

Rapport préliminaire sur :

**LES CARACTERISTIQUES HYDROLOGIQUES DE
L'ATOLL DE TAKAPOTO ET SUR LA CROISSANCE
DE *PINCTADA MARGARITIFERA*
(HUÎTRE PERLIÈRE) EN ELEVAGE.**

J. PROU, P. GEAIRON, C. BACHER

**IFREMER - UREA, Mus de Loup
17390 LA TREMBLADE**

Janvier 1993



I - HYDROBIOLOGIE (C.BACHER)

INTRODUCTION

Les données suivantes ont été analysées: température, seston minéral, organique, chlorophylle a, phéopigments, protides, glucides, lipides, acides aminés dissous, glucides dissous, toutes ces variables (sauf la première) désignant des teneurs contenues dans la colonne d'eau. 15 dates ont été considérées sur les trois sites échantillonnés, totalisant 222 observations. Du fait de valeurs manquantes, et pour ramener chaque croisement date-site à un nombre constant de répétitions, le nombre d'observations a été ramené à 210 (14 dates X 3 sites X 5 répétitions, tableau 1). Les répétitions constituent en toute rigueur un niveau du facteur site. En effet, le protocole d'échantillonnage induit un lien entre certaines observations, faites le même jour sur des sites différents mais à des heures voisines. On a considéré que le fait de négliger ce lien n'entraînait pas une perte d'information notable, et que le plan factoriel pouvait se résumer à un croisement de deux facteurs avec répétitions.

C'est le tableau de données ainsi constitué qui est analysé par la suite. Des transformations de variable ont tout d'abord été opérées afin d'homogénéiser les variances résiduelles, estimées par les variances entre répétitions. L'homoscédasticité est en effet l'un des critères fondamentaux des analyses du type ANOVA. La méthode utilisée (loi de Taylor) n'est sans doute pas optimale, mais a le mérite de la simplicité. Pour chaque variable, une régression log-log a été recherchée entre les moyennes et les variances des répétitions. Si p désigne la pente trouvée, on montre qu'une transformation puissance d'exposant $1-p/2$ de la variable homogénéise la variance (Legendre et Legendre, 1984). Les exposants trouvés sont représentés dans le tableau 2.

Les analyses effectuées ont globalement pour but d'étudier les liens entre variables et les sources de variabilité (site, temps). La démarche suivie repose sur l'analyse multivariée (ACP, Analyse Discriminante) et l'analyse univariée (ANOVA). Toutes ces analyses ont été menées à l'aide du logiciel STATGRAPHICS.

RESULTATS

-Analyses multivariées

L'Analyse en Composantes Principales a porté sur la matrice de corrélation des variables: sestons minéral et organique, chlorophylle a, phéopigments, protides, glucides, lipides, acides aminés dissous et glucides dissous. La première valeur propre ne représente que 20 % de la variance totale et les trois premiers axes totalisent 49% de la variance (tableau 3). Variables et observations sont donc dispersées sur plusieurs axes factoriels. La projection des observations sur le plan des deux premiers axes ne permet pas des groupements en fonction des sites. Quelques dates sont localisées dans certains quadrants: les dates 12, 14 par exemple sont globalement opposées à la date 7 (figure 1). Dans l'espace des descripteurs, on remarque également une forte dispersion des descripteurs le long des différents axes principaux. Le seston minéral est ainsi fortement corrélé avec

les axes 4 et 7 (tableau 4). Chlorophylle et phéopigments sont corrélés avec l'axe 9, le seston organique avec l'axe 7, et les protides avec l'axe 8. Il ne paraît donc pas possible d'identifier des sous-ensembles de points liés à des cycles temporels ou des variables responsables de la variabilité totale.

Une Analyse Discriminante a été utilisée pour étudier les différences globales entre les sites. Aux mêmes descripteurs du milieu que précédemment, a été ajoutée la variable "date", définissant la date de prélèvement. Le critère de classification des groupes correspond aux trois sites d'étude, ce qui permet de calculer deux fonctions discriminantes (axes principaux). Le test lambda de Wilks (Legendre et Legendre, 1984) montre que seul le premier axe est discriminant ($P < 0.01$). Malgré cette différence significative entre les sites, les résultats de la classification des observations font apparaître la forte dispersion intra-groupe, qui ne permet pas toujours de classer une observation dans son groupe d'appartenance (tableau 5). Les pourcentages de mauvais classement sont, respectivement, de 43%, 53% et 44% pour chaque groupe. Joint à la disposition des centres de gravité dans le plan des deux axes principaux, ce résultat montre que la différence entre les groupes concerne surtout les groupes 1 et 3 (figure 2). Les composantes les plus importantes l'axe 1 sont, dans un ordre décroissant, le seston minéral, les phéopigments et la chlorophylle, qui expliquent 95% de l'axe 1 (tableau 6). On note également que la date n'intervient pas dans la discrimination des sites, ce qui sous-entend que la variabilité temporelle ne permet pas, globalement, de différencier les sites. Pour comparer les valeurs des variables entre les sites, il faut revenir aux exposants des transformations de variables (tableau 2). Le signe des coefficients des variables sur l'axe 1 permettent alors de montrer que le site 1 se caractérise par des valeurs de seston minéral, de chlorophylle et de phéopigments plus élevées que le site 3.

-Analyse univariée

L'analyse de variance a été appliquée à chaque descripteur du milieu, y compris la température et la salinité. Les deux facteurs: site, date, ainsi que leur interaction, ont été systématiquement analysés et leur contribution à la variance de chaque variable a été calculée (Sokal et Rohlf, 1981).

Le tableau 7 montre les pourcentages de variance dus aux facteurs date, site, à leur interaction et à l'erreur résiduelle variable par variable. On peut distinguer approximativement quatre groupes de variables. Température et salinité possèdent les plus fortes composantes temporelles (90 et 66% respectivement). Le facteur site et son interaction avec l'effet date sont dans les deux cas inférieurs à la variance résiduelle. Cependant ces deux termes restent significatifs ($P < 0.001$, tableau 8). La significativité du terme d'interaction nécessite de décomposer l'analyse en autant d'analyses site par site. Dans la mesure où le pourcentage de la variance due au facteur date était très élevé dans le tableau initial, il est normal de trouver une variabilité temporelle significative. Le graphe de la température montre clairement son évolution saisonnière qui explique les groupements par classes de valeurs. C'est d'ailleurs à cause de cette tendance temporelle évidente que la température n'a pas été introduite dans les analyses multivariées. Malgré l'interaction entre facteurs mise en évidence pour la salinité, les groupements entre valeurs voisines site par site indiquent que les dates 9 (mars 91), 12 (juillet 91), 14 (septembre) sont opposées aux dates 2 (août 90), 4 (octobre 90), 13 (août 91).

