

# LES FACTEURS DE VERDISSEMENT DE L'HUITRE EN CLAIRES : LE MILIEU HYDROBIOLOGIQUE ET BENTHIQUE ET SES VARIATIONS

Découvrez plus de documents  
accessibles gratuitement dans [Archimer](#)

par Jean MOREAU

## INTRODUCTION

Dans un travail préliminaire (MOREAU, 1967), l'importance du rôle des pigments dans les claires et la part qu'ils avaient dans le processus de pigmentation de *Navicula ostrearia* B. avaient été étudiées dans des claires sises en deux points différents du bassin de Marennes-Oléron.

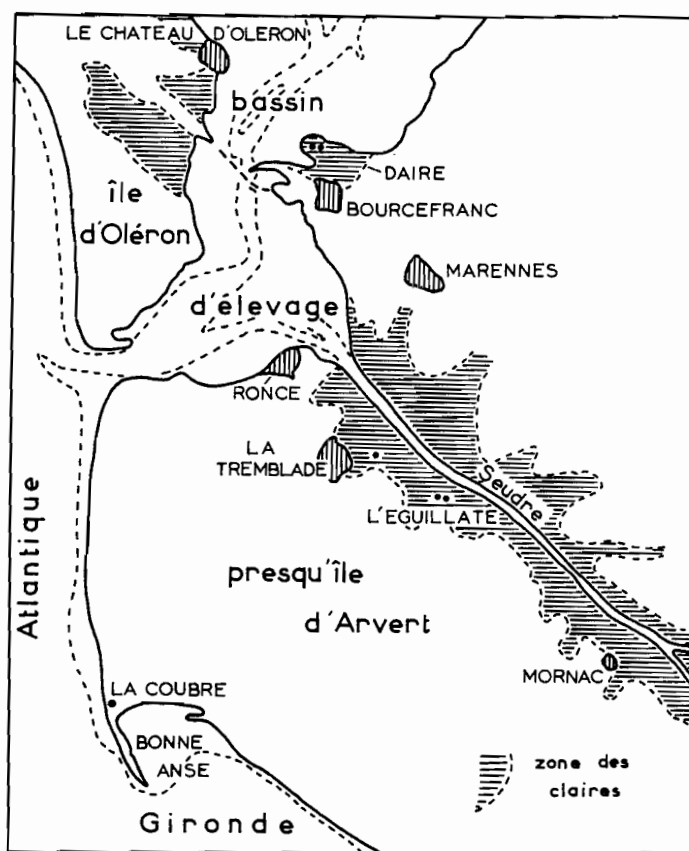


FIG. 1. — Répartition géographique des claires expérimentales étudiées dans le bassin ostréicole de Marennes-Oléron.

Les premières de ces claires étaient situées dans la vallée de la Seudre, à La Tremblade et à l'Eguillate, les secondes dans la région de Daire plus largement alimentée en eaux littorales et où les conditions de verdissement des claires sont différentes de celles observées en Seudre (fig. 1 et tabl. 1).

Le dosage de la teneur en chlorophylles diverses avait mis en évidence une constance remarquable de la chlorophylle *b* et une variation pour celles de type *a* et *c* (tabl. 2) ce qui avait permis de conclure que la pigmentation de *N. ostrearia* était due à un état de chlorose provenant de la dégradation des pigments assimilateurs et par conséquent du pouvoir de photosynthèse.

Ces recherches ont été depuis orientées vers l'étude des claires proprement dites : conditions de milieu et facteurs susceptibles d'en modifier les caractéristiques et d'influencer ainsi le phénomène de verdissement.

<i>Navicula ostrearia</i> pigmentées (en %)	Seudre	Daire
Clares blanches : 0 .....	45	6
Clares moyennement pigmentées : 1 à 30 .....	55	67
Clares très pigmentées : > 30 .....	0	27

TABL. 1. — Répartition en pourcentage des claires blanches et des claires pigmentées dans les secteurs étudiés (prélèvements effectués de 1965 à 1967).

