



# Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron

Mollusque benthique  
Organisation trophique  
Compétition trophique  
Suspensivore  
Échantillonnage stratifié  
Soft-bottom mollusc  
Trophic system  
Trophic competition  
Suspension-feeder  
Stratified sampling

Pierre-Guy SAURIAU <sup>a</sup>, Véronique MOURET <sup>b</sup>, Jean-Philippe RINCÉ <sup>b</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire Écosystème Conchylicole, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Mus de Loup, B.P. 133, 17390 La Tremblade, France.

<sup>b</sup> Laboratoire de Biologie Marine, Université de Nantes, 2 rue de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex 03.

Reçu le 20/4/88, révisé le 13/10/88, accepté le 26/10/88.

## RÉSUMÉ

L'estimation des stocks des mollusques benthiques non-cultivés constitue l'un des maillons de l'étude globale engagée dans le bassin ostréicole de Marennes-Oléron. La technique de sondage employée relève du type échantillonnage aléatoire stratifié. Les résultats sont exprimés selon trois descripteurs : la richesse spécifique, l'abondance et la biomasse. Au printemps 1984, la biomasse des mollusques non cultivés représente environ 20% des stocks d'huîtres *Crassostrea gigas* Thunberg, en élevage. Selon le descripteur richesse spécifique, l'organisation trophique de la malacofaune non-cultivée apparaît homogène dans l'ensemble du bassin, à l'exception des estuaires de Charente et de Seudre où elle se simplifie : la dominance des espèces suspensivores-dépositives s'accroît. Sur tous les estrans vaseux, les dépositives *Hydrobia ulvae* et *Abra tenuis* dominent en densité, ainsi que les suspensivores-dépositives *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. *A contrario*, les suspensivores dominent en biomasse dans les zones subtidales et les estrans sableux. Ces suspensivores, *Cerastoderma edule*, *Crepidula fornicata*, *Mytilus edulis* et *Solen marginatus*, représentent en biomasse 75% du stock total des mollusques non cultivés. La concordance étroite entre, d'une part, cette organisation trophique et ses variations spatiales et, d'autre part, la typologie hydrologique de ce bassin, indique que la turbidité des eaux semble être le facteur principal qui contrôle les flux d'énergie dans cet écosystème. La présence de cultures ostréicoles modifie localement cette organisation trophique, en favorisant soit les dépositives soit les suspensivores-dépositives. Le niveau de compétition trophique huitre-suspensivores non cultivés dépend, d'une part, des capacités physiologiques des espèces (taux de filtration et efficacité de rétention des particules) et, d'autre part, de la localisation spatiale des stocks non cultivés et des stocks ostréicoles vis-à-vis du trajet des flux nutritifs. De ce fait, il est montré qu'à l'échelle de ce bassin ostréicole, les effets de la compétition trophique huitre-suspensivores naturels sont négligeables, alors que localement ces effets peuvent être établis, notamment dans le centre du bassin de Marennes-Oléron.

*Oceanologica Acta*, 1989, 12, 2, 193-204.

## ABSTRACT

Trophic system of wild soft-bottom molluscs in the Marennes-Oléron oyster-farming bay

Stock assessment of wild soft-bottom molluscs formed part of a study carried out in the Marennes-Oléron oyster-farming bay. The sampling design was based on a stratified random sampling. The results are presented using three descriptors: species richness, abundance, and biomass. In spring 1984, wild molluscs corresponded to nearly 20% of oyster-rearing stocks. Knowledge of the feeding behaviour and geographical distribution of the various trophic groups within the bay enables to estimate trophic competition with the cultivated species (*Crassostrea gigas* and *Mytilus edulis*).

Five trophic groups were specified: suspension-feeders, deposit-feeders, suspension/deposit-feeders, carnivores and herbivores. Their organization in terms of species number seemed to be homogeneous throughout the bay, with the exception of the Charente and Seudre estuaries. In these areas, the trophic system was conspicuously reduced: the dominance of mixed groups composed of suspension/deposit-feeders increased. Geographically, suspension-feeders were more numerous in the sublittoral areas and also in the sandy tidal flats.

The biomass of these suspension-feeders (e.g. *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* and *Solen marginatus*) corresponded to 75% of the wild mollusc stock. In contrast, the deposit-feeding *Hydrobia ulvae* and *Abra tenuis* were more numerous on all mud flats, as were the suspension/deposit-feeding *Macoma balthica* and *Scrobicularia plana*. The close concordance between this trophic system and its local geographical variations, on the one hand, and the hydrological typology of the bay on the other, indicated that water turbidity appears to be the main factor structuring this ecosystem, with sediment type exercising a secondary influence. The presence of oyster-farming cultures will also affect the molluscan trophic system by encouraging those deposit-feeders or suspension/deposit-feeders. In the case of suspension-feeding molluscs, it was necessary to integrate physiological capacities, i.e. filtration rate and particle retention efficiency. It thus appears that trophic competition with oysters has to be defined in terms of geographic distribution of oyster stock and wild suspension-feeding stock in relation to direction of tidal currents and, consequently, quantities of food supply. Our results suggest that trophic competition between wild suspension-feeders and *Crassostrea gigas* is negligible on a large geographic scale because of the extent of intensive oyster culture in all parts of the bay. In contrast, significant effects of this trophic competition are noticed on a small geographic scale, particularly in the centre of the Marennes-Oléron bay.

*Oceanologica Acta*, 1989, 12, 2, 193-204.

## INTRODUCTION

Dans le cadre de l'étude de l'écosystème du bassin de Marennes-Oléron (fig. 1), une première estimation des stocks des mollusques benthiques non cultivés a été effectuée au printemps 1984. Prolongeant les travaux de bionomie benthique quantitative réalisés dans les pertuis charentais par Hily (1976), elle étend à l'ensemble de la malacofaune benthique les premières estimations des stocks des populations naturelles de *Mytilus edulis* et *Crepidula fornicata* effectuées dans ce bassin ostréicole (Massé, Lagardère, 1981). Elle vient aussi compléter les estimations annuelles des stocks d'huîtres en élevage (*Crassostrea gigas*), selon une méthodologie décrite par Bacher *et al.* (1986). Les stocks des mollusques benthiques non cultivés atteignent 14 400 ± 3 000 tonnes en biomasse fraîche (Sauriau, 1987). Ceci représente, pour l'année 1984, quatre fois les stocks de moules *Mytilus edulis* cultivées sur les bouchots du nord du bassin et de Charente (Boromthanarat, 1986) et environ 20% des stocks d'huîtres japonaises cultivées sur les estrans de la baie (fig. 2). Cette première estimation réelle, supérieure aux prévisions antérieures (Héral, 1987), renforce l'idée que le rôle des mollusques compétiteurs trophiques des huîtres, dans ce bassin ostréicole, n'est peut-être pas négligeable.

Cependant, de manière à mieux définir la notion de « compétiteurs trophiques des huîtres *C. gigas* en élevage », ce résultat global doit être affiné en termes d'organisation trophique et de structure spatiale. Dans une première étape, ceci peut se faire en distinguant

les différents régimes alimentaires des mollusques non cultivés. Il apparaît ensuite nécessaire de préciser, à l'échelle de ce bassin ostréicole, la répartition géogra-

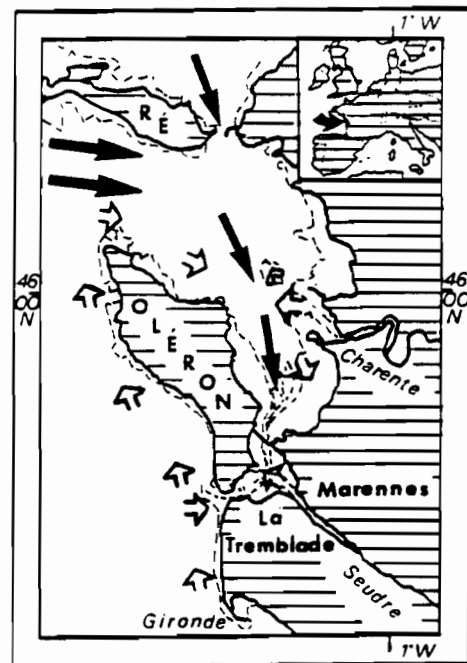


Figure 1  
Situation du bassin de Marennes-Oléron. Principaux apports d'eaux océaniques (flèches pleines) et fluviales (flèches vides), simplifiés d'après Dechambenoy *et al.* (1977).

Outline map of the Marennes-Oléron bay showing penetration of seawater (solid arrows) and fresh-water (open arrows) into the bay (derived from Dechambenoy *et al.*, 1977).

