

**THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE PARIS 6
OCEANOLOGIE BIOLOGIQUE**

Présentée par

VIRGINIE OUTIN

Pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE PARIS 6

**ECOPHYSIOLOGIE DE L'HUITRE
CRASSOSTREA GIGAS (THUNBERG) EN
MILIEU NATUREL**

**ROLE DES POPULATIONS D'UNE LAGUNE MEDITERRANEENNE
DANS LES TRANSFERTS DES MATIERES PARTICULAIRE ET
DISSOUTE**



SOUTENUE LE 31 DEC 1969 DEVANT LE JURY COMPOSE DE:

**M M. AMANIEU
M E. BOURGET
Mme A. FIALA
M A. GUILLE
M H. MASSE
M J. SOYER**

TOME 1

Remerciements

J'adresse mes remerciements à Madame Aline Fiala pour ses critiques constructives, ses conseils, son soutien et ses encouragements dans la réalisation de ce travail.

Monsieur le Professeur Jacques Soyer, lorsqu'il dirigeait le laboratoire Arago, en m'accueillant, m'a donné la possibilité de réaliser cette étude. Je l'en remercie vivement.

Je remercie également Monsieur le Professeur Alain Guille, actuel directeur, qui m'a permis d'achever ce travail.

Monsieur le Professeur Michel Amanieu, responsable du programme Ecothau, tout en mettant à notre disposition les moyens nécessaires, a toujours témoigné chaleur et intérêt à l'égard de notre étude. Je tiens à lui exprimer ma profonde reconnaissance. Je remercie Monsieur Guy-François Frisoni pour l'aide logistique qu'il a su nous apporter et tous les participants du programme Ecothau qui nous ont communiqué leurs données.

J'exprime ma reconnaissance à Monsieur le Professeur Grover C. Stephens ainsi qu'à Monsieur Gustave Cauwet pour leur aimable collaboration.

J'adresse mes remerciements à Monsieur Henri Massé et à son équipe avec laquelle nous avons apprécié le travail sur le terrain. Je remercie également pour leur concours, l'IFREMER de Sète, le centre de lagunage de Mèze et Messieurs Barthélémy, conchyliculteurs à Marseillan.

Que Monsieur le Professeur Jean-Claude Bisconte et Monsieur Claude Méchoulam, respectivement président et directeur technique de la société Biocom, soient remerciés pour m'avoir permis l'accès à leurs moyens informatiques.

Mes remerciements s'adressent également aux chercheurs, techniciens, plongeurs, et stagiaires du laboratoire Arago, notamment à Messieurs Yvan Barbouty, Gérard Boyer, Jean-Philippe Labat, et spécialement à Monsieur Jean Mabit pour sa coopération sur le terrain. Je tiens à remercier plus particulièrement Monsieur Jean-Charles Colomines pour son aide efficace et amicale tout au long de ce travail, pendant les campagnes sur le terrain et pour sa collaboration dans la mise au point des analyses par chromatographie à hautes performances.

Pour la disponibilité et l'aide apportée, je remercie Messieurs Christian Grenz, Guy Lenaers, et Christophe Ranger.

Et je tiens à remercier Monsieur le Professeur M. Amanieu, Monsieur le Professeur E. Bourget, Madame A. Fiala, Monsieur le Professeur A. Guille, Monsieur H. Massé, et Monsieur le Professeur J. Soyer qui ont accepté de juger ce travail.

TABLE DES MATIERES

| | |
|---|----|
| I. INTRODUCTION | 1 |
| II. MATERIEL ET METHODES | 3 |
| 1. SITE D'ETUDE | 3 |
| 1.1 Le bassin de Thau | 3 |
| 1.2 La conchyliculture dans l'étang de Thau | 4 |
| 2. STATION ET DISPOSITIF EXPERIMENTAL | 4 |
| 2.1 Station expérimentale | 4 |
| 2.2 Dispositif expérimental | 6 |
| 3. MATERIEL BIOLOGIQUE | 10 |
| 3.1 Cycle biologique des huîtres dans l' étang | 10 |
| 3.2 Origine des huîtres | 10 |
| 4. STRATEGIE D' ETUDE ET CHOIX DES PARAMETRES | 11 |
| 4.1 Périodicité et calendrier des campagnes | 11 |
| 4.2 Variables physiologiques explicatives des échanges Huîtres-Milieu | 11 |
| 4.3 Choix des paramètres étudiés | 13 |
| 5. PROTOCOLE ET TECHNIQUES D'ETUDE | 13 |
| 5.1 Préparation des huîtres avant expérimentation | 13 |
| 5.2 Analyses sur les huîtres | 16 |
| 5.3 Prélèvements et analyses des échantillons | 16 |
| 5.3.1 Paramètres physico-chimiques | 16 |
| 5.3.2 Matière organique dissoute | 17 |
| 5.3.3 Matière particulaire | 18 |
| 5.3.4 Analyses des biodépôts | 20 |
| 6. TRAITEMENTS DES DONNEES | 21 |
| 6.1 Variables physiologiques | 21 |

| | |
|--|----|
| 2. CARACTERISTIQUES DES HUITRES | 43 |
| 2.1 Tailles et poids | 43 |
| 2.2 Taux de croissance des huîtres | 45 |
| 2.3 Valeur énergétique de la chair | 46 |
| 2.4 Composition en sucres totaux et glycogène de la chair | 48 |
| 3. VARIABLES PHYSIOLOGIQUES LIEES AUX TRANSFERTS DE LA MATIERE | |
| PARTICULAIRE | 48 |
| 3.1 La filtration | 49 |
| 3.2 La rétention | 49 |
| 3.2.1 Taux de rétention | 49 |
| 3.2.2 Sélection des particules selon leur taille | 49 |
| 3.3 Absorption de la matière particulaire | 53 |
| 3.3.1 Taux d'absorption du carbone organique disponible | 53 |
| 3.3.2 Efficacités d'absorption | 53 |
| 3.4 Matériel non absorbé et rejeté par égestion | 53 |
| 4. ACTIVITES PHYSIOLOGIQUES LIEES AUX TRANSFERTS DE LA MATIERE | |
| ORGANIQUE DISSOUE | 57 |
| 4.1 Absorption du carbone organique dissous | 57 |
| 4.2 Absorption des acides aminés libres dissous | 57 |
| 5. ACTIVITES METABOLIQUES | 60 |
| 5.1 Taux de respiration | 62 |
| 5.2 Taux d'excrétion | 62 |
| 6. CORRELATIONS DES ACTIVITES PHYSIOLOGIQUES AVEC LES PARAMETRES | |
| BIOTIQUES ET ABIOTIQUES | 64 |
| 6.1. Détermination des dépendances | 64 |
| 6.1.1 Dépendance avec les conditions du milieu | 64 |
| 6.1.2 Dépendance avec les paramètres descripteurs du modèle biologique | 64 |
| 6.2 Equations de régression caractérisant les dépendances entre variables physiologiques et conditions du milieu | 64 |

| | |
|--|-----|
| 6.2.1 Dépendances avec la température | 64 |
| 6.2.2 Dépendances des variables physiologiques avec la quantité de carbone organique particulaire (POC) | 69 |
| 6.3 Caractéristiques des modèles allométriques | 73 |
| 6.4 En résumé | 77 |
| 6.5 Traitement des données par analyses en composantes principales (ACP) | 81 |
| 6.5.1 Analyse en composantes principales des données obtenues en 1986 | 81 |
| 6.5.2 Analyse en composantes principales des données obtenues en 1987 | 82 |
| 6.5.3 En résumé | 88 |
| 7. BILANS ET GAINS ENERGETIQUES | 88 |
| 7.1 Gains énergétiques liés à la nourriture particulaire | 88 |
| 7.2 Gains énergétiques liés aux éléments dissous | 91 |
| 7.2.1 Contribution du carbone organique dissous à la balance énergétique | 91 |
| 7.2.2 Contribution des acides aminés à la balance énergétique | 91 |
| 8. ROLE DES HUITRES CULTIVEES DANS LE RECYCLAGE DES MATIERES PARTICULAIRE ET DISSOUTE | 94 |
| 8.1 Quantités nécessaires au grossissement annuel d' une huître | 94 |
| 8.2 Rôle des populations d' huîtres dans le recyclage | 94 |
| 8.2.1 Volume d'eau et quantités de matière organique prélevés par les populations | 95 |
| 8.2.2 Quantités de matière organique rejetées par les populations | 96 |
| 8.3 Rôle des populations d' huîtres dans les transferts d' énergie | 96 |
| IV. DISCUSSION | 101 |
| 1. COMPORTEMENT DES HUITRES DANS LEUR ENVIRONNEMENT | 101 |
| 1.1 Activités nutritionnelles liées à la matière particulaire | 101 |
| 1.1.1 Intensité des activités nutritionnelles | 101 |
| 1.1.2 Effets des conditions du milieu | 102 |
| 1.1.3 Effets des facteurs liés à la biologie des huîtres | 107 |
| 1.2 Ecophysiologie de <i>C.gigas</i> liée à la matière dissoute | 110 |

| | |
|---|-----|
| 1.2.1 Absorption du carbone organique dissous | 110 |
| 1.2.2 Absorption des acides aminés libres dissous | 111 |
| 1.2.3 Existe-t-il une compétition entre les invertébrés marins et les bactéries dans l'absorption des substances dissoutes? | 114 |
| 1.3 Activités métaboliques | 114 |
| 1.3.1 Métabolisme respiratoire | 114 |
| 1.3.2 Métabolisme lié à l'excrétion | 115 |
| 1.4 Conclusion | 116 |
| 2. CONTRIBUTION DES MATIERES PARTICULAIRE ET DISSOUTE AUX BILANS ENERGETIQUES DES HUITRES | 117 |
| 2.1 Bénéfices énergétiques provenant du seston | 117 |
| 2.2 Bénéfices énergétiques provenant de la matière organique dissoute | 119 |
| 2.3 Conclusion | 121 |
| 3. ROLE DES HUITRES DANS L'ECOSYSTEME LAGUNAIRE | 121 |
| 3.1 Impacts des huîtres sur le milieu par prélèvements et rejets de matières | 121 |
| 3.2 Recyclage des éléments de la colonne d'eau dans l'écosystème lagunaire | 123 |
| 3.3 Etat physiologique et flux d'énergie | 124 |
| 3.4 Conclusion | 125 |
| V. CONCLUSION | 126 |
| VI. RESUME | 128 |
| ANNEXES | |
| REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES | |

PRINCIPALES ABREVIATIONS UTILISEES

| | |
|------------------------|---|
| A | Campagnes d'avril |
| A1 | Première campagne d'avril |
| A2 | Deuxième campagne d'avril |
| J1 | Première campagne de juin |
| J2 | Deuxième campagne de juin |
| O | Campagne d'octobre 86 |
| O1 | Première campagne d'octobre 87 |
| O2 | Deuxième campagne d'octobre 87 |
| N | Campagne de novembre 86 |
| ACP | Analyse en composantes principales |
| HPLC | Chromatographie liquide à hautes performances |
| Chl a | Chlorophylle a |
| DOC | Carbone organique dissous |
| DOM | Matière organique dissoute |
| FAA | Acides aminés libres dissous |
| POC | Carbone organique particulaire |
| POM | Matière organique particulaire |
| SM | Matière en suspension |
| Abs | Taux d'absorption |
| CR | Taux de filtration |
| Egest | Taux d'égestion |
| Ret | Taux de rétention |
| V_{O2} | Taux de consommation d'oxygène |
| V_{NH4} | Taux d'excrétion d'ammoniaque |

I. INTRODUCTION

I. INTRODUCTION

Par leur mode de nutrition, les bivalves filtreurs tiennent une place importante dans l'écologie des écosystèmes côtiers. L'écophysiologie de la moule a fait l'objet de nombreux travaux (synthèses de Jorgensen, 1966; Bayne, 1976; Winter, 1978; Bayne & Newell, 1983), par contre, celle des huîtres est beaucoup moins connue malgré l'étendue de leur répartition et leur utilisation répandue en aquaculture. La plupart des études sur la physiologie des bivalves sont basées sur une expérimentation en milieu artificiel au laboratoire où chaque variable est généralement étudiée indépendamment des autres. Rares ont été les études globales de l'ensemble des composantes du bilan énergétique le plus souvent estimées d'après les données de la littérature. Au laboratoire, l'huître creuse *Crassostrea gigas* a fait l'objet de mesures simultanées des taux de filtration, d'ingestion, d'absorption et d'égestion, ainsi que des taux de respiration et d'excrétion qui ont permis d'établir les bilans énergétiques selon la concentration et la taille des cellules algales fournies (Fiala-Medioni *et al.*, 1983). Contrairement aux conditions de laboratoire les conditions du milieu de vie des animaux sont soumises chacune à de nombreuses variations susceptibles d'influencer leur comportement. En tenant compte de l'environnement naturel, Deslous-Paoli *et al.* (1982) ont obtenu des résultats sur l'écophysiologie de l'huître *C.gigas* cultivée sur la côte atlantique et Boucher & Boucher-Rodoni (1988) sur les peuplements de la Manche occidentale. Mais les conditions de ces zones marines sont bien différentes des zones méditerranéennes dans lesquelles l'écophysiologie des bivalves est moins connue. Pour combler cette lacune, Riva & Massé (1983), dans le même esprit que Fiala-Medioni *et al.* (1983) sur *C.gigas*, ont étudié au laboratoire d'autres bivalves méditerranéens dans les gammes de

températures et de salinités de leur milieu naturel. Mais aucune étude écophysiological détaillée dans les conditions naturelles de la Méditerranée n'avait encore été entreprise.

D'autre part, le comportement nutritionnel des bivalves a le plus souvent été étudié en réponse à la seule source nutritive particulière alors que certains auteurs ont montré que les invertébrés marins et les bivalves en particulier ont la capacité de transporter de façon active les substances dissoutes à travers leur épiderme pour les utiliser comme source d'énergie (Florkin, 1966; Bishop *et al.*, 1983; Burton, 1983; Stephens, 1982 et 1988; Wright, 1988). Les connaissances dans ce domaine étant liées aux progrès techniques, l'application de la chromatographie liquide à hautes performances a permis d'obtenir en milieu naturel des premiers résultats sur l'absorption des acides aminés libres et dissous disponibles à des concentrations de 1 à 2 μM indiquant chez *Mytilus edulis* des capacités d'absorption de 29 à 66 % (Siebers & Winkler, 1984).

L'intérêt des études effectuées en environnement naturel est non seulement de connaître le comportement réel des animaux mais aussi d'évaluer, d'une part, l'influence du milieu sur l'ensemble des individus, et d'autre part, l'impact de tels peuplements sur les éléments de l'écosystème. Certains auteurs ont ainsi mis en évidence et quantifié les phénomènes écologiques d'interrelations entre le milieu et des peuplements de *C. virginica* (Dame *et al.*, 1980) et de *Mytilus edulis* (Fréchette & Bourget, 1985a, 1985b).

Mené dans le cadre du programme Ecothau ayant pour but une étude intégrée des mécanismes de la production biologique dans l'étang de Thau (Amanieu *et al.*, 1989), notre travail représente une démarche originale. En effet, l'écophysiology de l'espèce la plus représentée dans les zones conchylicoles, l'huître creuse *Crassostrea gigas*, a été étudiée dans les conditions naturelles en tenant compte des deux sources nutritives particulière et dissoute. L'objectif de ce travail consistait à quantifier les principales composantes physiologiques afin d'établir les bilans énergétiques des huîtres aux phases principales de leur cycle biologique, et permettre ainsi une évaluation de l'impact de telles populations sur l'écosystème lagunaire.

II. MATERIEL ET METHODES

II. MATERIEL ET METHODES

1. SITE D'ETUDE

1.1 Le bassin de Thau

Le bassin de Thau est une lagune méditerranéenne située sur le littoral du Golfe du Lion dans le département de l' Hérault en France. Long de près de 20 km (Axe NE-SW) et large de 4.5 km, il a une superficie de 7500 ha. Sa profondeur peut localement atteindre 10 m, mais en moyenne ne dépasse pas 4 m. Il communique avec la mer par le canal de Pisse-Saumes au Sud-Ouest et par les canaux de Sète à l'Est. Le premier, très ensablé et très étroit, ne permet pas de véritable communication. Les échanges avec la mer se font donc par les canaux de Sète et sont essentiellement sous l' influence des marées barométriques. Au Nord-Ouest, le bassin versant alimente la lagune de façon intermittente (seuls ruisseaux permanents, la Vène à l' Est et le Pallas au Nord-Est), avec des apports massifs pendant les courtes périodes de crues. La circulation des eaux à l' intérieur du bassin de Thau est surtout contrôlée par les vents. Les plus fréquents sont de NW et NE. Les vents de SE, moins fréquents, sont parmi les plus violents.

D' après les suivis annuels effectués entre 1974 et 1980 par Tournier *et al.*(1982), les températures moyennes dans l' étang s' échelonnent entre 7 °C en hiver (décembre-janvier) et 23 °C en été (juillet-août), et les salinités moyennes entre 33.0 ‰ au printemps (mars-avril) et 38.0 ‰ en fin d'été (septembre).

1.2 La conchyliculture dans l'étang de Thau

C'est à la fin du XIX^{ème} siècle que les premières concessions ont été accordées dans l'étang de Thau pour la culture des moules et des huîtres. Aujourd'hui, la surface exploitée se répartit en trois zones d'Est en Ouest: zones A, B et C, occupant un quart de la surface de l'étang.

Progressivement la culture des moules, se limitant aux zones à la fois profondes et loin du rivage, s'est considérablement réduite au profit de celle des huîtres qui s'étend dans toutes les zones peu profondes et proches du rivage. En 1981, la zone A comprenait 59 % d'huîtres pour 41 % de moules, la zone B, 85 % d'huîtres et 15 % de moules, et la zone C, 95 % d'huîtres et seulement 5 % de moules.

Les huîtres plates, autrefois abondantes, ne représentaient plus en 1981 que 4,5 % du stock ostréicole dans la zone A, 0,4 % dans la zone B, et n'étaient déjà plus cultivées dans la zone C. Les conchyliculteurs lui préfèrent l'huître creuse pour sa croissance plus rapide et sa meilleure résistance.

Actuellement, 96 % de la surface concédée est effectivement exploitée par les conchyliculteurs (Hamon & Tournier, 1981). 32000 tonnes d'huîtres creuses et moins de 9000 tonnes de moules y sont cultivées (Hamon & Tournier, 1986).

Les unités de production sont des tables de 500 m² découpées en 20 carrés de 25 m² (5 x 5). Les tables supportées par des pieux verticaux sont constituées de rails et de traverses horizontaux auxquels sont suspendus les supports des coquillages immergés.

2 STATION ET DISPOSITIF EXPERIMENTAL

2.1 Station expérimentale

La station a été installée dans la zone C des parcs, en un point où la profondeur est d'environ 3 m (Fig. 1). Un plancher de 5 x 5 m placé à 1 m au dessus de la surface de

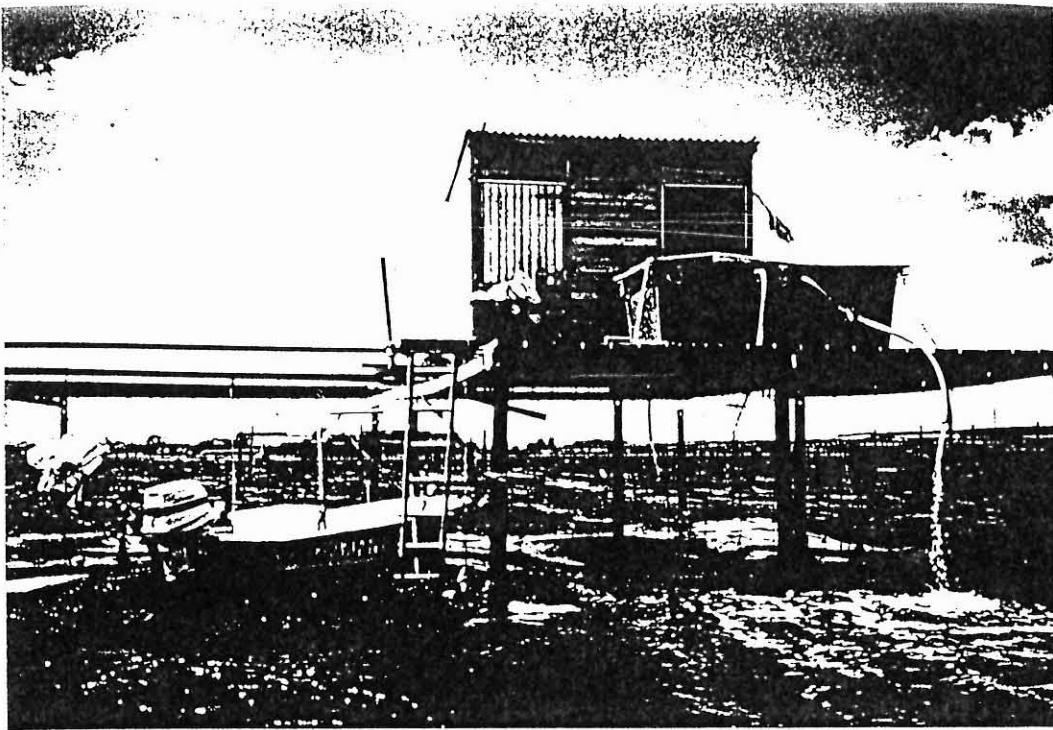


Planche 1: Station expérimentale aménagée sur une portion de table de culture: à un mètre au dessus de l'eau un plancher de 25 m² supporte le laboratoire de terrain et le bac alimenté en continu par l'eau de l'étang.

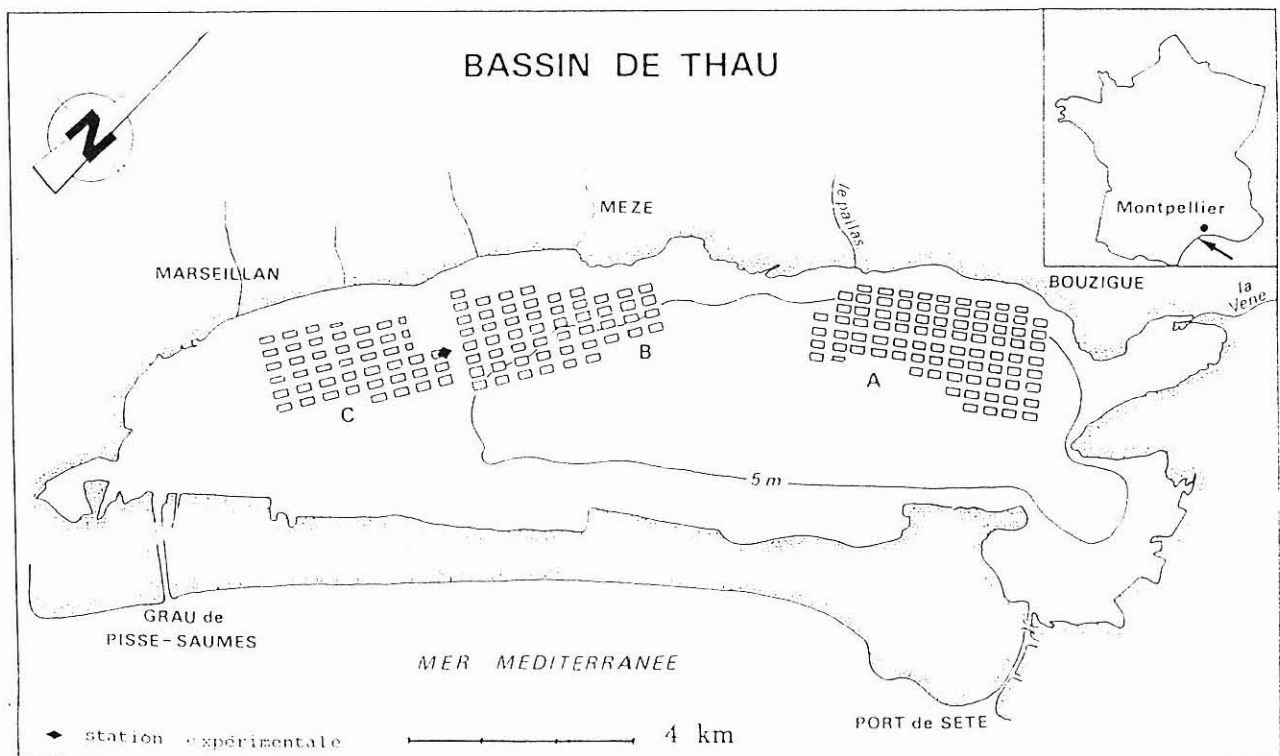


Figure 1: Zones conchylicoles A, B, C dans l'étang de Thau (Hérault, France). Le losange indique l'emplacement de la station expérimentale, basée en zone C.

l'eau sur une table de culture concédée à IFREMER, supporte un "abri-laboratoire", et un bac de 2 m³ contenant les enceintes expérimentales (Planche 1).

2.2 Dispositif expérimental

Le dispositif, conçu et réalisé au Laboratoire Arago, est basé sur le principe d'un circuit ouvert à flux continu. Le bac, physiologiquement neutre (L x l x h = 2.22 x 1.25 x 0.80 m), est alimenté par une pompe immergée à 1.50 m sous la surface de l'étang, fonctionnant grâce à un groupe électrogène monté sur silentbloc et isolé du dispositif expérimental. A l'intérieur des enceintes, l'eau circule par gravité et est rejetée directement à l'extérieur, sans mélange avec le flux entrant.

Six enceintes cylindriques horizontales de 25 l (Fig. 2, planche 2) ont une extrémité criblée de trous afin d'obtenir un flux entrant laminaire, et l'autre, percée au centre, permet l'évacuation de l'eau par un tuyau de silicone. Dans chaque enceinte, deux rails amovibles en plexiglas servent de supports à 2 x 5 huîtres pendant les expérimentations.

Six enceintes cylindriques verticales de 15 l permettent la récolte des fèces et pseudo-fèces (Fig. 3). L'eau est évacuée par le fond percé de plusieurs trous, puis est canalisée jusqu'à l'extérieur du bac. Ce fond supporte une membrane réceptrice de 33 µm de vide de maille qui retient les biodépôts. Les enceintes sont couvertes d'une toile de 200 µm de vide de maille, empêchant la chute de grosses particules étrangères. Dans chaque cylindre, une huître est suspendue aux 2/3 de la hauteur, maintenue par trois tiges d'inox croisées (Fig. 4, planche 3).

Pour les deux types d'enceintes un témoin contient des valves d'huîtres.

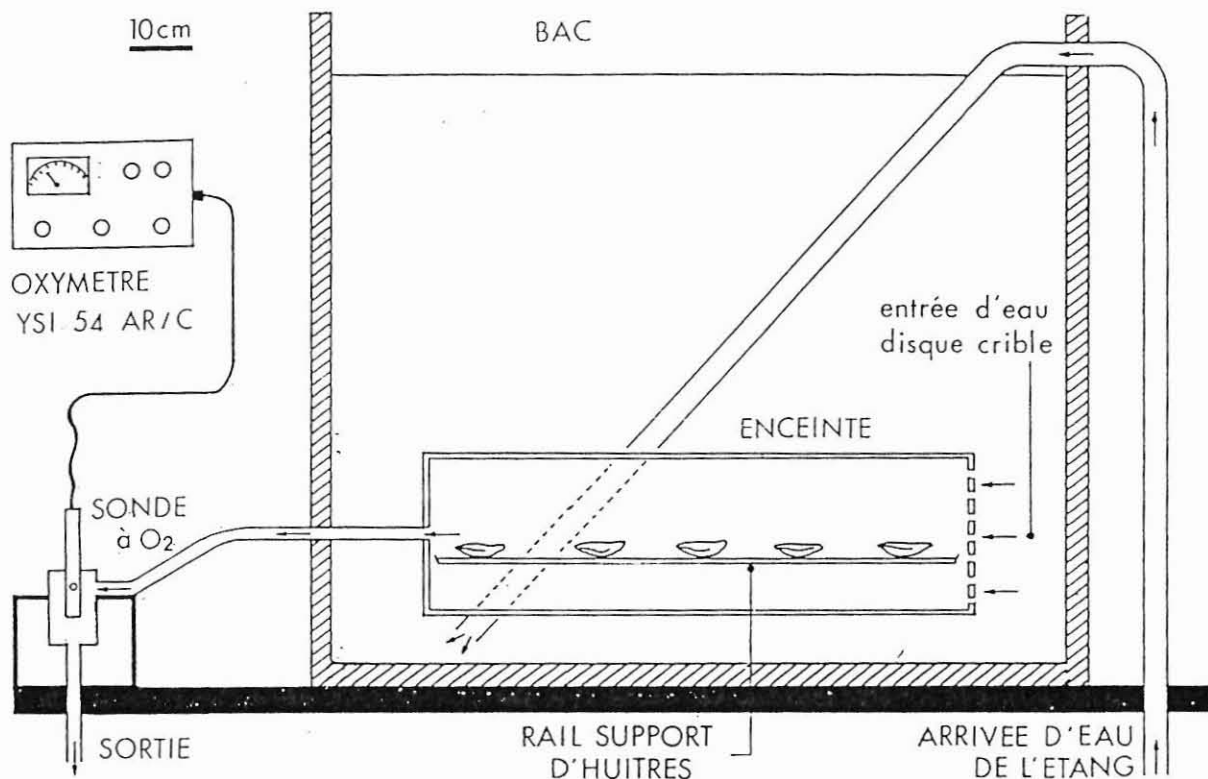


Figure 2: Représentation en coupe du dispositif expérimental permettant les mesures simultanées des différents paramètres en amont et en aval des enceintes. Les flèches indiquent la circulation de l'eau à travers le dispositif.

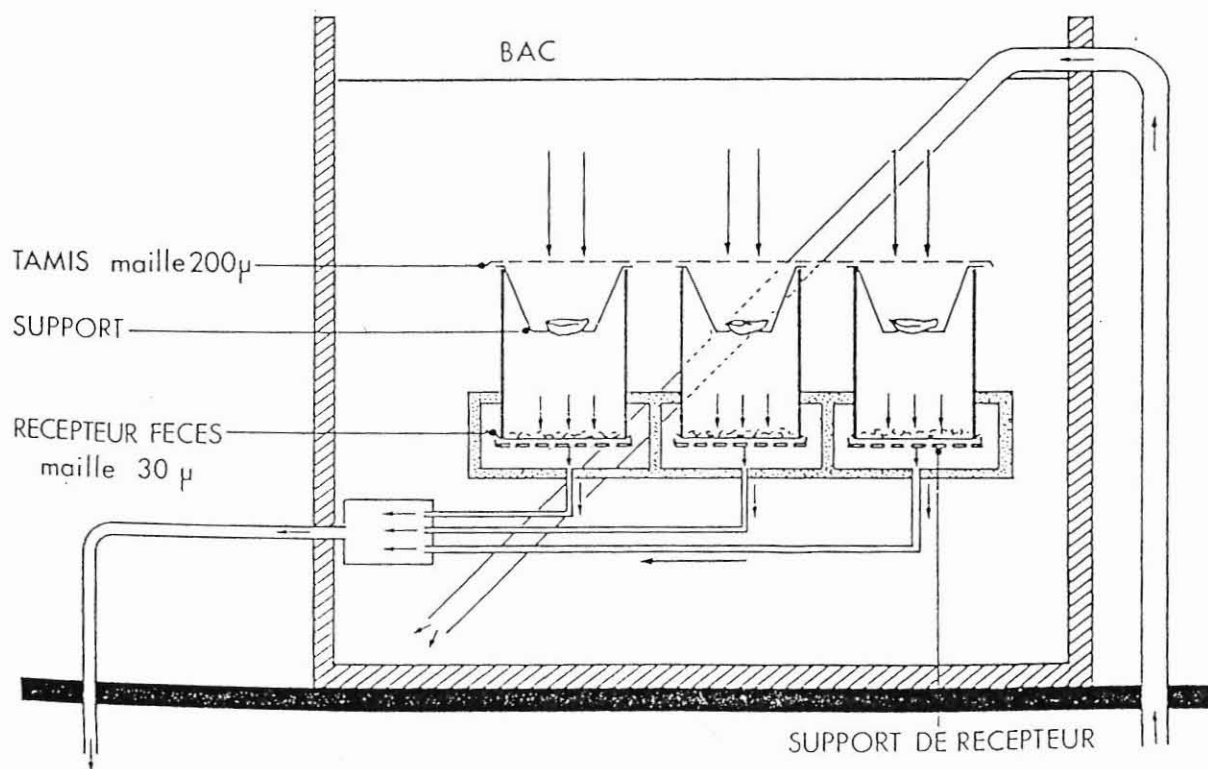


Figure 3: Représentation en coupe du dispositif expérimental permettant la récolte des biodépôts entraînés au fond de chaque enceinte par le flux d'eau. Les flèches indiquent la circulation de l'eau à travers le dispositif.

A

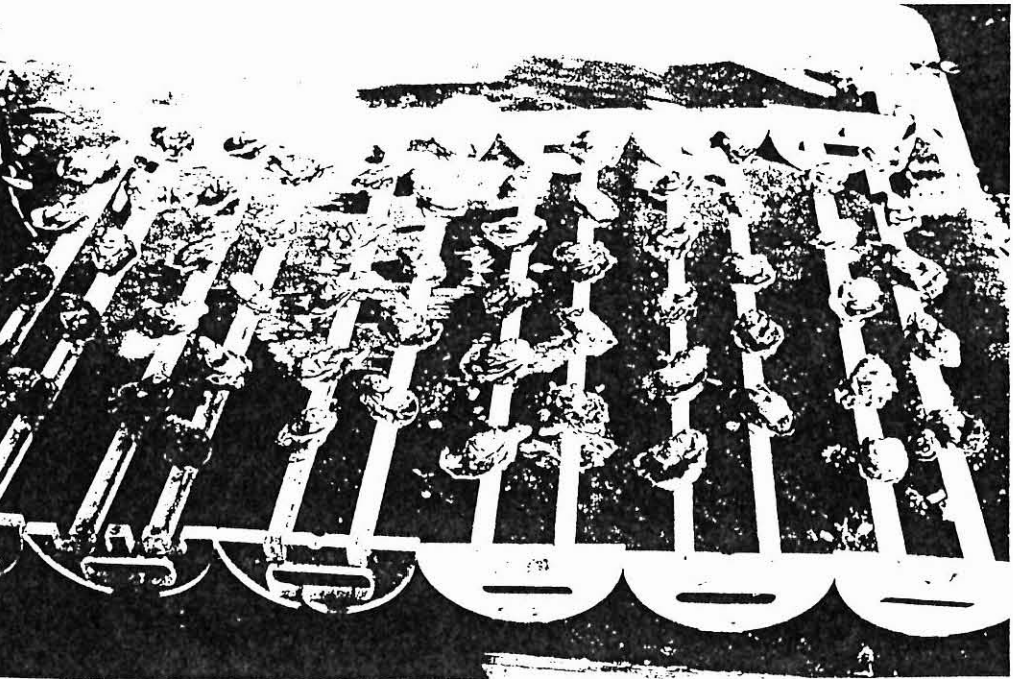
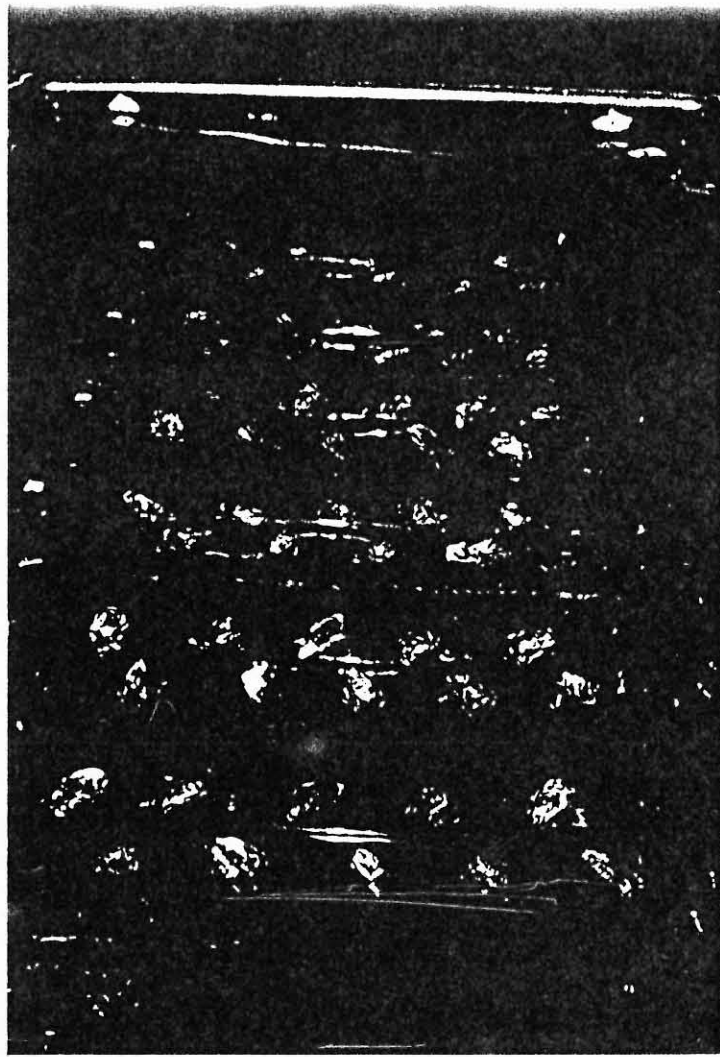


Planche 2:

A: Dans le bac, ces six enceintes expérimentales permettent la mesure simultanée des différents paramètres dans les flux d'entrée (à droite par un disque criblé) et de sortie (à gauche, hors du bac, après passage dans le tuyau). Dans les enceintes les dix huitres ont été introduites collées sur un rail amovible.

B: Les rails supportant les huitres sont sortis de l'étang puis introduits dans les enceintes.

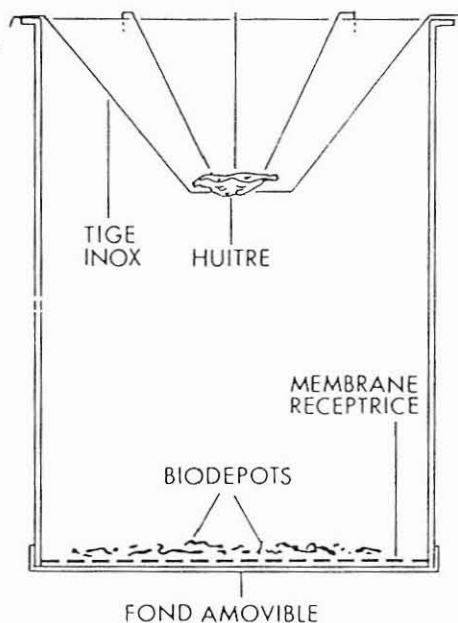


Figure 4: Croisillon de tiges d'inox supportant chaque huître dans les enceintes collectrices de biodépôts. Ces croisillons laissent libre la chute des fèces et pseudofèces au fond de l'enceinte.

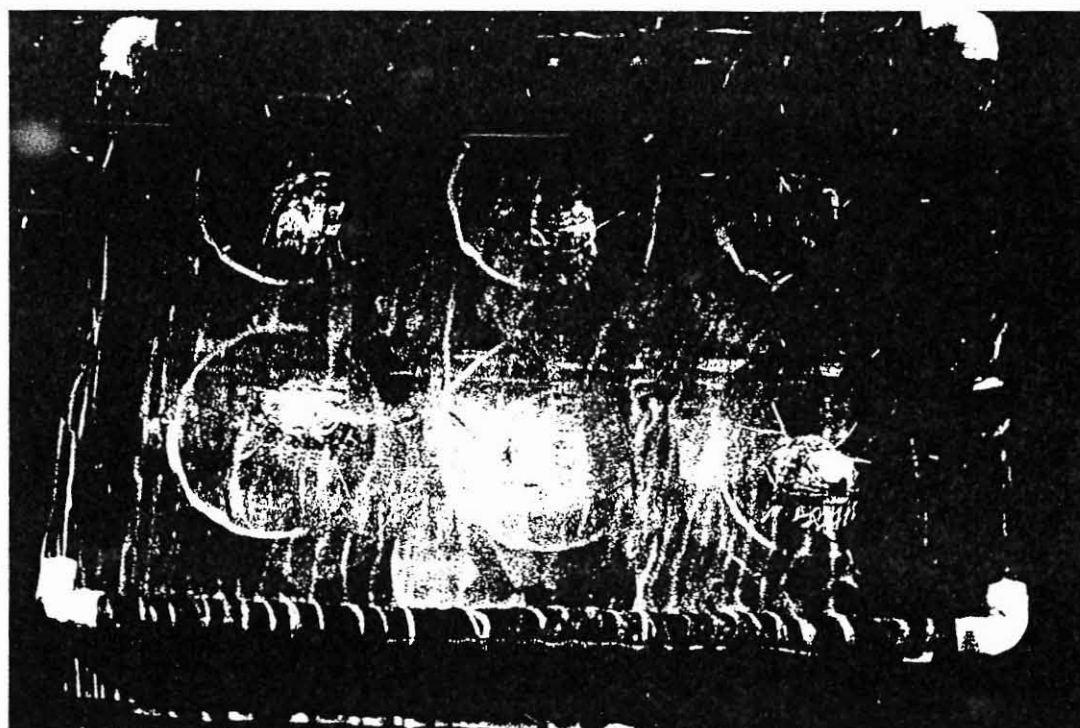


Planche 3: Enceintes collectrices des biodépôts vues de dessus couvertes d'un tamis de 200µm de vide de maille retenant les grosses particules. Chaque enceinte contient une huître, collée sur une petite grille posée sur un croisillon d'inox.

3 MATERIEL BIOLOGIQUE

L' huître *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) est un Mollusque Bivalve filtreur de l' ordre des Filibranches. Elle est couramment appelée l' huître creuse, japonaise, ou du Pacifique.

3.1 Cycle biologique des huîtres dans l' étang

Après une période de croissance principale au début du printemps, les premiers stades de la gamétogenèse apparaissent en mai. La maturité sexuelle est à son maximum au cours de la période juin-juillet avec atteinte fin juin de la "phase instable" définie par Galstoff (1964) au cours de laquelle les huîtres sont sensibles aux stimuli qui peuvent déclencher le frai. La maturité est suivie de l' émission des gamètes qui peut être partielle ou totale, puis la gonade est le siège de phénomènes de restauration qui précèdent les nouvelles périodes de frai pendant la saison estivale. Les frais peuvent être massifs, affectant l' ensemble des huîtres du bassin, ou diffus, les différentes populations frayant les unes après les autres pendant l' été. Les pontes les plus importantes se produisent avant la fin du mois de juillet. A l' automne, les huîtres entrent en phase de repos sexuel.

3.2 Origine des huîtres

Les huîtres sont importées en hiver sous forme de naissains ou de jeunes individus en provenance des centres de captage atlantiques. Dans la zone C, ces huîtres sont le plus souvent implantées en février-mars à l' âge approximatif de 18 mois, et grossies jusqu' à la fin de l'année où elles sont commercialisées.

4 STRATEGIE D' ETUDE ET CHOIX DES PARAMETRES

4.1 Périodicité et calendrier des campagnes

Les expériences ont été menées en 1986 et en 1987, sous forme de campagnes d'une semaine choisies en fonction des phases principales du cycle biologique des huîtres: croissance maximale, maturation, ponte et repos sexuel.

Calendrier des campagnes:

| 1986 | Phase du cycle | 1987 | Phase du cycle |
|------------------|----------------|------------------|----------------|
| A1 : 14.04-18.04 | CROISSANCE | A1 : 06.04-10.04 | CROISSANCE |
| A2 : 28.04-03.05 | CROISSANCE | A2 : 27.04-30.04 | CROISSANCE |
| J1 : 09.06-13.06 | MATURATION | J1 : 01.06-05.06 | MATURATION |
| J2 : 23.06-28.06 | MATURATION | J2 : 15.06-19.06 | PONTE |
| O : 20.10-24.10 | REPOS SEXUEL | O1 : 12.10-16.10 | REPOS SEXUEL |
| N : 04.11-08.11 | REPOS SEXUEL | O2 : 26.10-30.10 | REPOS SEXUEL |

4.2 Variables physiologiques explicatives des échanges Huîtres-Milieu

Les transferts de matières et d'énergies entre le filtreur et son environnement se traduisent en terme de prélèvements et de rejets (Fig. 5). Leur évaluation nécessite la quantification des variables physiologiques définies en annexe 1.

- Les prélèvements: Taux de filtration, de rétention, d'absorption de matière particulaire ou dissoute, ainsi que le taux de respiration.
- Les rejets: Taux d'égestion et d'excrétion d'ammoniaque.

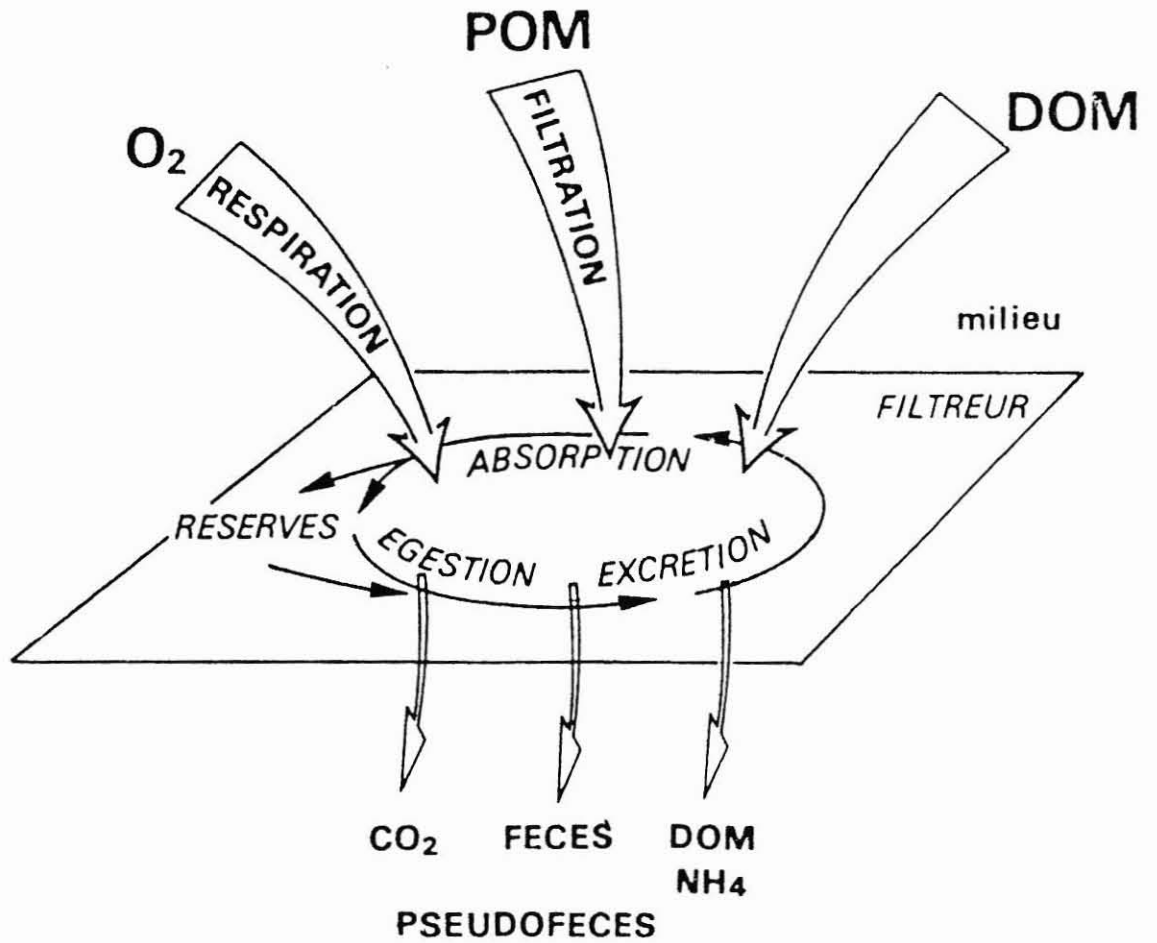


Figure 5: Schéma des principaux échanges entre huître et milieu. Ces échanges se traduisent en termes de prélèvements (par consommation d'oxygène, filtration, et absorption de matière organique particulaire (POM) et de matière organique dissoute (DOM)) et de rejets (par égestion de fèces et pseudofèces, et par excrétion d'ammoniaque).

4.3 Choix des paramètres étudiés

Les paramètres ont été sélectionnés selon deux critères:

- Conditions environnementales susceptibles d'influencer le comportement des animaux: Température et salinité.
- Paramètres directement liés aux mécanismes de la physiologie et du métabolisme:
 - Oxygène dissous
 - Ammoniaque
 - Matière particulaire: Seston, carbone organique, chlorophylle a,
 - Matière dissoute: Carbone organique, acides aminés libres dissous,
 - Biodépôts: Fèces et pseudo-fèces, carbone organique particulaire.

5.PROTOCOLE ET TECHNIQUES D'ETUDE

5.1 Préparation des huîtres avant expérimentation

Un stock d'huîtres de même calibre en provenance de l'Atlantique a été implanté début mars dans l'étang. Les animaux ont été immergés à notre station collés sur des cordes selon la technique des conchyliculteurs. Avant chaque campagne d'expériences, cinq lots de dix huîtres, plus un de dix "coquilles" d'huîtres du même stock sont brossés et collés sur les rails de plexiglas puis replacés dans l'étang pour une semaine d'acclimatation. Il en est de même pour cinq huîtres et une "coquille" collées sur les croisillons d'inox et destinées aux enceintes collectrices des biodépôts. Au début de chaque campagne, les huîtres sorties de l'eau sont brossées pour éliminer les épibiontes et introduites dans les enceintes après stabilisation de la circulation de l'eau dans le bac. Les expériences commencent environ 18 heures après (Fig.6).