LAFUSTE (1954) avait tenté de mettre en évidence divers facteurs pédologiques du verdissement dont les phosphates constituaient le plus important. A ce sujet, LADOUCE (1953) avait déjà cité l'observation selon laquelle l'apport de superphosphate produit un verdissement plus régulier et plus persistant; des observations similaires avaient été faites dans la région de Marennes (ANONYME, 1954).

Chlorophylles en % moyen et en µg/l			Nbre d'analyses effectuées	Claires
<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>		
50,12	31,48	18,40	25	I Daire
53,23	32,15	14,62	26	II Daire
49,10	31,90	19,00	24	I l'Equillate
51,10	31,73	17,17	19	II l'Equillate

TABL. 2. — Répartition moyenne des différentes chlorophylles étudiées dans les claires.

L'objet de la présente note est d'exposer et d'interpréter des travaux récemment effectués, d'en faire la synthèse et d'en déduire les facteurs de verdissement connus et ceux qui mériteraient une étude plus approfondie afin d'envisager une application pratique à plus ou moins long terme, but essentiel de ces recherches.

#### Techniques et méthodes utilisées.

Les prélèvements d'eau et les dosages spectrophotométriques de pigments chlorophylliens et caroténoïdes non astaciens ont été effectués selon la méthode décrite dans une note antérieure (MOREAU, 1967). Il en est de même pour la numération de *Navicula ostrearia*; on a évalué la fréquence des divers végétaux benthiques pour en déduire le ou les genres dominants.

La teneur en phosphates inorganiques dissous a été déterminée à l'aide de la technique spectrophotométrique de MURPHY et RILEY (1962) utilisant l'acide ascorbique comme réducteur et le tartrate d'antimoine et de potassium pour accélérer l'apparition de la coloration. Pour ce dosage les échantillons recueillis en flacons de polyéthylène sont placés entre 0 et + 5°C pendant le transport

au laboratoire puis filtrés sous vide sur filtres Gelman type A en fibres de verre. Les échantillons du fond ont été prélevés à l'aide d'un appareil simple schématisé sur la figure 2. Après avoir placé

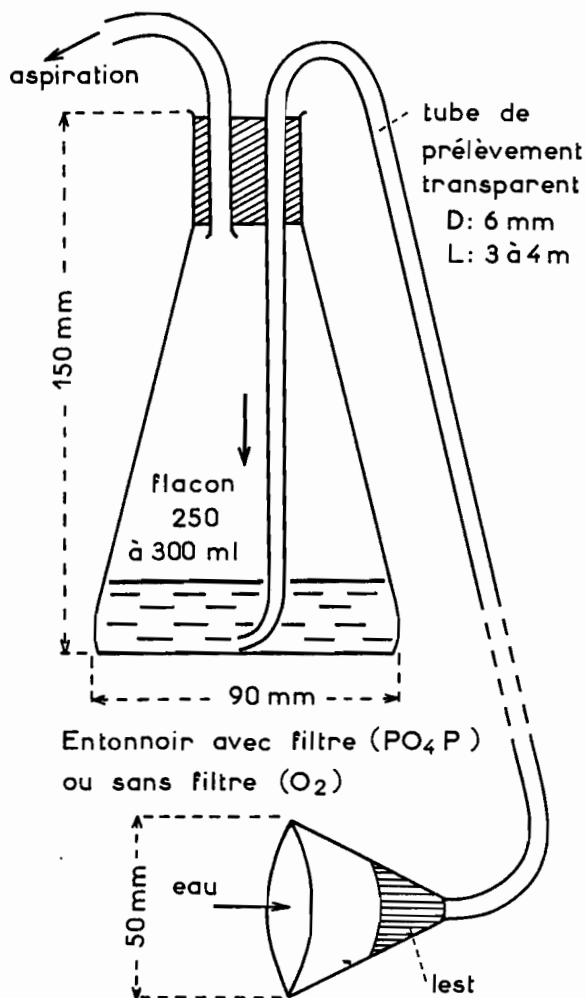


FIG. 2. — Schéma de l'appareil utilisé pour le prélèvement des eaux au fond des claires.

avec précaution sur le fond de la claire l'extrémité du tube de prélèvement, l'eau est prélevée par aspiration environ 15 mn après et placée dans son flacon préalablement rincé avec l'échantillon lui-même.

