

INSTITUT FRANCAIS DE RECHERCHES
POUR L'EXPLOITATION DE LA MER

ETABLISSEMENT
PUBLIC REGIONAL

LABORATOIRE RESSOURCES AQUACOLES

AQUITAINE

RECHERCHES SUR LES MORTALITES ESTIVALES DE L'HUITRE

CREUSE CRASSOSTREA GIGAS DANS LE BASSIN D'ARCACHON

AVANT - PROPOS

=====

Remerciements :

- à la région Aquitaine, qui a financé et permis la réalisation de cette étude,
- au laboratoire Ressources Aquacoles de l'IFREMER de La Tremblade qui a mis au point les techniques des dosages biochimiques,
- au laboratoire Ressources Aquacoles de l'IFREMER d'Arcachon pour sa collaboration, et à Monsieur HIS, Maître de Recherches, pour son aide et la mise en place des ostréographes,
- à Monsieur CLEMENT, ostréiculteur à Taussat, et à Monsieur et Madame PALLAS, ostréiculteurs au Cap-Ferret, pour leur aimable collaboration.

S O M M A I R E

| | |
|---|-------|
| <u>RESUME</u> | I à V |
| <u>INTRODUCTION</u> | p. 1 |
| | |
| 1 - <u>PROTOCOLE D'ETUDE - MATERIEL ET METHODES</u> | p. 4 |
| 1.1. Etude du milieu | p. 4 |
| 1.2. Etude comparative des huîtres | p. 5 |
| | |
| 2 - <u>EVOLUTION DES MORTALITES EN 83</u> | p. 6 |
| 2.1. Observations générales | p. 7 |
| 2.2. Déroulement de la mortalité à Taussat | p. 8 |
| 2.3. Le Cap Ferret | p. 9 |
| | |
| 3 - <u>ETUDE DU MILIEU</u> | p. 9 |
| 3.1. La température de l'eau | p. 9 |
| 3.1.1. Les parcs expérimentaux | p. 9 |
| 3.1.2. Les températures du bassin d'Arcachon au cours des six dernières années | p.10 |
| 3.1.3. Discussion | p.11 |
| 3.1.4. Conclusion | p.13 |
| 3.2. La température de l'air | p.13 |
| 3.3. La salinité | p.14 |
| 3.4. L'oxygène dissous | p.14 |
| 3.5. Le matériel particulaire | p.15 |
| 3.5.1. Seston total et organique | p.16 |
| 3.5.2. Chlorophylle a et phaeophytines | p.16 |
| 3.5.3. Teneurs énergétiques | p.17 |
| 3.5.4. Discussion | p.18 |

| | |
|---|------|
| 4 - <u>ETUDE COMPARATIVE DES HUITRES DES DEUX SITES</u> | p.19 |
| 4.1. Caractéristiques générales | p.19 |
| 4.1.1. Croissance linéaire | p.19 |
| 4.1.2. Croissance pondérale | p.21 |
| 4.1.2.1. Poids total | p.21 |
| 4.1.2.2. Poids de la coquille | p.21 |
| 4.1.2.3. Poids sec | p.23 |
| 4.1.2.4. Poids sec pour un animal standard de 50 g | p.24 |
| 4.1.3. Maturation des gonades et pontes | p.24 |
| 4.1.4. Index de condition | p.25 |
| 4.1.5. Sex-Ratio | p.26 |
| 4.1.6. Discussion | p.27 |
| 4.2. L'activité valvaire | p.29 |
| 4.3. Données biochimiques | p.32 |
| 4.3.1. Résultats | p.32 |
| 4.3.1.1. Glucides et glycogène | p.32 |
| 4.3.1.2. Lipides | p.35 |
| 4.3.1.3. Protides | p.36 |
| 4.3.2. Discussion | p.38 |
| 5 - <u>DISCUSSION GENERALE</u> | p.40 |
| 5.1. Comparaison avec les autres pays | p.40 |
| 5.2. Aspects histo-pathologiques | p.42 |
| 5.3. La température | p.43 |
| 5.4. La qualité nutritive du milieu | p.45 |
| 5.5. Moyens employés pour limiter les mortalités estivales | p.47 |
| 6 - <u>CONCLUSION</u> | p.48 |

BIBLIOGRAPHIE

RESUME

Ces dernières décennies, des mortalités estivales massives d'huîtres creuses Crassostrea gigas sont survenues à la fois au Japon et aux Etats-Unis. Ce phénomène est resté sans explication claire et définitive, la plupart des hypothèses se rejoignant pour mettre en cause des perturbations physiologiques en relation avec certains facteurs du milieu.

Dans le bassin d'Arcachon, depuis l'introduction de Crassostrea gigas en 1970 -71, des mortalités estivales se sont produites lors de trois années consécutives, de 1981 à 1983. Si en été 1981, elles viennent s'ajouter à une cinquième année d'absence de fixation de jeunes huîtres, en 1982 elles s'accompagnent en revanche d'un retour à un captage très abondant, apportant une garantie de la bonne qualité des eaux. Les études pathologiques réalisées alors n'ont permis de retenir aucune indication étiologique précise, ni de mettre en cause un agent de type infectieux.

L'observation du phénomène en 1982 et 1983 a permis d'en dégager les caractéristiques suivantes :

- il se déclare simultanément dans des secteurs du bassin très opposés,
- il affecte principalement les jeunes huîtres âgées de 1 an, secondairement, celles âgées de 2 ans,
- il s'étend à l'ensemble du bassin mais à des intensités différentes,
- il débute avant le premier frai et se termine avant la fin de la période de reproduction,
- il ne semble pas se développer selon une logique de propagation.

Afin d'appréhender les causes du phénomène, une étude comparative d'un site à haut risque de mortalité (Taussat) et d'un site de référence caractérisé par l'absence de mortalité les années précédentes (Cap-Ferret) a été entreprise au cours de l'été 1983. Les investigations ont porté sur les facteurs du milieu et sur le comportement et les caractéristiques d'huîtres âgées de 1 an et 2 ans placées sur ces sites.

Concernant les paramètres du milieu, on retiendra que les deux secteurs diffèrent essentiellement par la température, facteur qui s'est révélé étroitement associé à la morbidité, son action s'exerçant toutefois de façon très complexe. Il est apparu qu'à la suite d'une élévation de température, la valeur de 21 - 22° C est un seuil critique à partir duquel les mortalités peuvent se déclencher.

Le facteur température apparaît comme un élément déterminant dans les mortalités estivales ; il interviendrait en liaison avec d'autres facteurs, externes (milieu) et internes (physiologie de l'espèce ou des individus - gamétogénèse).

Par ailleurs, sur le plan nutritif, les deux sites étudiés n'ont pas montré, au cours du printemps et de l'été 1983 de différence notable. On constate dans l'ensemble que leur valeur nutritive est peu élevée, particulièrement au moment des mortalités. L'intervention du facteur trophique dans le phénomène étudié pourrait donc se faire dans le sens d'un déficit mais en liaison avec d'autres éléments.

Enfin, il n'a pas été observé de désoxygénation du milieu, même dans les conditions les plus défavorables.

Pour ce qui concerne les huîtres mises en expérience, on a relevé chez les mollusques des deux sites un comportement voisin de celui des années précédentes avec des mortalités plus importantes à Taussat (30 % chez le 1 an, et 10 % chez le 2 ans) qu'au Cap-Ferret (3 %) et plus précoces dans la première station (mi-juillet) que dans la seconde (début août).

Chez les huîtres âgées de 1 an, les mortalités font suite à une croissance particulièrement forte durant les mois de mai et juin, accompagnée d'un amaigrissement relatif des individus se traduisant par une baisse des poids secs (d'animaux standards de 50 g) et des index de condition, ceci de façon plus marquée à Taussat. Les mortalités n'apparaissent pas directement liées au frai, mais elles surviennent à la suite d'un affaiblissement des huîtres, accentué ou non par le frai, et dû à la conjonction des efforts de croissance et de maturation. Par ailleurs, aucun lien n'a été établi entre les mortalités, la taille et le sexe des mollusques.

L'étude de ces huîtres a permis de mettre en évidence des anomalies de comportement se traduisant par une occlusion, parfois prolongée, des valves : à Taussat, ce phénomène est précoce et très accusé alors qu'il est épisodique et tardif au Cap-Ferret, et il affecte plus intensément les huîtres âgées de 1 an. Ces perturbations de l'activité valvaire traduiraient l'état d'affaiblissement des mollusques allant s'accroissant, des fermetures aussi longues diminuant de façon importante le temps consacré à l'alimentation.

Sur le plan analytique, les taux des principaux constituants biochimiques sont apparus suivre, en accord avec la littérature, une évolution liée au cycle de reproduction : après un pic printanier, les glucides chutent corrélativement avec l'augmentation des teneurs en lipides qui atteignent un maximum avant la ponte, correspondant à la formation active des gamètes. Les hydrates de carbone seraient utilisés pour l'élaboration des produits sexuels et transformés en lipides.

Les mortalités s'observent dans les trois lots étudiés, au moment où les hydrates de carbone ont atteint leur taux minimum, de très faible valeur (0,70% du poids sec) et où les lipides présentent une chute notable indiquant une demande énergétique accrue.

Les examens histologiques effectués systématiquement ont permis d'écarter une étiologie infectieuse en faisant toutefois une réserve quant au rôle possible d'un agent bactérien. Ils ont cependant révélé l'existence d'une altération de l'épithélium digestif, consécutive à une activité autophagique en liaison avec un état de stress, plus intense chez les huîtres de Taussat.

L'analyse des données recueillies conduirait à admettre que la température élevée et la maturation constituent un ensemble de stress augmentant les besoins énergétiques des animaux. Ces besoins ne seraient pas nécessairement satisfaits du fait du niveau nutritif du milieu trop bas ou de

l'inaptitude plus ou moins durable des mollusques à en tirer parti (diminution des taux de filtration et d'assimilation, occlusion des valves, altération de l'épithélium digestif). Les animaux en état de déséquilibre énergétique seraient alors conduits à consommer leurs réserves au moment où la quantité de glycogène est à son niveau le plus bas ; les lipides deviendraient la source énergétique principale mais ne seraient pas disponibles (gamètes) ou encore pas assez efficaces (MORI, 1979). La ponte agirait comme un stress supplémentaire, non indispensable au déclenchement du phénomène.

En conclusion, il semble que durant l'été 1983, les huîtres du bassin d'Arcachon aient été dans un état d'équilibre physiologique précaire, et que la conjonction de divers facteurs externes (température, disponibilité trophique) et internes (croissance, maturation et ponte) ait pu conduire à une rupture de cet équilibre entraînant la mort des individus. Dans ces conditions, des variations apparemment minimales du milieu pourraient provoquer des effets d'importance très différente (INCZE et al., 1980) comme le montrent les divers taux de mortalités constatés dans le bassin d'Arcachon. Les huîtres moribondes ou indemnes ne seraient pas initialement dans un état fondamentalement différent, mais les premières montreraient une exacerbation de perturbations liées aux cycles sexuel et saisonnier.

La complexité du phénomène et de ses relations avec le milieu inciteraient à en poursuivre l'étude afin de compléter ces premiers résultats par un second cycle d'observations, et tenter de mieux cerner l'originalité de la physiologie des huîtres âgées de 1 an, ainsi que les implications des facteurs thermique et nutritif dans la détermination des années avec ou sans mortalité.

INTRODUCTION

Ces dernières décennies, des mortalités massives d'huîtres creuses, Crassostrea gigas, sont survenues à la fois au Japon et aux Etats-Unis, dans certains états de la côte Ouest.

Au Japon, ces mortalités ont débuté en 1945, et coïncident avec le développement de la culture en suspension et l'augmentation de la productivité. La baie de Matsushima est atteinte chaque année depuis 1961, et plusieurs autres centres importants de la région ouest depuis 1969. Les taux annuels de mortalité atteignent 40 à 60 % du stock en élevage (KOGANEZAWA, 1975).

Aux Etats-Unis, le phénomène a débuté à la fin des années 50, à Puget Sound et Willapa Bay (Washington) et à Humboldt Bay (Californie). Durant les années 60, les mortalités atteignirent 35 à 50 % dans les zones les plus touchées. En 1972 et 1973, celles-ci avaient tendance à diminuer (GLUDE, 1975), mais à partir de 1976, une recrudescence se manifestait. En 1979, les stocks des baies de Puget Sound furent gravement décimés, l'un à plus de 60 % (PERDUE et al., 1981).

De nombreuses études furent entreprises dans le but d'identifier les causes de mortalité, principalement de 1963 à 1966 au Japon, et de 1966 à 1972 aux Etats-Unis (GLUDE, 1975). Les caractéristiques du phénomène sont apparues très voisines dans les deux pays :

- les mortalités surviennent sur des huîtres à croissance et à maturation rapides, âgées surtout de 2 ans et plus, pendant

la période du frai estival,

- elles sont associées à des températures élevées, supérieures à 20° C,
- aucun élément pathogène n'a pu être décelé, bien qu'une altération du diverticule digestif ait été observée parallèlement.

Les zones à forte mortalité sont caractérisées par une turbidité élevée, une haute valeur nutritive et par les températures les plus chaudes ; aux Etats-Unis, elles sont souvent localisées dans la partie haute des estuaires (SCHOLZ et al., 1970).

Dans le bassin d'Arcachon, depuis l'introduction de Crassostrea gigas en 1970-71, des mortalités estivales se sont produites. Elles ont été particulièrement remarquées lors de trois années consécutives de 1981 à 1983. Si en été 1981, elles viennent s'ajouter à une cinquième année d'absence de fixation de jeunes huîtres, en 1982, elles s'accompagnent en revanche d'un retour à un captage très abondant, apportant une garantie de la bonne qualité des eaux.

Les analyses effectuées alors révèlent des taux d'oxygène dissous normaux, des teneurs en pesticides faibles, ainsi que l'absence d'espèces phytoplanctoniques toxiques pour les mollusques.

Les études pathologiques réalisées conduisent à rejeter, dans un premier temps, l'hypothèse d'une origine infectieuse des mortalités et à les mettre plutôt en relation avec des perturbations physiologiques, liées à des conditions de milieu défavorables intervenant en période de frai et se manifestant par une dégradation de l'épithélium digestif (COMPS, 1982).

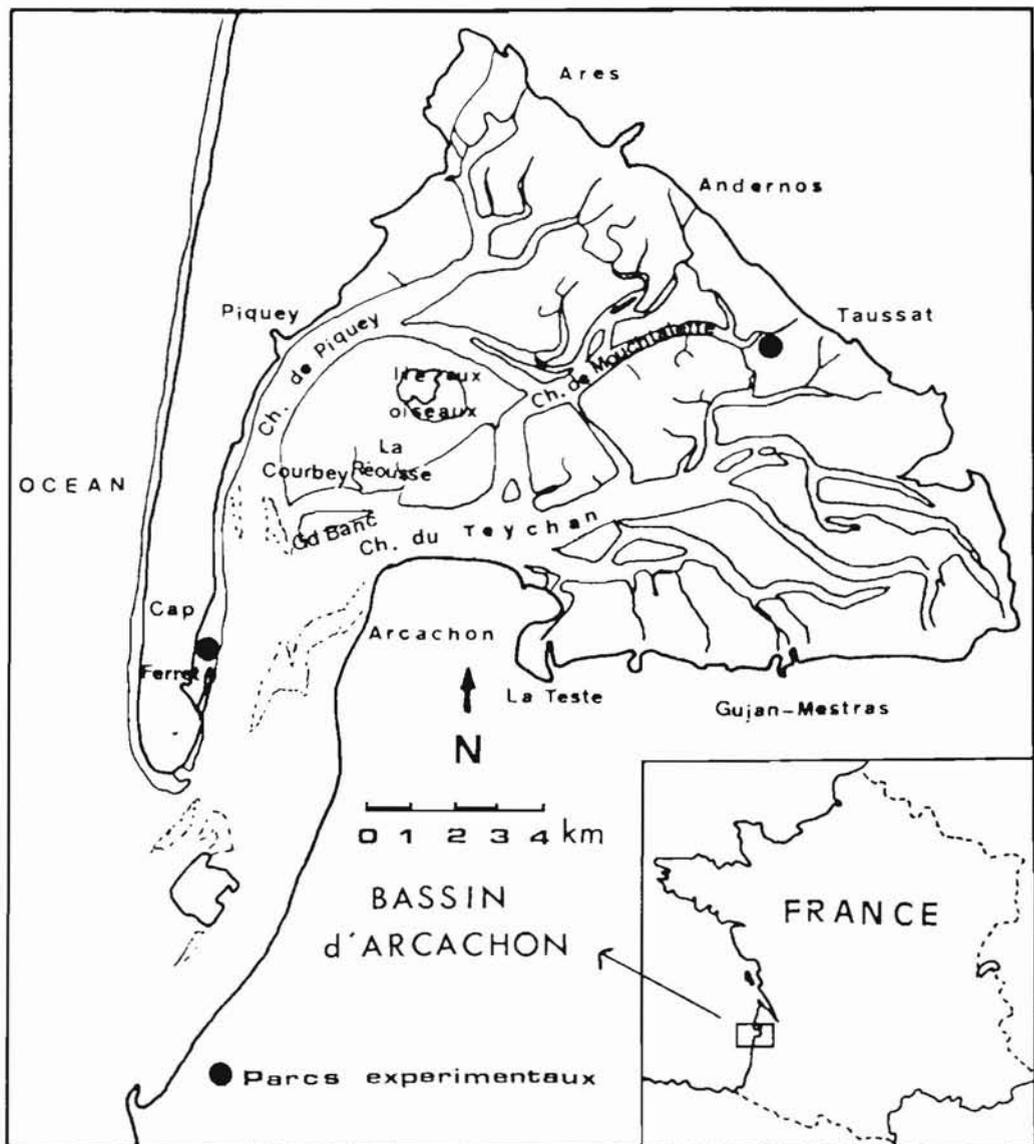


Fig. 1.-Le Bassin d'Arcachon

En 1982, une enquête fut effectuée auprès des ostréiculteurs afin d'apprécier l'ampleur du phénomène, ses aspects spatio-temporels et ses éventuels liens avec les caractéristiques des lots mis en élevage. Les éléments suivants ont pu être dégagés (MAURER, 1982).

- Les mortalités affectent principalement les jeunes huîtres de 1 an et secondairement celles âgées de 2 ans. Très grossièrement, on peut penser que les pertes furent globalement inférieures à 20% du cheptel ; cependant, certains lots peuvent présenter des taux de mortalité élevés, supérieurs à 60%, et voisiner avec d'autres lots peu ou pas atteints.

- Elles sont généralisées à l'ensemble du bassin mais certains secteurs s'avèrent plus sensibles que d'autres, en particulier les hauts du bassin, sous influence continentale, et les lieux-dits du Courbey et de la Réousse sous influence océanique (fig. 1). En revanche, le Grand-Banc, à proximité immédiate de ces derniers et de l'Océan, se trouve relativement épargné, ainsi que le Cap-Ferret pratiquement exempt de toute atteinte (fig. 1).

- L'apparition du phénomène a été simultanée en plusieurs zones du bassin très opposées. Il s'est déroulé de la mi-juin à la fin juillet, pendant le début de la période du frai.

Un groupe de travail, réuni à Arcachon en octobre 1982, a analysé l'ensemble de ces éléments. Il a souligné le caractère non spécifique de ce problème au bassin d'Arcachon, et en a analysé les causes possibles. Ayant écarté les aspects de pollution aiguë (du fait des résultats des analyses et de la présence des larves) et d'action d'un élément pathogène, il a retenu l'hypothèse d'un déséquilibre physiologique des huîtres en liaison avec les conditions du milieu. L'étude réalisée en 1983 a été définie précisément :

- elle se limite à deux sites (l'un très sensible, le secteur de Taussat-Lanton, l'autre en référence, le secteur du Cap-Ferret) et à la période critique d'avril à septembre;

- elle consiste en

.une étude des paramètres physico-chimiques (température, salinité, oxygène dissous) et biologiques (chlorophylle, seston, lipides, glucides et protides particulaires) des deux milieux;

.une étude comparative des caractéristiques de lots d'huîtres placés dans les deux sites (biométrie, maturation, activité valvaire, composition biochimique).

1 - PROTOCOLE D'ETUDE - MATERIEL ET METHODES

1.1. Etude du milieu .

Les prélèvements d'eau sont effectués sur les deux sites une heure avant la basse-mer en période de maline, soit deux fois par mois entre 11 heures et 15 heures. Sur le site de Taussat, deux cycles de marées de 6 heures sont en plus réalisées, un de vives-eaux et un de mortes-eaux, au cours desquels l'eau est prélevée environ tous les 3/4 d'heures au niveau des huîtres, quelle que soit la hauteur d'eau les recouvrant.

Les paramètres suivants sont étudiés :

- la température au moyen d'un thermomètre à mercure, précision 1/10e,
- la salinité par la méthode de MOHR (1956),

- l'oxygène dissous, par celle de WINKLER (1888).

L'eau est préfiltrée à 250 μm , et le matériel particulaire est ensuite recueilli sur filtres Whatman GFC 0,45 μm . Sur différents filtres sont analysés :

- le seston total par pesée et le seston organique par différence avec une nouvelle pesée après crémation à 400°C pendant une heure,
- la chlorophylle et les phaeopigments par la méthode de LORENZEN (1967),
- les lipides par la méthode de MARSH et WEINSTEIN (1966),
- les glucides par celle de DUBOIS et al., (1956),
- les protides par celle de LOWRY et al., (1951).

1.2. Etude comparative des huîtres.

Deux parcs ont été choisis : le parc de M. CLEMENT à Taussat, qui a été fortement touché par les mortalités deux années consécutives, et le parc de M. et Mme PALLAS, au Cap-Ferret, comme témoin. Les huîtres fournies par M. CLEMENT se composent :

- d'un lot de naissains captés en 1982 à Taussat, détroqués et mis en poches ostréophiles à raison de 3000 individus par poche en janvier 1983; le 16 mars 1983, la moitié de ce lot reste en place à Taussat, et l'autre moitié est transférée au Cap-Ferret; à la mi-mai, un dédoublement est effectué dans les deux sites, conduisant à une charge de 1000 naissains par poche, soit 3 kg environ; le taux d'infestation de ces huîtres était de 4% par Myicola ostrae et de 12% par Mytilicola orientalis
- d'un lot d'huîtres captées en 1981 en Charente, mises en poches à Taussat à raison de 300 individus par poche, soit environ 5 kg; les taux d'infestation par M. orientalis et par M. ostreae étaient de 20%.

Des échantillons de 50 huîtres sont prélevés dans chaque lot une à trois fois par mois (pendant la période de mortalité). Sur ces huîtres sont effectuées des mesures biométriques individuelles : longueur, poids total, poids sec, et des mesures globales : poids des coquilles et index de condition

$$\text{I.C.} = \frac{\text{poids de chair sèche } (\bar{x}) \times 1000}{\text{volume intervalvaire (ml)}}$$

Les stades macroscopiques de maturation (LE DANTEC, 1968) et le sexe sont déterminés.

