalité* apparaissent comme les plus pertinents. Un suivi à long terme de ces paramètres permettra d'acquérir des données de référence pour chaque zone d'élevage. L'analyse de ces données fournira des éléments de comparaison entre sites. Le suivi temporel dans chaque site de perliculture permettra de déterminer les tendances de croissance : stabilité, amélioration, ou détérioration.

Les variations importantes des performances pourront être mises en relation avec différentes causes que l'on peut classer comme suit :

- Causes structurelles (tendance à long terme):
 - Evolution du stock de nacres cultivées.
 - Evolution du stock des compétiteurs (nacres naturelles, *pinctada macuclata* ou "pipi", bénitiers, arches, chama, etc.).
 - Evolution de maladies éventuelles.
 - Bio-accumulation de polluants.

- Causes accidentelles
 - Accidents climatiques.
 - Blooms phytoplanctoniques toxiques.
 - Apparition soudaine de maladies associées à une mortalité.
 - Pollutions.

Dans l'état actuel de forte croissance des cheptels, il paraît indispensable d'acquérir dès à présent un minimum d'information concernant l'évolution des stocks en élevage et de la capacité nutritive du milieu.

Ces données trouveront leur utilité à différents niveaux :

- Pour une ferme perlière : situation des performances de croissance par rapport aux données de référence.
- Pour l'aménageur : détermination empirique des seuils critiques des charges en élevage à ne pas dépasser pour un site d'élevage donné.
- Pour le scientifique : utilisation de ces données de base par les différents organismes étudiant les capacités nutritives des lagons.

Dans un premier temps, à partir de Juin 1994, un premier suivi sur 4 sites sera effectué. Le choix de ces sites a été dicté par les facilités qu'ils offrent actuellement (coûts réduits, accessibilité) grâce aux antennes de l'EVAAM, de l'IFREMER et de l'ORSTOM.

Dans un avenir proche, des moyens devront être dégagés pour étendre ce réseau simplifié aux principaux sites de perliculture. Des informations complémentaires pourront y être rajoutées progressivement.

ASPECTS PRATIQUES DU RESEAU

Pour chaque zone d'élevage, on prendra comme principe de compléter un *suivi scientifique* sur un point, par un *suivi effectué par les perliculteurs* au sein même de leur entreprise. Afin d'augmenter le nombre de mesures dans chaque atoll et de juger de la variabilité spatiale des élevages, une participation maximum de perliculteurs est espérée.

La première phase de la mise en place du réseau concerne les 4 sites suivants :

- **Takapoto** (Antenne EVAAM)
- **Rangiroa** (Antenne EVAAM)
- **Tikehau** (Antenne EVAAM et Station ORSTOM)



- **Vairao** (Centre IFREMER; référence île haute)

Suivi scientifique

Croissance

Sur chaque zone, un site sera sélectionné. Un lot de 120 nacres homogène en taille (70 mm) y sera mis en élevage au mois de Juin 1994. Tous les 3 mois (juin, sept, déc, mars, juin), un échantillon de 20 nacres sera prélevé et les mesures suivantes seront effectuées :

- hauteur,
- poids total humide,
- poids sec de coquille,
- poids sec de chair,
- poids de cendres,
- composition biochimique de la chair (protides, lipides, glucides, glycogène)
- observations complémentaires (évolution du sac perlier, bio-salissures, état des gonades).

Chaque année, au mois de Juin, un nouveau lot sera mis en place.

Stock

Dans un premier temps, une simple enquête sera effectuée dans l'année afin d'estimer le nombre de nacres en élevage et le nombre de nacres greffées.

Une réflexion sera menée en parallèle pour élaborer plus précisément une stratégie d'échantillonnage adaptée au stock en élevage.

Milieu

Suivi hydrologique de base : température, salinité, matière particulaire, chlorophylle.
Données météorologiques : température, vent, ensoleillement, pluviométrie.