Pour la mesure de l'oxygène dissous, on a utilisé le même appareillage, l'échantillon étant recueilli directement dans un flacon de verre Pyrex et l'eau étant prélevée à 4 ou 5 cm sous la surface en suspendant l'extrémité du tube à un flotteur. Aucune bulle d'air même très petite ne pouvait pénétrer avec l'échantillon.

Pour l'oxygène comme pour les phosphates, prélèvements et dosages ont toujours été effectués en double.

Pour la mesure de la productivité primaire un radeau spécial a été utilisé qui est représenté sur la figure 3. Les prélèvements effectués au lever du soleil sont au nombre de quatre :

deux flacons à chaque extrémité, soigneusement enveloppés dans un sac en matière plastique noire, deux flacons au centre du radeau, bien exposés à la lumière.

L'ensemble, lesté et retenu par deux flotteurs, est dirigé est-ouest et immergé à quelques centimètres seulement pour éviter sur les flacons clairs le dépôt de particules vaseuses.

Tous les échantillons pour l'évaluation de la teneur en oxygène dissous et de son pourcentage de saturation ou pour servir au calcul de la productivité ont été dosés à l'aide de la méthode titrimétrique de Winckler, l'oxygène dissous étant préalablement fixé sur le terrain au chlorure de manganèse et à la potasse iodurée.

La productivité nette a été déduite de la productivité brute qui représente la production totale d'oxygène du lever au coucher du soleil et la consommation pendant le même temps due aux phénomènes d'oxydation et de respiration des organismes évaluée à l'aide des flacons sombres où la photosynthèse n'a pas lieu.

La détermination de la salinité a été effectuée à l'aide d'une solution à 13,625 g/l de  $\text{NO}_3 \text{Ag}$  périodiquement contrôlée à l'aide de l'eau normale standard de Copenhague.

La température de l'eau des claires a toujours été relevée aux mêmes heures de la matinée.

Les mesures de pluviosité proviennent des observations météorologiques quotidiennes du laboratoire de la Tremblade.

Les mesures héliographiques effectuées à La Coubre ont été transmises sous le contrôle et avec l'obligeance du Service régional de la Météorologie nationale.

**La productivité et le verdissement.**

### 1) Le rôle du phosphate dans le cycle biochimique de la productivité et son importance dans le phénomène du verdissement.

1) Le rôle du phosphate dans le cycle biochimique de la productivité et son importance dans le phénomène du verdissement.

GOLDBERG, WALKER, WHISENAND (1951) en partant du rôle important « d'index de nutrition » accordé au phosphate par RILEY (1949) ont mis en évidence à l'aide d'un traceur radio-actif certains faits que l'on peut résumer comme suit :

- a) le contenu des diatomées en phosphate varie en fonction linéaire de celui du milieu;
- b) la fraction de phosphate labile assimilable se maintient en quantité limitée, le reste étant adsorbé par le fond;
- c) la déperdition du phosphate utilisé en fonction de la croissance exponentielle des diatomées.



FIG. 3. — Radeau expérimental supportant des flacons clairs et sombres utilisés pour la mesure de la productivité primaire.

Il faut tenir compte en effet de la faculté qu'ont les végétaux unicellulaires de stocker l'élément phosphoré qui excède leurs besoins normaux et de le libérer au cours des mitoses successives (STRICKLAND, 1960). Le contenu en phosphore dépend donc du milieu de croissance et de la croissance elle-même.

Par ailleurs KETCHUM et coll. (1957) accordent au rapport chlorophylles/caroténoïdes la valeur d'un « repère » important où le phosphore joue un rôle dans les phénomènes anaboliques en admettant toutefois qu'aux faibles teneurs en chlorophylles les phosphates peuvent rester relativement importants même à l'état détritique.