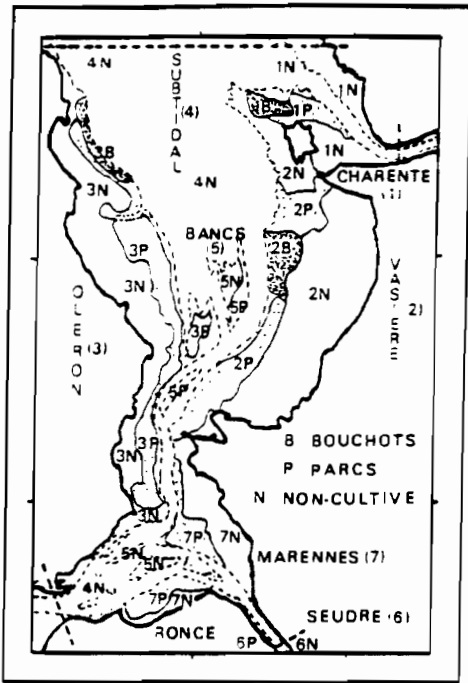


Figure 2  
Extension géographique des zones (superstrates) définies par le plan d'échantillonnage, notées 1 à 7 (d'après Sauriau, 1987) et des cultures : parcs à huîtres (P) et bouchots à moules (B).  
Extent of sampling geographic area noted 1 to 7 according to Sauriau (1987) and localization of intensive oyster cultures (P) and intensive mussel cultures "bouchots" (B).

phique, d'une part, des mollusques suspensivores non cultivés et, d'autre part, des mollusques en élevage, par rapport aux trajets des masses d'eaux.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

La stratégie d'échantillonnage retenue lors de cette étude relève, selon Cochran (1977), d'un échantillonnage aléatoire stratifié après allocation optimale de l'effort d'échantillonnage au sein des strates : la zone prospectée, d'une superficie de 180,44 km<sup>2</sup> est subdivisée en strates dans lesquelles sont réparties de manière optimale 370 stations (Sauriau, 1987). Chaque station comporte deux prélèvements de 0,1 m<sup>2</sup> effectués, soit avec une benne Smith Mc-Intyre, soit à l'aide d'un cadre de 0,1 m<sup>2</sup> dans le cas des parcs ostreicoles. Au cours de ce plan d'échantillonnage, l'ensemble des strates a été regroupé en sept zones, appelées superstrates (fig. 2). La détermination des mollusques s'est appuyée sur les travaux de Glémarec (1964) pour le genre *Abra*; Tebble (1966); Glémarec (1968) pour le genre *Spisula*; Fretter et Graham (1976; 1977; 1978 a; b: 1980) pour les prosobranches et les synonymies usuelles sur les travaux de Granier et Penez (1984).

La distinction des régimes alimentaires des mollusques benthiques repose sur diverses nomenclatures établies ou modifiées par Blegvad (1914), Pearson (1971), Wolff (1973), Newell (1979), Bachelet (1981). Même si la typologie trophique retenue ne peut être définitivement fixée (Wildish, 1984), les mollusques benthiques de substrats meubles peuvent se répartir en cinq groupes trophiques : les suspensivores (S), les suspensivores-dépósitosivores de surface (S-D), les dépósitosivores de

surface (D), les carnivores (C) *sensu lato*, prédateurs ou nécrophages et les herbivores (H).

Le terme d'organisation trophique plutôt que structure trophique est employé, en accord avec les définitions données par Bachelet (1981).

L'étude granulométrique des sédiments s'est effectuée selon un protocole utilisé par Chassé et Glémarec (1976) et Hily (1976) : les échantillons sédimentaires non décalcifiés sont séchés, pesés puis tamisés sous l'eau sur une maille de 63 µm; le résidu sec est ensuite pesé et tamisé sur une série de tamis Afnor. La classification des sédiments respecte la définition des types biosédimentaires décrits par Chassé et Glémarec (1976). L'indication des courants marins et fluviaux (fig. 1) provient des travaux de Dechambenois *et al.* (1977), et les vitesses de courants des travaux de L.C.H.F. (1973).

La description synthétique des tableaux de données est réalisée par l'analyse factorielle des correspondances (A.F.C.) dont Lebart *et al.* (1979) rappellent les principes d'interprétation.

## RÉSULTATS

### Sédiments et courants de marées (fig. 3)

Les sédiments de vases franches (taux de pélites ≥ 85%) prédominent sur toute la zone intertidale de l'est, depuis la Charente jusqu'à la Seudre, alors que les

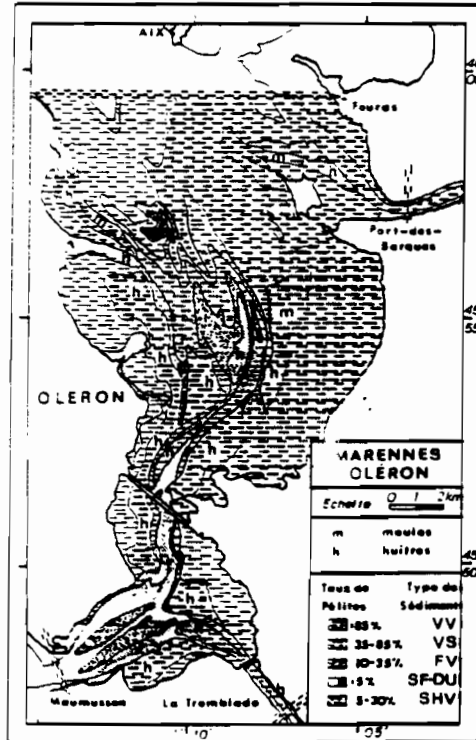


Figure 3  
Taux de pélites (éléments < 63 µm) dans les sédiments selon la classification des types biosédimentaires de Chassé et Glémarec (1976). Abréviations : VV = vase pure; VS = vase sableuse; FV = sable fin en vase; SF = sable fin; DU = sable dunare; SHV = sable hétérogène en vase.

Distribution of sediments according to mud content (particles < 63 µm). Sediment types are deduced from the sediment classification of Chassé and Glémarec (1976). Abbreviations: VV = sandy mud; VS = sandy mud; FV = fine muddy sand; SF = fine sand; DU = unstable sand; SHV = heterogeneous muddy sand.

Tableau 1

Liste des 60 espèces, synonymie usuelle et groupes trophiques (voir le texte pour les abréviations). Références : 1, Purchon (1968); 2, Pohlo (1969); 3, Pearson (1971); 4, Wolff (1973); 5, Fretter et Graham (1976; 1977; 1978 a; b; 1980); 6, Thompson-Brown (1976); 7, Glémarec (1979); 8, Newell (1979).

List of 60 species, synonymous species and trophic types. Abbreviations: (S) = suspension-feeders; (D) = surface deposit-feeders; (S-D) = suspension/deposit-feeders; (C) = carnivores; and (H) = herbivores.

Espece et synonymie usuelle	Groupe trophique	Source
<i>Anomia ephippium</i> L.	S	1
<i>Calyptraea chinensis</i> (L.)	S	5 8
<i>Cerastoderma edule</i> (L.) <i>Cardium edule</i>	S	1 4 8
<i>Chamelea striatula</i> (L.) <i>Venus striatula</i>	S	3 4 7
<i>Chlamys varia</i> (L.)	S	8
<i>Corbula gibba</i> (Olivi)	S	3
<i>Crassostrea gigas</i> Thunberg	S	8
<i>Crepidula fornicata</i> (L.)	S	1 5 8
<i>Cultellus pellucidus</i> (Pennant)	S	3
<i>Donax vittatus</i> (Da Costa)	S	2 4 8
<i>Ensis siliqua</i> L.	S	1
<i>Mya arenaria</i> L.	S	1 4 8
<i>Myrella bidentata</i> (Montagu)	S	4
<i>Mytilus edulis</i> L.	S	4 8
<i>Pandora inaequivalvis</i> L.	S	-
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin)	S	8
<i>Pharus legumen</i> (L.)	S	8
<i>Psammophila magna</i> (Da Costa)	S	1 8
<i>Luxuria magna</i>	S	-
<i>Solen marginatus</i> (Pennant)	S	1 8
<i>Spisula ovalis</i> (Sowerby)	S	8
<i>Spisula subtruncata</i> (Da Costa)	S	4 8
<i>Sphaerocardium paucicostatum</i> (Sowerby)	S	8
<i>Cardium paucicostatum</i>	S	-
<i>Venerupis decussata</i> (L.) <i>Tapes decussatus</i>	S	4
<i>Venerupis pullastra</i> (Montagu)	S	3 4
<i>Tapes pullastra</i>	S	-
<i>Venus verrucosa</i> L.	S	-
<i>Turritella communis</i> Risso	S	1 5 8
<i>Anguinus tenuis</i> (Da Costa) <i>Tellina tenuis</i>	S-D	4 8
<i>Fabulina fabula</i> (Gmelin) <i>Tellina fabula</i>	S-D	2 4
<i>Macoma balthica</i> (L.)	S-D	2 4 8
<i>Myrtea spinifera</i> (Montagu)	S-D	3
<i>Scrobicularia plana</i> (Da Costa)	S-D	2 4 8
<i>Abra alba</i> (Wood)	D	2 7 8
<i>Abra nitida</i> (Müller)	D	1 2 8
<i>Abra ovata</i> (Philippi)	D	1 2 8
<i>Abra tenuis</i> (Montagu)	D	1 2 8
<i>Dentalium inaequicostatum</i> Dautz	D	1 8
<i>Dentalium vulgare</i> Da Costa	D	1 8
<i>Dosinia lupinus</i> (Poli)	D	7
<i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant)	D	4 5 8
<i>Lucinoma borealis</i> (L.)	D	7
<i>Nucula turgida</i> Leckenby et Marshall	D	1 8
<i>Nucula nucleus</i> L.	D	1 8
<i>Onoba vitrea</i> (Montagu)	D	5
<i>Psammocola depressa</i> (Pennant)	D	8
<i>Gari depressa</i>	C	6
<i>Actaeon tornatilis</i> (L.)	C	1 4 8
<i>Buccinum undatum</i> L.	C	6
<i>Cylichna cylindracea</i> (Pennant)	C	4 8
<i>Epitonium clathrus</i> (L.)	C	1 8
<i>Clathrus clathrus</i>	C	1 8
<i>Hinia incrassata</i> (Ström)	C	1 8
<i>Nassa incrassata</i>	C	1 8
<i>Hinia reticulata</i> (L.) <i>Nassa reticulata</i>	C	1 5 8
<i>Lunatia catena</i> (Da Costa)	C	1 5 8
<i>Natica catena</i>	C	1 8
<i>Ocenebra erinacea</i> (L.)	C	1
<i>Odostomia</i> sp.	C	4 6
<i>Retusa truncatula</i> (Bruguère)	C	1 6
<i>Scaphander lignarius</i> (L.)	C	1
<i>Turbonilla elegantissima</i> (Montagu)	C	1
<i>Gibbula umbilicalis</i> (L.)	H	1 5 8
<i>Haminea navicula</i> (Da Costa)	H	6
<i>Littorina littorea</i> (L.)	H	3 5 8
<i>Patella vulgata</i> L.	H	1 5 8