Suivi chez les perliculteurs

Chez chaque perliculteur, un lot de 50 nacres numérotées (5 chapelets de 10 nacres) de taille homogène (70 mm), issu de leur propre élevage, sera mesuré durant un an et renouvelé chaque année au mois de juin (les 50 nacres de l'année précédente retournent alors dans le cycle d'élevage normal du perliculteur).

Le perliculteur devra travailler ces nacres comme celles de son élevage (profondeur d'immersion, fréquence de nettoyage, etc.). La mesure de la hauteur de tous les individus (entre les barbes de croissance) sera effectuée tous les trois mois (Juin, Sept, Déc, Mars, Juin) à l'aide d'un pied à coulisse. Les nacres mortes seront recensées.

Une feuille de saisie des données sera fournie et collectée tous les trois mois. Outre les mesures de la hauteur, le perliculteur pourra y faire figurer toute observation ou incident (fréquence de nettoyage, salissures, anomalies de la qualité des eaux, etc.) qui peut avoir eu lieu entre deux prélèvements).

A la fin de chaque année, un document de synthèse sera diffusé à chaque participant ainsi qu'une mise en forme des résultats propres à l'entreprise.



7.2. COMPORTEMENT NUTRITIONNEL ET CROISSANCE DE L'HUITRE PERLIERE, *PINCTADA MARGARITIFERA*, AU SEIN DE L'ECOSYSTEME LAGONAIRE DE TAKAPOTO

Détermination de la charge en élevage en fonction des capacités trophiques de l'atoll

PREMIERS ELEMENTS DE REFLEXION

INTRODUCTION

L'atoll de Takapoto est actuellement le siège d'une activité de perliculture très intense. Les fortes mortalités rencontrées en 1985-86 posent le problème de la capacité trophique du lagon. Dans ce milieu quasi-fermé, il apparaît que le stock d'huîtres perlières ne peut pas dépasser un certain niveau sans risque de dégradation (diminution de la croissance, mortalités, maladies...). L'estimation d'un niveau optimum est de première importance, notamment en matière de gestion de la perliculture.

Sa taille réduite, ses faibles échanges avec l'extérieur et sa grande homogénéité spatiale font du lagon de Takapoto un milieu propice à la modélisation. La production d'huîtres perlières et la problématique qu'elle soulève justifie l'utilisation de modèles proches de ceux pratiqués sur le Bassin de Marennes-Oléron (BACHER, 1989 et RAILLARD, 1992). Par ailleurs on peut espérer que les quelques éléments de simplification apportés par les caractéristiques intrinsèques de cet écosystème, faciliteront la modélisation. Le modèle « huître perlière » pourrait ainsi faire progresser la conception et la validation des modèles de gestion.

Ce document présente brièvement les différents processus du fonctionnement lagonaire qui devront être intégrés dans la construction de ce modèle.

I. MODELISATION DE LA CROISSANCE DE L'HUITRE PERLIERE *PINCTADA MARGARITIFERA*.

I.1. Paramètres du modèle

Chaque étape de la nutrition va être transcrite mathématiquement:

- ⇒ Filtration en fonction de la taille
- ⇒ Production de pseudo-fécès et relation allométrique
- ⇒ Ingestion
- ⇒ Absorption
- ⇒ Absorption directe du dissous.

Les fonctions suivantes seront aussi étudiées pour établir un bilan énergétique:

- ⇒ Respiration en fonction de la taille
- ⇒ Effort de ponte
- ⇒ Energie consacrée à la construction de la coquille
- ⇒ Rythme nyctéméral d'activité

Chacun de ces points a fait, fait et fera l'objet d'expérimentations au COP de Tahiti, et in situ à Takapoto. Les données déjà acquises font l'objet de rapport en cours de rédaction sur



la physiologie de la Nacre (fiche Nutrition n°19, et fiche Ecophysiologie n°8 du PGRN). Les outils de mesure des fonctions physiologiques devraient faire l'objet de perfectionnement qui permettront une meilleure estimation de ces différents paramètres en précisant les notions de variabilité temporelle encore incertaines (rythme nyctéméral de respiration, de filtration...).