On ne doit pas négliger en outre l'apport régulier dans cette région ostréicole de phosphates inorganiques d'origine océanique (MOREAU, 1967b).

Le graphique de la figure 4 met en évidence en deux secteurs distincts le rapport des pigments chlorophylliens et caroténoïdes non astaciens en fonction du verdissement exprimé en pourcentage de *N. ostrearia* pigmentées. Le verdissement est en effet très différent en ces deux régions. Celle de Daire à fort pourcentage de ces navicules (jusqu'à 24 % de moyenne) correspond à un rapport chlorophylles/caroténoïdes plus limité (0,80 à 1,40) que dans la région de la Seudre (0,40 à 1,90) où le verdissement est faible (jusqu'à 10 % de moyenne). La figure 5 établit par ailleurs la relation pour ces deux régions entre la teneur en phosphates et le rapport de ces pigments. Les limites de variations de celui-ci restent évidemment les mêmes que dans la figure 2. Mais la teneur en phosphates se maintient dans des limites très différentes, soit :

0,60 à 1,31  $\mu\text{g at. P/l}$  en Seudre      1,20 à 1,91  $\mu\text{g at. P/l}$  à Daire

Il est plus remarquable encore de comparer les figures 4 et 5 :

dans la région de Daire le rapport chlorophylles/caroténoïdes varie en raison inverse du pourcentage de *N. ostrearia* et de la teneur en phosphates, ces deux derniers facteurs variant corrélativement;

dans la région de la Seudre, par contre, le rapport chlorophylles/caroténoïdes varie également en sens inverse du pourcentage de *N. ostrearia* mais en raison directe de la teneur en phosphates, ces deux données n'évoluant plus ici parallèlement.

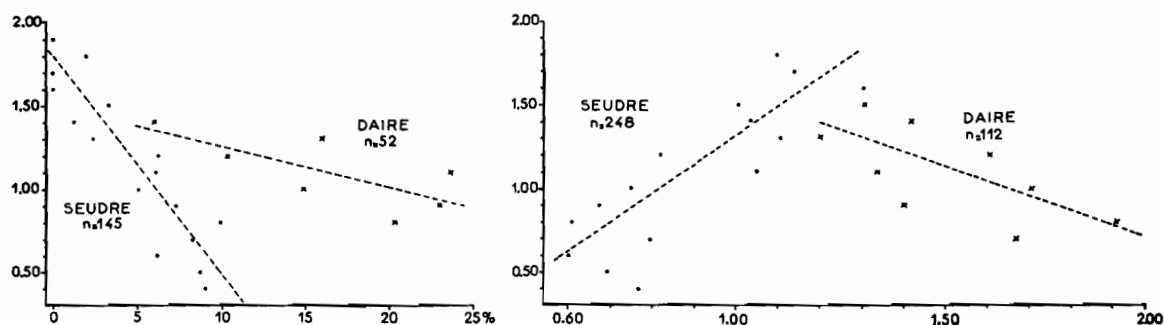


FIG. 4 et 5. — À gauche, corrélation entre le rapport chlorophylles totales/caroténoïdes non astaciens (en ordonnée) et le verdissement exprimé en % de *Navicula ostrearia* pigmentées (en abscisse). À droite, corrélation entre le rapport chlorophylles totales/caroténoïdes non astaciens (en ordonnée) et la teneur moyenne (surface et fond) en phosphates inorganiques dissous exprimée en µg at. P/l (en abscisse).

Les claires de Daire très pigmentées à forte teneur en phosphates ont donc un rapport de pigments traduisant une diminution plus importante des chlorophylles par rapport aux caroténoïdes; or il est bien connu que ces derniers ont une résistance supérieure aux agents extérieurs de dégradation.