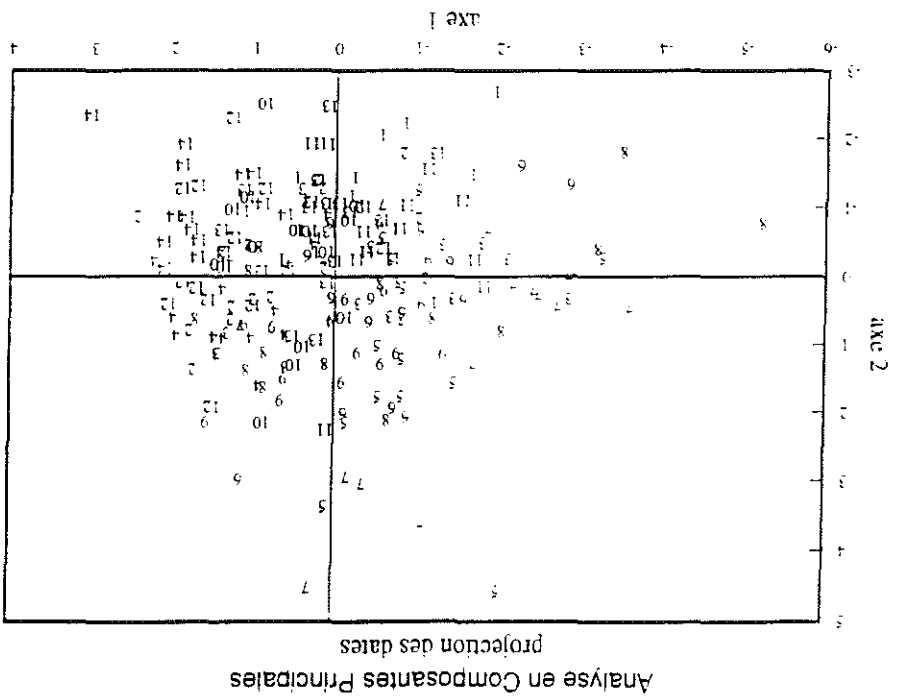


Figure 1

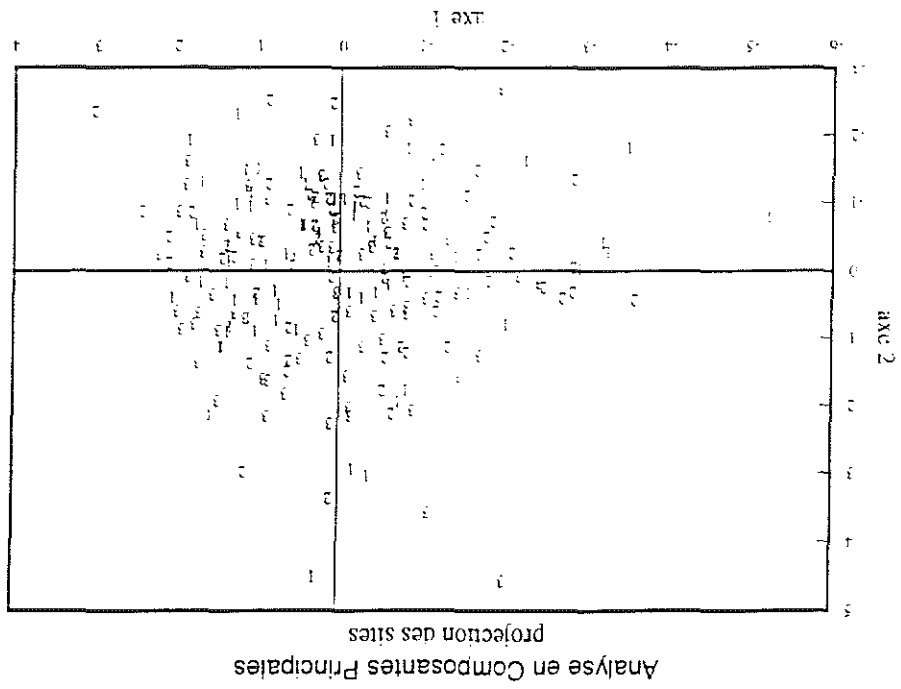


Figure 2

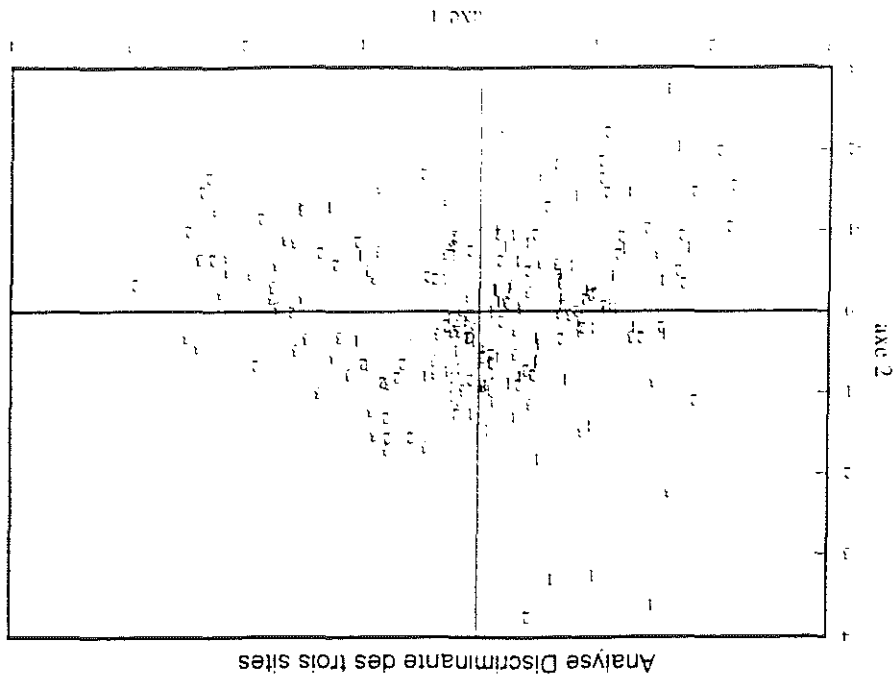


Figure 3

Les variables seston minéral et seston organique ont en commun une composante résiduelle importante (61% et 19% resp.) et des composantes complémentaires entre 1 et 17 %. Dans ce cas également, les effets des facteurs sont masqués par l'interaction entre facteurs, ce qui implique une analyse site par site. Pour le seston minéral, l'effet date est alors significatif pour chaque site mais les groupements des dates, basés sur les intervalles de confiance à 95 %, montrent que cet effet n'est pas identique à chaque site. Les valeurs extrêmes correspondent aux dates 2 et 14 pour le site 1, 6 et 8 pour le site 2 et 2 et 7 pour le site 3. Dans ces groupements, on note que les dates 10, 12 et 14 sont proches. Il en est de même pour les dates 1, 2 d'une part, 3, 5 d'autre part. L'analyse du seston organique sur les trois sites montre que le facteur date n'a un effet significatif que pour le site 1. Encore faut-il remarquer la forte valeur moyenne (après transformation de variable) à la date 7, qui conduit à opposer cette date à l'ensemble des autres dates. Ce résultat semble lié aux très faibles concentrations trouvées sur le site 1 à cette date.