I.2. Variables forçantes du modèle

Les différents facteurs forçants du milieu impliqués dans la croissance sont les suivants :

- ⇒ Seston minéral
- ⇒ Seston organique
- ⇒ Chlorophylle
- ⇒ P, L, G convertis en énergie
- ⇒ Glucides et acides aminés dissous convertis en énergie

Le présent rapport expose les grandes sources de variabilité spatio-temporelle de ces facteurs et fixe leur niveau moyen. Ces considérations serviront à la construction de séries journalières extrapolées dans un premier temps.

L'effet saisonnier n'étant pas prédominant, des cycles de plus courtes périodes restent toujours à mettre en évidence (reliés à la météorologie locale) ou sont à confirmer (variation nyctémérale). Un suivi de ces paramètres en continu sur courte période mais stratifié selon la météorologie apparaît indispensable. Il permettrait d'affiner les séries journalières.

I.3. Validation du modèle

Dans un premier temps, la croissance pondérale simulée sera comparée à celle mesurée à Takapoto en 1991 (et faisant en partie l'objet de ce rapport). Cette première validation sera effectuée milieu 95. Les lacunes du modèle seront dévoilées.

Les nouvelles mesures de croissance (réseau, PGRN), de l'écophysiologie (amélioration et automatisation des systèmes de mesure) et du milieu (différentes missions d'acquisition en continu) permettront l'élaboration d'un modèle amélioré (année 96).

II. MODELISATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

L'introduction d'un modèle de production primaire revêt une importance déterminante puisque toute la nourriture disponible pour les nacres est produite sur le lieu même d'élevage. Takapoto est un milieu quasi-fermé : ce que les nacres filtrent a été produit peu de temps avant et dans le même environnement. Bien que l'ajout de paramètres à un modèle soit toujours un peu délicat (risque d'augmentation de l'incertitude), une modélisation de la nourriture mise à disposition des nacres semble indispensable.

Une première approche a été effectuée à l'ORSTOM de Tahiti : il conviendrait de l'adapter à nos besoins.

Une estimation du stock d'huîtres perlières (naturel et en élevage), et du stock de compétiteurs apparaît nécessaire. C'est une opération de première importance indépendamment des besoins du modèle. En attendant une nouvelle estimation, les données de la bibliographie (RICHARD 1978, 1983, 1985) fourniront une première approche.

III. MODELISATION DE L'HYDRODYNAMISME LAGONAIRE

Il est apparu des phénomènes d'hétérogénéité spatiale pour certains paramètres au sein du lagon (SOURNIA et RICARD, 1976), mais toujours sur de faibles périodes de temps. Ainsi sur une année, ces différences s'inversent, et le lagon apparaît très homogène. Par conséquent les huîtres ont globalement la même quantité de nourriture à leur disposition à l'échelle annuelle, mais des déficits ponctuels peuvent apparaître occasionnellement. Ces déficits



peuvent avoir un effet de stress sur les populations en élevage (déclenchement de ponte). Il est donc intéressant de préciser ces observations. Une première étude courantologique (GUEREDRAT et ROUGERIE, 1978) a mis en évidence l'existence d'une dérive superficielle (Est - Ouest) et d'un contre courant de profondeur dont la vitesse (assez faible) et la direction dépendent du régime des vents. Ces courants pourraient être à l'origine des distributions spatiales occasionnellement rencontrées.

A la suite de cela, une question se pose : quel impact aurait l'augmentation du stock d'huîtres perlières dans la partie Est du lagon sur les huîtres placées à l'Ouest ? Cette notion d'interaction entre stocks au sein même du lagon est à envisager et pourrait être approchée par une modélisation courantologique en boîte. Cette dernière pourrait aussi fournir des indications pour repérer les zones favorables au collectage.

La modélisation de cet hydrodynamisme faisant intervenir les conditions météorologiques serait l'étape finale du modèle, et devrait permettre une compréhension satisfaisante de l'écosystème lagonaire.

CONCLUSION

Au delà de son rôle prédictif, ce modèle permettra de comprendre les différents processus-clés impliqués dans la croissance de l'huître perlière. Ses propriétés et ses failles sont autant de pistes de recherche pour améliorer notre compréhension du système.