D'autre part KETCHUM et coll. (1957) ont mis en rapport pour les eaux côtières et littorales la chlorophylle *a*, principal pigment assimilateur, et la teneur en phosphore particulaire dont les variations sont comparables à celles du phosphore inorganique. Cette observation a inspiré les recherches dans les deux régions étudiées et la figure 6 montre en ordonnée la teneur en chlorophylle *a* des claires de la région de Daire et celle des claires de l'Eguillate. Il a été figuré en abscisse la teneur en µg at. P/l pour les mêmes secteurs. On obtient ainsi deux diagrammes de dispersion ayant, pour chaque région, des limites différentes :

	chlorophylle <i>a</i> en µg/l	(PO <sub>4</sub> - P) en µg at. P/l
L'Eguillate (verdissement faible) . . . . .	3,50 à 26,00	0,16 à 1,60
Daire (verdissement intense) . . . . .	1,70 à 14,20	0,50 à 2,58

Mais l'étude de l'évolution de la teneur en phosphates en fonction du verdissement n'eût pas été complète sans une étude cinématique corrélative de ces deux données principales. Ainsi la figure 7 établit les variations de celles-ci de septembre 1966 à janvier 1967, la saison automnale étant particulièrement propice à l'étude du verdissement en claires. Deux ensembles de conclusions se dégagent de l'observation de ces graphiques :

la différence dans ces deux régions de la teneur en phosphates inorganiques et du pourcentage en *N. ostrearia* pigmentées,

la corrélation périodique simultanée et précise de ces deux variables pendant les cinq mois d'expérimentations.

Les travaux exposés dans ce chapitre nous permettent de préciser :

1) le rôle toujours favorable des phosphates inorganiques dans le verdissement et la nécessité de la présence de ce sel nutritif pour la survie chlorophyllienne et la productivité bio-chimique des claires;

2) les variations bio-géographiques du pourcentage de *Navicula ostrearia* pigmentées et du rapport chlorophylles/caroténoïdes qui correspondent à des teneurs différentes en phosphates inorganiques;

3) la diminution plus importante des chlorophylles par rapport aux caroténoïdes non astaciens dans les claires très pigmentées.

Le rapport de ces pigments et ses variations témoignent, en effet, d'un changement du métabolisme en rapport avec le verdissement.

2) *La productivité biologique des claires et sa relation avec le verdissement.*

En s'inspirant des notes de STEEMANN-NIELSEN (1958), de WINBERG (1958), de FEDOSOV (1958)

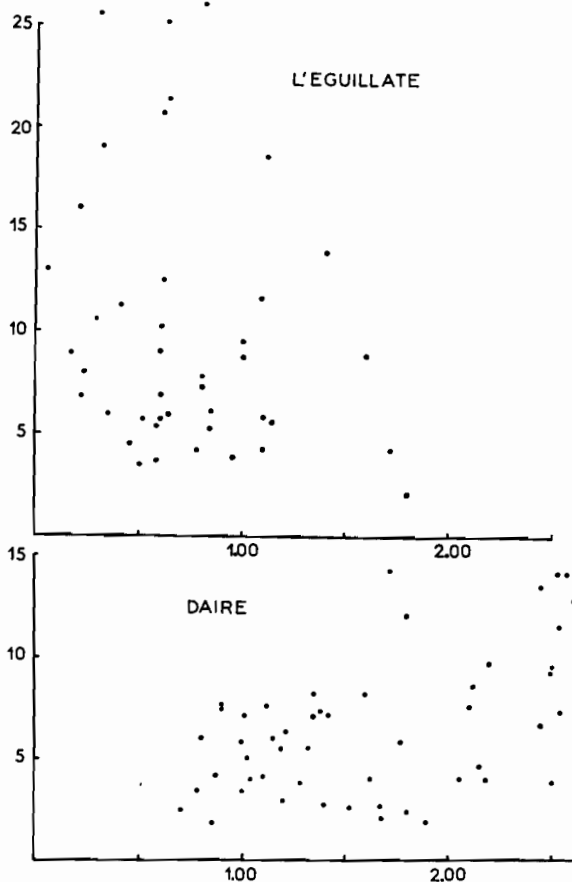


FIG. 6. — Corrélation entre la teneur en chlorophylle a en  $\mu\text{g/l}$  (en ordonnée) et celle en phosphates inorganiques dissous en  $\mu\text{g at. P/l}$  (en abscisse) pour la même période à l'Eguillate et à Daire (août 1966 à mars 1967).