sables fins vaseux (10% ≤ taux de pérites ≤ 35%) ou les sables fins (taux de pérites ≤ 5%) dominant sur la côte d'Oléron. La zone nord subtidale est occupée par

des sédiments vaseux à sablo-vaseux. Les sédiments des chenaux et des bancs intertidaux du centre du bassin sont composés de sables fins ou dunaires, de même que toute la partie Sud-Ouest près du pertuis de Maumusson (fig. 2). Hily (1976) et Massé et Lagardère (1981) décrivent une situation similaire, mais actuellement, la partie supérieure du médiolittoral de la côte d'Oléron (cote marine de +3 à +5 m) est localement plus envahie. Ces observations complètent l'étude topographique de 1985 pour les fonds de -20 à +3 m, étude qui indique des fluctuations du niveau des fonds inférieures à ±0,20 m depuis 1970; ce qui n'est pas significatif d'une évolution (Anonymes, 1985).

Cette typologie sédimentaire (fig. 3) dépend pour une large part de la circulation des masses d'eaux : intrusion par le nord-ouest des eaux océaniques, par le nord-est des eaux fluviales très turbides de la Charente (Héral et al., 1984) et existence de forts courants de marée au centre et sud-ouest du bassin (L.C.H.F., 1973).

### Groupes trophiques

La répartition par groupes trophiques des soixante espèces de mollusques benthiques récoltées est basée sur divers travaux, cités dans le tableau 1. Les suspensivores (S) sont les plus nombreux (26 espèces) avec principalement *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Solen marginatus* et *Crepidula fornicata*. Les dépositivores de surface (D) sont au nombre de 13, dont les genres *Abra* et *Nucula*. Cinq espèces, dont *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*, sont suspensivores-dépositivores de surface (S-D). 12 sont carnivores (C) et 4 herbivores (H).

### Organisation trophique

A l'échelle du bassin, les résultats de l'échantillonnage aléatoire stratifié permettent de déterminer les proportions relatives de chacun des cinq groupes trophiques selon les estimateurs nombre d'espèces, abondance et biomasse (tab. 2). Les suspensivores (S) représentent moins de 10% de l'abondance et environ 75% de la biomasse non cultivée, soit de l'ordre de 15% des stocks ostréicoles en élevage en 1984. *A contrario*, les dépositivores de surface (D) représentent près de 90% de l'abondance et 15% de la biomasse totale des mollusques benthiques non cultivés. Les niveaux de biomasse et d'abondance des suspensivores-dépositivores (S-D) sont inférieurs à 10%, ceux des carnivores (C) fluctuent de 1 à 10%, les herbivores (H) étant très peu représentés (moins de 1%).

La présence de cultures (moule ou huître) va de pair avec une augmentation des abondances et biomasses des suspensivores (S) au détriment de celles des dépositivores de surface (D) : le cas des bouchots à moules s'explique par le fait que la faune récoltée à la base des bouchots est pour l'essentiel constituée de grappes de moules qui s'en détachent. Enfin, en nombre d'espèces, il faut remarquer la stabilité de l'organisation trophique quel que soit le type d'occupation du sol : 41-46% de suspensivores, 7-9% de suspensivores-dépositivores, 21-29% de dépositivores, 15-21% de carnivores et 0-7% d'herbivores.

Tableau 2

Répartition des groupes trophiques en pourcentage du nombre d'espèces, des abondances et des biomasses totales selon le type d'occupation du sol (N est le nombre d'espèces).

Proportion of each trophic group according to descriptors (species number, abundance and biomass "AFDW") and type of ground ("bouchots" = mussel, oyster, oyster-free flats and total of the bay). N = total number of species.

Estimateur	Type d'occupation du sol	Groupes trophiques					N
		S	S-D	D	C	H	
Nombre d'espèces %	bouchots moules	45	9	27	18	0	11
	parcs huitres	41	9	29	15	6	34
	non-cultive	46	7	21	21	5	57
	total bassin	45	7	22	20	7	60
Abondance %	bouchots moules	71	0	27	2	0	-
	parcs huitres	18	5	73	4	0	-
	non-cultive	6	3	90	1	0	-
	total bassin	7	3	89	1	0	-
Biomasse de tissu sec libre de cendre %	bouchots moules	98	0	1	2	0	-
	parcs huitres	90	1	2	7	0	-
	non-cultive	65	9	20	6	0	-
	total bassin	73	6	15	6	0	-

Tableau 3

Richesse spécifique de chaque groupe trophique selon la zone géographique et le type d'occupation du sol.

Species number of each trophic group in relation to geographic areas and type of ground. N = total number of species.

Zone	Type d'occupation du sol	Groupes trophiques					N
		S	S-D	D	C	H	
Charente	bouchots moules	1	0	2	0	0	3
	parcs huitres	1	1	3	1	0	6
	non-cultives	4	2	2	0	0	8
Vasière de l'est	bouchots moules	4	1	2	2	0	9
	parcs huitres	6	1	4	4	1	19
	non-cultive	9	2	7	5	2	25
Oléron	bouchots moules	3	0	3	1	0	7
	parcs huitres	13	3	9	3	1	29
	non-cultive	16	4	7	7	2	36
Subtidal	non-cultive	21	4	9	6	2	42
Bancs centre et sud	parcs huitres	6	1	3	3	0	13
	non-cultive	4	1	4	2	0	11
Seudre	parcs huitres	2	2	0	0	0	4
	non-cultive	6	2	2	1	0	11
Marennes	parcs huitres	5	2	3	2	0	15
Ronces (sud)	non-cultive	4	4	3	2	2	15

Tableau 4

Biomasse sèche libre de cendre (en tonne) de chaque groupe trophique selon la zone géographique et le type d'occupation du sol.

Ash-free dry weight "AFDW" (metric ton) of each trophic group in relation to geographic areas and type of ground.

Zone	Type d'occupation du sol	Groupes trophiques				
		S	S-D	D	C	H
Charente	bouchots moules	0,002	0	0,002	0	0
	parcs huitres	0,790	0,580	0,078	0,011	0
	non-cultive	0,039	3,337	1,242	0	0
Vasière de l'est	bouchots moules	4,211	0,001	0,223	0,024	0
	parcs huitres	3,093	0,024	0,746	0,61	0,044
	non-cultive	3,466	3,88	4,087	0,778	0,484
Oléron	bouchots moules	0,038	0	0,103	0,846	0
	parcs huitres	4,801	0,327	0,87	2,07	0,004
	non-cultive	4,295	2,028	2,571	0,913	0,283
Subtidal	non-cultive	5,273	1,001	2,981	3,213	0,178
Bancs centre et sud	parcs huitres	0,819	0,072	0,063	1,133	0
	non-cultive	2,873	0,022	0,169	2,259	0
Seudre	parcs huitres	0,167	0,207	0	0	0
	non-cultive	0,418	0,641	0,032	1,069	0
Marennes	parcs huitres	2,363	0,144	0,574	0,907	0
Ronces (sud)	non-cultive	4,594	1,555	1,323	0,495	0,431

Cependant, cette constance peut occulter les particularités de certains secteurs géographiques (tab. 3 et 4). L'analyse factorielle des correspondances permet d'interpréter globalement cette structure, selon la richesse

spécifique (fig. 4) et le logarithme des biomasses (fig. 5). L'analyse selon les densités n'est pas présentée car elle n'apporte pas d'informations originales par rapport à celles obtenues avec le descripteur biomasse.

Dans chacune des analyses d'inertie, le groupe des herbivores (H), dont les 2/3 des valeurs sont nulles, sera placé en variable supplémentaire.

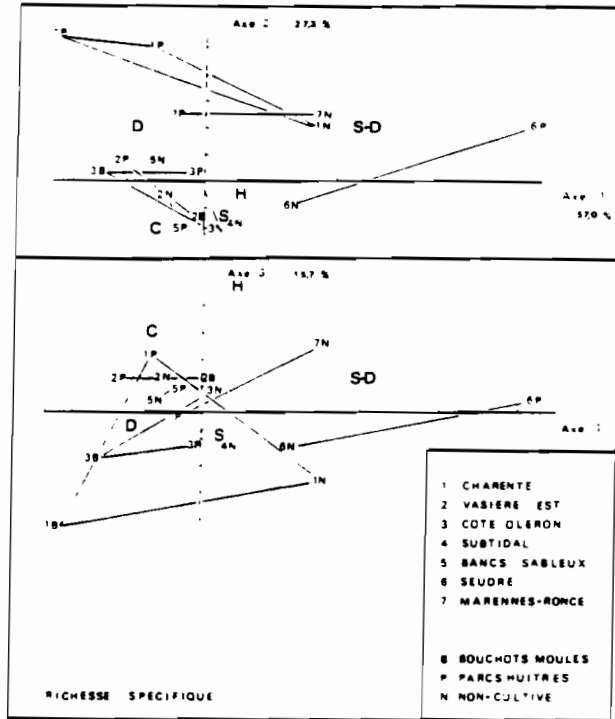


Figure 4  
Selon la richesse spécifique : projection bidimensionnelle des variables (groupes trophiques) croisées aux observations (zones géographiques et types d'occupation du sol) dans les plans factoriels 1-2 (a) et 1-3 (b).