Un troisième ensemble de variables regroupe les variables acides aminés dissous, lipides et glucides dissous, pour lesquels ni l'interaction entre les facteurs ni le facteur site ne sont significatifs. La variance est partitionnée principalement entre le terme d'erreur et le facteur date. Les pourcentages respectifs sont 89%, 11% pour la première variable, 67%, 33% pour la seconde, 67%, 31% pour la dernière. Le facteur temps est significatif ($P < 0.001$). Les regroupements des dates par valeurs homogènes de chaque variable ne font pas ressortir d'opposition commune entre les dates. Ce résultat est confirmé par l'absence de corrélation entre les variables prises 2 à 2.

Les quatre autres descripteurs: chlorophylle, phéopigments, protides et glucides, ont en commun un pourcentage de variance expliquée par l'interaction de l'ordre de 20%, un pourcentage de variance due au facteur site très faible (entre 0 et 4%), les deux autres termes de la partition étant partagés entre le facteur date et le terme d'erreur et variant, selon les cas, entre 20 et 60%. Là encore, il a fallu étudier les variables site par site pour tenir compte de l'interaction entre facteurs explicatifs. Dans tous les cas, le facteur date est significatif. Bien que l'existence d'un terme d'interaction significatif soit synonyme d'un effet date propre à chaque site, les regroupements de dates voisines font ressortir, variable par variable, des convergences. Pour la chlorophylle, on note que les dates 10, 11 sont opposées aux dates 1, 4, 14 et que les dates 2 et 6 sont voisines. Pour les phéopigments, une opposition apparaît entre les dates 3, 7 d'une part, 9, 12, 14 d'autre part. Les dates 5, 6 sont voisines, ainsi que les dates 1, 3, 11. Pour les protides, les dates 4 et 10 sont opposées aux dates 5, 6, 8, tandis que les dates 2, 13 ainsi que les dates 1, 9 sont voisines. Quant aux glucides, le seul point commun entre les sites semble être la proximité des dates 9 et 12.

Les différences entre sites ont été plus systématiquement étudiées à l'aide d'analyses de variance date par date. Les résultats sont synthétisés dans le tableau 9 qui indique, pour chaque variable l'existence ou non, et le signe, de différences significatives entre les sites 1-2, 1-3, 2-3 (test de Tukey, seuil de 5%). Il s'agit ici plutôt d'une description qualitative de l'ensemble de ces résultats, dans la mesure où l'on recherche des tendances ou des caractéristiques globales. Sur l'ensemble des analyses, on dénombre ainsi peu de différences (79 sur un total de 462

comparaisons). Les différences entre les sites 1-3 apparaissent à 33 reprises, les différences entre les sites 1-2 27 fois et celles entre 2 et 3, 19 fois. Certaines variables, comme les acides aminés, le seston organique, les glucides, lipides, la salinité et les glucides dissous, différencient peu les sites. On retiendra que ce sont la température, les phéopigments et la chlorophylle qui permettent de mieux différencier les sites. Pour ces variables malgré tout, les différences entre deux sites peuvent s'inverser d'une date à l'autre. Par exemple, la température est supérieure dans le site 1 par rapport au site 3 en mai 91, et inférieure le mois suivant. On remarque également plus de différences entre les sites aux dates 2, 4, 8, 14 (août 90, octobre 90, février 91 et septembre 91), sans pour autant trouver de tendance ni de périodicité. Par exemple, des différences sont mises en évidence entre les sites aux mois de juillet, août et septembre 91 pour les variables chlorophylle et phéopigments, différences que l'on ne retrouve pas en 90, pour les mêmes mois.

Tableau 1 - Correspondances entre les dates d'observation et la numérotation des dates utilisées dans les différentes analyses.

Dates observ	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Dates analyses	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	-	11	12	13	14

Tableau 2 - Pente de la relation $\log(\text{variable}) = q + p \log(\text{moyenne})$.

Le coefficient $b = 1 - \frac{p}{2}$ est l'exposant dans le changement de variable $Y = X^b$

Température	p	σ	b
Température	0		1
Salinité	0		1
Seston organique	4.74	0.56	-1.37
Seston minéral	2.76	0.29	-0.38
Glucides dissous	1.14	0.32	0.43
Chlorophylle	3.20	0.55	-0.60
Phéopigments	2.05	0.49	-0.025
Protides	1.70	0.53	0.15
Glucides	1.79	0.69	0.105
Lipides	2.57	0.49	-0.285
Acides aminés	4.29	0.50	-1.15

Tableau 5 - Répartition des observations entre les trois groupes (sites) en fonction des prédictions obtenues par l'Analyse Discriminante.

GROUPE REEL		GROUPE PREDIT		
		1	2	3
1	1	57	30	17
	2	31	37	32
	3	27	17	56

Tableau 6 - Coefficients standardisés des descripteurs sur les 2 axes principaux de l'Analyse Discriminante.

	Axe 1	Axe 2
Date	0.10	-0.07
Seston minéral	0.89	-0.35
Seston organique	-0.22	-0.62
Chlorophylle	+0.30	0.57
Phéopigments	0.37	0.27
Protides	0.11	-0.25
Glucides	0.01	0.18
Lipides	0.12	0.01
Acides aminés	-0.02	0.36
Glucides dissous	0.16	0.11

Tableau 7 - Décomposition de la variance issue des analyses de variance pour chaque variable, selon les facteurs date, site, leur interaction et l'erreur résiduelle.

	Erreur	Date	Site	Date x site
Température	4	90	2	3
Salinité	22	66	3	9
Seston minéral	61	9	12	17
Seston organique	79	7	1	13
Chlorophylle	40	28	4	29
Phéopigments	28	45	3	23
Protides	22	58	0	20
Glucides	60	20	0	20
Lipides	67	33	0	1
Acides aminés	89	11	0	0
Glucides dissous	67	31	0	2

Tableau 8 - ANOVA de la température et de la salinité.

		somme des carrés	F	Probabilité
Température	Facteur date	22.30	362.9	$<10^{-3}$
	Facteur site	2.90	47.8	$<10^{-3}$
	Interaction	0.35	5.6	$<10^{-3}$
	Erreur	0.06		
Salinité	Facteur date	3.50	45.0	$<10^{-3}$
	Facteur site	0.70	9.0	$<10^{-3}$
	Interaction	0.24	3.1	$<10^{-3}$
	Erreur	0.08		

II - BIOMETRIE (P. GEAIRON)

-les mesures linéaires

3 mesures de la longueur ont été effectuées :

- la longueur externe
- la longueur interne
- la longueur de la nacre

Buestel (1992) préconise la mesure de la longueur de la nacre, la présence de "barbes" rendant la mesure de la longueur externe difficile et imprécise. Deux régressions linéaires permettent de relier la longueur interne (LINT) et la longueur de nacre (LNAC) à la longueur externe (HEXT) :

$$\text{LINT} = 0.916 \text{ HEXT} + 4.591 \quad R = 0.975 \quad \text{dl} = 434$$

$$\text{LNAC} = 0.836 \text{ HEXT} + 2.44 \quad R = 0.962 \quad \text{dl} = 435$$

Ainsi, les fortes corrélations observées entre les trois paramètres montrent que la longueur externe peut être utilisée malgré tout pour quantifier la croissance des animaux. De plus, elle ne nécessite pas, contrairement aux autres mesures, le sacrifice de l'animal, et permet ainsi d'accroître le nombre d'échantillons pour les suivis de croissance.