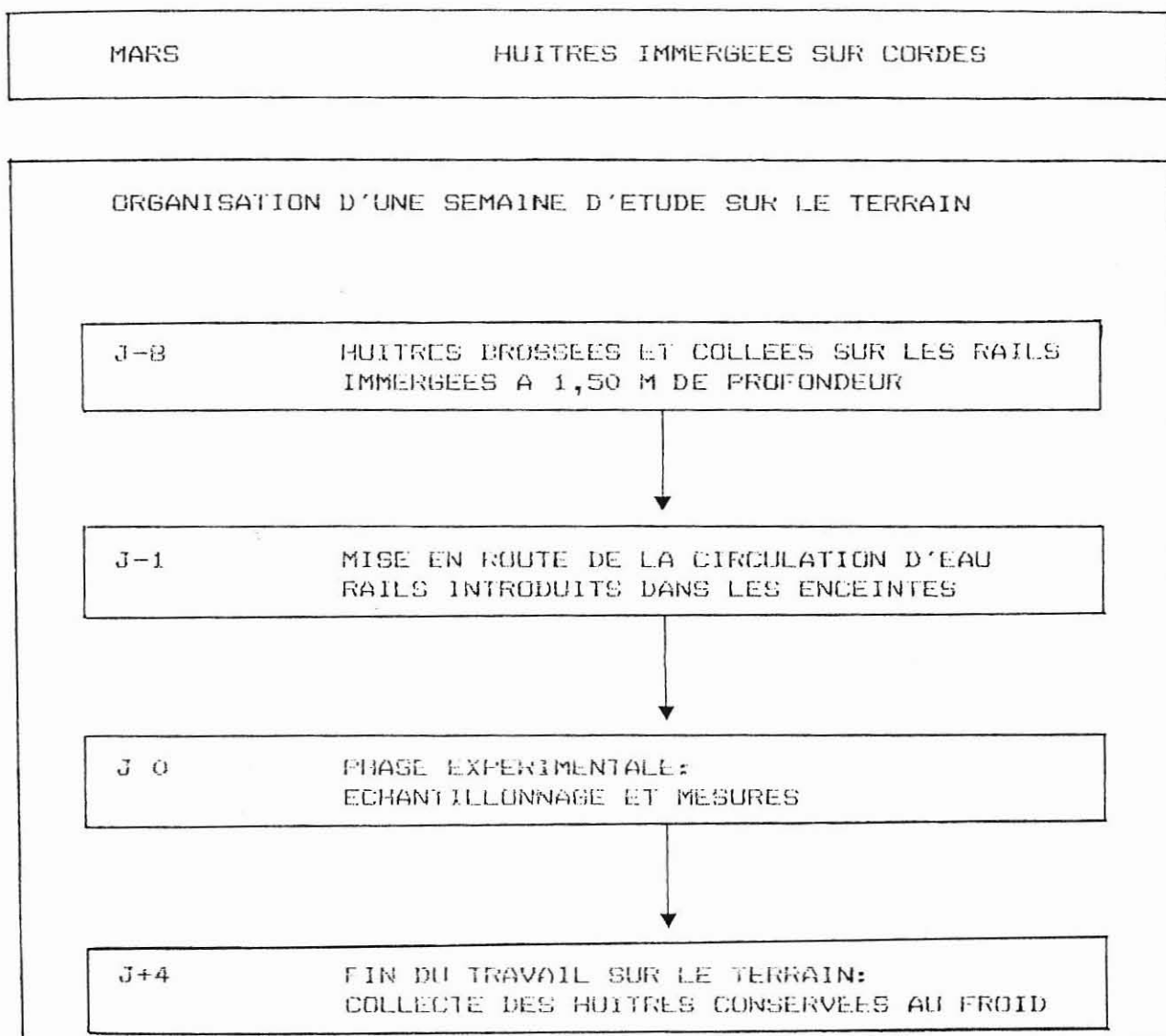


Figure 6: Stratégie d'utilisation des huîtres sur le terrain, avant et pendant chaque campagne expérimentale: chronologie des étapes par rapport au jour J0 des premiers prélèvements.

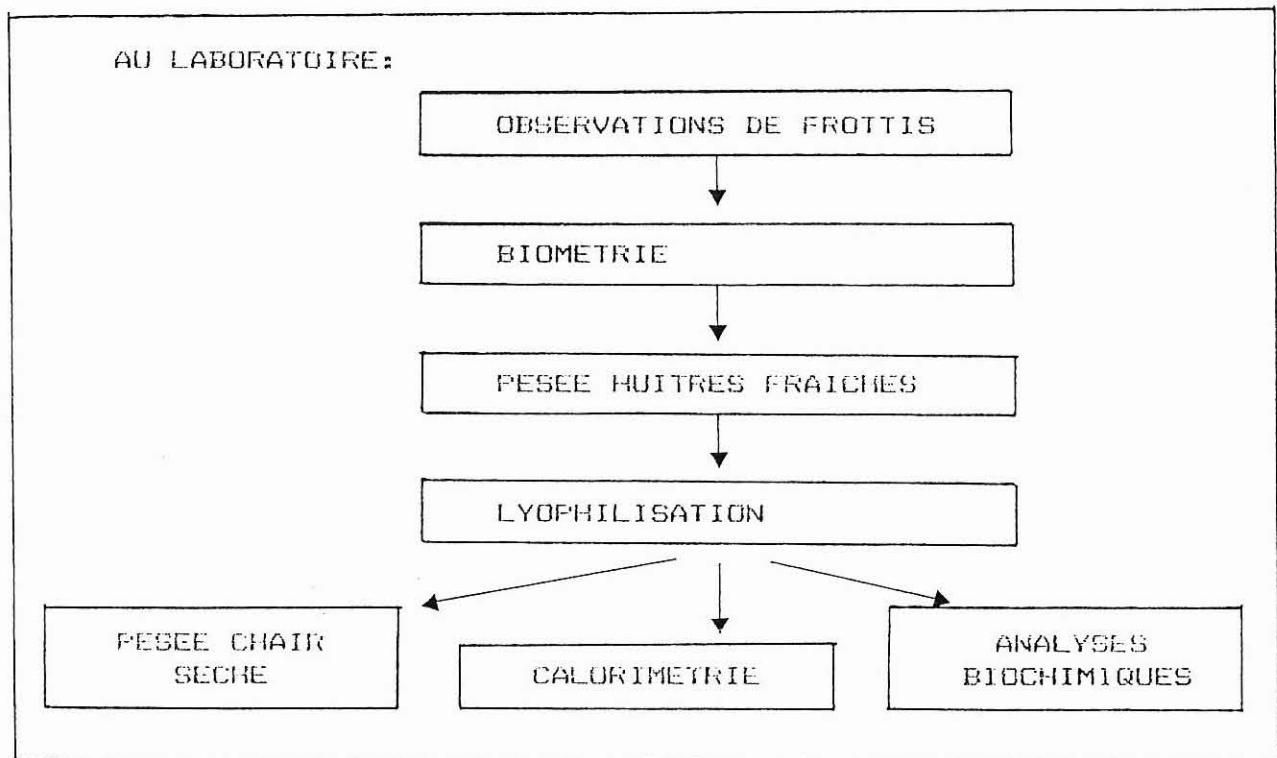


Figure 7: Méthode d'étude des huitres au laboratoire après récolte en fin de campagne expérimentale.

5.2 Analyses sur les huîtres

Après chaque campagne d'expériences, les 66 huîtres sont récoltées et conservées au frais jusqu'au retour au laboratoire. Elles sont alors mesurées dans la plus grande longueur et la plus grande largeur de la coquille. Puis elles sont pesées fraîches pour obtenir le poids frais total. Une partie des huîtres est utilisée pour des observations macroscopiques permettant de vérifier la phase du cycle. Sur le reste des huîtres la chair est séparée de la coquille et lyophilisée pour obtenir par pesée le poids sec de chair. La chair lyophilisée est séparée en deux lots. Un lot sert aux analyses des sucres totaux et du glycogène (Dubois *et al.*, 1956). L'autre sert aux dosages calorimétriques effectués grâce à une bombe Phillipson (Fig.7).

5.3 Prélèvements et analyses des échantillons

En moyenne pour chaque paramètre 60 à 90 échantillons ont été analysés par semaine d'expérimentation. Les prélèvements ont été effectués systématiquement dans l'étang à la profondeur de la pompe pour contrôle, dans le bac en différents points et notamment en entrée d'enceinte et simultanément à l'extérieur du bac en sortie d'enceinte. Au niveau du flux de sortie de l'enceinte témoin les prélèvements représentent le flux d'entrée dans les autres enceintes et sont contrôlés par les échantillons pris dans le bac.

5.3.1 Paramètres physico-chimiques

Température: La température de l'eau (T °C) est mesurée plusieurs fois par jour avec un thermomètre de terrain dans le bac et dans l'étang.

Salinité: L'eau du bac et celle de l'étang sont prélevées dans des "canettes de salinités" et conservées au frais et à l'obscurité en position verticale. Les échantillons sont ensuite analysés au laboratoire grâce à un salinomètre Beckman.

Ammoniaque: L'eau prélevée en sortie d'enceintes, dans le bac et dans l'étang est préfiltrée sur $50 \mu\text{m}$ pour diminuer la turbidité susceptible de perturber les

mesures d'absorbance et pour améliorer la conservation des échantillons. Toutes les précautions sont prises pour éviter les contaminations des échantillons auxquels les réactifs sont immédiatement ajoutés selon la méthode de Koroleff modifiée par Aminot (1983b). Les échantillons conservés à l'obscurité sont analysés à terre au spectrophotomètre à une longueur d'onde de 630 nm et dans une cuve de 10 cm de long. La concentration en ammoniacque (NH_4) est exprimée en $\mu\text{moles.l}^{-1}$.

L'oxygène dissous: Les dosages ont été faits:

- Directement avec l'oxymètre de terrain OSI 54 AR/C: en sortie de chaque enceinte, à l'extérieur du bac à l'extrémité du tuyau de silicone, un petit boîtier en PVC a été conçu pour recevoir la sonde polarographique de l'oxymètre (Planche 4).
- Indirectement par la méthode chimique de Winkler optimisée par Carpenter et décrite par Aminot (1983a): l'eau prélevée est recueillie dans des flacons à bouchon rodé dits de Winkler. Les réactifs sont ajoutés immédiatement, les flacons sont conservés dans l'eau à l'abri de la lumière et analysés le soir à terre avec une burette automatique.

L'oxygène dissous est dans les deux cas exprimé en ml.l^{-1} .

5.3.2 Matière organique dissoute

La limite entre la matière particulaire et la matière dissoute est arbitraire. Différentes définitions ont été données suivant l'intérêt que l'auteur portait à l'un ou à l'autre des éléments particuliers ou dissous et selon la porosité du filtre utilisé pour les séparer (Strickland & Parsons, 1972; Aminot, 1983; Hickel, 1984; Le Gal, 1988).

Les éléments dissous que nous avons étudiés sont ceux qui passent à travers les filtres Whatman GF/F de $0.7 \mu\text{m}$ de porosité. Pour les prélèvements d'eau toute la verrerie utilisée a été plongée au préalable dans l'acide sulfochromique puis rincée à l'eau tridistillée, avant d'être passée une heure à 450°C , comme l'ont été les filtres GF/F en fibre de verre.

Deux éléments de la matière organique dissoute (DOM) sont ainsi pris en compte dans cette étude, le carbone organique dissous (DOC), et les acides aminés libres dissous (FAA).

- **Dosages du carbone organique dissous:**

Sur le terrain, les filtrats obtenus sont répartis en 2 volumes de 10 ml auxquels sont ajoutés 100 μ l de chlorure mercurique pour éviter toute contamination pendant le stockage. Les dosages sont faits au laboratoire de géochimie de l'Université de Perpignan par une méthode d'oxydation photochimique basée sur le dosage du CO_2 après réduction en CH_4 par ionisation de flamme (Cauwet, 1984). Les résultats sont exprimés en mg.l^{-1} d'eau de l'étang.

- **Acides aminés libres dissous:**

La détermination quantitative et qualitative des acides aminés libres dissous (FAA) a été effectuée par chromatographie liquide à hautes performances (HPLC) permettant de détecter des concentrations inférieures à la nanomole.

L'échantillon filtré sur 0.7 μm est conservé entre -30 et -80 °C jusqu'à l'analyse. Décongelé à température ambiante, il lui est aussitôt ajouté un réactif avant de l'injecter dans une colonne chromatographique de gel de silice greffée octadécyle (ODS). Il y a alors séparation des molécules plus ou moins retenues en fonction de leur interaction avec les phases mobiles et stationnaire, le temps de rétention étant différent pour chacun des composés de l'échantillon. La phase mobile entraîne l'échantillon en s'écoulant dans la colonne, sa composition est modifiée au cours de l'analyse et crée un gradient d'élution. Les molécules ainsi séparées seront détectées par fluorescence.

Le protocole expérimental et l'appareillage sont décrits en annexe 2.

5.3.3 Matière particulaire

Les huitres retenant les particules jusqu'à 75 μm (Jorgensen, 1966; Tournier *et al.*, 1982) avec une efficacité maximale entre 2 μm et 10 μm (Haven & Morales-Alamo, 1970; Palmer, 1980; Fiala *et al.*, 1983), tous nos prélèvements ont été préfiltrés sur une toile de 75 μm de vide de maille. Trois paramètres sont mesurés à partir de ces volumes d'eau préfiltrés:

- **Le seston:**

Après préfiltration, cette matière en suspension ne contient plus qu'une partie du seston, essentiellement composée de phytoplancton et d'éléments détritiques. Le poids de ce seston résiduel a été mesuré par la méthode conseillée par Aminot (1983c). 3 à 4 l d'eau préfiltrée sont passés sur un filtre Whatman GF/F (porosité $0.7 \mu\text{m}$) préalablement passé à 450°C pendant une heure et pesé. Le filtre est ensuite séché à l'étuve à 70°C puis de nouveau pesé. La différence de poids des filtres avant et après filtration donne la concentration de matière sèche en suspension (SM) exprimé en mg.l^{-1} d'eau de l'étang.

- **Le carbone organique particulaire:**

Les filtres chargés de la matière en suspension et séchés sont déminéralisés avec deux gouttes d'acide phosphorique (H_3PO_4). Le carbone est dosé dans un appareillage Leco permettant l'évaluation du CO_2 par conductibilité thermique après oxydation du matériel carboné dans un four à induction par l'oxygène et purification du gaz carbonique dégagé au cours de la combustion par fixation des autres produits gazeux (composés soufrés, chlore, eau...) (Delille *et al.*, 1979).

On obtient ainsi le pourcentage de carbone organique particulaire (POC) par rapport au poids de SM. Ce carbone organique particulaire sera également exprimé en mg.l^{-1} d'eau de l'étang.

Remarque concernant le rinçage du filtre avant son séchage à l'étuve: Etcheber (1981) préconise pour éliminer le sel déposé sur le filtre un rinçage au formiate d'ammonium qui se sublime au séchage. L'intérêt de cette méthode est d'éviter les pertes de matières par choc osmotique avec un rinçage à l'eau distillée. Or, les molécules de formiate d'ammonium contiennent du carbone qui, dans notre cas, risquent d'être cause d'erreur dans le dosage du carbone. Des tests nous ont permis de faire un choix entre les deux types de rinçage afin de trouver un compromis entre la sous-estimation du poids de matériel et la sur-estimation de la proportion du carbone contenu. Le choix a porté sur l'eau distillée utilisée en faible quantité, 25 ml pour 5 l d'eau filtrée (test présenté en annexe 3).

- Le phytoplancton:

La quantité de phytoplancton est estimée par dosage de la chlorophylle a (Chl a) présente dans la SM, selon la méthode de Lorenzen modifiée par Neveux (1983).

Environ 100 ml d' eau de l'étang préfiltrée sont passés sur un filtre Whatman GF/F pour retenir la même gamme de taille de particules que pour POC et SM. Les filtres sont ensuite placés dans des tubes bouchés au froid et à l' obscurité jusqu' au retour à terre. Ils sont alors broyés dans 6 ml d' acétone 90 % et replacés au froid et à l'obscurité pour l' extraction des pigments. La fluorescence est mesurée dans un fluorimètre Turner Design. La quantité de chlorophylle est exprimée en $\mu\text{g.l}^{-1}$ d' eau de l' étang.

- Répartition des tailles de particules:

Les tailles des particules sont déterminées grâce au Coulter counter (modèle TAI) dont le principe est décrit par Ivanoff (1972). L' orifice de 100 μm de la sonde choisie permet d' obtenir la répartition des particules entre 1.5 μm et 50 μm .

5.3.4 Analyses des biodépôts:

L' ensemble pseudo-fèces/fèces recueilli correspond à une alimentation prise "en continu" et non à des aliments fournis à l' animal à un instant t_0 , cet ensemble est donc lui aussi déposé "en continu" et non dans un ordre chronologique à partir de ce temps t_0 . Sachant qu' il faut au moins 10 heures à une huître pour digérer les aliments et environ 40 heures pour que les fèces ne contiennent plus d' algues vivantes (Boucaud-Camou *et al.*, 1983), nous avons choisi de prélever les biodépôts une fois par jour. Nous recueillons ainsi chaque jour la totalité des éléments réellement rejetés dans le milieu par l' animal pendant 24 heures et provenant notamment des aliments analysés dans les expériences de la veille.

Pour la récolte, les enceintes verticales sont émergées, les huîtres mises en attente dans l' eau, et les fonds amovibles supportant les toiles réceptrices retirés des enceintes. Les biodépôts sont recueillis dans des béciers par rinçage de la toile avec de l' eau de l' étang filtrée. Aussitôt l' opération terminée, le dispositif est réémergé et les

huîtres replacées. Sont mesurés dans le matériel récolté dans les enceintes contenant les huîtres vivantes et dans l'enceinte témoin, le poids sec et le carbone organique particulaire. La quantité correspondant réellement à la biodéposition due aux individus étudiés est évaluée par différence entre les résultats obtenus dans les enceintes contenant les huîtres vivantes et ceux obtenus dans l'enceinte témoin.

- Poids de matière déposée:

C' est le poids sec de la matière égérée par l' animal pendant la durée de la récolte. Ce poids est mesuré de la même façon que le poids sec de matière en suspension dans l' eau (SM). Il est exprimé en mg.g^{-1} de chair sèche d' huître et rapporté à une heure de biodéposition.

- Quantité de carbone organique dans les biodépôts:

De même que pour le POC dosé dans l' eau, le pourcentage de carbone organique est exprimé par rapport à la quantité de matière recueillie sur le filtre, et correspondant ici à la matière déposée. Le carbone organique dosé est aussi exprimé en mg.g^{-1} de matière égérée d' une part et d' autre part en mg.g^{-1} de chair sèche d' huître.

6. TRAITEMENTS DES DONNEES

6.1 Variables physiologiques

6.1.1 Taux de filtration:

La mesure du taux de filtration (CR) nécessite d'éviter toute recirculation des particules dans les enceintes. Il convient pour cela de fixer le débit d'eau à une valeur suffisamment élevée, au dessus d'un taux de filtration connu, en tenant compte du nombre d'animaux par enceinte. Le débit ne doit pas pour autant être trop important

pour éviter le stress et permettre l'obtention d'une différence entre la concentration en entrée et celle en sortie d'enceinte.

Le débit a été fixé dans un premier temps à 100 l.h^{-1} . La réduction de certains éléments dissous tel que l'oxygène par consommation étaient alors indécélable en sortie. Nous avons donc baissé le débit à 55 l.h^{-1} après ces tests et en fonction des premiers taux de filtration obtenus (Planche 4).

Différentes équations ont été proposées dans la littérature pour calculer le taux de filtration suivant le système expérimental choisi (Hildreth & Crisp, 1976; Riisgard & Mohlenberg, 1979; Bayne *et al.*, 1985). La formule utilisée pour calculer le taux de filtration, est celle proposée par Bayne *et al* (1985):

$$(1) CR = ((C_0 - C_1) / C_0) \times (V / t)$$

C_0 = Concentration au temps t_0

C_1 = Concentration au temps t_1

V = Volume de l'enceinte

t = Temps compris entre t_0 et t_1

Cette formule a été établie pour des expériences dans lesquelles la circulation de l'eau est interrompue pendant un temps t , la concentration C_1 étant mesurée après ce temps t . Dans notre cas où la circulation est ininterrompue, t n'est pas le temps séparant les prises d'échantillons pour mesurer C_0 et C_1 , mais le temps pendant lequel un certain volume d'eau traverse l'enceinte. Les indices 0 et 1 sont remplacés respectivement par i (in) et o (out), et les concentrations C_i et C_o correspondent aux flux d'entrée et de sortie et sont mesurés simultanément. V / t correspond au débit FR (l.h^{-1}).

L'équation (1) peut s'exprimer sous la forme :

$$(2) CR = ((Chla)_i - (Chla)_o) / (Chla)_i \times (FR / N)$$

Le taux de filtration est alors exprimé par individu. Il pourra également être exprimé par unité de poids sec (= 1 g) de chair d'animal.

6.1.2 Taux de rétention:

Le taux de rétention (Ret) est calculé selon la formule de Bayne *et al* (1985):

$$(3) Ret = CR \times (POC)_i$$

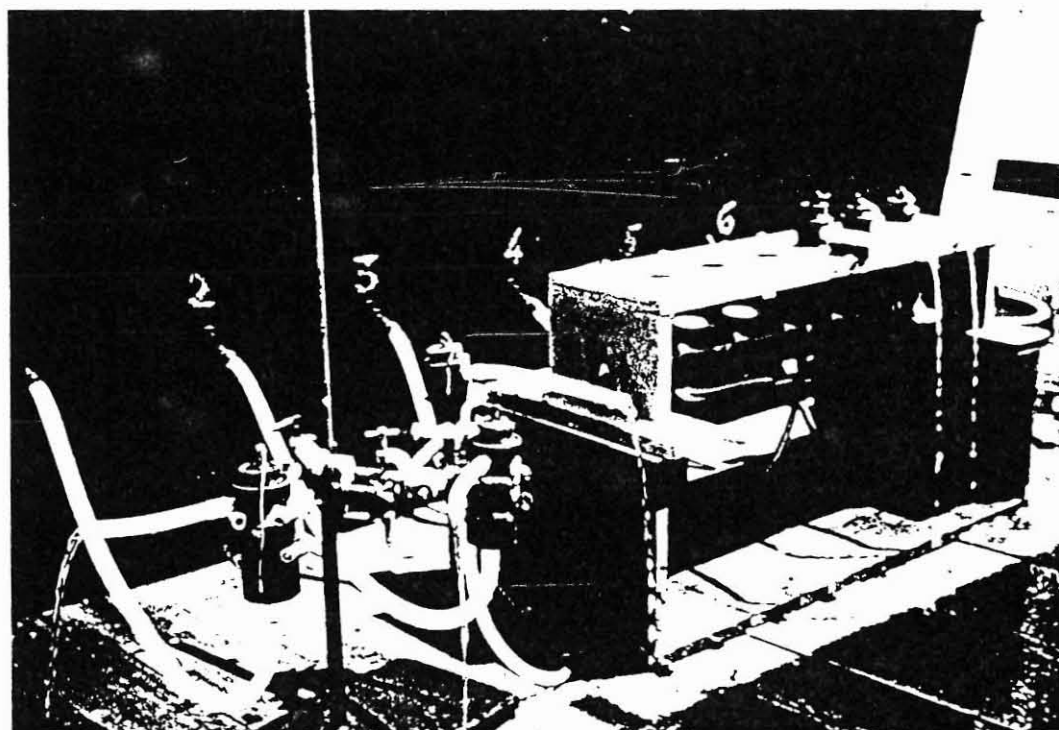


Planche 4: Dispositif de sortie d'eau. Boitier receveur de la sonde polarographique pour les dosages de l'oxygène. Dispositif de réglage du débit par réduction ou augmentation de la hauteur d'eau entre son niveau dans le bac et celui de sa sortie en bout de tuyau.

$(\text{POC})_i$ = concentration de carbone particulaire en "entrée"

6.1.3 Taux d'égestion:

Le taux d'égestion (Egest) peut être exprimé de différentes façons, selon que l'on s'intéresse à la quantité totale de matière rejetée par les huîtres (4), ou à la quantité de POC contenue dans les biodépôts (5).

Poids total de matière sèche rejetée par un individu et rapporté à l'unité de temps:

$$(4) \text{ Egest } W_B = W_B / T$$

où W_B = poids sec des biodépôts déposés pendant le temps T , T = temps séparant deux récoltes.

$$(5) \text{ Egest } \text{POC} = (\text{POC})_B / \text{Egest } W_B$$

où $(\text{POC})_B$ = Quantité de carbone organique particulaire contenu dans W_B , N = Nombre d'individus.

6.1.4 Taux d'absorption de la matière particulaire:

Le taux d'absorption (Abs) de carbone organique particulaire (POC) est égal à la quantité de POC consommée à laquelle on soustrait la quantité de POC égérée :

$$(6) \text{ Abs } \text{POC} = \text{Ret } \text{POC} - \text{Egest } \text{POC}$$

6.1.5 Taux d'absorption des éléments dissous:

La formule générale utilisée aussi bien pour le carbone organique dissous (DOC) que pour les acides aminés libres dissous (FAA) est la suivante:

$$(7) \text{ Taux}_{\text{DOM}} = ((\text{DOM})_i - (\text{DOM})_o) \times \text{FR} / (N \times W)$$

où FR = Débit (l.h^{-1})

W = Poids sec de chair d' une huitre (g PS)

N = Nombre d' individus

DOM = Matière organique dissoute

i = Indice correspondant au flux d'entrée

o = Indice correspondant au flux de sortie

6.1.6 Efficacité d'absorption des éléments dissous:

$$(8) A_{\text{DOM}} \% = ((\text{DOM})_i - (\text{DOM})_o) / (\text{DOM})_i \times 100$$

Cette efficacité d'absorption correspond à la quantité de matière absorbée par rapport à la quantité de matière présente dans le milieu.

6.1.7 Taux d'oxygène consommée:

$$(9) V_{\text{O}_2} = ((\text{O}_2)_i - (\text{O}_2)_o) \times \text{FR} / N$$

avec V_{O_2} = taux d'oxygène consommée ($\text{ml} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{ind}^{-1}$)

$(\text{O}_2)_i$ = concentration en oxygène à l'entrée ($\text{ml} \cdot \text{l}^{-1}$)

$(\text{O}_2)_o$ = concentration en oxygène en sortie ($\text{ml} \cdot \text{l}^{-1}$)

FR = débit à travers l'enceinte ($\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$)

N = nombre d'huîtres

6.1.8 Taux d'ammoniaque excrété

$$(10) V_{\text{NH}_4} = ((\text{NH}_4)_o - (\text{NH}_4)_i) \times \text{FR} / N$$

avec V_{NH_4} = Taux d'ammoniaque excrété par unité de temps et par individu
($\mu\text{mole NH}_4 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{ind}^{-1}$)

$(\text{NH}_4)_o$ = concentration en ammoniaque en sortie ($\mu\text{mole} \cdot \text{l}^{-1}$)

$(\text{NH}_4)_i$ = concentration en ammoniaque en entrée ($\mu\text{mole} \cdot \text{l}^{-1}$)

FR = débit à travers l'enceinte

N = nombre d'huîtres

6.2 Analyses statistiques

6.2.1 Tests de corrélations

Le degré de corrélation entre paramètres et variables étudiées a été mesuré au risque $\alpha = 0.05 \%$ par le test des rangs de Kendall (Siegel, 1956).

Le nombre des données regroupées par campagne d'expérience, étant largement supérieur à 10, le coefficient de Kendall est considéré comme appartenant à une distribution normale.

6.2.2 Etude des corrélations

Dans le cas où l'hypothèse H_0 d'indépendance a été rejetée dans le test de Kendall, les équations de régressions ont été établies par la méthode des moindres carrés.

Modèle allométrique:

L'équation de type allométrique permet de mettre en rapport les variables physiologiques Y et le poids sec de chair de l'animal W . La forme de l'équation choisie est la suivante :

$$Y / W = a W^{(b - 1)} \text{ où } a \text{ et } b \text{ sont les constantes (Bayne \& Newell, 1983).}$$

Modèles de dépendance avec les conditions du milieu:

Tous les types de régression ont été ici testés avec le tableur LOTUS 123: équations de type linéaire, exponentiel, logarithmique ou puissance.

6.2.3 Analyse en composantes principales

Afin de dégager les grandes tendances de la variabilité des échantillons pour l'ensemble des descripteurs, l'analyse en composantes principales (ACP) est une méthode d'ordination qui permet par analyse des variances d'obtenir la représentation sur des graphiques à deux dimensions de la dispersion multidimensionnelle des objets dans un graphique multivariables comportant autant d'axes qu'il y a de descripteurs dans l'étude.

Le logiciel ANCOMP de l' ADDAD (Association pour le Développement et la Diffusion de l' Analyse des Données, Fénelon, 1981) transforme les données en valeurs centrées et réduites, construit la matrice des corrélations des variables, et trouve les valeurs propres d' une matrice de dispersion qui mesurent la quantité de variance expliquée par chaque axe principal ou vecteur propre (Legendre & Legendre, 1979; Fénelon, 1981).

Une ACP a été faite pour chaque série de campagnes expérimentales de chacune des deux années d' étude. Les descripteurs, (facteurs du milieu, paramètres intrinsèques des huîtres et variables physiologiques), permettront d' expliquer les caractéristiques des expériences dans chaque campagne.

Tous les facteurs du milieu mesurés dans cette étude, ainsi que les paramètres liés aux huîtres et les différentes variables décrivant leur activité physiologique ont été pris dans un premier temps comme descripteurs de chaque campagne expérimentale. Les analyses en composantes principales effectuées alors pour les deux années d' étude, ont permis d' éliminer certains paramètres ne jouant que peu de rôle dans l' explication des variabilités.

Dans un deuxième temps, les analyses ont été reprises avec comme descripteurs :

Parmi les conditions du milieu : la température (T) la concentration en carbone organique particulaire (POC), la concentration en oxygène dissous (O_2), et celle en ammoniacque (NH_4).

Parmi les paramètres liés aux huîtres, le poids de chair sèche (W)

Parmi les variables physiologiques: les taux de filtration (CR), de rétention (Ret), d' absorption (Abs), d' égestion (Egest), d' excrétion (V_{NH_4}) et de consommation d' oxygène (V_{O_2}).

Une analyse a été effectuée pour chacun des deux stocks. Les lignes dans la matrice des données représentent chaque expérience d' une campagne : campagnes d' avril confondues (1), campagne du début juin (2), campagne de la fin juin (3), campagne d' octobre (4) et campagne de fin octobre en 86 ou de début novembre en 87 (5). Les colonnes représentent les descripteurs définis plus haut.

6.3 Energétique

6.3.1 Bilans énergétiques

Le bilan énergétique a été calculé par période étudiée et évalué selon la formule générale (Winberg, 1956; Crisp, 1971; Widdows & Johnson, 1988):

$$(11) C = P + R + F + U$$

où C = énergie consommée

P = énergie incorporée dans la croissance et la production des gamètes

R = énergie respirée et perdue sous forme de chaleur

F = énergie perdue par égestion

U = énergie perdue par Excrétion

De cette équation, Warren & Davis (1967) ont défini P comme étant le "scope for growth", traduit par production en français, et représentant la différence entre l'énergie totale perdue par respiration et excrétion, et la valeur énergétique de la ration absorbée:

$$(12) P = A - (R + U)$$

$$\text{avec } A = C - F \quad (13)$$

6.3.2 Contribution de la matière dissoute à la balance énergétique

La contribution des éléments dissous dans la balance énergétique des huîtres peut être estimée de différentes façons:

- L'énergie acquise par absorption du DOC et des FAA est comparée à l'apport global dans l'équation (12):

$$P = A - (R + U)$$

$$\text{avec } A = A_{POC} + A_{DOC} \quad (14)$$

- Le bénéfice énergétique obtenu par absorption des FAA peut être évalué en comparant le taux net d'entrée des FAA à la demande en carbone nécessaire à la consommation en O_2 . Pour cela on a utilisé un facteur de conversion correspondant à une consommation d'oxygène avec complète oxydation des acides aminés, soit :

$$1 \text{ ml } O_2 = 1 \text{ mg FAA}$$

Avec le poids moléculaire moyen d'un mélange d'acides aminés égal à 100 g.mole^{-1} (Siebers & Winkler, 1984). Grâce au jeu de ces équivalences nous avons mis en rapport le taux d'acides aminés absorbés et le taux d'oxygène consommé.

- Les taux d'entrée de FAAs ont également été comparés à la demande en azote, en se basant sur le taux d'azote ammoniacal produit d'après Davis *et al* (1985).

6.3.3 Equivalents énergétiques

Pour chaque composante de la balance énergétique, les équivalents énergétiques sont calculés à partir des coefficients donnés dans la littérature :

| | | |
|-------------------|---------------|---------------------------|
| 47.70 $J.mg^{-1}$ | Carbone | (Platt & Irwin, 1973) |
| 17.15 $J.mg^{-1}$ | acides aminés | (Herman & Cier, 1969) |
| 24.85 $J.mg^{-1}$ | $NH_4 N$ | (Elliott & Davison, 1975) |
| 20,33 $J.ml^{-1}$ | Oxygène | (Crisp, 1971) |

6.4 Recyclage et transferts d'énergie

Pendant leur grossissement, les huîtres prélèvent et rejettent des matières que nous avons quantifiées pour évaluer l'impact des huîtres sur leur recyclage. De plus, les résultats obtenus pour les huîtres de la zone C ont été étendus aux populations des trois zones confondues pour appréhender le rôle de telles populations sur les éléments de l'écosystème lagunaire en termes de gains, de pertes, et de flux d'énergie.

III. RESULTATS

III. RESULTATS

1. FACTEURS DU MILIEU

Les résultats moyens obtenus pour chaque période sont reportés dans le tableau 1, les moyennes "annuelles", ainsi que les valeurs minimales et maximales, dans le tableau 2.

1.1 Salinités

Les salinités ont été les plus faibles en avril (33.2 pour 1000 en 86 et 31.9 pour 1000 en 87) et les plus fortes en octobre (36.3 pour 1000 en 86 et 37.0 pour 1000 en 87). Fin juin, la même valeur a été observée les deux années : 34.8 et 34.9 pour 1000. Ces valeurs sont similaires aux moyennes interpériodes, respectivement 34.8 et 34.4 pour 1000. Associées à celles obtenues au cours des campagnes ECOTHAU de prééchantillonnage, nos valeurs s'inscrivent dans une sinusoïde avec un minimum annuel en mars et un maximum en octobre (Fig. 8).

1.2 Températures

La température la plus basse, 13°C, a été enregistrée en avril en 86 comme en 87. Cette valeur a été observée en novembre 1986. La valeur la plus élevée était fin juin de 24° C la première année et de 21° C la seconde (Tableaux 1 et 2).

A l'échelle de la campagne d'une semaine, des écarts de 1.5 à 2.2° C ont été enregistrés fin avril et pendant les 2 périodes de juin. En automne, ces écarts étaient réduits à 0.2° C.

Tableau 1: Conditions du milieu : Facteurs physicochimiques moyens correspondants à chaque campagne expérimentale.

Avec Camp = Campagne expérimentale, T(°C) = Températures, S(‰) = Salinités, O₂(ml.l⁻¹) = Oxygène dissous, NH₄(μmole.l⁻¹) = Ammoniaque. L' écart-type (σ) est indiqué pour chaque valeur moyenne.

| ANNEE | CAMP | T | σ | S | σ | O ₂ | σ | NH ₄ | σ |
|-------|---------|-------|------|-------|------|----------------|------|-----------------|------|
| 1986 | AVRIL | 13.00 | 0.90 | 33.15 | 0.07 | 6.00 | 0.30 | | |
| | JUIN 1 | 19.00 | 0.50 | 33.60 | 0.12 | 5.20 | 0.20 | 0.43 | 0.05 |
| | JUIN 2 | 24.00 | 1.00 | 34.90 | 0.11 | 4.60 | 0.12 | 0.77 | 0.30 |
| | OCT | 18.00 | 0.62 | 36.30 | 0.08 | 4.80 | 0.30 | 0.25 | 0.01 |
| | NOV | 13.00 | 0.49 | 36.00 | 0.10 | 10.80 | 0.90 | 3.60 | 0.50 |
| 1987 | AVRIL 1 | 13.00 | 0.70 | 31.91 | 0.05 | 6.55 | 0.80 | 1.10 | 0.30 |
| | AVRIL 2 | 18.00 | 2.70 | 32.60 | 0.08 | 7.00 | 0.40 | | |
| | JUIN 1 | 19.00 | 1.50 | 34.30 | 0.09 | 7.60 | 0.05 | 1.20 | 0.20 |
| | JUIN 2 | 21.00 | 1.70 | 34.80 | 0.15 | 6.50 | 0.06 | 2.80 | 0.40 |
| | OCT 1 | 17.00 | 0.20 | 37.10 | 0.10 | 5.70 | 0.30 | | |
| | OCT 2 | 18.00 | 0.20 | 35.70 | 0.12 | 6.00 | 0.10 | 10.30 | 0.30 |

Tableau 2: Conditions du milieu : Valeurs moyennes (Moy), minimales (Min) et maximales (Max) obtenues à partir de toutes les campagnes expérimentales pour la température (T °C), la salinité (S ‰), l' oxygène dissous (O₂ ml.l⁻¹), et l' ammoniaque (NH₄ μmoles.l⁻¹).

| Année | | T | S | O ₂ | NH ₄ |
|-------|-----|------|------|----------------|-----------------|
| 1986 | Moy | 17.4 | 34.8 | 6.28 | 1.26 |
| | Min | 13.0 | 33.2 | 4.60 | 0.25 |
| | Max | 24.0 | 36.3 | 10.8 | 3.60 |
| 1987 | Moy | 17.7 | 34.4 | 6.56 | 3.85 |
| | Min | 13.0 | 31.9 | 5.70 | 1.10 |
| | Max | 21.0 | 37.1 | 7.60 | 10.3 |

Salinités

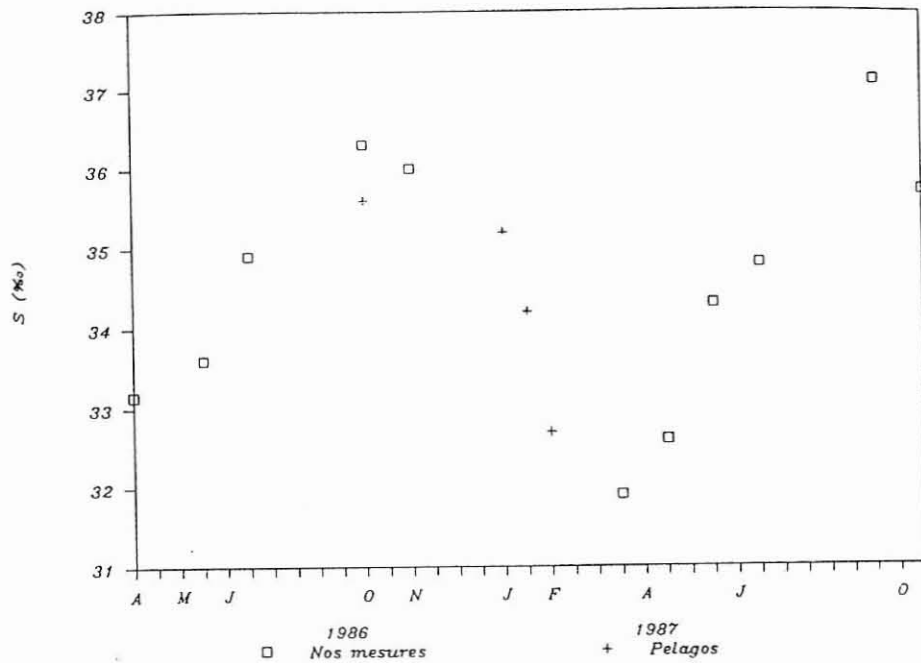


Figure 8: Salinités moyennes (‰).

Températures

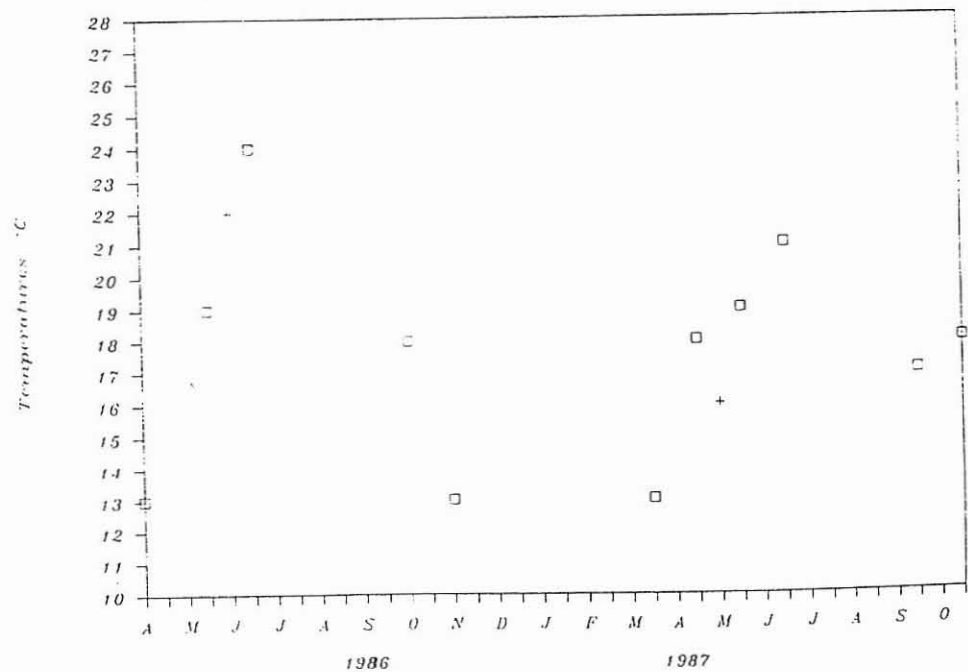


Figure 9: Températures moyennes (°C).

Figures 8 à 15: Conditions du milieu correspondant à chaque campagne expérimentale en 1986 et en 1987. Valeurs complétées à titre indicatif par celles obtenues à notre station par l'équipe Pelagos du programme Ecothau (et par l'Ifremer de Sète pour la fig.14).

Début juin, dans un intervalle de temps de quatre heures les écarts de températures ont atteint 1.2°C mais restaient le plus souvent inférieurs au degré.

Comme les salinités, les températures en fonction du temps s'inscrivent le long d'une sinusoïde (Fig. 9).

1.3 Oxygène dissous

Globalement, les deux méthodes utilisées ont donné les mêmes résultats.

Bien que les moyennes intercampagnes soient similaires entre les deux années, 6.3 ml.l^{-1} en 86 et 6.6 ml.l^{-1} en 87, les valeurs extrêmes sont différentes, 4.6 et 10.8 ml.l^{-1} en 86, et 5.7 et 7.6 ml.l^{-1} en 87 (Tableaux 1 et 2).

En 86, l'oxygénation de l'eau était la plus faible en juin et la plus forte début novembre. En 87, aux périodes où nous avons travaillé, l'oxygénation est sensiblement la même.

Les valeurs en oxygène représentées en fonction du temps et associées aux "données ECOTHAU" ne semblent pas ici s'inscrire le long d'une sinusoïde. On peut noter une diminution de l'oxygène de l'hiver à l'été (Fig. 10).

1.4 L'Ammoniaque:

En moyenne les concentrations en ammoniaque étaient plus faibles en 86 ($1.26\ \mu\text{mole.l}^{-1}$) qu'en 87 ($3.85\ \mu\text{mole.l}^{-1}$). La valeur minimale ($0.25\ \mu\text{mole.l}^{-1}$) a été enregistrée la première année en octobre, et la valeur maximale ($3.6\ \mu\text{mole.l}^{-1}$) en novembre (15 jours d'écart entre les deux campagnes) (Tableaux 1 et 2).

La deuxième année, la plus faible concentration a été obtenue en avril ($1.1\ \mu\text{mole.l}^{-1}$) et début juin ($1.2\ \mu\text{mole.l}^{-1}$), et la plus forte fin octobre ($10.3\ \mu\text{mole.l}^{-1}$).

Les données présentées dans la figure 11 montrent que d'une manière générale la concentration en ammoniaque dans cette zone de l'étang est plus faible au printemps et plus forte en automne. Mais de nombreuses fluctuations sont observées durant l'année et surtout en automne.

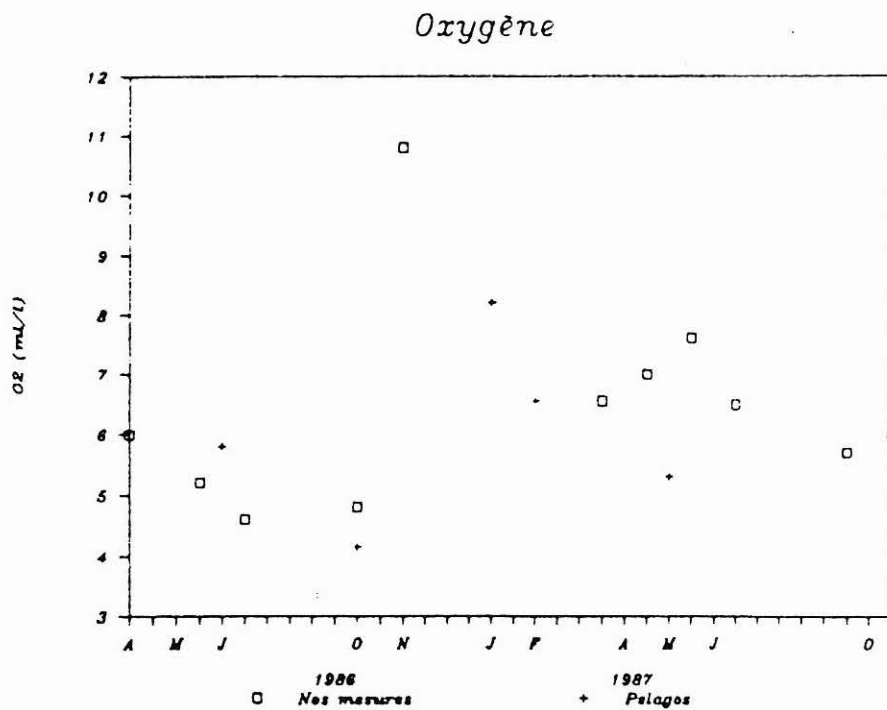


Figure 10: Concentrations en oxygène dissous ($\text{ml O}_2 \text{l}^{-1}$).

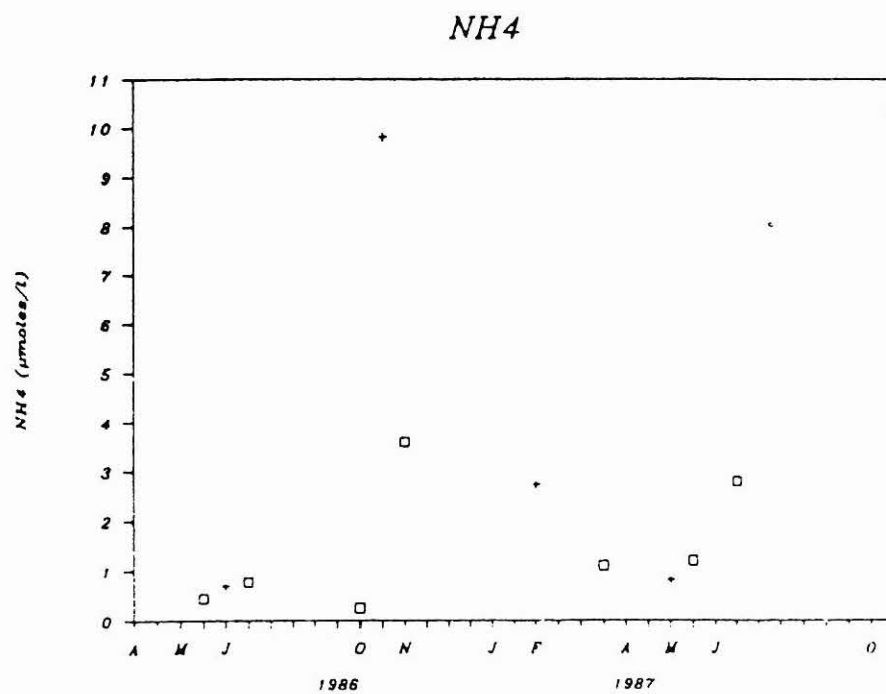


Figure 11: Concentrations en ammoniac ($\mu\text{moles NH}_4 \text{l}^{-1}$).

Figures 8 à 15: Conditions du milieu correspondant à chaque campagne expérimentale en 1986 et en 1987. Valeurs complétées à titre indicatif par celles obtenues à notre station par l'équipe Pelagos du programme Ecothau (et par l'Ifremer de Sète pour la fig.14).