Il devrait fournir par simulation l'estimation d'un stock optimal de nacres à mettre en culture et sa répartition préférentielle dans l'atoll de Takapoto.

Les différentes fractions du modèle, présentées succinctement dans ce document, sont issues des récents travaux sur le milieu lagonaire de Takapoto. Dans l'état actuel, seul le modèle de croissance est approximativement défini ; sa mise au point pratique débutera au cours de l'année 95. Les éléments de réflexion présentés ici sont préliminaires. Ils devront être complétés pour qu'un modèle rigoureux et adéquat soit mis en place : ce travail fera l'objet d'une thèse, pour laquelle une demande de bourse IFREMER sera faite en avril 1995.

Au delà de son intérêt en matière de gestion, ce projet de modélisation permettra aussi de cerner et comprendre les grandes structures d'un écosystème conchylicole original. Le milieu lagonaire de Takapoto présente des singularités qui permettent d'espérer une modélisation satisfaisante. Ce modèle suppose aussi la synthèse d'un grand nombre d'études menées sur le lagon de Takapoto et sur l'huître perlière. Clé de voute d'un programme il se veut fédérateur de plusieurs équipes de recherche.

Perspectives pour l'établissement du modèle

1995

- Rédaction de publications concernant le milieu hydrologique de Takapoto, et la physiologie de *Pinctada Margaritifera*.
- Premier établissement du modèle de croissance.

1996

- Acquisition en continu (sonde multiparamètre et enceinte de mesure in situ) de données sur le milieu et sur la physiologie de la nacre sur une durée pluri-hebdomadaire, en essayant une stratification selon la météorologie.
- Nouvelle calibration du modèle de croissance.
- Estimation des stocks de nacres et des compétiteurs.