Les dosages des lipides, glucides et protides sont effectués individuellement sur la chair sèche finement broyée d'un sous échantillon de 10 huîtres, selon les mêmes méthodes que celles utilisées pour le matériel particulaire de l'eau (DESLOUS-PAOLI, 1980).

Les résultats sont exprimés d'une part en pourcentage du poids sec, et d'autre part en mg ramenés à un animal standard de 50 g . Les étalonnages sont effectués avec du glucose pour les glucides et le glycogène, du glycérol tripalmitate pour les lipides et de l'albumine pour les protides. Les résultats correspondent donc à des équivalents de ces trois produits.

L'activité valvaire d'huîtres âgées de 1 an et de 2 ans est enregistrée sur les deux sites au moyen d'ostréographes (HIS, 1970, 1976) en vue de détecter un éventuel comportement anormal des sujets en observation.

2 - EVOLUTION DES MORTALITES EN 1983

Dans le bassin d'Arcachon, durant l'été 1983, comme les deux étés précédents, des mortalités importantes se

sont produites principalement sur les huîtres âgées de 1 an.

2.1. Observations générales (fig. 2).

Les premiers cas sont signalés à partir du 14 juin simultanément en plusieurs points du bassin très opposés :

- aux lieux-dits Courbey, La Réousse, Canelon, Marens, les Jalles, dans les bas du Bassin,
 - Gorp, Salos, Loscle, Matte du Brignard, Passant, Comprian, Carguefond dans les hauts du bassin,
 - les Douils, Cès, la Humeyre, Bourrut en zone intermédiaire ;
- chez les huîtres de 1 an, les taux de mortalités déclarés par les ostréiculteurs vont de 10 à 80%, la majorité se situant vers 50 - 60%. Des huîtres de 2 et 3 ans sont parfois aussi touchées. Cette première vague semble durer jusqu'à la fin juin.

Par la suite, de nouvelles mortalités sont signalées vers la mi-juillet jusqu'à la fin de ce mois. Elles intéressent soit des secteurs déjà atteints, comme Taussat et Andernos, soit des lieux-dits non encore répertoriés (ce qui ne veut d'ailleurs pas dire qu'ils n'aient pas déjà été touchés) comme Gahignon, Pelourdey dans les bas du bassin, Matte d'Arès, Bouca, Chenal d'Audenge dans les hauts et le Tès, les Arroillats en zone intermédiaire. Les taux de mortalité déclarés sont parfois très élevés, jusqu'à 90 - 100%. Les naissains peuvent être atteints quel que soit leur type de collecteur ou de mise en culture s'ils ont été détroqués : tuiles, barres, troques au sol, poches, pochons, etc. Les secteurs du Courbey et de la Réousse ne sont pas affectés par cette deuxième vague de mortalité.

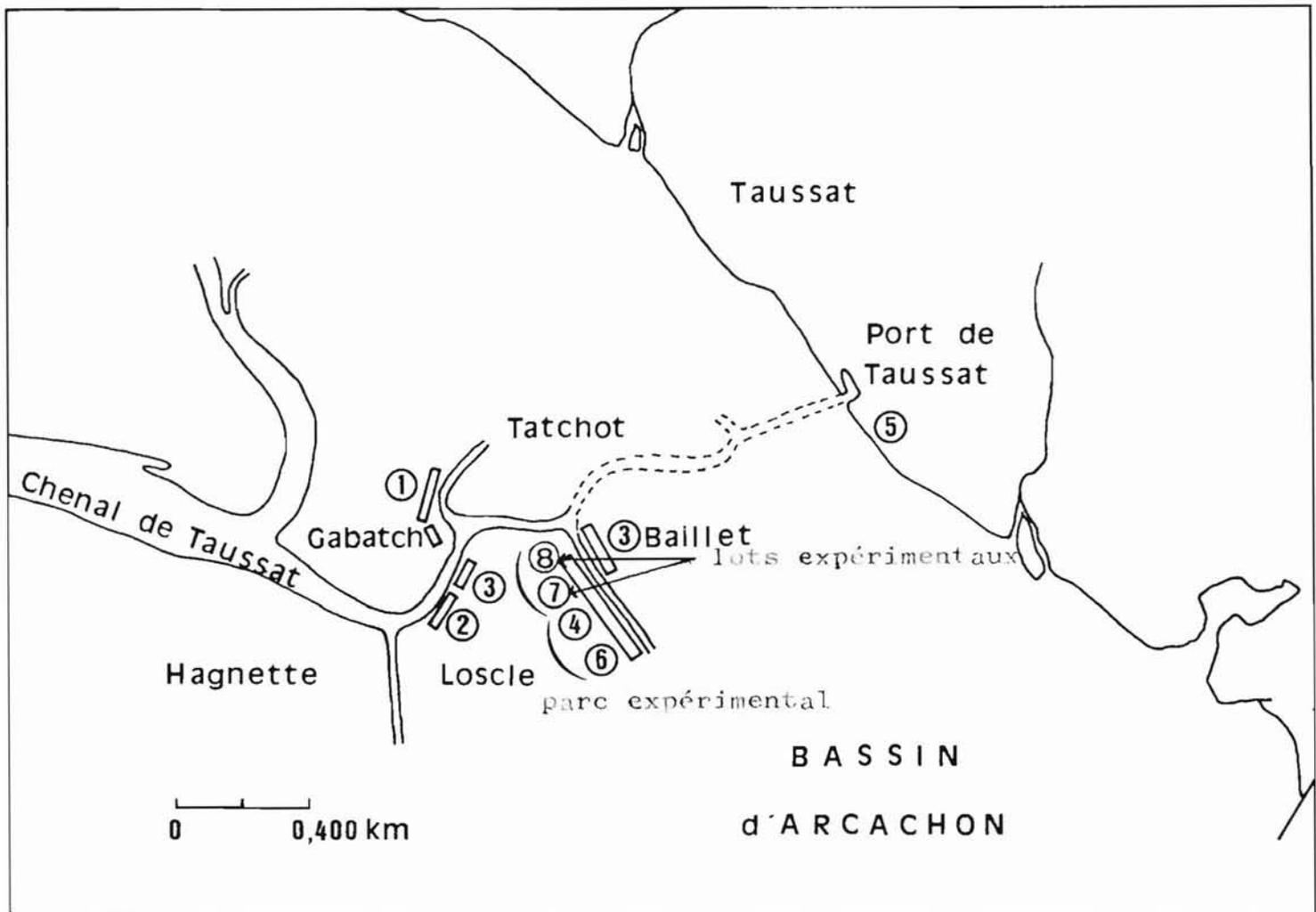


fig. 3.- Déroulement des mortalités dans le secteur de Taussat.

Dans l'ensemble le phénomène est similaire aux années précédentes :

- il se déclare simultanément dans des secteurs très opposés,
- il touche principalement les huîtres âgées de 1 an,
- il s'étend à l'ensemble du bassin, certains lieux-dits ou lots voisins pouvant cependant ne pas être affectés en même temps, ni avec la même intensité,
- il s'étale sur un mois et demi, de la mi-juin à la fin juillet, pendant une partie de la période de reproduction,
- son déroulement ne semble pas indiquer qu'il y ait une propagation mais plutôt une répartition en mosaïque sans logique apparente.

2.2. Déroulement de la mortalité à Taussat.

Les mortalités sont observées dans le secteur de Taussat, du 16 juin ① au 25 juillet ②, à la fois sur les lots mis en élevage et sur le captage sauvage (fig. 3). Certaines poches sont atteintes à plus de 50 %. Le parc expérimental est touché le 27 juin ④, mais ce n'est que le 12 juillet, en milieu de maline, que le lot expérimental d'huîtres âgées de 1 an présente les premières coquilles vides ⑦. Le 15 juillet les pertes sont stabilisées en moyenne à 30 % (de 28 à 32 % selon les poches). Les mortalités sur le lot expérimental d'huîtres âgées de 2 ans sont observées le 25 juillet soit 13 jours après le 1 an, à la suite du mort-d'eau et à raison d'un taux moyen de 9 % (de 4 à 13 % selon les poches) (tabl. 1).

Les aspects spatio-temporels des mortalités à Taussat vont dans le même sens que les observations générales sur le bassin, à savoir répartition en mosaïque sans logique apparente et sans caractère contagieux (fig. 3). Sur les lots expérimentaux, le phénomène est très rapide et bien limité

| SITE | T A U S S A T | | CAP-FERRET |
|--------------------------------------|---------------|------------|------------|
| âge des huîtres | 1 an | 2 ans | 1 an |
| date d'apparition de la mortalité | 12 juillet | 25 juillet | début août |
| intensité | 30 ‰ | 9 ‰ | 3 ‰ |

Tableau 1 . - Date d'apparition et intensité de la mortalité sur les lots expérimentaux.

dans le temps ; il semble être indépendant des périodes de maline et de mort-d'eau. Cela rejoint les constatations faites les années précédentes.

2.3. Le Cap Ferret.

Il est considéré comme une zone non touchée par les mortalités estivales. Les quelques pertes qui y sont observées ne sont souvent pas prises en compte par les ostréiculteurs du fait de leur faible intensité (inférieure à 10%). On peut cependant penser qu'elles sont de même nature car elles surviennent à un moment précis pendant la période estivale. Ainsi début août, nous avons observé 3% d'huîtres décimées dans notre lot expérimental, ainsi que sur des huîtres au sol et parmi le captage sauvage environnant (tabl. 1). La faiblesse de ce taux et sa différence importante avec celui de Taussat, vont dans le même sens que les observations faites les années précédentes, confirmant le caractère très sensible du secteur de Taussat.

3 - ETUDE DU MILIEU

3.1. La température de l'eau

3.1.1. Les parcs expérimentaux (fig. 4).

Taussat

En avril s'amorce un accroissement de la température de l'eau qui s'accroît à la fin mai. En juin, les températures s'élèvent brutalement de plus de 7° C, passant de 15° à 22° C, puis 23°5 C en l'espace d'une quinzaine de jours. C'est l'époque des premières mortalités dans le secteur bien que les lots expérimentaux ne soient pas encore touchés.

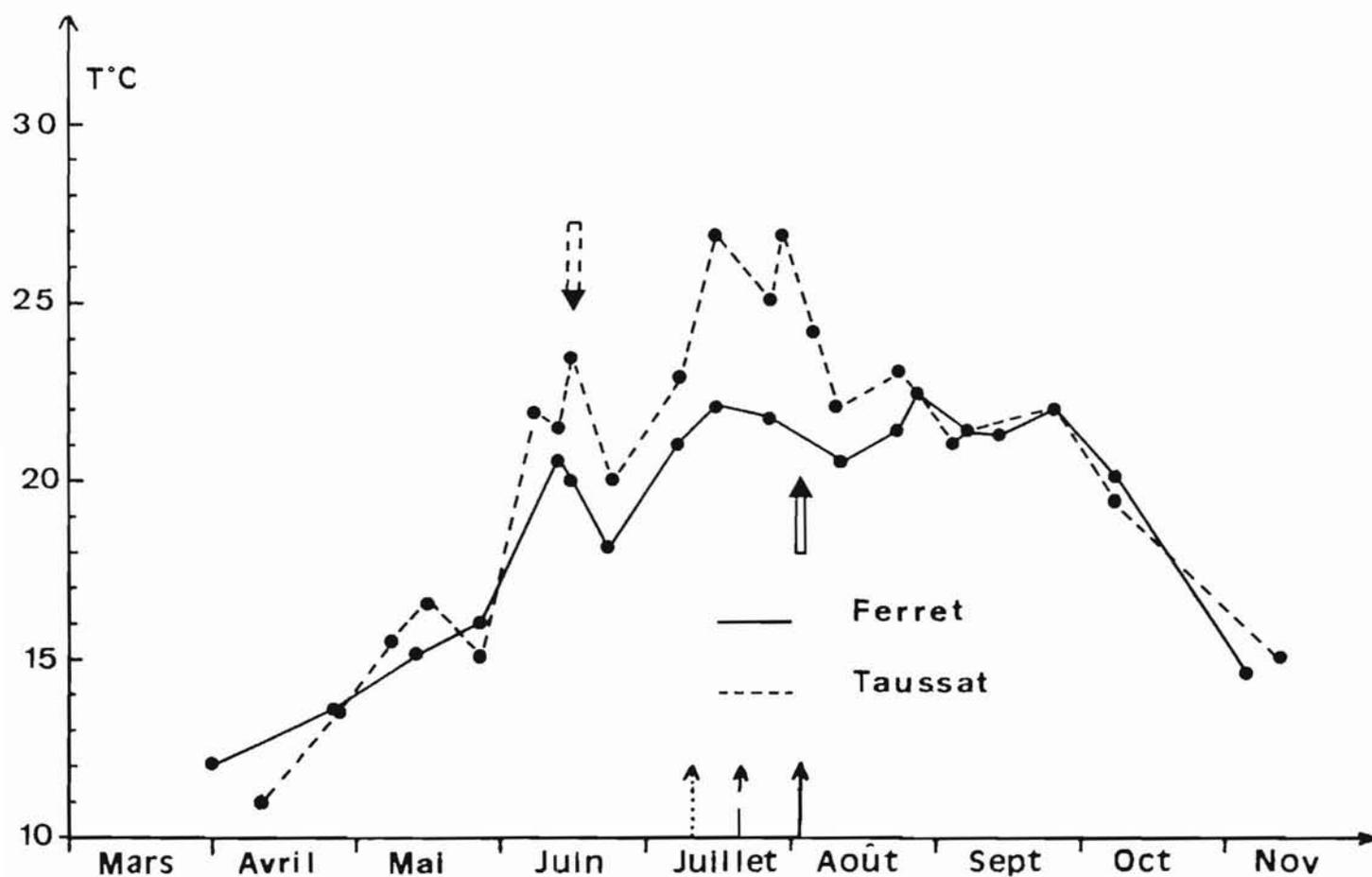


fig. 4.- Températures relevées 1 heure avant la basse-mer à Taussat et au Cap-Ferret.

Dates des mortalités sur les lots expérimentaux :

- ↑ 1 an Taussat
- ↑ 2 ans Taussat
- ↑ 1 an Ferret

Dates d'apparition des mortalités dans les 2 secteurs :

- ↓ Taussat
- ↑ Ferret

Les maxima sont atteints la 2ème quinzaine de juillet, avec 27° C ; en août et en septembre, les températures se maintiennent autour de 22° C puis diminuent en octobre et novembre.

Cap-Ferret

Les variations de température de l'eau sont concomitantes de celles de Taussat, mais moins brutales (fig. 4). Les maxima ne dépassent pas 22°5 C et restent toujours inférieurs de plusieurs degrés à ceux de Taussat, en juin, juillet et début août ; à partir de la fin août, les relevés sont très voisins dans les deux sites. L'influence océanique, prépondérante au Cap-Ferret, est à l'origine d'une régulation thermique limitant en particulier les élévations de température.

3.1.2. Les températures du bassin d'Arcachon au cours des six dernières années.

Si l'on compare les données de température recueillies à la jetée d'Eyrac (1) (fig. 2) au cours des six dernières années, ainsi que les périodes de mortalité correspondantes, on constate que :

- les années dites sans mortalité (1978, 1979 et 1980) présentent des températures similaires à celles des années suivantes, des valeurs de 25° C pouvant également être observées régulièrement (fig. 5 et 6) ;

(1) Elles correspondent à l'eau du chenal et sont donc inférieures aux maxima qui peuvent être observés sur parc, particulièrement dans les hauts du bassin, comme le montre la comparaison des fig. 4 et fig. 6 pour Taussat.

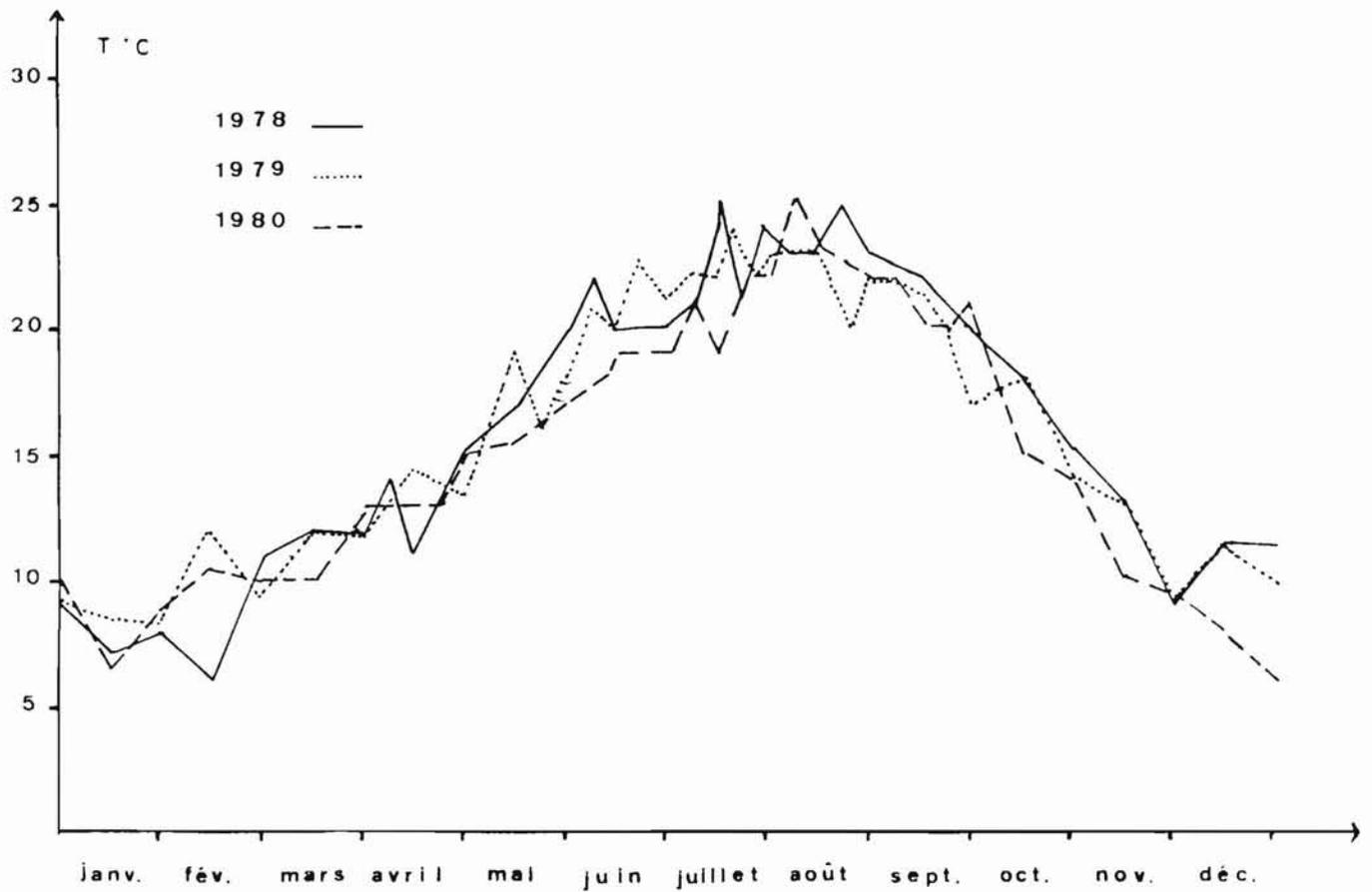


fig. 5 - Températures maximales à la jetée d'Eyrac au cours des années 1978 à 1980.

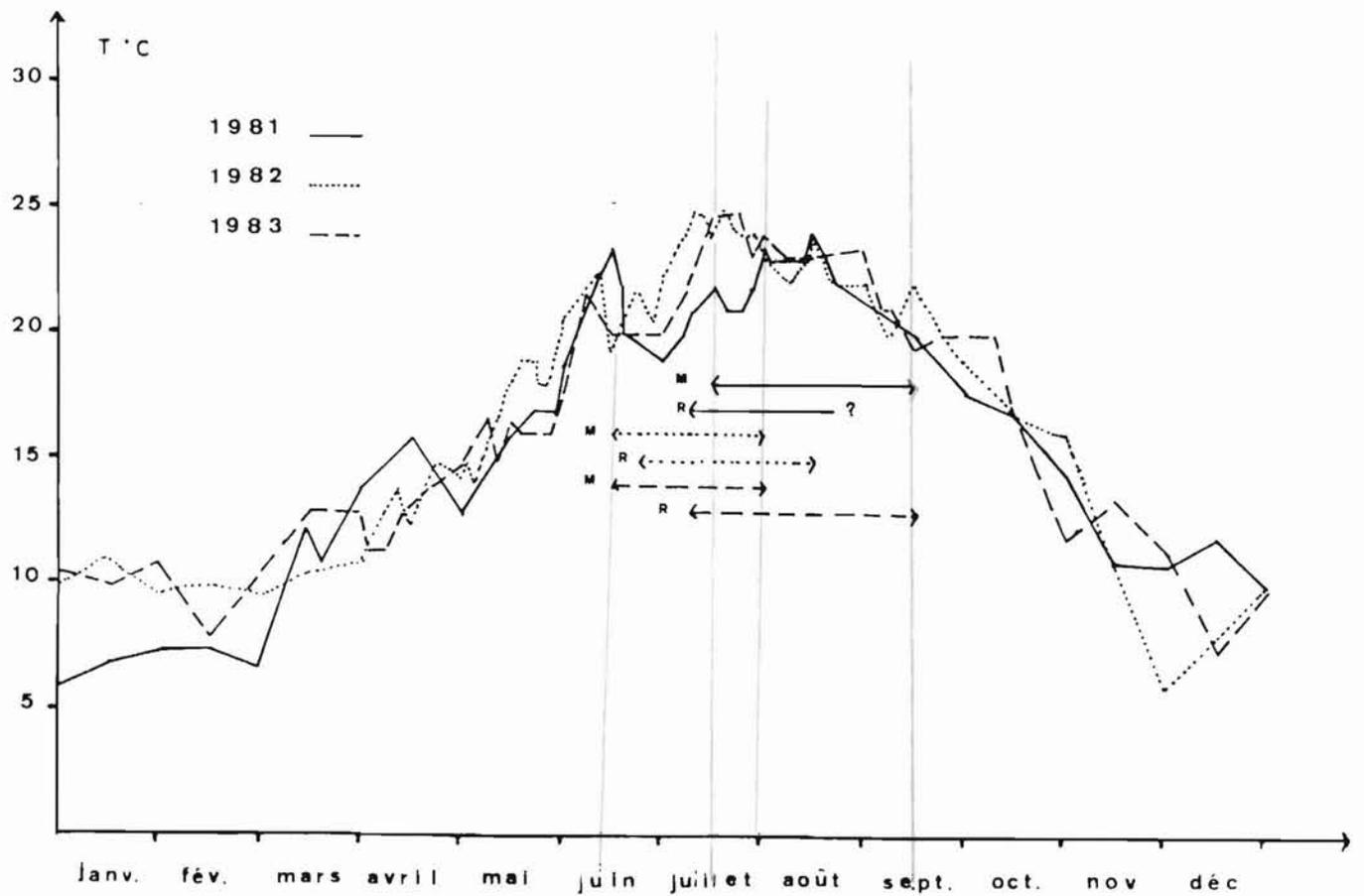


fig. 6 - Températures maximales à la jetée d'Eyrac au cours des années 1981 à 1983.
M = période de mortalité
R = période de reproduction

- les mortalités de 1982 et 1983 se déclarent à la suite du rapide réchauffement des eaux s'effectuant en mai et juin;
- l'année 1981 est marquée par un retard dans l'apparition des mortalités qui pourrait être mis en rapport avec le refroidissement s'opérant fin juin - début juillet;
- les mortalités s'arrêtent relativement vite en 1982 et 1983 alors que les températures sont encore élevées, et elles durent plus longtemps en 1981 pour des températures identiques à celles des années suivantes (fig. 6).