1.5 Matière en suspension

Les différentes concentrations de matières en suspension mesurées entre 0.7 et 75 μm sont beaucoup moins homogènes en 86 qu'en 87. La moyenne des valeurs obtenues pour la première année, 9.14 mg.l^{-1} est beaucoup plus élevée que celle obtenue la deuxième année, 2.95 mg.l^{-1} , en raison des très fortes valeurs enregistrées en automne 86 (jusqu'à 21 mg.l^{-1}). En 87, les plus fortes concentrations ont également été obtenues en automne (3.7 mg.l^{-1}) et se rapprochent davantage de celles des autres campagnes (2.2 à 3.3 mg.l^{-1}) (tableaux 3 et 4, Fig. 12).

1.6 Carbone organique particulaire

La concentration moyenne de carbone organique particulaire contenu dans les particules de taille inférieure à 75 μm est similaire en 86 et en 87 : respectivement 0.11 mg.l^{-1} et 0.14 mg.l^{-1} . Les concentrations les plus faibles ont été observées en automne pour les deux années, 0.05 mg.l^{-1} en novembre 86 et 0.09 mg.l^{-1} début octobre 87. Et les valeurs maximales ont été enregistrées fin juin: 0.19 mg.l^{-1} en 86 et 0.28 mg.l^{-1} en 87 (Tableaux 3 et 4, Fig. 13).

Les valeurs de POC exprimées en pourcentage de SM indiquent des variations dans sa dilution (Tableau 3). Les concentrations maximales de POC fin juin (0.19 mg.l^{-1} en 86 et 0.28 mg.l^{-1} en 87) correspondent à des concentrations en SM moyennement faibles (2.6 mg.l^{-1} en 86 et 3.3 mg.l^{-1} en 87). La matière particulaire échantillonnée à ce moment là est donc relativement riche en carbone organique: 7.3 % en 86 et 8.5 % en 87. Par contre, les plus faibles concentrations en POC, en automne (0.05 mg.l^{-1} en 86 et 0.09 mg.l^{-1} en 87) correspondent à des concentrations fortes en SM, surtout en 86 avec 21 mg.l^{-1} (3.7 mg.l^{-1} en 87).

Les valeurs moyennes des pourcentages de POC, 4.0 % en 86 et 5.7 % en 87, montrent la pauvreté du milieu en carbone organique dans la gamme de taille des particules entrant dans l'alimentation des huîtres. Ce phénomène est accentué lors des périodes automnales, pendant lesquelles le seston est enrichi en matériel inorganique.

Tableau 3: Analyses de la matière particulaire ($< 75 \mu\text{m}$) pour chaque campagne (Camp): SM = Poids sec de la matière en suspension (mg.l^{-1}), POC = Quantité de carbone organique particulaire (mg.l^{-1}), et pourcentage de ce carbone organique particulaire contenu dans la SM (% de SM), CHLa = Quantité de chlorophylle a dans 1 litre ($\mu\text{g.l}^{-1}$), et pourcentage par rapport à SM (% de SM). Les écarts-types (σ) sont indiqués pour chaque valeur moyenne.

| Année | Camp | SM | σ | POC | σ | POC% | CHLa | σ | CHLa% |
|-------|------|-------|----------|------|----------|------|------|----------|-------|
| 1986 | A | 1.50 | 0,04 | 0.13 | 0,05 | 8,70 | 0.30 | 0,06 | 0,020 |
| | J1 | 4.10 | 3,60 | 0.12 | 0,01 | 2,90 | 0.80 | 0,16 | 0,020 |
| | J2 | 2.60 | 0,70 | 0.19 | 0,05 | 7,30 | 1.30 | 0,50 | 0,050 |
| | O | 21.00 | 1,00 | 0.10 | 0,01 | 0,47 | 0.60 | 0,09 | 0,003 |
| | N | 16.50 | 2,80 | 0.05 | 0,02 | 0,48 | 0.50 | 0,20 | 0,003 |
| 1987 | A1 | 2.70 | 0,40 | 0.12 | 0,04 | 6,30 | 1.50 | 0,80 | 0,060 |
| | A2 | 2.20 | 0,70 | 0.09 | 0,08 | 6,80 | | | |
| | J1 | 2.50 | 0,40 | 0.14 | 0,06 | 6,40 | 0.40 | 0,10 | 0,020 |
| | J2 | 3.30 | 1,40 | 0.28 | 0,06 | 8,50 | 0.50 | 0,08 | 0,020 |
| | O1 | 3.30 | 1,30 | 0.09 | 0,03 | 2,70 | 0.80 | 0,30 | 0,020 |
| | O2 | 3.70 | 1,00 | 0.12 | 0,08 | 3,20 | 2.20 | 0,50 | 0,060 |

Tableau 4: Conditions du milieu. Valeurs moyennes (Moy), minimales (Min), et maximales (Max) obtenues à partir de toutes les campagnes expérimentales. Matières particulaires ($< 75 \mu\text{m}$): SM = Matières en suspension (mg.l^{-1}), POC = Carbone organique particulaire (mg.l^{-1} et % de SM), CHLa = Chlorophylle a ($\mu\text{g.l}^{-1}$ et % de SM).

| Année | | SM | POC | POC% | CHLa | CHLa% |
|-------|-----|------|------|------|------|-------|
| 1986 | Moy | 9.14 | 0.11 | 4.00 | 0.70 | 0.020 |
| | Min | 1.50 | 0.05 | 0.47 | 0.30 | 0.003 |
| | Max | 21.0 | 0.19 | 8.70 | 1.30 | 0.050 |
| 1987 | Moy | 2.95 | 0.14 | 5.70 | 1.08 | 0.040 |
| | Min | 2.20 | 0.09 | 2.70 | 0.40 | 0.020 |
| | Max | 3.70 | 0.28 | 8.50 | 2.20 | 0.060 |

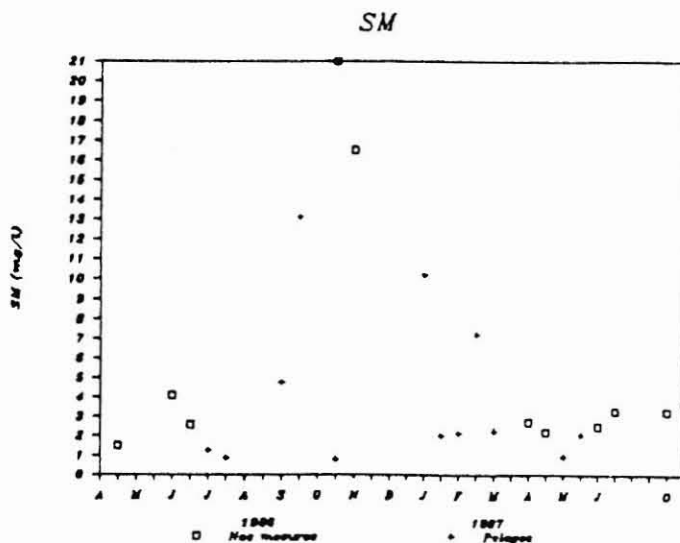


Figure 12: Concentrations de la matière en suspension $< 75 \mu\text{m}$ (mg SM.L^{-1}).

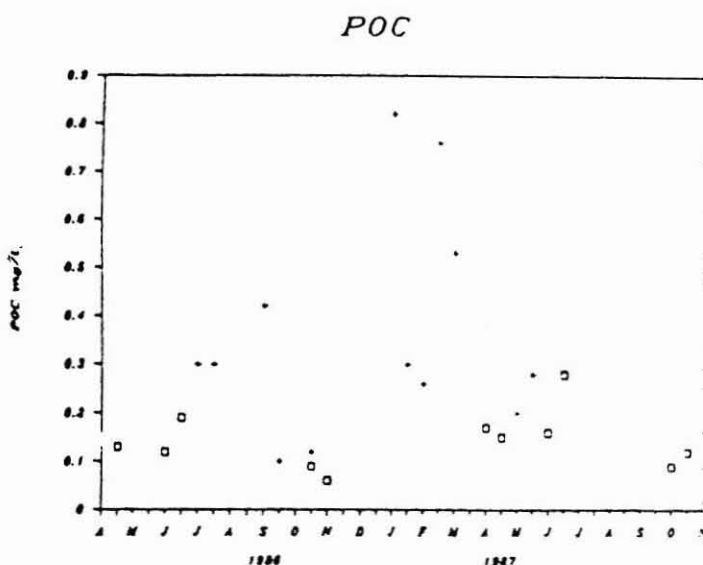


Figure 13: Concentrations du carbone organique contenu dans les particules $< 75 \mu\text{m}$ (mg POC.L^{-1}).

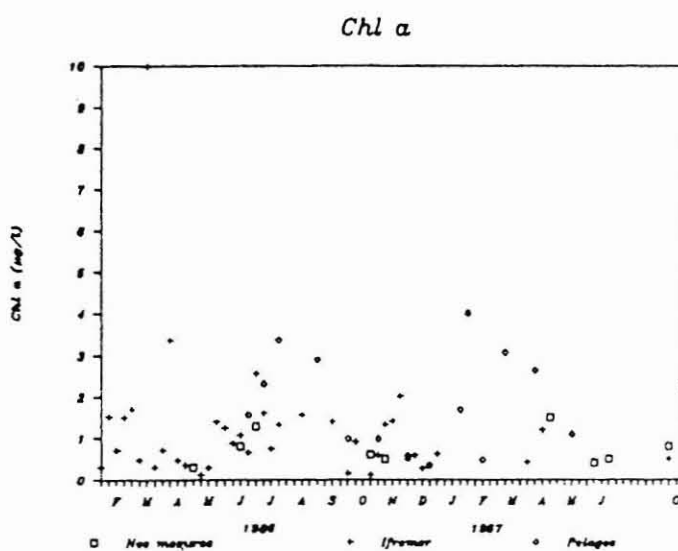


Figure 14: Concentrations de la chlorophylle a contenue dans le seston $< 75 \mu\text{m}$ ($\mu\text{g Chl a.L}^{-1}$). Les prélèvements effectués par l'Ifremer sont préfiltrés sur une maille de $50 \mu\text{m}$ et ceux de l'équipe Pelagos ne sont pas préfiltrés.

Figures 8 à 15: Conditions du milieu correspondant à chaque campagne expérimentale en 1986 et en 1987. Valeurs complétées à titre indicatif par celles obtenues à notre station par l'équipe Pelagos du programme Ecothau (et par l'Ifremer de Sète pour la fig.14).

1.7 Le phytoplancton

Les concentrations moyennes de chlorophylle a correspondent à $0.7 \mu\text{g Chl a.l}^{-1}$ en 86 et à $1.08 \mu\text{g.l}^{-1}$ en 87. Le minimum est observé la première année en avril ($0.3 \mu\text{g.l}^{-1}$), et la deuxième année début juin ($0.4 \mu\text{g.l}^{-1}$), les maxima se situant fin juin 86 ($1.3 \mu\text{g.l}^{-1}$) et fin octobre 1987 ($2.2 \mu\text{g.l}^{-1}$) (Tableaux 3 et 4, Fig. 14).

Les proportions de chlorophylle a par rapport au "seston" sont très homogènes, exception faite de l'automne 86 où la SM est essentiellement composée de matière inorganique. Nous ne nous sommes donc jamais trouvé en phase avec un bloom principal, qui se produirait en hiver et en plein été (Tournier *et al*, 1982).

1.8 Carbone organique dissous

La concentration en carbone organique dissous montre très peu de variations intercampagnes ou inter annuelles (valeurs moyennes: 3.43 mg.l^{-1} en 86 et 3.37 mg.l^{-1} en 87) (Tableaux 5 et 6). Les valeurs les plus faibles ont été observées en avril (2.79 mg.l^{-1} en 86 et 2.89 mg.l^{-1} en 87) et les valeurs les plus fortes, en novembre 86 (4.62 mg.l^{-1}) et début juin 87 (4.20 mg.l^{-1}) (Fig.15).

1.9 Acides aminés libres dissous

La concentration moyenne en acides aminés libres présents dans l'eau de l'étang en 1987 s'est révélée similaire pendant les phases de croissance maximale et de repos sexuel et de l'ordre de 500 nM de FAA par litre (± 225 , $n = 14$ en avril, et ± 264 , $n = 8$ en octobre). La quantité disponible pendant la phase de maturation est plus élevée, proche de 700 nM.l^{-1} .

Pendant la phase de croissance (Tableau 7 et Fig. 16) la sérine, la glycine, la thréonine, et l'ornithine représentaient à elles quatre plus de 50 % de la concentration totale. L'asparagine, l'acide glutamique, la taurine, l'alanine, et la leucine représentaient chacune 5 à 10 % de cette même concentration, et la glutamine, la tyrosine, la valine, la phenylalanine, l'isoleucine et la lysine seulement 1 à 5 %. Restent l'asparagine, détectée

à 5 nM.l^{-1} par la HPLC, et la méthionine, l'histidine, l'arginine et le tryptophane, non détectés, qui ne dépassaient pas 1 % de la concentration totale.

Pendant la phase de maturation, les acides aspartique et glutamique avec l'ornithine représentaient plus de 40 % de la concentration totale. L'asparagine, la serine, le groupe glycine-thréonine, l'alanine, et la leucine étaient chacun compris entre 5 et 10 % de la concentration totale; la glycine, l'histidine, la tyrosine, le tryptophane, la valine, la phenylalanine, l'isoleucine, et la lysine entre 1 et 5 %; et enfin la taurine et la méthionine, détectées, ainsi que l' argine, non détectée, représentaient moins de 1 % de la concentration totale.

Pendant le repos sexuel, le tryptophane, la serine et l'ornithine représentaient ensemble 65 % de la concentration totale. Seule la leucine représentait entre 5 et 10 % de cette concentration, tandis que les acides aminés compris entre 1 et 5 % étaient nombreux: acide aspartique, glutamine, acide glutamique, l' ensemble glycine-thréonine-arginine, alanine, phenylalanine, valine, tyrosine, isoleucine, et lysine. L'asparagine, l'histidine, et la taurine détectées, ainsi que la méthionine non détectée étaient inférieures à 1 % de la concentration totale.

Il en ressort que l'ornithine et la serine sont pour les trois phases étudiées les acides aminés les plus abondants dans le milieu, alors que l'arginine, la glutamine, l'histidine, l'isoleucine, la lysine, la méthionine, la phenylalanine, la tyrosine et la valine sont les moins abondants.

Les proportions des autres acides aminés sont très variables: c'est le cas du tryptophane, non détecté en avril, en très faible proportion en juin (1 %) et pourtant le plus abondant en octobre (42 %).

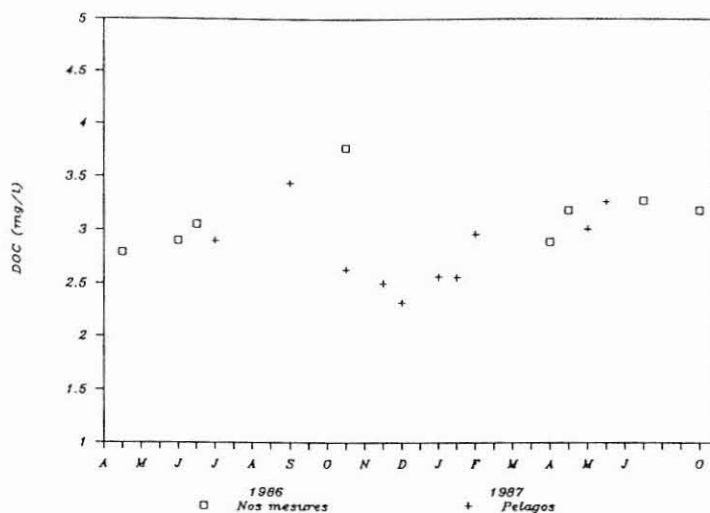


Figure 15: Concentrations du carbone organique dissous (mg DOC.l^{-1}).

Tableau 5: Carbone organique dissous dans le milieu : concentration moyenne (DOC mg.l^{-1}) obtenue à chaque campagne (Camp) d'étude et écarts-type correspondants (σ).

| Années | Camp | DOC | σ |
|--------|---------|------|----------|
| 1986 | Avril | 2.79 | 0,40 |
| | Jun 1 | 2.90 | 0,30 |
| | Jun 2 | 3.05 | 0,20 |
| | Oct | 3.77 | 0,40 |
| | Nov | 4.62 | 1,50 |
| 1987 | Avril 1 | 2.89 | 0,30 |
| | Avril 2 | 3.18 | 0,80 |
| | Jun 1 | 4.2 | 1,20 |
| | Jun 2 | 3.27 | 0,09 |
| | Oct 1 | 3.18 | 0,10 |
| Oct 2 | 3.42 | 0,60 | |

Tableau 6: Carbone organique dissous présent dans le milieu: valeurs moyennes (Moy), minimales (Min), et maximales (Max) obtenues à partir de toutes les campagnes d'étude.

| Années | Valeurs | DOC mg/l |
|--------|---------|----------|
| 1986 | Moy | 3,43 |
| | Min | 2,79 |
| | Max | 4,62 |
| 1987 | Moy | 3,37 |
| | Min | 2,89 |
| | Max | 4,20 |

Tableau 7: Composition du milieu en acides aminés libres dissous (en % de la concentration totale) et concentration totale (nmoles.l⁻¹) observée en 1987 pendant les campagnes d' Avril (CROISSance), de Juin (MATURation), et d' Octobre (REPOS sexuel).

| | CROISS | MATUR | REPOS |
|---------|--------|-------|---------|
| | Avril | Juin | Octobre |
| ASP | 7.0 | 18.8 | 3.5 |
| GLU | 5.5 | 11.6 | 2.0 |
| ASN | 0.9 | 7.2 | 0.6 |
| SER | 22.2 | 2.3 | 12.8 |
| GLN | 2.0 | 1.5 | 1.6 |
| HIS | | 7.2 | 0.4 |
| GLY_THR | 12.0 | | 2.6 |
| ARG | | | |
| TAU | 5.2 | 0.3 | 0.8 |
| TYR | 2.0 | 2.2 | 1.2 |
| ALA | 9.2 | 8.7 | 2.4 |
| TRP | | 2.2 | 42.0 |
| MET | | 0.2 | |
| VAL | 4.1 | 4.3 | 2.6 |
| PHE | 1.1 | 1.7 | 1.2 |
| ILE | 2.4 | 3.0 | 4.1 |
| LEU | 7.0 | 5.8 | 8.1 |
| ORN | 17.2 | 11.6 | 10.2 |
| LYS | 2.0 | 4.3 | 3.7 |
| TOTAL | 541 | 691 | 493 |

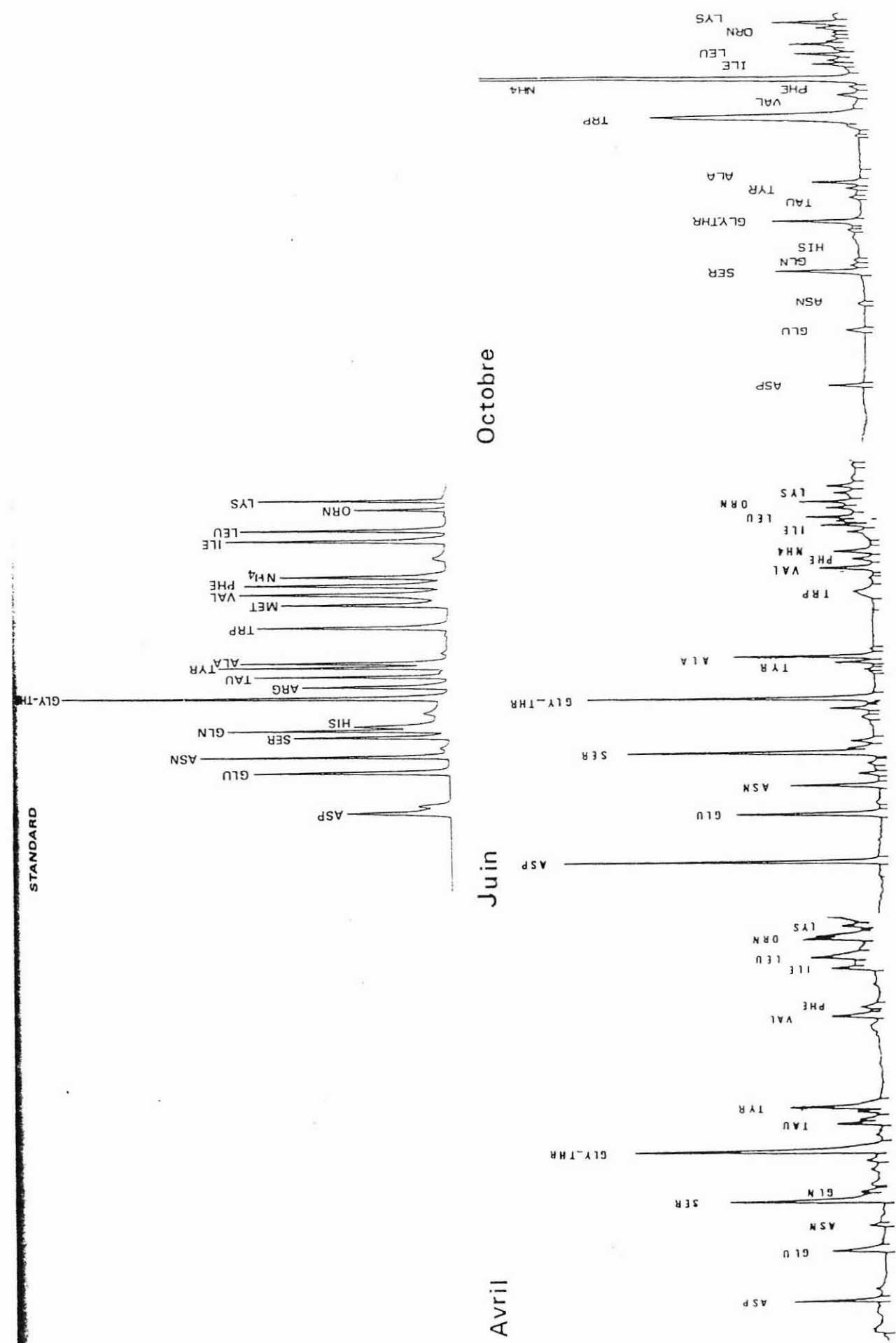


Figure 16: Chromatogramme de référence des acides aminés standards (+ ammoniac) de concentration connue et chromatogrammes des acides aminés présents dans le milieu pendant les phases de croissance, de maturation et de ponte, en 1987. la surface des pics est proportionnelle à la concentration des acides aminés correspondants

"Entrées"

Octobre

Juin

Avril

STANDARD

2. CARACTERISTIQUES DES HUITRES

2.1 Tailles et poids

Les huitres utilisées, prélevées sur les stocks importés de l'Atlantique en début d'année, présentaient une grande différence de taille (Tableaux 8 et 10).

Les huitres de l'année 1986 (stock 1) étaient en avril longues de 64 mm et larges de 39 mm, et début novembre, longues de 85 mm et larges de 49 mm. Dès avril, les huitres de l'année 1987 (stock 2) mesuraient 72 mm de long et 45 mm de large, et fin octobre 100 mm et 58 mm respectivement.

Les poids frais et sec de la chair, ainsi que celui de la coquille sont reportés dans les tableaux 9 et 10.

Le poids frais de chair (W_W) d'une huitre moyenne dans le stock 1 était en avril de 2.33 g et début novembre de 8.50 g (poids moyen sur l'année: 6.0 g). Les valeurs obtenues ont augmenté d'une campagne à l'autre, rapidement au printemps, et plus lentement en automne. Dans le stock 2, début avril, le poids moyen de chair fraîche s'élevait à 3.95 g et fin octobre à 18 g. Le poids moyen de toutes les huitres étudiées s'élevait à 12.0 g, c'est à dire au double de la valeur de 86. Entre fin avril et début juin, le poids a triplé (4.27 g à 14.0 g), par contre entre les deux campagnes de juin, aucune différence n'a été enregistrée.

Le poids des coquilles (W_S) dans le stock 1, de 13.60 g en avril était de 32 g début novembre. La valeur moyenne pour le stock au cours de l'année d'étude a été de 22 g. A chaque campagne une augmentation de poids a été enregistrée. Dans le stock 2, le poids moyen de la coquille était début avril de 18.70 g et a augmenté entre chaque campagne pour atteindre la valeur de 41.40 g fin octobre. La moyenne générale des poids est égale à 30 g.

Dans le stock 1, en avril, le poids moyen de chair lyophilisée (W) était de 0.48 g (rappel : $W_W = 2.33$ et $W_S = 13.60$ g). Début novembre, la chair lyophilisée pesait 1.70 g ($W_W = 8.50$ et $W_S = 32.13$ g). Poids moyens sur l'année: $W = 1.11$ g. Dans le stock 2,

Tableau 8: Taille des huîtres: Longueurs (L mm) et largeurs (l mm) moyennes des individus utilisés à chaque campagne expérimentale (Camp). Les écarts-type (σ) sont indiqués pour chaque valeur moyenne.

| Stock | Camp | L mm | σ | l mm | σ |
|-------|------|-------|----------|------|----------|
| 1 | A | 64,0 | 6,2 | 39,0 | 4,3 |
| | J1 | 73,0 | 3,2 | 45,0 | 1,2 |
| | J2 | 75,0 | 4,4 | 46,0 | 1,3 |
| | O | 83,0 | 8,2 | 48,0 | 3,9 |
| | N | 85,0 | 10,2 | 49,0 | 2,9 |
| 2 | A1 | 72,0 | 5,3 | 45,0 | 5,8 |
| | A2 | 77,0 | 8,1 | 45,5 | 5,9 |
| | J1 | 81,0 | 2,2 | 48,0 | 4,7 |
| | J2 | 82,0 | 5,8 | 49,5 | 3,6 |
| | O1 | 99,0 | 0,9 | 57,0 | 3,2 |
| | O2 | 100,0 | 0,9 | 58,0 | 2,8 |

Tableau 9: Poids des huîtres. Poids de la coquille (W_S g), poids frais de chair (W_W g), et poids sec de chair (W g). Valeurs moyennes pour les 66 huîtres utilisées à chaque campagne expérimentale, et écarts-type (σ).

| Stock | Camp | W_S | σ | W_W | σ | W | σ |
|-------|------|-------|----------|-------|----------|------|----------|
| 1 | A | 13,60 | 5,60 | 2,33 | 0,40 | 0,48 | 0,07 |
| | J1 | 15,30 | 1,20 | 4,20 | 0,80 | 0,99 | 0,20 |
| | J2 | 19,00 | 1,70 | 6,70 | 0,60 | 1,07 | 0,06 |
| | O | 29,30 | 2,80 | 8,40 | 0,82 | 1,40 | 0,40 |
| | N | 32,13 | 5,60 | 8,50 | 0,50 | 1,70 | 0,50 |
| 2 | A1 | 18,65 | 2,50 | 3,95 | 0,30 | 1,10 | 0,10 |
| | A2 | 23,80 | 3,70 | 4,27 | 0,28 | 1,43 | 0,40 |
| | J1 | 25,86 | 2,10 | 14,00 | 0,14 | 1,78 | 0,30 |
| | J2 | 28,86 | 5,40 | 14,00 | 1,60 | 1,40 | 0,17 |
| | O1 | 37,95 | 4,10 | 17,34 | 0,99 | 2,20 | 0,34 |
| | O2 | 41,40 | 4,90 | 18,92 | 1,80 | 2,40 | 0,20 |

Tableau 10: Valeurs moyennes (Moy) et extrêmes (Min et Max) des taille (longueur L et largeur l en mm) et poids des huîtres (poids de la coquille W_S , poids frais de chair W_W , et poids sec de chair W en g).

| Stock | | L | l | W_S | W_W | W |
|-------|-----|--------|-------|-------|-------|------|
| 1 | Moy | 76,00 | 45,40 | 21,90 | 6,00 | 1,11 |
| | Min | 64,00 | 39,00 | 13,60 | 2,33 | 0,48 |
| | Max | 85,00 | 49,00 | 32,13 | 8,40 | 1,70 |
| 2 | Moy | 85,20 | 50,50 | 30,10 | 12,00 | 1,70 |
| | Min | 72,00 | 45,00 | 18,65 | 3,95 | 1,10 |
| | Max | 100,00 | 58,00 | 41,40 | 18,91 | 2,40 |

début avril, le poids sec de chair s'élevait à 1.10 g ($W_W = 3.95$ et $W_S = 18.65$ g). Il a augmenté entre chaque campagne jusqu'à fin juin où nous avons enregistré une perte de poids (campagne J1: $W = 1.76$ g ($W_W = 14.0$ et $W_S = 25.9$); campagne J2: $W = 1.40$ g ($W_W = 14.0$ et $W_S = 28.9$)). Après l'été, le poids avait augmenté de nouveau pour prendre la valeur de 2.40 g fin octobre ($W_W = 18.91$ g et $W_S = 41.40$ g). Moyenne des poids de chair d'huitre sur l'année: $W = 1.70$ g.

2.2 Taux de croissance des huîtres

Les taux de croissance journalière entre deux campagnes d'étude, et les taux de croissance annuelle couvrant la période de grossissement des huîtres dans le bassin de Thau sont reportés dans le tableau 11.

Les deux stocks ont présenté une période de croissance maximale en taille au printemps avec des taux de croissance journalière élevés. Une différence importante entre les deux stocks apparaît au mois de juin. L'allongement de la coquille se poursuit entre J1 et J2 dans le premier stock ($GRL = 0.18$), tandis qu'il est fortement ralenti dans le second stock ($GRL = 0.09$) en raison d'une libération plus précoce des gamètes. Pendant la période estivale, la coquille s'accroît plus chez les huîtres de 87 ($GRL = 0.18$) que chez les autres ($GRL = 0.09$). Le décalage dans la maturité et surtout la perte de poids des huîtres expliquent cette différence. En automne, la reprise de l'accroissement de la coquille est faible pour les deux stocks. Respectivement en 86 et 87, $GRL = 0.18$ et 0.07.

Malgré ces différences on observe que le taux de croissance en longueur sur toute la période de grossissement dans le bassin est peu différent entre les deux stocks $yGRL = 63$ en 86 et $yGRL = 70$ en 87.

Le taux de croissance pondérale est lui aussi maximal au printemps: pour le premier stock, $GRW = 1.86$ et pour le second, $GRW = 1.07$ (moyenne des deux campagnes d'avril) (Tableau 11). La croissance pondérale continue ensuite en 86 entre J1 et J2 ($GRW = 0.54$), tandis qu'en 87, le taux devient négatif ($GRW = -1.46$) suite à l'émission massive des gamètes dès le premier jour de J2. En automne, la croissance de la

chair reprend plus rapidement chez le premier stock ($GRW = 1.43$) que chez le second stock ($GRW = 0.65$).

Globalement sur l'année de grossissement, la prise apparente de poids des huîtres du stock 1 est deux fois supérieure à celle des huîtres du stock 2, respectivement, $GRW = 491$ et 213 .

Les rapports des taux journaliers GRL / GRW montrent qu'en moyenne la prise de poids est supérieure aux allongements de la coquille (Tableau 11).

En 86, au printemps comme en automne ($GRL / GRW = 13$), la croissance pondérale est nettement dominante par rapport à l'allongement de la coquille. Ces deux périodes correspondent dans le cycle de l'huître aux phases de croissance les plus importantes. Par contre, pendant toute la période estivale de frai, la croissance pondérale est beaucoup plus faible que l'accroissement de la coquille.

En 87, les phénomènes semblent plus complexes. Pendant la phase printanière de croissance et la maturation les proportions respectives (rapports : 23 et 6) indiquent avec un gain de chair supérieur à l'accroissement de la coquille. Ensuite, la première phase de ponte est marquée par un rapport négatif, indiquant d'une part une perte importante de poids de chair et d'autre part un accroissement très faible de la coquille. Le rapport obtenu pour la période estivale montre que la prise de poids a été plus rapide que l'allongement des valves.

En automne, le rapport est similaire entre 86 et 87. Il correspond au repos sexuel pendant lequel les gains de nourriture sont investis dans la seule croissance, même ralentie.

2.3 Valeur énergétique de la chair

La valeur énergétique déterminée par la bombe calorimétrique est un reflêt du stade du cycle biologique de l'huître.

Malgré les faibles variations observées, les dosages effectués pendant l'année 86 (tableau 12) indiquent des valeurs maximales fin juin en fin de maturation (18.83 kJ.g^{-1}) et en début d'automne pendant la reprise de croissance (19.00 kJ.g^{-1}). Les valeurs les

Tableau 11: Croissance des huîtres: taux journaliers moyens de croissance pondérale (GRW) et de croissance en longueur (GRL) et rapport GRL / GRW (L / W) calculés entre deux campagnes successives (P); ainsi que taux annuels (yGRW et yGRL) et rapport yGRL / yGRW (yL/W).

| Stock | P | GRW | GRL | L/W | yGRW | yGRL | yL/W |
|-------|-------|-------|------|-------|------|------|------|
| 1 | A-J1 | 1,86 | 0,25 | 13,0 | 491 | 63 | 13 |
| | J1-J2 | 0,54 | 0,18 | 30,3 | | | |
| | J2-O | 0,26 | 0,09 | 35,0 | | | |
| | O-N | 1,43 | 0,18 | 13,0 | | | |
| 2 | A1-A2 | 1,50 | 0,35 | 23,0 | 213 | 70 | 33 |
| | A2-J1 | 0,64 | 0,04 | 6,0 | | | |
| | J1-J2 | -1,46 | 0,37 | -25,0 | | | |
| | J2-O1 | 0,49 | 0,18 | 37,0 | | | |
| | O1-O2 | 0,65 | 0,07 | 11,0 | | | |

Tableau 12: Valeurs énergétiques moyennes de la chair totale (V.E.) exprimées en kJoules par g de poids sec de chair. Pourcentages de glucides totaux (G.T.) et de glycogène (Gy) par rapport au poids sec total de chair, et pourcentage de glycogène rapporté aux glucides totaux (Gy / G). Valeurs moyennes pour les 66 huîtres utilisées à chaque campagne expérimentale (Camp).

| Année | Camp | V.E. | G.T. | Gy | Gy/G |
|-------|------|-------|------|------|-------|
| 1986 | A | 16,41 | 2,02 | 1,29 | 63,62 |
| | J1 | 18,79 | 4,53 | 2,92 | 64,50 |
| | J2 | 18,83 | 3,32 | 2,23 | 73,97 |
| | O | 19,00 | 5,62 | 3,66 | 65,12 |
| | N | 17,95 | 3,46 | 2,21 | 63,87 |
| 1987 | A1 | 16,87 | 2,27 | 1,39 | 61,23 |
| | J1 | 19,45 | 7,24 | 4,57 | 63,12 |
| | J2 | 15,05 | 7,34 | 4,94 | 67,30 |
| | O1 | 17,76 | 2,32 | 1,41 | 60,78 |
| | O2 | 16,95 | 4,68 | 1,15 | 24,57 |

plus faibles sont obtenues en début de croissance printanière (16.02 kJ.g^{-1}) et en milieu d'automne (17.95 kJ.g^{-1}) indiquant un appauvrissement de la valeur calorifique de la chair pendant cette période.

En 1987, la valeur la plus forte observée correspond à un état de maturité précoce début juin, et la valeur la plus faible illustre la libération des gamètes en J2.

2.4 Composition en sucres totaux et glycogène de la chair

De même que la valeur énergétique, les dosages biochimiques donnent des valeurs peu différentes d'une campagne à l'autre (Tableau 12). Elles indiquent cependant des tendances, avec, pour les deux stocks, les valeurs maximales des rapports "glycogènes : sucres totaux" correspondant à la fin de la maturation (en 86, J2 : 73.97 et en 87 J1 : 67.30) et les valeurs minimales correspondant au début de la croissance (en 86: 63.30 et en 87: 61.23) et au milieu de l'automne (en 86: 63.87 et en 87: 24.57). La très faible valeur obtenue en O2 87 correspond à la faible valeur énergétique de la chair et à des taux de croissance relative très faible également. Pendant cette période de repos sexuel, il semblerait que les conditions de vie des huîtres leur soient défavorables.

3. LES VARIABLES PHYSIOLOGIQUES LIEES AUX TRANSFERTS DE LA MATIERE PARTICULAIRE

Au vu des histogrammes présentant les valeurs moyennes de chaque variable physiologique durant les campagnes expérimentales (Fig. 17 à 23), il apparaît sur toutes les variables que l'activité physiologique a été plus importante en 1986 qu'en 1987. La comparaison intercampagnes indique cependant des variations du comportement d'un stock comparables à celles de l'autre stock.

3.1 La filtration

Plus de 5 litres d'eau et environ 1.5 litres, respectivement pour les stocks 1 et 2, ont été filtrés en moyenne par heure et par une huître standard de un gramme de poids sec (Tableaux 13 et 14). En 1986, la valeur la plus faible, 2.80 litres par heure, a été obtenue en novembre pendant la phase de repos sexuel, et la plus forte, 8.60 l par heure, fin juin, chez des animaux en fin de maturation (Fig. 17). En 1987 La plus petite valeur de taux de filtration, $0.99 \text{ l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS, obtenue en octobre, correspond à la phase de repos sexuel comme pour le premier stock, et la plus forte, $2.50 \text{ l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$, obtenue ici en avril, correspond à la phase de croissance maximale observée (Fig.17).

3.2 La rétention

La rétention a été étudiée quantitativement en déterminant la quantité de carbone organique particulaire retenue par unité de temps (Tableau 15) et qualitativement par l'établissement du diagramme du nombre de particules retenues par classes de taille entre $1.5 \mu\text{m}$ et $50 \mu\text{m}$ (Fig. 19).

3.2.1 Taux de rétention

Les valeurs moyennes des taux de rétention obtenues pour les stocks 1 et 2 sont respectivement: 0.68 mg POC et 0.21 mg POC par heure et par gramme de poids sec (Tableau 13, Fig. 18). En 1986 le taux de rétention le plus faible ($0.12 \text{ mg POC.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS) a été obtenu en novembre pendant la phase de repos sexuel, et le plus fort, observé fin juin en phase terminale de maturation ($1.60 \text{ mg POC.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS). En 1987, la valeur minimale, $0.10 \text{ mg POC.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS, a été obtenue en automne, et la valeur la plus forte, $0.39 \text{ mg POC.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS, fin juin, comme pour le premier stock, bien que cette dernière campagne corresponde pour le stock 2 au premier frai et non à la fin de la maturation.

3.2.2 Sélection des particules selon leur taille

C. gigas sélectionne les particules pour retenir préférentiellement les particules comprises entre 3 et $75 \mu\text{m}$. Le nombre de particules présentes dans les flux d'entrée et

Tableau 13: Physiologie de la nutrition liée à la matière particulaire: Valeurs moyennes (Moy), minimales (Min), et maximales (Max) obtenues à partir de toutes les campagnes d' une année pour les taux de filtration (CR $l.h^{-1}.g^{-1}$ PS) de rétention (Ret $mg\ POC.h^{-1}.g^{-1}$ PS), d' absorption (Abs $mg\ POC.h^{-1}.g^{-1}$ PS) et d' égestion (Egest $mg\ POC.h^{-1}.g^{-1}$ PS) de carbone organique particulaire rapportés au g de chair sèche d' animal.

| Année | Taux | CR | Ret | Abs | Egest |
|-------|------|------|------|------|-------|
| 1986 | Moy | 5,14 | 0,68 | 0,37 | 0,29 |
| | Min | 2,80 | 0,12 | 0,08 | 0,04 |
| | Max | 8,60 | 1,60 | 0,95 | 0,60 |
| 1987 | Moy | 1,47 | 0,21 | 0,14 | 0,08 |
| | Min | 0,99 | 0,10 | 0,03 | 0,05 |
| | Max | 2,50 | 0,39 | 0,28 | 0,11 |

Tableau 14: Taux de filtration moyens (CR) obtenus à chaque campagne expérimentale (Camp). Taux exprimés par g de poids sec d' animal ($l.h^{-1}.g^{-1}$ PS), et par individu ($l.h^{-1}.ind^{-1}$). Les écarts-type (σ) sont indiqués pour chaque valeur.

| Année | Camp | CR/gPS | σ | CR/ind | σ |
|-------|------|--------|----------|--------|----------|
| 1986 | A | 6,00 | 2,50 | 3,90 | 1,20 |
| | J1 | 5,30 | 1,20 | 6,70 | 2,00 |
| | J2 | 8,60 | 1,50 | 5,80 | 0,60 |
| | O | 3,00 | 0,90 | 4,10 | 2,00 |
| | N | 2,80 | 1,50 | 3,00 | 2,00 |
| 1987 | A | 2,50 | 1,20 | 2,80 | 1,40 |
| | J1 | 0,30 | 0,50 | 1,30 | 1,50 |
| | J2 | 1,40 | 0,40 | 1,96 | 0,70 |
| | O1 | 0,99 | 0,20 | 2,70 | 1,10 |
| | O2 | 1,30 | 0,50 | 2,50 | 2,00 |

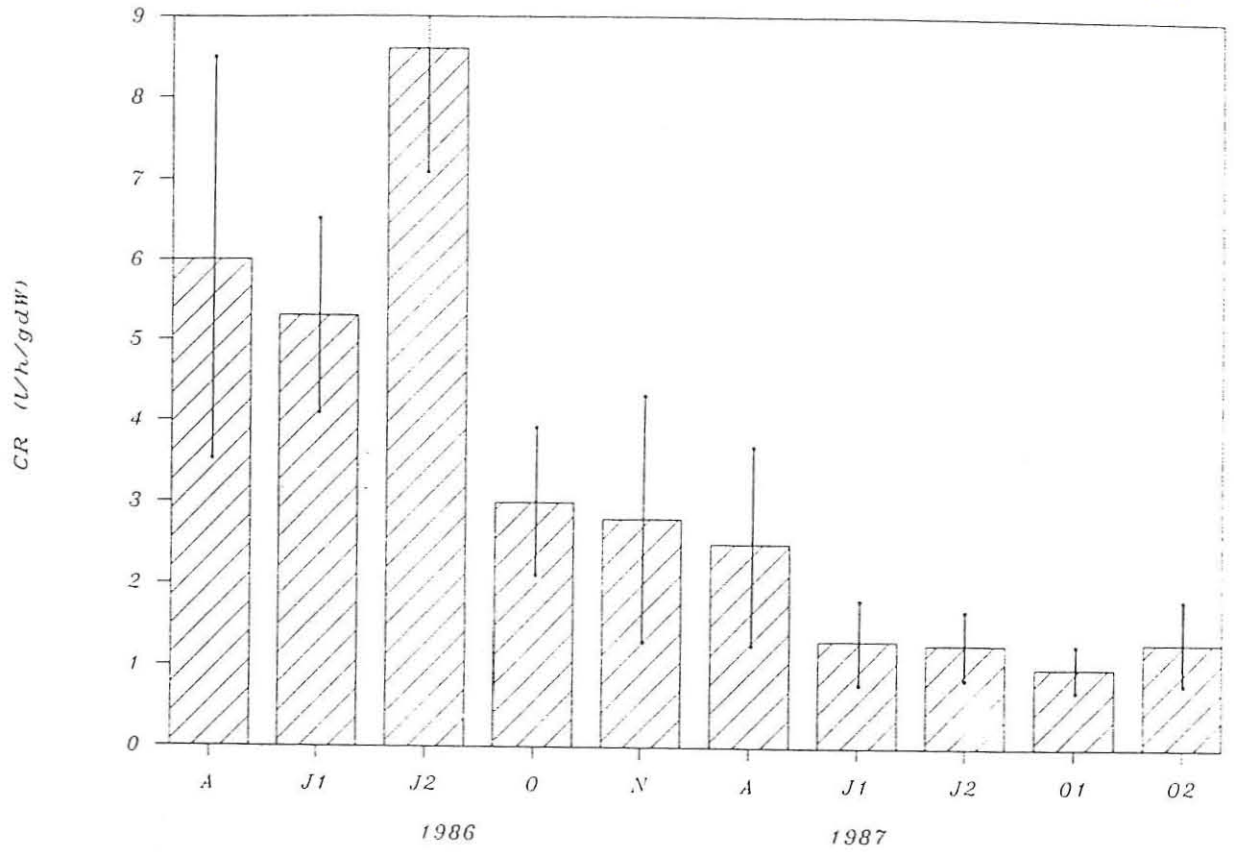


Figure 17: Taux de filtration moyens ($\text{l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS) et écarts-type correspondants à chaque campagne expérimentale en 1986 et en 1987.

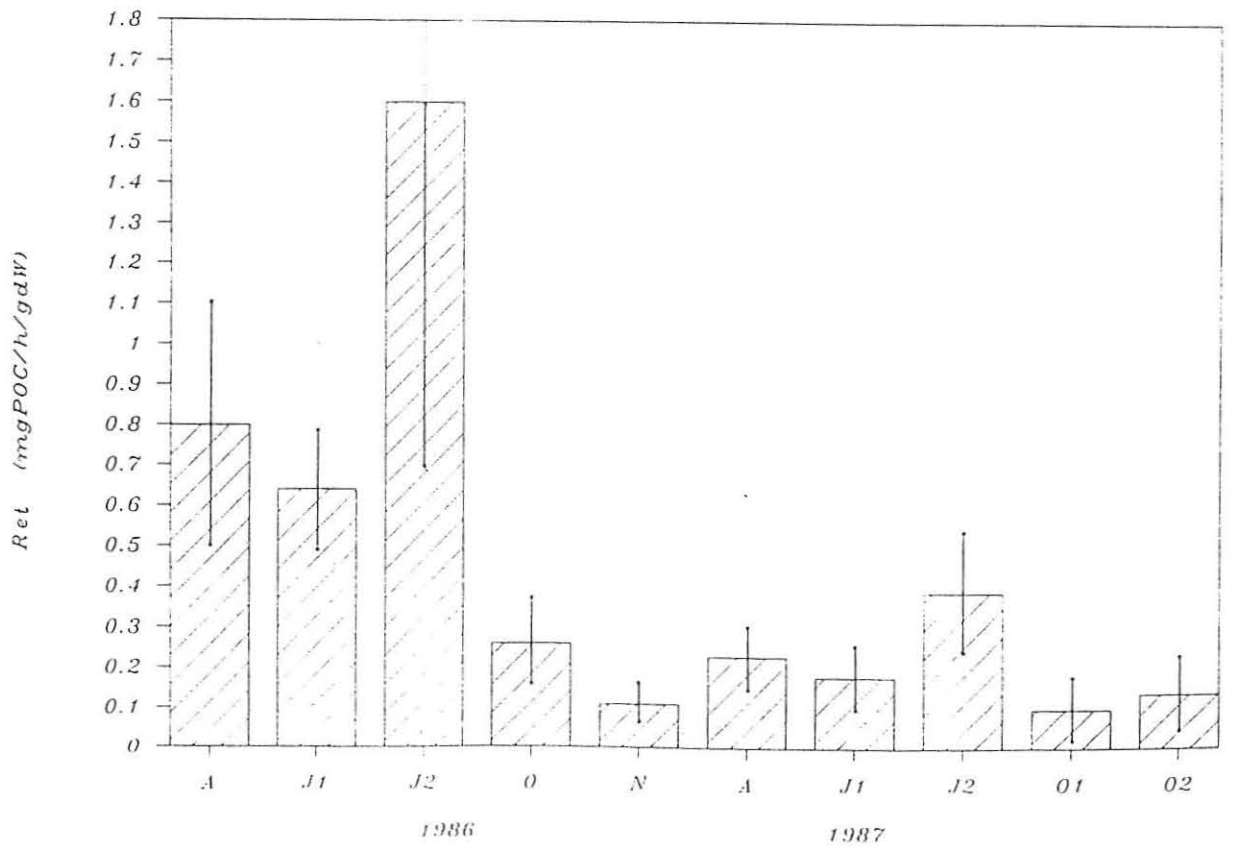


Figure 18: Taux de rétention moyens ($\text{mg POC.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS) et écarts-type correspondants à chaque campagne expérimentale en 1986 et en 1987.

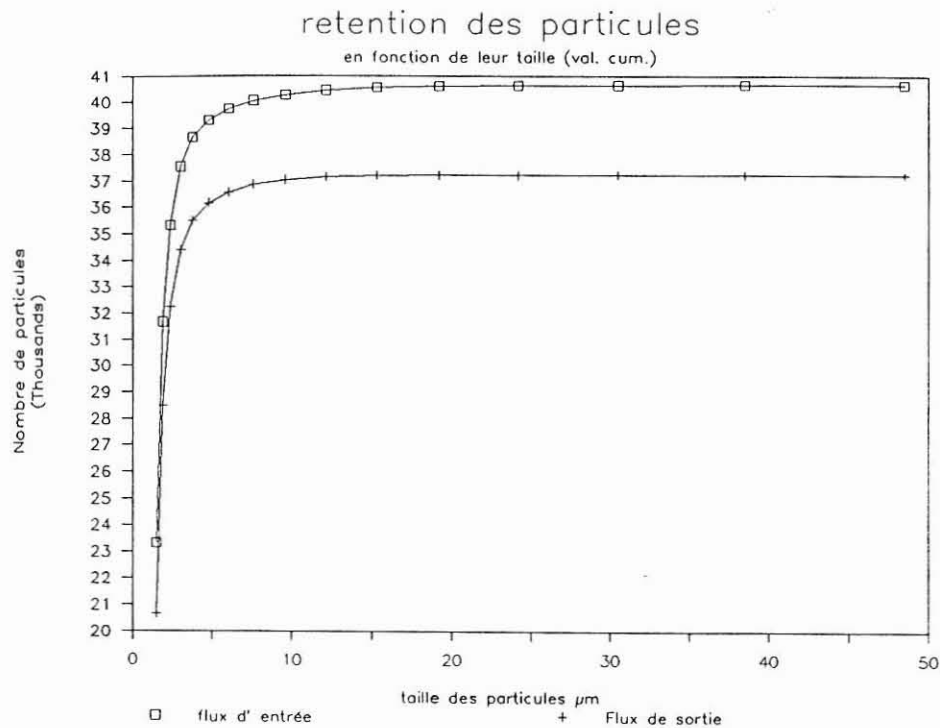


Figure 19: Rétention des particules selon leur taille: comptage des particules effectué au compteur Coulter avec une sonde à orifice de $100 \mu\text{m}$ pour les échantillons de la campagne J2 86 en amont et en aval des enceintes expérimentales. Représentation logarithmique des valeurs cumulées des nombres de particules en fonction de leur diamètre théorique.