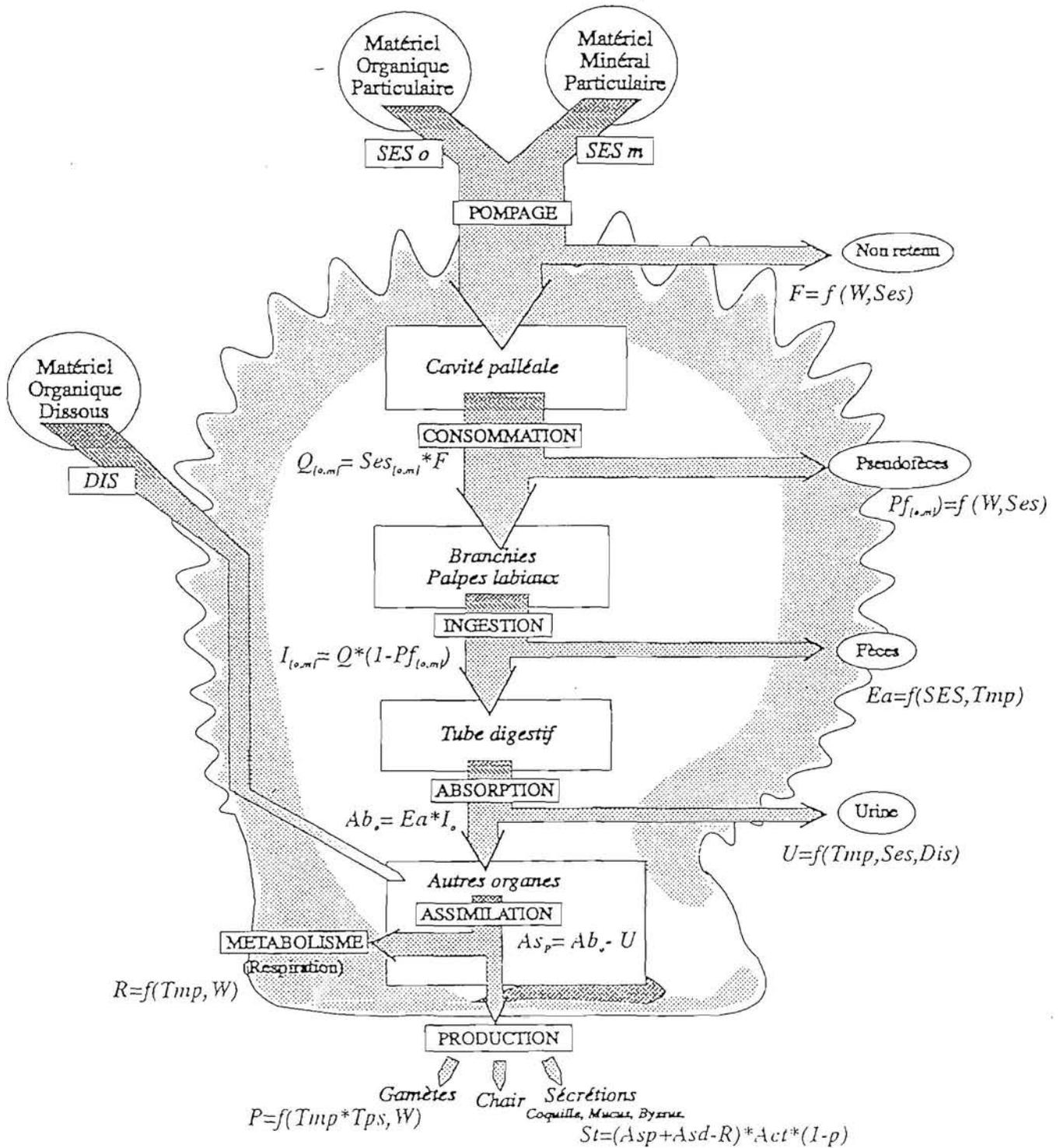


1997

- Introduction des modèles de production primaire et d'hydrodynamisme.
- Compilation du modèle complet.

Enfin il pourrait être envisagé de généraliser ce modèle à d'autres atolls perliers par l'intermédiaire du réseau qui se met en place et du programme TYPATOLL lancé à l'ORSTOM. Le modèle de Takapoto pourrait donc être adapté à d'autres atolls.

Fig 60 : Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de *Pinctada Margaritifera*