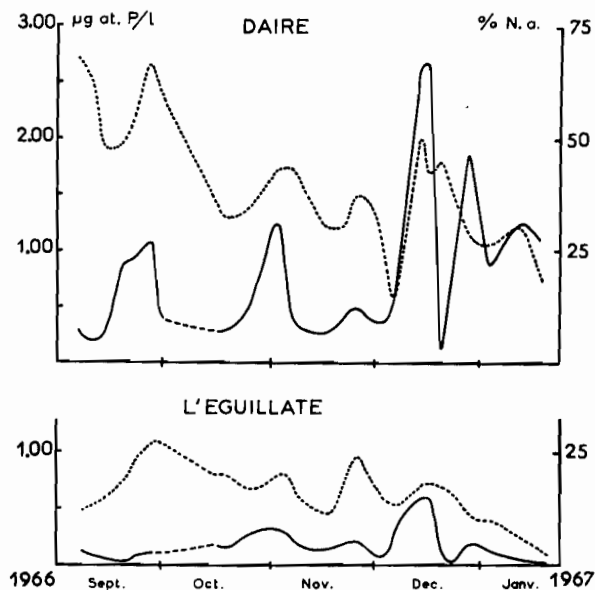


FIG. 7. — Variations, de septembre 1966 à janvier 1967, de la teneur moyenne de deux claires en phosphates inorganiques dissous (tireté) en fonction du verdissement (% de *N. ostrearia* pigmentées) (trait plein).

et de M.-L. FURNESTIN (1964), il a été effectué un certain nombre de mesures de productivité à l'aide des dosages d'oxygène dissous en utilisant la technique déjà précisée des flacons clairs et sombres. Le tableau 3 relate un certain nombre de ces expériences aussi comparables que possible compte tenu de la durée d'insolation. Dans chacune de ces expériences le pourcentage de *N. ostrearia* est resté nul ou stable, a diminué ou s'est accru. La période estivale réputée peu favorable au verdissement, coïncide avec la haute teneur en pigments : le rapport de la productivité nette à la productivité brute est très élevé (0,85-0,98). La période automnale en rapport avec le déclin naturel des organismes chlorophylliens voit l'apparition bien connue des navicules pigmentées. Corrélativement le rapport de productivité s'abaisse (entre 0,30 et 0,04) compte tenu des phénomènes d'oxydation et de la respiration des organismes benthiques et planctoniques.

Ces expériences, quoique limitées en nombre, outre qu'elles montrent la rapidité des phénomènes de verdissement, rappellent et confirment leur rapport avec les chlorophylles. En même temps elles établissent un lien entre le verdissement et la photosynthèse avec évidemment autant de précisions que peut en apporter la méthode de Winckler utilisée dans les meilleures conditions.

YENTSCH et coll. (in STRICKLAND, 1960) ont établi une relation entre la productivité et la teneur en pigments et pour eux le rapport de productivité nette/brute qui donne une indication de l'activité métabolique des cellules correspond aux valeurs suivantes :

1,00 à 0,90 pour des cellules en voie de croissance ayant une activité normale dans la zone photique,

jusqu'à 0,20 et au-dessous pour des organismes végétaux très chlorotiques.

Les valeurs citées dans le tableau 3 confirment bien cet état chlorotique déjà signalé pour expliquer le verdissement.