Tableau 15: Taux moyens de rétention (Ret) de carbone organique particulaire (POC) rapportés au gramme de poids sec d'animal ($\text{mg POC} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{PS}$) et exprimés par individu ($\text{mg POC} \cdot \text{h}^{-1} \text{ind}^{-1}$). Valeurs obtenues à chaque campagne expérimentale (Camp). Les écarts-type (σ) sont indiqués pour chaque valeur.

| Année | Camp | Ret/gHS | σ | Ret/ind | σ |
|-------|------|---------|----------|---------|----------|
| 1986 | A | 0,80 | 0,30 | 0,50 | 1,00 |
| | J1 | 0,64 | 0,15 | 0,80 | 0,20 |
| | J2 | 1,60 | 1,30 | 1,10 | 0,50 |
| | O | 0,31 | 0,12 | 0,40 | 0,20 |
| | N | 0,12 | 0,05 | 0,15 | 0,09 |
| 1987 | A | 0,23 | 0,08 | 0,25 | 0,09 |
| | J1 | 0,18 | 0,08 | 0,32 | 0,10 |
| | J2 | 0,39 | 0,15 | 0,55 | 0,10 |
| | O1 | 0,10 | 0,09 | 0,24 | 0,20 |
| | O2 | 0,16 | 0,10 | 0,30 | 0,10 |

de sortie, c' est à dire avant et après la rétention par les huîtres, est présenté par classe de tailles dans la figure 19. Les courbes "cumulées" indiquent un écart croissant des nombres de particules de chaque classe de taille jusqu' à 10 μm . Plus le diamètre théorique des particules se rapproche de 10 μm , et plus l' huître retient les particules. Après 10 μm , l' écart reste stable jusqu' à 48.5 μm .

3.3 Absorption de la matière particulaire

3.3.1 Taux d'absorption du carbone organique disponible

Les valeurs des taux d'absorption du carbone organique particulaire sont consignées dans les tableaux 13 et 16, et présentées en figure 20.

En moyenne, pendant les phases étudiées, l'huître standard a absorbé 0.37 mg POC.h⁻¹.g⁻¹ PS en 1986 et 0.14 mg POC.h⁻¹.g⁻¹ PS en 1987. Les valeurs minimales se situent à l'automne pendant la phase de repos sexuel (0.08 mg POC.h⁻¹.g⁻¹PS en 1986 et 0.03 mg POC.h⁻¹.g⁻¹PS en 1987), et les plus élevées fin juin, en fin de maturation pour le premier stock (0.95 mg POC.h⁻¹.g⁻¹ PS),et pendant la ponte pour le second (0.28 mg POC.h⁻¹.g⁻¹PS).

3.3.2 Efficacités d'absorption

Les résultats obtenus (Tableau 28 page 90) montrent que les efficacités moyennes d'absorption sont comparables pour les deux stocks, entre 30 et 67 % en 86, et entre 35 et 72 % en 87. L'efficacité a été minimale chez les huîtres du stock 1 en octobre et maximale en novembre. Les huîtres du stock 2 ont des efficacités d'absorption faibles en automne pendant le repos sexuel et plus élevées fin juin pendant la ponte.

3.4 Matériel non absorbé et rejeté par égestion

Le taux moyen du matériel égéré a été en 1986 2 fois plus élevé qu'en 1987, respectivement égal à plus de 6.00 mg de matière sèche par heure et par gramme de poids sec d'animal et à plus de 3.00 mg.h⁻¹.g⁻¹PS. En 1986 les valeurs moyennes les

plus faibles ont été obtenues pendant les phases de maturation (J1) et de repos sexuel (N), avec, respectivement 4.38 mg et 4.28 mg de biodépôts. $\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS, et la valeur moyenne la plus élevée pendant les mêmes phases, mais pendant les campagnes J2 et O, avec plus de 8 mg égerés par heure. En 1987 la plus faible valeur moyenne a été mesurée pendant la maturation, avec 1.61 mg égerés. $\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS et la plus élevée, à l'automne en phase de repos sexuel, 5.85 mg. $\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS.

Il faut remarquer que les variations des taux de carbone organique égeré ne suivent pas celles des taux de matière totale égerée (Fig 21 et Tableau 17).

En moyenne 0.29 mg de carbone organique en 1986 et seulement 0.08 mg en 1987 ont été rejetés dans le milieu en une heure par l'huître standard. Les valeurs les plus faibles indiquent des taux similaires en 86 (0.04 mg POC. $\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS pendant le repos sexuel) et en 87 (0.05 mg. $\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS durant la phase de croissance). Les taux les plus élevés, 0.60 mg POC. $\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS en 86 et 0.11 mg POC. $\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS en 87 ont été obtenus en juin, respectivement pendant la phase de maturation et pendant la ponte.

Les proportions de POC dans les biodépôts, appartiennent pour les deux stocks aux mêmes gammes de valeurs (en 86 : de 0.90 à 7.00 %; et en 87 : de 1.30 à 6.50 %). Ce, malgré les différences observées dans les quantités totales de fèces et pseudofèces rejetés, plus grandes chez les huîtres du premier stock que chez celles du second.

En moyenne le POC représente environ 4 % du poids total de la matière égerée dans les deux stocks sous forme de fèces et de pseudofèces. La plus faible valeur a été obtenue à l'automne en phase de repos sexuel (0.93 % en 86 et 1.37 % en 87) et l'enrichissement maximal pendant la maturation (6.84 % en 86) et au début de la ponte (6.50 % en 87).

Tableau 16: Taux moyens d'absorption (Abs) de carbone organique particulaire (POC) rapportés au gramme de chair sèche d'animal ($\text{mg POC.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS) et exprimé par individu ($\text{mg POC.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$). Valeurs moyennes obtenues à chaque campagne d'étude (Camp). Les écarts-type (σ) sont portés pour chaque valeur.

| Année | Camp | Abs/gPS | σ | Abs/ind | σ |
|-------|------|---------|----------|---------|----------|
| 1986 | A | | | | |
| | J1 | 0,35 | 0,10 | 0,53 | 0,15 |
| | J2 | 0,95 | 0,39 | 0,64 | 0,15 |
| | O | 0,10 | 0,09 | 0,18 | 0,10 |
| | N | 0,08 | 0,04 | 0,09 | 0,06 |
| 1987 | A | 0,18 | 0,09 | 0,18 | 0,10 |
| | J1 | 0,11 | 0,08 | 0,12 | 0,06 |
| | J2 | 0,28 | 0,10 | 0,04 | 0,12 |
| | O1 | 0,03 | 0,02 | 0,09 | 0,06 |
| | O2 | 0,08 | 0,06 | 0,11 | 0,07 |

Tableau 17: Taux moyens d'égestion de biodépôts totaux (EgTot $\text{mg.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS) et de carbone organique particulaire (Eg mg.h^{-1}) rapporté au g de chair sèche d'animal (g PS) et exprimé par individu (ind). Ces valeurs moyennes et leurs écarts-type (σ) correspondent à chaque campagne expérimentale (Camp).

| Année | Camp | EgTot | σ | Eg/PS | σ | Eg/ind | σ |
|-------|------|-------|----------|-------|----------|--------|----------|
| 1986 | A | | | | | | |
| | J1 | 4,38 | 1,30 | 0,30 | 0,07 | 0,27 | 0,10 |
| | J2 | 8,77 | 1,90 | 0,60 | 0,20 | 0,46 | 0,08 |
| | O | 8,06 | 1,47 | 0,21 | 0,20 | 0,22 | 0,10 |
| | N | 4,28 | 0,75 | 0,04 | 0,01 | 0,06 | 0,00 |
| 1987 | A | 2,06 | 0,90 | 0,05 | 0,00 | 0,07 | 0,00 |
| | J1 | 1,61 | 0,80 | 0,07 | 0,03 | 0,08 | 0,05 |
| | J2 | 1,85 | 0,36 | 0,11 | 0,01 | 0,16 | 0,01 |
| | O1 | 3,91 | 0,96 | 0,07 | 0,03 | 0,15 | 0,10 |
| | O2 | 5,85 | 1,20 | 0,08 | 0,06 | 0,19 | 0,20 |

Tableau 18: Taux d'absorption ($\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS) et efficacités moyennes d'absorption (% de la quantité disponible) du carbone organique dissous (DOC mg), et des acides aminés libres dissous (FAA nM). Ecarts-types entre parenthèses. CROISS = Phase de croissance, MATUR = Phase de maturation, REPOS = Phase de repos sexuel.

| Phase | DOC mg/h | DOC (%) | FAA nM/h | FAA (%) |
|--------|--------------|------------|-------------|------------|
| CROISS | 0,059 (0,03) | 19 | 585 (337) | 77 |
| MATUR | 0,125 (0,09) | 38 | 750 (298) | 85 |
| REPOS | 0,063 (0,04) | 20 | 565 (312) | 66 |

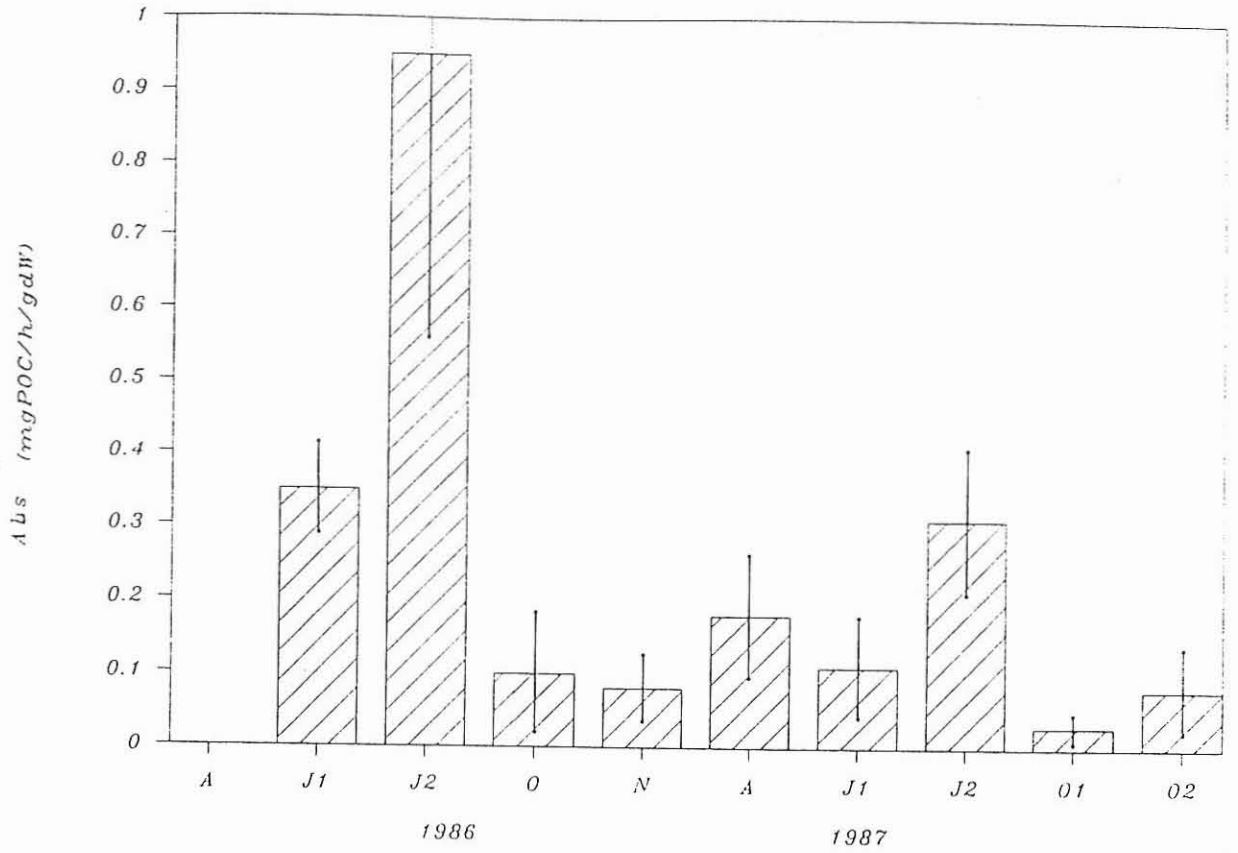


Figure 20: Taux d'absorption moyens (mg POC.h⁻¹.g⁻¹ PS) et écarts-type correspondants à chaque campagne expérimentale en 1986 et en 1987.

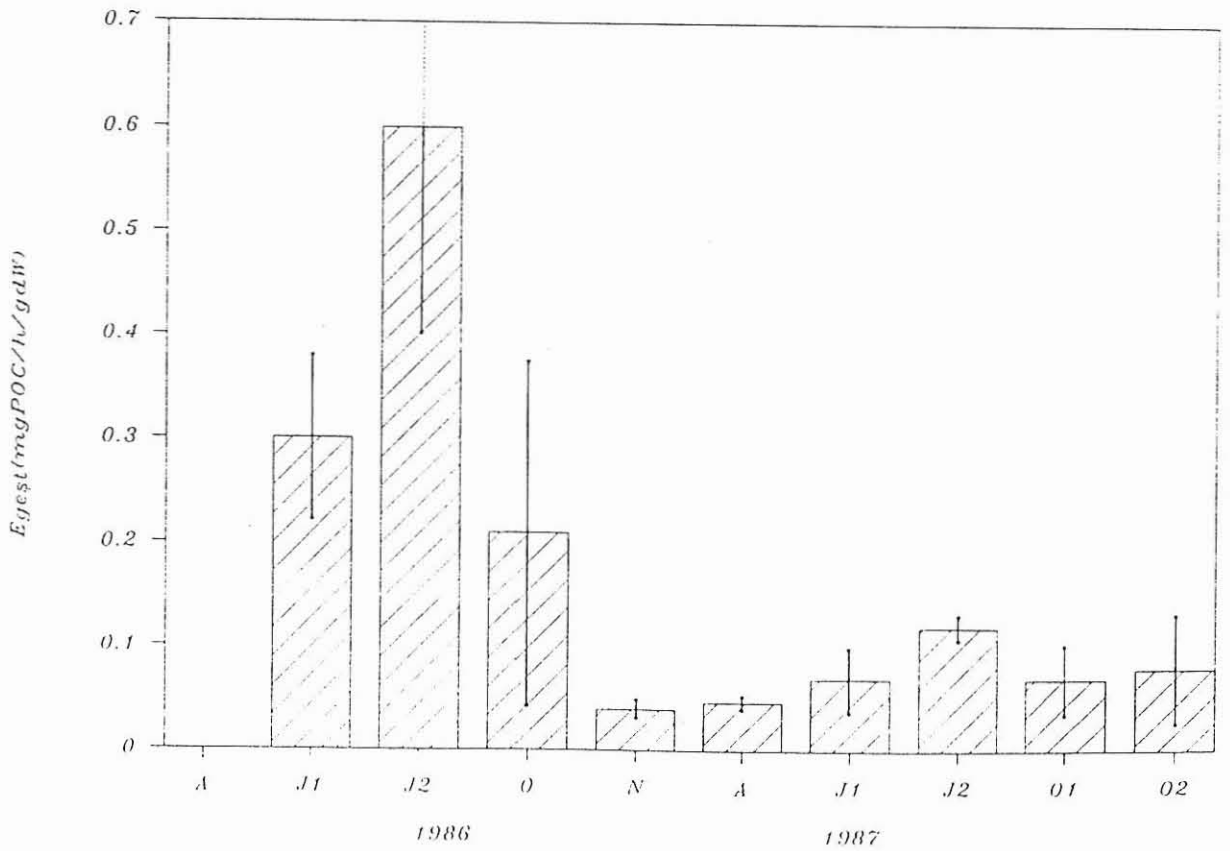


Figure 21: Taux d'égestion moyens (mg POC.h⁻¹.g⁻¹ PS) et écarts-type correspondants à chaque campagne expérimentale en 1986 et en 1987.

4. ACTIVITES PHYSIOLOGIQUES LIEES AUX TRANSFERTS DE LA MATIERE ORGANIQUE DISSOUE

Cette part de l'activité physiologique des huîtres a été mesurée exclusivement au cours de l'année 87, mais n'a pas été prise en compte pendant la période de ponte s'accompagnant d'un important relargage de substances dissoutes.

4.1 Absorption du carbone organique dissous

Avec une valeur moyenne de $0.125 \text{ mg DOC.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$ en juin au cours de la phase de maturation, correspondant à 38 % du DOC disponible dans le milieu, l'absorption (Tableau 18) est plus importante que lors des phases de croissance et de repos sexuel où elle représente en moyenne respectivement 0.059 mg et $0.063 \text{ mg DOC.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$, soit 19 et 20 % du DOC disponible.

4.2 Absorption des acides aminés libres dissous

Comme pour le DOC, le taux d'absorption des acides aminés est deux fois supérieur pendant la maturation ($0.75 \text{ nM d'acides aminés.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$) à ceux mesurés pendant la croissance ($0.58 \text{ nM.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$) et le repos sexuel ($0.57 \text{ nM.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$) (Tableau 18). Par contre, l'efficacité d'absorption est importante durant les trois phases étudiées avec un maximum durant la maturation. Elle représente en moyenne: 77, 85 et 66 % de la quantité totale des acides aminés disponibles.

L'analyse qualitative montre une absorption sélective des différents acides aminés, les plus abondants n'étant pas nécessairement les plus absorbés (Tableau 19 et Fig 22).

Pendant la phase de croissance les acides aminés dont le taux d'absorption est élevé ($> 60 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$) sont, la serine ($164 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$), l'ensemble

Tableau 19: Concentrations de chaque acide aminé (nmoles.l⁻¹) dans les flux d'entrée (E) et de sortie (S), taux d'absorption (Tx nmoles.h⁻¹.g⁻¹ PS) de chaque acide aminé par l'huître standard et efficacité d'absorption (Abs %) pour chaque phase du cycle étudiée.

| | CROISSANCE | | | | | MATURATION | | | | | REPOS SEXUEL | | | |
|---------|------------|-----|-----|-----|---------|------------|-----|-----|-----|----------|--------------|-----|-----|-----|
| | E | S | Tx | Abs | | E | S | Tx | Abs | | E | S | Tx | Abs |
| ASP | 38 | 5 | 46 | 87 | ASP | 130 | 6 | 160 | 95 | ASP | 17 | 3 | 24 | 82 |
| GLU | 30 | 10 | 28 | 67 | GLU | 80 | 20 | 78 | 75 | GLU | 10 | | 18 | 100 |
| ASN | 5 | | 7 | 100 | ASN | 50 | | 65 | 100 | ASN | 3 | | 5 | 100 |
| SER | 120 | 3 | 164 | 98 | SER | 50 | 10 | 52 | 8 | SER | 63 | 10 | 92 | 84 |
| GLN | 11 | | 15 | 100 | GLN | 16 | | 21 | 100 | GLN | 8 | | 14 | 100 |
| HIS | | | | | HIS | 10 | 3 | 9 | 70 | HIS | 2 | | 4 | 100 |
| GLY_THR | 65 | 16 | 69 | 75 | GLY_THR | 50 | 9 | 53 | 82 | (GLY_THR | 13 | 3 | 18 | 77 |
| ARG | | | | | ARG | | | | | ARG) | | | | |
| TAU | 28 | | 39 | 100 | TAU | 2 | | 2 | 100 | TAU | 4 | | 7 | 100 |
| TYR | 11 | 6 | 7 | 46 | TYR | 15 | 3 | 16 | 80 | TYR | 6 | | 11 | 100 |
| ALA | 50 | | 70 | 100 | ALA | 60 | 9 | 51 | 85 | ALA | 12 | 2 | 18 | 88 |
| TRP | | | | | TRP | 15 | 1 | 18 | 93 | TRP | 206 | 112 | 164 | 46 |
| MET | | | | | MET | 1 | | 3 | 100 | MET | | | | |
| VAL | 22 | | 31 | 100 | VAL | 30 | 4 | 34 | 87 | VAL | 13 | 2 | 19 | 85 |
| PHE | 6 | | 8 | 100 | PHE | 12 | | 16 | 100 | PHE | 6 | | 11 | 100 |
| ILE | 13 | 2 | 15 | 85 | ILE | 20 | 3 | 22 | 85 | ILE | 20 | 14 | 11 | 30 |
| LEU | 38 | | 53 | 100 | LEU | 40 | 4 | 47 | 90 | LEU | 40 | 5 | 61 | 88 |
| ORN | 93 | 80 | 18 | 14 | ORN | 80 | 20 | 78 | 75 | ORN | 50 | 3 | 82 | 94 |
| LYS | 11 | | 15 | 100 | LYS | 30 | 10 | 26 | 67 | LYS | 18 | 13 | 9 | 28 |
| TOTAL | 541 | 122 | 585 | 77 | TOTAL | 691 | 102 | 750 | 85 | TOTAL | 491 | 167 | 565 | 66 |

1987

Avril

Juin

Octobre

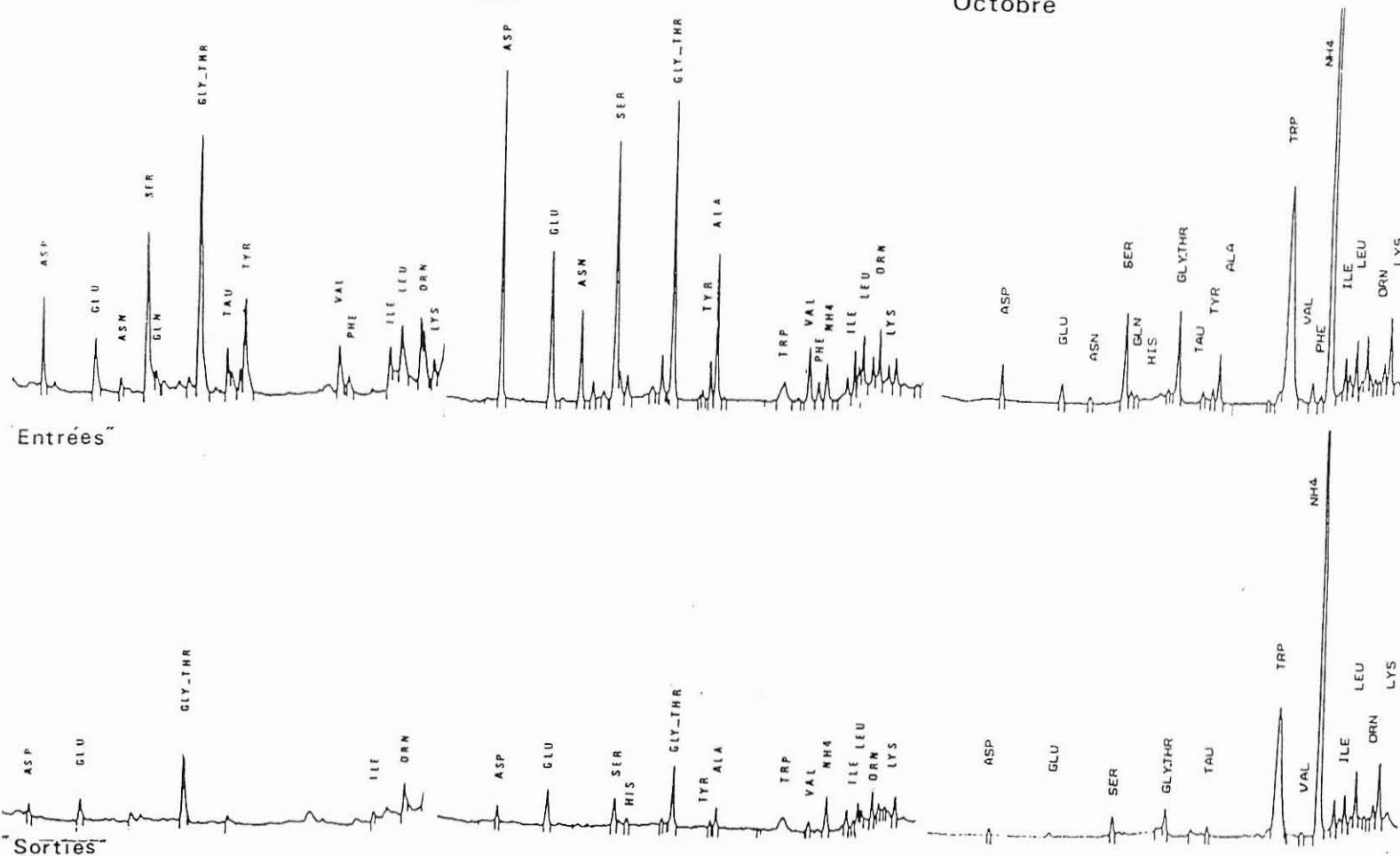


Figure 22: Chromatogrammes des acides aminés présents en amont (Entrées) et en aval (Sorties) du flux d'eau traversant l'enceinte expérimentale: la surface des pics est proportionnelle à la concentration des acides aminés. Résultats présentés pour les phases de croissance (Avril), de maturation (Juin), et de repos sexuel (Octobre).

glycine-thréonine ($69 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$) et l'alanine ($70 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1}.\text{PS}$). Les moins absorbés ($< 10 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$) sont, l'asparagine, la tyrosine et la phenylalanine. L'efficacité d'absorption la plus élevée (supérieure à 90 %) est observée pour l'asparagine, la serine, la taurine, la phenylalanine, la leucine et la lysine, l'acide aminé le moins absorbé étant l'ornithine (14 %).

Lors de la phase de maturation, les taux d'absorption les plus élevés ($> 60 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$) concernent quatre acides aminés: l'acide aspartique ($160 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$), l'acide glutamique ($78 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$), l'asparagine ($65 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$) et l'ornithine ($78 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$). Les acides aminés les moins absorbés ($< 10 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$), sont l'histidine, la taurine, et la méthionine. Les pourcentages d'absorption sont élevés et supérieurs à 90 % pour l'acide aspartique, l'asparagine, la glutamine, la taurine, le tryptophane, la méthionine et la phenylalanine, la serine étant l'acide aminé le plus faiblement absorbé (8 %).

Durant la phase de repos sexuel quatre acides aminés ont été absorbés à raison de plus de 60 nmoles.h^{-1} par l'huître standard : la serine ($92 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$), le tryptophane ($164 \text{ nmole.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$), la leucine ($61 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$) et l'ornithine ($82 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$). L'asparagine, l'histidine, la taurine et la lysine sont absorbées à des taux inférieurs à $10 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$. Plus de 90 % de l'acide glutamique, l'asparagine, la glutamine, l'histidine, la taurine, la tyrosine, la phenylalanine et l'ornithine sont absorbés. Aucun acide aminé n'est pendant cette phase absorbé à moins de 10 %, les efficacités d'absorption les plus faibles, concernent la lysine (28 %) et l'isoleucine (30 %).

5. ACTIVITES METABOLIQUES

De même que pour les variables relatives à l'activité de nutrition liée au matériel particulière, l'activité métabolique est beaucoup plus importante en 86 qu'en 87 (Fig 23 et 24).

Tableau 20: Taux moyens de consommation d'oxygène (V_{O_2}) correspondant à chaque campagne expérimentale (Camp) rapportés au g de chair sèche d'animal ($\text{ml.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS) et exprimé par individu ($\text{ml.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$). Les écarts-type (σ) sont portés pour chaque valeur.

| Année | Camp | V_{O_2}/gPS | σ | V_{O_2}/ind | σ |
|-------|------|----------------------|----------|----------------------|----------|
| 1986 | A | 7,80 | 1,90 | 5,40 | 0,90 |
| | J1 | 3,20 | 1,10 | 4,20 | 1,80 |
| | J2 | 4,40 | 3,00 | 2,90 | 1,50 |
| | O | 2,70 | 0,80 | 4,60 | 1,50 |
| | N | 0,90 | 0,40 | 1,30 | 0,09 |
| 1987 | A | 0,21 | 0,16 | 0,23 | 0,10 |
| | J1 | 0,24 | 0,10 | 0,40 | 0,20 |
| | J2 | 1,10 | 0,90 | 1,50 | 1,00 |
| | O1 | 0,35 | 0,20 | 0,84 | 0,60 |
| | O2 | 0,30 | 0,09 | 0,70 | 0,40 |

Tableau 21: Taux moyens d'excrétion d' NH_4 (V_{NH_4}) obtenus à chaque campagne expérimentale (Camp) rapportés au g de chair sèche d'animal ($\mu\text{M.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS) et exprimé par individu ($\mu\text{M.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$). Les écarts-type (σ) sont portés pour chaque valeur.

| Année | Camp | V_{NH_4}/g | σ | V_{NH_4}/i | σ |
|-------|------|----------------------------|----------|----------------------------|----------|
| 1986 | A | | | | |
| | J1 | 5,40 | 1,30 | 7,00 | 2,00 |
| | J2 | 5,00 | 2,00 | 3,30 | 0,80 |
| | O | 0,03 | 0,01 | 0,10 | 0,02 |
| | N | 2,10 | 0,20 | 2,90 | 0,20 |
| 1987 | A | 1,29 | 0,40 | 1,42 | 0,50 |
| | J1 | 0,39 | 0,20 | 0,70 | 0,50 |
| | J2 | 2,60 | 0,60 | 3,60 | 1,00 |
| | O1 | | | | |
| | O2 | 0,50 | 0,40 | 1,10 | 0,80 |

Tableau 22: Taux de consommation d'oxygène (V_{O_2} $\text{ml.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS) et d'excrétion d'ammoniaque (V_{NH_4} $\mu\text{M.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS): valeurs moyennes (Moy) et extrêmes (Min et Max) de l'ensemble des données d'une année.

| Année | | V_{O_2} | V_{NH_4} |
|-------|-----|-----------|-------------------|
| 1986 | Moy | 3,80 | 3,13 |
| | Min | 0,90 | 0,03 |
| | Max | 7,80 | 5,40 |
| 1987 | Moy | 0,44 | 1,20 |
| | Min | 0,21 | 0,39 |
| | Max | 1,10 | 2,60 |

5.1 Taux de respiration (Tableau 20)

En moyenne 3.80 ml d'O₂ ont été consommés en 86 et 0.44 ml en 87 par heure et par l'huître standard (Tableau 22). Pour le stock 1, la plus faible consommation, 0.90 ml d'O₂.h⁻¹.g⁻¹ PS a été obtenue en novembre pendant la phase de repos sexuel; la consommation la plus élevée, 7.8 ml d'O₂.h⁻¹.g⁻¹ PS, correspond à la phase maximale de croissance en avril. En 1987, la quantité d'oxygène consommée a été la plus faible en avril pendant la croissance maximale (0.21 ml d'O₂.h⁻¹.g⁻¹ PS) et la plus élevée fin juin au moment de la ponte (1,10 ml d'O₂.h⁻¹.g⁻¹ PS). Notons que les écarts entre les différentes valeurs sont très faibles chez les huîtres du second stock.

5.2 Taux d'excrétion (Tableau 21)

En moyenne, l'huître standard a excrété 3.13 μmole d'ammoniaque par heure en 86 et 1.20 μmole de NH₄.h⁻¹.g⁻¹ PS en 87. Chez le premier stock la valeur la plus faible, 0.03 μmole de NH₄.h⁻¹.g⁻¹ PS, correspond, comme pour le taux de respiration, à la phase de repos sexuel, et le taux d'ammoniaque excrété le plus élevé, 5.40 μmole.h⁻¹.g⁻¹ PS, a été observé début juin pendant la phase de maturation. Chez le second stock, le plus faible taux de NH₄, 0.39 μmole.h⁻¹.g⁻¹ PS, a été excrété début juin par l'huître standard pendant la phase de maturation, l'excrétion la plus importante, 2.60 μmole de NH₄.h⁻¹.g⁻¹ PS a été mesuré fin juin en début de ponte (Tableau 22).

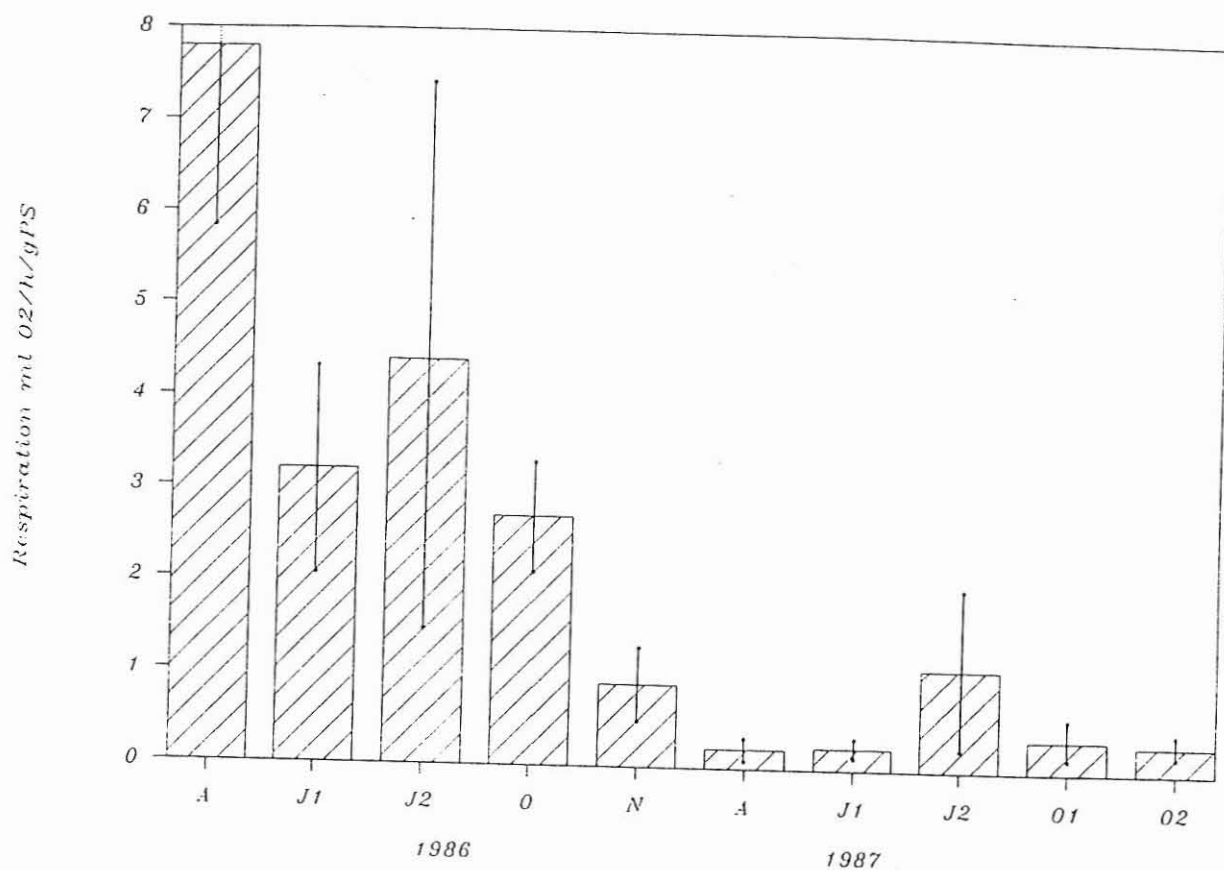


Figure 23: Taux moyens de respiration (ml O₂·h⁻¹·g⁻¹ PS) et écarts-type correspondants à chaque campagne expérimentale en 1986 et en 1987.

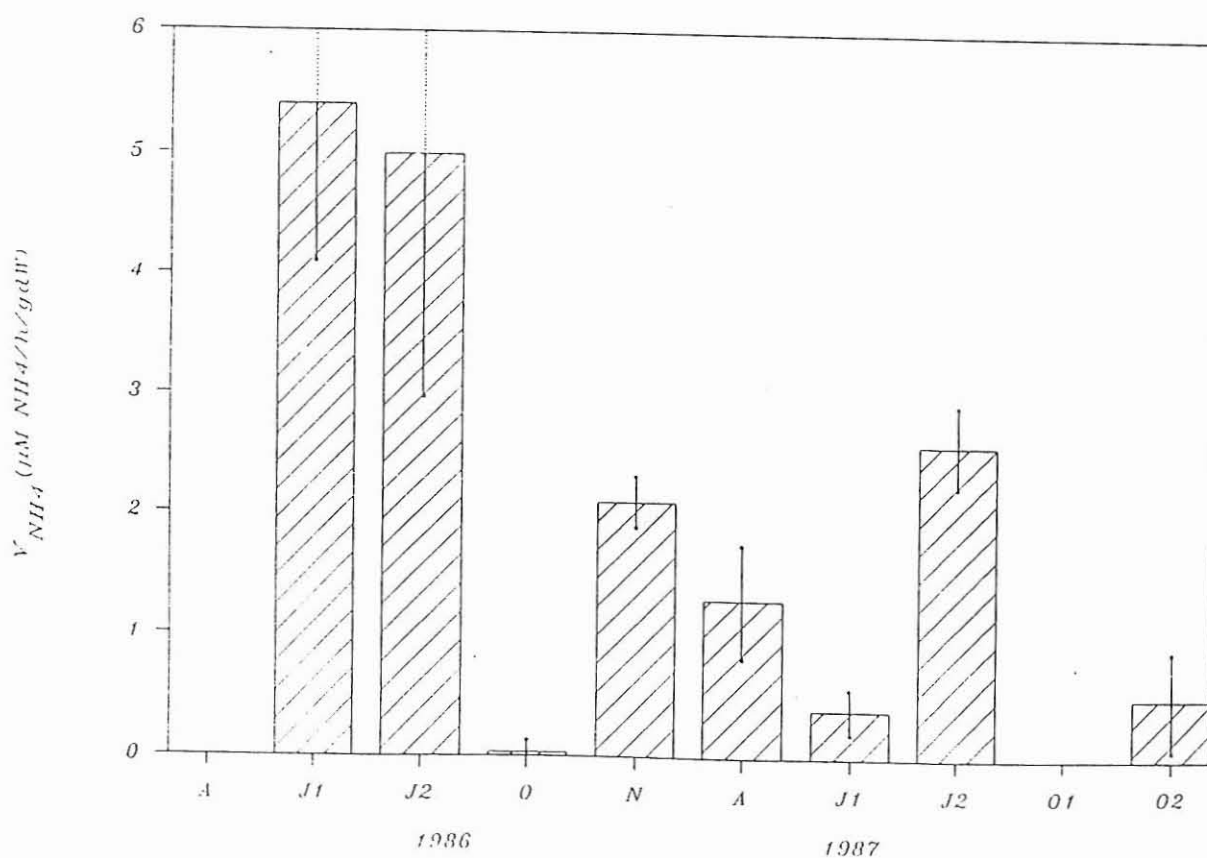


Figure 24: Taux moyens d'excretion d'ammoniaque (μmoles NH₄·h⁻¹·g⁻¹ PS) et écarts-type correspondants à chaque campagne expérimentale en 1986 et en 1987.

6. CORRELATIONS DES ACTIVITES PHYSIOLOGIQUES AVEC LES PARAMETRES BIOTIQUES ET ABIOTIQUES

6.1. Détermination des dépendances

6.1.1. Dépendance avec les conditions du milieu

Le test des rangs de Kendall a privilégié l'hypothèse H_0 d'indépendance des variables par rapport à la majorité des facteurs mesurés dans le milieu ($S\%$, O_2 , NH_4 , SM , $Chla$). Par contre cette hypothèse H_0 a été rejetée pour les tests concernant la dépendance entre la plupart des variables physiologiques et, la température d'une part et la quantité de carbone organique particulaire disponible dans le milieu d'autre part.

En 1986, l'ensemble des variables physiologiques étudiées s'est avéré dépendant de la température. En 1987, seul le taux de filtration est indépendant de la température.

De même que pour le facteur température, en 1986, toutes les variables physiologiques sont corrélées au POC, et en 1987, la seule variable indépendante de POC est le taux de filtration.

6.1.2 Dépendance avec les paramètres descripteurs du modèle biologique

Le test des rangs de Kendall a privilégié le rejet de l'hypothèse H_0 d'indépendance entre le poids sec de chair (W) des huîtres et toutes les variables physiologiques du premier stock; et entre W et les taux de filtration, de rétention et d'absorption dans le second stock.

6.2 Equations de régression caractérisant les dépendances entre variables physiologiques et conditions du milieu

6.2.1. Dépendances avec la température (Tableau 23)

La dépendance du taux de filtration avec la température du milieu répond en 1986 aux caractéristiques d'une régression linéaire de la forme :

$$CR = -4.4 + 0.50 T \quad (\text{Fig 25})$$

La corrélation ($R = 0.73$, $ddl = 80$) est significative au seuil $\alpha = 1\%$. La dépendance est positive, dans la gamme des températures mesurées, le taux de filtration augmente de façon linéaire avec la température.

En 1987, l'hypothèse H_0 d'indépendance a été acceptée.

En 1986 comme en 1987, la dépendance entre rétention et température du milieu est décrite par une fonction exponentielle de la forme :

$$\text{en 1986 : } Ret = 37 \cdot 10^{-4} \times e^{0.25 T}$$

$$\text{en 1987 : } Ret = 25 \cdot 10^{-7} \times e^{0.47 T} \quad (\text{Fig 26})$$

Les coefficients de corrélations respectifs, $R = 0.89$ ($ddl = 80$) et $R = 0.65$ ($ddl = 51$), indiquent des dépendances significatives au seuil $\alpha = 1\%$. Ces dépendances sont positives et signifient que le taux de rétention augmente de façon exponentielle avec la température entre 13 et 24 °C.

De même que pour les taux de rétention, la dépendance entre taux d'absorption et température est décrite en 1986, comme en 1987 par une fonction exponentielle :

$$1986 : Abs = 5.0 \cdot 10^{-3} \times e^{0.20 T}$$

$$1987 : Abs = 2.6 \cdot 10^{-8} \times e^{0.80 T} \quad (\text{Fig 27})$$

Les corrélations respectives, $R = 0.79$ ($ddl = 80$) et $R = 0.70$ ($ddl = 51$), sont significatives au seuil $\alpha = 1\%$. Elles correspondent à des dépendances positives, les taux d'absorption augmentant de façon exponentielle avec la température entre 13 et 24 °C.

En 1986, comme en 1987, les dépendances entre le taux d'égestion exprimé en $\text{mg POC} \cdot \text{h}^{-1}$ et les températures sont décrites par des fonctions puissance :

$$1986 : Egest = 4 \cdot 10^{-7} \times T^{4.45}$$

$$1987 : Egest = 1.5 \cdot 10^{-8} \times T^{5.26} \quad (\text{Fig 28})$$

Les coefficients de corrélation respectifs, $R = 0.89$ ($ddl = 80$) et $R = 0.37$ ($ddl = 51$), sont significatifs au seuil $\alpha = 1\%$. Les taux d'égestion ont augmenté d'autant plus que la température s'élevait dans les limites des températures enregistrées au cours des expériences.

Tableau 23: Equations des régressions correspondant aux corrélations entre les variables physiologiques (Y) et la température (T); degrés de liberté (ddl) et coefficient de corrélation (R).

| Année Variable | Y = F(T) | Fonction | ddl | R |
|-----------------|---------------------------------|-------------|-----|------|
| 1986 FILTRATION | $-4.24 + 0.50 T$ | linéaire | 80 | 0,73 |
| RETENTION | $0.004 \times e^{0.25 T}$ | exponentiel | 80 | 0,89 |
| — ABSORPTION | $0.005 \times e^{0.20 T}$ | exponentiel | 80 | 0,79 |
| EGESTION | $4.10^{-7} \times T^{4.45}$ | puissance | 80 | 0,89 |
| — EXCRETION | $-0.55 + 0.19 T$ | linéaire | 80 | 0,32 |
| RESPIRATION | $-3.29 + 0.34 T$ | linéaire | 80 | 0,79 |
| 1987 FILTRATION | X | X | X | X |
| RETENTION | $25.10^{-7} \times e^{0.47 T}$ | exponentiel | 51 | 0,65 |
| ABSORPTION | $2.6.10^{-8} \times e^{0.80 T}$ | exponentiel | 51 | 0,70 |
| EGESTION | $1.5.10^{-8} \times T^{5.26}$ | puissance | 51 | 0,37 |
| EXCRETION | $-14.7 + 0.84 T$ | linéaire | 51 | 0,87 |
| RESPIRATION | $-5.75 + 0.33 T$ | linéaire | 51 | 0,66 |

Tableau 24: Equations de régression correspondant aux corrélations entre les variables physiologiques (Y) et la concentration en carbone organique particulaire (POC); degré de liberté (ddl) et coefficient de corrélation (R).

| Année Variable | Y = F(POC) | Fonction | ddl | R |
|-----------------|-----------------------------|---------------|-----|------|
| 1986 FILTRATION | $0.90 + 36.13 POC$ | linéaire | 80 | 0,75 |
| RETENTION | $-0.48 + 10.30 POC$ | linéaire | 80 | 0,91 |
| ABSORPTION | $-0.28 + 5.78 POC$ | linéaire | 80 | 0,87 |
| EGESTION | $13.06 \times POC^{1.85}$ | puissance | 80 | 0,92 |
| EXCRETION | $0.91 + 17.95 POC$ | linéaire | 80 | 0,42 |
| RESPIRATION | $8.53 + 2.39 \ln(POC)$ | logarithmique | 80 | 0,79 |
| 1987 FILTRATION | X | X | X | X |
| RETENTION | $0.07 \times e^{5.36 POC}$ | exponentiel | 51 | 0,73 |
| ABSORPTION | $0.023 \times e^{7.65 POC}$ | exponentiel | 51 | 0,67 |
| EGESTION | $0.34 \times POC^{0.81}$ | puissance | 51 | 0,66 |
| EXCRETION | $-0.24 + 7.15 POC$ | linéaire | 51 | 0,74 |
| RESPIRATION | $-0.05 + 3.31 POC$ | linéaire | 51 | 0,66 |

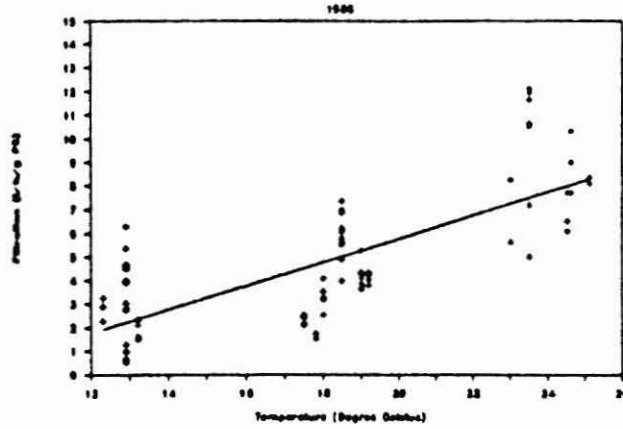


Figure 25: Augmentation du taux de filtration en fonction de la température de l'eau en 1986: CR = $-4.24 + 0.50 T$.

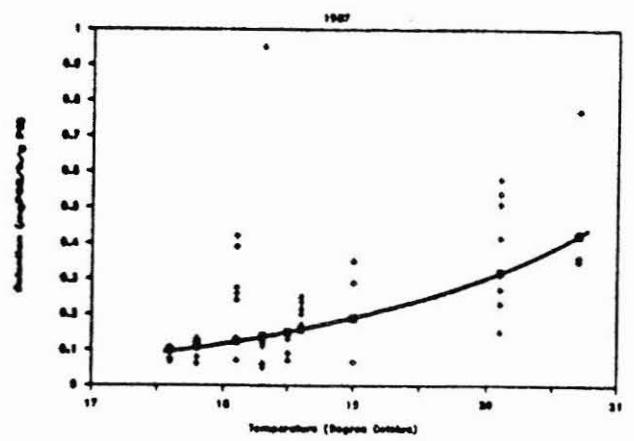
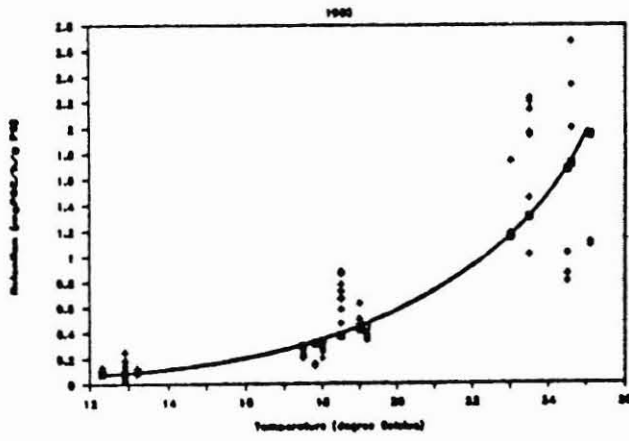


Figure 26: Augmentation exponentielle du taux de rétention en fonction de la température de l'eau.
 En 1986, $Ret = 3.7 \cdot 10^{-3} \times e^{0.25T}$ (ddl = 80, R = 0.89)
 En 1987, $Ret = 2.5 \cdot 10^{-5} \times e^{0.47T}$ (ddl = 51, R = 0.65).