RAPPORTS INTERNES DRV 1995

N° RI DRV	DEPARTEMENT	LABORATOIRE	AUTEURS	TITRE	DATE SORTIE	DIFFUS	NB PAGES	TIRAGE
95-01	DRV/RA	RA/PORT EN BESSIN	PH.GOULLETQUER, J.P.JOLY, E.LE GAGNEUR, F.RUELLE	LA MYTILICULTURE DANS LA MANCHE, BIOMASSES EN ELEVAGE ET CROISSANCE DE MYTILUS EDULIS.L	fév-95	Libre	83	150
95-02	DRV/RA	CREMA	J.HUSSENOT, N.BROSSARD	PREMIERS ESSAIS AUTOMNAUX DE CULTURE EN MASSE (24m3) DE DIATOMÉES SUR EAU DE MER FERTILISÉE EN N, P, Si	jan-95	Rest	48	80
95-03	DRV/RA	L'HOUMEAU	J.KOPP	SITUATION, EVOLUTION RECENTE ET PERSPECTIVES DE L'OSTREICULTURE RETAISE	mar-95	Libre	115	120
95-04	DRV/RH	ST PEE/S/NIVELLE	P.PROUZET, K.METUZALS, C.CABOCHE	L'ANCHOIS DU GOLFE DE GASCOGNE, GENERALITES ET CAMPAGNE DE PECHE EN 1993	jan-95	Libre	54	50
95-05	DRV/VP	ETUDES TECHNICO-REGLEMENTAIRE	E.ABADIE, A.PRINGARBE	MASSE NETTE DU SAUMON FUME SOUS VIDE. COMPARAISON DE METHODES	avr-95	Confidentielle	87	?
95-06	DRV/VP	ETUDES TECHNICO-REGLEMENTAIRE	M.LEGLISE, E.ABADIE, H.LOREAL, A.DANIEL, M.LUCON, J.NOEL	BILAN ANALYTIQUE SUR LES CONSERVES APPETISEES DE SARDINES A L'HUILE	avr-95	Confidentielle	122	?
95-07	DRV/VP	ETUDES TECHNICO-REGLEMENTAIRE	C.MICHEL	ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE. LE MERCURE DANS LES THONIDES	avr-95	Confidentielle	44	?
95-08	DRV/VP	ETUDES TECHNICO-REGLEMENTAIRE	M.LEGLISE	ETAT DES LIEUX DES DONNEES DISPONIBLES	avr-95	Confidentielle	33	?
95-09	DRV/VP	ETUDES TECHNICO-REGLEMENTAIRE	M.LEGLISE, E.ABADIE, H.LOREAL, A.DANIEL, M.LUCON	BILAN ANALYTIQUE SUR LES CONSERVES APPETISEES DE MAQUEREAU	avr-95	Confidentielle	89	?
95-10	DRV/VP	ETUDES TECHNICO-REGLEMENTAIRE	M.LEGLISE, E.ABADIE, A.DANIEL, J.NOEL	MASSES DE POISSONS DANS LES CONSERVES APPETISEES. COMPARAISON DE METHODE	avr-95	Confidentielle	64	?
95-11	DRV/VP	ETUDES TECHNICO-REGLEMENTAIRE	C.MICHEL, E.ABADIE, H.LOREAL	SAUMON FUME : EXPLOITATION DE DONNEES ANALYTIQUES IFREMER	avr-95	Confidentielle	40	?
95-12	DRV/VP	GENIE ALIMENTAIRE	C.KNOCKAERT	FUMAGE ELECTROSTATIQUE : APPLICATION AU POISSON	mar-95	Confidentielle	20	65
95-13	DRV/VP	GENIE ALIMENTAIRE	C.KNOCKAERT	LA FILIERE FRANCAISE DES PRODUITS DE LA MER : ASPECTS TECHNOLOGIQUES	jun-95	Libre	20	63

RAPPORTS INTERNES DRV 1995

95-14	DRV/RH - DEL	RH/NANTES	D.HALGAND, G.ARZUL, E.ERARD-LE DENN, L.FIANT, J.HUET, F.QUINIOU, F.ROGER	SURVEILLANCE ECOLOGIQUE ET HALIEUTIQUE DE L'ENVIRONNEMENT MARIN DU SITE DE LA CENTRALE DE PENLY (MANCHE-EST) : ANNEE 1994.	jun-95	restreinte	132	37
95-15	DRV/RA	RA/BREST ECLOSERIE ARGENTON	R.ROBERT, PH.MINER, J.L.NICOLAS, M.MAZURET, J.P.CONNAN	ETUDES SUR LES MORTALITES LARVAIRES DE LA COQUILLE ST JACQUES PECTEN MAXIMUS EN ECLOSERIE	jul-95	Libre	51	30
95-16	DRV/RA	RA/STATION DE BOUIN	J.HAURE, J.P.BAUD	APPROCHE DE LA CAPACITE TROPHIQUE DANS UN BASSIN OSTREICOLE (BAIE DE BOURGNEUF)	jun-95	Libre	103	40
95-17	DRV/RA	RA/STATION DE BOUIN	J.P.BAUD, E.BRISSET, M.CARDINAL	AFFINAGE CONTROLE EN BASSIN DE L'HUITRE CREUSE CRASSOSTREA GIGAS	sep-95	Libre	35	60
95-18	DRV/RA	RA/TAHITI	D.BUESTEL, S.POUVREAU, J.TIAPARI, S.BOUGRIER, J.M.CHABIRAND, P.GEAIRON, A.FOUGEROUSE	ECOPHYSIOLOGIE DE L'HUITRE PERLIERE. APPROCHE DES RELATIONS ENTRE LA CROISSANCE DE L'HUITRE PINCTADA MARGARITIFERA ET LE MILIEU DANS LE LAGON DE TAKAPOTO	jun-95	Libre	132	50