Correspondence analysis according to species number: 2D plots of the variables (trophic groups) and observations (geographic areas and types of ground) in the 1-2 factorial plane (a) and 1-3 factorial plane (b).

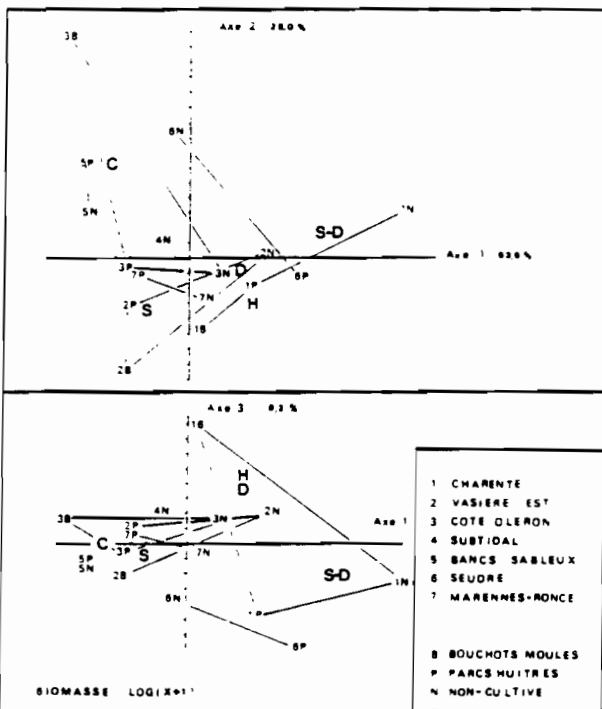


Figure 5  
Selon la biomasse : projection bidimensionnelle des variables (groupes trophiques) croisées aux observations (zones géographiques et types d'occupation du sol) dans les plans factoriels 1-2 (a) et 1-3 (b).  
Correspondence analysis according to biomass "AFDW": 2D plots of the variables (trophic groups) and observations (geographic areas and types of ground) in the 1-2 factorial plane (a) and 1-3 factorial plane (b).

Selon le descripteur richesse spécifique (fig. 4), le premier axe factoriel, qui extrait 57% de la variabilité du nuage de points, traduit l'importance du mode alimentaire déposévore *sensu lato*. Le groupe des mixtes suspensivores-déposévires (S-D) qui caractérise quasi exclusivement cet axe ( $Cr=0,85$ , tab. 5), s'oppose au groupe des déposévires stricts (D). Selon le deuxième axe factoriel (27,3% de la variance), les suspensivores (S) s'opposent aux déposévires (D). Ainsi dans le plan factoriel (1-2), le regroupement des zones Vasière (2), Oléron (3), Subtidal (4) et Bancs sableux (5) autour du barycentre du nuage de points découle de leur organisation trophique quasi identique. Opposées à ce noyau plurispécifique sous influence plus océanique, se situent les zones paucispécifiques estuariennes: la Charente (1) où les déposévires (D) dominent et la Seudre (6), où l'influence des suspensivores-déposévires (S-D) s'accroît. La zone de Marennes-Oléron (7) semble intermédiaire (plurispécificité et influence des déposévires).

D'autre part, l'influence du type d'occupation du sol apparaît dans chaque zone géographique par un étirement selon le plan factoriel (1-2), des zones avec cultures (moule et huitre) vis-à-vis des zones sans culture. Ceci indique l'existence d'un plus grand nombre d'espèces déposévires (D) ou suspensivores-déposévires (S-D) dans les zones de cultures. Par exemple, en Charente (1), les types bouchots (1B) et parcs d'huitres (1P) contribuent à l'axe 2, ce qui traduit une influence accrue du mode alimentaire déposévore (D). Concernant la côte d'Oléron (3), la proximité des types bouchots (3B) et parcs d'huitres (3P) ainsi que leurs positions respectives par rapport à l'axe 2, s'expliquent par leur richesse spécifique plus élevée en déposévires (D) vis-à-vis du type Oléron non-cultivé (3N), où la proportion de suspensivores (S) est plus forte.

Selon le descripteur biomasse (fig. 5), la disposition du nuage de points selon une structure arquée (effet Guttman) indique l'existence d'un facteur écologique suffisamment contraignant pour expliquer une large part de la variabilité du nuage de points (axe 1 : 63,8%; axe 2 : 28%). Laurec (1979) indique à ce propos que la nature du sédiment en milieu benthique marin et la salinité en milieu estuarien constituent de tels facteurs. Dans le cas présent, il est possible de relier l'axe 1 à un gradient décroissant de salinité associé à un gradient croissant de turbidité des eaux. L'interprétation de l'axe 2 associe des gradients croissants de salinité et d'hydrodynamisme. Selon ces gradients, l'organisation trophique de la malacofaune benthique se caractérise par une prépondérance des suspensivores-déposévires (S-D) dans les zones à salinité variable et à forte turbidité, celle des suspensivores (S) dans les zones à salinité stable et moins turbides, et celle des carnivores (C) là où l'hydrodynamisme semble plus élevé.

Distribution spatiale des groupes trophiques : richesse spécifique, densité et biomasse (fig. 6, 7 et 8).

Ces cartes représentent la richesse spécifique, la densité et la biomasse par unité d'échantillonnage de 0,1 m<sup>2</sup> en chacune des 370 stations prospectées. Ces représentations cartographiques doivent être alors relativisées à

Tableau 5

Contribution absolue (Ca) et contribution relative (Cr) de chacun des groupes trophiques (S), (S-D), (D) et (C) comme variables actives aux 3 axes factoriels. Terminologie d'après Lebart *et al.* (1979).

Absolute contribution = Ca and relative contribution (square cosine) = Cr of trophic groups to the three factorial axis. S = suspension-feeders, S-D = suspension deposit-feeders, D = deposit-feeders and C = carnivores.

Groupe trophique	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
	Ca	Cr	Ca	Cr	Ca	Cr
Nb. espece						
S	3.2	0.14	27.4	0.56	26.2	0.31
S-D	61.3	0.85	17.8	0.12	8.5	0.03
D	27.8	0.58	41.3	0.41	2.5	0.02
C	7.7	0.25	13.4	0.20	62.8	0.55
Biomasse						
S	13.2	0.46	34.4	0.52	6.0	0.31
S-D	57.4	0.93	4.1	0.03	21.2	0.03
D	8.5	0.48	0.1	0.01	72.7	0.02
C	20.8	0.44	61.3	0.56	0.1	0.55

la position des stations (*cf.* Sauriau, 1987). L'absence ponctuelle de valeur peut signifier soit le défaut du groupe trophique, soit l'omission de station à cet endroit.

La distribution des suspensivores (fig. 6 A) met en évidence un gradient décroissant entre les secteurs subtidiaux du Nord et les estrans de Charente et de la vasière de l'Est. Ainsi à l'Ouest, une zone à richesse spécifique élevée mais fortement variable (1 à 7 espèces), et à l'Est

une zone plus homogène mais paucispécifique (1 à 2 espèces). Cette opposition s'accroît en densité (fig. 7 A) et en biomasse (fig. 8 A), trois secteurs se distinguant : la zone Nord-Ouest intertidale ou subtidale, sous l'influence des eaux océaniques; la partie infralittorale centrale (maximum de biomasse : 34 g/0,1 m<sup>2</sup> de tissu sec libre de cendre) et les estrans du sud de Marennes-Ronce. Il y aurait alors une quasi absence de suspensivores en Charente.