3.1.3. Discussion.

Les auteurs s'accordent pour impliquer le facteur température dans les phénomènes de mortalité estivale. Celui-ci peut agir tout d'abord par son niveau absolu élevé : la limite critique se situerait vers 21 - 22°C au Japon (KOGANEZAWA, 1975). De même, cette valeur est citée par LIPOVSKY et CHEW (1972) et GRISCHKOWSKY et LISTON (1974) comme provoquant expérimentalement jusqu'à 100% des mortalités, en liaison avec un développement bactérien. MALOUF et BREESE (1977), en laboratoire, constatent que le taux de mortalité augmente avec l'élévation de température à 21° C. Enfin BEATTIE et al. (1980) dans le but d'obtenir des souches résistantes aux mortalités estivales opèrent une sélection des individus basée sur leur survivance à une température de 21° C.

Nos observations vont dans ce sens, à Taussat où ce seuil de 21°C est dépassé dès la mi-juin, et au Cap-Ferret où cette limite est atteinte à partir de mi-juillet. Ces dates correspondent à l'apparition des mortalités dans ces deux secteurs, leur intensité pouvant être mise en liaison avec l'importance du dépassement, jusqu'à 6°C à Taussat, et seulement 1,5° C au Cap-Ferret. De même, les mortalités en 1981 et 1982 se déclarent pour des températures immédiatement supérieures à 21° C.

La température peut aussi agir par son élévation brutale : en effet, les mortalités se déclarent à la suite du réchauffement printanier mais elles cessent après une certaine stabilisation de ce paramètre, même à une valeur relativement élevée. En revanche, les fluctuations thermiques journalières, si elles ne sont pas trop importantes, permettraient un endurcissement et une meilleure résistance des huîtres à des températures élevées (BAYNE et al., 1977).

En dehors du bassin d'Arcachon, des phénomènes identiques se sont produits au cours de l'été 1983 dans le bassin de Marennes-Oléron et dans le secteur du Morbihan. En rivièrre d'Auray, ils ont été mis en liaison avec des élévations brutales et inhabituelles de la température jusqu'à 25° C.

Cependant les limites de tolérance de l'espèce ne sont pas absolues. En effet, dans le bassin d'Arcachon, le seuil de 21° C ne provoque pas nécessairement la mort des mollusques. De même certains auteurs procèdent à des élevages expérimentaux à ce niveau de 21° C sans subir aucun dommage (MANN, 1979 ; HIS et ROBERT, 1982 ; HERAL, com. pers.). A Hong-Kong et à Taïwan (MOK, 1973 ; SOON et al., 1981) Crassostrea gigas se reproduit sans mortalité à des températures de 26° C.

D'après BAYNE et al., (1977), les limites de tolérance changent selon les conditions thermiques auxquelles ont été soumis antérieurement les individus, selon leur taille, leur état physiologique ainsi que leur distribution géographique et microgéographique. On pourrait aussi rechercher dans l'existence de races physiologiques à caractéristiques thermiques différentes une explication à ces diverses réactions (LUBET, 1981a).

3.1.4. Conclusion

La température apparaît comme un élément déterminant dans les mortalités estivales, des valeurs élevées semblant nécessaires mais non suffisantes au déroulement du phénomène. Elle jouerait donc de façon complexe à la fois par ses augmentations fortes et rapides et par ses niveaux absolus élevés. Elle ne peut cependant être considérée comme le seul facteur limitant et elle interviendrait en liaison avec d'autres éléments, externes (milieu) et internes (physiologie de l'espèce ou des individus).

Le bassin d'Arcachon où la limite critique de 21 - 22° C est dépassée pratiquement toutes les années, apparaît comme un site à risque élevé de mortalité. En plus de ces trois dernières années, des phénomènes similaires se sont produits en 1976, l'année de la sécheresse. Il est possible que des mortalités aient également eu lieu auparavant mais qu'elles soient passées plus ou moins inaperçues du fait d'une moindre intensité et d'un stock réduit de jeunes huîtres en élevage. Ajoutons qu'à Arcachon, le seuil de température apparemment critique pour les adultes s'avère optimum pour les larves et donc pour la pérennité de l'espèce.

3.2. La température de l'air

Les températures de l'air les plus élevées auxquelles ont été soumises les huîtres se situent fin juillet, en période de maline, l'assec des mollusques s'effectuant à la mi-journée. Dans le bassin d'Arcachon, on peut penser qu'il n'y a pas de lien direct entre l'exposition des huîtres au soleil et les mortalités, celles-ci se déclarant mi-juin pour des températures de l'air voisines de 22° C et indépendamment des périodes de grandes marées.

En revanche, POTT ER et HILL (1982) et GLUDE (1975) signalent de fortes mortalités sur Saccostrea commercialis et sur C. gigas, observées en un court laps de temps, correspondant à de très hautes températures de l'air pendant l'assec des animaux.

3.3. La salinité.

Taussat .

Elle varie de 20 à 32 ‰ durant la période étudiée. Elle passe d'avril à mi-juillet de 20 à 30 ‰, puis se maintient entre 30 et 32 ‰ jusqu'au mois de novembre. Signalons qu'au cours d'un cycle de marée, les variations peuvent être aussi importantes que sur plusieurs mois ; ainsi, le 6 mai, la salinité passe de 24 ‰ à basse-mer, à 30‰ à pleine mer.

Ferret .

L'augmentation survient d'avril à juin (26,5 ‰ à 32,3 ‰), puis la salinité oscille entre 31 et 33,7 ‰ jusqu'à la fin de nos observations. Elle reste toujours supérieure aux valeurs de Taussat, de 6 à 7 ‰ tout d'abord, puis de 2 à 3 ‰ en pleine période estivale.

De même que pour la température, l'influence océanique plus forte au Ferret est à l'origine des différences observées entre les deux sites. La salinité présente des fluctuations entrant largement dans les limites de tolérance de l'espèce (HOPKINS, 1936). On ne peut cependant éliminer la possibilité d'une synergie d'action avec d'autres facteurs, en particulier la température.

3.4. L'oxygène dissous.

Les teneurs en oxygène dissous varient de 3,02 à 9,35 ml.l⁻¹ et les taux de saturation de 57 à 190%. Aucune désoxygénation du milieu n'est mise en évidence, ni de différence notable entre les deux sites.



Fig. 7.- Variation du pourcentage de saturation en oxygène au cours d'un cycle de 24 heures, par forte chaleur, en période de mort d'eau - (3 et 4/8/83).

B M : basse-mer

P M : pleine-mer

Les résultats obtenus au cours des cycles réalisés à Taussat montrent que :

- de fortes sursaturations sont observées en fin d'après-midi, signe d'une intense activité photosynthétique (fig. 7);
- les taux les plus bas sont relevés le matin, à la suite de la respiration nocturne de l'ensemble de la communauté vivante qui n'est pas compensée, comme dans la journée, par la production d'oxygène des différents végétaux (phytoplancton et surtout zostère) (fig. 7).

Les teneurs minimales obtenues dans les conditions les plus défavorables - température élevée diminuant le taux de saturation et basse mer du matin - sont de 3,02 et 3,25 ml.l⁻¹ correspondant à 57 et 61 % de saturation. Ces valeurs ne sont le plus souvent observées que pendant un court laps de temps inférieur à 1 heure. D'après GALTSOFF (1964) une teneur de 2,8 ml.l⁻¹ est compatible avec un comportement normal de C. angulata, et HIS (1976) a montré que C. gigas semble plus résistante que C. angulata à des conditions d'hypoxie. On peut donc supposer que les huîtres n'ont pas souffert d'un manque d'oxygène, bien que leurs besoins soient accrus en période estivale, particulièrement ceux du naissain (GERDES, 1983)

3.5. Le matériel particulaire .

Il est constitué par la matière organique vivante et détritique et par la matière minérale. Le poids de seston total permet de mesurer l'ensemble de ce matériel particulaire, et le seston organique, sa partie organique. La chlorophylle quantifie la matière végétale vivante (phytoplancton)

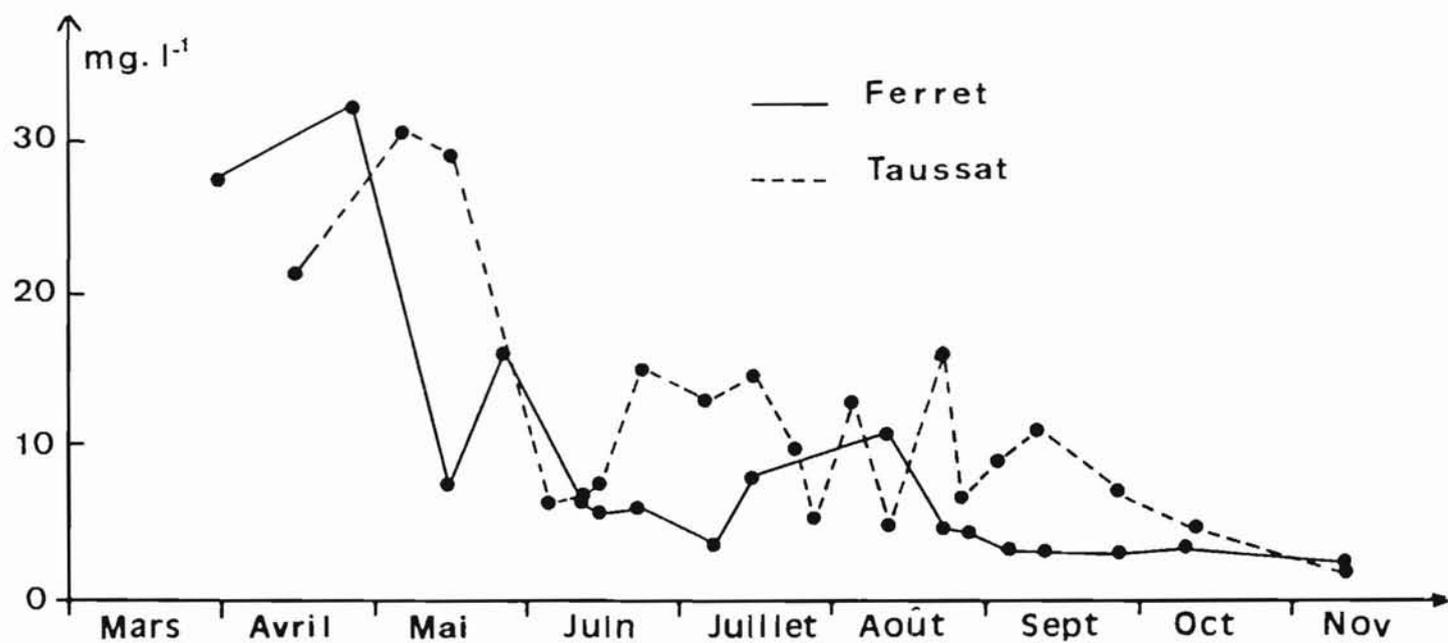


Fig. 8.- Variation du poids de seston total à Taussat et au Cap-Ferret.

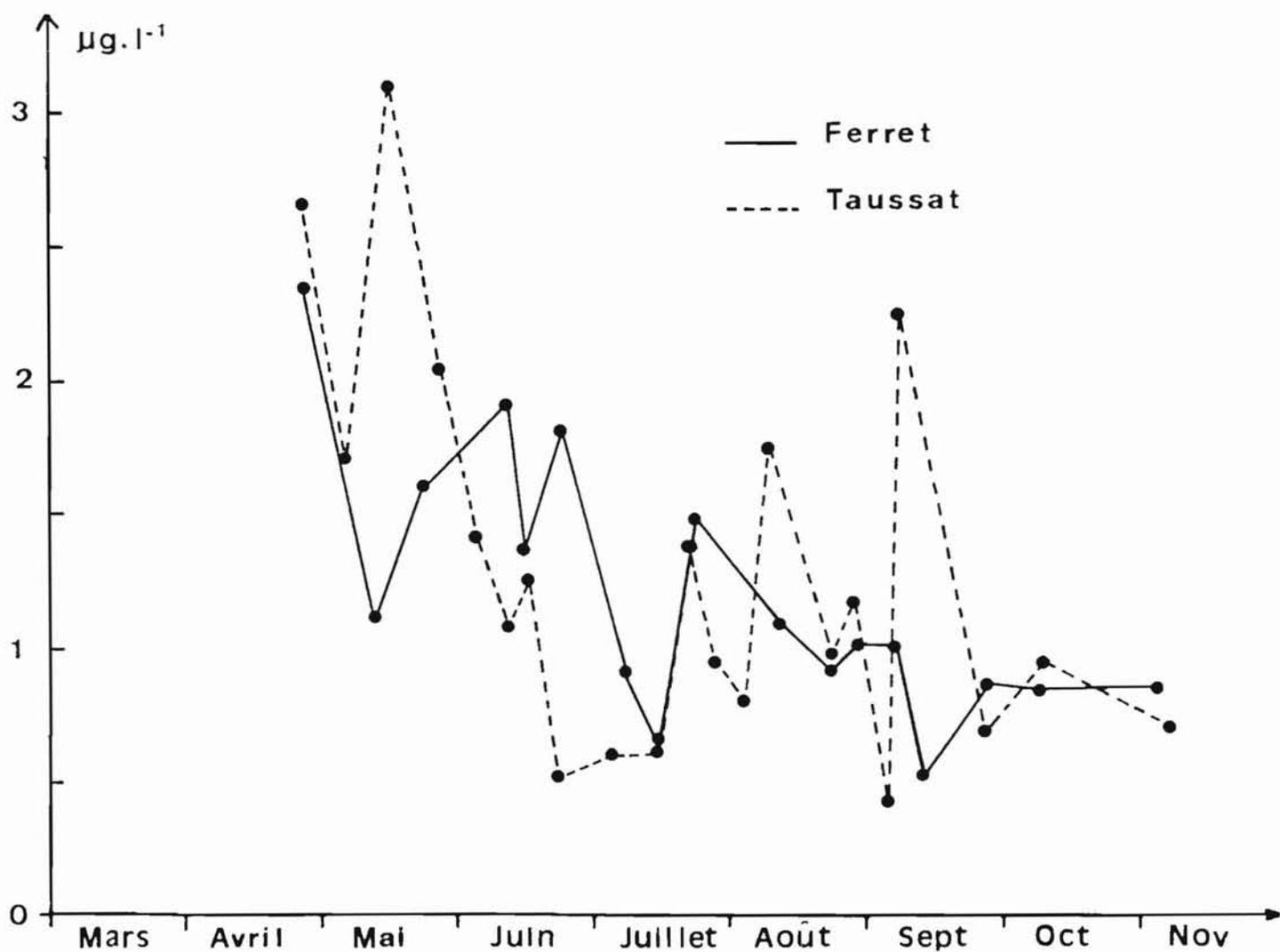


Fig. 9.- Variations du taux de chlorophylle "a" à Taussat et au Cap-Ferret

et les phaeophytines la matière végétale en état de dégradation. A partir des dosages de lipides, glucides, protides, auxquels on applique les coefficients de BRODY (1945) respectivement $9,45 \text{ cal. mg}^{-1}$, $4,10 \text{ cal. mg}^{-1}$ et $5,65 \text{ cal. mg}^{-1}$, on calcule la teneur énergétique de la matière particulaire de l'eau qui donne une autre appréciation du matériel organique.

3.5.1. Seston total et organique.

Le seston total varie de 2,1 à 32 mg l^{-1} . Ceci correspond à des eaux peu chargées en matériel particulaire. Les taux sont un peu plus élevés en avril et mai (fig. 8). Les cycles réalisés à Taussat indiquent que ces valeurs peuvent varier dans un rapport de 3 à 5 au cours du temps s'écoulant entre une basse mer et une pleine mer. Cette variabilité journalière et la microdistribution des éléments dans l'eau est à prendre en compte lors de la comparaison des deux sites, bien que les prélèvements y soient effectués environ à la même heure de la marée. Dans l'ensemble, il apparaît que Taussat présente des eaux un peu plus chargées que le Ferret, en particulier en juin et juillet. Le seston organique représente en moyenne 40% du seston total, ce qui indique la faible proportion de matériel minéral.

3.5.2. Chlorophylle "a" et phaeophytines.

Les teneurs en chlorophylle a varient de 0,43 à $3,13 \mu\text{g. l}^{-1}$; elles sont, le plus souvent inférieures à 2 et même $1 \mu\text{g. l}^{-1}$. Les résultats des cycles de demi-marées montrent qu'au cours de la journée, les teneurs peuvent être multipliées par 8, passant de 0,2 à $1,5 \mu\text{g. l}^{-1}$; en moyenne elles le sont par 4 et, pour des valeurs plus élevées, les écarts sont

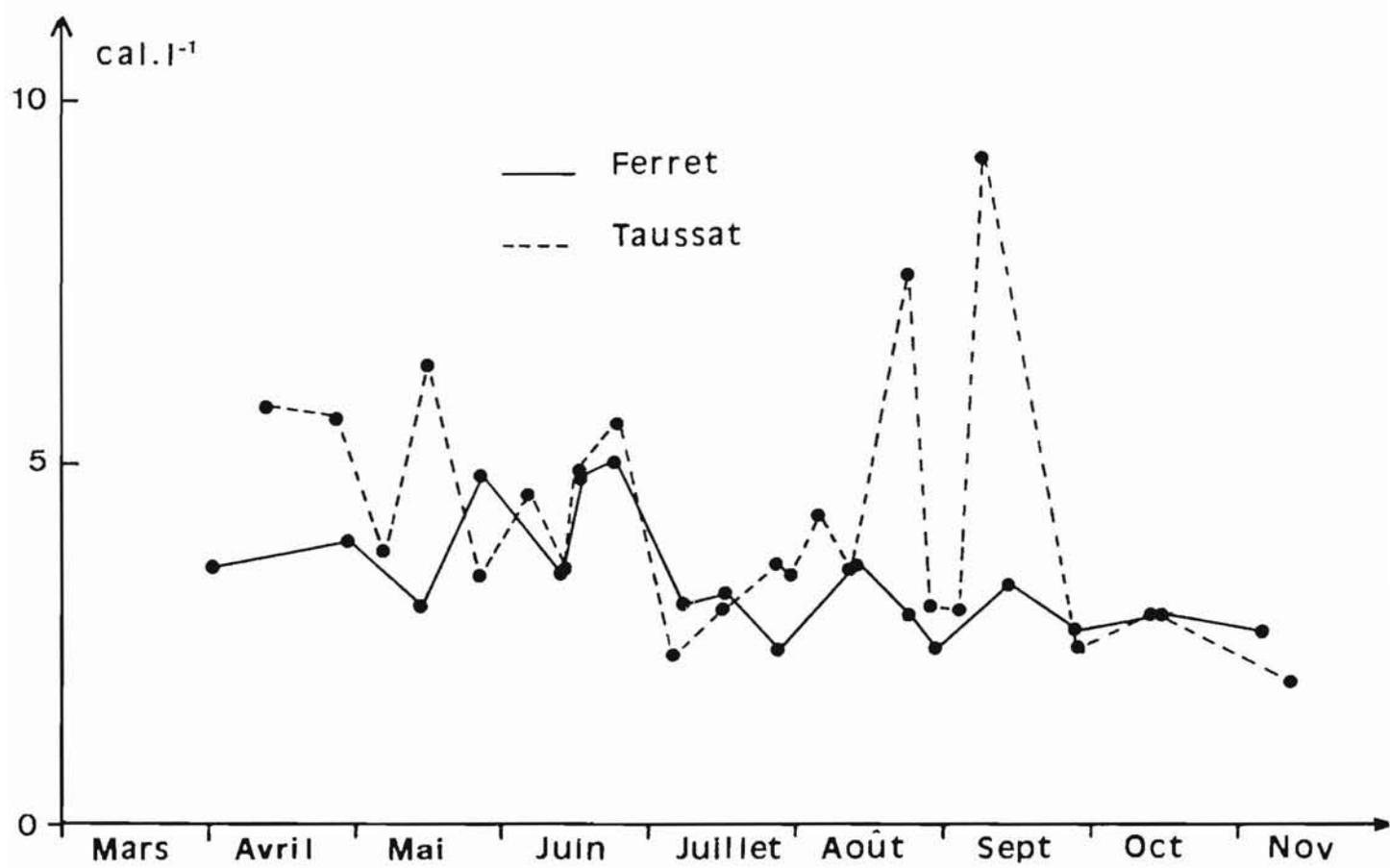


Fig. 10.- Variations de la teneur énergétique du matériel particulaire de l'eau à Taussat et au Cap-Ferret.

proportionnellement moins importants (de 2,03 à 3,53 $\mu\text{g.l}^{-1}$). C'est pourquoi il est délicat d'affirmer que les différences observées entre les deux sites sont suffisamment représentatives. Notons cependant que Taussat présente des valeurs un peu plus élevées sauf en juin début juillet, où, au contraire, le Ferret semble plus riche.

On peut penser que les teneurs plus importantes d'avril et mai, correspondent à une poussée printanière précédant une période de pauvreté estivale (fig. 9) ; on ne note pas de poussée automnale, sauf à Taussat où quelques valeurs sont plus élevées. Les phaeophytines représentent en moyenne un peu moins que les chlorophylles ce qui correspond à des taux de chlorophylle a active de 50 à 70 %. Elles indiquent la présence de matériel végétal détritique en quantité peu importante.

3.5.3. Teneurs énergétiques.

Les teneurs énergétiques du matériel particulaire de l'eau dépassent rarement 5 cal. l^{-1} (fig. 10). Elles sont en avril-mai, fin août et début septembre, supérieures à Taussat mais il est difficile d'apprécier la réalité de cette différence. On retrouve grossièrement les mêmes pics que ceux de chlorophylle a ; le coefficient de corrélation entre ces deux paramètres est de 0,35 pour 36 degrés de liberté. Il est significatif à 95 % de sécurité, ce qui indiquerait que les calories présentes dans l'eau de mer sont principalement d'origine phytoplanctonique. Le bloom printanier est cependant peu marqué surtout au Ferret.

3.5.4. Discussion.

Les taux de chlorophylle a, peu élevés dans l'ensemble, sont apparemment habituels dans le bassin d'Arcachon, les valeurs relevées au cours des années 1978, 1979 et 1980 s'inscrivant dans un même ordre de grandeur.