-La profondeur au talon

La figure 1 montre l'imprécision de la mesure de la profondeur au talon (PTAL). Cheffort utilise ce paramètre pour déterminer la valeur limite en deçà de laquelle les animaux sont immatures. Cette mesure semble dépendre de l'expérimentateur au vu des deux régressions.

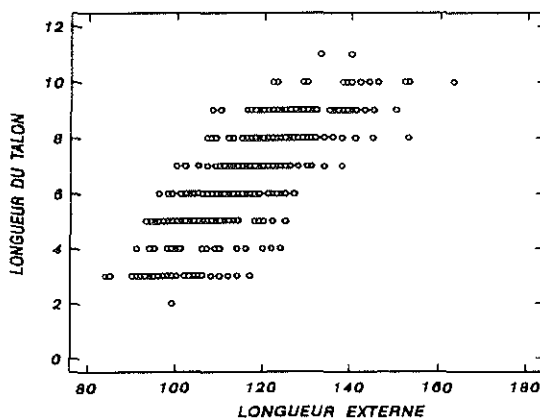


Fig. 1 : Variation de la profondeur au talon (PTAL) fonction de la longueur externe (HEXT)

$$\text{Cheffort 1988 : PTAL} = 0.077 \text{ HEXT} - 3.487 \quad (R = 0.83)$$

$$\text{Buestel 1990-1991 : PTAL} = 0.12267 \text{ HEXT} - 7.63936 \quad (R = 0.80 \text{ dl} = 435)$$

-l'épaisseur

De la même manière, la figure 2 montre une grande hétérogénéité dans les mesures de l'épaisseur.

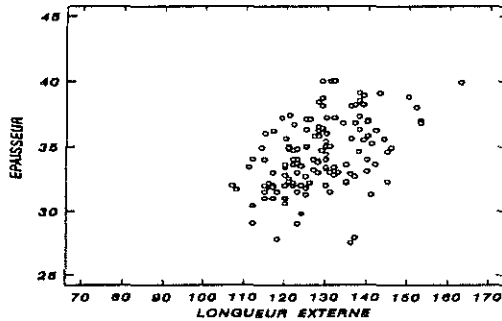


Fig. 2 : Variation de l'épaisseur en fonction de la longueur externe.

-Les mesures pondérales

-le poids total

La croissance coquillère est quasiment linéaire sur l'ensemble de la période étudiée (fig. 3) et ne montre pas de variation saisonnière marquée. Un test non-paramétrique des signes appliqué aux moyennes des valeurs de poids total humide (PTOTH) pour chaque site (fig.4) montre que le site 2 croît plus vite que le site 3, le site 1 se situant entre les deux sans être significativement différent de l'un ou de l'autre. Il faut remarquer cependant le manque de consistance de ce type de test ne prenant pas en compte la variabilité individuelle.

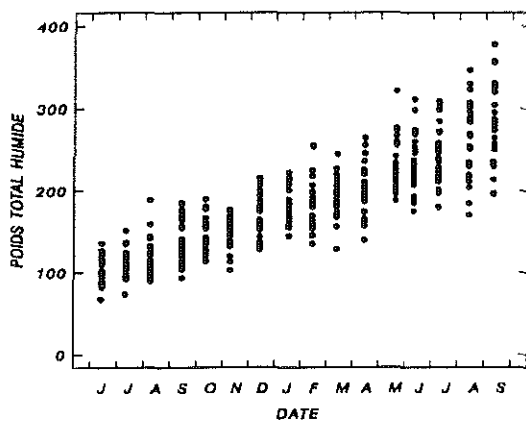


Fig. 3 : Evolution du poids total humide (PTOTH) tous sites confondus

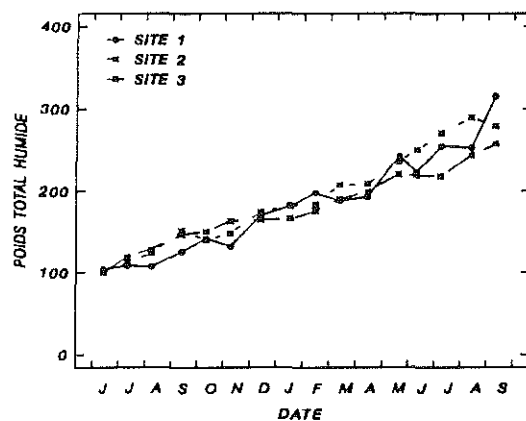


Fig. 4 : Evolution du poids total humide moyen par site

-le poids de chair sèche

Le poids sec (PSEC) montre la même tendance linéaire. L'évolution temporelle des moyennes pour chaque date et chaque site montre aussi que le site 2 s'oppose au site 3 (Fig. 5). Cette différence ne peut être attribuée à l'effet site mais à la croissance différente entre les sites. Ainsi, les 3 régressions liant le poids sec et le poids total ne montre pas de différences significatives :

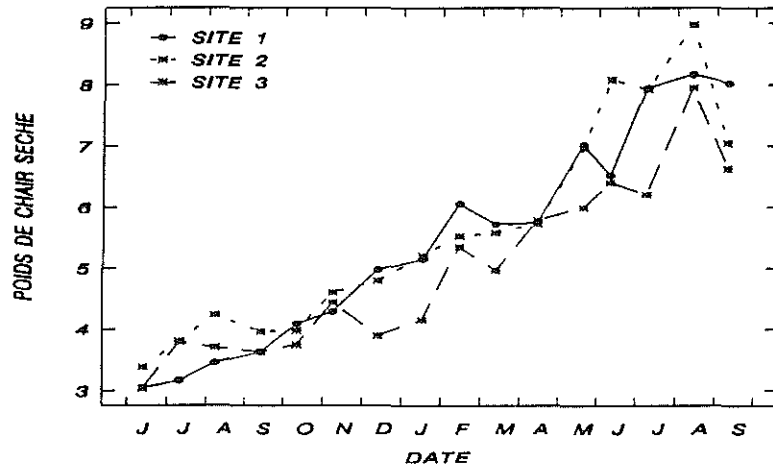


Fig. 5 : Evolution du poids de chair sèche moyen par site

$$\text{PSEC site 1} = 0.0269 \text{ Ptoth} + 0.482 \quad R = 0.904 \quad \text{dl} = 144$$

$$\text{PSEC site 2} = 0.0272 \text{ Ptoth} + 0.394 \quad R = 0.899 \quad \text{dl} = 145$$

$$\text{PSEC site 3} = 0.0281 \text{ Ptoth} - 0.054 \quad R = 0.865 \quad \text{dl} = 143$$

$$\text{PSEC tous sites} = 0.0275 \text{ Ptoth} + 0.2644 \quad R = 0.892 \quad \text{dl} = 435$$

La relation entre le poids de chair sèche et le poids total est comparée à celles obtenues par Cheffort (1988) et Intes (1990). La figure 6 montre que le poids de chair sèche des nacres cultivées est sensiblement supérieur à celui des nacres naturelles (fig.6).