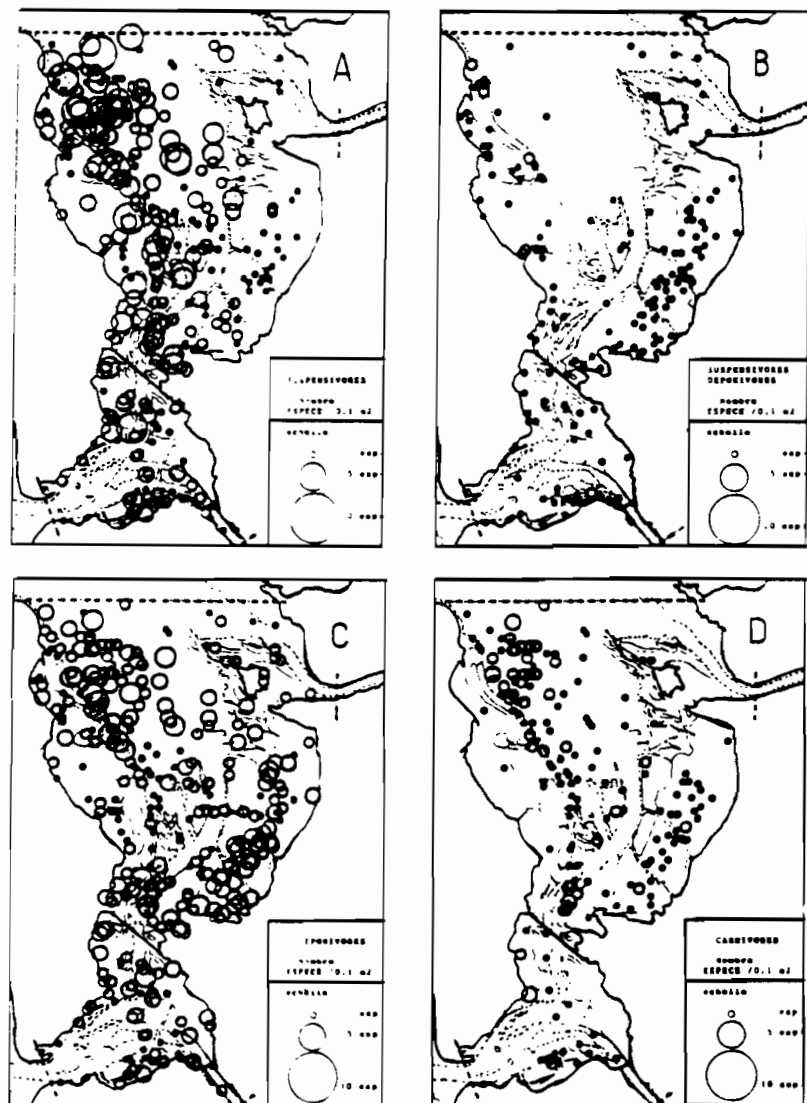


Figure 6  
Distribution spatiale des groupes trophiques selon le descripteur nombre d'espèces, pour 0,1 m<sup>2</sup>.  
Horizontal distribution of trophic groups according to species number. Sampling area = 0,1 m<sup>2</sup>.

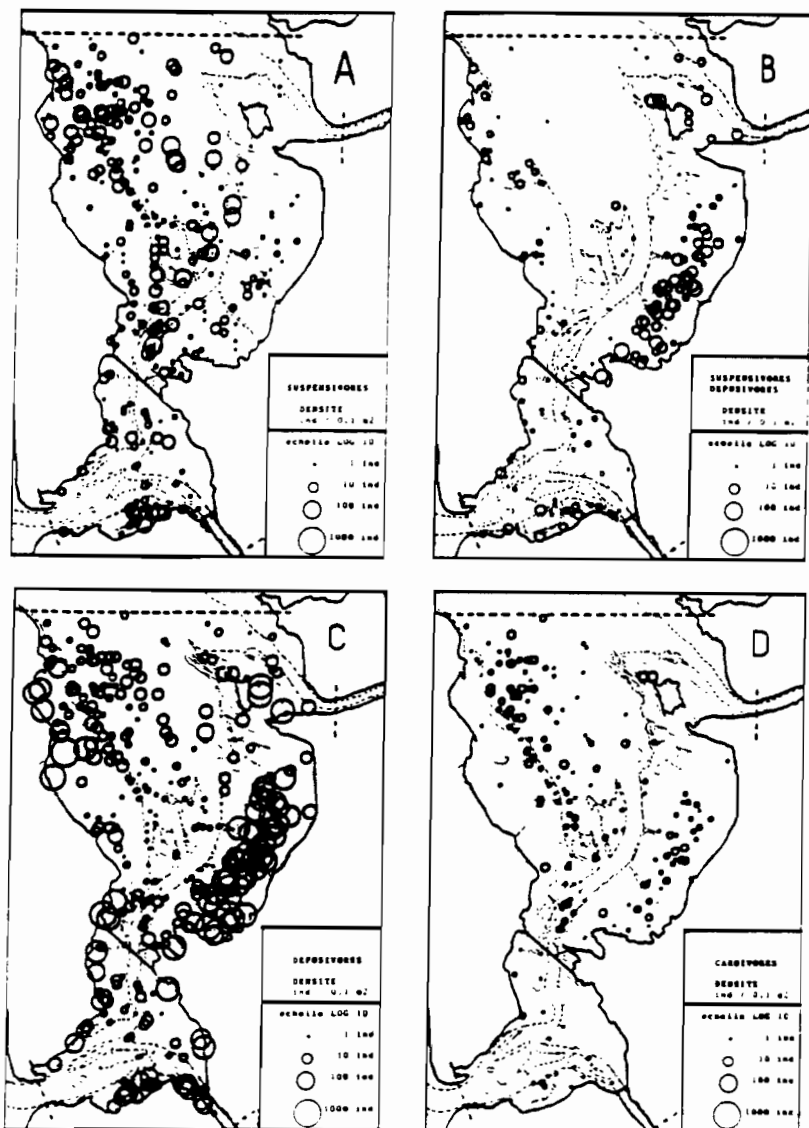


Figure 7  
Distribution spatiale des groupes trophiques selon le descripteur densité, pour  $0,1 \text{ m}^2$ .  
Horizontal distribution of trophic groups according to density. Sampling area =  $0,1 \text{ m}^2$ .

Les espèces suspensivores-dépositives sont essentiellement des *Tellinidae*: *Macoma balthica*, *Fabulina fabula*, *Angulus tenuis* et *Scrobicularia plana*. Leur agencement, que ce soit en nombre d'espèces (0 à 2 espèces), en densité ou en biomasse, s'avère être assez homogène sur l'ensemble des estrans (fig. 6 B, 7 B et 8 B). Ces espèces sont, à de rares exceptions locales près, absentes de la zone subtidale. Cependant *Macoma balthica* présente sur la vasière intertidale de l'Est des maxima de densité (55 individus/ $0,1 \text{ m}^2$ ) et de biomasse ( $0,7 \text{ g}/0,1 \text{ m}^2$ ).

De même, l'agencement spatial des dépositives de surface est assez homogène. 1 à 4 espèces (fig. 6 C). En revanche les maxima de densité et de biomasse se localisent sur l'ensemble des estrans avec une préférence pour la vasière intertidale de l'Est, vases pures fluides en surface, où ils dépassent 2900 individus et  $1,2 \text{ g}/0,1 \text{ m}^2$  (fig. 7 C et 8 C). Ces valeurs sont dues pour l'essentiel à *Hydrobia ulvae* et *Abra tenuis*. En zone subtidale Nord, la disposition des dépositives est plus hétérogène, avec des espèces telles que *Nucula turgida* et *Abra nitida*.

La répartition des carnivores (fig. 6 D, 7 D et 8 D) reflète une certaine dichotomie spécifique: d'une part les prédateurs des vasières intertidales appartenant aux genres *Retusa*, *Odostomia*, *Turbonilla*; de l'autre les

prédateurs subtidaux ou infralittoraux des genres *Buccinum*, *Epitonium*, *Ocenebra*, *Hinia* et *Lunatia*. La richesse spécifique varie de 0 à 2/ $0,1 \text{ m}^2$ , les niveaux de biomasse étant maximaux pour les prédateurs infralittoraux:  $1,0 \text{ g}/0,1 \text{ m}^2$ .

Enfin les cartes de distribution des herbivores ne sont pas présentées ici, car ces espèces sont très peu abondantes. Ce sont les genres *Littorina*, *Gibbula* et *Patella*, surtout inféodés aux herbiers de *Zostera nana* (côte d'Oléron et estrans de Marennes-Ronce), ou bien situés à proximité de structures liées à une activité anthropique (digues, tables ostréicoles).

## DISCUSSION

La description de l'organisation trophique de la malacofaune benthique de cet écosystème repose sur des résultats quantitatifs, basés sur trois types de descripteurs: le nombre d'espèces ou richesse spécifique, les densités et les biomasses. Chacun d'eux apporte des informations de natures différentes et pourtant complémentaires. Il faut à ce propos remarquer que, selon Wildish (1984), la richesse spécifique fournit une « image » de l'organisation trophique d'un peuplement benthique plus stable que celle donnée par les densités ou biomasses, c'est-à-dire non soumise à des fluctuations saisonnières marquées.



Selon le descripteur richesse spécifique, l'analyse factorielle des correspondances montre une grande homogénéité de cette organisation dans l'ensemble de la baie, exception faite des zones estuariennes de Charente et Seudre. Une typologie géographique quasi similaire se dégage des études hydrologiques de Héral *et al.* (1978; 1983 *b*; 1984). Les eaux de Charente et de Seudre se distinguent par leurs très fortes turbidités, alors que les caractéristiques hydrologiques de l'ensemble du bassin sont assez semblables. Les eaux internes à la baie résultent du mélange des apports fluviaux de la Charente et des eaux océaniques du Nord-Ouest (*cf.* fig. 1), avec comme principale singularité de fortes teneurs en seston minéral de 50 à 400 mg l<sup>-1</sup> (Héral *et al.*, 1983 *b*; 1984). Héral *et al.* (1983 *a*) indiquent que 25% du seston total est organique au printemps, alors que ce pourcentage n'atteint que 5% en hiver. Cette turbidité élevée constitue, sans aucun doute, le facteur écologique le plus contraignant, parmi l'ensemble des facteurs contrôlant les flux énergétiques dans cet écosystème charentais.

Son action sur l'organisation trophique de la malacofaune se traduit par une décroissance du gradient de richesse spécifique des suspensivores (en interaction avec le facteur salinité) et par une répartition spatiale homogène du mode alimentaire dépositivore (*sensu lato*).