Si l'on compare ces données avec celles du bassin de Marennes-Oléron, on s'aperçoit que les teneurs énergétiques et en chlorophylle a du bassin d'Arcachon sont inférieures à celles du bassin de Marennes-Oléron, y compris pour une année de faible production phytoplanctonique de ce dernier comme ce fut le cas en 1981 (BERTHOME et al., 1982 ; DESLOUS-PAOLI et al., 1982).

La période des mortalités, de mi-juin à fin juillet, correspond à des teneurs énergétiques et en chlorophylle a minimales. A ce moment critique, les taux en calories, à peu près identiques dans les deux sites, sont accompagnés de valeurs en chlorophylle a plus élevées au Cap-Ferret. Cependant dans l'ensemble, les différences entre les deux sites sont peu importantes et pas nécessairement significatives.

La comparaison des données recueillies dans les deux secteurs montre que le seul paramètre qui les différencie fondamentalement est la température. Le facteur nutritif apparaît pouvoir intervenir dans le phénomène étudié, dans le sens d'un déficit, mais en liaison avec d'autres facteurs.

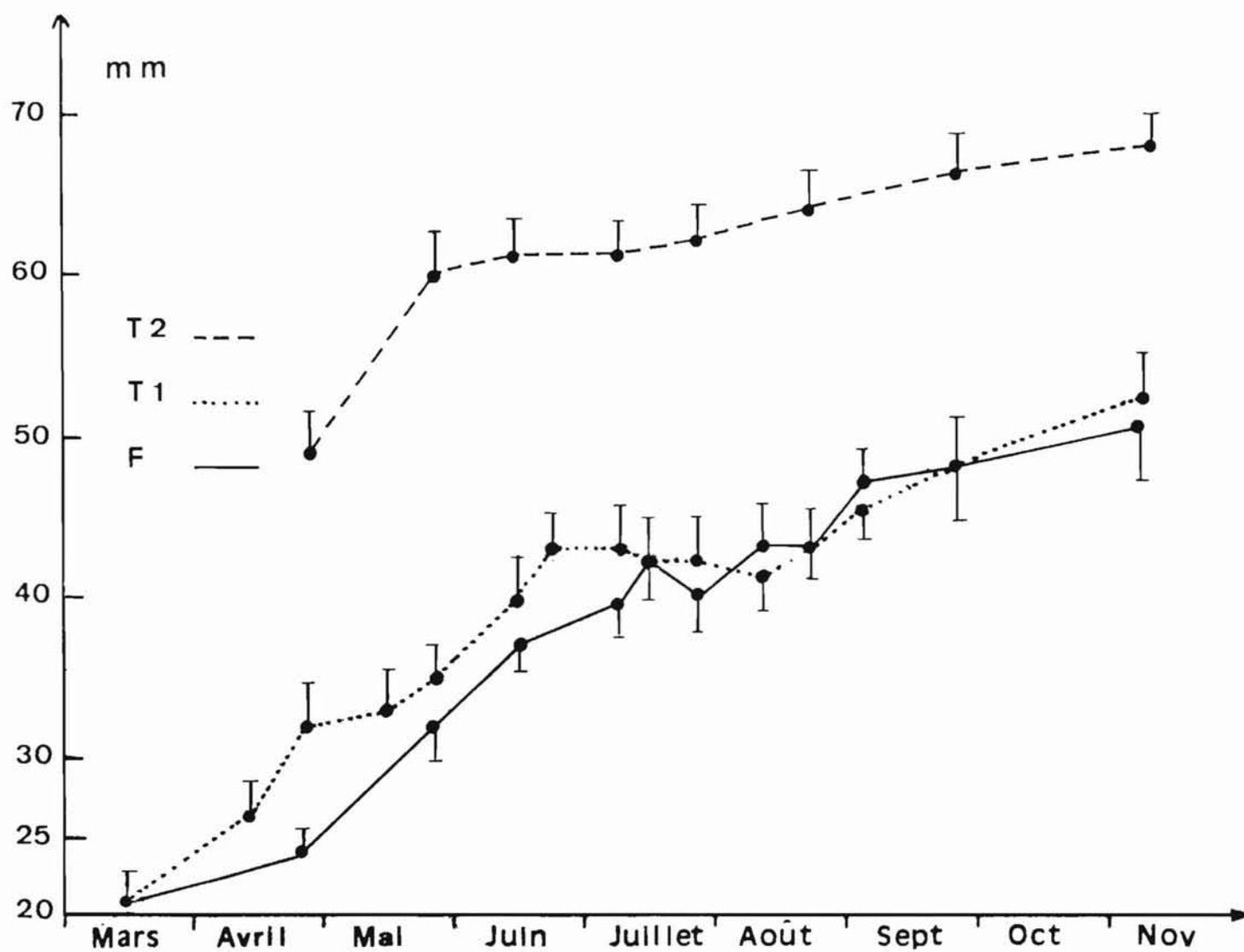


Fig. 11.- Croissance linéaire des huîtres des lots expérimentaux = 1 an (T_1) et 2 ans (T_2) de Taussat, et 1 an du Cap-Ferret (F). Demi-intervalles de confiance de la moyenne à 95 % de sécurité

4 - ETUDE COMPARATIVE DES HUITRES DES DEUX SITES.

4.1. Caractéristiques générales.

4.1.1. Croissance linéaire.

2ans . Après une poussée relativement importante au début du printemps, la croissance des huîtres de 2 ans est stoppée de fin mai à fin juillet, puis elle présente une reprise plus lente à partir d'août (fig. 11). Les longueurs moyennes durant cette période augmentent de 50 à 67,52 mm (35% d'augmentation).

1 an . La croissance des huîtres de 1 an, s'avère tout à fait similaire dans les deux sites, si l'on excepte, en début de suivi, le retard des huîtres du Ferret ; ce retard, dû à la perturbation provoquée par leur transfert de Taussat au Cap-Ferret, est rattrapé à la mi-juillet (fig. 11).

Dans les deux lots, la croissance est tout d'abord rapide jusqu'à la fin juin, puis présente un arrêt en période estivale, plus précoce à Taussat ; début septembre, les huîtres "repartent à la pousse", avec un taux de croissance moins fort qu'au printemps (fig. 11). Les longueurs moyennes de 20,70 mm en mars atteignent 50 mm en novembre (140% d'augmentation).

A la suite des mortalités, nous avons procédé à la mensuration d'huîtres mortes afin de les comparer aux huîtres vivantes. Un test "t" est utilisé pour évaluer la signification des différences observées. Il s'avère que les tailles moyennes des populations d'huîtres mortes ne sont pas significativement différentes de celles des huîtres vivantes aussi bien chez le 1 an que chez le 2 ans (tabl. 2).

| date | TAUSSAT 1 an | TAUSSAT 2 ans | |
|-----------|--------------|-----------------------|-----------------------|
| 15/07/83 | vivantes | | |
| | n = 50 | | |
| | m = 42,08 | $\frac{d}{Sd} = 0,69$ | |
| | s = 10,80 | | |
| | ----- | | |
| | mortes | | |
| n = 47 | | | |
| m = 40,63 | | | |
| s = 9,93 | | | |
| 25/07/83 | vivantes | vivantes | |
| | n = 50 | n = 50 | |
| | m = 41,80 | m = 62,00 | $\frac{d}{Sd} = 0,36$ |
| | s = 8,67 | s = 8,52 | |
| | ----- | | |
| | mortes | mortes | |
| n = 44 | n = 5 | | |
| m = 39,27 | m = 63,40 | | |
| s = 9,97 | s = 6,34 | | |

Tableau 2.- Test "t" de comparaison des moyennes des longueurs des huîtres vivantes et des huîtres mortes.

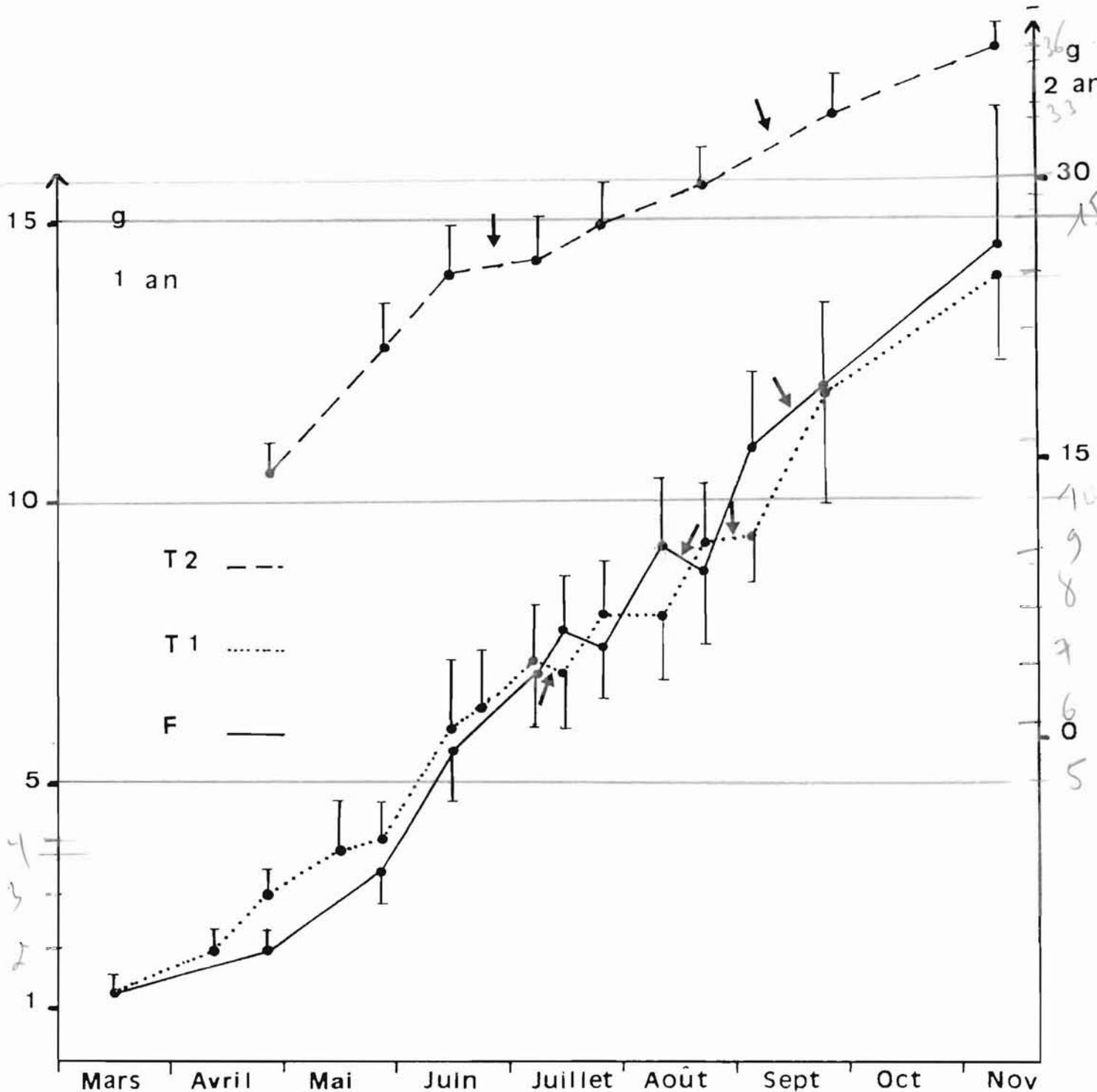


Fig. 11.- Croissance pondérale des huîtres des lots expérimentaux : 1 an (T_1) et 2 ans (T_2) de Taussat, et 1 an du Cap-Ferret (F). Demi-intervalles de confiance de la moyenne à 95 % de sécurité. ↓ : pontes.

La mortalité n'apparaît donc pas opérer une sélection selon la taille dans les populations, ni provoquer un ralentissement de croissance chez les huîtres appelées à mourir (BEATTIE et al., 1980).

4.1.2. Croissance pondérale.

4.1.2.1. Poids total.

1 an . La croissance pondérale des huîtres âgées de 1 an est tout à fait comparable dans les deux sites, exception faite du retard déjà évoqué pour le lot du Ferret (fig. 12). Pour les deux lots, la croissance est forte, surtout à partir de début juin, et continue sur toute la période étudiée. On constate parfois quelques diminutions, dues soit aux aléas d'échantillonnage soit aux pontes, figurées par une flèche (fig. 12). Les poids totaux moyens individuels augmentent de 1,33 g en mars à 14,24 g et 14,66 g en novembre respectivement à Taussat et au Ferret (11 fois le poids initial).

2 ans . De même la croissance est continue, mais à pente moins marquée que pour le 1 an. Contrairement au 1 an, la croissance est plus forte d'avril à juin que par la suite. Les poids totaux moyens individuels passent de 14,17 g en avril à 36,80 g en novembre (160% d'augmentation).

4.1.2.2. Poids de la coquille.

Le poids de la coquille augmente régulièrement pendant la période étudiée, ce qui laisse supposer que l'huître pousse en épaisseur au moment où la pousse en longueur est arrêtée (fig. 13).

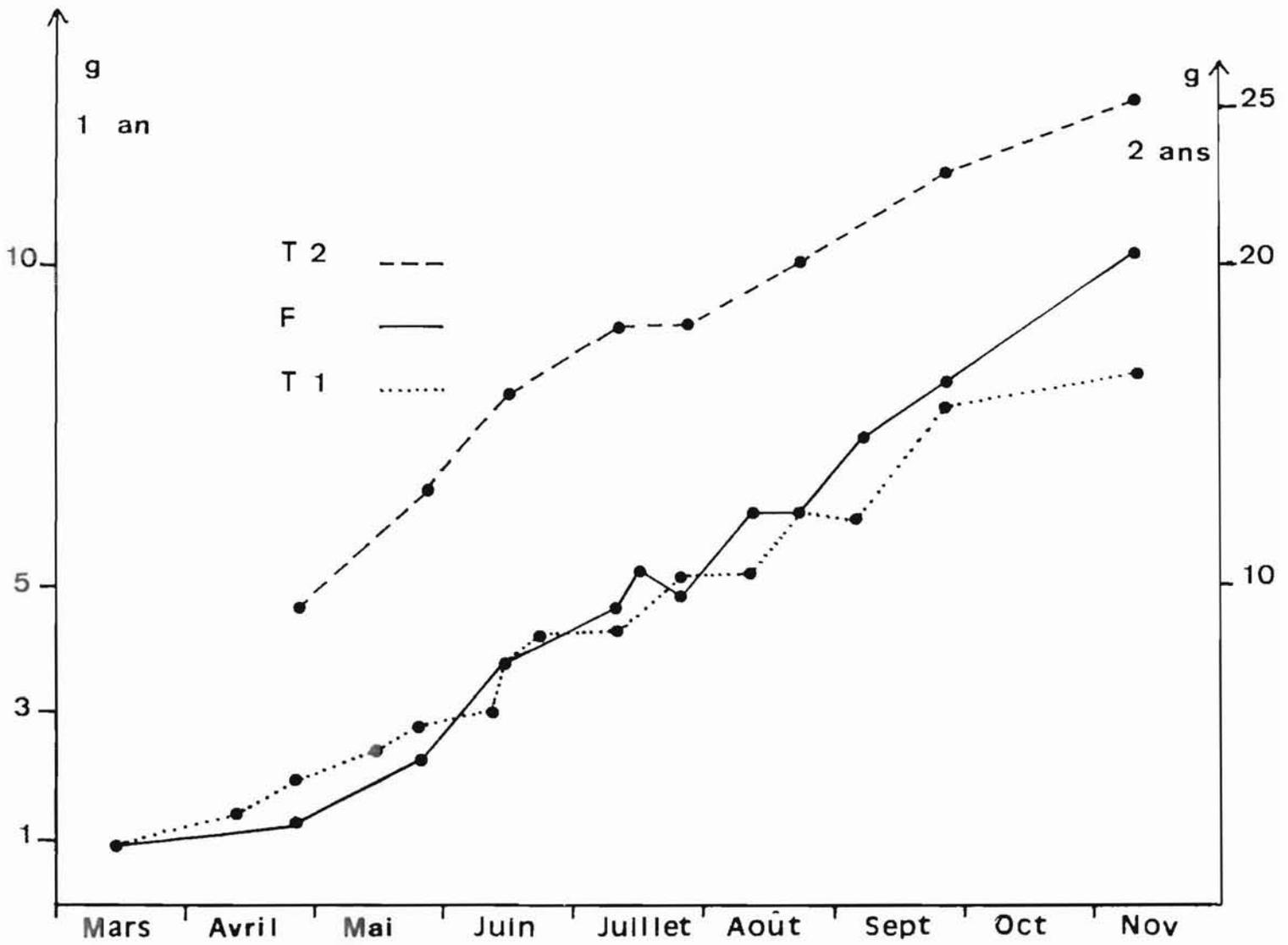


Fig. 13.- Evolution du poids de la coquille des huîtres des lots expérimentaux : 1 an (T₁) et 2 ans (T₂) de Tussat, et 1 an du Cap-Ferret (F).

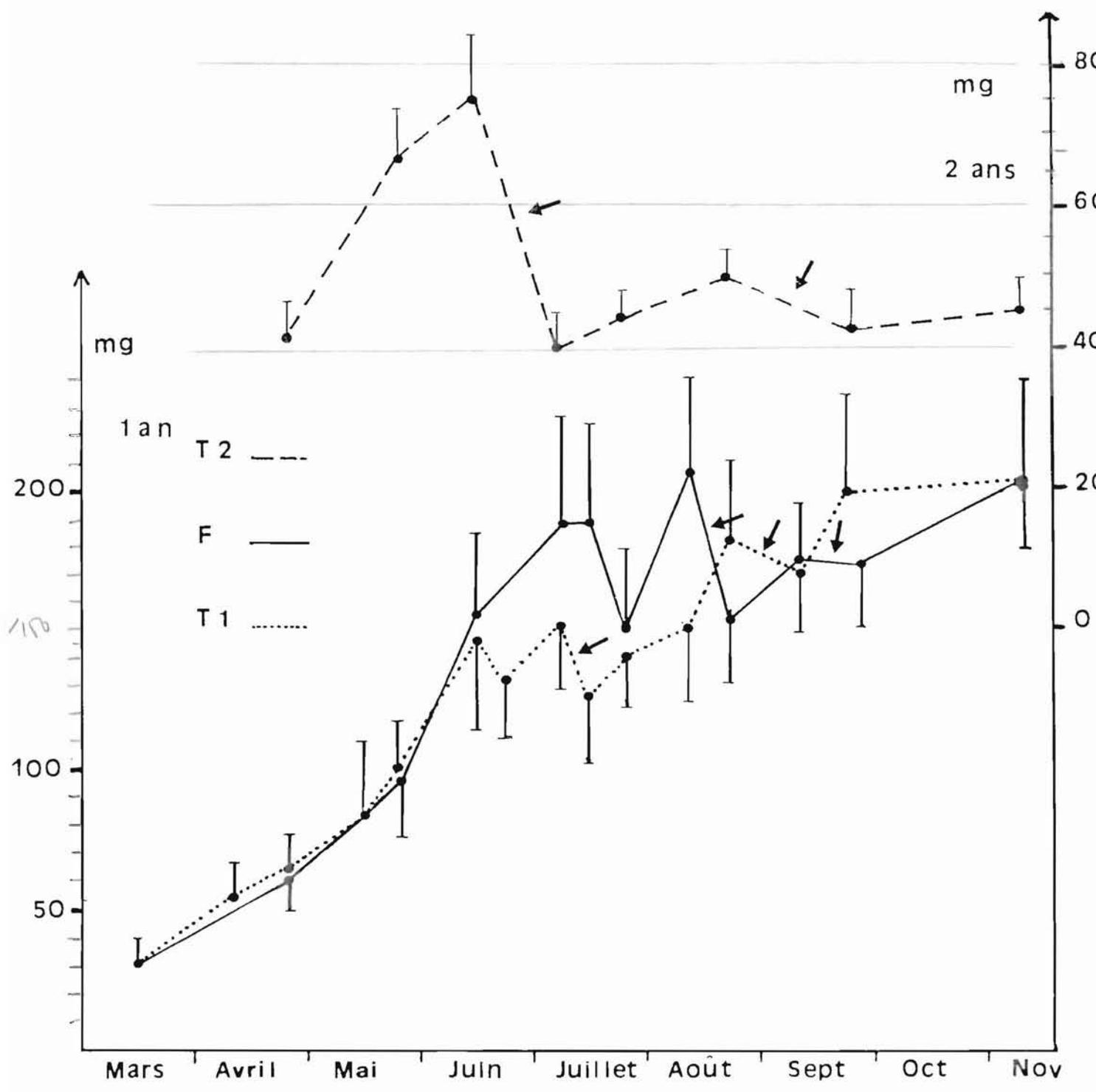


Fig. 14.- Evolution du poids sec des huîtres des lots expérimentaux : 1 an (T_1) et 2 ans (T_2) de Faussat, et 1 an du Cap-ferret (F). Demi-intervalles de confiance de la moyenne à 95 % de sécurité.

↙ : pontes.

4.1.2.3. Poids sec.

1 an . La croissance est pratiquement continue ; les poids secs augmentent de 32,62 mg en mars, à 216,58 mg et 207,38 mg en novembre, à Taussat et au Ferret. Elle est similaire pour les deux lots jusqu'à fin mai, supérieure au Ferret de la mi-juin à la fin août, puis de nouveau elle est comparable dans les deux sites (fig. 14). Rappelons qu'en poids total, le Ferret présente un retard en début d'étude ; ceci indiquerait donc que la chair elle-même n'en est pas affectée, mais seulement la coquille.

Les diminutions marquées des quantités de chair sèche correspondent aux pontes principales, au nombre de deux à Taussat comme au Ferret, mais non synchrones. Elles sont figurées par des flèches (fig. 14). Cependant, précédant les chutes induites par le frai, on constate deux autres diminutions qui, nous le verrons, sont plutôt dues à un certain amaigrissement des individus qu'aux aléas d'échantillonnage.

L'augmentation de chair sèche correspond principalement à la croissance, secondairement à l'élaboration des produits sexuels ce qui rejoint les observations de DESLOUS-PAOLI et HERAL (1983).

2 ans . A l'inverse de ce qui est observé pour le 1 an, l'augmentation de poids sec de fin avril (421,4 mg) à mi-juin (763,4 mg) correspond principalement à la maturation ; la ponte se manifeste par une chute très marquée des valeurs, qui augmentent à nouveau par la suite sans parvenir toutefois au niveau précédent ; un second frai important s'observe en septembre (fig. 14). En novembre, le poids de 462,42 mg indique un gain très faible par rapport au mois d'avril (10% d'augmentation). Ainsi la reproduction représente une perte pondérale de près de 50 % pour des huîtres adultes. L'énergie est accumulée dans la formation des gamètes et non pas dans une augmentation de biomasse (HERAL et al., 1983).