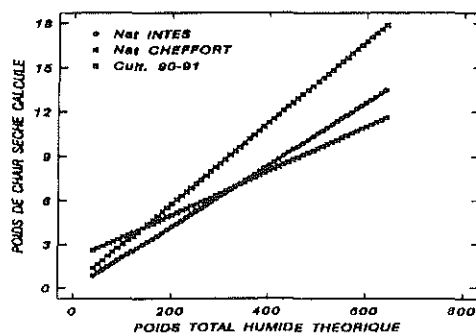


Fig. 6 : Relations entre poids de chair sèche et poids total humide chez la nacre naturelle et en élevage

Différentes relations lient le poids sec aux autres paramètres de mesures pondérales, le poids de coquille humide (PCOQH) et le poids de chair fraîche (PFRA) :

$$\text{PSEC} = 0.0312 \text{ PCOQH} + 0.4617 \quad R = 0.871 \quad \text{dl} = 435$$

$$\text{PSEC} = 0.194 \text{ PFRA} + 0.0063 \quad R = 0.933 \quad \text{dl} = 435$$

La relation linéaire entre le poids sec et le poids de chair fraîche permet de déterminer la teneur en eau de la chair à 80%, valeur à rapprocher de celle obtenue pour *Crassostrea gigas* à Marennes-Oléron.

-les relations taille-poids

La relation entre Poids total humide et longueur externe peut être formalisée sous la forme d'une relation allométrique classique :

$$\text{PTOTH} = 3.59 \cdot 10^{-4} \text{ HEXT}^{2.762} \quad R = 0.936 \quad \text{dl} = 435$$

Une comparaison avec les données de Cheffort (1988) sur des nacres naturelles montre (fig.7) sensiblement les mêmes caractéristiques.

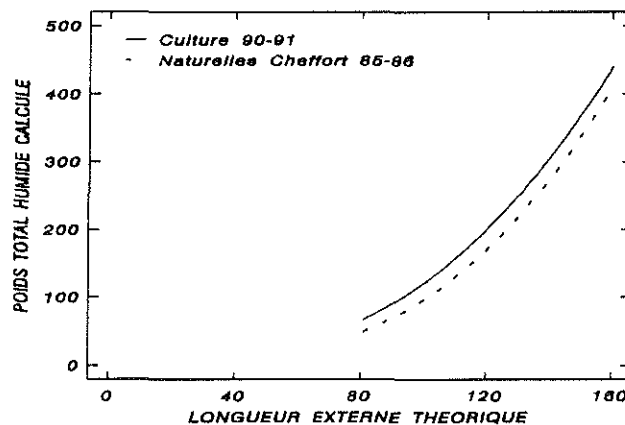


Fig. 7 : Relations entre poids total humide et longueur externe chez la nacre naturelle et d'élevage

De même, les relations entre poids de coquille humide, poids de chair sèche et longueur donne les valeurs de coefficients suivants :

$$\text{PCOQH} = 2.36 \cdot 10^{-4} \text{ HEXT}^{2.815} \quad R = 0.934 \quad \text{dl} = 435$$

$$\text{PSEC} = 30.76 \cdot 10^{-6} \text{ HEXT}^{2.532} \quad R = 0.853 \quad \text{dl} = 435$$

III - BIOCHIMIE (J. PROU)

-évolution temporelle des constituants

Les évolutions temporelles des divers composants biochimiques mesurés sont résumés dans les figure 8a à 8e. Les cendres, les protéines, les lipides et les sucres totaux montre une tendance linéaire très marquée, ne mettant pas en évidence d'effet saisonnier.

Les mesures de glycogène (fig.8e) montre des valeurs nulles pour la majorité des animaux, seuls quelques animaux entre Juillet et Novembre 1990 et entre Mai et Septembre 1991, fin de l'expérience présentent des valeurs non nulles. De Décembre à Avril, les mesures de glycogène sont nulles pour tous les animaux.

La figure 9a à 9d montre l'évolution des taux de chaque constituant par g de poids sec et pour chaque site d'élevage.

Le taux de protéines présente une valeur stable autour de 45% pour le site 1. Les sites 2 et 3 montrent une chute du taux de protéines à partir d'octobre 1990 et jusqu' à la fin de l'expérience, alors qu'aucune variation du poids sec n'est enregistrée à cette date. Cette chute du taux de protéines n'est pas compensée par l'apparition d'un autre constituant mais par l'augmentation de la partie non dosée par les méthodes d'analyse employées.

Le taux de lipides oscille entre 5 et 7%, les sucres totaux entre 0.5 et 2% et les cendres entre 12 et 15%.

Tous les paramètres montrent donc une remarquable stabilité dans le temps.

Afin de tester l'effet du site sur chacun des paramètres, des analyses de variance sont effectuées à chaque date. Les différences significatives entre les sites pris deux à deux sont résumés dans le tableau 10. La variable utilisée pour chaque paramètre est le rapport entre la variable et le poids total considéré comme paramètre représentatif de la croissance.

Globalement, les différences entre sites sont majoritairement non significatives. Lorsqu'elles existent (92/240), les différences entre sites sont presque toujours positives. Ainsi, on peut supposer un gradient (site 1 > site 2 > site 3) sur l'ensemble des indices utilisés. La variable rapport PSEC/PTOTH considérée comme représentative de l'amaigrissement ou de l'engraissement de l'animal présente, d'Août 90 à Janvier 91, des valeurs pour le site 3 plus faibles que pour les deux autres sites. Comme déjà mentionné précédemment, la variable PROT/PTOTH sépare distinctement le site 1 des deux autres sites, plus faibles, à partir du mois de Novembre 1990 et jusqu' à la fin de l'expérience en Septembre 1991. Les variables LIP/PTOTH et SUCRES/PTOTH ne montre pas de schémas clair permettant de séparer les sites. La variable CENDRES/PTOTH montre jusqu'au mois d'avril 91 un classement des sites de 1 à 3.