Ceci rejoint les conclusions de Bachelet (1981) concernant l'organisation trophique d'un peuplement benthique situé face à l'embouchure de l'estuaire de la Gironde.

Localement dans chacune des zones de Charente, Vasière et Oléron, la présence de moules sur bouchots provoque une baisse de la richesse spécifique (tab. 3). Bien que ce résultat ne concerne que la malacofaune, il est en accord avec les observations notant l'influence de l'accumulation des biodépôts de *Mytilus edulis* cultivées en filières sur la faune endogée. Tenore et Gonzalez (1975) et Tenore *et al.* (1985) notent une baisse de la diversité spécifique de ces milieux. De même, Mattson et Lindén (1983) et Kaspar *et al.* (1985) indiquent que sous ces filières de moules, les peuplements d'origine sont remplacés par des peuplements où dominent les polychètes *Capitellidae*. En revanche, la présence d'huîtres provoque une augmentation du flux organique sous forme de biodépôts (Sornin *et al.*, 1983), et semble favoriser la plurispécificité du mode alimentaire dépositivore (tab. 3, fig. 4). Whitlatch (1981) indique à ce propos que la richesse spécifique des dépositivores est directement corrélée à la teneur en carbone organique du sédiment.

Plusieurs facteurs concourent à ces effets opposés des cultures d'huîtres et de moules sur la malacofaune

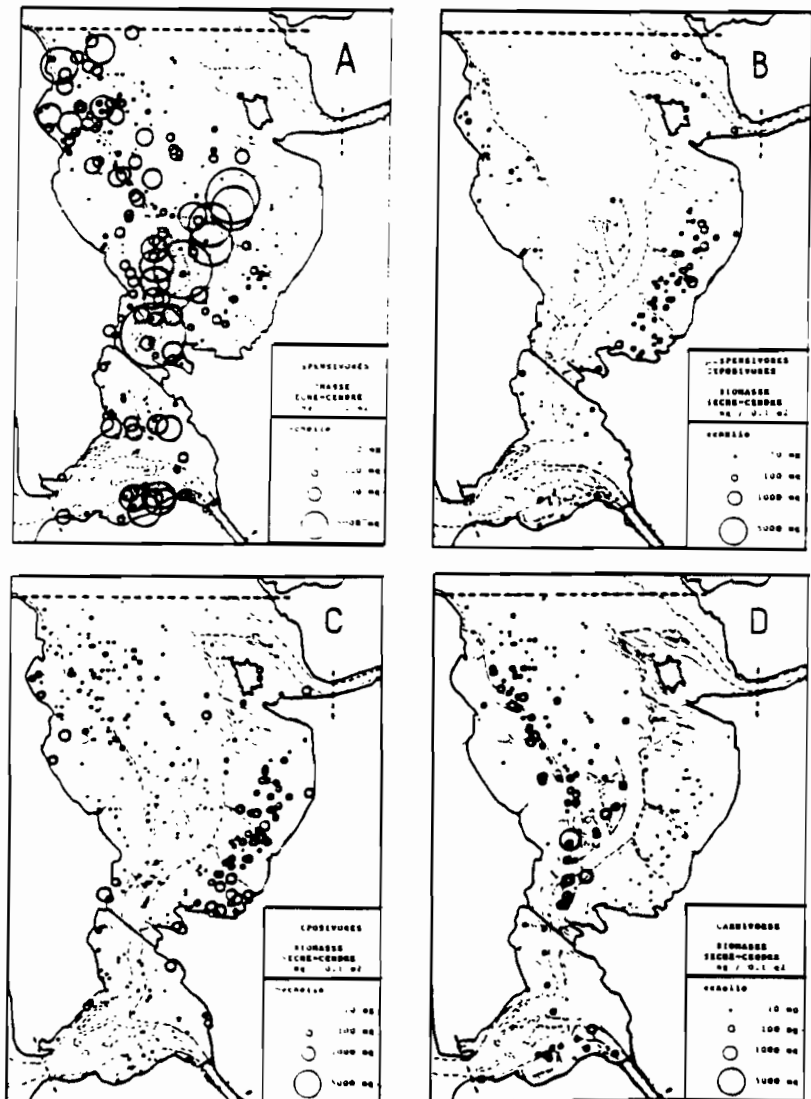


Figure 8  
Distribution spatiale des groupes trophiques selon le descripteur biomasse de tissu sec libre de cendre, pour 0.1 m<sup>2</sup>.

Horizontal distribution of trophic groups according to ash-free dry weight "AFDW". Sampling area = 0.1 m<sup>2</sup>.

endogée sous-jacente. D'une part, les quantités rejetées et la composition organique et minérale des biodépôts de *Crassostrea gigas* et *Mytilus edulis* ne sont pas identiques (Héral *et al.*, 1983a et Deslous-Paoli *et al.*, 1987b) et d'autre part, au niveau des cultures ostréicoles, la matière organique accumulée subit l'action cumulée de l'émersion et des courants de marée. Or la conjugaison de ces facteurs provoque une variation saisonnière très marquée de la biodéposition (Sornin *et al.*, 1983, 1986), une remise en suspension partielle des biodépôts à chaque cycle de marée ainsi qu'une minéralisation rapide de la matière organique biodéposée (Feuillet-Girard *et al.*, sous presse); ce qui empêche le développement, sous les structures ostréicoles, d'une faune endogée caractéristique de milieux hypertrophiques.

La répartition des cinq groupes trophiques selon le critère densité, permet de noter l'influence de la nature du substrat. La prédominance des mangeurs de dépôts dans un sédiment vaseux et des suspensivores dans un sédiment sableux sont deux principes constants des peuplements benthiques subtidiaux et intertidaux (*e.g.* Sanders, 1958; Pearson, 1971; Wolff, 1973; Beukema, 1976; Levinton, 1979; Bachelet, 1981; Dankers et Beukema, 1981; Whitlatch, 1981). De même, les maxima de densité (fig. 7 B) et de biomasse (fig. 8 B) des suspensivores-dépositivores (S-D) sur l'ensemble des estrans vaseux du bassin de Marennes-Oléron (60% de la superficie de la baie) constituent aussi une caractéristique des milieux intertidaux vaseux estuariens. McLusky et Elliott (1981) indiquent à ce propos: «... we propose that it is this flexibility of feeding strategies which is the hallmark of a successful estuarine mollusc». De fait, des espèces comme *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* sont anatomiquement capables de se nourrir à marée haute d'éléments en suspension et à marée basse d'éléments déposés sur le sédiment, tel le microphytobenthos dont Cadée et Hegeman (1974) et Varela et Penas (1985) ont montré que la production primaire sur les zones intertidales pouvait dépasser (échelle de 2 à 10) celle du phytoplancton des zones subtidales.

Selon le descripteur biomasse, le mode alimentaire dépositivore domine dans les milieux intertidaux de vases pures ou de vases sableuses situés au-dessus du niveau de la mi-marée. *A contrario*, les suspensivores se concentrent dans des milieux soit plus océaniques et subtidiaux (nord-ouest du bassin pour *Solen marginatus*), soit soumis à un fort renouvellement des masses d'eau et situés en dessous du niveau de la mi-marée (centre et sud du bassin pour *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis* et *Crepidula fornicata*). Cependant, lorsque les courants de marée sont trop accentués, ils limitent la présence des mollusques benthiques (pertuis de Mau-musson où les vitesses de courants dépassent  $1 \text{ m s}^{-1}$ ). Cette distribution spatiale des mollusques suspensivores concorde avec ce qui est généralement admis (*e.g.*, Pearson, 1971; Wolff, 1973; Beukema, 1976; Maurer *et al.*, 1979; Dankers et Beukema, 1981; Wildish, 1984). En particulier, à l'échelle d'une baie, Warwick et Uncles (1980) et Wildish et Peer (1983) insistent sur l'influence des courants de marée qui contrôlent la répartition et la production des espèces

benthiques. C'est aussi le cas du bassin de Marennes-Oléron. En effet, les eaux de la zone ostréicole *sensu stricto* se caractérisent par une faible productivité primaire (Héral *et al.*, 1983b; 1984). Or d'après Ravail *et al.* (1987), l'estuaire externe de la Charente représente la zone maximale de production phytoplanctonique (fertilité maximale des eaux du triangle formé par l'île d'Aix, Fouras, Port des Barques; fig. 3). Sous l'influence des courants de marée, ce panache phytoplanctonique, allochtone à la zone ostréicole, pénètre dans la baie par le nord et est ensuite progressivement consommé par les mollusques suspensivores (Héral *et al.*, 1984) durant les cinq à neuf jours du transit des eaux jusqu'au sud du bassin (L.C.H.F., 1973). Cloern (1982) a aussi démontré, dans le cas de la baie de San Francisco, que l'activité de filtration des suspensivores benthiques constitue le premier mécanisme de régulation de la biomasse phytoplanctonique.