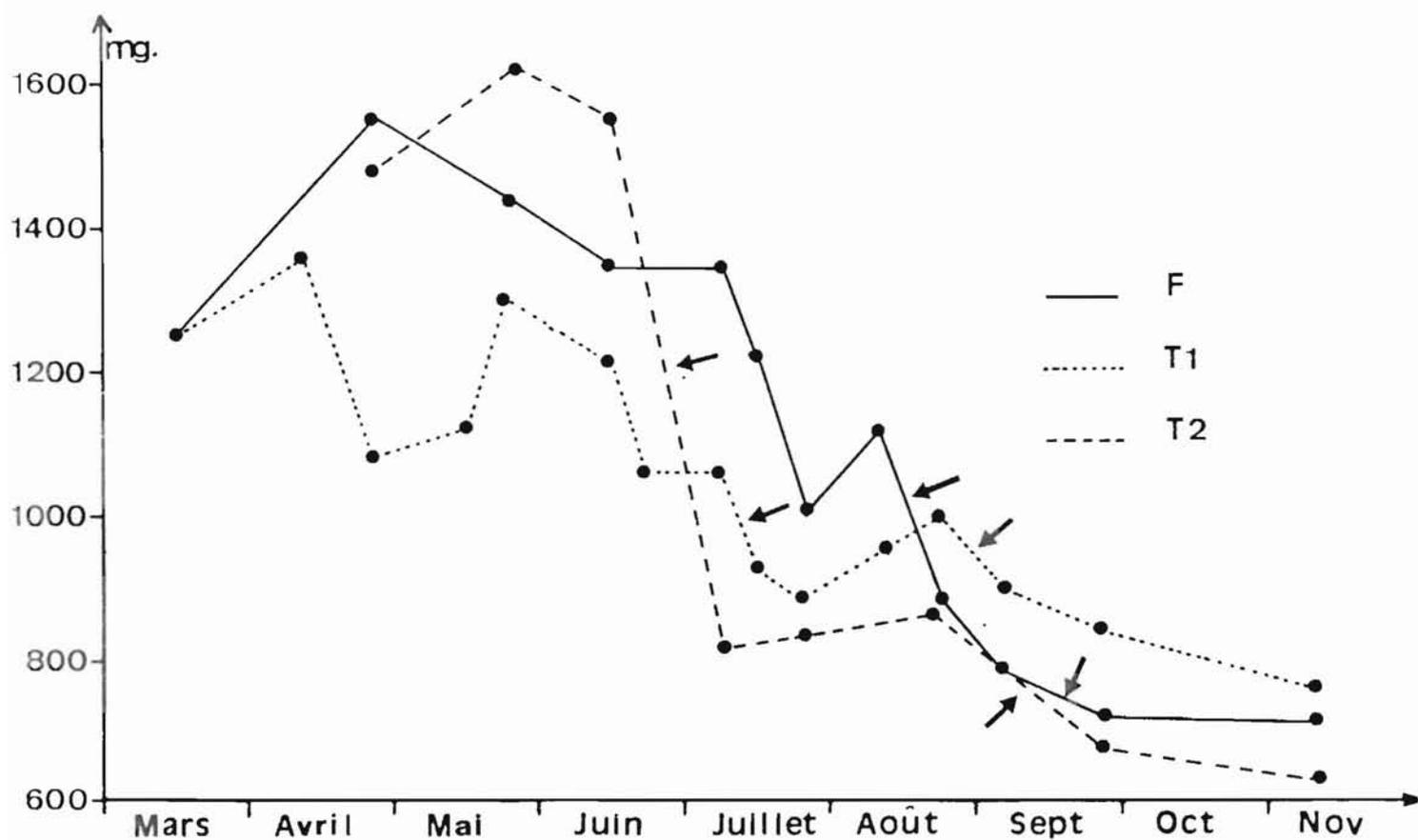


Fig. 15.- Evolution du poids sec, ramené à celui d'un animal standard de 50 g, des huîtres des lots expérimentaux : 1 an (T_1) et 2 ans (T_2) de TausSAT et 1 an du Cap-Ferret (F). ↘ : pontes.

4.1.2.4. Poids sec pour un animal standard de 50 g.

Il s'agit d'un artifice de calcul permettant de mettre en évidence les variations de poids indépendamment de la croissance.

On constate une diminution du poids de chair sèche pour le 1 an, bien avant la ponte, et débutant dès fin avril dans les deux sites (fig. 15). Ceci correspond à une diminution relative de la quantité de chair du mollusque par rapport à son poids total : la croissance de la coquille n'est donc pas suivie d'un gain de poids du mollusque dans les mêmes proportions. Cet état d'amaigrissement relatif est moins accentué au Ferret qu'à Taussat. Les pontes, figurées par une flèche, ne sont donc pas uniquement à l'origine des diminutions observées (fig.15) ni de la différence entre les deux sites pendant la période d'avril à juin.

Pour le 2 ans, en revanche, seule la ponte correspond à une chute très marquée du poids de chair sèche (fig. 15). Le matériel mis en jeu dans la reproduction est proportionnellement beaucoup plus important que chez le 1 an. Après une légère remontée des valeurs, le deuxième frai principal aboutit, en novembre, à des poids faibles comme pour le 1 an.

L'ensemble des animaux est à cette date très amaigri.

4.1.3. Maturation des gonades et pontes (tabl. 3).

En avril, la maturation a déjà débuté : le 27 sont observés 4%, 14 % et 40% de stades 2 (correspondants à une gonade déjà bien développée), respectivement chez les huîtres de 1 an du Ferret et de Taussat, et celles de 2 ans de Taussat.

| date | FERRET 1 an | TAUSSAT 1 an | TAUSSAT 2 ans |
|--------------|----------------|-----------------|------------------|
| 25 mai | - | - | 60 % |
| 10 juin | - | 4 % | - |
| 14 juin | 6 % | 26 % | 74 % |
| 23 juin | - | 41 % | ↓ |
| 7 juillet | 60 % | 52 % | 8 % |
| 15 juillet | 70 % | ↓ 14 % | |
| 25 juillet | 82 % | 78 % | 32 % |
| 8 août | 84 % | ↓ 76 % | ↓ |
| 22 août | ↓ 30 % | ↓ 64 % | 74 % |
| 5 septembre | ↓ 26 % | ↓ 36 % | ↓ |
| 26 septembre | ↓ 6 % | ↓ 10 % | 0 % |
| 9 novembre | ↓ 0 % | 0 % | 0 % |

Tableau 3 .- % d'huîtres au stade 3 de maturation dans chaque lot

↓ frais principal

↓ frais partiel

Chez ces dernières, 60% de stades 3, correspondant à un état de réplétion maximal de la gonade, sont relevés le 25 mai, et 74% le 14 juin. Un premier frai principal se produit vers le 7 juillet, il intéresse la majorité du lot. Les huîtres engraisent de nouveau jusqu'au 25 juillet, subissent un frai partiel début août qui intéresse environ 25% d'entre elles, puis une seconde ponte importante, début septembre.

Pour le 1 an de Taussat, le premier frai est retardé d'une dizaine de jours par rapport au 2 ans. Il survient début juillet et concerne la majorité des huîtres ayant atteint le stade 3, ces dernières ne représentant cependant que la moitié du lot (tabl. 3). Une deuxième ponte principale a lieu en même temps que pour le 2 ans, début septembre, après plusieurs frais partiels probables en août.

La maturation du 1 an du Ferret semble un peu plus lente et se poursuit presque complètement (84% de stades 3) jusqu'à la ponte qui s'effectue à la mi-août, soit plus d'un mois après celle de Taussat. Un deuxième frai a lieu à la mi-septembre, après quelques frais partiels probables.

La reproduction de C.gigas dans le bassin d'Arcaillon en 1983 est donc caractérisée par deux frais principaux survenus début juillet et début septembre. En revanche dans le bassin de Marennes-Oléron, l'huître creuse ne présente en général qu'un frai principal (DESLOUS-PAOLI, 1980).

4.1.4. Index de condition.

Il varie de 43 à 100. Les valeurs supérieures ne sont pas très élevées ce qui est à mettre en relation avec la ponte précoce, surtout des huîtres de 2 ans à Taussat.

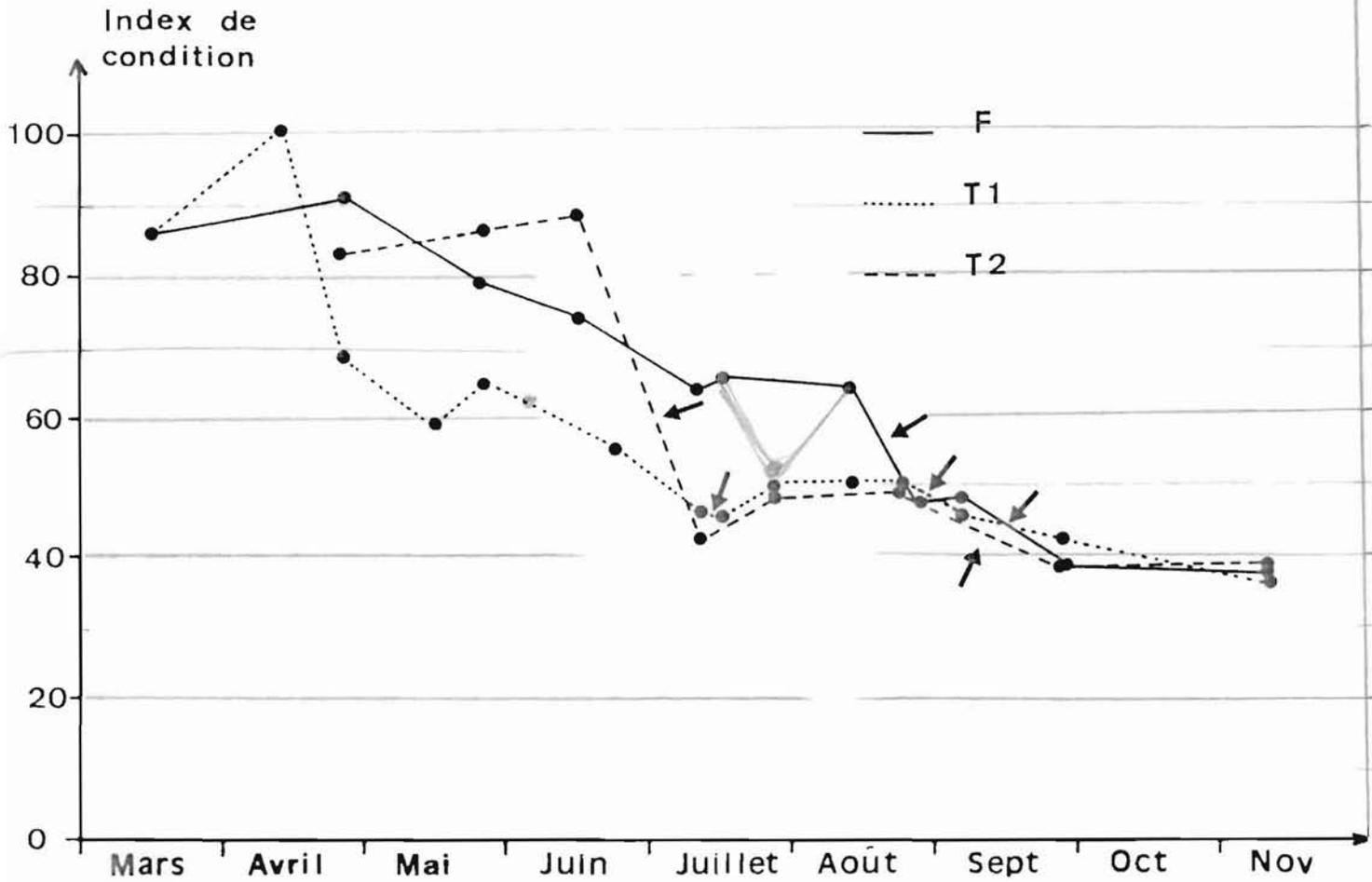


Fig. 16.- Evolution de l'index de condition des huîtres des lots expérimentaux : 1 an (T_1) et 2 ans (T_2) de Taussat et 1 an du Cap-Ferret (F). ↙ : pontes.

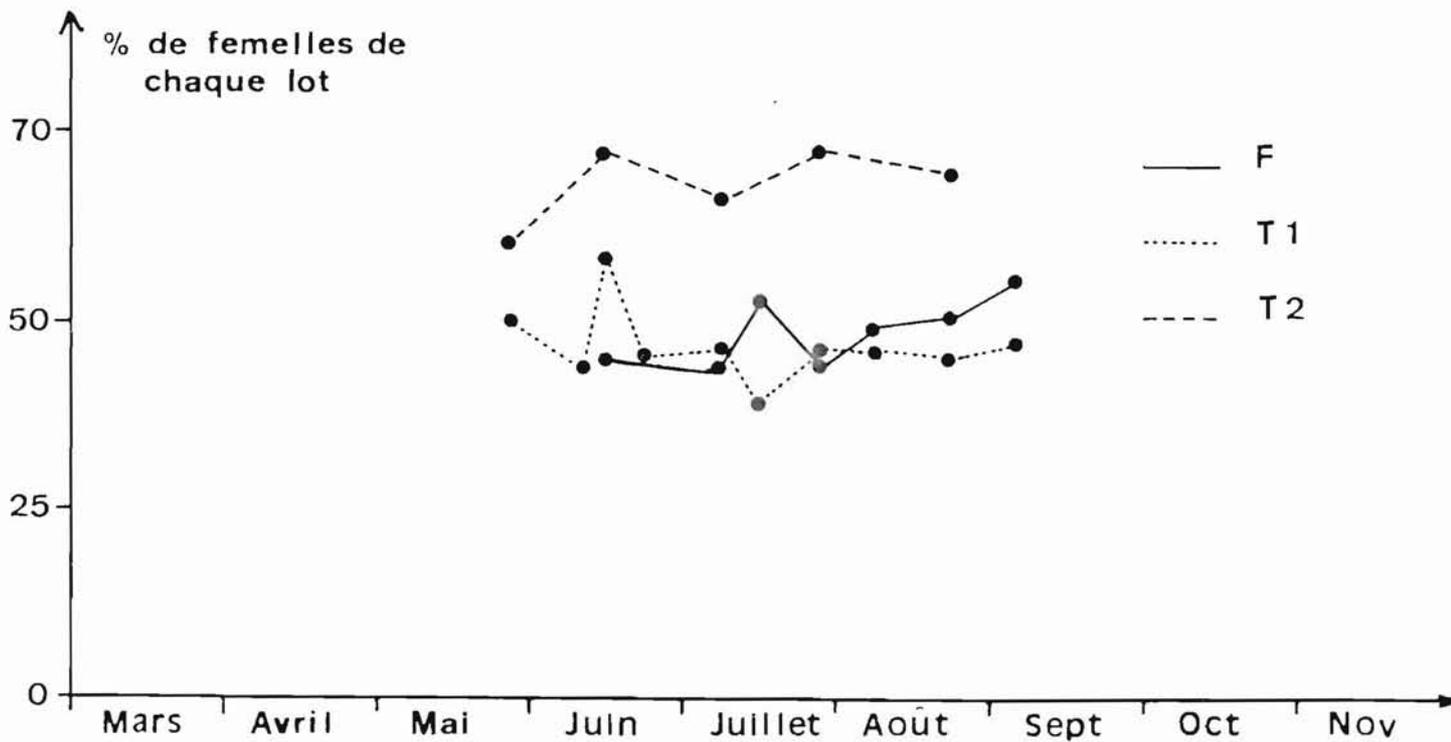


Fig. 17.- Evolution du pourcentage de femelles des huîtres des lots expérimentaux : 1 an (T_1) et 2 ans (T_2) de Taussat et 1 an du Cap-Ferret (F).

On constate sur le 1 an, une diminution régulière de cet index, dès fin avril, bien avant la ponte et ceci dans les deux sites (fig. 16). Cependant, il reste nettement supérieur au Ferret, de 15 à 20 unités. Ces observations vont dans le sens des résultats obtenus sur les poids de chair sèche, indiquant un amaigrissement relatif des individus avant la ponte, moins marqué au Ferret qu'à Taussat. Le frai se manifeste par une chute de l'index de condition, beaucoup plus nettement au Ferret qu'à Taussat, ce qui est à rapprocher de la maturation plus complète dans ce premier site.

Pour le 2 ans, on ne constate pas de diminution de l'index de condition en dehors de la ponte qui l'amène de la valeur de 89 à celle de 42. Il remonte légèrement avant les derniers frais de septembre.

A l'issue de la période des pontes, les index de condition des trois lots se trouvent à des niveaux équivalents, relativement bas, voisins de 40.

4.1.5. Sex-Ratio.

Pour le 1 an, le pourcentage de femelles est en moyenne de 46%. Il est à peu près identique dans les deux lots, les quelques fluctuations dues à l'échantillonnage étant minimales. La différenciation des sexes s'effectuant à l'automne précédant la saison de reproduction (GALTSOFF, 1964 ; LUBET, 1981a), il est naturel de trouver des pourcentages voisins dans ces huitres originaires du même lot. On ne constate pas de protandrie très marquée et les taux de mâles et de femelles que nous obtenons sont tout à fait similaires à ceux cités par AMEMIYA (1929) et DESLOUS-PAOLI (1980) à Marennes-Oléron. Ces taux étant en partie sous la dépendance de facteurs nutritifs, on peut penser que les conditions trophiques sont comparables à celles des autres centres de culture, tout au moins à l'automne.

Pour le 2 ans, les femelles représentent en moyenne 68 % du lot. En accord avec la littérature, nous constatons que le taux de femelles augmente avec l'âge, surtout de la première à la deuxième année.

La mortalité n'apparaît pas sélective selon le sexe car les taux de mâles et de femelles se maintiennent au même niveau tout au long des observations (fig. 17).

Sur le 1 an de Taussat, la chute momentanée de ce taux mi-juillet, peut être due aux aléas d'échantillonnage ou au fait que les pontes totales rendent impossible la détermination du sexe immédiatement après : les femelles ayant plus tendance que les mâles à ce type de frai (DESLOUS-PAOLI, 1980), leur pourcentage peut en être modifié temporairement.

Ceci va à l'encontre des observations de GLUDE (1975) aux Etats-Unis, qui vont dans le sens d'une sélection plus forte parmi les mâles et de celles de PERDUE et al. (1981) qui au contraire, mettent en évidence une atteinte plus importante des femelles.

4.1.6. Discussion.

Rappelons que les mortalités sont intervenues à la mi-juillet sur le 1 an de Taussat à un taux de 30%, entre le 15 et le 25 juillet sur le 2 ans à un taux de 10% et fin juillet début août au Cap-Ferret, à raison de 3%. Pour les trois lots, elles surviennent pendant la période d'arrêt de la pousse : chez les huîtres âgées de 1 an, elles font suite à une croissance particulièrement forte durant les mois de mai et juin accompagnée d'un amaigrissement relatif des individus

se traduisant par une baisse des poids secs (d'animaux standards de 50 g) et des index de condition. Les mortalités affectent donc une population au préalable affaiblie. Chez le 1 an de Taussat, elles sont concomitantes de la ponte qui accentue la chute de ces paramètres ; au Cap-Ferret, elles précèdent la ponte. Pour le 2 ans, elles sont postérieures au frai qui est seul à l'origine de la décroissance de ces deux paramètres.

Le phénomène n'apparaît donc pas directement lié au frai, mais il survient à la suite d'un affaiblissement des huîtres accentué ou non par le frai et dû à la conjonction des efforts de croissance et de maturation. La ponte et les mortalités plus précoces à Taussat sont à mettre en liaison avec l'élévation des températures et la maturation, plus rapides dans ce site.

Les observations faites au Japon et aux Etats-Unis indiquent, en revanche, que les mortalités se manifestent pendant et après la ponte, lorsque les huîtres ont atteint un état de réplétion maximal de la gonade et un index de condition élevé (KOGANEZAWA, 1975 ; MORI, 1979 ; BEATTIE et al., 1980 ; PERDUE et al., 1981). Une augmentation de la sensibilité thermique des gamètes pourrait être mise en cause (BAYNE et al., 1977) mais seulement pour les mortalités survenant juste avant le frai.

23/6

24/6

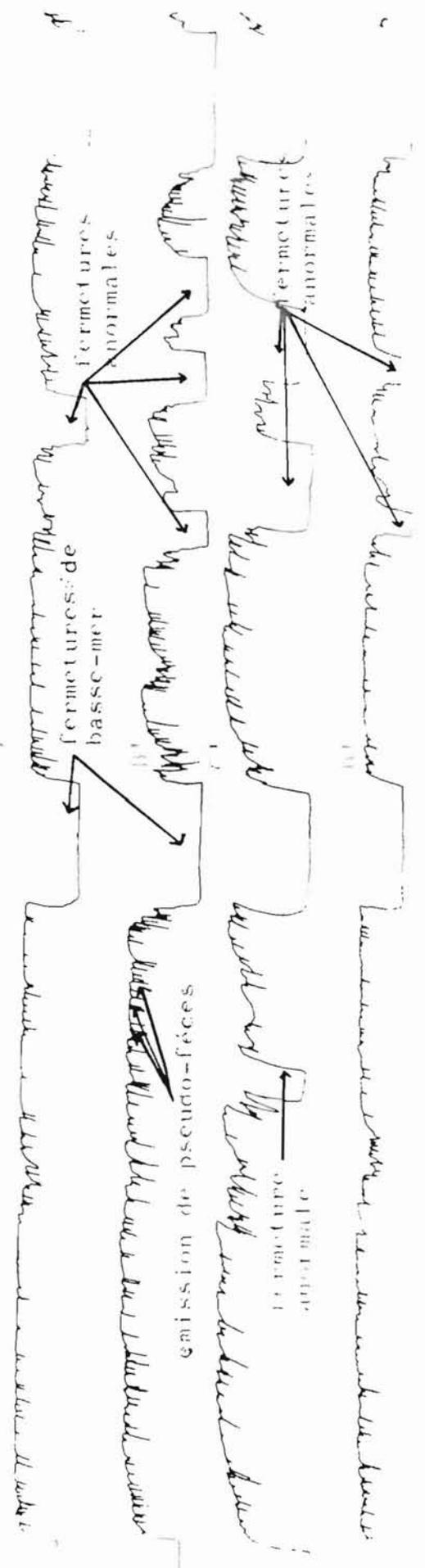
23/6
BASSE
MER

PIFINE
MER

BASSE
MER

PIFINE
MER

BASSE
MER



120

14h

16h

18h

20h

22h

24h

2h

4h

6h

8h

10h

11h

Fig. 1. - Diagrammes de l'été à l'été. Analyse de l'été de 1950 à 1951.

B - Comportement normal entre 12h et 18h.

A et D - Comportements "anormaux".

C, A', B', C' et D' - comportements "anormaux".

4.2. L'activité valvaire.

Taussat .

Les enregistrements de l'activité valvaire des huîtres placées en observation à Taussat permettent de mettre en évidence des anomalies de comportement des individus qui se manifestent par des fermetures valvaires parfois prolongées, les huîtres étant immergées (fig. 18).