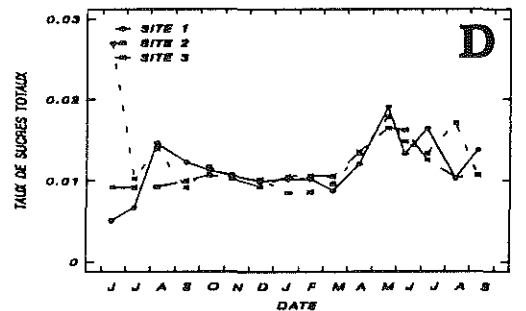
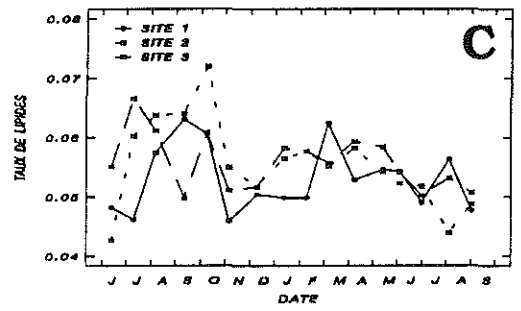
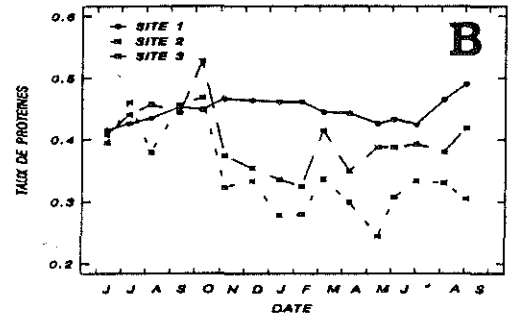
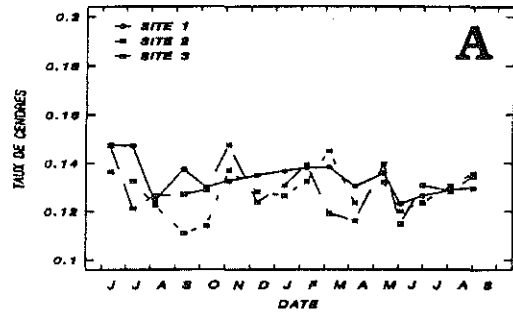
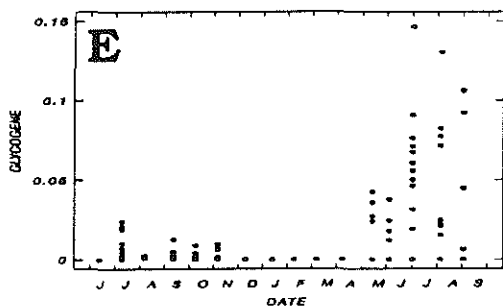
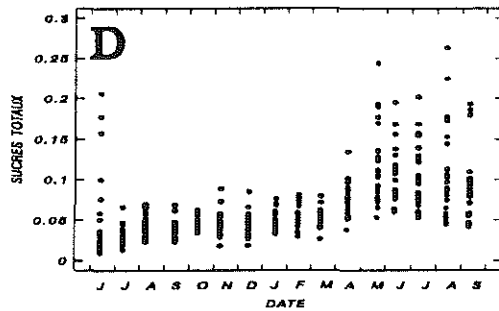
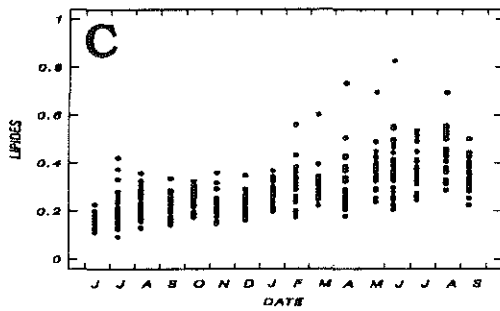
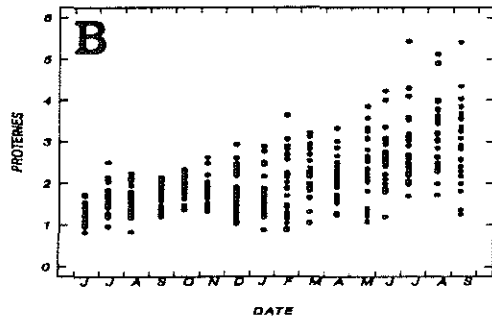
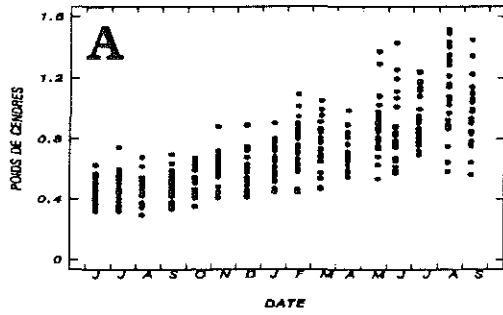


Fig 9 : Evolution temporelle des taux moyens de chaque composants biochimiques par site rapportés au poids sec

Fig. 8 : Evolution temporelle des composants biochimiques tous sites confondus

Psec/Proth	1-2	1-3	2-3	Pro/Proth	1-2	1-3	2-3	Lip/Proth	1-2	1-3	2-3	Sut/Proth	1-2	1-3	2-3	Cen/Proth	1-2	1-3	2-3
13/06/90	-		+	13/06/90				13/06/90		-	-	13/06/90	-		+	13/06/90			
11/07/90	-			11/07/90	-	-	+	11/07/90	-	-		11/07/90	-	-	+	11/07/90			+
08/08/90		+	+	08/08/90				08/08/90	-		+	08/08/90		+	+	08/08/90			+
13/09/90		+		13/09/90		+		13/09/90		+	+	13/09/90	+	+		13/09/90	+	+	
11/10/90		+	+	11/10/90				11/10/90	-	+	+	11/10/90		+	+	11/10/90	+	+	
08/11/90		+		08/11/90	+	+		08/11/90				08/11/90				08/11/90			
13/12/90		+	+	13/12/90	+	+		13/12/90		+		13/12/90		+	+	13/12/90	+	+	+
16/01/91		+	+	16/01/91	+	+		16/01/91	-			16/01/91				16/01/91		+	+
13/02/91				13/02/91	+	+		13/02/91				13/02/91				13/02/91			
13/03/91	+	+		13/03/91	+	+		13/03/91	+	+		13/03/91				13/03/91		+	+
15/04/91				15/04/91	+	+	-	15/04/91				15/04/91				15/04/91	+	+	
21/05/91				21/05/91	+	+	-	21/05/91				21/05/91				21/05/91			
11/06/91				11/06/91	+			11/06/91				11/06/91	-			11/06/91			
09/07/91				09/07/91	+	+		09/07/91				09/07/91		+		09/07/91			
13/08/91				13/08/91	+	+	-	13/08/91	+		-	13/08/91	-		+	13/08/91			
10/09/91				10/09/91	+		-	10/09/91				10/09/91				10/09/91			

Tableau 10 : Variabilité temporelle inter-sites des indices biochimiques de la chair

La détermination du sexe des nacres montrent une tendance protandrique très nette. Sur 407 individus, 377 sont des mâles et 30 seulement des femelles. Sur les populations naturelles, Cheffort (1988) montre un sex/ratio égal à 1 jusqu'à une profondeur au talon de 8 mm correspondant à une longueur externe de 150 mm. Au delà, les animaux deviennent préférentiellement femelles. Ces résultats sont en contradiction avec les observations avec les données observées ici sur les nacres en élevage. Les études en cours devraient préciser le caractère hermaphrodite de la nacre.