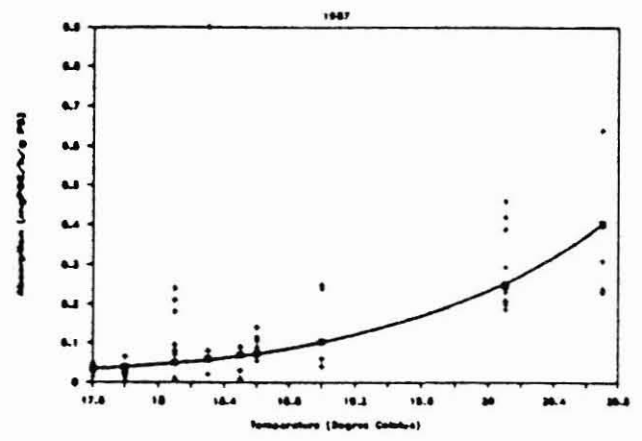
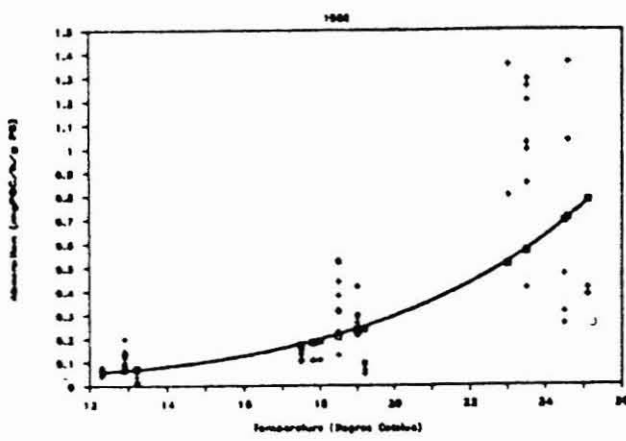


Figure 27: Augmentation exponentielle du taux d'absorption en fonction de la température de l'eau.
 En 1986, $Abs = 5 \cdot 10^{-3} \times e^{0.20T}$ (ddl = 80, R = 0.79)
 En 1987, $Abs = 2.6 \cdot 10^{-8} \times e^{0.80T}$ (ddl = 51, R = 0.70)

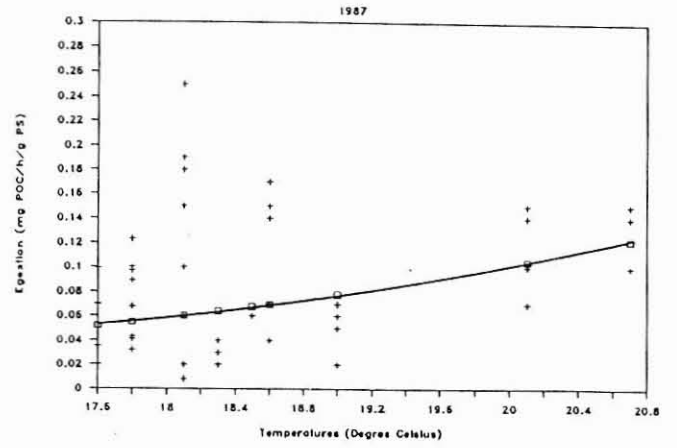
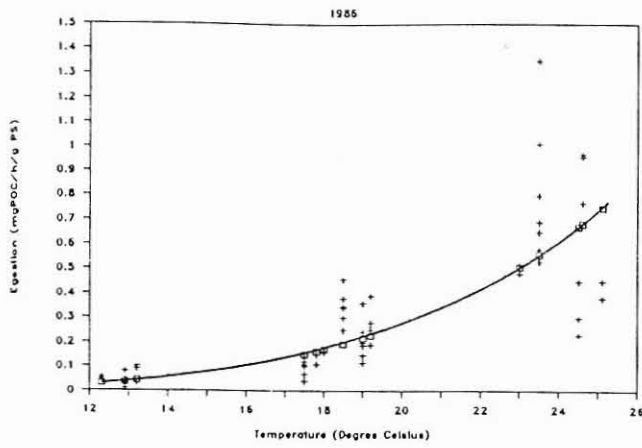


Figure 28: L'augmentation du taux d'égestion en fonction de la température suit une fonction puissance.

En 1986: $E_{gest} = 4 \cdot 10^{-7} \times T^{4.45}$ (ddl = 80, R = 0.89)

En 1987: $E_{gest} = 1.5 \cdot 10^{-8} \times T^{5.26}$ (ddl = 51, R = 0.37).

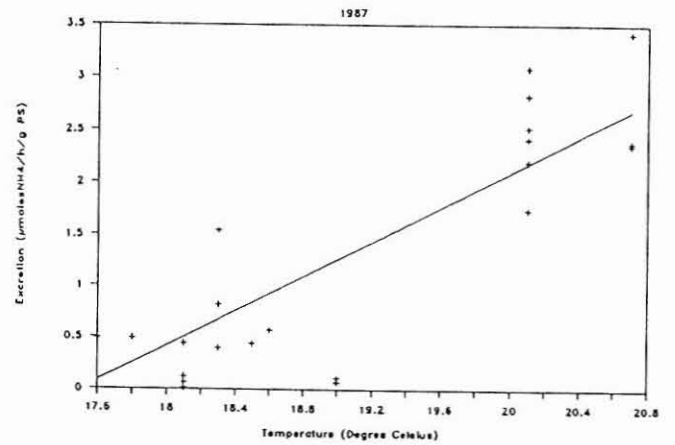
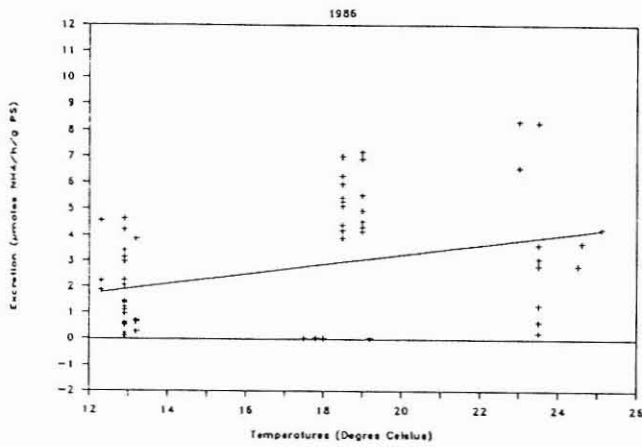


Figure 29: Augmentation linéaire du taux d'excrétion en fonction de la température de l'eau.

En 1986: $V_{NH4} = -0.55 + 0.19 T$ (ddl = 80, R = 0.32)

En 1987: $V_{NH4} = -14.70 + 0.84 T$ (ddl = 51, R = 0.87).

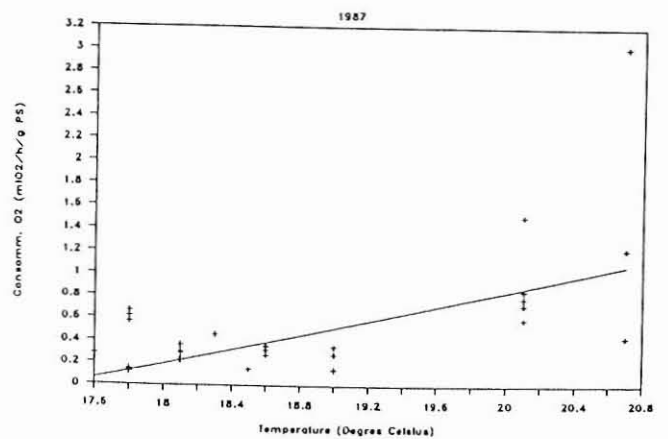
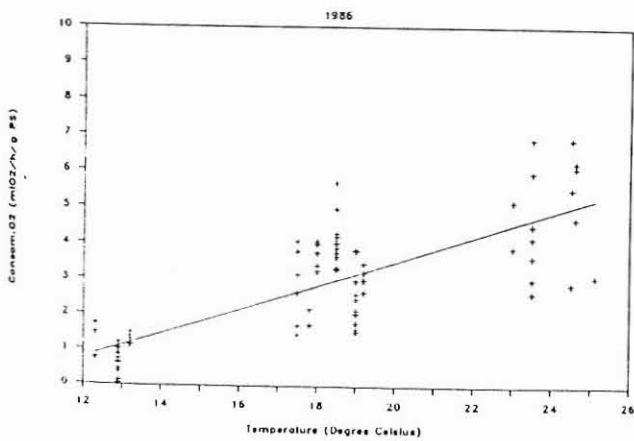


Figure 30: Augmentation linéaire du taux de consommation d'oxygène en fonction de la température de l'eau.

En 1986: $V_{O2} = -3.29 + 0.34 T$ (ddl = 80, R = 0.79)

En 1987: $V_{O2} = -5.75 + 0.33 T$ (ddl = 51, R = 0.66).

Des fonctions linéaires décrivent les dépendances entre taux d'excrétion et température pour les stocks 1 et 2:

$$1986 : V_{\text{NH}_4} = -0.55 + 0.19 T$$

$$1987 : V_{\text{NH}_4} = -14.70 + 0.84 T \quad (\text{Fig 29})$$

Les coefficients de corrélation respectifs, $R = 0.32$ (ddl = 80) et $R = 0.87$ (ddl = 51), indiquent des dépendances positives significatives ($\alpha = 1 \%$). Le taux d'excrétion a donc augmenté de façon linéaire avec la température entre 13 et 24 °C.

En 1986, comme en 1987, la relation entre taux de consommation d'oxygène et température est décrite par une fonction linéaire:

$$1986 : V_{\text{O}_2} = -3.29 + 0.34 T$$

$$1987 : V_{\text{O}_2} = -5.75 + 0.33 T \quad (\text{Fig 30})$$

$R = 0.79$ (ddl = 80) en 1986 et $R = 0.66$ (ddl = 51) en 1987. La dépendance positive est significative dans les deux cas au seuil $\alpha = 1 \%$, le taux de consommation d'oxygène augmentant de façon linéaire avec la température entre 13 et 24°C.

6.2.2 Dépendances des variables physiologiques avec la quantité de carbone organique particulaire (POC) disponible dans le milieu (Tableau 24)

De même qu'avec la température, la dépendance entre le taux de filtration et le POC, décrite de façon linéaire, n'est significative qu'en 1986:

$$\text{CR} = 0.90 + 36.13 T \quad (\text{Fig. 31})$$

$R = 0.75$ (ddl = 80). La corrélation est significative au seuil $\alpha = 1 \%$.

Des dépendances existent de façon significative entre les taux de rétention et POC en 1986 et 1987, mais elle ne sont pas décrites par la même fonction:

1986 : la relation est décrite par une fonction linéaire:

$$\text{Ret} = -0.48 + 10.30 [\text{POC}] \quad (\text{Fig 32})$$

Le coefficient de corrélation $R = 0.91$ (ddl = 80) est significatif au seuil $\alpha = 1 \%$. La quantité de nourriture retenue par les huîtres du stock 1 a donc augmenté de façon linéaire avec le POC disponible dans le milieu (entre 0.04 mg.l⁻¹ et 0.23 mg.l⁻¹).

1987 : La dépendance est décrite par une fonction exponentielle, comme elle l'était pour les activités de rétention des deux stocks liées à la température du milieu.

$$Ret = 0.07 \times e^{5.36 \text{ POC}} \quad (\text{Fig 32})$$

Le coefficient $R = 0.73$ (ddl = 51) indique une corrélation significative au seuil de $\alpha = 1 \%$.

L'augmentation du taux de rétention a suivi celle de la concentration en POC du milieu de façon exponentielle dans les limites des valeurs prises par POC dans l'étude.

De même que pour le taux de rétention, les relations entre celui d'absorption et le POC disponible sont décrites en 1986 par une fonction linéaire (entre 0.04 et 0.23 mg.l⁻¹), et en 1987 par une fonction exponentielle (entre 0.06 et 0.30 mg.l⁻¹ de POC):

$$1986 : ABS = -0.28 + 5.78 [POC] \quad (\text{Fig 33})$$

Le coefficient de corrélation $R = 0.87$ (ddl = 80) est significatif au seuil $\alpha = 1 \%$.

$$1987 : Abs = 0.023 \times e^{7.65 [POC]} \quad (\text{Fig 33})$$

$R = 0.67$ (ddl = 51). La corrélation est significative au seuil $\alpha = 1 \%$.

Les dépendances du taux d'égestion avec POC sont significatives en 1986 et en 1987, toutes deux décrites par une fonction puissance comme l'est la relation "Taux d'égestion / Température":

$$1986 : Egest = 13.06 \text{ POC}^{0.06}$$

$$1987 : Egest = 0.34 \text{ POC}^{0.81} \quad (\text{Fig 34})$$

Les coefficients de corrélation sont respectivement: $R = 0.92$ (ddl = 80) et $R = 0.66$ (ddl = 51), et sont significatifs au seuil $\alpha = 1 \%$. Les deux stocks d'huîtres semblent répondre à l'augmentation (entre 0.04 et 0.30 mg.l⁻¹) du POC disponible dans le milieu par une augmentation de leur taux d'égestion d'autant moins importante que POC est élevé.

Les dépendances du taux d'excrétion avec POC sont comme avec la température, décrites par des fonctions linéaires :

$$1986 : V_{NH_4} = 0.91 + 17.95 [POC]$$

$$1987 : V_{NH_4} = -0.24 + 7.15 [POC] \quad (\text{Fig 35})$$

Respectivement, $R = 0.42$ (ddl = 80) et $R = 0.74$ (ddl = 51). Les corrélations sont significatives au seuil $\alpha = 1 \%$. Les huîtres ont donc augmenté leur taux d'excrétion de façon linéaire avec l'augmentation de POC dans le milieu.

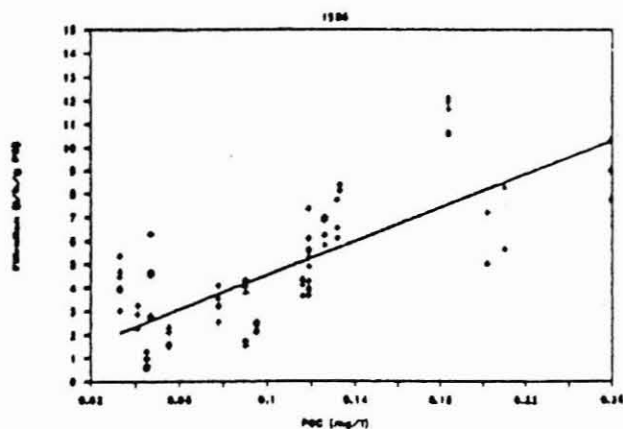


Figure 31: Augmentation linéaire du taux de filtration en fonction de la concentration de carbone organique particulaire disponible en 1986: $CR = 0.90 + 38.13 \text{ POC}$ (ddl = 80, $R = 0.75$).

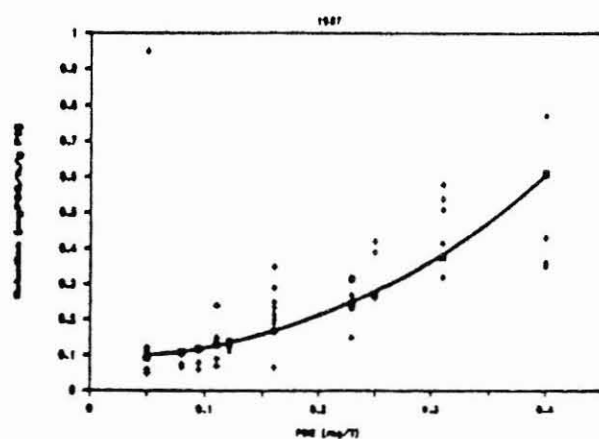
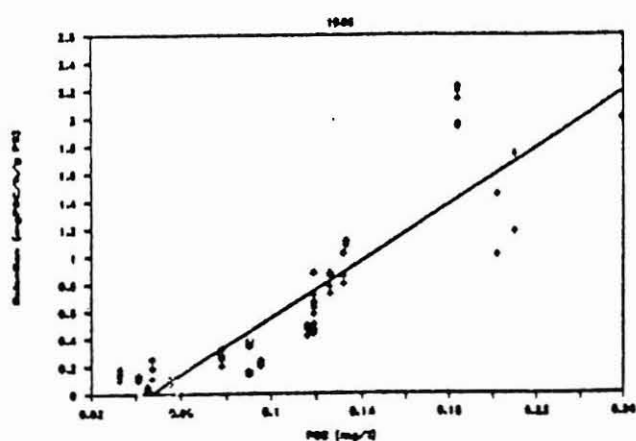


Figure 32: L'augmentation du taux de rétention en fonction de la concentration de carbone organique particulaire disponible est linéaire en 1986: $Ret = -0.48 + 10.30 \text{ POC}$ (ddl = 80, $R = 0.91$). Elle est exponentielle en 1987: $Ret = 0.07 \times e^{5.36 \text{ POC}}$ (ddl = 51, $R = 0.73$).

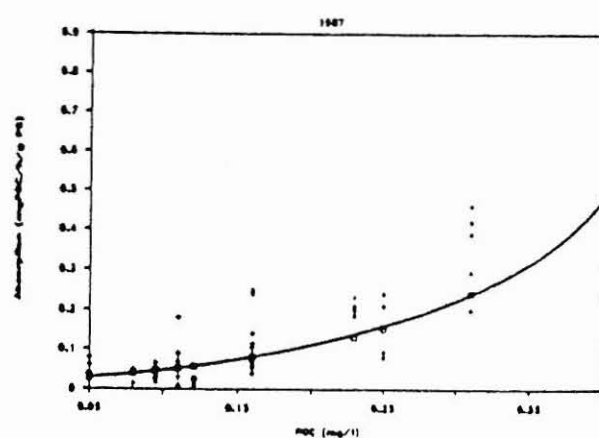
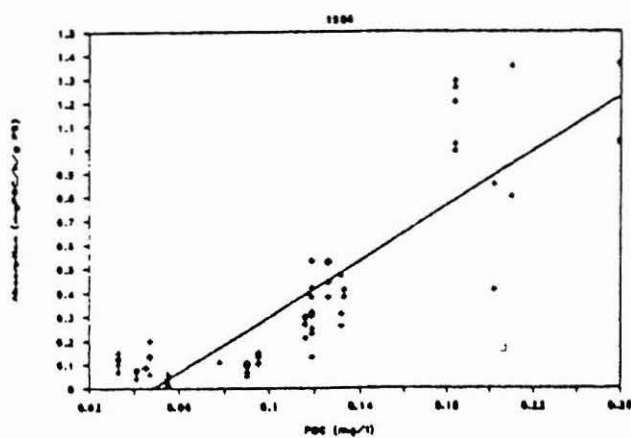


Figure 33: L'augmentation du taux d'absorption en fonction de la concentration de carbone organique particulaire disponible est linéaire en 1986: $Abs = -0.28 + 5.78 \text{ POC}$ (ddl = 80, $R = 0.87$). Elle est exponentielle en 1987: $Abs = 0.02 \times e^{7.65 \text{ POC}}$ (ddl = 51, $R = 0.67$).

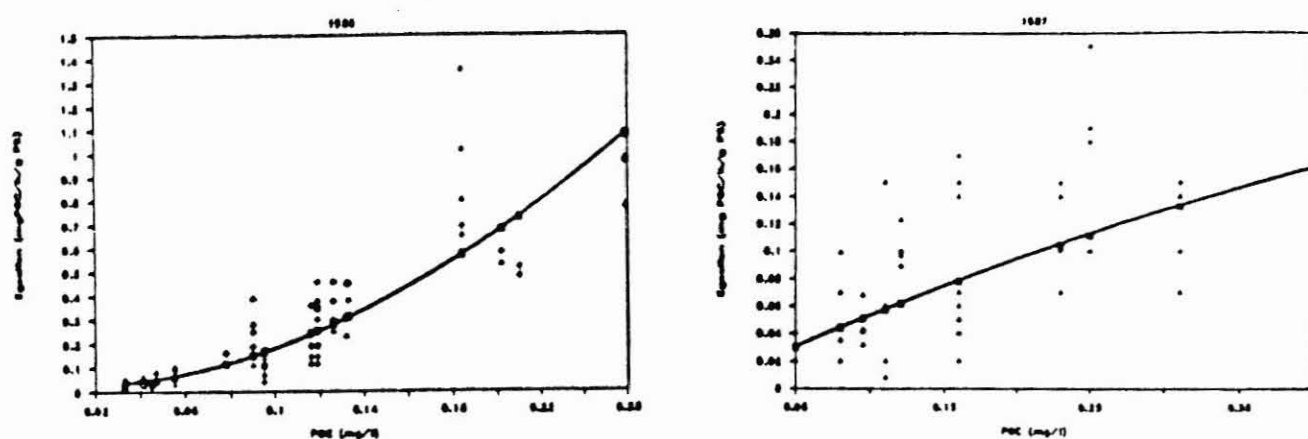


Figure 34: L'augmentation du taux d'égestion en fonction de la concentration de carbone organique particulaire disponible suit une fonction puissance.

En 1986: $E_{\text{gest}} = 13.07 \times \text{POC}^{1.86}$ (ddl = 80, $R = 0.92$).

En 1987: $E_{\text{gest}} = 0.34 \times \text{POC}^{0.81}$ (ddl = 51, $R = 0.66$).

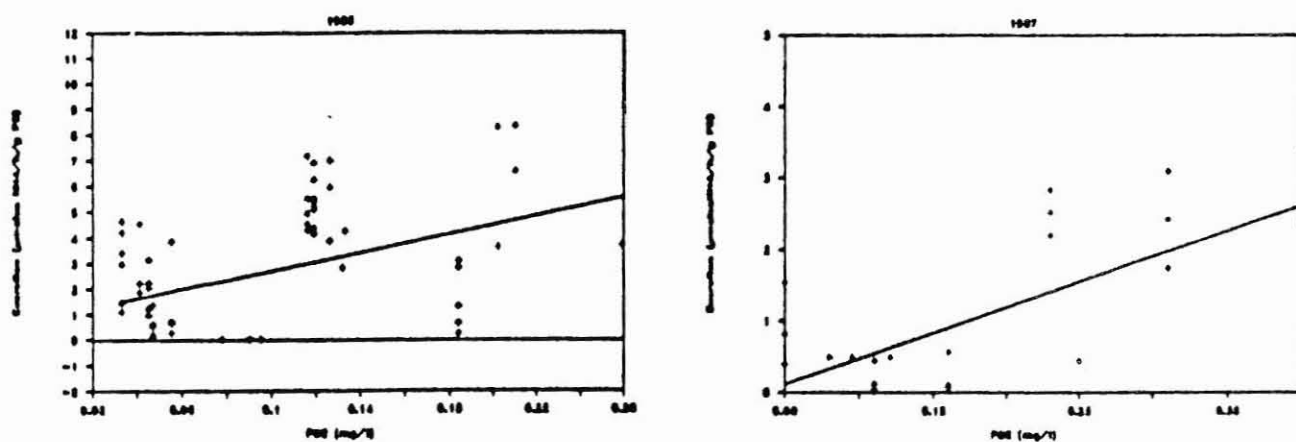


Figure 35: Augmentation linéaire du taux d'excrétion en fonction de la concentration de carbone organique particulaire disponible.

En 1986: $V_{\text{NH}_4} = 0.91 + 17.96 \text{ POC}$ (ddl = 80, $R = 0.42$).

En 1987: $V_{\text{NH}_4} = -0.24 + 7.15 \text{ POC}$ (ddl = 51, $R = 0.74$).

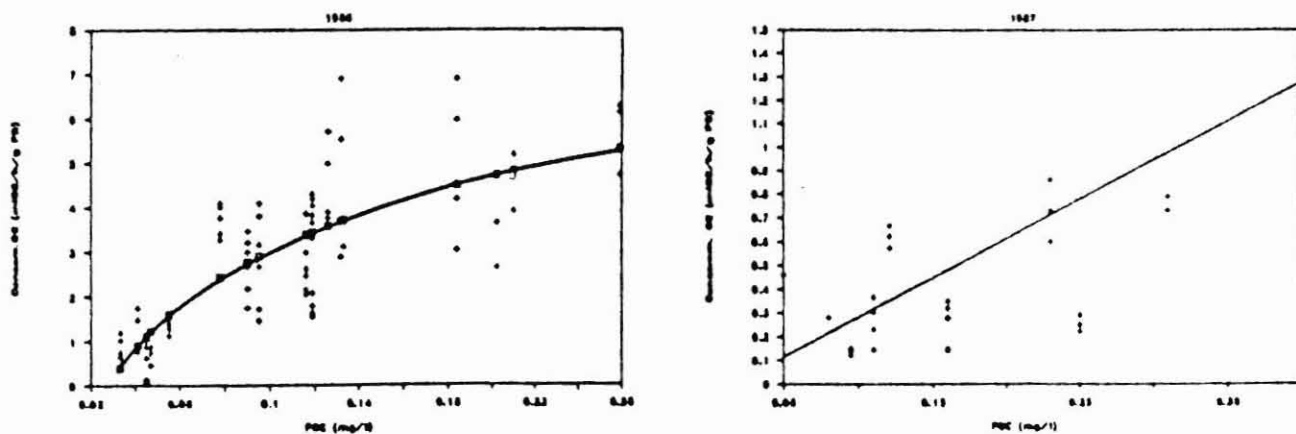


Figure 36: L'augmentation du taux de consommation d'oxygène en fonction de la concentration de carbone organique particulaire disponible est logarithmique en 1986: $V_{\text{O}_2} = 8.53 + 2.39 \text{ Ln}(\text{POC})$ (ddl = 80, $R = 0.79$). Elle est linéaire en 1987: $V_{\text{O}_2} = -0.05 + 3.31 \text{ POC}$ (ddl = 51, $R = 0.66$).

En 1986, la dépendance entre taux de consommation d'oxygène et POC répond à une fonction logarithmique alors qu'en 1987 elle répond à une fonction linéaire (Fig 36).

$$1986 : V_{O_2} = 8.53 + 2.39 \text{ Ln [POC]} \quad R = 0.79 \text{ (ddl = 80)}$$

$$1987 : V_{O_2} = -0.05 + 3.31 \text{ [POC]} \quad R = 0.66 \text{ (ddl = 51)}$$

6.3 Caractéristiques des modèles allométriques

Les variables physiologiques (Y) liées de façon significative (seuil $\alpha = 1\%$) au poids sec de la chair des huîtres (W) répondent à des équations (Tableau 25) de type allométrique de la forme:

$$Y / W = a W^{b-1}$$

L'équation du modèle allométrique traduisant la relation entre le taux de filtration et le poids de chair des huîtres est de la forme :

$$\text{En 1986: CR / W} = 4.47 W^{-0.95} \text{ (R} = -0.59, \text{ ddl} = 89)$$

$$\text{En 1987: CR / W} = 1.74 W^{-0.55} \text{ (R} = -0.39, \text{ ddl} = 57)$$

Corrélations et pentes sont significatives et indiquent des dépendances négatives. Le taux de filtration a diminué au fur et à mesure que l'huître a gagné du poids (entre 0.40 et 1.56 g PS en 86 et entre 1.00 et 2.40 g PS en 87) (Fig 37).

En 1986, comme en 1987, la dépendance entre taux de rétention et poids des huîtres est significative, le modèle allométrique est de la forme :

$$1986 : \text{Ret} / W = 0.44 W^{-1.71}$$

$$1987 : \text{Ret} / W = 0.37 W^{-1.22}$$

Les coefficients de corrélation respectifs sont: $R = -0.63$ (ddl = 89) et $R = -0.48$ (ddl = 57).

Dans les deux cas, la corrélation est négative, et décrit une diminution du taux de rétention corrélée à l'augmentation de poids de la chair de l'huître (entre 0.40 et 1.56 g en 86 et entre 1.03 et 2.75 g PS en 1987) (Fig 38).

La relation entre taux d'absorption et W est de la forme :

$$1986: \text{Abs} / W = 0.29 W^{-2.19} \text{ (R} = -0.70, \text{ ddl} = 80)$$

$$1987: \text{Abs} / W = 0.36 W^{-2.41} \text{ (R} = -0.64, \text{ ddl} = 57)$$

Tableau 25: Modèle allométrique calculé pour chaque variable physiologique (Y). Equation générale: $Y/W = a W^{b-1}$ avec W = Poids sec de chair, a et b = constantes. Degrés de liberté (ddl) et coefficient de corrélation (R).

| Variable | 1986 | | | | 1987 | | | |
|-------------|------|------|-------|-------|------|------|-------|-------|
| | ddl | a | b-1 | R | ddl | a | b-1 | R |
| FILTRATION | 89 | 4,47 | -0,96 | -0,59 | 55 | 1,74 | -0,55 | -0,39 |
| RETENTION | 89 | 0,44 | -1,71 | -0,63 | 55 | 0,37 | -1,22 | -0,48 |
| ABSORPTION | 80 | 0,29 | -2,19 | -0,70 | 55 | 0,36 | -2,41 | -0,61 |
| EGESTION | 80 | 0,21 | -1,87 | -0,54 | 55 | 0,08 | -0,18 | -0,01 |
| EXCRETION | 80 | 1,86 | -3,52 | -0,56 | 55 | 0,55 | -0,68 | -0,24 |
| RESPIRATION | 89 | 2,69 | -1,25 | -0,53 | 55 | 0,26 | -0,68 | -0,24 |

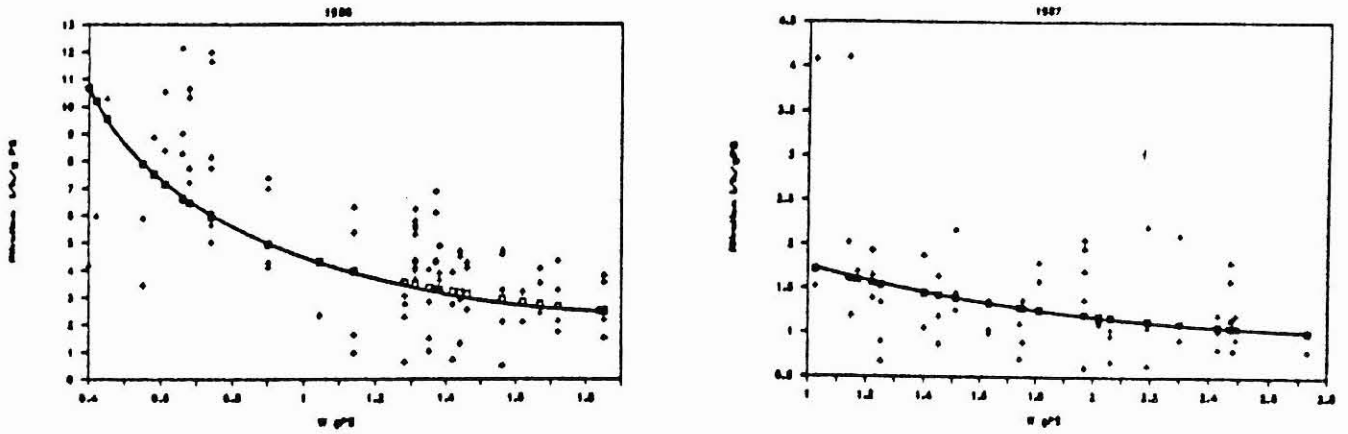


Figure 37: Diminution du taux de filtration dépendante de W.

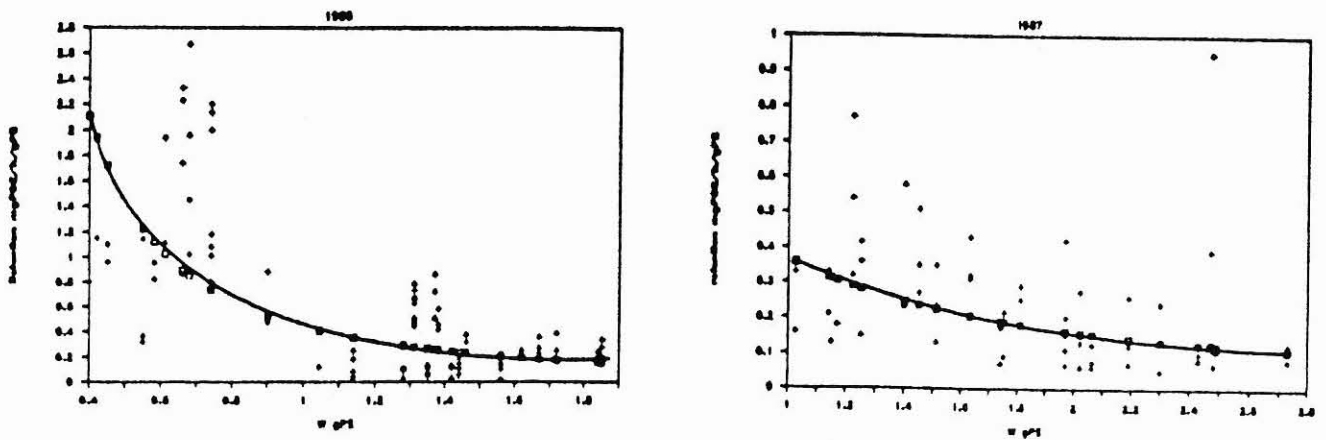


Figure 38: Diminution du taux de rétention dépendante de W.

Figures 37 à 43: Le modèle allométrique montre que les taux physiologiques diminuent de façon significative avec le poids sec de chair d'huître (W). Les valeurs des paramètres des équations correspondants aux différentes figures sont dans le tableau 25.

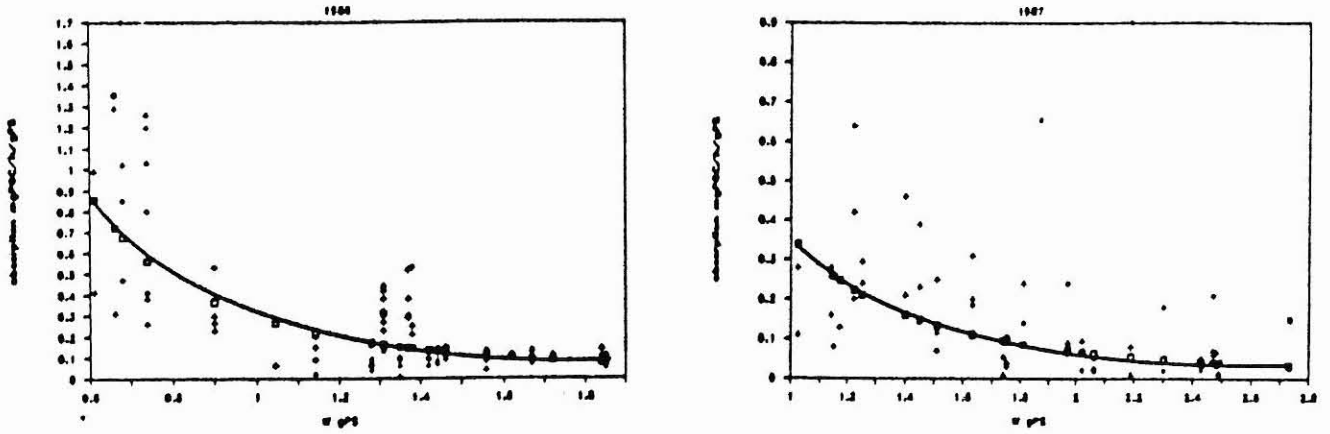


Figure 39: Diminution du taux d'absorption dépendante de W.

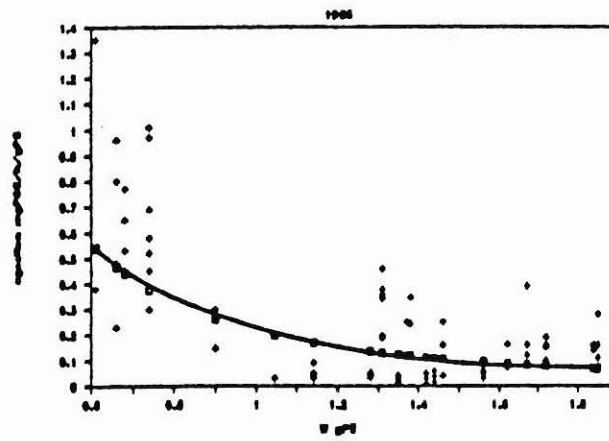


Figure 40: Diminution du taux d'égestion dépendante de W.

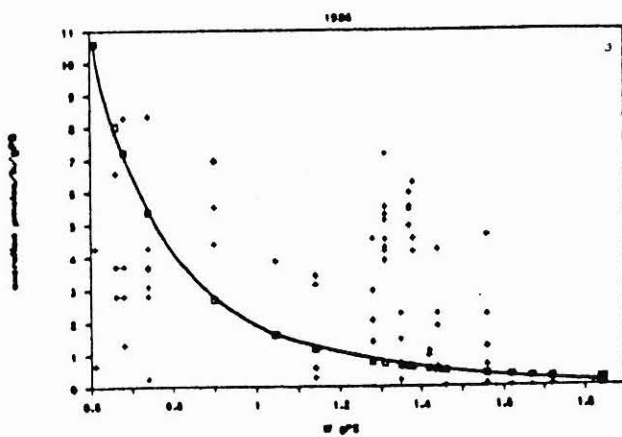


Figure 41: Diminution du taux d'excrétion dépendante de W.

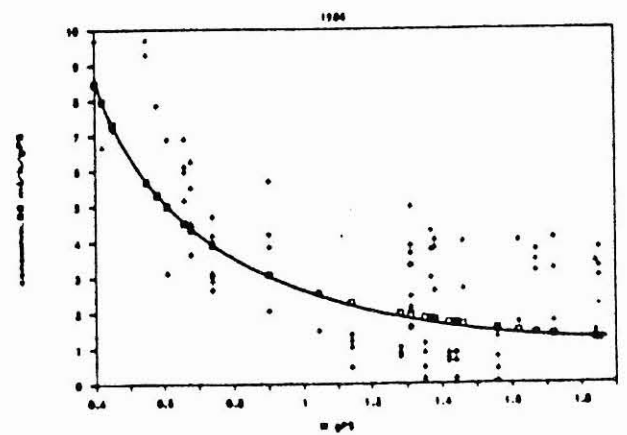


Figure 42: Diminution du taux de consommation d'oxygène dépendante de W.

Les corrélations sont négatives, la diminution des taux d'absorption est corrélée à la prise de poids de l'animal (Fig 39).

La relation entre le taux d'égestion et le poids de l'animal est significative en 1986 et répond à l'équation:

$$E_{\text{gest}} = 0.21 W^{-1.87}$$

Le coefficient de corrélation $R = -0.54$ (ddl = 80) indique là encore des dépendances négatives, le taux d'égestion ayant diminué avec la prise de poids pendant le grossissement (Fig 40).

Il existe une relation significative en 1986 entre le taux d'excrétion et W :

$$V_{\text{NH}_4} / W = 1.86 W^{-3.52} \text{ avec } R = -0.56 \text{ (ddl = 80)}$$

La corrélation négative indique une diminution du taux d'excrétion parallèlement à l'augmentation de poids sec des huîtres du premier stock pendant le grossissement (Fig 41).

La relation est significative pour le premier stock entre le taux de consommation d' O_2 et W :

$$V_{O_2} / W = 2.69 W^{-1.25}$$

$$R = -0.53 \text{ et ddl = 80}$$

La relation négative indique que le taux de consommation d'oxygène a diminué de façon significative avec l'augmentation de poids des huîtres (Fig 42).

6.4 En résumé

Les activités physiologiques des huîtres du stock de 1986 ont été corrélées de façon positive aux températures et à la quantité de nourriture organique disponible dans le milieu, et de façon négative avec les variations du poids de chair des animaux étudiés.

Ces relations sont illustrées sur des schémas en trois dimensions (Fig 43).

En 1987, le taux de filtration ne présente aucun lien significatif avec température et POC. Il est par contre corrélé au poids sec de chair des huîtres,

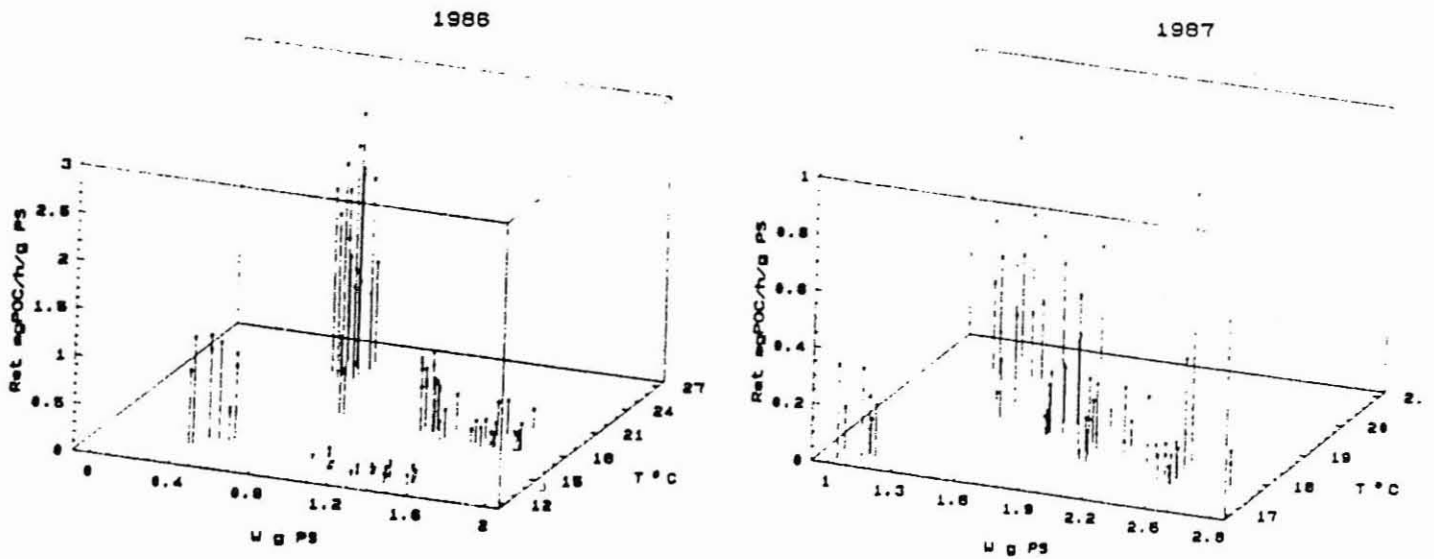
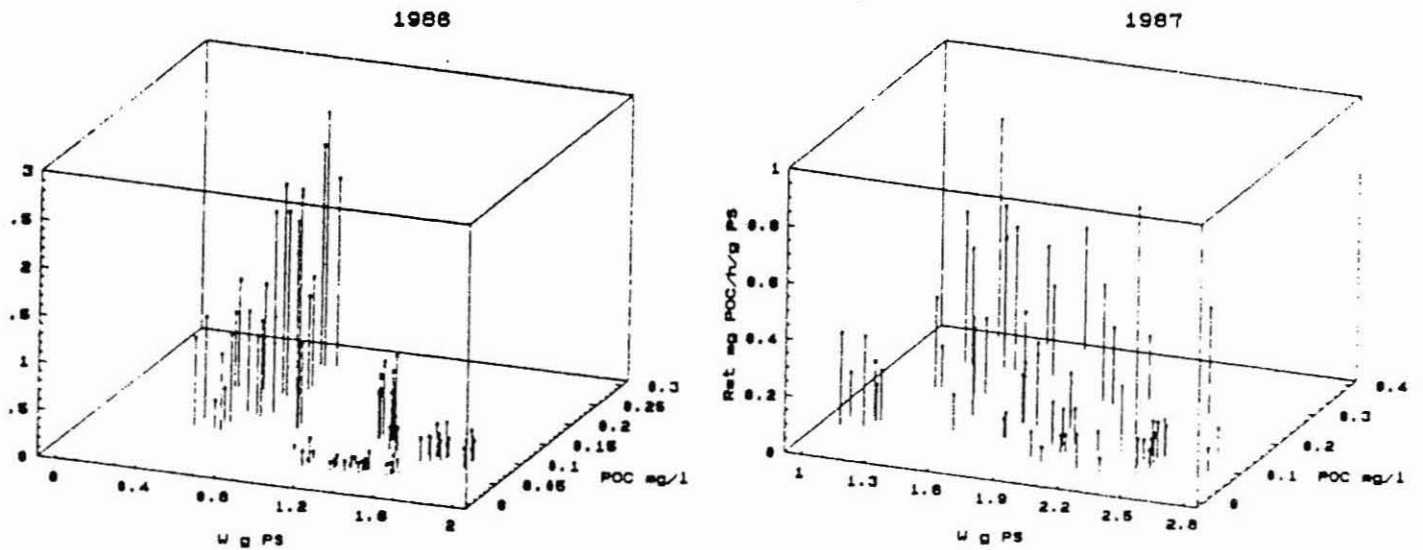
A**A'**

Figure 43: Schémas en trois dimensions représentant l'augmentation de l'activité physiologique en fonction de la température (T) ou du carbone organique particulaire (POC) et la diminution de cette activité en fonction du poids sec de chair d'huitre (W). A titre indicatif, les relations de trois variables avec ces paramètres ont été représentées sur ces figures: Le taux de rétention (Ret), le taux d'absorption (Abs), le taux de respiration (V_{O_2}).

A: Ret ($\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{PS}$) en fonction de T ($^{\circ}\text{C}$) et de W (g PS) en 1986 et en 1987.

A': Ret ($\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{PS}$) en fonction de POC ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) et de W (g PS) en 1986 et en 1987.

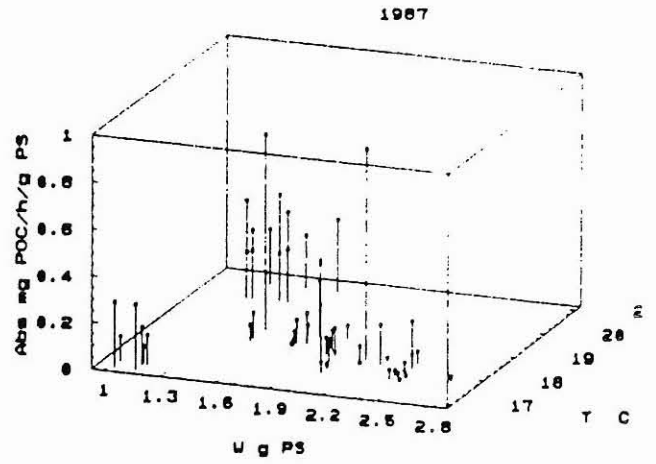
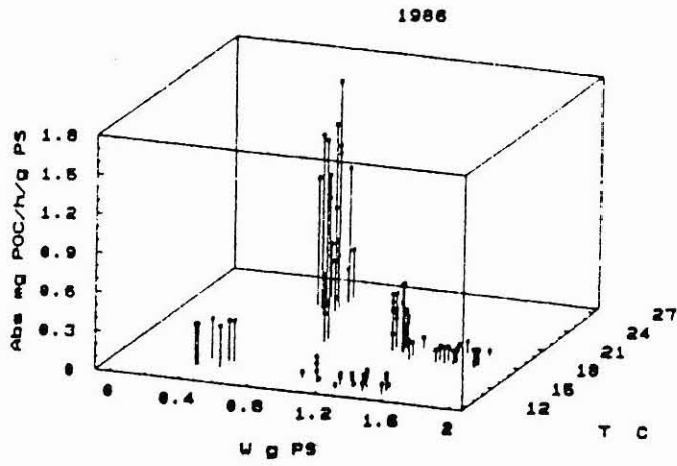
B: Abs ($\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{PS}$) en fonction de T ($^{\circ}\text{C}$) et de W (g PS) en 1986 et en 1987.

B': Abs ($\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{PS}$) en fonction de POC ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) et de W (g PS) en 1986 et en 1987.

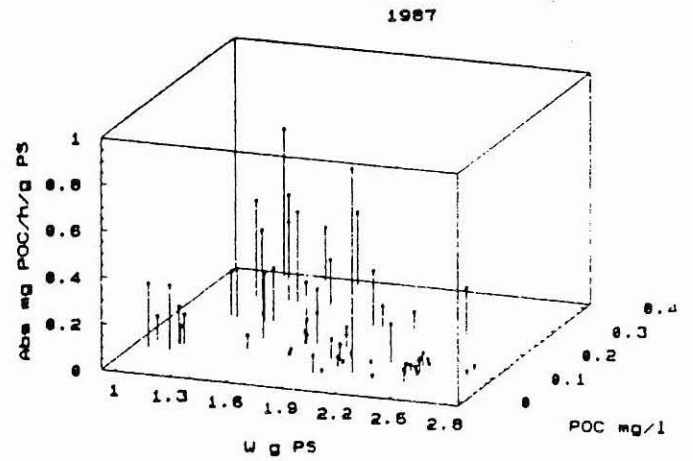
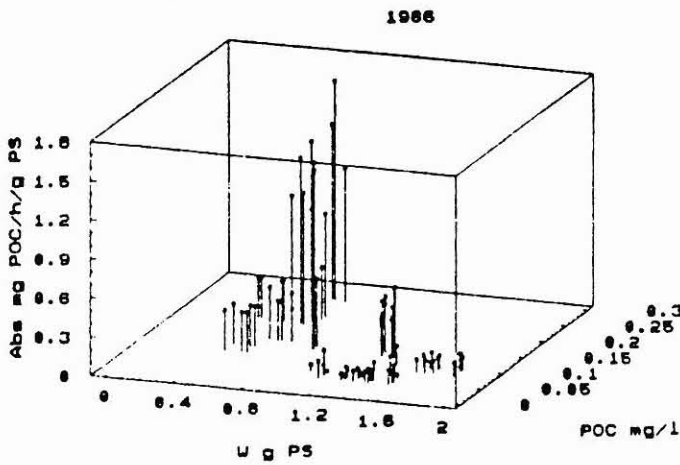
C: V_{O_2} ($\text{ml O}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{PS}$) en fonction de T ($^{\circ}\text{C}$) et de W (g PS) en 1986 et en 1987.