En ce qui concerne le 1 an, les premières anomalies apparaissent le 26 mai et pendant le mois de juin avec des fermetures une pleine mer sur deux, correspondant aux pleines mers de matinées (environ de 3 h à 14 h). Ces occlusions des valves affectent parfois des individus isolés, parfois toutes les huîtres presque simultanément ; elles surviennent au voisinage de la pleine mer (fig. 18). A partir de juillet, ces anomalies s'observent à pratiquement toutes les pleines mers, les fermetures étant nombreuses et longues, sur toutes ou partie des huîtres, jusqu'au début octobre. Les occlusions des valves durent de quelques minutes à plusieurs heures, ce qui peut entraîner une diminution du tiers du temps d'ouverture.

Sur le 2 ans, quelques perturbations sont relevées aussi à partir du 26 mai, puis épisodiquement jusqu'au 24 juin. En juillet, les fermetures se manifestent régulièrement une pleine mer sur deux, puis à partir du 15 à toutes les périodes d'immersion. De la fin juillet jusqu'aux derniers enregistrements, le phénomène s'observe une immersion sur deux, parfois davantage.

Ferret .

Ces perturbations apparaissent plus tardivement sur le 1 an, début juillet. Elles se manifestent épisodiquement au cours du mois de juillet et deviennent plus fréquentes en août et septembre, moins d'une pleine mer sur deux cependant ;

elles ne concernent en général pas toutes les huîtres. Sur le 2 ans, on constate ces phénomènes fin juillet ; ils se poursuivent occasionnellement en août et septembre.

Lorsque les appareils ont été arrêtés, ces anomalies persistaient dans les deux sites. Ajoutons que seule une des huîtres placées en enregistrement est morte fin août, mais la mauvaise qualité de la bande ne permet pas une interprétation plus en détail du phénomène.

Discussion

GALTSOFF (1964) établit une classification en cinq types de l'activité valvaire des huîtres. Les observations que nous faisons sont répertoriées sous le type D, caractérisé par des périodes de plus grande excitabilité du muscle adducteur, interrompues par des périodes de fermeture en augmentation progressive. Ce type de mouvement est considéré comme le symptôme d'un comportement pathologique pouvant résulter d'un empoisonnement, d'une maladie ou d'une exposition à des conditions physiques défavorables provoquant l'affaiblissement des huîtres.

Selon ce même auteur la température n'a pas une action directe sur les temps d'ouverture ; en revanche, une rapide variation de ce paramètre aurait des effets prononcés sur l'activité valvaire : Ostrea lurida a tendance à se fermer

lorsque la température diminue et à s'ouvrir lorsqu'elle augmente mais surtout à basse température (HOPKINS, 1931).

Les relevés effectués par HIS (com. pers.) au cours des années 1972 à 1979 ne montrent aucune altération de l'activité valvaire même pendant les fortes chaleurs estivales de 1976. De plus, un enregistrement réalisé sur C. gigas en claires, avec des températures passant de 17° C à 31° C au cours de la journée, soit une variation de 14°C, ne montre pas de fermeture aberrante.

Le facteur température ne semble donc pas intervenir directement dans ces anomalies de comportement bien qu'il puisse y contribuer, la réponse des huîtres étant fortement influencée par un état physiologique qui tend à exacerber leur sensibilité.

HIS (1976) signale ce type de réaction chez des huîtres placées expérimentalement en condition d'hypoxie (2,8 ml.l⁻¹). Nous n'avons jamais constaté de désoxygénation de cet ordre, et ne pouvons lui attribuer les phénomènes respectifs observés.

Les périodes d'obscurité et de lumière n'ont pas d'effet apparent dans la fermeture et l'ouverture des valves (GALTSOFF, 1964). Cette idée est corroborée par le fait que les fermetures interviennent indépendamment du jour, de la nuit et de l'intensité d'éclairement puisqu'elles se décalent chaque jour plus ou moins régulièrement avec la marée. Cet aspect du phénomène est des plus curieux ainsi que le fait qu'il survienne souvent de façon synchrone entre les huîtres. Ces répétition et synchronicité des réactions, bien que pas toujours rigoureuses conduisent à imaginer la présence d'un élément néfaste dans l'eau qui se déplacerait avec le balancement des marées, ou de conditions défavorables de milieu liées à la pleine mer. Cette idée est cependant en contradiction avec l'alternance des

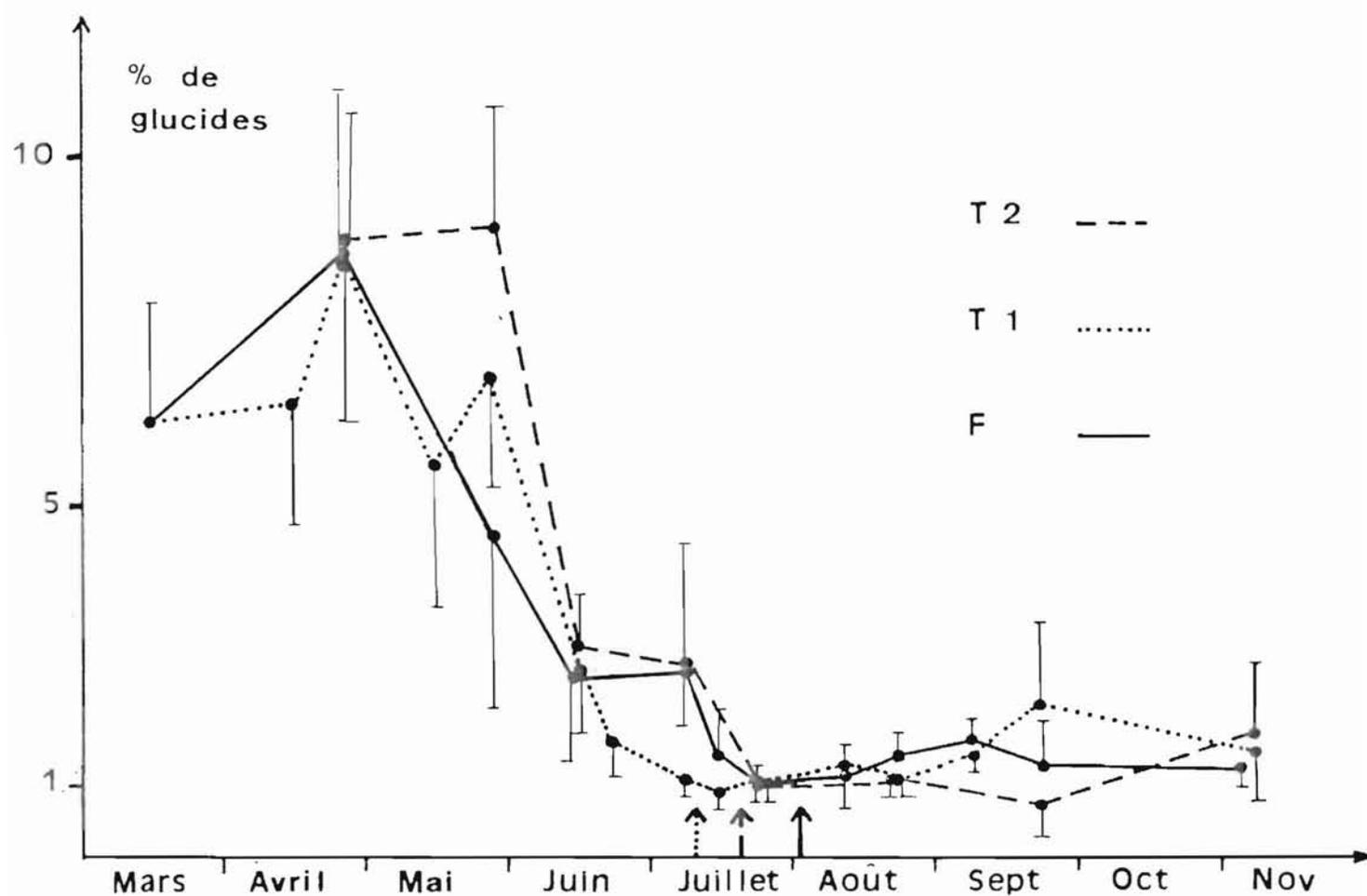


Fig. 19.- Evolution des teneurs en glucides de la matière sèche des huîtres des lots expérimentaux.

↑↑↑ dates des mortalités sur le 1 an (T_1), le 2 ans (T_2) de Taussat, et le 1 an du Cap-Ferret (F).
 Demi-intervalles de confiance de la moyenne avec coefficient de sécurité de 95 %.

anomalies une immersion sur deux constatée au début du phénomène. Ajoutons que des élevages larvaires ont été effectués de façon satisfaisante avec de l'eau pompée à pleine mer à Taussat, signe d'une bonne qualité biologique de cette eau.

Le fait que les anomalies :

- soient beaucoup plus marquées à Taussat qu'au Cap-Ferret,
- affectent essentiellement les huîtres âgées de 1 an,
- aient une intensité accrue dans le temps à Taussat,

les relie fortement à la mortalité. Elles traduiraient davantage un état d'affaiblissement des huîtres allant s'accroissant, qu'une perturbation momentanée du milieu.

Cet état est à rapprocher de l'amaigrissement relatif des mollusques et de la diminution de leur index de condition observés précédemment. Des fermetures aussi longues diminuent de façon importante le temps consacré à l'alimentation et cet affaiblissement peut s'accroître gravement (GALTSOFF, 1964).

4.3. Données biochimiques.

4.3.1. Résultats.

4.3.1.1. Glucides et glycogène.

La teneur en glucides totaux varie en moyenne de 0,71 à 8,97 % de la chair sèche avec des valeurs extrêmes de 0,21 et 11,88 %. Les valeurs, élevées en mars et avril, chutent à partir de mai régulièrement jusqu'à la fin juillet, puis se maintiennent à des taux très bas, voisins de 1%, jusqu'à la fin de nos observations (fig. 19). Cette chute s'amorce plus tardivement pour le 2 ans de Taussat (un mois après) ; elle

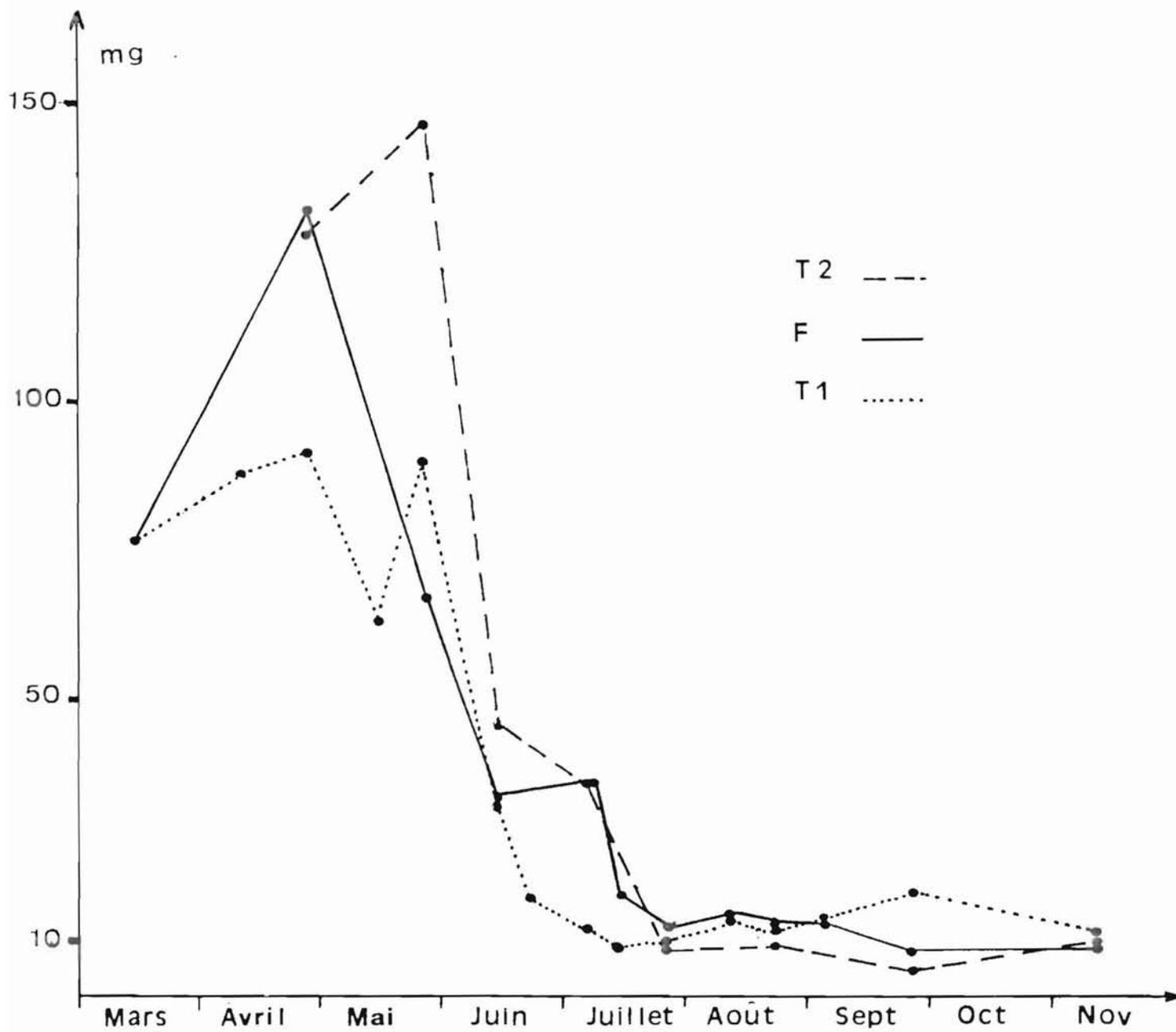


Fig. 20.- Evolution des teneurs en glucides d'animaux standard de 50g des lots expérimentaux : 1 an (T_1) et 2 ans (T_2) de Taussat et 1 an du Cap-Ferret (F).

est concomitante pour le 1 an des deux sites. De la mi-juin à la fin juillet, les taux du 2 ans Taussat et du 1 an Ferret demeurent plus élevés que ceux du 1 an Taussat (2 fois supérieurs) (fig. 19.) Le glycogène suit globalement une évolution parallèle à celle des glucides totaux. Il représente en moyenne de 65 à 100% des sucres.

Les résultats ramenés à un animal standard de 50 g rendent compte des mêmes variations relatives (fig. 20) ; les valeurs absolues obtenues pour le 2 ans Taussat et le 1 an Ferret au moment des maximums sont largement supérieures à celles du 1 an Taussat, indiquant des réserves en sucres plus importantes à mettre en liaison avec les poids de chair sèche plus élevés (fig. 15).

Il n'apparaît pas de différence de ces taux selon les sexes, contrairement aux observations de DESLOUS-PAOLI (1980) qui les trouve plus élevés chez les mâles et de HATANAKA (1940) qui mentionne que les ovules contiennent plus de glycogène et de graisses que les produits génitaux mâles.

On constate que les mortalités surviennent dans les trois cas, au moment où les hydrates de carbone atteignent leurs taux les plus bas, c'est à dire avant la mi-juillet pour le 1 an de Taussat, et fin juillet pour les deux autres lots (fig.19).

Les taux de glucides que nous obtenons sont dans l'ensemble plutôt inférieurs à ceux cités par d'autres auteurs sur la même espèce (tabl. 4), en particulier au Japon et aux Etats-Unis où les valeurs de 30 - 35 % sont couramment atteintes. Par rapport à Marennes-Oléron, ils se situent dans la même gamme.

| AUTEURS | GLYCOGENE | HYDRATES DE CARBONE | LIPIDES | PROTIDES |
|--|---------------|----------------------------------|---------------|----------------------------------|
| MATSUMOTO et al. (1934) Japon | 1 à 20 % | | 9 à 14 % | |
| IMAI et SAKAI (1961) Onagawa bay (Japon) | 2,5 à 20,80% | | | |
| WALNE et MANN (1975) Anglesey (Pays de Galles) | | 11,6 ± 2,2 % moyenne annuelle | | 55,2 ± 3,3 % moyenne annuelle |
| JENG et al. (1979) Taiwan | 0,20 à 13,64% | | 7,15 à 12,89% | 48,43 à 68,35% |
| MANN (1979) expérimentalement | | 12°C 1 à 34% 21°C 1 à 21% | | |
| MORI (1979) Matsushima bay (Japon) (sauf muscle adducteur) | 7 à 37 % | | | |
| DESLOUS-PAOLI (1980) Marennes-Oléron | | 0,7 à 8,3% | 5,8 à 15,1% | 36 à 63 % |
| PERDUE et al. (1980) Puget Sound (Washington) | | 3 à 35 % | | |
| MAURER (1984) bassin d'Arcachon | | 0,71 à 8,97% | 4 à 10 % | 32,06 à 50,60% |

Tableau 4.- Variations des teneurs moyennes des différents constituants de C.gigas (en % de matière sèche).

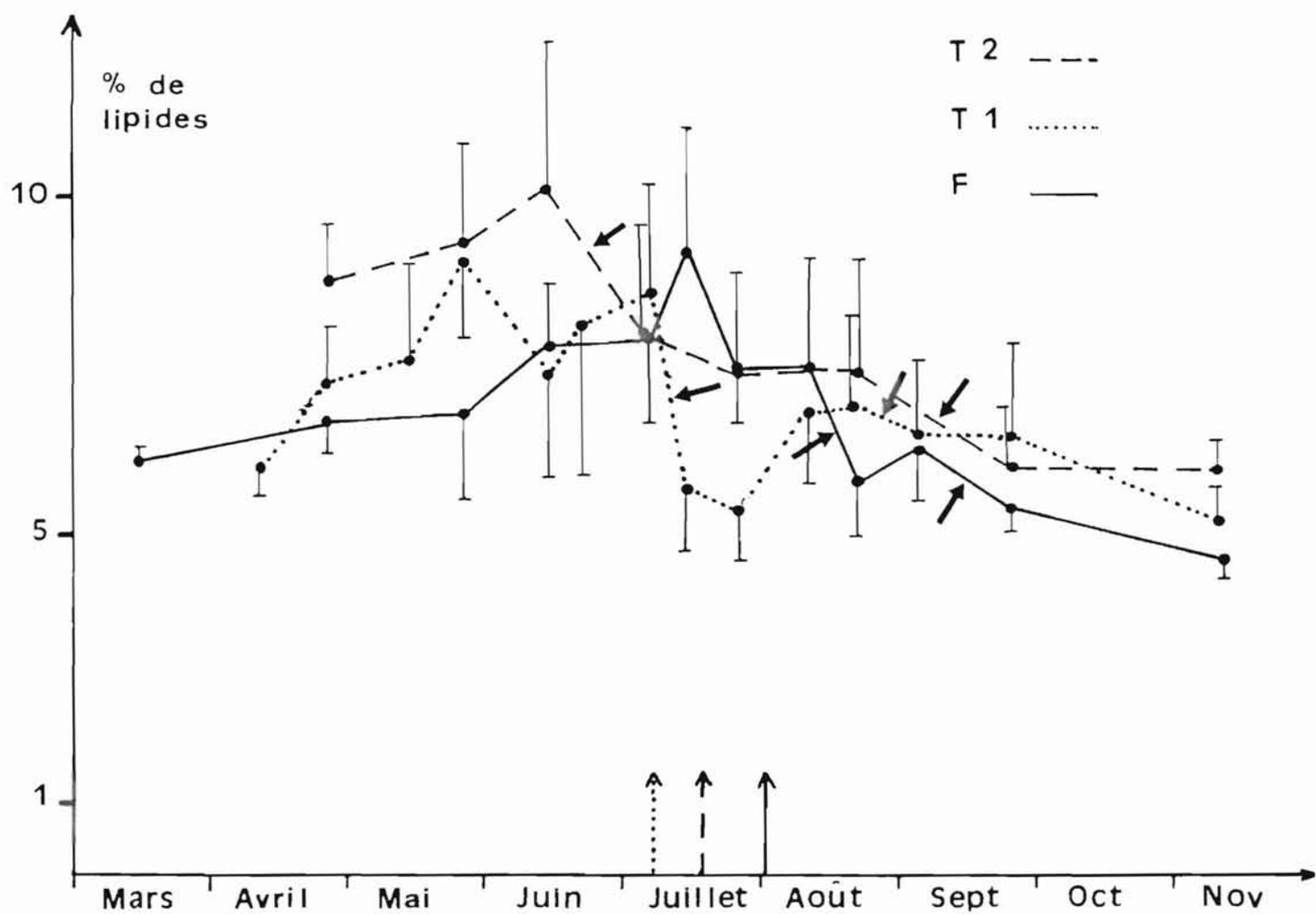


Fig. 11.- Evolution des teneurs en lipides exprimées en % de la matière sèche des huîtres des lots expérimentaux.

↑↑↑ dates des mortalités sur le 1 an (T_1) et le 2 ans (T_2) de l'aussat, et le 1 an du Cap-Ferret (F).

Barres verticales : demi-intervalles de confiance de la moyenne avec coefficient de sécurité de 95 %.

↙ : pontes.

4.3.1.2. Lipides .

Ils varient en moyenne de 4 à 10 % de la chair sèche avec des valeurs extrêmes de 3,4 à 15%.

Chez le 2 ans, ils augmentent régulièrement d'avril à juin (10%) jusqu'à la ponte début juillet ; celle-ci est marquée par une chute très nette des lipides (fig. 21). Ils se maintiennent ensuite jusqu'à fin août, augmentent de nouveau légèrement malgré des frais partiels sans atteindre toutefois les niveaux de juin, puis présentent une autre chute importante correspondant à un deuxième frai principal.

Chez le 1 an, on constate une augmentation très rapide des lipides à Taussat, conduisant à un pic printanier fin mai ; puis une diminution est observée, avant un deuxième pic correspondant à la période la plus active de la gamétogénèse; la ponte principale qui survient mi-juillet est à l'origine d'une chute marquée des teneurs en lipides. Ces dernières augmentent de nouveau un peu avant le deuxième frai principal fin août. Au Ferret l'augmentation printanière des lipides est plus lente et conduit à un maximum mi-juillet ; une diminution des taux est alors observée, précédant la ponte qui survient mi-août, soit un mois après Taussat. De même que pour les autres lots, une légère remontée des valeurs est suivie par un deuxième frai important.

Ces diminutions des pourcentages de lipides, indépendantes de la ponte, relevées uniquement sur le 1 an, peuvent être mises en rapport avec celles du poids sec et de l'index de condition (fig. 15 et 16) mentionnées précédemment, indiquant un amaigrissement relatif des huîtres qui se ferait donc au dépens des glucides mais aussi des lipides.