Ainsi, ces faits imposent d'eux-mêmes de définir la compétition trophique en termes de localisation respective des stocks cultivés et non-cultivés par rapport aux trajets des flux nutritifs. Le cas du centre du bassin est significatif à cet égard: les biomasses de *Crepidula fornicata*, *Mytilus edulis* et *Cerastoderma edule* y sont les plus élevées (fig. 8 A) et du fait de leur position bathymétrique inférieure, ces mollusques bénéficient d'un apport nutritif supérieur aux huîtres d'élevage. En particulier, *Crepidula fornicata* forme des bancs très denses situés à proximité des parcs ostréicoles. Le cas de *Mytilus edulis* semble différent et se caractérise par l'apparition cyclique de forts recrutements printaniers qui se fixent sur les structures ostréicoles. La compétition trophique moule-huitre semble d'autant plus marquée que le taux de filtration horaire de *Mytilus edulis* peut être deux fois plus élevé que celui de *Crassostrea gigas* (Deslous-Paoli *et al.*, 1987). De même, la comparaison de l'efficacité de rétention du filtre branchial en fonction de la taille des particules (tableau 6) indique une moins bonne efficacité de rétention de *Crassostrea gigas* par rapport à ces principaux compétiteurs *Crepidula fornicata*, *Cerastoderma edule* et *Mytilus edulis* (Deslous-Paoli et Héral, données non publiées). Concernant la matière particulaire en suspension dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron, Héral (1987) indique que la fraction comprise entre 1 et  $3 \mu\text{m}$ , essentiellement minérale, peut représenter selon la saison plus de 50% du nombre total des particules en suspension.

L'ensemble de ces observations montre le caractère local, des effets de la compétition trophique entre le cheptel d'élevage et les populations naturelles. La comparaison avec le bassin ostréicole de la baie de Bourgneuf (Vendée) permet d'envisager les effets globaux de cette compétition. En effet, les stocks des gisements naturels de moules *Mytilus edulis* y ont été estimés à  $40.000 \pm 15.500 \text{ t}$  en 1986, soit exactement l'équivalent du cheptel de *Crassostrea gigas* en élevage (Baud et Haure, 1988). Ces gisements subtidiaux de moules non-cultivées se situent dans la partie médiane de la baie, zone par laquelle transitent les masses d'eaux marines avant de desservir les secteurs Sud d'élevage. De plus la courantologie de ces secteurs Sud indique que le renouvellement des masses d'eaux en période de mortes-

Tableau 6

Taux de filtration et efficacité de rétention de *Crepidula fornicata*, *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis* et *Crassostrea gigas* mesurés dans les conditions naturelles du bassin de Marennes-Oléron, d'après Deslous-Paoli et al. (1987a) et Deslous-Paoli et Héral (données non-publiées).

Filtration rate (litre hour<sup>-1</sup> dry weight<sup>-1</sup>) and particle retention efficiency (50 and 100% level) of *Crepidula fornicata*, *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis* and *Crassostrea gigas*, estimated under field conditions at Marennes-Oléron bay according to Deslous-Paoli et al. (1987a) and Deslous-Paoli and Héral (unpublished data).

		<i>Crepidula fornicata</i>	<i>Cerastoderma edule</i>	<i>Mytilus edulis</i>	<i>Crassostrea gigas</i>
Taux de filtration l h <sup>-1</sup> gcs <sup>-1</sup>	moyenne annuelle	1,43 ± 0,41	3,50 ± 1,05	3,44 ± 1,52	4,03 ± 2,19
	maxima saisonnier	-	8,70 ± 1,93	13,33 ± 5,30	5,33 ± 0,35
Efficacité de rétention µm (10 <sup>-6</sup> m)	50%	0,92 ± 0,37	1,40 ± 0,27	1,43 ± 0,27	3,56 ± 1,39
	100%	4,17 ± 1,88	4,55 ± 1,43	5,48 ± 1,79	7,81 ± 0,84

eaux y est très limité (Baud et Haure, 1988). Or depuis 1986, les gisements naturels mytilicoles ont décliné (pêche et prédation par les échinodermes *Asteridae*). Corrélativement, les performances de croissance des huîtres de tout le secteur sud de la baie se sont améliorées sans que le niveau global des stocks d'huîtres creuses ne varie significativement (Baud, comm. pers.).

En d'autres termes, la comparaison avec la baie de Bourgneuf indique que les effets globaux (à l'échelle d'une baie) de la compétition trophique huitre-suspensivores naturels dépendent, d'une part, de la totalité des stocks mis en présence en regard de la capacité trophique du milieu et, d'autre part, du rapport entre les stocks des gisements naturels et les stocks des cheptels d'élevage. Ce rapport de biomasse supérieur à 1 en 1986 pour la baie de Bourgneuf ne dépasse pas 0,15 en 1984 pour le bassin de Marennes-Oléron. Dans ce dernier cas Héral et al. (1986) ont alors démontré que les signes évidents d'altération des rendements de production et les baisses de performance de croissance qui affectent les huîtres sont dus à une surcharge du bassin charentais en mollusques suspensivores d'élevage par rapport à la capacité trophique de cet écosystème.

## CONCLUSION

La problématique générale concernant le bassin de Marennes-Oléron, développée par Héral (1987), consiste en l'élaboration d'un modèle de gestion de la ressource conchylicole, compatible avec les possibilités trophiques de cet écosystème. L'étude du compartiment « compétiteurs trophiques des huîtres en élevage », forme l'un des maillons de cette approche analytique. A l'échelle de cet écosystème estuarien, l'organisation trophique de la malacofaune benthique semble être régie par le facteur turbidité des eaux. Dans les zones typiquement d'estuaire (Charente et Seudre), cette organisation se simplifie et sur les platins intertidaux vaseux, les espèces ayant un comportement alimentaire plus « opportuniste » prédominent. Concernant les mollusques suspensivores *sensu stricto*, leurs stocks atteignent 15% du niveau des stocks ostreicoles cultivés. Ce sont par ordre d'importance : *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* et *Solen marginatus*. Cependant, il s'avère nécessaire de préciser le terme compétition trophique en regard des capacités écophysiologicals de ces espèces. Deux corollaires découlent de cette optique. En premier lieu, les effets de la compétition trophique huitre-suspensivores naturels ne sont réels que dans certains secteurs de la baie (le centre du

bassin en particulier). Ils dépendent étroitement de la localisation spatiale respective des deux composantes de cette compétition par rapport au trajet des masses d'eaux et donc par rapport aux flux nutritifs. En second lieu, à l'échelle globale de ce bassin charentais, l'influence des mollusques suspensivores compétiteurs trophiques des huîtres semble négligeable, en regard du niveau de leurs stocks respectifs.

## Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier MM. M. Héral et J.-M. Deslous-Paoli pour leurs conseils, M. Y. Cadiou pour son aide informatique, ainsi que M. le professeur M. Glémarec et M<sup>me</sup> J. Marchand pour leurs lectures critiques de ce manuscrit. Les analyses factorielles ont été réalisées grâce au logiciel STAT-ITCF de l'Institut Technique des Céréales et des Fourrages. Ce travail a bénéficié d'une allocation de recherche DGRST (M.R.E.S.) dans le cadre du contrat GIS Sud-Vilaine n° 84/7651.

## RÉFÉRENCES

- ANONYMES (1985). Bassin de Marennes-Oléron. Étude hydrographique. Rapport D.D.E. de Charente-maritime, cellule de Rochefort. 15 cartes. 20 pp.
- BACHELET G. (1981). Données préliminaires sur l'organisation trophique d'un peuplement benthique marin. *Vie Milieu*, 31, 3-4, 205-213.
- BACHER C., J.-P. BAUD, A. BODOY, J.-M. DESLOUS-PAOLI, J.-P. DRENO, M. HÉRAL, D. MAURER et J. PRON (1986). A methodology for the stock assessments of cultivated oysters along the French Atlantic coasts. C.I.E.M.-C.M., 1986/K, 36 pp.
- BAUD J.-P. et J. HAURE (1988). Estimation des stocks de moules de gisements naturels dans la baie de Bourgneuf en 1986. Rapport interne IFREMER DRV, 88-012-RA. Bouin. 29 pp.
- BEUKEMA J. J. (1976). Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 10, 2, 236-261.
- BLEGVAED H. (1914). Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. *Rept Dan. Biol. stn.*, 2, 41-78.
- BOROMKHANARAT S. (1986). Les bouchots à *Mytilus edulis* Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléron (France) : aspects biologiques et bioénergétiques. *Thèse Doctorat 3<sup>e</sup> cycle, Sci. Nat., Université Aix Marseille II*, 142 pp.
- CADÉE G. C. et J. HEGEMAN (1974). Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 8, 2-3, 260-291.
- CHASSE C. et M. GLÉMAREC (1976). Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. *J. Rech. océanogr.*, 1, 3, 1-18.
- CLOERN J. E. (1982). Does the benthos control phytoplankton biomass in south San Francisco bay? *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 9, 191-202.
- COCHRAN W. G. (1977). *Sampling techniques*. 3rd edition. John Wiley and Sons ed., New York, 422 pp.
- DANKERS N. et J. J. BEUKEMA (1981). Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. In: *Invertebrates of the Wadden Sea*. N. Dankers, H. Kühl and W. J. Wolff, editors. A. A. Balkema. Rotterdam, 69-103.