C': V_{O_2} ($\text{ml O}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}\text{PS}$) en fonction de POC ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) et de W (g PS) en 1986 et en 1987.

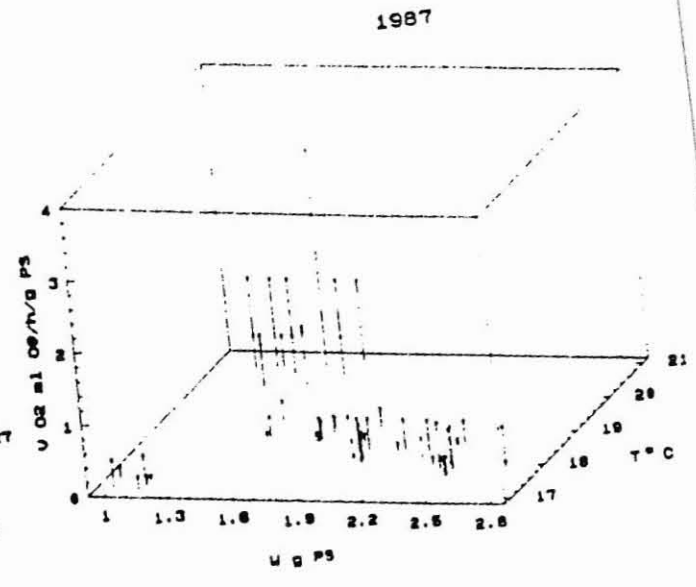
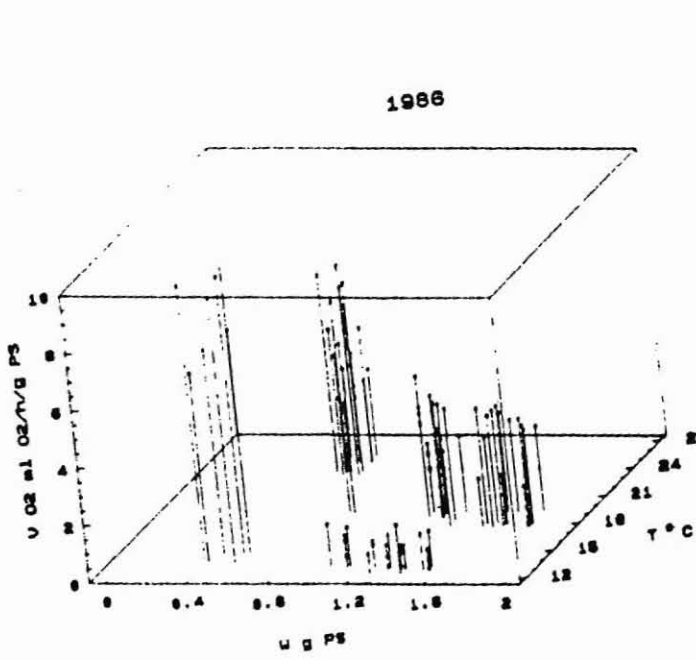
B



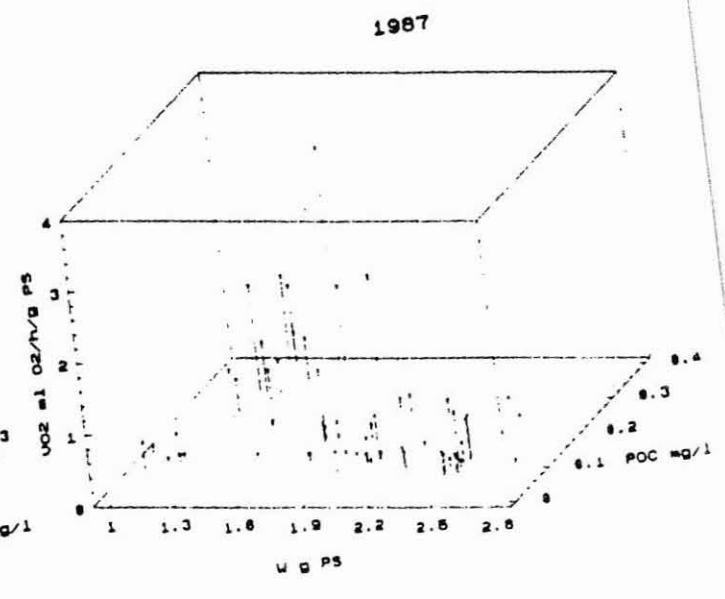
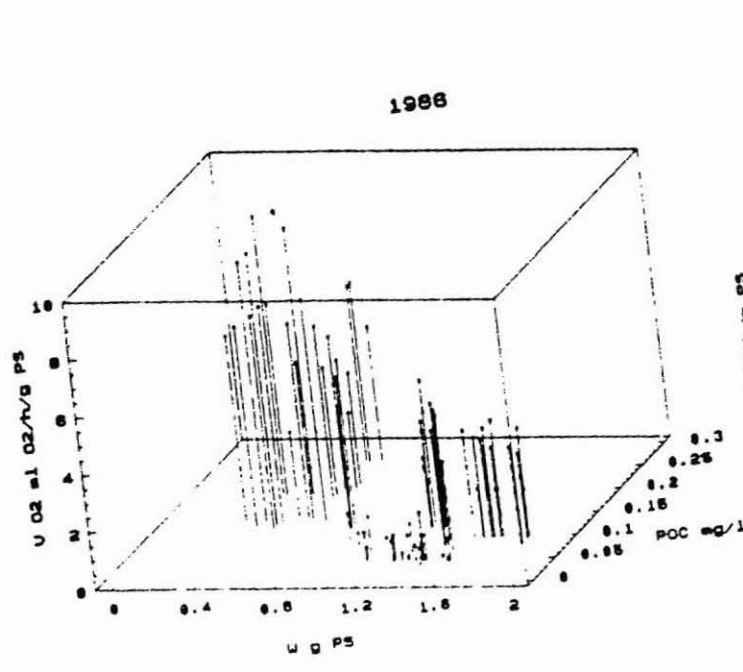
B'



C



C'



de même que les taux de rétention et d'absorption. Les taux d'égestion, de consommation d'oxygène et d'excrétion ne semblent pas dépendre du poids des huîtres, ni de façon positive, ni de façon négative.

6.5 Traitement des données par analyses en composantes principales (ACP)

6.5.1. Analyse en composantes principales des données obtenues en 1986

91 expériences composent les lignes de la matrice des données et 11 descripteurs les colonnes.

La matrice des corrélations (Tableau 26) permet de mettre en évidence certaines corrélations entre descripteurs :

* Corrélations entre conditions du milieu

Positive entre POC et T.

Négative entre O_2 et T et également entre O_2 et POC.

Négative entre NH_4 et T

Positive entre NH_4 et O_2 .

* Corrélations entre conditions du milieu et poids des huîtres

Négative entre W et POC.

* Corrélations entre variables physiologiques et conditions du milieu

Positives entre les variables physiologiques décrivant la nutrition (CR, Ret, Abs, Egest) et T d'une part, et POC d'autre part.

Positive également entre V_{O_2} et POC.

* Corrélations entre variables physiologiques

Négatives entre les variables décrivant la nutrition ainsi que V_{O_2} , et W.

* Corrélations entre variables physiologiques

Positives entre variables décrivant la nutrition, ainsi que V_{O_2} , et seulement CR et Ret.

Plan de projection du diagramme multidimensionnel de dispersion:

Le premier vecteur propre ou axe principal I explique 61 % de la variance. Le second vecteur propre ou axe principal II, orthogonal et indépendant du précédent, en explique 15 %. Cet espace à 2 dimensions permet d'expliquer 76 % de la variabilité de la matrice multidimensionnelle des données. Nous ne nous intéresserons donc pas aux autres plans dont les axes principaux ne décrivent probablement que des variations à l'échelle de la journée.

La figure 44B montre la contribution des descripteurs aux deux axes principaux par la longueur de leur projection, ainsi que les corrélations entre eux, indiquées par les angles qui les séparent. Le premier axe principal (Fig 44A) effectue une séparation entre la phase terminale de maturation (3) et la phase de repos sexuel (4 et 5). Les valeurs fortes de l'activité physiologique de la nutrition, de POC et, d'une façon moindre, de T, contribuent à cette séparation en caractérisant la maturation; en opposition les valeurs fortes en O₂, NH₄ et W caractérisent la phase de repos sexuel. Le second axe sépare les deux campagnes effectuées pendant la phase de repos sexuel et, d'une façon moins marquée, les phases de croissance (1) et de maturation (2). Les fortes concentrations en oxygène et en ammoniacque caractérisent la phase de croissance et la deuxième campagne d'étude sur le repos sexuel. Ce, en opposition avec la campagne (4), caractérisée par le poids élevé des huîtres. Les faibles températures caractérisent également (4) et (2). Les descripteurs correspondants aux activités physiologiques ne contribuent pas à la formation de l'axe II.

6.5.2. Analyse en composantes principales des données obtenues en 1987

- La matrice des données est composée de 57 lignes et 11 colonnes.
- La matrice des corrélations (Tableau 27) informe sur les principales relations entre descripteurs :

* Corrélations entre conditions du milieu

Positive entre POC et T

Négative entre O₂ et NH₄

* Corrélations entre conditions du milieu et poids des huîtres W

Tableau 26: Matrice des corrélations intervariables et tableau des valeurs propres de l'analyse en composantes principales de 1986.

T°C: Température; POC: Carbone organique particulaire (mg/l); O₂: Oxygène (ml/l); NH₄: Ammoniaque (μmoles/l); W: Poids sec de chair d'huître g PS); CR: Taux de filtration (l/h/g PS); Re: Taux de rétention (mg POC/h/g PS); A: Taux d'absorption (mgPOC/h/g PS); E: Taux d'égestion (mgPOC/h/g PS); V_N: Taux d'excrétion (μmolesNH₄/h/g PS); V_O: Taux de respiration (mlO₂/h/g PS).

MATRICE DES CORRELATIONS (ACP 1986)

(TOUS LES COEFFICIENTS SONT MULTIPLIES PAR 1000)

| | T°C | POC | O ₂ | NH ₄ | W | CR | Re | A | E | V _N | V _O |
|-----------------|------|------|----------------|-----------------|------|------|------|------|------|----------------|----------------|
| T°C | 1000 | | | | | | | | | | |
| POC | 770 | 1000 | | | | | | | | | |
| O ₂ | -794 | -712 | 1000 | | | | | | | | |
| NH ₄ | -707 | -565 | 928 | 1000 | | | | | | | |
| W | -317 | -595 | 222 | 25 | 1000 | | | | | | |
| CR | 589 | 645 | -448 | -330 | -695 | 1000 | | | | | |
| Re | 720 | 877 | -531 | -365 | -689 | 884 | 1000 | | | | |
| A | 681 | 827 | -452 | -293 | -592 | 787 | 949 | 1000 | | | |
| E | 752 | 818 | -557 | -417 | -540 | 760 | 896 | 851 | 1000 | | |
| V _N | 300 | 404 | -215 | -181 | -418 | 296 | 310 | 357 | 244 | 1000 | |
| V _O | 318 | 597 | -572 | -463 | -645 | 548 | 553 | 442 | 497 | 134 | 1000 |

NUM IT VALP PCT CUMUL HISTOGRAMME DES VALEURS PROPRES

| | | | | | |
|-----------------|---|---------|--------|---------|-------------------|
| T°C | 0 | 6.70079 | 60.916 | 60.916 |;.....;..... |
| POC | 1 | 1.65070 | 15.006 | 75.923 |; |
| O ₂ | 1 | .91684 | 8.335 | 84.258 | |
| NH ₄ | 2 | .88013 | 8.001 | 92.259 | |
| W | 1 | .31559 | 2.869 | 95.128 | *** |
| CR | 2 | .21567 | 1.961 | 97.088 | ** |
| Re | 2 | .14784 | 1.344 | 98.432 | * |
| A | 2 | .08145 | .740 | 99.173 | * |
| E | 2 | .04511 | .410 | 99.583 | |
| V _N | 4 | .03868 | .352 | 99.935 | |
| V _O | 3 | .00720 | .065 | 100.000 | |

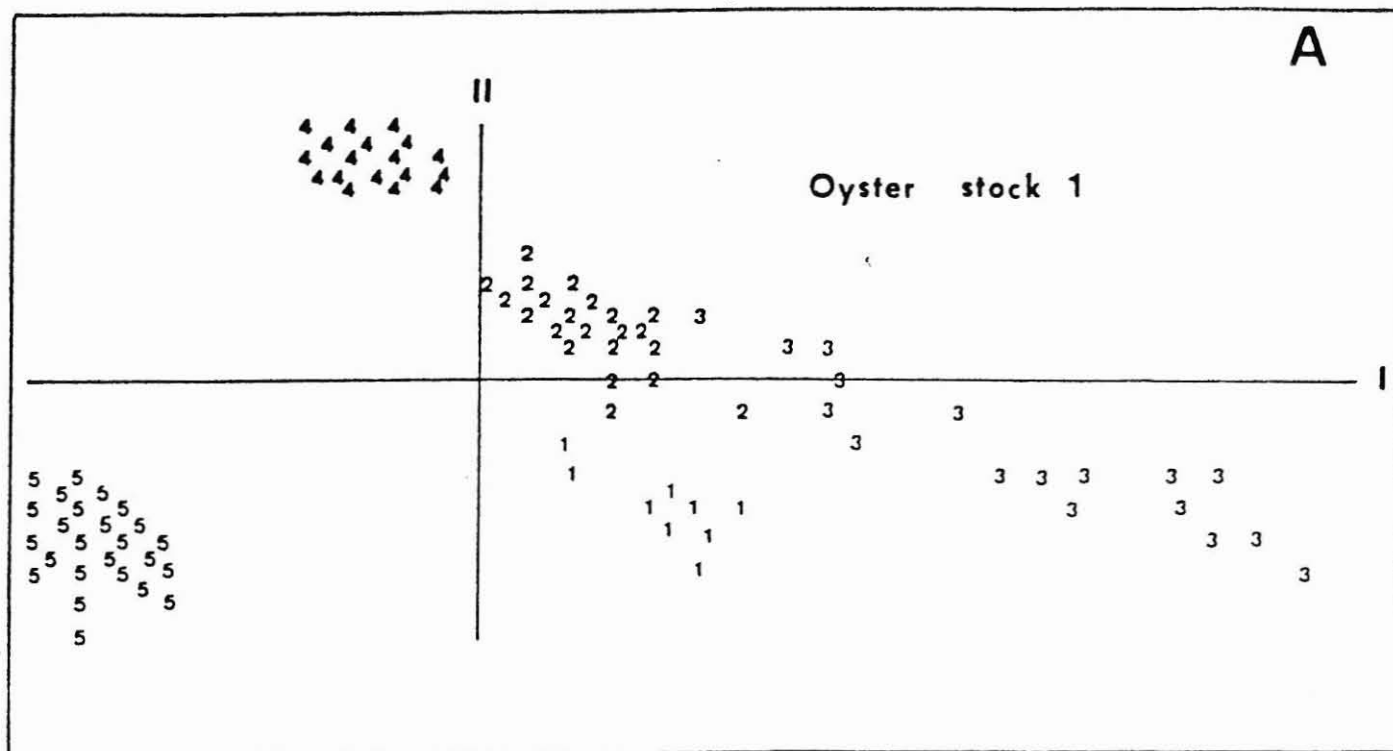
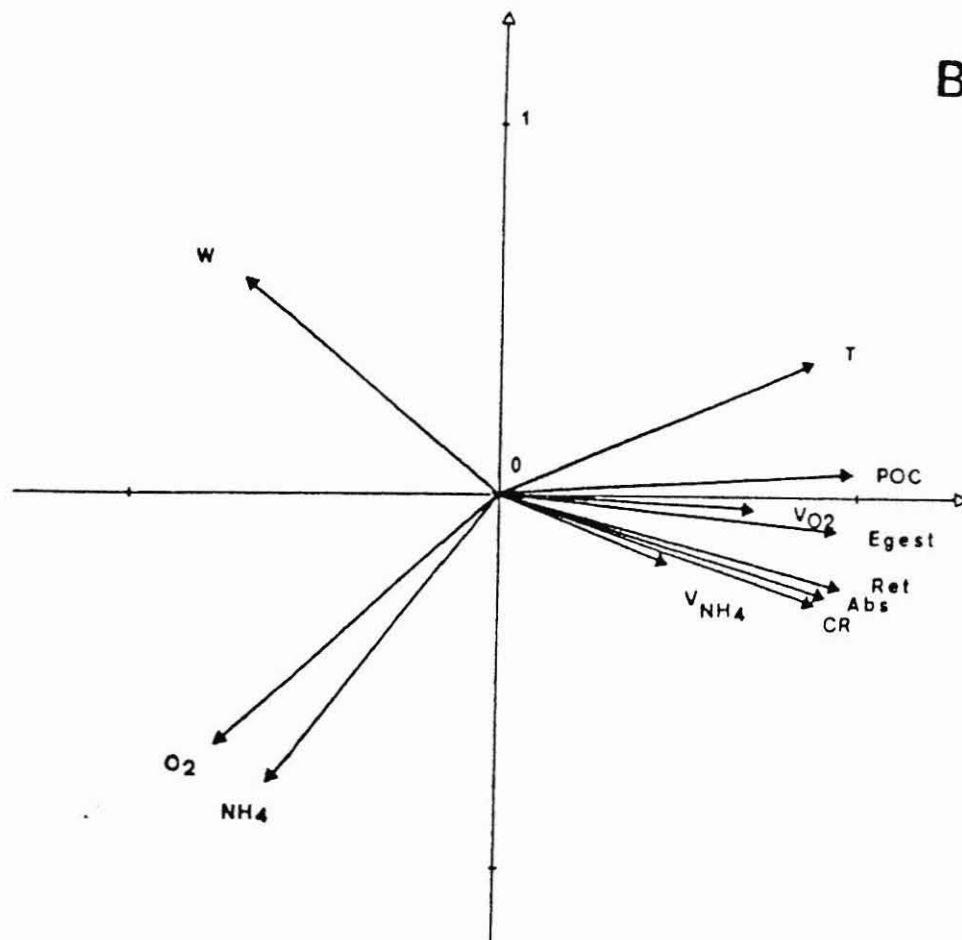


Figure 44: Analyse en composantes principales correspondant aux huîtres du stock 1 étudiées en 1986. L'axe I explique 61 % de la variance totale et l'axe II 15 %.

Figures 44 et 45: Représentations graphiques des résultats des analyses en composantes principales.

A: Distribution des expériences dans l'espace à deux dimensions défini par les axes I et II. Les expériences portent le numéro de la campagne à laquelle elles correspondent: (1) = Campagnes d'Avril pendant la phase de croissance; (2) = Première campagne de Juin pendant la phase de maturation; (3) = Deuxième campagne de Juin en fin de maturation pour le stock 1 et pendant la ponte pour le stock 2; (4) = Première campagne d'automne pendant le repos sexuel; (5) = Deuxième campagne d'automne pendant le repos sexuel.

B: Carte factorielle des variables. T = Températures ($^{\circ}\text{C}$), POC = Carbone organique particulaire (mg.l^{-1}), O_2 = Oxygène dissous (ml.l^{-1}), NH_4 = Ammoniaque ($\mu\text{moles.l}^{-1}$), W = Poids sec de chair d'huître (g PS), CR = Taux de filtration ($\text{lh}^{-1}\text{g}^{-1}$ PS), Ret = Taux de rétention ($\text{mg POC.h}^{-1}\text{g}^{-1}$ PS), Abs = Taux d'absorption ($\text{mg POC.h}^{-1}\text{g}^{-1}$ PS), Egest = Taux d'égestion ($\text{mg POC.h}^{-1}\text{g}^{-1}$ PS), V_{O_2} = Taux de consommation d'oxygène ($\text{ml.h}^{-1}\text{g}^{-1}$ PS), V_{NH_4} = Taux d'excrétion d'ammoniaque ($\mu\text{moles h}^{-1}\text{g}^{-1}$ PS)

Négatives entre W et: T, POC, et O_2

Positive entre W et NH_4

* Corrélations entre variables physiologiques et conditions du milieu

Positive entre T et les taux Ret, Abs, V_{O_2} et V_{NH_4}

Positive entre POC et ces quatre taux, ainsi que le taux d'égestion

* Corrélations entre variables physiologiques et poids des huîtres (W)

Négative entre W et taux d'excrétion V_{NH_4}

* Corrélations entre variables physiologiques

Positive entre le taux d'excrétion d'ammoniaque et ceux de filtration, de rétention, d'absorption et de consommation d'oxygène.

Dans le premier plan de projection, les deux premiers axes principaux expliquent 61 % de la variance totale, le premier axe expliquant à lui seul 44 %, et le second 17 %. De nouveau, nous n'avons considéré que ces deux premiers axes.

La contribution des descripteurs à la formation de ces deux axes est montrée dans la figure 45B.

Le premier axe met en opposition la phase de ponte (3) et les autres, principalement la phase de repos sexuel (4 et en partie 5).

Les valeurs fortes des températures et des concentrations en POC, ainsi que des activités physiologiques, et les poids faibles des animaux, caractérisent la phase de ponte. La phase de repos sexuel est par contre caractérisée par des activités faibles, des faibles valeurs de T et POC, et par des valeurs élevées de W et NH_4 .

Le second axe sépare les phases de croissance (1) et de maturation (2), de la deuxième campagne d'automne (5). Ce sont essentiellement les trois descripteurs, O_2 , NH_4 , et W qui contribuent à la formation de cet axe. Les fortes concentrations en O_2 dans l'étang et les poids faibles des animaux caractérisent les premières campagnes de l'année. La richesse du milieu en ammoniaque, ainsi que les huîtres au poids élevés caractérisent la dernière campagne en automne.

Tableau 27: Matrice des corrélations et tableau des valeurs propres de l'analyse en composantes principales de 1987. Les abréviations sont définies dans la légende du tableau 26.

MATRICE DES CORRELATIONS (ACP 1987)
(TOUS LES COEFFICIENTS SONT MULTIPLIES PAR 1000)

| | T°C | POC | O ₂ | NH ₄ | W | CR | Re | A | E | V _N | V _O |
|-----------------|------|------|----------------|-----------------|------|------|------|------|------|----------------|----------------|
| T°C | 1000 | | | | | | | | | | |
| POC | 826 | 1000 | | | | | | | | | |
| O ₂ | 265 | 154 | 1000 | | | | | | | | |
| NH ₄ | -270 | -238 | -568 | 1000 | | | | | | | |
| W | -544 | -528 | -523 | 532 | 1000 | | | | | | |
| CR | 39 | 34 | 228 | 60 | -246 | 1000 | | | | | |
| Re | 560 | 620 | 92 | 2 | -339 | 487 | 1000 | | | | |
| A | 548 | 520 | 62 | -12 | -412 | 550 | 541 | 1000 | | | |
| E | 389 | 618 | 84 | 7 | -82 | -85 | 287 | 142 | 1000 | | |
| V _N | 810 | 734 | -17 | -234 | -585 | 61 | 509 | 592 | 349 | 1000 | |
| V _O | 663 | 664 | -59 | -127 | -326 | 24 | 460 | 432 | 310 | 758 | 1000 |

| NUM | IT | VALP | PCT | CUMUL | HISTOGRAMME DES VALEURS PROPRES |
|-----------------|----|---------|--------|---------|---------------------------------|
| T°C | 0 | 4.86258 | 44.205 | 44.205 | ***** |
| POC | 1 | 1.82543 | 16.595 | 60.800 | ***** |
| O ₂ | 2 | 1.55870 | 14.170 | 74.970 | ***** |
| NH ₄ | 1 | .91806 | 8.346 | 83.316 | ***** |
| W | 2 | .45721 | 4.156 | 87.473 | ***** |
| CR | 3 | .37923 | 3.448 | 90.920 | ***** |
| Re | 6 | .35342 | 3.213 | 94.133 | **** |
| A | 2 | .31403 | 2.855 | 96.988 | **** |
| E | 2 | .17323 | 1.575 | 98.563 | ** |
| V _N | 2 | .11686 | 1.062 | 99.625 | * |
| V _O | 1 | .04125 | .375 | 100.000 | * |

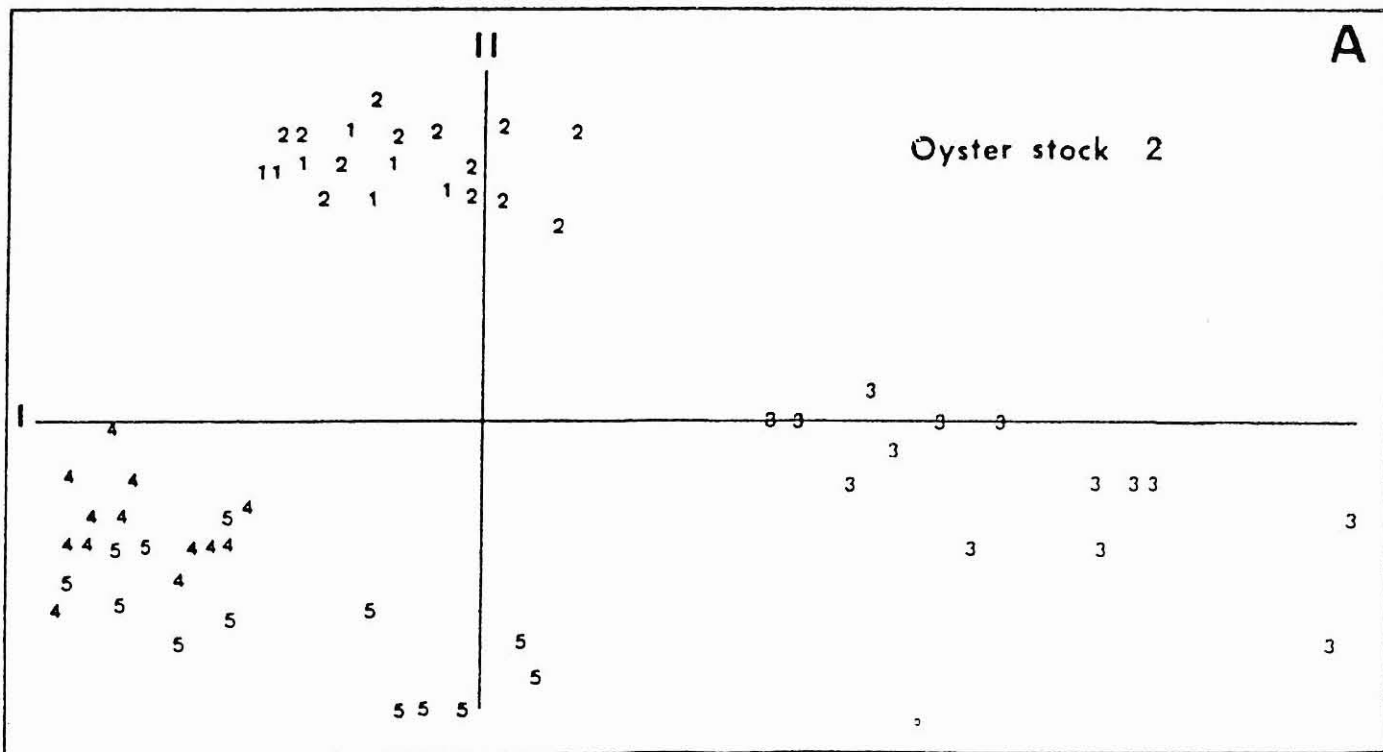
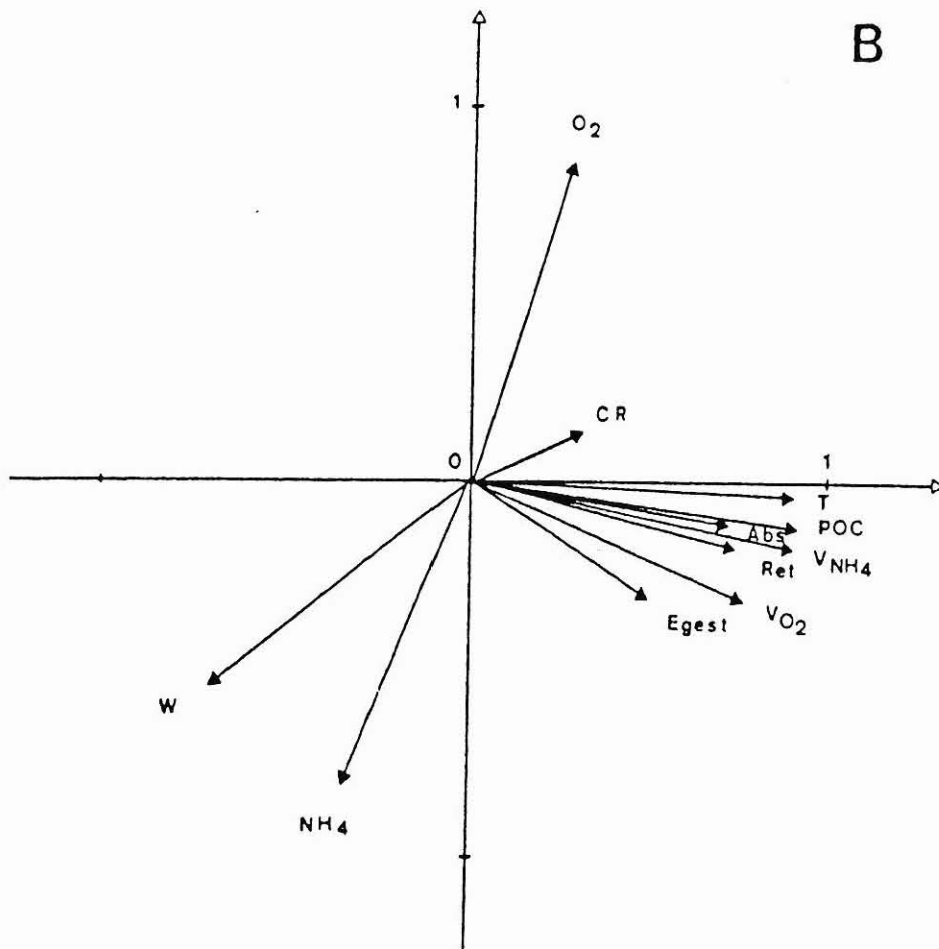


Figure 45: Analyse en composantes principales correspondant aux hultres du stock 2 étudiées en 1987. L'axe I explique 44 % de la variance totale et l'axe II 17 %.

6.5.3. *En résumé*

Une grande similitude ressort de ces deux analyses en composantes principales. Température, carbone organique particulaire, et variables physiologiques sont les meilleurs descripteurs des variabilités entre les campagnes. Les concentrations en oxygène et ammoniacque, et les poids des huîtres, interviennent comme descripteurs secondaires.

7. BILANS ET GAINS ENERGETIQUES

7.1. Gains énergétiques liés à la nourriture particulaire

En 1987, les bilans énergétiques ont été calculés pour chaque phase du cycle biologique (Tableau 28).

Le bilan énergétique de l'huître standard a été positif pendant les campagnes correspondants aux phases de croissance ($P = 99$ Joules par jour) et de maturation ($P = 17$ Joules par jour), mais négatif, fin juin, pendant la ponte ($P = -240$ Joules par jour), et pendant les deux campagnes représentant la phase de repos sexuel (en moyenne $P = -106$ Joules par jour).

Les variations de la balance énergétique à chaque campagne sont illustrées dans la figure 46. Cette représentation met en évidence l'importance de R par rapport à A quand le bilan est négatif.

Durant la phase de croissance le bilan énergétique est positif, et l'énergie disponible pour la production des tissus s'élève à 99 Joules par jour pour l'huître standard. Avec une efficacité d'absorption (A / C) de 72 %, l'animal a absorbé près de 200 Joules

par jour et utilisé la moitié pour son métabolisme ($R + U$). Le rendement net de croissance ($K_2 = P / A$) s'élève à 54 % et le rendement brut de croissance ($K_1 = P / C$) à 41 %.

Pour la phase de maturation le bilan est positif mais le gain d'énergie est cinq fois plus faible que pendant la croissance. P n'atteint pas 20 Joules par jour. L'efficacité d'absorption de 62 % permet une absorption de nourriture équivalant à 130 Joules par jour, utilisée en grande partie pour répondre à la demande du métabolisme ($R + U = 113 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$). Les rendements de croissance sont relativement faibles: $P / A = 13 \%$ et $P / C = 8 \%$.

Au début de la période de ponte le bilan est négatif, et les pertes d'énergie en une journée pour l'huître standard sont importantes ($P = -240 \text{ J}$). L'efficacité d'absorption ($A / C = 68 \%$) et les gains d'énergie élevés ($A = 300 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$) ne suffisent pas à répondre à la demande du métabolisme ($R + U = 540 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$). Les rendements de croissance sont alors négatifs: $P / A = -80 \%$ et $P / C = -55 \%$.

Pendant les deux campagnes d'étude de la phase de repos sexuel, le bilan a encore été négatif. Les pertes énergétiques sont cependant moins élevées que pendant la phase de ponte. En octobre, P prend une valeur de $-140 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$, mais en novembre, P est deux fois moins faible ($P = -74 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$). Pourtant l'efficacité d'absorption est plus faible en octobre ($A / C = 27 \%$) qu'en novembre ($A / C = 44 \%$). L'énergie obtenue dans la nourriture retenue est également très faible par rapport à celle retenue en novembre, respectivement $C = 110 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$ et $160 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$. Par conséquent, il en est de même pour l'énergie obtenue par absorption, 30 Joules par jour en octobre et 70 Joules par jour en novembre, ce qui ne couvre pas la demande métabolique d'environ 170 Joules par jour pendant la première campagne et de plus de $140 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$ pendant la seconde. Les rendements sont alors négatifs: $P / A = -467 \%$ et $P / C = -127 \%$ en octobre et $P / A = -106 \%$ et $P / C = -46 \%$ en novembre.

Tableau 28: Bilans énergétiques établis pour chaque campagne (Camp) en 87 selon l'équation :

$$P = C - (R + F + U) = A - (R + U) \text{ (Crisp, 1971)}$$

P : Energie disponible pour la production

C : Energie présente dans la nourriture consommée

R : Energie transformée en chaleur pour le métabolisme

F : Energie contenue dans les biodépôts

U : Energie perdue par excréation

A : Energie contenue dans la nourriture absorbée

Quantités d'énergie exprimées en $\text{Joules.j}^{-1}.\text{g}^{-1}\text{PS}$.

En complément, sont indiqués l'efficacité d'absorption (A/C %), et les rendements de production ou de croissance (P/A et P/C %).

| Camp | P | C | -(R + F + U) | A | A/C | P/A | P/C | | |
|---------|------|-----|--------------|-----|-----|-----|-------|---------|---------|
| A | 99 | 240 | 100 | 65 | 11 | 175 | 72,31 | 54,40 | 41,10 |
| J1 | 17 | 210 | 110 | 80 | 3 | 130 | 62,00 | 13,08 | 8,10 |
| J2 | -240 | 440 | 520 | 140 | 20 | 300 | 70,00 | -80,00 | -54,55 |
| O1 | -140 | 110 | 170 | 80 | | 30 | 27,27 | -466,67 | -127,27 |
| O2 | -74 | 160 | 140 | 90 | 4 | 70 | 43,75 | -105,71 | -46,25 |
| O1+O2/2 | -106 | 135 | 155 | 85 | 4 | 50 | 37,00 | -212,01 | -79,11 |

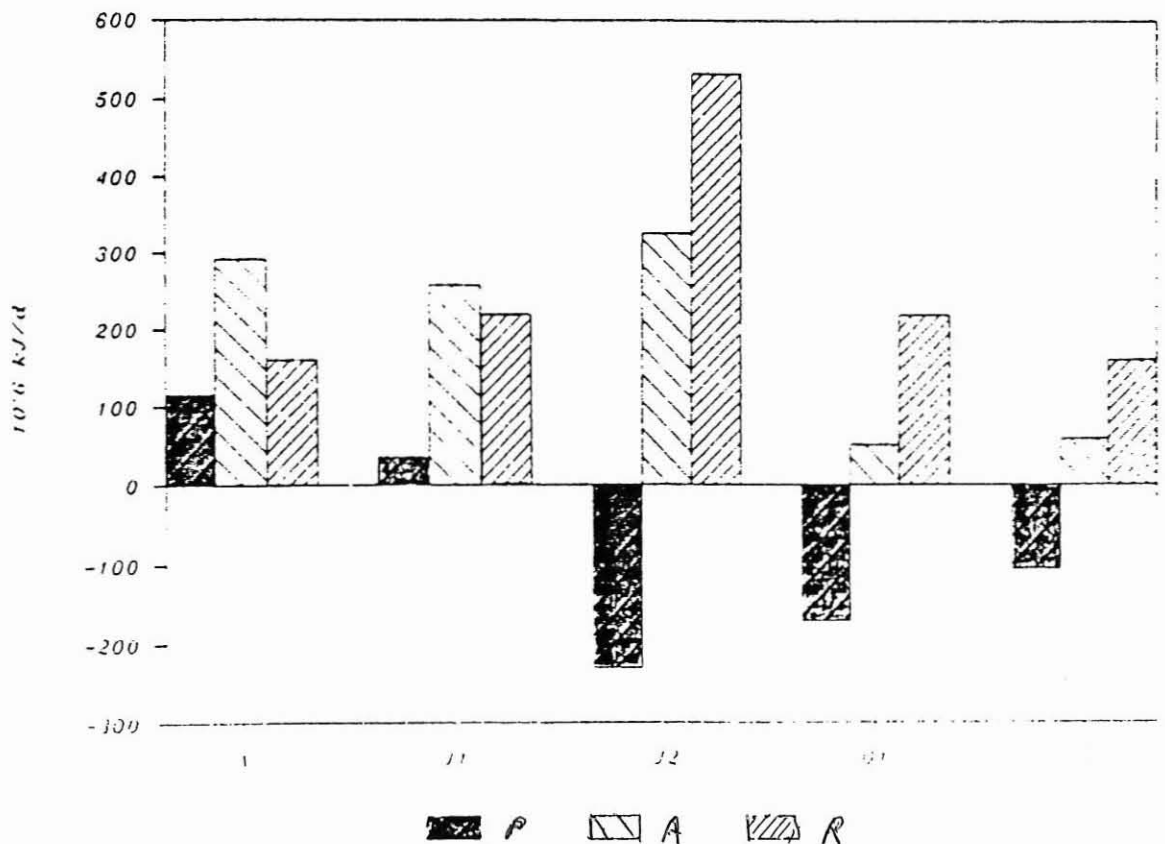


Figure 46: Représentation des quantités d'énergie (10^6 kJ^{-1}) correspondant aux trois principales composantes du bilan énergétique établi par campagne effectuée en 1987 et pour l'ensemble des populations d'huitres cultivées dans la lagune. P = Energie disponible pour la production, A = Energie contenue dans la nourriture particulière absorbée, R = Energie transformée en chaleur pour les besoins du métabolisme respiratoire. P = A - (R + U), or U, qui correspond à l'énergie produite dans l'excrétion, est négligeable devant R

7.2. Gains énergétiques liés aux éléments dissous

7.2.1. Contribution du carbone organique dissous

Durant la phase de croissance (Tableau 29) l'absorption du DOC conduit à un apport d'énergie de près de $70 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$. Cette énergie représente 28 % de l'énergie totale obtenue par absorption combinée du POC ($175 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$) et du DOC ($67.5 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$). Cette contribution entraîne une augmentation de la valeur de P obtenue avec POC seul: P prend alors la valeur de $170 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$. Le rendement net de croissance P / A devient alors égal à 70 % au lieu de 54 %.

Pendant la maturation l'énergie obtenue par absorption du DOC s'élève ici à plus de $140 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$ et correspond à 52 % de l'énergie totale gagnée par l'absorption de l'ensemble "POC + DOC". L'énergie finalement disponible pour la production se trouve augmentée et prend la valeur de $160 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$. P / A se rapproche de la valeur obtenue pendant la phase de croissance (59 %), contrairement au rendement P/A obtenu avec POC seul (13 %).

Pour la phase de repos sexuel les résultats obtenus durant les deux campagnes d'automne ont été moyennés. L'absorption du DOC correspond à $72 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$ et contribue à 59 % du gain énergétique. P s'en trouve augmenté d'autant mais reste négatif: $P = -34 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$.

7.2.2 Contribution des acides aminés à la balance énergétique

La contribution des acides aminés à la balance des énergies varie peu d'une phase à l'autre et atteint en moyenne entre $23 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$ en automne pendant le repos sexuel et $30 \text{ J.j}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$ pendant la maturation étudiée en juin. Leur pourcentage de participation à l'énergie apportée par le DOC est de 35 % en avril, de 23 % en juin et de 32 % en automne (Tableau 29).

La contribution potentielle de ces apports d'acides aminés estimée par comparaison avec le carbone supportant le métabolisme oxydatif (facteur de conversion correspondant à une consommation d' O_2 avec complète oxydation du mélange d'acides aminés: $1 \text{ ml O}_2 = 1 \text{ mg de FAA}$, et poids moléculaire moyen d'1 acide aminé: 100 g.mole^{-1}) montre que pendant la phase de croissance l'absorption des 20 acides ami-

Tableau 29: Apports d'énergie par absorption des matières particulaire (POC) et dissoute (DOC et FAA) exprimés en $J^{-1}.j^{-1}.g^{-1}$ PS, et rapports entre eux: AbsDOC / AbsPOC (D/P), AbsFAA / AbsDOC (F/D), AbsFAA / Abs POC (F/P).

| Phases | POC | DOC | FAA | D/P | F/D | F/P | DOC/DOC+POC | FAA/DOC+POC |
|-------------|-----|-----|-----|------|------|------|-------------|-------------|
| Croiss. | 175 | 675 | 24 | 0,38 | 0,35 | 0,14 | 28 % | 10 % |
| Matur. | 130 | 142 | 30 | 1,09 | 0,21 | 0,23 | 52 % | 11 % |
| Repos S. 50 | 50 | 72 | 23 | 1,44 | 0,32 | 0,46 | 59 % | 19 % |

Tableau 30: Bénéfice nutritionnel obtenu par absorption des acides aminés par rapport : métabolisme respiratoire et la demande en carbone (M.C), et par rapport au métabolisme excrétoire la demande en azote (M.N). Bénéfices exprimés en pourcentage de la demande.

| Phases | M.C | M.N |
|--------------|------|--------|
| Croissance | 25 % | 45 % |
| Maturation | 7 % | 192 % |
| Repos sexuel | 19 % | 1130 % |

nés ($585 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$) est équivalent à 0.0585 mg d'acides aminés (Tableau 30). La consommation moyenne d'oxygène mesurée pendant cette période a été de 0.24 ml d' $\text{O}_2.\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$, équivalent à 0.24 mg d'acides aminés. Le rapport "Oxygène consommé: acides aminés prélevés" permet d'estimer une contribution des FAA proche de 25 % du carbone nécessaire pour le métabolisme respiratoire. Pendant la phase de maturation le bénéfice obtenu par absorption des FAA ne couvre que 7 % de la demande métabolique en carbone, les prélèvements des FAA s'élevant à $750 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$, équivalent à 0.075 mg , et la consommation d'oxygène à 1.1 ml d' $\text{O}_2.\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$, soit à 1.1 mg d'acides aminés. Lors du repos sexuel le profit représente 19 % de cette même demande, la prise de FAA étant de $565 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$ et la consommation d'oxygène de 0.30 ml d' $\text{O}_2.\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$.

Comparer le taux d'azote aminé acquis à celui d'ammoniaque produit est une autre alternative permettant d'évaluer les bénéfices dus à l'absorption des acides aminés (Tableau 30). En phase de croissance la quantité de FAA entrant dans l'organisme a été évaluée à $585 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$ et le taux de NH_4 excrété simultanément à $1290 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$. Le rapport "azote prélevé:azote excrété" donne une contribution de 45 % de l'azote demandé. Cette contribution s'élève à 192 % en phase de maturation ($750 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$ prélevés et $390 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$ d' azote ammoniacal excrété), et jusqu'à 1130 % de la demande en azote lors du repos sexuel ($565 \text{ nmoles.h}^{-1}.\text{g}^{-1} \text{ PS}$ apportés à l'organisme et seulement 50 nmoles de NH_4 produites).

- En résumé : la contribution du DOC à la balance énergétique des huîtres peut être importante, de 28 % pendant la phase de croissance et supérieure à celle du POC pendant la maturation et le repos sexuel, respectivement 52 et 59 %. La participation des acides aminés au métabolisme a été évaluée à environ 17 % par rapport à la demande en carbone, et a été très forte par rapport à la demande en azote puisque de l'ordre de 45 % en avril et respectivement de 192 et 1130 % en juin et en octobre.

8. ROLE DES HUITRES CULTIVEES DANS LE RECYCLAGE DES MATIERES PARTICULAIRE ET DISSOUTE

8.1 Quantités nécessaires au grossissement annuel d' une huitre

Les résultats ont permis d'évaluer ponctuellement les quantités de matières particulaire et dissoute utilisées et produites par un individu pendant toute sa période de grossissement dans le bassin de Thau (février à décembre), en tenant compte de la durée approximative de chacune des phases étudiées dans le cycle biologique, la phase de croissance maximale se déroulant principalement durant les mois de mars et d'avril (61 jours), celle de maturation en mai et juin (61 jours), la période de pontes en juillet et en août (62 jours) et le repos sexuel de septembre à la commercialisation en décembre (91 jours).

Le volume d'eau filtré par une huitre standard de 1 gramme de poids sec serait de l'ordre de 30 m^3 (10 à 50 m^3) pendant son année d'élevage jusqu'à la commercialisation (275 jours). La quantité de carbone organique particulaire ainsi retenue peut être estimée à 3.0 g (1.5 à 8.0 g POC) dont 1.70 g (0.6 à 4.9 g POC) seraient absorbés et 1.30 g (0.50 à 3.30 g POC) rejetés par égestion. Cette huitre prélèverait également 0.3 g de carbone organique dissous (0.1 à 0.6 g DOC) pendant l'année. Elle consommerait plus de 15 l d'oxygène (1.0 à 40.0 l d' O_2) et produirait 15 mmoles d'ammoniaque (0.50 à 50.0 mmoles NH_4).

8.2 Rôle des populations d' huitres dans le recyclage

Les résultats obtenus sur l'huitre standard permettent, connaissant la biomasse des huitres cultivées dans les trois zones conchylicoles du bassin de Thau (32000 tonnes de coquillages frais d'après Hamon & Tournier, 1986), d'estimer l'activité physiologique de l'ensemble du peuplement d'huitres de la lagune. Pour passer des taux physiologiques

exprimés par g de poids sec de chair d'huitre aux taux rapportés au g de poids frais d'animal entier, nous avons multiplié chaque taux physiologique par un coefficient correspondant au rapport "Poids sec de chair : Poids frais total" calculé pour chaque campagne expérimentale d'après les valeurs du tableau 9 p.44. Ces taux ainsi exprimés par g de poids frais d'animal entier ont ensuite été multipliés par 32000 tonnes (= $32 \cdot 10^9$ g de poids frais) afin d'obtenir une évaluation pour l'ensemble des peuplements d'huitres de Thau. De plus, les taux d'origine, étant exprimés par heure, sont également multipliés par 24 heures pour obtenir une évaluation de l'activité journalière des populations. Ce calcul permet d'avoir une idée de l'impact des huitres cultivées sur les ressources de ce milieu, c'est à dire en schématisant, sur l'appauvrissement du milieu dû aux prélèvements effectués par les huitres, et sur son enrichissement par leurs rejets. Ces chiffres ne constituant qu'une estimation, conserver la précision des résultats pour chaque phase physiologique étudiée ne présente alors plus d'intérêt. Les résultats présentés ici sont obtenus en moyennant l'ensemble des valeurs correspondant à chaque taux physiologique.

8.2.1 Volume d'eau et quantités de matière organique prélevés par les populations d'huitres

Environ 7.10^7 m³ d'eau (2.10^7 à 2.10^8 m³.j⁻¹) traversent les branchies d'huitres moyennes en une journée pour être épurés de toutes particules. Ce volume correspond approximativement à 20 % du volume totale de la lagune ($2.5.10^8$ m³ d'après Amanieu *et al*, 1989), qui théoriquement serait donc recyclé tous les 5 jours entièrement.

Au cours de ce recyclage, les populations d'huitres absorberaient en un jour 10 tonnes de POC (1 à 30 tonnes.j⁻¹), soit environ 20 tonnes de matière organique particulaire (POM) (considérant 1 POM = 2 POC d'après Widdows *et al*, 1979). 25 % du POC disponible seraient ainsi absorbés par les populations en une journée, ce qui impliquerait un nécessaire renouvellement tous les 4 jours.

L'absorption du carbone dissous s'est effectuée en moyenne à des taux de 2 tonnes par jour (1.5 à 3.0 tonnes DOC.j⁻¹), soit environ 20 % du DOC disponible dans la lagune, impliquant un recyclage tous les 5 jours.

8.2.2 Quantités de matière organique rejetées par les populations d'huîtres

Les rejets sous forme de fèces et de pseudofèces s'élèvent en moyenne à 130 tonnes par jour (20 à 300 tonnes. j^{-1}). La fraction de carbone organique particulaire présente dans ces produits de l'égestion correspond à 2 tonnes de POC par jour (1 à 20 tonnes. j^{-1}), équivalentes à des quantités de matière organique particulaire de l'ordre de 2 à 40 tonnes par jour. La matière totale rejetée sous forme particulaire représenterait ainsi près de 7 % de la quantité de matière en suspension dans la lagune, et la fraction organique carbonée à 5 % du POC disponible.