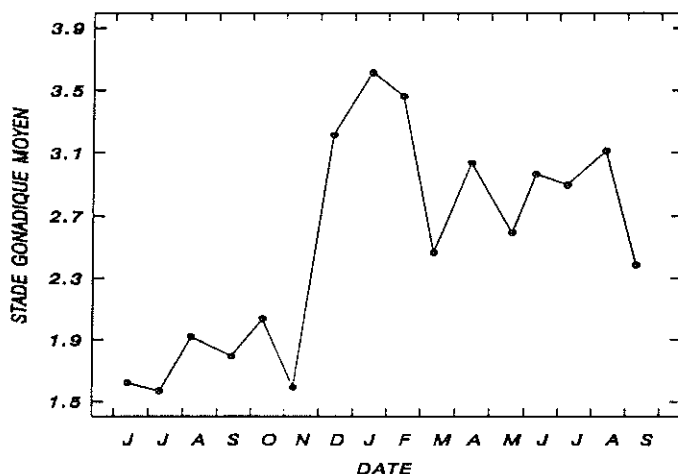


Fig. 10 : Evolution du stade gonadique moyen tous sites confondus

A chaque prélèvement, le stade gonadique de chaque animal est déterminé. L'évolution temporelle du stade gonadique moyen, tous sites confondus, est reporté sur la figure 10. Une forte augmentation de l'indice est observée entre Novembre et Décembre 90. Cheffort (1988) montre que pour une profondeur au talon de 4 mm, les nacres sont de sexe indéterminé. Cette valeur correspond à une longueur externe de 97 mm, calculée par l'utilisation de la relation entre profondeur et talon et longueur externe. De la même manière, on peut déterminer la longueur externe moyenne correspondant au mois de Novembre 90. La longueur moyenne de 108 mm calculée sur les huîtres en élevage se rapproche des 97 mm observée sur les nacres naturelles. Ainsi, il semble qu'en deçà d'une longueur estimée approximativement à 100 mm et correspondant pour les nacres naturelles à un âge de 2 ans, l'huître perlière ne montre pas développement important de la fonction de reproduction.

Au vu de la figure 10, une chute de l'indice gonadique moyen entre Février et Mars 1990 et entre Août et Septembre 1991 semble accréditer l'idée de pontes. Ceci est corroboré par des pontes observées lors des prélèvements après le stress du nettoyage des nacres du site 3. L'observation des figures 9a à 9d ne permet pas de déceler des changements significatifs dans la répartition des composants biochimiques.

DISCUSSION

-Variabilité spatio-temporelle

Toutes les variables ont montré des différences significatives en fonction des dates. Cependant, tant les analyses multivariées que les analyses univariées confirment qu'il n'y a pas un schéma temporel unique. Les différences entre les dates varient d'un descripteur à l'autre. Mis à part la température, pour laquelle la variabilité temporelle est typiquement saisonnière, on n'observe pas de tendance.

Il y a des différences entre les sites pour la majeure partie des variables (sauf les acides aminés, les lipides et les glucides dissous). L'analyse discriminante tend à attribuer ces différences principalement au seston minéral, et dans une moindre mesure à la chlorophylle et aux phéopigments. En analysant systématiquement ces différences date par date, on retrouve l'importance des mêmes variables, dans un ordre toutefois différent (en prenant comme critère le nombre de différences significatives trouvées, ce qui est qu'une indication qualitative de l'effet site).

On a noté par ailleurs la forte interaction entre les facteurs site et date. D'après les analyses précédentes, il est très vraisemblable qu'il y a des différences entre les sites pour chaque date, mais que ces différences varient d'une date à l'autre. Les résultats des analyses univariées relativisent l'explication donnée par l'analyse discriminante, dont on a remarqué au passage le faible pouvoir de classement des observations.

Si l'on se réfère à la décomposition de la variance, la variabilité temporelle est supérieure à la variabilité spatiale, sauf pour le seston (minéral ou organique). Dans certains cas, la variabilité due aux facteurs site, date, et leur interaction, explique entre 72% et 96% de la variabilité totale. Malgré tout, en raison des résultats résumés plus haut, il n'apparaît pas de structure spatio-temporelle stable. Sournia et Ricard (1976) ont trouvé par ailleurs un gradient longitudinal et des poches de chlorophylle à différentes profondeurs lors d'une étude de variabilité spatiale. Ces observations ne sont pas en contradiction avec les résultats présentés ici, dans la mesure où les conditions hydrologiques sont amenées à jouer un rôle variable dans la répartition des matières particulaires et dissoutes (vents, seiches, houle du large; Intès et al., 1990). On peut d'ailleurs penser que la comparaison des observations et des données météorologiques (vent, précipitations) doit permettre d'expliquer une partie de la variabilité spatio-temporelle.

Pour reprendre une conclusion de Sournia et Ricard (1976), l'échelle de temps des processus biologiques est vraisemblablement très courte (de l'ordre de quelques jours). Ces auteurs ont remarqué également qu'il n'y avait pas de reproductibilité des biomasses et des abondances phytoplanctoniques entre deux années consécutives. Les analyses faites en 90 et 91 montrent également cette absence de saisonnalité. Ainsi, la saisonnalité de la température, de l'ensoleillement et des précipitations (Intès et al., 1990) ne suffisent pas à forcer le système à l'échelle annuelle. Le temps de résidence des masses d'eau étant de quelques

années (Sournia et Ricard, 1976), si l'on exclut le mécanisme controversé de percolation, il faut voir cet écosystème comme quasiment fermé. Ainsi que le rappellent ces auteurs et Intès et al. (1990), les flux et processus au niveau du sédiment (production secondaire, production phytobenthique, bioturbation, sédimentation et relargage de nutriments) sont sans doute de première importance. A l'échelle mensuelle ou annuelle, les flux seraient constants, créant ainsi un bruit de fond perturbé à une échelle de temps beaucoup plus courte.

L'absence de variations saisonnières marquées sur les paramètres de croissance (poids total) reflète assurément la remarquable stabilité des conditions climatiques prévalentes dans les atolls. En zone tempérée, la production de coquille est liée à l'âge et modulée par un effet saisonnier relié prioritairement à la température (Héral et al, 1984). La stabilité des conditions de températures annuelles dans les atolls peut induire, sur le même schéma, une croissance liée uniquement à l'âge sans variations saisonnières importantes.

L'évolution du poids de chair sèche ou des composants biochimiques montre la même tendance. Dans les milieux tempérés, les animaux développent des stratégies temporelles basées sur les variations physico-chimiques et trophiques du milieu (Héral et al, 1984). Ainsi, au cours de l'année, *Crassostrea gigas* connaissent des périodes de stockage et d'utilisation des réserves bien identifiées, ainsi qu'une période de gamétogénèse isolée entre Avril et Août (Héral et Deslous-Paoli, 1988). La température intervient d'une façon prépondérante sous la forme d'effets-seuil (température minimale pour l'activité de filtration ou pour l'émission des gamètes) et d'effets intégrateurs (nombre de degrés-jours pour la maturation).

Les animaux soumis à de telles contraintes développent prioritairement des comportements collectifs optimisant ainsi l'énergie issue du milieu pour assurer les fonctions primordiales que sont la croissance (soma), la reproduction (gamétogénèse), ou la survie (utilisation des réserves).