- Dechambony C., L. Pontier, F. Siron et J. Voué (1977). Apport de la thermographie infrarouge aéroportée à la connaissance de la dynamique superficielle des estuaires (système Charente, Seudre, anse de l'Aiguillon). *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 284, 1269-1272.
- Deslous-Paoli J.-M., M. Héral, P. Gouilletquer, W. Boromhanarat, D. Razet, J. Garnier, J. Prou et L. Barillet (1987a). Évolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. *Oceans*, 13, 4-5, 575-579.
- Deslous-Paoli J.-M., J.-M. Sornin et M. Héral (1987b). Variations saisonnières *in situ* de la production et de la composition des biodepôts de trois mollusques estuariens (*Mytilus edulis*, *Crassostrea gigas*, *Crepidula fornicata*). *Haliotis*, 16, 233-245.
- Femillet-Girard M., M. Héral, J.-M. Sornin, J.-M. Deslous-Paoli et J.-M. Robert (sous presse). Éléments azotés de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron: influence des cultures d'huîtres. *Aquat. Liv. Resources*.
- Fretter V. et A. Graham (1976). The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 1: *Pleurotomariacea*, *Fissurellacea* and *Patellacea*. *J. molluscan Stud.*, suppl. 1, 1-37.
- Fretter V. et A. Graham (1977). The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 2: *Trochacea*. *J. molluscan Stud.*, suppl. 3, 39-100.
- Fretter V. et A. Graham (1978a). The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 3: *Neritacea*, *Viviparacea*, *Valvatacea*, terrestrial and freshwater *Littorinacea* and *Rissoacea*. *J. molluscan Stud.*, suppl. 5, 101-152.
- Fretter V. et A. Graham (1978b). The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 4: Marine *Rissoacea*. *J. molluscan Stud.*, suppl. 6, 153-241.
- Fretter V. et A. Graham (1980). The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 5: Marine *Littorinacea*. *J. molluscan Stud.*, suppl. 7, 243-284.
- Glémarec M. (1964). Le genre *Abra* sur les côtes atlantiques de Bretagne: systématique et écologie. *J. Conchyliologie*, 104, 15 pp.
- Glémarec M. (1968). Distinction de deux *Macridae* des côtes atlantiques européennes: *Spisula solida* (Linne) et *Spisula ovalis* (Sowerby). *Cah. Biol. mar.*, 4, 167-174.
- Glémarec M. (1979). Problèmes d'écologie dynamique et de succession en baie de Concarneau. *Vie Milieu*, 28-29, 1 AB, 1-20.
- Granier J. et A. Penez (1984). Catalogue des mollusques marins et saumâtres observés, récoltés ou signalés sur le littoral de la Camargue et de la partie orientale du golfe d'Aigues-Mortes. *Bull. Soc. et. sci. nat. Vaucluse*, 51-164.
- Héral M. (1987). Évaluation of the carrying capacity of molluscan shellfish ecosystems. In: *Aquaculture. Shellfish Culture development and management. International Seminar in La Rochelle (France)*, 4-9 mars 1985. IFREMER Brest, ed., 297-318.
- Héral M., J.-P. Berthomé, D. Razet et J. Garnier (1978). Étude du bassin de Marennes-Oléron. Un exemple: la sécheresse de l'été 1976. *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, 42, 4, 269-290.
- Héral M., J.-M. Deslous-Paoli et J.-M. Sornin (1983a). Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole: premières approches. *Oceans*, 9, 3, 169-194.
- Héral M., D. Razet, J.-M. Deslous-Paoli, J.-P. Berthomé et J. Garnier (1983b). Caractéristiques saisonnières de l'hydrologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, 46, 2, 97-119.
- Héral M., D. Razet, J.-M. Deslous-Paoli, F. Mazaud, I. Truquet et J. Garnier (1984). Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron. Résultats du réseau national d'observation: 1977 à 1981. *Ann. Soc. sci. nat. Charente-Maritime*, 7, 2, 259-277.
- Héral M., J.-M. Deslous-Paoli et J. Prou (1986). Dynamiques des productions et des biomasses des huîtres creuses cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. *C.I.E.M./C.M.*, 1986/F: 41, 23 pp.
- Hily C. (1976). Écologie benthique des pertuis charentais. *Thèse Doctorat 3<sup>e</sup> cycle. Université Bretagne Occidentale, Brest*, 236 pp.
- Kaspar H. F., P. A. Gillespie, L. C. Boyer et A. L. MacKenzie (1985). Effects of mussel aquaculture on the nitrogen cycle and benthic communities in Kenepuru Sound, Marlborough Sounds, New Zealand. *Mar. Biol.*, 85, 127-136.
- Laurec A. (1979). Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine. *Thèse Doctorat État, Université Aix-Marseille II*, 405 pp.
- L.C.H.F. (Laboratoire Central d'Hydraulique de France) (1973). Étude des phénomènes regissant le bassin ostréicole de Marennes-Oléron. Campagne d'études complémentaires 1972-1973. Rapport d'étude L.C.H.F.-D.D.E. Charente-Maritime. Maison Alfort, 3 tomes.
- Lebart L., A. Morineau et J.-P. Fénelon (1979). *Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes*. Dunod, ed., 512 pp.
- Levinton J. S. (1979). Deposit-feeders, their resources, and the study of resource limitation. In: *Ecological Processes in coastal and Marine Systems. Marine Science*, 10, Livingston R. J., editor, Plenum-Press, N-Y, London, 117-141.
- Mami H. et J.-P. Lagardère (1981). Recherches écologiques sur un écosystème estuarien à vocation aquicole, le bassin de Marennes-Oléron. Rapport CNEXO n° 81/2503, 42-142.
- Mattsson J. et O. Lindén (1983). Benthic macrofauna succession under mussels, *Mytilus edulis* L. (Bivalvia), cultured on hanging longlines. *Sarsia*, 68, 97-102.
- Maurer D., L. Watling, W. Leathem et P. Kinner (1979). Seasonal changes in feeding types of estuarine benthic invertebrates from Delaware Bay. *J. expl. mar. Biol. Ecol.*, 36, 2, 125-155.
- McLusky D. S. et M. Elliott (1981). The feeding and survival strategies of estuarine mollusc. In: *Feeding and Survival Strategies of Estuarine Organisms. Marine Science*, 15, Jones N. V. et Wolff W. J., éditeurs, Plenum-Press, N-Y, London, 109-121.
- Newell R. C. (1979). *Biology of Intertidal Animals*, 3rd ed. Marine Ecological Survey Ltd, Faversham, 781 pp.
- Pearson T. H. (1971). Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland. II: Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups. *Vie Milieu, suppl.*, 22, 1, 53-91.
- Poble R. (1969). Confusion concerning deposit feeding in the *Tellinacea*. *Proc. malac. Soc. Lond.*, 38, 361-364.
- Purchon R. D. (1968). *The biology of the Mollusca*. G. A. Kerckut ed., Pergamon Press, 40, 560 pp.
- Ravaill B., M. Héral et S. Maestriani (1987). Incidence du débit de la Charente sur la capacité biotique du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. Convention EPR Poitou-Charente-IFREMER 1985, Rapport 30 octobre 1987, 63 pp.
- Sanders H. L. (1958). Benthic studies in Buzzards Bay. I: Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 3, 3, 245-258.
- Sauriau P.-G. (1987). Les mollusques non-cultivés du bassin de Marennes-Oléron: quantification et répartition géographique des stocks. *Haliotis*, 16, 527-541.
- Sornin J.-M., M. Femillet, M. Héral et J.-M. Deslous-Paoli (1983). Effet des biodepôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *J. molluscan Stud. suppl.*, 12 A, 185-197.
- Sornin J.-M., M. Femillet, M. Héral et J.-C. Fardeau (1986). Influence des cultures d'huîtres *Crassostrea gigas* sur le cycle du phosphore en zone intertidale: rôle de la biodeposition. *Oceanologica Acta*, 9, 3, 313-322.
- Tebble N. (1966). *British bivalve seashells. A handbook for identification*. The British Museum (Natural History), London, 212 pp.
- Tenore K. R. et N. Gonzalez (1975). Food chain patterns in the Ria de Arosa, Spain: an area of intense mussel aquaculture. *Proceedings of the 10th European Marine Biology Symposium*. G. Persoone et E. Jaspers, editors, Universa Press, Wetteren, Belgium, 2, 601-619.
- Tenore K. R., J. Corral et N. Gonzalez (1985). Effects of intense mussel culture on food chain patterns and production in coastal Galicia, NW Spain. *Proceedings of the SIUEC (Symposium International on Utilisation of Coastal Ecosystems), Rio Grande, RS, Brazil*, 1, 321-328.
- Thompson I. E. et G. H. Brown (1976). *British Opisthobranch Molluscs*. Kermack, ed., Academic Press, Synopses of the British Fauna (New Ser.), No. 8, 203 pp.
- Valera M. et E. Penas (1985). Primary production of benthic microalgae in an intertidal sand flat of the Ria de Arosa, NW Spain. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25, 111-119.
- Warwick R. M. et R. J. Uncles (1980). Distribution of benthic macrofauna associations in the Bristol Channel in relation to tidal stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 3, 97-103.
- Whitlatch R. B. (1981). Animal-sediment relationships in intertidal marine benthic habitats: some determinants of deposit-feeding species diversity. *J. expl. mar. Biol. Ecol.*, 53, 31-45.
- Wildish D. J. (1984). Geographical distribution of macrofauna on sublittoral sediments of continental shelves: a modified trophic ratio concept. *Proc. 19th European Marine Biology Symposium*. P. E. Gibbs, éditeur, Cambridge University Press, 335-345.
- Wildish D. J. et D. Peer (1983). Tidal current speed and production of benthic macrofauna in the lower Bay of Fundy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci., suppl.*, 1, 40, 309-321.
- Wolff W. J. (1973). The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna on the estuarine area of the Rivers Rhine, Meuse, and Scheidt. *Zoologische verh.*, 126, 1-242.