Par ailleurs, en une journée, les populations produiraient 700 kg N-NH_{3,4} (50 à 3000 kg. j^{-1}), correspondant à un pourcentage de l'ordre de 7.0 % de l'ammoniaque présent dans le milieu.

8.3 Rôle des populations d'huîtres dans les transferts d'énergie

L'énergie disponible sous forme particulaire et dissoute dans la totalité des eaux de la lagune est en partie utilisée, transformée et ainsi recyclée par le métabolisme des populations d'huîtres en élevage. Cette énergie est en moyenne évaluée à 50.10⁹ kJ, et, selon les périodes de l'année, la quantité d'énergie peut varier de 100 à 200 kJ par m³ d'eau.

Suivant le principe de calcul exposé dans le paragraphe 8.2, nous sommes partis des valeurs des composantes du bilan énergétique exprimées en kJ par heure et par g de poids sec de chair pour obtenir des résultats exprimés en kJ par jour et pour l'ensemble des huîtres de la lagune. Les transferts d'énergie à travers les populations d'huîtres ont été quantifiés en tenant compte, d'une part de la seule énergie disponible sous forme particulaire pour les 4 phases du cycle étudiées (Fig. 47 et 48), et d'autre part de la totalité de l'énergie disponible sous forme particulaire et dissoute pour les phases de croissance, de maturation et de repos sexuel (Fig. 49).

Pendant la croissance maximale, près de 145 kJ.m⁻³ sont disponibles dans la lagune (140 kJ sous forme organique dissoute et 5 kJ sous forme de particules orga-

niques carbonées entre $0.7 \mu\text{m}$ et $75 \mu\text{m}$). Environ 400.10^6 kJ sont absorbés en une journée par les populations (100.10^6 kJ de DOC et 300.10^6 kJ de POC.j⁻¹), et 130.10^6 kJ sont rejetés principalement sous forme organique particulaire par biodéposition ($113.10^6 \text{ kJ.j}^{-1}$) et très peu sous forme minérale dissoute ($17.10^6 \text{ kJ.j}^{-1}$).

Pendant la phase de maturation, plus de 200 kJ sont disponibles par m^3 d' eau (200 kJ.m^{-3} sous forme de DOC et seulement 7 kJ.m^{-3} sous forme de POC). Les populations en absorbent près de 550.10^6 kJ par jour répartis de façon équilibrée entre POC et DOC (respectivement, $262.10^6 \text{ kJ.j}^{-1}$ et $286.10^6 \text{ kJ.j}^{-1}$). Près de 170.10^6 kJ sont rejetés, $161.10^6 \text{ kJ.j}^{-1}$ sous forme de biodépôts et 6.10^6 kJ.j^{-1} par excrétion.

Lors du repos sexuel, 165 kJ sont disponibles par m^3 d' eau (160 kJ.m^{-3} dans le dissous et 5 kJ.m^{-3} dans le particulaire). Les populations d' huîtres en absorbent environ $150.10^6 \text{ kJ.j}^{-1}$ (POC: $60.10^6 \text{ kJ.j}^{-1}$, DOC: $90.10^6 \text{ kJ.j}^{-1}$) et rejettent plus de $100.10^6 \text{ kJ.j}^{-1}$ sous forme particulaire et dissoute ($100.10^6 \text{ kJ.j}^{-1}$ par égestion et 4.10^6 kJ.j^{-1} par excrétion).

En moyennant l'ensemble de ces valeurs de flux d' énergie à travers les populations d' huîtres en élevage, il apparaît que 300.10^6 kJ sont absorbés et 100.10^6 kJ libérés en une journée.

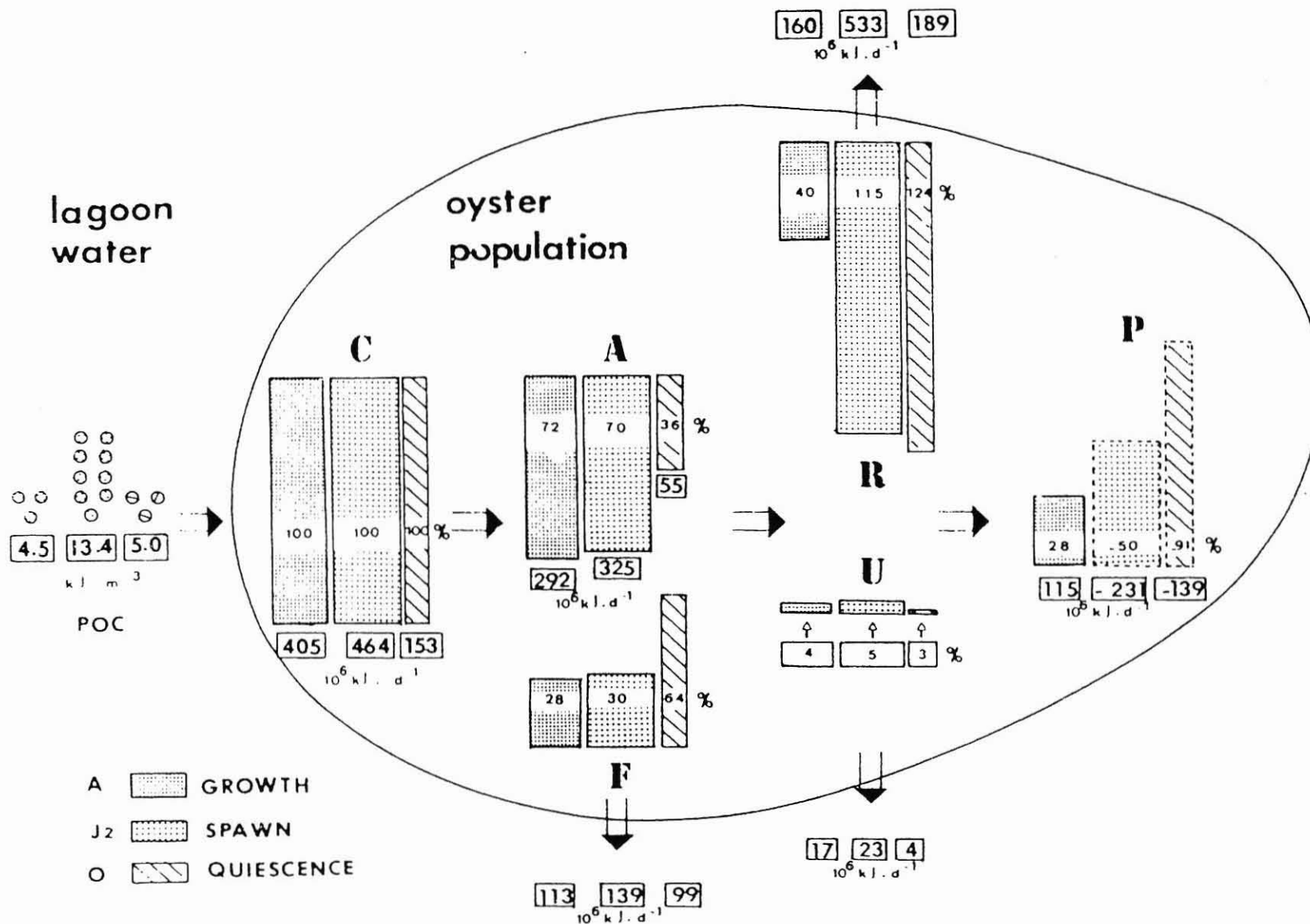


Figure 47: Transferts d'énergie à travers les populations d'huîtres pendant les phases de croissance, de ponte et de repos sexuel (phase de maturation représentée avec celles de croissance et de repos sexuel dans la figure 48 pour ne pas alourdir le schéma) et selon l'énergie disponible sous forme particulière dans le milieu (POC). La taille des rectangles est proportionnelle à la quantité d'énergie (10^6 Joules par jour = $\text{kJ} \cdot \text{d}^{-1}$). Le pourcentage indiqué à l'intérieur de chacun d'eux représente le pourcentage d'énergie par rapport à l'énergie contenue dans la nourriture consommée (C = 100 %). C = Energie contenue dans la nourriture consommée, A = Energie contenue dans la nourriture absorbée, F = Energie contenue dans les produits de l'égestion, R = Energie nécessaire au métabolisme respiratoire, U = Energie perdue par excréation, P = Energie disponible

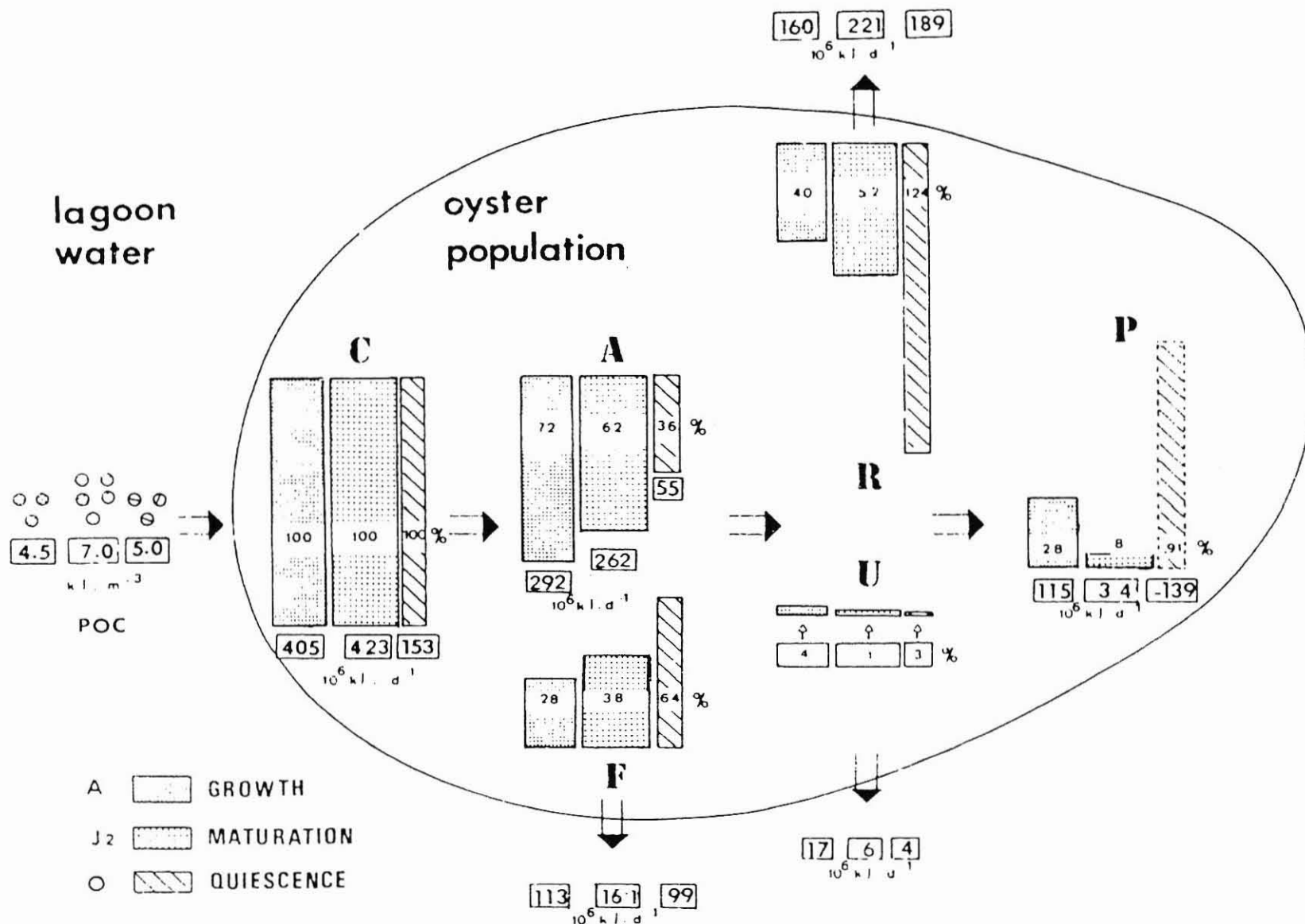


Figure 43: Transferts d'énergie à travers les populations d'huîtres pendant les phases de croissance, de maturation, et de repos sexuel (phase de ponte représentée avec celles de croissance et de repos sexuel dans la figure 47 sans la maturation pour ne pas alourdir le schéma) et selon l'énergie disponible sous forme particulière. Complément de légende en figure 47.

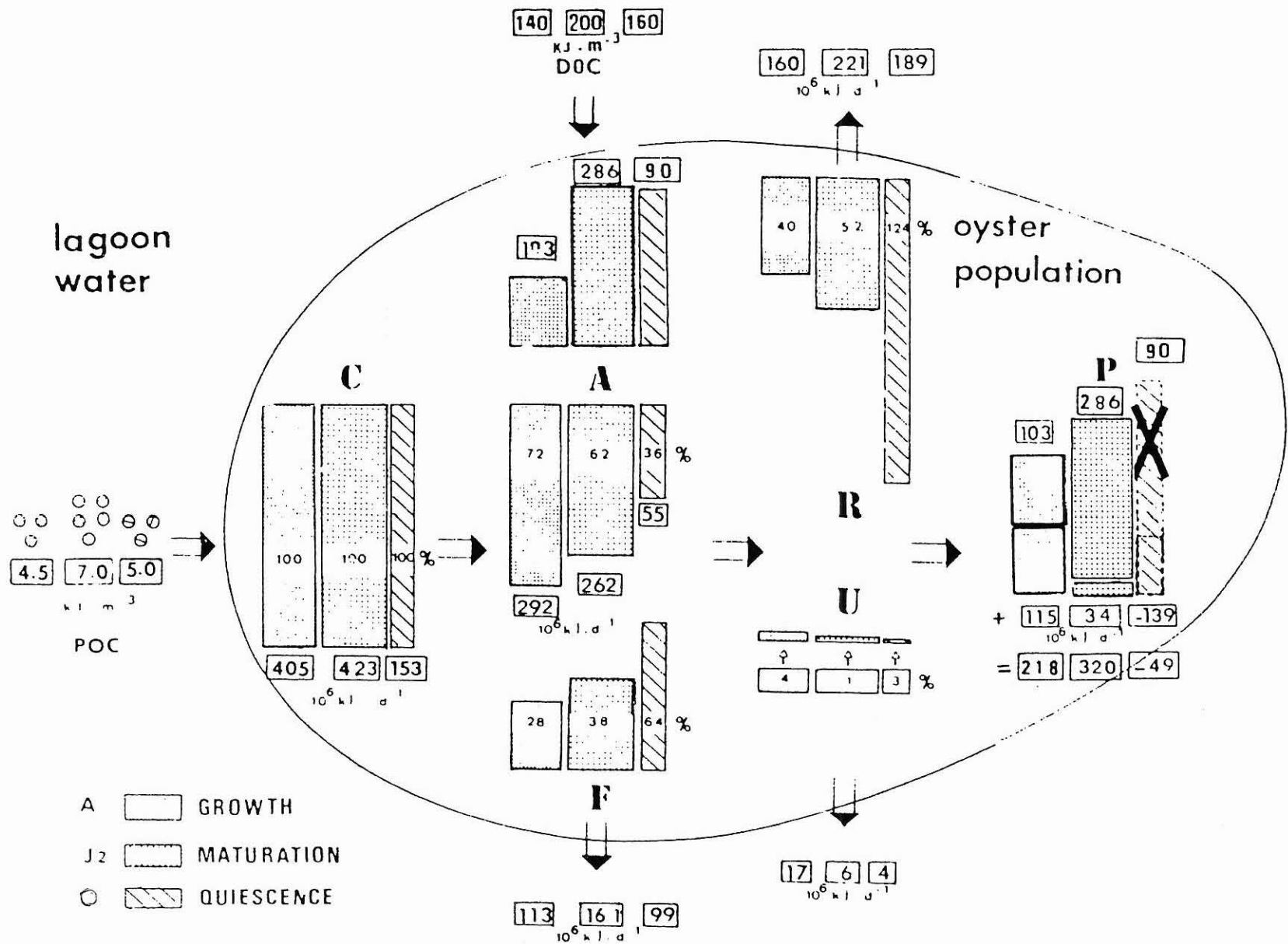


Figure 49: Transferts d'énergie à travers les populations d'huîtres pendant les phases de croissance, de maturation, et de repos sexuel et selon l'énergie disponible dans le milieu sous formes particulière et dissoute. Au schéma de la figure 48 s'ajoute ici la contribution du carbone organique dissous en termes d'énergie (DOC). Complément de légende en figure 47.

IV. DISCUSSION

IV. DISCUSSION

1. COMPORTEMENT DES HUITRES DANS LEUR ENVIRONNEMENT

1.1 Activités nutritionnelles liées à la matière particulaire

1.1.1 Intensité des activités nutritionnelles

Nos valeurs de taux de filtration (0.80 à $9.0 \text{ l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ PS) s'inscrivent dans la large gamme de celles présentées dans la littérature entre 0.3 et 34 l.h^{-1} (Loosanoff & Nomejko, 1946; Palmer, 1980; Fiala-Medioni *et al.*, 1983; Gerdes, 1983a; Deslous-Paoli *et al.*, 1987). Cependant elles correspondent aux valeurs les plus faibles de cette gamme obtenues pour la plupart dans les conditions artificielles de laboratoire. Certaines valeurs de la littérature surestimeraient donc le comportement naturel des huîtres.

Avec 0.05 mg de POC disponibles dans un litre d'eau du bassin de Thau, nous avons observé chez l'huître standard un taux de rétention d'environ 0.12 mg de POC par heure. Des valeurs plus élevées avaient été obtenues au laboratoire avec la même espèce nourrie de 0.032 mg de POC.l⁻¹: 0.92 mg POC étaient alors retenus en moyenne par heure et par une huître standard (Fiala-Medioni *et al.*, 1983). De même que pour les taux de filtration et de rétention, les pourcentages de matière retenue par rapport à la quantité disponible semblent plus faibles dans les conditions naturelles que dans un milieu artificiel puisque nos valeurs sont comprises entre 37 et 70 % alors que la littérature indique des pourcentages jusqu'à 95 % (Jorgensen, 1966; Haven & Morales-Alamo, 1970; Palmer & Williams, 1980).

Les résultats obtenus pour le taux d'égestion (valeurs moyennes comprises entre 0.05 et 0.60 mg POC.h⁻¹.g⁻¹ PS) conduisent à la même conclusion. Dans la gamme des concentrations de POC observées pendant notre étude, Newell & Jordan (1983) ont obtenu avec *C.virginica* étudiée au laboratoire, un taux de biodéposition supérieur à celui de *C.gigas* dans notre étude. Mais par contre, Sornin *et al.* (1986) présentent des données sur l'égestion de *C.gigas in situ* similaires à nos résultats, c'est à dire des taux compris entre 0.25 mg et 0.46 mg POC.h⁻¹.g⁻¹ PS.

En général, les taux d'absorption observés (valeurs moyennes comprises entre 0.03 et 0.95 mg POC.h⁻¹.g⁻¹ PS) sont similaires ou inférieurs à ceux obtenus au laboratoire. A 15°C, avec une nourriture disponible de 0.032 mg POC.l⁻¹ (algues monospécifiques), *C.gigas* âgée de 18 mois, aurait absorbé 0.60 mg POC.h⁻¹.g⁻¹PS (Fiala-Medioni *et al.*, 1983). Et une huître plus petite de 0.40 g PS absorberait entre 0.5 et 4.0 mg d'algues.h⁻¹.g⁻¹ PS (Palmer, 1980).

Les efficacités d'absorption sont similaires à celles obtenues avec *Mytilus edulis* dans son milieu de vie et donc en présence de seston naturel (30 % à 60 %) (Bayne *et al.*, 1985), alors qu'elles peuvent être supérieures à 80 % chez les invertébrés marins filtreurs nourris avec des aliments artificiels tels que les algues de culture (Fiala-Medioni *et al.*, 1983; Bayne & Widdows, 1978; Bayne & Newell, 1983).

Ainsi, le fait que les activités de filtration, de rétention, d'égestion et d'absorption, mesurées dans l'environnement naturel de *C.gigas*, soient plus faibles que celles observées au laboratoire, conduit à penser que les milieux artificiels s'opposent à une véritable acclimatation des individus et donc à leur comportement naturel comme l'ont observé Bayne, (1976), et Deslous-Paoli & Heral (1984).

1.1.2 Effets des conditions du milieu

Les traitements statistiques des données ont mis en évidence certaines corrélations significatives. Cette notion de corrélation n'implique évidemment pas celle de causalité, mais permet de dégager les principales interrelations expliquant les phénomènes écologiques.

Parmi les facteurs mesurés, seuls la température de l'eau et la quantité de matière organique particulaire disponible ont donné, dans les limites des valeurs observées, des corrélations significatives avec les variables physiologiques. Cependant, certaines autres conditions du milieu semblent avoir eu une influence à certaines périodes critiques. C'est le cas de l'ammoniaque et de l'oxygène.

- Effets de la température:

Entre 12 et 25 °C, les températures observées s'inscrivent dans la gamme de celles mesurées sur plusieurs années par Tournier *et al* (1982) dans le bassin de Thau (7 à 25 °C). Les températures les plus froides (< 10°C), non observées pendant notre étude, concernent les mois d'hiver pendant lesquels il n'y a plus d'animaux dans les parcs. Les températures rencontrées couvrent donc celles qui correspondent aux conditions d'élevage des huîtres. Dans la limite de ces valeurs, les analyses statistiques ont montré de façon classique une augmentation de l'activité physiologique liée à celle de la température de l'eau. Ce pourrait donc être le cas tout le long de l'année de grossissement, avec, comme nous l'avons observé, les activités les plus faibles dans les eaux froides et les activités les plus intenses dans les eaux les plus chaudes.

Une augmentation des taux de filtration et d'absorption avec la température dans un écart de 13 à 24 °C a déjà été observée chez *C.gigas* par Walne (1972) et chez *Mytilus californianus* par Bayne (1976). Cette gamme de températures couvrant celles rencontrées par les huîtres pendant leur année d'élevage, nous pouvons penser qu'il n'existe pas dans le bassin de Thau de seuil en deçà ou au delà duquel la température pourrait être cause de stress pour les animaux.

Toutefois, si pour les deux stocks les températures "naturelles" ne sont pas "limitantes", et, si elles semblent en 1986 favorables à l'ensemble des activités liées à la nutrition, ce n'est pas tout à fait le cas en 1987 puisque les taux de filtration ne présentent alors aucune corrélation avec la température. Ceci peut être expliqué par le fait que, dans certains cas, l'organisme a la capacité de compenser d'éventuels modifications des conditions environnementales à l'intérieur de limites définies,

permettant à certains processus d'être maintenus relativement indépendants des altérations du milieu (Bayne *et al.*, 1985).

De plus, dans cette étude des relations éventuelles des variables physiologiques avec la température en environnement naturel, rappelons que d'autres facteurs peuvent varier, devenir plus influents, et masquer ainsi l'effet de ce paramètre sur le taux de filtration. Malgré son importance, la température ne peut être à elle seule responsable du comportement des organismes plutôt lié à la combinaison de différentes conditions souvent difficile à dissocier les unes des autres.

- Effets de la nourriture disponible:

Aucune corrélation des concentrations en nourriture avec les variables physiologiques n'est observée lorsque cette concentration est exprimée en terme de matière totale en suspension. Seule la fraction organique POC présente des relations significatives avec la physiologie des huîtres.

La quantité de nourriture organique carbonée disponible pendant nos campagnes expérimentales était faible par rapport aux valeurs observées à d'autres périodes de l'année (Jarry *et al.*, 1988), mais aussi par rapport aux autres zones de l'étang (Tournier *et al.*, 1982) ou à d'autres aires marines similaires (Tableau 31).

C'est dans les limites de ces concentrations faibles en matière organique particulaire que l'activité physiologique s'est révélée dépendante de façon positive de la quantité disponible. Par contre, des corrélations négatives entre les taux de filtration et d'assimilation, et la concentration en nourriture, ont été observées à partir d'expériences menées en laboratoire sur *C.gigas* nourrie avec des algues de culture (Fiala-Medioni *et al.*, 1983), et sur *Mytilus edulis* (Riisgard & Randlov, 1981). Ces relations ont été observées à des concentrations d'algues équivalentes en terme de carbone organique particulaire à des valeurs inférieures à $12 \cdot 10^{-6}$ mg POC.l⁻¹ ou supérieures à 0.30 mg POC.l⁻¹. Ayant travaillé avec des concentrations de POC intermédiaires et comprises entre 0.05 et 0.32 mg POC.l⁻¹ et sachant que le bassin peut être plus riche à d'autres périodes (concentrations supérieures à 0.32 mg POC.l⁻¹), on peut penser que la quantité de nourriture disponible peut être limitante pour les huîtres cultivées.

Tableau 31: Matière en suspension (SM mg.l^{-1}) et carbone organique particulaire (POC mg.l^{-1}) dans différentes zones marines littorales.

| Source | Zone marine | SM mg/l | POC mg/l |
|----------------------------|---|------------------|-------------------|
| Bayne & Widdows, 1978 | Cattewater, Plymouth | | 0.5-2.8 (*) |
| Newell & Jordan, 1983 | Choptank estuary Maryland, USA | 4-20 | 0.42-3.6 |
| Heral <i>et al.</i> , 1984 | Marennes-Oleron Atlantique, France | 10-250 | 0.5-10 (*) |
| Bayne <i>et al.</i> , 1985 | Afrique du Sud | 3.27-7.11 | |
| Shafee & Sabatier 1986 | lagune de Oualidia Atlantique, Maroc | | 1.2-7 (*) |
| Etude présente | Bassin de Thau Méditerranée, France | 1.5-21 | 0.06-0.28 |

(*): Les données originales étaient exprimées en poids de matière organique particulaire. Ces données sont converties en estimant que $2 \text{ POC} = 1 \text{ POM}$ (Matière Organique Particulaire).

Les analyses en composantes principales ont montré également une dépendance vis à vis de la nature de la matière particulaire. En effet, les phases automnales y sont clairement séparées des autres et sont caractérisées par les faibles activités des huîtres dans des eaux fortement chargées en matériel inorganique. L'effet de dilution du matériel organique dans ces conditions peut entraîner une réduction du taux de filtration (Widdows *et al.*, 1979; Bayne & Newell, 1983) et surtout une altération du taux d'absorption (Tito de Moraes & Fiala-Medioni, 1985; Deslous-Paoli *et al.*, 1987). En automne 87 dans le bassin de Thau, la fraction organique disponible était la même que celle observée en avril, mais associée à une fraction inorganique bien supérieure. En conséquence, le taux de filtration était très faible en automne, le taux de rétention réduit au tiers, et l'efficacité d'absorption présentait la plus faible valeur observée.

Malgré ces influences probables de la nourriture disponible, le taux de filtration en 87 ne présente pas plus qu'avec la température une corrélation avec le POC. Ce n'est donc pas ce facteur qui masque un éventuel effet de la température sur le taux de filtration de *C.gigas*.

- Effets des concentrations en oxygène et ammoniacque dissous:

Les valeurs d'oxygène s'inscrivent dans la gamme des valeurs moyennes des suivis annuels effectués par Tournier *et al* (1982) et des observations faites par Panouse pour le programme Ecothau (communication personnelle). Comme cela est couramment observé, les analyses statistiques ont montré des corrélations négatives entre l'oxygène et la température, l'élévation de la température réduisant la dissolution de l'oxygène dans l'eau, les valeurs les plus faibles en O₂ ont été obtenues fin juin dans les eaux les plus chaudes. En été, cette réduction de l'oxygène peut être cause de dystrophie, comme cela a été le cas dans la zone C de l'étang en juillet 87. Cette malaigue n'a provoqué aucune mortalité dans notre stock d'huîtres, mais les individus ont probablement été soumis à de nombreux stress.

Si les eaux peu oxygénées sont défavorables aux huîtres, il semble que les eaux riches en oxygène soient au moins indicatrices de milieu défavorable. En effet, pendant les tempêtes d'automne, les vents violents et soudains de Sud-Est, accompagnés de

crues du bassin versant, ont provoqué une augmentation de l'oxygénation de l'eau par agitation de la surface, accélération des courants et augmentation des échanges entre masses d'eaux. Ces valeurs élevées en oxygène caractérisent dans l'ACP les valeurs faibles des variables physiologiques, mais s'il y a causalité, celle-ci n'est qu'indirecte.

Les valeurs fortes des concentrations en ammoniacque sont dues en automne aux apports massifs du bassin versant, apports terrigènes riches en eaux usées. L'écart important entre les valeurs élevées de l'automne ($10 \mu\text{moles.l}^{-1}$) et les plus faibles ($0.40 \mu\text{moles.l}^{-1}$) a également été observé dans le bassin de Thau par Casellas *et al.* (1989) et est comparable à ce qui a été constaté dans la baie de Morlaix par Boucher & Boucher-Rodoni (1988). De telles variations en ammoniacque semblent en fait fréquentes dans les milieux côtiers et estuariens riches en populations marines, en raison des échanges entre masses d'eau, des apports terrigènes et, d'une façon moindre dans le bassin de Thau, des activités physiologiques des organismes.

Si les fortes concentrations en oxygène semblent seulement indicatrices de milieu défavorable aux huîtres, les fortes concentrations en ammoniacque peuvent être par contre directement toxiques pour les animaux. Cela expliquerait en partie l'état de stress observé chez les huîtres qui ouvraient très peu leurs valves pendant la période automnale dont les eaux étaient chargées en matière inorganique. Pendant ces périodes de crues il est d'ailleurs fréquent que les coquillages soient interdits à la vente tant ils concentrent de substances ou d'organismes toxiques dans leurs tissus.

1.1.3 Effets des facteurs liés à la biologie des huîtres

- Evolution du poids et de la taille:

Les poids des huîtres et les taux de croissance pondérale obtenus sont assez similaires à ceux obtenus par Deslous-Paoli & Heral (1984) à Marennes-Oléron. Quelques différences apparaissent cependant dans les taux de croissance en fin d'année. En effet, dans le bassin méditerranéen de Thau, la phase de ponte est suivie par une période de croissance pendant le repos sexuel, tandis que sur la côte atlantique, la phase de ponte marque la fin de la croissance des huîtres. La température de l'eau plus élevée

et l'absence de marée dans les eaux méditerranéennes jouent sans aucun doute un rôle important dans la vitesse de croissance des bivalves surtout en fin de grossissement.

Les analyses statistiques ont mis en évidence des dépendances négatives entre les variables physiologiques et le poids de chair des huîtres. Ceci est vrai pour toutes les variables en 1986, mais pas en 1987 où les taux d'égestion, de respiration et d'excrétion ne présentent pas de dépendances significatives avec W . Ce résultat pourrait s'expliquer par le fait que la campagne de la fin juin 87, correspondant à la ponte et par conséquent à une chute de poids des animaux, intégrée comme les autres au modèle allométrique, présente les écarts les plus grands par rapport aux points théoriques de la régression. Il faut remarquer de plus que, dans nos modèles allométriques, les valeurs des pentes présentent d'importantes variations, contrairement à celles obtenues dans les expériences au laboratoire (généralement de l'ordre de 0.70 pour les bivalves d'après Walne, 1972; Riisgard & Molhenberg, 1979; Gerdes, 1983a; Bayne & Newell, 1983). Il semble que dans les expérimentations en conditions naturelles où aucun facteur n'est fixé, les composantes du modèle allométrique, et en particulier la pente, varient fortement car chacun des facteurs qui affecte les grands et les petits individus est susceptible de modifier leur valeur indépendamment (Bayne & Newell, 1983). Dans ce cas, les pentes ont une signification biologique mais sont quantitativement difficiles à manier (Shea, 1985). Malgré cela, les informations données par les modèles allométriques sont en accord avec les résultats des analyses en composantes principales. Cela traduit le fait que, d'une part les huîtres du stock 2, plus grandes et d'un poids plus élevé que celles du stock 1, ont présenté un taux de croissance plus lent et une activité physiologique moins intense, et d'autre part, qu'au sein d'un même stock, les grandes huîtres ont eu une activité plus faible que les petites. De nombreux auteurs ont même montré une relative constance des taux décrivant la nutrition chez les individus adultes de grandes tailles (Walne, 1972; Gerdes, 1983a; Deslous-Paoli *et al.*, 1987).

- Influence de l'état physiologique:

Les analyses biochimiques nous donnent des valeurs en sucres totaux et glycogène en accord avec celles obtenues sur la même espèce en atlantique (Deslous-Paoli, 1982) et dans le bassin de Thau (Pichot, communication personnelle).

L'état physiologique des huîtres pendant leur croissance a une influence sur leur comportement comme nous l'expliquerons à propos du bilan d'énergie établi pour cette phase, mais les effets de la phase de maturation semblent plus marqués. Bien que les pourcentages de glycogène varient peu, des valeurs légèrement plus élevées ont été observées fin juin en 86 ($Gy/G = 74\%$) et début juin en 87 ($Gy/G = 67\%$), lors de cette phase de maturation. Pour l'animal il est nécessaire que la nourriture consommée soit alors stockée dans les réserves et non investie dans la croissance comme l'ont montré Gabbott & Bayne (1973). De plus, dans les analyses en composantes principales, la distribution de ces campagnes J1 au centre des axes I et II, montre que les facteurs extrinsèques, descripteurs de ces axes, ne jouent que peu de rôle dans cette distribution. Pendant cette phase de maturation, les huîtres répondraient davantage aux demandes liées à leur état physiologique qu'aux variations du milieu.

Au contraire, pendant les campagnes J2 en 86 et en 87, les huîtres semblent surtout influencées par les conditions de l'environnement. Ces campagnes correspondent à des stades différents du cycle biologique, J2 s'étant déroulée en fin de maturation pour les huîtres du premier stock et lors des premières pontes pour le second stock. Aucune corrélation n'est apparue dans notre étude entre les taux de nutrition et la ponte, contrairement à ce qui a été montré par Gerdes (1983a). En effet, les phases de fin de maturation en 86 et de ponte en 87, caractérisées par des activités physiologiques élevées, ont la même distribution sur les deux premiers axes des ACP. Pour les deux stocks, les points correspondant aux différentes expériences sont étalés le long de l'axe I, des premières expériences proches du centre du graphique, jusqu'aux dernières, à l'extrémité positive de l'axe I. Les températures et la nourriture particulière organique expliquent la distribution des points sur cet axe, et les rapides augmentations des valeurs de ces facteurs pendant J2 (début d'été), expliquent l'étalement des points-expériences.

Ni la phase terminale de maturation, ni la ponte ne peuvent expliquer la similarité de ces distributions. Pendant ces phases les activités intenses des huîtres étaient donc principalement influencées par les conditions environnementales.

Le pourcentage de glycogène contenu dans la chair des huîtres du stock 2 fin octobre en phase de repos sexuel a fortement décrû et correspondrait à une utilisation des réserves. Cette utilisation est à relier à un apport de nourriture insuffisant dans des conditions environnementales défavorables: forte charge en matériel inorganique, augmentation rapide de l' ammoniaque et autres matériels terrigènes, liés aux apports massifs du bassin versant. Ces apports terrigènes, plus marqués en 86 qu' en 87, comme le montrent notamment les fortes proportions de la fraction inorganique, seraient une des causes du taux de croissance plus faible observé pour les huîtres du premier stock pendant la phase de repos sexuel.

1.2. Ecophysiologie de *C.gigas* liée à la matière dissoute

1.2.1. Absorption du carbone organique dissous

C'est en juin que le taux d'absorption du DOC a été le plus fort, cette valeur correspond à la plus forte concentration en DOC dans le milieu. Les plus faibles taux ont été obtenus pour les plus faibles concentrations dans la lagune. Il semble donc que dans l'étang de Thau la variation des prises de DOC par les huîtres suit celle des quantités disponibles, comme cela a été montré par Siebers & Winkler (1984) dans une étude sur l'absorption du dissous par *Mytilus edulis* dans les conditions naturelles.

Les concentrations de carbone organique dissous dans la lagune comprises entre 2.60 et 6.31 mg.l⁻¹ représentent des valeurs relativement élevées qui s'inscrivent dans les gammes données dans la littérature pour les lacs, les lagunes et les estuaires, milieux généralement riches en DOC (Lindeboom & Merks, 1983; Saliot *et al.*, 1984; Wetzel, 1984).

Par contre, comme nous l' avons vu, ce milieu est relativement pauvre en matière organique particulaire, du moins pendant nos campagnes d' étude. Les rapports des

concentrations DOC:POC donnent alors des valeurs de 18:1 en avril, 26:1 pendant la campagne J1 de juin, et 28:1 en octobre, supérieures à celles données par Wetzel (1984), comprises entre 6:1 et 10:1. La matière particulaire semblant, des points de vue quantitatif et qualitatif, insuffisante pour répondre aux besoins des huîtres, on pourrait se poser la question de savoir si celles-ci peuvent exploiter entièrement le DOC disponible pour mieux répondre à leurs besoins.

En plus de l'effet probable de la concentration de DOC, un effet de l'état physiologique apparaît pour la production de tissus pendant la phase de croissance et pour le stockage des réserves pendant la maturation où la demande des huîtres semble plus importante. C'est pendant ces périodes que l'animal absorbe la plus grande quantité de nourriture en utilisant les deux sources nutritives disponibles, POC et DOC. Pendant la croissance, les huîtres ont surtout utilisé le particulaire, et pendant la maturation, le dissous, selon la disponibilité de chacun d'eux.

1.2.2 Absorption des acides aminés libres dissous

- Absorptions et utilisations sélectives des acides aminés

Comme avec le DOC, il semble que les taux d'absorption des acides aminés suivent les variations de leurs concentrations dans le milieu lagunaire, avec une absorption plus forte en juin pendant la maturation, correspondant à la concentration la plus élevée dans le milieu.

Les résultats montrent que cette absorption est sélective car les acides aminés les plus abondants ne sont pas nécessairement les plus absorbés par les huîtres.

Les acides aminés les plus représentés dans le milieu et les plus absorbés, comme l'alanine, la sérine et le groupe glycine-thréonine en avril (respectivement: 100 %, 98 %, 75 %); l'alanine, l'aspartate, le glutamate et l'ornithine en juin (respectivement: 85 %, 95 %, 75 et 75 %); la sérine et l'ornithine en octobre (respectivement: 84 % et 94 %), sont reconnus comme les plus communément et les plus rapidement absorbés dans les tissus des bivalves (Bayne, 1976). Alanine, aspartate et glutamate sont directement transformés en un cétoacide intermédiaire du cycle de Krebs (Bayne, 1976). Le gluta-

mate et la glutamate deshydrogénase jouent un rôle essentiel dans le métabolisme des groupements aminés et notamment dans la formation d' ammoniacque (Lehninger, 1977). La sérine peut être directement transformée en pyruvate, intermédiaire du cycle de Krebs, et son métabolisme est lié à ceux de la glycine et de la thréonine (Ellis *et al.*, 1985).

Mais tous les acides aminés abondants dans le milieu ne sont pas nécessairement absorbés en grandes quantités. C'est le cas de l' ornithine, dont 14 % seulement sont absorbés pendant la phase de croissance, alors que 75 % et 94 % en sont absorbés respectivement pendant les phases de maturation et de repos sexuel. Cet acide aminé interviendrait dans l' expression des gènes (Bishop *et al.*, 1983) et jouerait un rôle prépondérant pendant la gamétogénèse et les phénomènes de restauration des gonades.

Le tryptophane est relativement peu absorbé en automne (46 %) alors qu'il est dominant dans le milieu. Cette faible absorption peut être reliée au faible taux de croissance mesuré pendant le repos sexuel. Le tryptophane pourrait être absorbé davantage pendant la phase de croissance maximale étant donné qu'il joue un rôle essentiel dans la formation des ligaments et de la coquille des huîtres.

Par contre, d'autres acides aminés, présents en faibles concentrations, sont très fortement absorbés par les huîtres. C'est le cas de la taurine, régulièrement trouvée dans de très faibles concentrations dans le milieu, et qui a été absorbée à 100 %. Ceci a également été observé chez différents invertébrés marins par Burton (1983) et Rice & Stephens (1987). Et cette absorption massive trouve son explication dans le fait que cet acide aminé joue un rôle majeur dans la régulation de la pression osmotique cellulaire chez les mollusques marins (Burton *et al.*, 1983).

Il faut remarquer que parmi ces acides aminés peu abondants, et notamment parmi ceux qui n'ont pas été détectés dans les analyses chromatographiques, il se peut que certains soient sous le contrôle d'un turnover rapide. La méthionine, notamment, souvent non détectée, est connue comme intermédiaire essentiel dans le métabolisme (Nell & Dunkley, 1984). Il est probable que l' absorption importante effectuée par les huîtres puisse créer un rapide turnover.

- Disponibilité des acides aminés:

Les concentrations de FAA observées dans le milieu, comprises entre 140 et 850 nmoles.l⁻¹, correspondent à celles rapportées pour les eaux côtières par Jorgensen & Sondergraad (1984), mais se situent dans les faibles valeurs de la gamme donnée pour l'ensemble des milieux marins, entre 500 et 2000 nmoles.l⁻¹ (Jorgensen, 1976).

Ces concentrations observées dans le bassin de Thau sont équivalentes en terme d'énergie à 0.50-0.60 % du DOC présent, en accord avec les chiffres proposés par Daumas (1987) et Wright (1988).

La composition du milieu en acides aminés varie selon la période de l'année, comme cela a été observé lors de suivis saisonniers par Braven *et al.* (1984) et dans une étude en conditions naturelles par Siebers & Winkler (1984). En avril, les acides aminés les plus abondants étaient l'alanine, le groupe glycine-thréonine, l'ornithine et la sérine; en juin, l'alanine, l'acide aspartique, l'acide glutamique et l'ornithine; et en octobre, le tryptophane, l'ornithine et la sérine. Exception faite du tryptophane, tous ces acides aminés sont couramment les plus représentés dans le milieu (Mopper & Lindroth, 1982; Siebers & Winkler, 1984; Daumas, 1987). La plus importante source d'acides aminés dans le milieu marin est le phytoplancton qui excrète généralement très peu de tryptophane. Cet acide aminé, abondant en octobre, doit probablement son origine aux apports terrigènes massifs en cette période. Il s'ajoute aux particularités observées en conséquence des crues soudaines bouleversant l'équilibre lagunaire.

- Effets des conditions physicochimiques:

Températures et salinités peuvent influencer les capacités à transporter les éléments dissous du milieu extérieur dilué vers le milieu intérieur concentré des invertébrés marins. La salinité, notamment, peut jouer un rôle dans la cinétique des transports intermembranaires dépendants du sodium (Stephens, 1985).

Pendant les périodes où nous avons mesuré l'absorption des substances dissoutes par *C.gigas* en 87, les températures et salinités ont gardé à peu près les mêmes valeurs, c'est à dire entre 16 et 19°C pour les températures et entre 32 et 36 pour 1000. pour les

salinités. Se situant dans la gamme d'osmoconformité (entre 15 et 45 pour 1000 d'après Powell *et al.*, 1982; et Nell & Dunkley, 1984), ces valeurs n'ont pu affecter le transport des matières dissoutes.

1.2.3 Existe-t-il une compétition entre les invertébrés marins et les bactéries dans l'absorption des substances dissoutes?

L'étude de l'absorption des substances dissoutes par les invertébrés marins a longtemps été l'objet de controverses. Il s'agissait de savoir si la prise apparente mesurée était due à l'action des invertébrés ou à celle des bactéries symbiontes. Les récentes observations utilisant des techniques autoradiographiques et de microscopie à épifluorescence minimisent la possibilité d'un rôle dominant des microorganismes dans l'absorption chez les bivalves et les annélides (Wright *et al.*, 1984; O'Dell & Stephens, 1986). Une série d'études utilisant des larves d'invertébrés libres de bactéries (Langdon, 1983; Manahan *et al.*, 1983; Davis *et al.*, 1985), ainsi que la démonstration faite par Wright & Stephens (1977 et 1978) qu'il n'existe pas de bactérie capable d'atteindre un taux d'absorption aussi élevé que celui mesuré à partir de la diminution des acides aminés (30 %) en un seul passage à travers la cavité palléale d'une moule, désignent bien les invertébrés marins comme responsables de la prise d'acides aminés dans le milieu.

Il semblerait que les problèmes de compétitions entre bactéries et invertébrés n'existent que dans le cas d'expériences prolongées dans un même milieu ou en milieu confiné très enrichi en MOD (Siebers, 1982; et Stephens, 1987), ce qui n'est pas le cas dans notre étude en circuit ouvert dans les conditions naturelles.

1.3 Activités métaboliques

1.3.1 Métabolisme respiratoire

La valeur moyenne des taux de consommation d'oxygène mesurés en 86 est élevée (3.8 ml d' $O_2 \cdot h^{-1} \cdot g^{-1} PS$) et assez différente de celles rapportées par Shumway (1982). Pourtant, des taux moyens similaires ont déjà été obtenus en milieu naturel avec

C. gigas cultivée en Manche occidentale (Boucher & Boucher-Rodoni, 1988), et avec *Mytilus edulis* en Mer du Nord (Bayne & Widdows, 1978). En 87, les taux moyens d'oxygène consommé par *C. gigas* ont été plus faibles, comme cela a été observé pour les autres activités physiologiques. Cet écart entre les taux d'activités moyens de chaque stock s'explique par les différences importantes entre les poids des huîtres, faibles en 86 et forts en 87, corrélés négativement avec les variables physiologiques. Dans la gamme des taux de consommation d'oxygène (0.2 à 4.14 ml O₂.h⁻¹.g⁻¹ PS), des effets similaires du poids des individus ont été montrés (Collier, 1959; Shumway, 1982; Gerdes, 1983 b; Boucher & Boucher-Rodoni, 1988).

Certains auteurs ont observé, comme dans notre étude, des dépendances positives de VO₂ avec température et nourriture disponible (Collier, 1959; Shumway, 1982; Gerdes, 1983b; Boucher & Boucher-Rodoni, 1988). L'impact de la concentration de nourriture serait indirect et relatif à un effet stimulant de cette nourriture sur la physiologie de la nutrition (Bayne & Scullard, 1977).

1.3.2 Métabolisme de l'excrétion:

Les moyennes par campagne du taux d'excrétion d'NH₄ (comprises entre 0.03 et 5.40 μmoles d' NH₄.h⁻¹.g⁻¹ PS) sont comparables aux valeurs obtenues au laboratoire: entre 1.47 μmoles.h⁻¹.g⁻¹ PS (Tusnik, 1987) et 4.38 μmoles.h⁻¹.g⁻¹ PS (Chin & Lee, 1979), ainsi qu'à celles obtenues dans un environnement naturel entre 0.30 et 6.80 μmoles.h⁻¹.g⁻¹ PS (Boucher & Boucher-Rodoni, 1988).

Des relations linéaires de dépendances entre les taux d'excrétion et les conditions de température et de nourriture ont été observées, mais aucune corrélation significative n'est apparue entre le taux d'excrétion d'ammoniaque et la quantité d'ammoniaque effectivement présente dans le milieu. A certaines périodes, il est possible que de grandes quantités d'ammoniaque soient rapidement utilisées par le phytoplancton, créant ainsi un turnover plus rapide qu'à d'autres périodes de l'année.

Les taux d'excrétion mesurés en 1986 sont très fortement corrélés avec les poids de chair des huîtres. L'ACP montre bien en effet cette corrélation négative en représentant VN_{H4} et W, exactement opposés l'un à l'autre. Le métabolisme excrétoire et le

catabolisme des protéines sont souvent plus influencés par le poids des individus et leur état physiologique que par d' autres facteurs, et spécialement pendant les phases de maturation et de ponte qui conduisent à la production et à l' utilisation des réserves (Bayne, 1976). Par contre, cette activité métabolique n'est pas corrélée avec les changements de poids des huîtres du second stock. Ceci s'explique en partie, comme nous l' avons vu pour les variables liées à la nutrition et au métabolisme respiratoire, par les poids élevés des chairs d'huîtres en 87. D'autre part, Bayne & Newell (1983) remarquent que chez les mollusques bivalves, la relation entre le taux d'excrétion d' ammoniac et la taille du corps peut être très variable à cause du soutien disproportionné du catabolisme des protéines pour la production d' énergie chez les plus petits individus, qui, pendant l' hiver et le printemps diminuent leur taux d' excrétion.

Le taux d' excrétion est une variable très souvent négligée ou évaluée à partir des données de la littérature. Ses variations selon les conditions du milieu et l' état physiologique des animaux montrent qu'il serait impossible d' en estimer les valeurs par les données obtenues par expérimentations au laboratoire. Le taux d' excrétion est pourtant indispensable dans une étude écologique dans la mesure où la production de substances minérales donne un rôle capital à *C.gigas* dans l' écosystème lagunaire. En effet, ces substances minérales sont directement utilisables par le phytoplancton, principale source nutritive des huîtres.

1.4 Conclusion

Les résultats obtenus sur les variables physiologiques dans les conditions naturelles du bassin de Thau se révèlent dans l'ensemble plus faibles que ceux obtenus à partir d' expériences menées dans les conditions artificielles du laboratoire. Les huîtres les plus petites semblent avoir un comportement lié davantage à leur poids qu' aux facteurs du milieu. Les plus grandes dépendent au contraire plus des conditions extrinsèques, température et carbone organique particulaire, que de celles qui leur sont propres. En 86, les huîtres, plus

petites et plus légères, ont eu un taux de croissance deux fois plus grand qu'en 87 pouvant s'expliquer par une activité physiologique générale plus intense. L'absorption de la matière organique dissoute par *C.gigas* se révèle être un processus non négligeable qui dépendrait de la quantité de substances disponibles et de l'état physiologique des animaux. Et selon ses besoins, l'huître absorbe les acides aminés libres dissous de façon sélective.