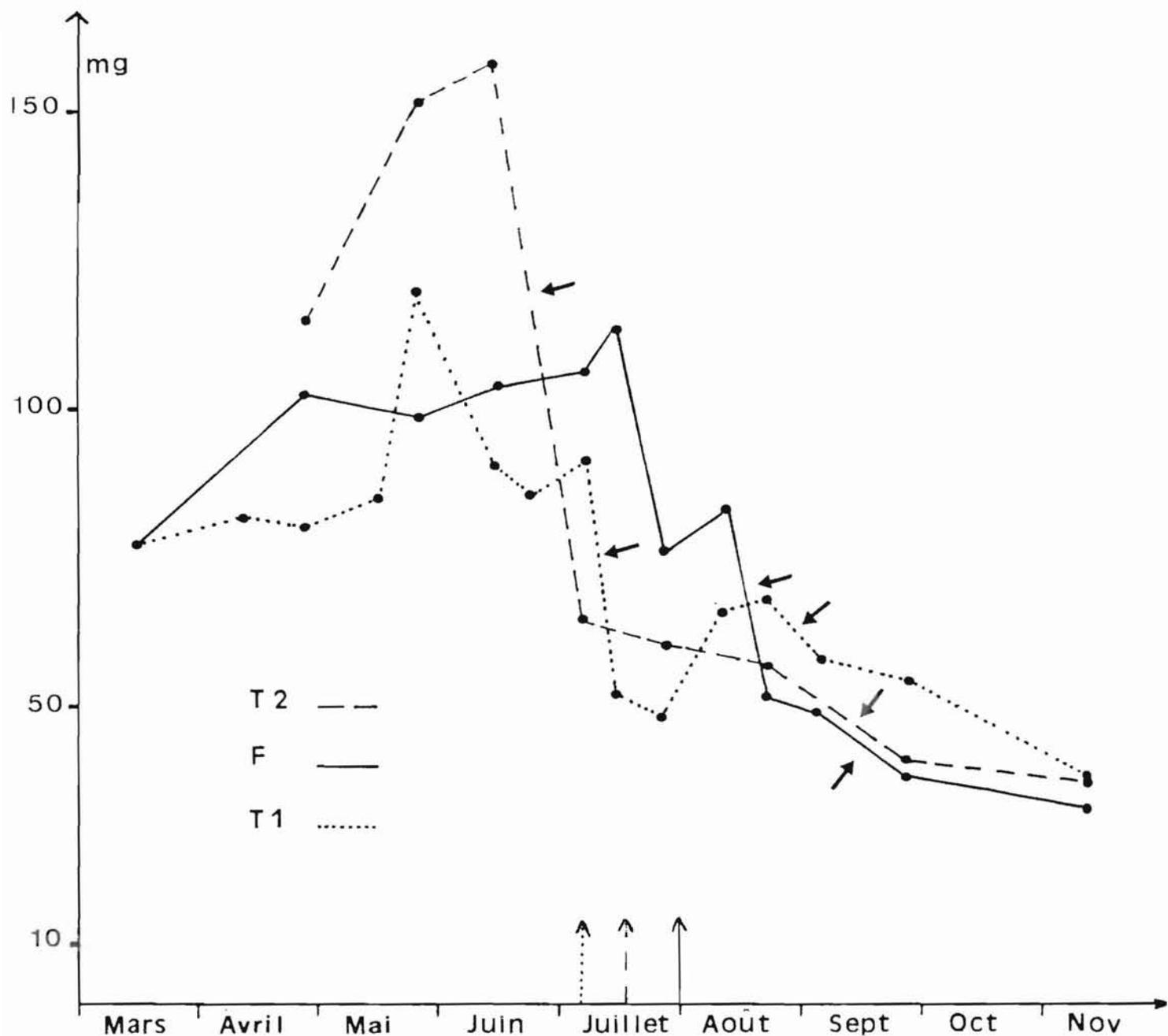


Fig. 22.- Evolution des teneurs en lipides d'animaux standard de 50g des lots expérimentaux : 1 an (T_1) et 2 ans (T_2) de Taussat et 1 an du Cap-ferret (F).

↙ : pontes.

↑↑↑

Dates des mortalités sur le 1 an et le 2 ans de Taussat, et le 1 an du Cap-Ferret.

Signalons que les taux de lipides observés sont dans l'ensemble plus élevés chez les femelles que chez les mâles (MASUMOTO et al., 1934 ; HATANAKA, 1940 ; DESLOUS-PAOLI et al., 1982 ; HERAL et DESLOUS-PAOLI, 1983) mais que la chute de ces taux liée à la ponte indique la part importante des graisses dans les produits sexuels libérés lors du frai pour les deux sexes.

Les résultats exprimés pour des animaux standard de 50 g suivent la même évolution (fig. 22). Les écarts sont cependant beaucoup plus importants entre le 1 an et le 2 ans, ces derniers étant plus mobilisés par la reproduction, et étant dominés par les femelles, riches en lipides.

On constate que les mortalités surviennent dans les trois cas au moment d'une diminution du taux des lipides, concomitante de la ponte chez le 1 an Taussat, précédant la ponte chez le 1 an au Ferret, et à la suite du frai chez le 2 ans Taussat, après une accentuation de la chute des lipides ainsi occasionnée (fig. 21).

Les teneurs maximales que nous obtenons sont plus faibles de 3 à 5% que celles citées dans la littérature et en particulier à Marennes-Oléron (tabl. 4). Ce résultat est à mettre en relation avec l'index de condition qui ne dépasse pas 100, ainsi qu'avec la précocité de la ponte, tout au moins chez le 2 ans Taussat, qui n'a pas permis un développement très important de la gonade.

4.3.1.3. Protides.

Leur taux moyen varie de 32,06 à 50,60 % avec des teneurs extrêmes de 24 à 58 %. Les fluctuations de ces valeurs semblent plutôt liées inversement à celles des autres constituants lipides et glucides. Ainsi ils augmentent fortement

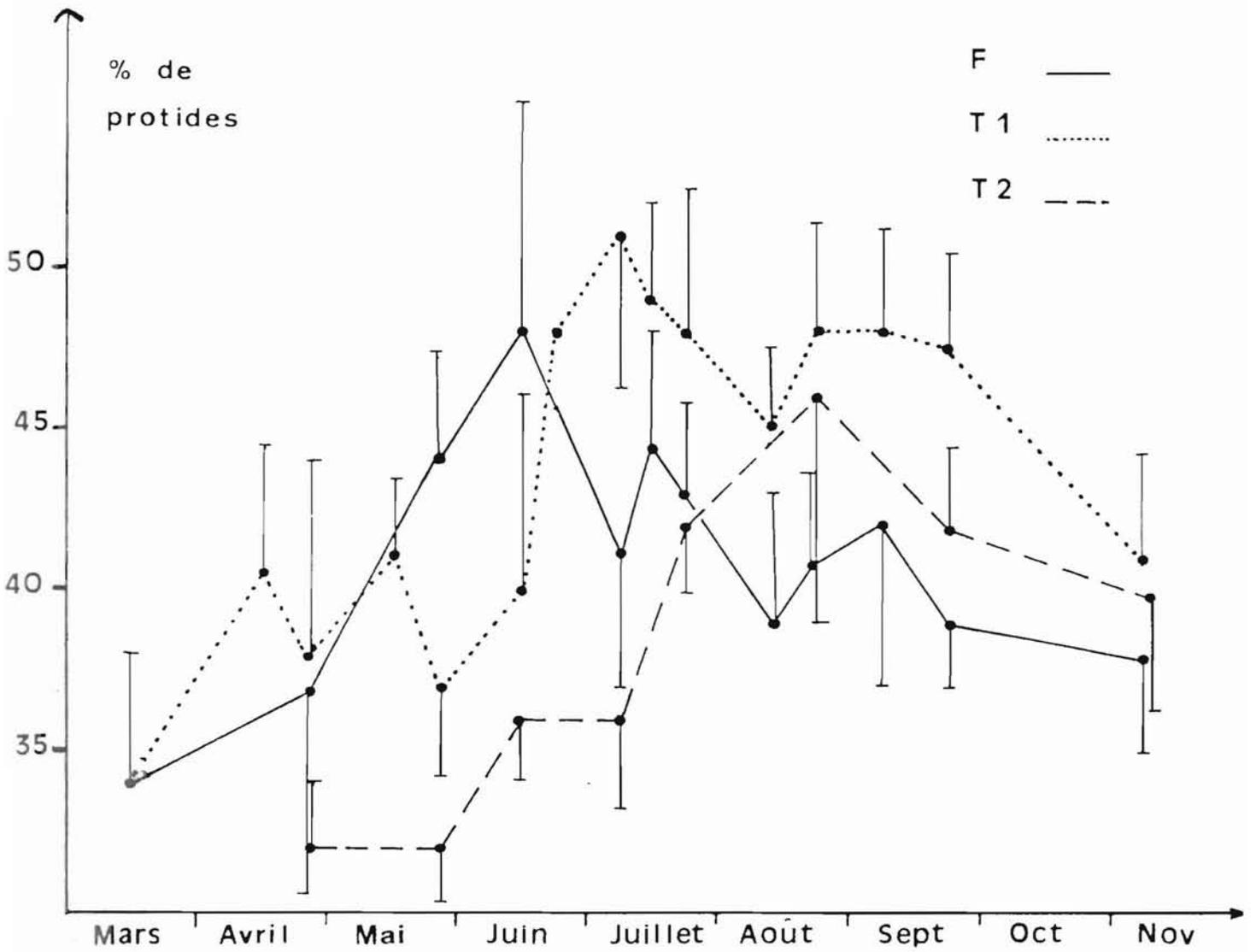


Fig. 23 .- Evolution de la teneur en protides : 1 an (T_1) et 2 ans (T_2) de Taussat et 1 an du Cap-Ferret (F).

Demi-intervalles de confiance de la moyenne avec coefficient de sécurité de 95 %.

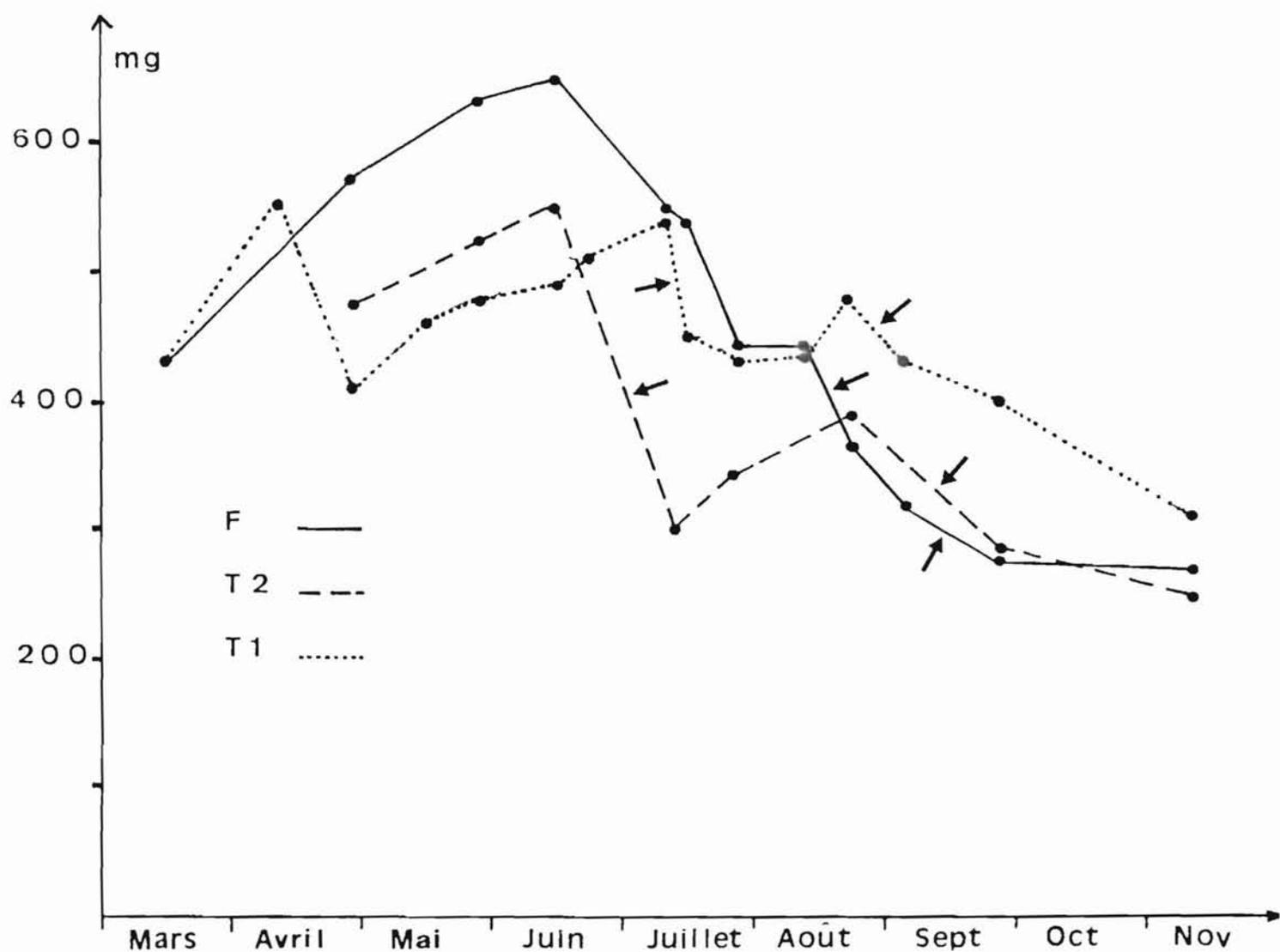


Fig. 24.- Evolution des teneurs en protides d'animaux standard de 50 g des lots expérimentaux : 1 an (T_1) et 2 ans (T_2) de Taussat, et 1 an du Cap-Ferret (F). ↙ : pontes

à la suite, tout d'abord de la chute des glucides, puis de celle des lipides (fig. 23). A la fin de nos observations, ils sont plus élevés qu'au départ, alors que les taux de glucides et de lipides sont presque au plus bas.

Les résultats exprimés pour des animaux standard de 50 g (fig. 24) vont dans le même sens d'un état d'amaigrissement des huîtres à l'issue de cette saison de reproduction. Les pontes se manifestent par une chute marquée des valeurs (fig. 24).

4.3.2. Discussion.

Chez les huîtres, il a été montré que le glycogène suit un cycle en liaison avec la reproduction. Le taux de cette substance chute en effet durant la période estivale. (WALNE, 1970) corrélativement avec l'avancement de la maturation sexuelle. Les observations faites par MASUMOTO et al., (1934), HATANAKA (1940), JENG et al. (1979), MANN (1979), MORI (1979), DESLOUS-PAOLI (1980), PERDUE et al. (1981) sur Crassostrea gigas, par GALTISOFF (1964) et QUICK (1971) sur C. virginica HOLLAND et HANNANT (1974) sur Ostrea edulis, NAGABHUSHANAM et BIDARKAR (1978) sur C. cucullata, suggèrent l'utilisation des réserves glycogénées pour l'élaboration des produits sexuels, et leur transformation en lipides (GODDART et MARTIN, 1966 ; GIESE, 1969). Les mêmes conclusions sont apportées sur la moule Mytilus edulis par GABBOTT et BAYNE (1963) et GABBOTT (1975).

Les variations que nous observons font donc partie du cycle normal des réserves chez l'huître : un pic de glucides au milieu de la période de maturation, suivi par un pic de lipides correspondant à la formation active des gamètes, au moment de la chute du niveau de glycogène. Notons cependant que ce niveau reste bas jusqu'à la fin de nos observations (novembre) et donc aussi pendant la ponte, contrairement à ce qu'obtient

DESLOUS-PAOLI (1980) à Marennes-Oléron, où la teneur en glucides remonte très rapidement avant le frai.

On peut s'interroger sur le lien éventuel du cycle du glycogène et des mortalités. En effet, nous avons vu que ces dernières se manifestent pour des taux extrêmement bas d'hydrates de carbone, voisins de 1 % de la matière sèche. De même MORI et al. (1965 a) et MORI (1979) constatent, qu'en période de reproduction, l'activité physiologique et le taux de glycogène montrent une diminution conduisant à un minimum à la ponte. Dans les zones à forte mortalité, ce phénomène est beaucoup plus marqué.

PERDUE et al. (1981) aux Etats-Unis, remarquent quant à eux que les pics de mortalité coïncident avec un changement dans le métabolisme des hydrates de carbone vers une phase de stockage, c'est-à-dire au moment d'une remontée des taux de glycogène après leur minimum. Ce minimum étant extrêmement variable selon les stations et les lots d'huîtres de 17 à 3%, ces auteurs n'établissent pas de lien entre les niveaux absolus de glycogène et les mortalités, contrairement à MORI et al. (1965 a) et MORI (1979).

Ce dernier considère en effet qu'une intense glycogénolyse, dépassant la limite de maturation normale, peut causer une chute de production de NADPH₂, nécessaire à la biosynthèse des hormones stéroïdes et des lipides, et ainsi provoquer des troubles physiologiques (MORI et al., 1966 ; MORI, 1982). Toujours d'après cet auteur, au cours de la maturation, les graisses migreraient du tissu conjonctif autour du diverticule digestif et de l'intestin vers l'épithélium de ce diverticule (MORI et al., 1965 b). Pendant et après la ponte, le bas coefficient respiratoire de ce tissu (0,6) indiquerait l'utilisation des lipides comme principale source d'énergie

(MORI, 1968). A Matsushima, la diminution de ce coefficient est plus accentuée, et correspond à la période des mortalités ; les lipides ne seraient pas une source d'énergie assez efficace pour permettre à l'huître de faire face à ses besoins, et une mortalité en découlerait (MORI, 1979).

Nos observations vont dans ce sens, dans la mesure où une diminution du taux des lipides est constatée, au moment des mortalités. Ceci indiquerait, à cette période, un accroissement des besoins énergétiques, alors que les réserves de glucides sont au plus bas. L'huître serait conduite à utiliser comme source énergétique les lipides, soit restants en réserves, soit mobilisés dans les gamètes. Il y aurait alors lyse partielle des produits sexuels (atrésie ovocytaire).

De même CRACIUM (1980), qui a étudié l'effet des hautes températures sur la moule Mytilus galloprovincialis, constate avec l'élévation de la température, tout d'abord une diminution du glycogène corrélative d'une augmentation des lipides, puis, pour des températures supérieures à 28° C, une dégradation prononcée des lipides. RILEY (1976) au cours du jeûne prolongé d'huîtres de C. gigas, montre l'importance de l'utilisation des graisses comme source énergétique.

5 - DISCUSSION GENERALE

5.1. Comparaison avec les autres pays.

Les mortalités estivales de Crassostrea gigas survenant dans le bassin d'Arcachon présentent globalement des similitudes avec celles observées dans d'autres pays : elles interviennent pendant la période de reproduction, sont

associées à des températures élevées, et aucun élément pathogène spécifique ne peut être mis en cause dans ces phénomènes.

Si l'on analyse plus en détail les caractéristiques de ces mortalités, on s'aperçoit que des différences apparaissent concernant l'âge des huîtres atteintes, le déroulement du phénomène, la condition des huîtres et la qualité nutritive du milieu.

A Arcachon, ce sont principalement les huîtres âgées de 1 an qui sont frappées par les mortalités, alors qu'au Japon, elles le sont secondairement et aux Etats-Unis, pratiquement pas..

Le déroulement des mortalités est relativement limité dans le temps à Arcachon (1 mois et demi à 2 mois) et le plus souvent très rapide au niveau d'un lot (quelques jours). Au Japon et aux Etats-Unis, elles s'étendent sur plusieurs mois, de juillet à octobre, en se cumulant au niveau d'un lot. A Arcachon, le phénomène débute avant la ponte et s'arrête alors que les températures sont encore élevées et la reproduction inachevée. Au Japon et aux Etats-Unis, il commence avec la ponte et se poursuit après.

Les huîtres atteintes dans ces pays sont caractérisées par une maturation rapide, un développement excessif de la gonade et parfois une surmaturation des gamètes (SCHOLZ et al., 1970 ; TAMATE et al., 1965 ; MORI, 1979 ; IMAI et al., 1968). A Arcachon, les index de condition peu élevés vont à l'encontre de cette description, et il n'y a apparemment pas de phénomène de surmaturation en liaison sans doute avec la ponte précoce ; en revanche, la maturation y est rapide, particulièrement à Taussat.

Au Japon, ce développement excessif de la gonade est mis en liaison avec l'eutrophisation du milieu, à l'origine de hautes conditions nutritives (IMAI et al., 1968 ; MORI, 1979). Aux Etats-Unis, les zones à forte mortalité se situent dans la partie haute des estuaires, à forte valeur nutritive. A Arcachon, les résultats concernant le matériel particulaire de l'eau ne vont pas dans le sens d'un potentiel nutritif très élevé. Les données sur les huîtres n'indiquent pas non plus une accumulation très importante de réserves ni un développement excessif de la gonade ; elles suggèreraient plutôt une limitation de la nourriture du fait de l'utilisation des réserves qui est faite au moment de la gamétogénèse et de la ponte. Ce point sera discuté ultérieurement.

5.2. Aspects histo-pathologiques.

Un amincissement de l'épithélium digestif est observé chez les huîtres du bassin d'Arcachon en période estivale, sensiblement plus marqué à Taussat (COMPS, 1982, 1984). Des dégradations de ce type, relevées chez la même espèce et chez d'autres mollusques, sont mises en relation par les auteurs avec un état de stress des individus.

THOMPSON et al., (1974) observent que le matériel de la glande digestive est utilisé chez M. edulis, durant les périodes de pénurie de nourriture et de stress thermique ; ce processus est associé avec une dégénérescence de la structure des tubules digestifs qui, cependant, gardent la capacité de recouvrer leur intégrité. MORTON (1977), sur C. gigas, met en évidence un changement de la structure de l'épithélium digestif à la fois lié au cycle des marées et aux cycles saisonniers, conduisant à un amincissement de ce tissu à la suite de l'émer-

sion des huîtres, d'autant plus marqué en été. De même QUICK (1971) sur C. virginica relie ces phénomènes aux saisons estivale et automnale. IMAI et al. (1968) font le même type d'observations au cours de l'été, et les attribuent au cycle de maturation sexuelle et à la ponte. MOORE (1976) constate chez M. edulis qu'un stress thermique provoque une autolyse des cellules digestives et CRACIUM (1980) des cellules de Leydig.

En conclusion, les altérations de l'épithélium digestif observées chez C. gigas dans le bassin d'Arcachon sont indicatrices d'un état de stress marqué des individus. Elles sont à mettre en parallèle avec la dégradation des lipides qui pourraient être stockés dans cet épithélium (MORI, 1979). Les origines de ces stress peuvent être diverses et se cumuler maturation, température, disponibilité trophique.

5.3. La température.

L'action de la température peut être différente selon les espèces et selon la façon dont elle s'exerce. Il faut distinguer les chocs thermiques des températures d'acclimatation et donc les réactions immédiates, des équilibres s'établissant à plus long terme.