C'est ainsi que les évolutions temporelles des composants biochimiques, chez *Crassostrea gigas* en milieu tempéré, montrent une succession nette de phénomènes ou la variabilité temporelle est plus forte que la variabilité individuelle.

Dans les milieux lagunaires, la stabilité dans le temps et les valeurs fortes de température rencontrées, impliquent sans doute des stratégies différentes des bivalves pour l'effet de reproduction.

Nascimento (1991), sur *Crassostrea rhizophorae* au Brésil, montre que les hautes valeurs de température rencontrées, induisent une gamétogénèse continue sur toute l'année. Des pontes partielles sont suivies d'une lyse des cellules sexuelles, qui, souvent incomplète, permet une rematuration des gonades. Les pontes sont en général déclenchées par un facteur exogène tel que des pluies abondantes.

Même si les données, présentées ici, ne permettent pas d'aller plus loin dans l'explication du phénomène de reproduction et de l'utilisation de l'énergie chez la nacre, on peut noter cependant quelques points.

-les taux de glycogène extrêmement faibles prouvent comme pour *Crassostrea rhizophorae* que la nacre ne produit que très peu de réserves et utilise donc l'énergie disponible rapidement (Nascimento, 1991).

-le poids sec autant que les composants biochimiques ne montrent pas d'effet saisonniers marqués. Ainsi, la population étudiée se démarque nettement de celles étudiées en zones tempérées. L'absence de contraintes liées à la température semble favoriser, de manière égale tout au long de l'année, l'utilisation de l'énergie pour la production de coquille, somatique et gonadique. De plus, les éléments de la population ne semblent pas montrer de comportements synchrones pour l'effort de reproduction. La disparité du taux de glycogène, composant ne rentrant pas dans la croissance somatique, et la grande variabilité des indices gonadiques à chaque date de prélèvement, montrent que les individus ont un comportement individuel marqué, induisant une variabilité individuelle plus forte que la variabilité temporelle.

-Relation milieu-croissance

La stabilité des paramètres biochimiques et biométriques mesurés chez la nacre montre que la variabilité individuelle est plus forte que la variabilité temporelle. Des différences entre sites existent pourtant, qui sont à rapprocher des différences globales ou à certaines dates (cf. année 91) que l'on trouve pour les variables chlorophylle, phéopigment et seston minéral. On a déjà souligné l'instabilité des structures spatio-temporelles. Dans ces conditions, la question se pose de pouvoir relier des différences occasionnelles entre descripteurs du milieu à des différences mesurées mensuellement sur des variables, comme le poids sec, qui intègrent les fluctuations du milieu. Le faible pouvoir discriminant de la chlorophylle, des phéopigments et du seston observé entre les sites peut être mis en parallèle, malgré tout, avec le gradient observé sur les variables biochimiques. Des études ultérieures devront caractériser l'origine de cette variabilité hydrobiologique inter-site et précisément déterminer les importances relatives des facteurs exogènes tels que le vent et de l'influence des élevages eux-mêmes sur la capacité trophique du lagon.

Une autre réserve vient de ce qu'un calcul simple montre que chlorophylle et phéopigments ne peuvent expliquer à eux seuls la croissance. Pour un animal standard d'un poids sec de 3g (poids initial du suivi de croissance), et en dehors de période de reproduction, le bilan énergétique s'écrit:

$$dW/dt = a \cdot F \cdot C - R,$$

F = taux de filtration (3.3 l/h/g poids sec, Bougrier, comm. pers.),

R = taux de respiration (0.71 mg O²/h/g poids sec, Bougrier, comm. pers.),

C = concentration de chlorophylle et phéopigments,

a = efficacité d'absorption.

En supposant, en première approximation, que les fonctions de filtration et de respiration sont isométriques, en utilisant les observations de croissance moyenne,

et des taux de conversion en énergie:

2.8 Joule/ μg chlorophylle,

13.6 Joule/mg O₂,

19 Joule/g poids sec, (coefficient utilisé pour *C.gigas*)

et $a=0.8$ (arbitrairement),

on trouve $C = 4.5$ Joule/l, alors qu'une estimation d'après les chlorophylles donnerait $C = 0.7$ Joule/l et d'après la somme des protides, lipides et glucides particuliers $C = 2.5$ Joule/l

Les concentrations 100 fois plus élevées (en masse) de glucides dissous indiquent qu'une part de la nourriture se trouve dans la fraction réellement dissoute ou de taille inférieure à la maille du filtre utilisé (1 μm). En appliquant le coefficient de conversion de Brody au dissous (environ 16 Joule/mg), on obtient une estimation de la teneur énergétique égale, en moyenne, à 32 Joule/l. La variable glucides dissous semblerait donc contribuer à la ration alimentaire. Cette variable n'explique pas les différences entre sites, lorsqu'elles existent, et avec le pas de temps d'échantillonnage utilisé. La différence de croissance entre les sites ne peut donc être expliquée sans étude complémentaire des relations trophiques entre la nacre et le milieu, et une observation de ce dernier à une échelle temporelle adéquate.

BIBLIOGRAPHIE

BUESTELD., (1992). Rapport d'avancement des travaux. Programme Général de Recherche Pluridisciplinaire sur la Nacre. AQUACOP. Rapport interne IFREMER.

CHEFFORT N., (1988). Les caractéristiques biologiques du stock naturel d'huîtres perlières, (*Pinctada margaritifera*, L. 1758) dans l'atoll de TAKAPOTO. Rapport DEA. ENSAR Rennes.

DESLOUS-PAOLI J.M. (1980). Contribution de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg dans le bassin et les claires de Marennes-Oléron. Thèse 3ème cycle. Université Aix-Marseille II.

DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M. (1980). Valeurs calorifiques de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg : Estimation directe et biochimique. Conseil International pour l'Exploration de la Mer. C.M. 1980/K 11.

DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M. (1988). Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oleron. Aquat. Living Resour., 1988, 1, 239-249.

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 à l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas*. Océanis, Vol. 10, Fasc. 4,

INTES A., CHARPY-ROUBAUD C., CHARPY L., LEMASSON L., MORIZE E. (1990). Les lagons d'atolls en Polynésie Française. Bilan des travaux du programme "ATOLL" (Années 1981-1987). ISSN 0755 3412. Notes et documents N° 43. O.R.S.T.O.M.

LEGENDRE L., LEGENDRE P., (1979). Ecologie numérique. Masson (ed).

NASCIMENTO I.A., (1991). *Crassostrea rhizophorae* and *Crassostrea brasiliiana* in South America and Central America. In : Estuarine and Marine Bivalve Mollusk Culture. W. MENZEL (ed), CRC Press Inc., Boca Raton (Florida); 1991, ISBN 0-8493-4936-2., 125-134

SOKAL R.R., ROHLF F.J., (1969) Biometry. Freeman and company (ed). second edition.

SOURNIA A., RICARD M. (1976). Données sur l'hydrologie et la productivité d'un atoll fermé (TAKAPOTO, Iles TUAMOTU). Vie Milieu, Vol. 26, fasc. 2, série B, pp 243-279.