2. CONTRIBUTION DES MATIERES PARTICULAIRE ET DISSOUTE AUX BILANS ENERGETIQUES DES HUITRES

Les mesures des bilans énergétiques étant effectuées selon les phases du cycle biologique de l'huître (Tableau 28 et Fig. 47 et 48), les variations de la quantité d'énergie disponible pour la production, outre leur intérêt écologique, acquièrent un intérêt physiologique comme le soulignent Lucas et Shafee (1983) à propos des bilans énergétiques mensuels.

2.1 Bénéfices énergétiques provenant du seston

Au printemps, le bilan énergétique positif était favorable à la croissance des huîtres bien que la nourriture organique particulaire disponible ne soit pas très abondante, et que l'eau soit relativement froide. Mais on peut remarquer qu'en avril le seston contient très peu de matériel inorganique. Le rapport "qualité:quantité" de matière nutritive est donc favorable aux huîtres. De plus, comme l'ont montré les analyses en composantes principales, la phase de croissance est très peu expliquée par les descripteurs de l'axe principal I, température et POC. L'état physiologique des huîtres pendant cette phase de croissance influence leur comportement d'autant plus que leur poids de chair, encore faible en début d'année, est corrélé à des activités physiologiques intenses.

Pendant la maturation, l'énergie disponible ne permet de couvrir que faiblement les activités de maintenance des huîtres. Ceci explique la faible augmentation des taux de glycogène entre avril et juin. D'après les analyses en composantes principales, l'état physiologique lié aux phénomènes de maturation influence le comportement des individus, plus encore que pendant la croissance. Le métabolisme respiratoire conduit à des dépenses énergétiques élevées et utilise alors 52 % de l'énergie obtenue par rétention de particules. La quantité de particules retenues est importante et correspond à des conditions du milieu favorables aux animaux. Comme le remarquent Bayne *et al.* (1985) chez *Mytilus edulis*, pendant la période de maturation des gamètes, la demande énergétique accrue est normalement simultanée à une légère augmentation des taux de nutrition, permettant le maintien des rendements de production.

Pendant la phase de ponte, le comportement des huîtres semble dépendre plus des conditions du milieu que de leur état physiologique. Cette campagne est caractérisée par des eaux chaudes et relativement riches en matière nutritive particulière, conditions entraînant une augmentation de l'activité physiologique des huîtres. Le métabolisme élevé n'est associé qu'à une très faible augmentation du taux de filtration, et en conséquence, l'énergie retenue dans la nourriture consommée ne suffit pas à répondre à la demande énergétique.

Les bilans énergétiques négatifs obtenus pendant la phase de repos sexuel, reflètent manifestement des problèmes de stress dus essentiellement aux facteurs extrinsèques. Nous avons vu en effet les changements brutaux des conditions du milieu pendant les crues automnales. Le premier facteur responsable du mauvais équilibre de la balance énergétique serait la forte charge en matériel inorganique correspondant à des événements relativement ponctuels n'affectant pas toute la durée du repos sexuel puisque l'on observe une croissance des animaux entre les campagnes d'automne, signifiant que le bilan peut être positif pendant cette période malgré les stress subis. Pendant ces deux campagnes où le bilan s'est avéré négatif, la demande d'énergie nécessaire au métabolisme était très élevée par rapport à l'énergie obtenue par

absorption de la matière particulaire, ce qui a eu pour conséquence une utilisation des réserves.

Dans les conditions naturelles, il n'est pas rare que les bilans soient négatifs selon le modèle et le lieu d'étude. C'est ce qui a été montré chez des populations de *Mya arenaria* par Gilfillan *et al.* (1977) et chez des populations de *Mytilus edulis* par Bayne & Widdows (1978). Ces bilans négatifs correspondent à des périodes où la combinaison des éléments du milieu est défavorable aux animaux, principalement pendant l'hiver, mais aussi à cause de phénomènes de pollution (Bayne *et al.*, 1985). Ces bilans négatifs conduisent à penser que le seston présent est insuffisant d'un point de vue quantitatif comme d'un point de vue qualitatif au moins dans la zone C d'expérimentations, et cela indiquerait pour cette zone qu'un seuil de saturation serait atteint et que les parcs ne pourraient y supporter davantage d'animaux en élevage.

Le grossissement étant, malgré l'insuffisance de l'énergie apportée par la matière organique particulaire, de relativement bonne qualité, on est amené à mieux considérer l'importance des éléments dissous dans la balance énergétique des huîtres en élevage.

2.2 Bénéfices énergétiques provenant de la matière organique dissoute

Les résultats montrent clairement que la matière organique dissoute prélevée par l'organisme, en plus de son rôle dans la régulation osmotique, n'intervient pas seulement comme supplément dans la balance énergétique comme l'ont suggéré Rice & Stephens (1987), mais bien en tant que constituant essentiel de l'apport trophique des huîtres cultivées.

Cette contribution du carbone organique dissous à la balance énergétique peut même être supérieure à celle du carbone organique particulaire, comme nous l'avons observé pendant les phases de maturation et de repos sexuel (respectivement: AbsDOC / AbsPOC = 1.09 et 1.44) et accroître considérablement l'énergie finalement disponible pour la production. En tenant compte de la contribution du dissous, cette énergie finalement disponible double sa valeur pendant la croissance et devient supérieure à

celle-ci pendant la maturation mais en automne reste négative. Malgré l'apport des éléments dissous, les animaux sont alors contraints à utiliser leurs réserves pour couvrir leurs besoins. L'efficacité d'absorption du DOC est assez faible, particulièrement pendant cette phase automnale où elle ne dépasse pas 20 %, les huîtres ne semblant pas capables d'utiliser la totalité du DOC disponible, même lorsqu'il y a un déficit dans la balance énergétique. Cela est probablement dû au fait que le DOC est composé de substances d'origines et de natures diverses dont certaines, telles que les hydrocarbures et les acides humiques d'origine terrigène, ne sont pas assimilables par les bivalves filtreurs.

Contrairement à ces substances, les acides aminés sont absorbés dans des proportions de l'ordre de 75 % comme l'ont indiqué Manahan *et al.* (1983) pour *C.gigas*. Ce n'est pas le cas de *Mytilus edulis* qui n'absorberait environ que 45 % des FAA disponibles dans son environnement naturel (Siebers & Winkler, 1984). Il se peut que *C.gigas* ait une meilleure capacité à absorber les acides aminés dans les limites naturelles de concentration et de diversité des FAA dans son environnement.

L'absorption des FAA représente 21 à 35 % de l'énergie acquise par absorption du DOC. Etant donné que la quantité de FAA disponible correspond en moyenne à près de 0.60 % du DOC, il y aurait dans le milieu intérieur des huîtres, 50 fois plus d'acides aminés entrant dans la composition du DOC que dans le milieu extérieur. Ceci est loin d'être négligeable compte tenu du rôle que peuvent jouer les acides aminés dans le métabolisme énergétique. En absorbant 60 à 90 % des FAA présents dans l'eau de la lagune, *C.gigas* répond pour 5 à 30 % à la demande du métabolisme respiratoire.

Par ailleurs, lorsque l'on considère le métabolisme azoté, les taux d'azote absorbé rapportés aux taux d'azote aminé produit indiquent de fortes demandes en azote. Très peu d'ammoniaque est excrété et à l'inverse, la quantité d'acides aminés absorbés par les huîtres est très grande. Il est possible que la salinité, relativement élevée dans cette lagune méditerranéenne par rapport à celle des zones conchylicoles en Atlantique, stimule l'absorption de grandes quantités d'acides aminés pour augmenter la concentration du milieu intérieur. Les variations de salinités n'étant pas assez

importantes pour provoquer des variations dans l'absorption des acides aminés par les huîtres, ce processus de régulation osmotique se produirait à peu près tout le long de l'année.

2.3 Conclusion

D'après les bilans d'énergie obtenus pendant les campagnes expérimentales, la source de nourriture particulière étant insuffisante pour répondre aux besoins des huîtres, la contribution des substances organiques dissoutes apparaît indispensable. Le carbone organique dissous se révèle être un constituant essentiel dans la balance énergétique des huîtres de cette lagune et représente au moins sous forme d'acides aminés un bénéfice considérable pour le métabolisme. Bien que nous tenions compte de cet apport, trop souvent négligé, le bilan énergétique a été cependant négatif pendant le repos sexuel à cause des stress subits par les huîtres pendant les crues automnales.

3. ROLE DES HUITRES DANS L'ECOSYSTEME LAGUNAIRE

3.1 Impacts des huîtres sur le milieu par prélèvements et rejets de matières

En filtrant environ 20 % du volume de la lagune par jour, les huîtres retiennent des particules en les sélectionnant par leur taille et leur composition: consommation préférentielle des particules de 10 μm de diamètre riches en carbone organique (30 % du carbone organique particulaire consommé en une journée). L'activité de consommation des huîtres réduit donc la quantité des particules présentes, et en modifie la distribution spécifique et la qualité.

Les particules retenues sont transformées dans l'organisme et, par égestion, d'autres particules sont produites, généralement plus grosses que celles qui ont été retenues et de composition différente. Près de 2 tonnes de carbone organique particulaire peuvent ainsi être redistribués chaque jour par la population. Des modifications physiques et chimiques se produisent sur ces matières égarées qui vont se déposer au fond, entraînant une stabilisation du sédiment de surface et une bonne rétention des éléments nutritifs qui s'y déposent (Grenz, 1989).

Par ailleurs 2 tonnes de carbone organique dissous sont absorbés par jour de façon sélective, les bivalves n'utilisant pas certains composants du DOC et absorbant préférentiellement les acides aminés selon leur état physiologique. Ces éléments dissous entrent dans l'alimentation de *C.gigas*, sont utilisés dans le métabolisme et transformés. L'action des huîtres conduit là encore à réduire les quantités globales et à en modifier les proportions dans le milieu.

Le rôle de ces bivalves filtreurs n'est pas seulement celui d'un filtre biologique retenant le matériel contenu dans l'eau, mais aussi celui de modifier les éléments nutritifs de l'écosystème, par prélèvement la matière en suspension, déposition sur le fond ou incorporation dans la biomasse du filtreur, et par modification de la distribution des particules en suspension dans la colonne d'eau (Dame *et al.*, 1980).

Les matières nutritives dissoutes et particulaires intervenant dans les différents cycles du métabolisme conduisent à la production de molécules qui sont rejetées par l'organisme essentiellement sous forme d'ammoniaque. Environ 700 kg d'N-NH₃,4 sont ainsi produits chaque jour par les populations qui ne représentent que 7 % de la quantité totale d'ammoniaque présente dans le bassin de Thau. Nous avons souligné le fait qu'aucune corrélation n'a été obtenue entre la concentration en ammoniaque dans l'eau et le taux d'ammoniaque produit par les huîtres, et l'équipe de Mme Picot (Ecothau, communication personnelle) a indiqué la rareté des périodes où la concentration en ammoniaque au niveau des tables de culture était supérieure à celle mesurée hors des zones conchylicoles. Il n'y a donc pas d'influence apparente des populations d'huîtres sur la concentration de l'ammoniaque dans la lagune, et les variations impor-

tantes seraient essentiellement dues aux apports du bassin versant comme nous l'avons observé en automne.

3.2 Recyclage des éléments de la colonne d'eau dans l'écosystème lagunaire

Les populations d'huîtres cultivées dans le bassin de Thau jouent un rôle essentiel entre les compartiments Pelagos et Benthos étant donné leur situation "benthopélagique" (Amanieu & Lasserre, 1981) conséquence du mode de culture suspendue. Beaucoup plus que dans le cas de populations fixées au fond, les huîtres ont alors un impact sur toute la colonne d'eau.

Dans le seston, les particules de taille convenable pour les huîtres et riches en carbone organique sont constituées principalement par les cellules phytoplanctoniques. Mais il a été également montré que les bactéries pouvaient entrer directement dans la composition des aliments azotés des bivalves (Dame *et al.*, 1985). Ces populations se peuvent donc se trouver appauvries par l'action prédatrice des huîtres.

Par ailleurs, les bactéries nitrifiantes et le phytoplancton peuvent être enrichis directement par l'azote minéral produit par les bivalves (Vincendeau, 1986). En dépit de la faible production d'azote minéral par les huîtres, il est possible qu'il y ait un turn over rapide dans lequel l'utilisation de l'ammoniaque par les cellules phytoplanctoniques serait simultanée à son excrétion par les bivalves. Dame *et al.* (1985) parlent même de feedback entre phytoplancton et bivalves filtreurs à leur tour consommateur et producteur. L'impact des populations d'huîtres sur la production primaire pourrait se comparer au fonctionnement d'un chémostat stimulant la production de cellules pour éviter le vieillissement des souches dans le milieu expérimental. Les huîtres stimuleraient ainsi la dynamique du système par renouvellement constant de la production phytoplanctonique.

D'autre part, la biodéposition fournit des éléments nutritifs aux espèces benthiques suspensivores ainsi qu'aux dépositivores et aux détritivores, et la biosédimenta-

tion constitue un milieu sédimentaire riche en matière organique favorable à l'établissement de divers groupes d'animaux. Les bactéries représentent là encore un maillon essentiel en transformant les éléments alors utilisables par d'autres organismes (Sornin *et al.*, 1986), et notamment en reminéralisant les substances organiques, enrichissant ainsi les sources minérales utilisées par le phytoplancton

Ce phytoplancton sera consommé par les huîtres qui produiront des matières particulaires et dissoutes, organiques et minérales, effectuant un recyclage essentiel des éléments de l'écosystème.

3.3 Etat physiologique et flux d'énergie

Selon les quantités et la nature des matières énergétiques prélevées, retenues, transformées et rejetées par les populations d'huîtres, différents types de transferts d'énergie se sont produits durant les périodes étudiées.

Pendant la phase de croissance, la part importante d'énergie disponible investie par les huîtres dans leur biomasse était principalement sous forme particulaire. Tandis que les animaux ont absorbé autant d'énergie sous formes particulaire que dissoute pendant la phase de maturation et rejeté dans le milieu une quantité d'énergie proche du tiers de l'énergie absorbée. Les transferts d'énergie sont donc importants pendant ces deux phases, avec semble-t-il un recyclage dominant des particules en suspension au printemps.

En automne, pendant le repos sexuel, bien que la quantité d'énergie mesurée dans le milieu soit similaire à celle des autres périodes, les huîtres n'en prélèvent que très peu, en puisent une grande part dans leurs réserves, et en rejettent autant qu'elles en ont absorbée. L'état physiologique des huîtres semble alors ne plus avoir d'influence sur leur comportement, les apports massifs du bassin versant dominant la dynamique des flux d'énergie en provoquant une inhibition du comportement des huîtres soumises à de nombreux stress.

L'influence considérable des apports du bassin versant, du moins à certaines périodes de l'année, conduit à penser qu'on ne peut considérer le bassin de Thau comme

un milieu fermé sans échange avec l'extérieur pour comprendre les transferts d'énergie au sein de l'écosystème.

3.4 Conclusion

Donc en considérant la lagune comme un milieu clos, les populations d'huîtres contrôlent le recyclage des éléments nutritifs et les flux d'énergie à travers l'écosystème. Or, si en moyenne les échanges avec le milieu marin sont réduits, et si la dynamique générale des masses d'eau est essentiellement gérée par les vents, il est évident qu'à certaines périodes de l'année, l'influence du bassin versant est très grande. La dynamique du système lagunaire est alors très complexe, et on ne peut plus parler de contrôle du recyclage de la part des populations d'huîtres vulnérables à de telles modifications de l'environnement. Cependant, la zone C où nous avons travaillé est, comme nous l'avons vu, la moins riche du bassin de Thau. Il est probable qu'en étendant nos résultats à l'ensemble des populations d'huîtres cultivées, nous sous-estimons leurs capacités de recyclage.

V. CONCLUSION

V. CONCLUSION

Ce travail constitue une étude originale tenant compte dans les conditions naturelles des sources nutritives particulaire et dissoute pour la mesure simultanée des composantes de l'écophysiologie d'un organisme filtreur, l'huître *C.gigas*. Le comportement de l'huître ainsi étudié dans son environnement s'avère différent de celui observé dans les expérimentations au laboratoire effectuées en présence d'algues monospécifiques où l'intensité des activités physiologiques semble surestimer. Dans les limites des valeurs observées dans l'étang de Thau, les taux physiologiques augmentent de façon significative avec la température de l'eau et la nourriture organique disponible, et diminuent avec la prise de poids des animaux. Au printemps, pendant la phase de croissance et surtout pendant la maturation, l'état physiologique des huîtres influence leurs réponses aux conditions du milieu. Par contre en fin de maturation et pendant le premier frai fin juin, l'activité est plus intense et dépend essentiellement de la température et de la nourriture disponible dans le milieu. La plus faible activité est observée en automne pendant le repos sexuel dans une eau froide et chargée en matière inorganique défavorable à l'absorption des aliments.

Sans l'apport nutritif que représente la matière organique dissoute absorbée, l'huître creuse ne pourrait répondre à ses besoins tant la matière particulaire est insuffisante des points de vue quantitatif et qualitatif. La contribution du carbone dissous à la balance des énergies est équivalente à celle du carbone particulaire et les populations d'huîtres cultivées dans la lagune présentent des bilans énergétiques positifs pendant les phases de croissance et de maturation. Par contre, pendant la phase de repos sexuel, malgré l'apport des deux sources nutritives, le bilan est négatif et les huîtres utilisent

leurs réserves. Au cours de cette phase automnale, les populations sont soumises à différents stress dus aux vents violents et aux crues du bassin versant.

Etant donné leur situation particulière entre les compartiments Pelagos et Benthos, les huîtres ont un impact considérable sur l'écosystème. Elles prélèvent des matières particulaires et dissoutes, les transforment et en rejettent d'autres sous formes organique et minérale utilisables par divers organismes de l'écosystème, recyclant ainsi les éléments nutritifs de la lagune.

La dynamique du système lagunaire est donc dépendante de l'impact des populations d'huîtres, mais aussi, du moins ponctuellement, des apports massifs du bassin versant qui semblent entraîner un déséquilibre de l'écosystème. La vulnérabilité des peuplements d'huîtres qui apparaît dans cette analyse caractérise la zone C où nous avons travaillé. Dans les autres zones conchylicoles, plus riches, une meilleure production de coquillages est enregistrée et conduit à penser que l'activité et l'impact des populations cultivées y sont sous-estimés.

Enfin, la dynamique des processus biologiques dans le bassin de Thau serait précisée en appliquant notre modèle d'étude aux huîtres des zones A et B afin d'établir une modélisation tenant compte de l'hydrodynamisme, des temps de résidence des éléments circulant dans la lagune et de l'influence du bassin versant.

VI. RESUME

VI. RESUME

La mise au point d'un dispositif expérimental adapté à l'étude de l'écophysiologie de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans les conditions naturelles de l'étang de Thau a permis de mesurer simultanément la filtration, la rétention, l'égestion, l'absorption des matières particulaire et dissoute, ainsi que la respiration et l'excrétion. Deux stocks d'huîtres ont été étudiés, le stock 1 en 1986 et le stock 2 en 1987: 66 huîtres placées dans des enceintes alimentées en circuit ouvert par un flux laminaire et continu à débit constant ont permis d'obtenir 60 à 90 données à chacune des 12 campagnes situées aux phases principales du cycle biologique de l'huître, la croissance maximale, la maturation, la ponte et le repos sexuel.

Les taux les plus faibles de filtration, de rétention, d'absorption, d'égestion, de respiration et d'excrétion ont été mesurés pendant la phase de repos sexuel, excepté en 1987 pour les taux d'égestion et de respiration dont les plus faibles valeurs ont été mesurées pendant la phase de croissance maximale. En une heure, l'huître standard n'a alors filtré que 3.0 litres d'eau en 86 et 0.9 litres en 87 dont elle a retenu 0.12 mg de carbone organique particulaire (POC) en 86 et 0.10 mg en 87. De cette part consommée, 0.08 mg de POC ont été absorbés et 0.04 mg égerés en 86 tandis que 0.03 mg POC ont été absorbés et 0.07 mg égerés en 87. Pour son métabolisme, cette huître aura consommé 0.90 ml d'O₂ et excrété 0.03 μ moles d'NH₄ en 86 et consommé 0.35 ml d'O₂ et excrété 0.07 μ moles d'NH₄ en 87.

Les taux les plus élevés de filtration, de rétention, d'absorption et d'égestion ont été mesurés en fin de maturation pour le stock 1 et ceux de rétention, d'absorption,

d'égestion, de respiration et d'excrétion en phase de ponte pour le stock 2. Au cours de ces phases l'huître standard a filtré en une heure 9.0 litres d'eau en 86 et 1.5 litres en 87 dans lesquels 1.6 mg POC ont été retenus en 86 et 0.39 mg en 87, 1.0 mg POC ont été absorbés et 0.6 mg égarés en 86, 0.28 mg POC ont été absorbés et 0.11 mg égarés en 87. La consommation d'O₂ s'est alors élevée à 4.4 ml d'O₂ et le taux d'excrétion à 5.0 μmoles d'NH₄ en 86 et respectivement à 1.1 ml d'O₂ et 3.0 μmoles d'NH₄ en 87.

L'absorption de la matière organique dissoute par *C.gigas* (0.058 à 0.126 mg DOC.h⁻¹.g⁻¹ PS) se révèle être un processus non négligeable qui dépendrait de la quantité de substances disponibles (2.85 à 4.25 mg DOC.l⁻¹ et 480 à 700 nmoles FAA.l⁻¹) et de l'état physiologique des animaux. Et selon ses besoins, l'huître absorbe les acides aminés libres dissous de façon sélective entre 450 nmoles et 1050 nmoles.h⁻¹.g⁻¹ PS.

Les résultats obtenus sur les variables physiologiques dans les conditions naturelles du bassin de Thau se révèlent dans l'ensemble plus faibles que ceux obtenus à partir d'expériences menées dans les conditions artificielles d'un laboratoire. Les huîtres les plus petites semblent avoir un comportement lié davantage à leur poids (0.45 g à 1.75 g PS) qu'aux facteurs du milieu. Les plus grandes (1.10 à 2.40 g PS) dépendent au contraire plus des conditions extrinsèques, température (13 à 24 °C) et carbone organique particulaire (0.06 à 0.28 mg.l⁻¹), que de celles qui leur sont propres. En 86, les huîtres, plus petites et plus légères, ont eu un taux de croissance deux fois plus grand qu'en 87 pouvant s'expliquer par une activité physiologique générale plus intense.

Une grande similitude ressort des analyses en composantes principales effectuées pour les stock 1 et 2. Température, carbone organique particulaire, et variables physiologiques sont les meilleurs descripteurs des variabilités entre les campagnes. Les concentrations en oxygène et ammoniacque, et les poids des huîtres, interviennent comme descripteurs secondaires.

Pour l'ensemble des populations d'huîtres cultivées dans le bassin de Thau, l'énergie disponible pour la production était équivalente à plus de 200 10⁶ kJ.j⁻¹ lors de la phase de croissance, à plus de 300 10⁶ kJ.j⁻¹ au cours de la maturation et à -50 10⁶ kJ.j⁻¹ pendant le repos sexuel.

D'après les bilans d'énergie évalués pour les campagnes expérimentales, la source de nourriture particulaire étant insuffisante pour répondre aux besoins des huîtres, la contribution des substances organiques dissoutes apparaît indispensable. Cette contribution est de 28 % pendant la phase de croissance et supérieure à celle du POC pendant la maturation et le repos sexuel, respectivement 52 et 59 %. Quant à la participation des acides aminés au métabolisme elle a été évaluée à environ 17 % par rapport à la demande en carbone, et à plus de 100 % par rapport à la demande en azote. Bien que nous tenions compte de ces apports trop souvent négligés, le bilan énergétique a été négatif pendant le repos sexuel à cause des stress subits par les huîtres pendant les crues automnales.

L'ensemble des peuplements d'huîtres de la lagune a un impact considérable sur le recyclage des éléments nutritifs de l'écosystème. Environ 7.10^7 m³ d'eau sont filtrés en une journée, permettant une absorption de 10 tonnes de POC et de 2 tonnes de DOC par jour. La biodéposition représenterait alors 2 tonnes de POC, soit 130 tonnes de fèces et pseudofèces, et les populations produiraient 700 kg N-NH_{3,4}.

Les prélèvements et les rejets effectués par les huîtres constituent un important transfert d'énergies à travers l'écosystème lagunaire. La totalité des matières absorbées par les populations d'huîtres sous formes particulaire et dissoute correspond à un apport d'énergie équivalent à environ 300.10^6 kJ par jour, et les rejets journaliers représentent approximativement 100.10^6 kJ libérés dans la lagune.

ANNEXES

ANNEXE 1

Définitions des variables physiologiques mesurées

- **Filtration:** Notion théorique représentée par le volume d' eau épuré de ses particules par unité de temps. Le terme anglais couramment employé est "Clearance Rate". Le taux de filtration sera symbolisé par CR.
- **Rétention** (ou consommation): Particules retenues par le filtre branchial de l' animal.
- **Absorption:** Phénomène physiologique du passage des aliments du tube digestif aux cellules.
- **Egestion:** Rejet sous forme de fèces et de pseudo-fèces d' une fraction de la nourriture consommée et non absorbée.
- **Respiration:** Recouvre trois phénomènes, la consommation d' O₂, les rejets de CO₂, le catabolisme de substances organiques. L' évaluation de la respiration se fait par la mesure de la consommation d' O₂.
- **Excrétion:** Elimination des produits azotés correspondants à la part de la nourriture absorbée et non utilisée.

ANNEXE 2

Protocole et appareillage utilisés pour l'analyse des acides aminés

Réactif: 50 mg d' O-Phthaldialdehyde sont dissous dans 1 ml de méthanol absolu. 50 μ l de 2mercaptoethanol et 9 ml de borate de sodium 0.4 M (pH 9.5) sont ajoutés et deux gouttes de 2mercaptoethanol seront ensuite ajoutées tous les deux jours pour une bonne conservation du réactif.

Phase mobile A: 192 ml de Methanol, 800ml de tampon acetate (0.05 M, pH 5.9) et 8 ml de Tetrahydrofurane. Phase mobile B: 800 ml de Methanol et 200 ml de tampon acetate (0.05 M, pH 5.9).

Gradient d'élution des phases mobiles A et B: A 0 min 0 % B, à 2.50 min 15 % B, à 6.50 min 30 % B, à 11.50 min 60 % B, à 21.50 min 70 % B, à 27.50 min 100 % B, et à 37.50 min 0 % B.

Standard d'acides aminés: Ornithine (Interchim) et taurine (Fluka) sont ajoutées aux 16 acides aminés du standard H de Pierce.

Le système HPLC est composé de deux pompes Beckman 114M, d'un contrôleur Beckman 421A générateur des gradients d'élution, et d'un fluorimètre Shimadzu RF 530 (360 à 450 nm). A 750 μ l de l'échantillon d'eau de mer sont ajoutés 150 μ l de réactif. Après 2 minutes de réaction un aliquot de 650 μ l de cet échantillon dérivatisé est injecté dans la boucle de 100 μ l d'un injecteur Gilson 231. Une colonne ultrasphère ODS Altex (250 x 4.6 mm, taille des particules 5 μ m) couplée à une précolonne (45 x 4.6 mm) est utilisée pour la séparation chromatographique. Les pics correspondants aux acides aminés sont intégrés par un intégrateur Stang ST3A.

ANNEXE 3

Tests de rinçage des filtres

Lot 1: 6 filtres ont été préparés pour les pesées de matière en suspension SM et pour les dosages de carbone organique particulaire POC. Après filtration des échantillons testés, 3 filtres ont été rincés avec 25 ml d'eau distillée et 3 autres avec 25 ml de formiate d'ammonium.

Lot 2: 6 filtres ont été préparés sans filtration d'échantillon pour des dosages de carbone. Ils ont été rincés comme décrit pour le lot 1.

Les valeurs de concentrations en SM et de pourcentage de POC (tableau ci-joint) ont été comparées avec le test U de Mann et Whitney (Siegel, 1956). Au seuil de 0.05 % les différences se sont révélées non significatives malgré les pourcentages de carbone supérieurs dans chaque filtre rincé au formiate d'ammonium à ceux dosés dans les filtres rincés à l'eau distillée. De plus, les poids de SM ne sont pas plus faibles avec le rinçage à l'eau distillée, il semble qu'il n'y a pas éclatement de cellules et perte de matière sur ces filtres.

L'erreur nous paraissant supérieure par surestimation du carbone avec rinçage au formiate d'ammonium, tous les échantillons ont donc été rincés avec 25 ml d'eau distillée pendant les campagnes expérimentales.

| | LOT 1 | | LOT 2 |
|------|------------|-------|-------|
| | SM mg/l | % POC | % POC |
| FA 1 | 72.9 | 4.55 | 0.079 |
| FA 2 | 88.6 | 4.53 | 0.082 |
| FA 3 | 150.4 | 4.71 | 0.072 |
| ED 1 | 71.8 | 4.48 | 0.066 |
| ED 2 | 102.6 | 4.45 | 0.061 |
| ED 3 | 125 | 4.44 | 0.044 |

Tableau : Rinçage des filtres au formiate d'ammonium (FA) et à l'eau distillée (ED)

LOT 1 : après filtration d'eau de mer

LOT 2 : sans filtration d'eau

SM : matière en suspension

POC : Carbone particulaire total

REFERENCES
BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Amanieu M., et Lasserre G., 1981: Niveau de production des lagunes méditerranéennes. Symposium sur l'aménagement des ressources vivantes dans la zone littorale de la Méditerranée. Palma de Majorque 18-29 Septembre 1980. Etude Rev. Cons. Gen. Pêches Médit.58: 81-93
- Amanieu M., Legendre P., Trousselier M., Frisoni G.F., 1989: Le programme Ecothau: théorie écologique et base de la modélisation. *Oceanologica acta* 12(3): 189-199
- Aminot A., 1983a: Dosage de l'oxygène dissous. In: Aminot A. & Chaussepied M. (ed) Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO. Chap.5: 75-92
- Aminot A., 1983b: Dosage de l'azote ammoniacal. In: Aminot A. & Chaussepied M. (ed) Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO. Chap.7: 107-118
- Aminot A., 1983c: Matériel particulaire et filtration. In: Aminot A. & Chaussepied M. (ed) Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO. Chap.12: 153-176
- Bayne B.L., Brown D.A., Burns K., Dixon D.R., Ivanovici A., Livingstone D.R., Lowe D.M., Moore M.N., Stebbing A.R.D., Widdows J., 1985: The effects of stress and pollution on marine animals. 1. Physiological measurements. Praeger Scientific: 3-45

- Bayne B.L., Newell R.C., 1983: Physiological energetics of marine molluscs. In: Wilbur K.M. (Ed). The Mollusca. Vol. 4. Part 1. Chap. 9: 407-515
- Bayne B.L., Scullard C., 1977. An apparent specific dynamic action in *Mytilus edulis* L.. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 57:371-378
- Bayne B.L., Widdows J., 1978: The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L. Oecologia 37: 137-162
- Bayne, B. L., ed., 1976: Marine mussels: Their ecology and physiology. Cambridge University Press, London and New York. p. 506
- Bishop, S. H., Ellis, L. L., Burcham, J. M., 1983: Aminoacid metabolism in molluscs. In: Hochachka, P. W. (ed.) The Mollusca, Vol. I, Metabolic biochemistry and molecular biomechanisms, Academic Press, p. 243-327
- Boucaud-Camou E., Lebesnerais C., Lubet P., Lihman I., 1983: Dynamique et enzymologie de la digestion chez l' huître *Crassostrea gigas*. Colloque sur les bases biologiques de l' aquaculture. 12 au 16 dec. 1983. Montpellier. Actes de colloques n°1 1985: 75-96
- Boucher G., Boucher-Rodoni R., 1988: In situ measurement of respiratory metabolism and nitrogen fluxes at the interface of oyster beds. Mar. Ecol. Prog. Ser. 44: 229-238
- Braven, J., Evans, R., Butler, E. I., 1984: Amino acids in sea water. Chem. Ecol. 2: 11-21
- Burton, R. F., 1983: Ionic regulation and water balance. In: Wilbur K.M. (Ed). The Mollusca. Vol 5 Part 2 (6): 292-352

- Casellas C., Pena G., Picot B., Illes S., Bontoux J., 1990: Structure spatiale des sels nutritifs au sein d'un écosystème lagunaire: l'étang de Thau. *Water Research*. Sous presse.
- Cauwet G., 1984: Automatic determination of dissolved organic carbon in seawater in the sub-ppm range. *Mar. Chem.* Vol 14 (4): 297-306
- Chin P., Lee B. K., 1979: Nitrogen excretion in the bivalve molluscs. *Bull. Korean Fish. Soc.* 12 (4): 293-296
- Collier A., 1959: Some observations on the respiration of the american oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex.* 6: 92-108
- Crisp D.J., 1971: Energy flow measurements. In: Holme N.A., Mc Intyre A.D. (Ed). *Methods for the study of marine benthos*. Oxford and Edinburg: Blackwell Sci. Publ. IBP Handbook, 16: 197-279
- Dame R.F., Zingmark R., Stevenson L.H., Nelson D., 1980: Filter feeder coupling between the estuarine water column and benthic subsystems. In: Kennedy V.C. (ed.) *Estuarine perspectives*. Academic Press, New York, pp. 521-526
- Dame R.F., Wolaver T.G., Libes S.M., 1985: The summer uptake and release of nitrogen by an intertidal oyster reef. *Neth. J. Sea Res.* 19(3/4): 265-268
- Daumas R. A., 1987: Matière organique dissoute en milieu marin : les amino acides. In: *Table ronde sur les substances organiques dissoutes dans l'eau de mer* (Banyuls sur mer - France 23 et 24 mars 1987), p. 21-29

- Davis, J. P., Stephens, G. C., Rice, M. A., 1985: Net entry of amino acids in the buttle star *Ophionereis annulata*. *Comp. Biochem. Physiol.* 81-A: 899-903
- Delille D., Cahet G., Gadel F., 1979: La matière organique dans les dépôts de l'archipel Kerguelen. Distribution spatiale et saisonnière. *Oceanologica acta* 2(2): 181-194
- Deslous-Paoli J.M., 1982: Croissance et qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg dans le bassin de Marennes-Oleron. *Tethys* 10 (4): 365-371
- Deslous-Paoli J.M., Heral M., 1984: Transferts energetiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostreicole. *Haliotis*, 14: 79-90
- Deslous-Paoli J.M., Heral M., Berthome J.P., Razet D., Garnier J., 1982: Reproduction naturelle de *Crassostrea gigas* Thunberg dans le bassin de Marennes-Oléron en 1979 et 1981: Aspects biochimiques et énergétiques. *Trav. Inst. Pêches Marit.* 45 (4): 319-327
- Deslous-Paoli J.M., Heral M., Gouilletquer P., Boromthanarat W., Razet D., Garnier J., Prou J., Barillet L., 1987: Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans les conditions naturelles. *Oceanis* 13 (4-5): 575-579

- Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K., Rebecs P.A., Smith F., 1956: Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28(3): 350-356
- Elliott J.M., Davison W., 1975: Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia* 19: 195-201
- Ellis, L. L., Burcham, J. M., Paynter, K. T., Bishop, S. H., 1985: Amino acid metabolism in euryhaline bivalves : Regulation of glycine accumulation in ribbed mussels gills. *J. Exp. Zool.* 233: 347-358
- Etcheber H., 1981: Comparaison de diverses méthodes d'évaluation des teneurs en matière en suspension et en carbone organique particulaire des eaux marines du plateau continental aquitain. *J. Rech. Oceanogr.* 6(1): 37-42
- Fénelon J.P., 1981: Qu'est-ce que l'analyse des données? Lefonen (ed.). pp. 311
- Fiala-Medioni A., Copello M., Colomines J.C., 1983: Relations trophiques entre huitre et milieu; influence de la concentration et de la taille des particules. In: *Bases biologiques de l' aquaculture*. Montpellier. 1983. IFREMER. Actes de colloques n°1: 63-74
- Florkin M., 1966: Nitrogen Metabolism. In: Wilbur, K. M., Yonge, C. M. (ed.) *Physiology of Mollusca*, Academic Press, Vol II (10): 309-343
- Fréchette M., Bourget E., 1985a: Energy flow between the pelagic and benthic zones: factors controlling particulate organic matter available to an intertidal mussel bed. *Can. J. Aquat. Sci.* 42: 1158-1165

- Fréchette M., Bourget E., 1985b: Food-limited growth of *Mytilus edulis* L. in relation to the benthic boundary layer. *Can. J. Aquat. Sci.* 42: 1166-1170
- Gabbott P. A., Bayne B. L., 1973: Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L.. *J. Mar. Ass. U. K.* 53: 269-286
- Galstoff P.S., 1964: The American oyster. U.S. Fish. Widdl. Ser., Bur. Comm. Fish. 64: 1-476
- Gerdes D., 1983a: The Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Part 1. Feeding behaviour of larvae and adults. *Aquaculture* 31: 195-219
- Gerdes D., 1983b: The Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Part 2. Oxygen consumption of larvae and adults. *Aquaculture* 31: 221-231
- Gilfillan E. S., Mayo D., Hanson S., Donovan D., Jiang L. C., 1977: Reduction in carbon flux in *Mya arenaria* caused by a spill of No 6 fuel oil. *Mar. Biol.* 37: 115-123
- Grenz C., 1989: Quantification et destinée de la biodéposition en zone de production conchylicole intensive en Méditerranée. Thèse de doctorat d'université. Université d'Aix-Marseille. 144pp.
- Hamon P.Y., Tournier H., 1981: Estimation de la biomasse en culture dans l'étang de Thau (été 1980). *Science et Pêches, Bull. Inst. Pêches marit.*, n°313
- Hamon P.Y., Tournier H., 1986: Evolution de la biomasse de mollusques en élevage dans l'étang de Thau de 1980 à 1984. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 48 (1 et 2): 33-44

Haven D. S., Morales-Alamo R., 1970: Filtration of particles from suspension by the american oyster *Crassostrea virginica*. Biol. Bull 139: 248-264

Heral M., Deslous-Paoli J.M., Razet D., Prou J., 1984: Essai de mise en évidence *in situ* de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas*. Oceanis 10 (4): 465-475

Herman H., Cier J.F., 1969: Bioénergétique et rations alimentaires. In Précis de physiologie. Tome 1. Masson. 3-74

Hickel W., 1984: Seston retention by Whatman GF/C glass fiber filters. Mar. Ecol. Prog. Ser. 16: 185-191

Hildreth D.I., Crisp D.J., 1976: A corrected formula for calculation of filtration rate of Bivalve Molluscs in an experimental flowing system. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 56: 111-120

Ivanoff A., 1972: Introduction à l'océanographie I. Propriétés physiques et chimiques des eaux de mer. Vuibert.pp. 208

Jarry J., Fiala M., Frisoni G.F., Jacques G., Neveux J., Panouse M., 1990: A pelagic ecosystem in a Mediterranean lagoon (Etang de Thau).(Sous presse).

Jorgensen C.B., 1966: Biology of suspension feeding. In: Kerkut C.A. (Ed) International series of monographs in pure and applied biology.: 357p.

Jorgensen C. B., 1976: August Pütter, August Krogh, and modern ideas on the use of dissolved organic matter in aquatic environments. *Biol. Rev.* 51: 291-328

Jorgensen N. O. G., Sondergraad M., 1984: Are dissolved free amino acids free? *Microb. Ecol.* 10: 301-316

Langdon C.J., 1983: New techniques and their application to studies of bivalve nutrition. *Biol. Bull.*, 164: 227-235

Le Gal Y., 1988: *Biochimie marine*. Masson. pp. 285

Legendre L., Legendre P., 1979: La structure des données écologiques. In *Ecologie numérique Tome 2*. Masson. Presses de l'Université du Québec. pp.247

Lehninger A.L., 1977: La dégradation oxydative des aminoacides: le cycle de l'urée. In *Biochimie*. Chap. 19. Flammarion. Médecine-Sciences. 531-556

Lindeboom H. J., Merks A. G. A., 1983: Annual changes in nutrient, DOC and POC concentrations and their relationship with chemical and biological processes in a closed estuary. *Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg* 55: 315-329

Loosanoff V. L., Nomejko C. A., 1946: Feeding of oysters in relation to tidal changes and periods of light and darkness. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* 90: 244-264

- Lucas A., Shafee M.S., 1983: Les calculs du rendement net de croissance: application à une population de *Chlamys varia* (Bivalvia). *Haliotis*, 13: 59-66
- Manahan, D. T., Wright, S. H. , Stephens, G. C., 1983: Simultaneous determination of net uptake of 16 amino acids by a marine bivalve. *Ann. J. Physiol.* 244: 832-838
- Mopper, K., Lindroth, P., 1982: Diel and Depth variations in dissolved free amino acids and ammonium in the Baltic Sea determined by shipboard HPLC analysis. *Limnol. oceanogr.* 17: 738-748
- Nell J. A., Dunkley P. R., 1984: Effects of temperature, nutritional factors and salinity on the uptake of L-methionine by the Sydney rock oyster *Saccostrea commercialis*. *Mar. Biol.* 80: 335-339
- Neveux J., 1983: Dosage de la chlorophylle a et des phéopigments par fluorimétrie. In Aminot A. & Chaussepied M. (ed.). *Manuel des analyses chimiques en milieu marin*. Chap. 16. CNEXO: 193-201
- Newell, R.I.E., Jordan S.J., 1983: Preferential ingestion of organic material by the american oyster *Crassostrea virginica*. *Physiological measurements*. Praeger Scientific: 3-45
- O'Dell S.J., Stephens G.C., 1986: Uptake of amino acids by the annelid. *Biol. Bull.* 171: 742-753
- Palmer R. E., Williams L. G., 1980: Effect of particle concentrations on filtration efficiency of the scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia* 19: 163-174

- Palmer R.E., 1980: Behavioral and rhythmic aspects of filtration in the bay scallop *Argopecten irradians concentricus* (Say) and the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 45: 273-295
- Platt T., Irwin B., 1973: Caloric content of phytoplankton. *Limnology and oceanography.* 18(2): 306-309
- Powell, E. N. , Kasschau, M., Chen, E., Koenig, M., Pecon, J., 1982: Changes in the free amino acid pool during environmental stress in the gill tissue of the oyster, *Crassostrea virginica*. *Comp. Biochem. Physiol. (A)* 71 (4): 591-598
- Rice, M. A., Stephens, G. C., 1987: Uptake and internal distribution of exogenously supplied amino acids in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* 66: 19-31
- Riisgard H.U., Molhenberg F., 1979: An improved automatic recording apparatus for determining the filtration rate of *Mytilus edulis* as a function of size and algal concentration. *Mar. Biol.* 52: 61-67
- Riisgard H.U., Randlov A., 1981: Energy budgets, growth and filtration rate in *Mytilus edulis* at different algal concentrations. *Mar. Biol.* 61 (2/3): 227-234.

- Riva A., Massé H., 1983: Etude écophysiologique de quelques mollusques bivalves. Bases biologiques de l'aquaculture. Montpellier 1983. Ifremer. Actes de Colloques n°1: 45-62
- Saliot, A., Lorre, A., Marty, J. C., Scribe, P., Tronczynski, J., Meybeck, M., Dessery, S., Marchand, M., Caprais, J.-C., Cauwet, G., Etcheber, H., Relexans, J. -C., Ewald, M., Berger, P., Belin, C., Gouleau, D., Billen, G., Somville, M., 1984: Biogéochimie de la matière organique en milieu estuarien : stratégies d'échantillonnage et de recherche élaborées en Loire (France). *Oceanol. Acta* Vol. 7 (2): 191-207
- Shafee M.S., Sabatier M.R., 1986: Croissance et mortalité des huîtres dans la lagune de Oualidia (Maroc). *Aquaculture* 53: 201-214
- Shea B.T., 1985: Bivariate and multivariate growth allometry: statistical and biological considerations. *J. Zool., Lond (A)* 206: 367-390
- Shumway S.E., 1982: Oxygen consumption in oysters. An overview (review). *Mar. Biol. Lett.* 3(1): 1-23
- Siebers D., 1982: Bacterial-invertebrate interactions in uptake of dissolved organic matter. *Am. Zool.* 22: 723-733
- Siebers D., Winkler A., 1984: Amino acid uptake by mussels, *Mytilus edulis*, from natural seawater in a flow-through system. *Helgoländer meeresunters* 38: 189-199
- Siegel S., 1956: Non parametric statistics for the behavioral sciences. Mc Graw-Hill & Kogakusha (ed). International Student Edition. 312 p.

- Sornin J.M., Feuillet M., Heral M., Fardeau J.C., 1986: Influence des cultures d'huitres *Crassostrea gigas* sur le cycle du phosphore en zone côtière: rôle de la biodéposition. *Oceanologica acta* 9(3): 313-322
- Stephens, G. C., 1982: The trophic role of dissolved organic material. In: Longhurst, A. L. (Ed). *Analysis of marine ecosystems*, Academic Press. pp. 271-291
- Stephens G.C., 1985: Regulation of uptake of free amino acids in eucaryote marine organisms. In "Comparative Physiology and Biochemistry: Current Topics and Trends: Vol B: Transport- Iono and Osmoregulation". Gilles R. and Gilles-Baillien (ed.). Springer Verlag. 280-291
- Stephens G.C., 1987: Amino acid transport in Marine invertebrates. *Biochem. Biophys. Acta.*
- Stephens, G. C., 1988: Epidermal amino acid transport in marine invertebrates. *Biochim. et Biophys. acta* 947 (1): 113-138
- Strickland J.D.H., Parsons T.R., 1972: A practical handbook of seawater analysis. *Fisheries Res. Bd. Can. Bull.* 167: pp.311
- Tito de Morais A., Fiala-Medioni A., 1985: Influence of natural seston upon absorption efficiency of the ascidian *Phallusia mammillata* (Cuvier, 1815). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 87(1): 47-55
- Tournier H., Hamon P.Y., Landrein S., 1982: Synthèse des observations réalisées par l'ISTPM sur les eaux et le plancton de l'étang de Thau de 1974 à 1980. *Rev. Trav. Pêches Marit.* 45(4): 283-318

- Tournier, H., Laffont, J. M., 1985: Composition de l'alimentation de l'huître creuse *Crassostrea gigas* en milieu naturel. Rapp. Comm. Int. Mer Medit. 29 (4): 183-186
- Tusnik P., 1987: Metabolic response of cultivated Pacific oyster *Crassostrea gigas* to the environment. 22nd Europ. Symp. Barcelona 17-22 August 87. Abstract
- Vincendeau M.L., 1986: Impact des produits d'excrétion azotés des huîtres sur la fertilité des eaux claires ostréicoles. J. Rech. Océanogr. 11(1): 33-35
- Walne P.R., 1972: The influence 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
- Warren C.E., Davis G.E., 1967: Laboratory studies on the feeding bioenergetics and growth of fish. In: Gerking S.D. (Ed). Biological basis of freshwater fish production, Blackwell Sci. Publ., Oxford England: 175-214
- Wetzel, R. G., 1984: Detrital dissolved and particulate organic carbon functions in aquatic ecosystems. Bull. Mar. Sci. 35 (3): 503-509
- Widdows J., Fieth P., Worrall C.M., 1979: Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. Mar.Biol. 50: 195-207
- Widdows J., Johnson D., 1988: Physiological energetics of *Mytilus edulis*: Scope for growth. Mar. Ecol. Prog. Ser. 46: 113-121

- Winberg G. C., 1956: Rate of metabolism and food requirements of fishes (Russian). Belorussian State Univ., Minsk. Trans. Ser. Fish. Res. Board Can.: 194
- Winter J.E., 1978: A review of the knowledge of suspension feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture* 13: 1-33
- Wright S.H., Stephens G.C., 1977: Characteristics of influx and net flux of amino acids in *Mytilus californianus*. *J. Exp. Zool.* 214: 27-35
- Wright S. H., 1988: Nutrient transport across the integument of marine Invertebrates. In: *Advances in Comparative and Environmental Physiology. Vol. II*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p: 173-218
- Wright, S. H., Southwell, K. M., Stephens, G. C., 1984: Autoradiographic analysis of amino acid uptake by the gill of *Mytilus*. *J. Comp. Physiol. B* 154: 249-256
- Wright S. H., Stephens G. C., 1978: Removal of amino acid during a single passage of water accross the gill of marine mussel. *J. Exp. Zool.* 205: 337-352

SOMMAIRE

L'écophysiologie de l'huître creuse *C.gigas* cultivée dans le bassin de Thau a été étudiée en tenant compte des sources nutritives particulaire et dissoute pendant les principales phases du cycle biologique. Conçu pour cette étude dans les conditions naturelles, le dispositif expérimental en circuit ouvert à flux constant permet les mesures simultanées des différents paramètres. Les huîtres ont des activités plus faibles dans leur environnement que dans les expériences en milieu artificiel. L'intensité de leurs activités augmente avec la température et la matière organique particulaire disponible, elle diminue avec le poids des huîtres et varie en fonction de l'état physiologique. La matière particulaire est insuffisante, et pour répondre à leurs besoins, les huîtres absorbent de façon sélective le carbone organique dissous et les acides aminés libres, et la contribution du carbone organique dissous à la balance énergétique est équivalente à celle de la matière organique particulaire. Malgré ces apports nutritifs, le bilan énergétique est négatif pendant le repos sexuel, en conséquence des stress dus aux apports massifs du bassin versant. En dépit de ces déséquilibres ponctuels dans l'écosystème, en filtrant l'eau de la lagune, en transformant la matière retenue, et en enrichissant le milieu par leurs rejets, les populations d'huîtres ont un impact considérable sur le recyclage des éléments nutritifs et sur les flux d'énergie dans l'écosystème lagunaire.