Une élévation de température est tout d'abord à l'origine d'une augmentation des besoins énergétiques des animaux et donc de leur métabolisme : elle se traduit, dans un premier temps, par une consommation accrue d'oxygène (WIDDOWS et BAYNE, 1971 ; GABBOTT et BAYNE, 1973 ; NEWELL et al., 1977). Dans un second temps, il peut y avoir adaptation des mollusques à la nouvelle température. Elle consiste :

- soit en un retour au métabolisme initial, c'est à dire à la consommation d'oxygène précédente, comme c'est le cas pour Crepidula fornicata entre 10 et 25° C (NEWELL et al., 1977) et pour Mytilus edulis entre 5 et 20° C (WIDDOWS et BAYNE, 1971 ; BAYNE et al. 1977).
- soit en une augmentation du taux de filtration permettant de compenser les dépenses énergétiques supplémentaires; c'est le cas de C. fornicata au-dessus de 25° C et de O. edulis jusqu'à 20° C tant que la différence de température ne dépasse pas 5° C (NEWELL et al., 1977).

Ces adaptations conduisent au rétablissement de l'équilibre énergétique. Leurs limites sont fonction des espèces, de leur état physiologique et du passé thermique des individus, une acclimatation à des fluctuations de température pouvant les élever. En dehors des limites d'adaptation, les demandes énergétiques continuent à augmenter tandis que les taux de filtration diminuent. C'est le cas de M. edulis et de O. edulis à partir de 25° C. Les animaux se trouvent alors en condition de déséquilibre énergétique les conduisant à utiliser leurs réserves.

Nous ne possédons pas de données expérimentales à ce sujet concernant C. gigas ; seuls les résultats de WALNE (1972) indiquent que la variation relative du taux de filtration entre 10 et 20° C est de 25 % pour C. gigas comme pour M. edulis, et de 45 % pour O. edulis.

L'inflexion de ce taux s'observerait cependant pour une température proche de 26 - 28° C chez C. gigas (HERAL, com. pers.). En l'absence actuelle d'une étude approfondie, il est difficile de conclure sur les possibilités d'adaptation

thermique de l'huître creuse. On peut cependant penser que les seuils de tolérance peuvent diminuer en période de gamétogénèse et d'affaiblissement des mollusques en liaison avec des augmentations thermiques printanières rapides. D'après MANN (1979) une température élevée favorise l'obtention de grandes C.gigas, mais la production de chair est plus importante à basse température. De même MALOUF et BREESE (1977) considèrent qu'il n'y a pas un gain de croissance appréciable à des températures supérieures à 15° C.

5.4. La qualité nutritive du milieu.

Les résultats obtenus sur le bassin d'Arcachon au cours du printemps et de l'été 1983, n'indiquent pas des niveaux trophiques très élevés surtout au moment des mortalités. La prise en compte du facteur nutritif dans le phénomène étudié ne peut donc se faire que dans le sens d'un déficit. Les huîtres ne trouveraient pas dans le milieu la nourriture suffisante pour faire face à l'augmentation de leurs besoins énergétiques. L'absence de différence significative du facteur nutritif entre les deux sites indiquerait qu'il intervient surtout en liaison avec les températures plus élevées de Taussat. MALOUF et BREESE (1977) constatent de même que de hautes températures accompagnées de faibles densités de nourriture peuvent être à l'origine d'une perte de poids et d'une forte mortalité sur de jeunes huîtres Crassostrea gigas.

L'hypothèse d'un déficit nutritionnel pourrait être étudiée de façon plus approfondie en comparant les qualités nutritives du bassin au cours de plusieurs années caractérisées ou non par des mortalités.

Si le facteur nutritif apparaît pouvoir jouer un rôle important dans le phénomène étudié, ceci doit être nuancé par plusieurs considérations .

- L'aptitude des animaux à utiliser un apport nutritif peut être réduite du fait :

- . d'une diminution éventuelle des taux de filtration et d'assimilation due aux températures élevées,
- . de fermetures prolongées des valves, telles que celles que nous avons observées,
- . de l'altération de l'épithélium digestif, les processus métaboliques étant conditionnés par l'intégrité de fonctionnement de la glande digestive (THOMPSON et al., 1974).

- Les chercheurs japonais impliquent une richesse excessive du milieu dans les mortalités estivales au Japon, provoquant une croissance et une maturation intenses de la gonade, conduisant à des réserves glycogénées très faibles (MORI, 1979, 1982). A Arcachon, dans des conditions nutritives très inférieures, nous constatons le même phénomène qui donc serait plus sous la dépendance d'autres facteurs, externes (température) et internes (hormones) (LUBET, 1981 b ; MORI, 1982).

- Selon WIDDOWS et BAYNE (1971) un stress peut conduire l'animal, dans un premier temps, à utiliser ses réserves quel que soit le niveau de nourriture disponible. Ceci placerait les huîtres japonaises et arcachonnaises, dans des conditions temporairement identiques de dépendance envers des réserves lipidiques soit inefficaces, soit indisponibles à Arcachon car déjà bloquées sous forme de gamètes.

Le facteur nutritif apparaît, comme la température, jouer un rôle complexe dans les mortalités estivales. Une

étude continue sur plusieurs années permettrait de mieux cerner ses implications dans le phénomène.

5.5. Moyens employés pour limiter les mortalités estivales.

Au Japon, une procédure d "endurcissement" du naissain est effectuée. Elle consiste à placer les jeunes huîtres dans des conditions difficiles (basses salinités, variations de températures importantes, longues périodes d'assec) rencontrées en culture en suspension sur supports fixes dans les hauts fonds (FUJIYA, 1970).

Une deuxième action consiste à mettre les huîtres dans des zones pauvres pendant la période de formation de la gonade, puis à les déplacer vers des secteurs riches à la fin de l'été, où elles engraisent durant l'automne et l'hiver (KOGANEZAWA, 1975).

Dans la baie d'Hiroshima, les mollusques sont soustraits aux températures trop élevées par une immersion plus profonde des cordes sur lesquelles ils sont cultivés (élevage sur radeaux). Les ostréiculteurs utilisent pour cela des courbes température/profondeur. Cette procédure permet en outre de contrôler la période de reproduction (TROADEC, 1983).

Aux Etats-Unis, les recherches s'orientent vers une sélection génétique de souches résistantes aux mortalités estivales basée sur la survivance des individus à des températures de 21° C (BEATTIE et al., 1980).

En Australie, des expérimentations de mise à l'ombre et d'arrosage des huîtres pendant l'assec, sont con-

duites sur S. commercialis (POTTER ET HILL, 1982). Cependant rien n'indique sur C. gigas que les températures élevées de l'air soient à l'origine des mortalités.

6 - CONCLUSION

Les résultats obtenus nous conduisent, à la suite des chercheurs japonais et américains, à mettre en cause des facteurs physiologiques dans les mortalités estivales de l'huître creuse C. gigas. Les observations faites semblent indiquer que les huîtres de l'ensemble du bassin présentent au cours de l'été un état d'affaiblissement et de stress qui se manifeste dans les baisses de poids secs relatifs et des index de condition, dans les données biochimiques et histologiques, ainsi que dans les résultats de l'ostréographie. La fragilité des huîtres ainsi mise en évidence, est plus marquée sur les huîtres de Ian, et à Taussat qu'au Cap-Ferret.

Un certain nombre de facteurs peuvent être incriminés dans ce phénomène : la croissance, la maturation, la température et la qualité nutritive du milieu. Les jeunes huîtres présentent un taux de croissance important à l'origine d'une activité métabolique intense (GERDES, 1983). Des valeurs élevées de la température provoquent une augmentation de leurs besoins énergétiques, déjà accrus du fait de la gamétogénèse s'ajoutant aux efforts de croissance. Ces besoins ne seraient pas nécessairement satisfaits, du fait du niveau nutritif du milieu trop bas ou de l'inaptitude plus ou moins durable des mollusques à en tirer parti (diminution des taux de filtration et d'assimilation, occlusion des valves, altération de l'épithélium digestif). Les animaux en état de déséquilibre énergétique, seraient alors conduits à consommer leurs réserves

au moment où la quantité de glycogène est à son niveau le plus bas ; les lipides deviendraient la source énergétique principale mais ne seraient pas disponibles (gamètes) ou encore pas assez efficaces (MORI, 1979). La ponte agirait comme un stress supplémentaire, non indispensable au déclenchement du phénomène.

En conclusion, il semble que durant l'été 1983, les huîtres du bassin d'Arcachon aient été dans un état d'équilibre physiologique précaire, et que la conjonction de divers facteurs externes (température, disponibilité trophique) et internes (croissance, maturation et ponte) ait pu conduire à une rupture de cet équilibre entraînant la mort des individus. Dans ces conditions, des variations apparemment minimes du milieu pourraient provoquer des effets d'importance très différente (INCZE *et al.*, 1980) comme le montrent les divers taux de mortalités constatés dans le bassin d'Arcachon. Les huîtres moribondes ou indemnes ne seraient pas initialement dans un état fondamentalement différent, mais les premières montreraient une exacerbation de perturbations liées aux cycles sexuel et saisonnier.

La complexité du phénomène et de ses relations avec le milieu inciterait à en poursuivre l'étude afin de compléter ces premiers résultats par un second cycle d'observations, et tenter de mieux cerner l'originalité de la physiologie des huîtres âgées de 1 an, ainsi que les implications des facteurs thermique et nutritif dans la détermination des années avec ou sans mortalité.

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

- AMEMIYA I., 1929. On the sex-change of the Japanese common oyster, Ostrea gigas Thunberg. Proc. Imper. Acad. Tokyo, 5 : 284-286.
- BAYNE B.L., 1975. Reproduction in bivalve molluscs under environmental stress. In, Proceedings of Symposium on physiological ecology of estuarine invertebrates, South Carolina, U.S.A. edited by J. Vernberg.
- BAYNE B.L., WIDDOWS J. et WORALL C., 1977. Some temperature relationships in the physiology of two ecologically distinct bivalve populations. In physiological response of Marine Biota to Pollutants (ed. F.J. Vernberg et al.) pp. 379-400. New-York Academic Press.
- BEATTIE J.H., CHEW K.K. et HERSHBERGER W.K., 1980. Differential survival of selected strains of Pacific oysters (Crassostrea gigas) during summer mortality. Proceedings to the National Shellfisheries Association, 70 : 184-189.
- BERTHOME J.P.: DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., RAZET D. et GARNIER J. 1982. Absence de captage de Crassostrea gigas dans le bassin de Marennes-Oléron en 1981 : causes et conséquences. C.I.E.M. F : 26.
- BRODY S., 1945. Bioenergetics and growth, Reinhold ed. New-York 1023 p.

- COMPS M., 1982. Mortalités estivales des huîtres en 1982. Document interne I.S.T.P.M. octobre 1982 : 10 pp.
- COMPS M., 1984. Les mortalités estivales de l'huître creuse Crassostrea gigas dans le bassin d'Arcachon. Document interne I.S.T.P.M. 11pp.
- CRACIUM C., 1980. Effect of high temperatures on the ultra-structure of Leydig cells in Mytilus galloprovincialis. Mar. Biol., 60 : 73-79.
- DESLOUS-PAOLI J.M., 1980. Contribution à l'étude de la biologie de l'huître Crassostrea gigas Thunberg dans le bassin et les claires de Marennes-Oléron. Thèse de 3ème cycle - Université d'Aix-Marseille II : 121 pp.
- DESLOUS-PAOLI J.M. et HERAL M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître Crassostrea gigas de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. Haliotis (sous presse).
- DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., BERTHOME J.P., RAZET D. et GARNIER J., 1981 (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.
- DUBOIS M., GILLES K.A., HAMILTON J.K., REBECS P.A., et SMITH F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Anal. Chem., 28 (3) : 350-356.

- FUJIYA M., 1970. Oyster farming in Japan. Helgoländer Wiss. Meeresunters., 20 : 464 - 479.
- GABBOTT P.A., 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs : a hypotheses concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp., Aberdeen Scotland : 191 - 211.
- GABBOTT P.A. et BAYNE B.L., 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on Mytilus edulis J. mar. biol. Ass. U.K., 53 : 269 - 286.
- GALTSOFF P.S., 1964. The american oyster, Crassostrea virginica Gmelin. Fish. Bull. 64 : 1 - 480.
- GIESE A.C., 1969. A new approach to the biochemical composition of the mollusc body. Oceanogr. Mar. Biol. Ana. Rev. 7 : 175 - 229.
- GODDARD C.K. et MARTIN A.W., 1966. Carbohydrate metabolism. In Physiology of Mollusca, ed. by K.N. Wilbur et C.M. Yonge. Academic Press, New-York and London, II 275 - 308.
- GERDES D., 1983. The Pacific oyster Crassostrea gigas Part. II Oxygen consumption of larvae and adults. Aquaculture (31) : 221 - 231.
- GLUDE J.B., 1975. A summary report of Pacific coast oyster mortality investigations 1965 - 1972. Proc. Third U.S. - Japan Meeting on Aquaculture at Tokyo, Japan October 15 - 16, 1974 : 1-28.

- GRISCHKOWSKY R.S. et LISTON J., 1974. Bacterial pathogenicity in laboratory-induced mortality of the Pacific oyster (Crassostrea gigas, Thunberg). Proc. Nat. Shellfish. Assoc. 64 : 82-91.
- HATANAKA M., 1940. Chemical composition of the oyster, Ostrea gigas Thunberg. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 0 (1) : 21-26.
- HERAL M. et DESLOUS-PAOLI J.M., 1983. Valeur énergétique de la chair de l'huître Crassostrea gigas estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. Oceanologia acta 6 (2) : 193 - 199.
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M. et SORNIN J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître Crassostrea gigas et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. Océanis, 0 (3) : 169-194.
- HIS. E., 1970. Un dispositif simple permettant d'étudier le comportement des huîtres sous des conditions expérimentales ou des conditions naturelles de milieu. Sci. et Pêche, Bull. Inf. Inst. Pêches marit. 196 : 1 - 6.
- HIS E., 1976. Contribution à l'étude biologique de l'huître dans le bassin d'Arcachon, activité valvaire Crassostrea angulata et de Crassostrea gigas : application à l'étude de la reproduction de l'huître japonaise. Thèse de 3ème cycle Univ. de Bordeaux I, 63 pp.

- HIS E. et ROBERT R., 1981 (1982). Le danger des traitements par le sulfate de cuivre en zone conchylicole : toxicité vis à vis des oeufs et des jeunes larves de Crassostrea gigas. Rev. Trav. Inst. Pêches marit. 45 (2) : 117-125.
- HOLLAND D.L. et HANNAND P.J., 1974. Biochemical changes during growth of the spat of the oyster, Ostrea edulis L.J. mar. biol. Ass. U.K., 54 : 1004 - 1016.
- HOPKINS A.E., 1931. Temperature and the shell movements of oysters (U.S.) Bureau of Fisheries, 1 (47) : 1 - 14
- HOPKINS A.E., 1936. Adaptation of the feeding mechanism of the oyster (Ostrea gigas) to change in salinity. (U.S.) Bureau of Fisheries, 21 (48) : 345-364.
- IMAI T., MORI K. SUGAWARA Y., TAMATE H., OIZUMI J. et ITIKAWA O., 1968. Studies on the mass mortality of oysters in Matsushima bay. VII. Pathogenetic investigation Tohoku J. Agr. Res. 19 (4) : 250-265.
- IMAI T. et SAKAI S., Study of breeding of japanese oyster Crassostrea gigas. J. Agr. Res., 12 (2) : 125-171.
- INCZE L.S., LUTZ R.A. et WATLING L., 1980. Relationships between effects of environmental temperature and seston on growth and mortality of Mytilus edulis in a temperate northern estuary. Mar. Biol. 57 : 147-156.
- JENG S.S., HSU S.Y. et WANG G.S., 1979. Chemical composition of Taiwan's oysters and clams. Bull. Inst. Zool., Academia Sinica, 18 (1) : 1 -10.

- KOGANEZAWA A., 1975. Present status of studies on the mass mortality of cultured oysters in Japan and its prevention. Proc. Third U.S. - Japan Meeting on Aquaculture at Tokyo, Japan, October 15-16, 1974 : 29-34.
- LE DANTEC J., 1968. Ecologie et reproduction de l'huître portugaise (C. angulata) dans le bassin d'Arcachon et la rive gauche de la Gironde. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 32 (3) : 237-362.
- LIPOVSKY V.P. et CHEW K.K., 1972. Mortality of Pacific oysters (Crassostrea gigas) : the influence of temperature and enriched sea water on survival. Proc. Nat. Shellfish. Assoc. 62 : 72-82.
- LORENZEN C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheophytin spectrophotometric equation. Limnol. Oceanogr. 12 343-346.
- LOWRY O.M., ROSEBOROUGH N.I., FARRAND A.L. et RANDAL R.J., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. J. Biol. Chem. 193 : 263-275.
- LUBET P.E., 1980-81a. Influence des facteurs externes sur la reproduction des Lamellibranches. Océanis, 6 (5) : 469-489.
- LUBET P.E., 1980-81b. Action des facteurs internes sur la reproduction des Mollusques Lamellibranches - Océanis 6 (5) : 491-510.

- MALOUF R.E. et BREESE W.P., 1977. Seasonal changes in the effects of temperature and water flow rate on the growth of juvenil pacific oyster, Crassostrea gigas (Thunberg). Aquaculture, 12 : 1-13.
- MANN R., 1979. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in Crassostrea gigas and Ostrea edulis grown at sustained elevated temperatures. J. mar. biol. Ass. U.K., 59 : 95-110
- MARSH J.B. et WEINSTEIN D.B., 1966. Simple charring method for determination of lipid. J. Lipid Res., 7 : 574-576.
- MASUMOTO B., MASUMOTO M. et HIBINO H., 1934. Biochemical studies of Magaki (Ostrea gigas Thunberg), II- The seasonal variation in chemical composition of Ostrea gigas Thunberg. J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. A 4 : 47-56.
- MAURER D., 1982. Resultats de l'enquête sur les mortalités d'huîtres dans le bassin d'Arcachon (été 82). Document interne I.S.T.P.M., octobre 1982. 18pp.
- MOORE M.N., 1976. Cytochemical demonstration of latency of lysosomal hydrolases in digestive cells of the common mussel, Mytilus edulis, and changes induced by thermal stress. Cell. Tiss. Res., 175 : 279-287.
- MORI K., 1968. Changes of oxygen consumption and respiratory quotient in the tissues of oysters during the stages of sexual maturation and spawning. Tohoku J. Agr. Res., 19 (2) : 136-143.

- MORI K., 1979. Effects of artificial eutrophisation on the metabolism of the japanese oyster Crassostrea gigas Mar. Biol., 53 : 361-369.
- MORI K., 1982. Physiological effects of 17 β estradiol on the japanese oyster Crassostrea gigas. Proc. No. Pac. Aquaculture Symp. Aug. 1980, Anchorage, Alaska. Alaska Sea Grant Report 82-2 = 305-317.
- MORI K., IMAI T., TOYOSHIMA K. et USUKI., 1965a. Studies on the mass mortality of the oyster in Matsushima Bay. IV. Changes in the physiological activity and the glycogen content of the oyster during the stages of sexual maturation and spawning. Bull. Tohoku reg. Fish. Res. Lab. 25 : 49-63.
- MORI K., TAMATE H. et IMAI T., 1966. Histochemical study on the change of 17 β -Hydroxysteroid dehydrogenase activity in the oyster during the stages of sexual maturation and spawning. Tohoku J. Agric. Res. 17 : 179-191.
- MORI K., TAMATE H., IMAI T. et ITIKAWA O., 1965 b. Studies on the mass mortality of the oyster in Matsushima Bay. V. Changes in the metabolism of lipids and glycogen of the oyster during the stages of sexual maturation and spawning. Bull. Tohoku reg. Fish. Res. Lab., 25 : 65-88.
- MORTON B.S., 1977. The tidal rhythm of feeding and digestion in the Pacific oyster, Crassostrea gigas (Thunberg) J. exp. mar. Biol. Ecol., 26 : 135-151.

- NAGABHUSHANAM R. et BIDARKAR D.S., 1978. Studies on seasonal changes in the biochemical constituents of the oyster Crassostrea cucullata. Indian J. Fish., 25 (1.2) : 156-164.
- NEWELL R.C., JOHNSON L.G. et KOFOED L.H., 1977. Adjustment of the components of energy balance in response to temperature change in Ostrea edulis Oecologia (Berl.), 30 : 97-110.
- PERDUE J.A., BEATTIE J.H. et CHEW K.K., 1981. Some relationships between gametogenic cycle and summer mortality phenomenon in the Pacific oyster (Crassostrea gigas) in Washington state. J. Shellfish Res., 1 (1) : 9-16.
- POTTER M.A. et HILL B.J., 1982. Heat mortality in the Sydney rock oyster, Saccostrea (Crassostrea) commercialis and the effectiveness of some control methods. Aquaculture, 29 : 101 - 108.
- QUICK J.A., 1971. A preliminary investigation : the effect of elevated temperature on the American oyster Crassostrea virginica (Gmelin). Professional Papers Series. Marine Research Laboratory, Florida Department of Natural Resources, n° 15, 190 pp.
- RILEY R.T., 1976. Changes in the total protein, lipid, carbohydrate and extra-cellular body fluid free amino acids of the Pacific oyster, Crassostrea gigas, during starvation. Proc. Nat. Shellfish. Ass., 65 : 84-90.
- SCHOLZ A.J., WESTLEY R.B. et TARR M.A., 1970. Pacific oyster mortalities and environmental conditions in Washington State. Proc. Nat. Shellfish. Ass. (60) 15-16 (Abstract).

- TAMATE H., NUMACHI K., MORI K., ITIKAWA O. et IMAI T., 1965.
Studies on the mass mortality of the oyster in Matsushima Bay. VI. Pathological studies. Bull. Tohoku reg. Fish. Res. Lab. 25 : 89-104.
- THOMPSON R.J., RATCLIFFE N.A. et BAYNE B.L., 1974. Effects of starvation on structure and function in the digestive gland of the mussel (Mytilus edulis L.) J. mar. biol. Assoc. U.K. 54 : 699-712.
- TROADEC J.P., 1983. Intérêt et possibilités de développement de la coopération franco-japonaise dans la recherche sur les pêches, les cultures et l'environnement marins. Rapport de mission, 19, 30 novembre 1983. Doc. interne I.S.T.P.M., 11pp.
- WALNE P.R., 1970. The seasonal variation of meat and glycogen content of seven populations of oysters Ostrea edulis L. and a review of the literature. Fish. Invest., ser. II, 26 : 35 pp.
- WALNE P.R., 1972. The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. J. mar. biol. Ass. U.K., 52 : 345-374.
- WALNE P.R. et MANN R., 1975. Growth and biochemical composition in Ostrea edulis and Crassostrea gigas. In : BARNES H. ed., Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp., Oban. Aberdeen University Press : 587-607.
- WIDDOWS J. et BAYNE B.L., 1971. Temperature acclimatation of Mytilus edulis with reference to its energy budget. J. mar. biol. Ass. U.K., 51 : 827-843.
- WINKLER L.W., 1888. The determination of dissolved oxygen in water Ber., 21 : 2843.