	Mois	Rapport de productivité nette/brute	Navicula ostrearia (en %)		Teneur en chlorophylles (en µg/l)		Ensoleillement	Observations
			lever du soleil	coucher du soleil	lever du soleil	coucher du soleil		
Claires blanches d'été	Juin	0,98	0	0	34,70	51,85	total	—
		0,85	0	0	70,49	65,04	total	—
Claires pigmentées d'automne	Sept.	0,21	0	10	12,84	11,33	nul	piment.
		0,26	10	10	18,94	14,26	total	pigm. stable
	0,14	3	0	11,24	12,31	total	dépiment.	
	Oct.	0,11	3	3	12,14	11,27	nul	pigm. stable
		0,30	11	0	12,46	15,12	total	dépiment.
Nov.	0,04	2	10	9,62	8,30	partiel	pigment.	

TABL. 3. — La productivité primaire dans les claires, sa relation avec le verdissement et avec la teneur en chlorophylles.

Les recherches qui viennent d'être exposées établissent ou confirment pour les claires pigmentées :

l'aspect chlorotique du milieu,

la haute teneur en phosphates inorganiques.

Ces deux résultats ne sont pas contradictoires : la disparition des organismes chlorophylliens a pour conséquence une non utilisation des phosphates amenés de l'extérieur ou libérés dans le milieu. *Navicula ostrearia* qui conserve pendant sa période de pigmentation ses facultés de multiplication (BACHRACH, 1935) et qui ne perd pas toutes ses chlorophylles (MOREAU, 1967) utilise avec profit ce phosphore inorganique comme en témoignent les variations du rapport chlorophylles/caroténoïdes. Cependant la variabilité si importante de la teneur en phosphates associée à des facultés d'adsorption d'ailleurs réversibles paraît dépendre d'équilibres biochimiques déterminés, où le phosphore joue un grand rôle, et qui ne peuvent être sans rapport avec la nature diverse des sols qui reste à étudier.

*En conclusion* de cette partie des recherches, il doit être précisé en effet la possibilité de désorption du phosphore naturellement fixé par les particules tensio-actives de vase, soit par acidification (KETCHUM et coll., 1957) soit par alcalinisation (ROCHFORD, 1951). Ces techniques vérifiées en laboratoire ont permis d'obtenir jusqu'à 5 à 6 µg at. P/l (dont 44 à 93 % adsorbé).

Utile par elle-même au verdissement la teneur en phosphates paraît donc surtout résulter de divers équilibres qui feront l'objet de prochaines recherches.

#### Divers facteurs susceptibles d'agir sur le verdissement.

Les recherches qui ont amené en étudiant les pigments à une explication du verdissement en claires donnent aux différents facteurs, même secondaires qui influencent celui-ci, un aspect nouveau. Des données classiques telles que la salinité, la température de l'eau et d'autres facteurs physi-

co-chimiques, les variations mécaniques ou météorologiques ont déjà fait l'objet de diverses notes citées dans le bulletin bibliographique de RANSON (1952). De telles données, qui ne peuvent apparaître comme négligeables, doivent être désormais considérées dans leur nouveau contexte : en fonction des conclusions nouvelles expliquant le processus du verdissement, en fonction aussi des divers métabolites composants du milieu et des fluctuations diverses encore imprécises de celui-ci. Ainsi l'alimentation des claires, leur renouvellement périodique, peuvent entraîner des changements dans le verdissement; ils peuvent eux-mêmes être en rapport avec les modifications mécaniques des claires qui ne sont pas sans liaison avec les divers modes de préparation variant d'un secteur à l'autre.

La teneur en phosphates inorganiques peut d'abord être considérée en valeur absolue; les moyennes globales sont rassemblées dans le tableau 4 :

<i>Navicula ostrearia</i> pigmentées (en %)	l'Eguillate (N = 38)		Daire (N = 47)	
	NA	A	NA	A
0	0,538	0,736	1,875	2,750
1 à 10	0,647	0,720	1,607	2,046
11 à 20	0,545	0,840	1,308	1,056
21 à 30	—	—	1,650	0,941
31 et plus	—	—	1,386	1,181

TABL. 4. — Valeur moyenne de la teneur en phosphates inorganiques dans les claires alimentées (A) et non alimentées (NA) en rapport avec le verdissement (en µg at. P/l).

les valeurs sont systématiquement plus élevées à Daire (0,941 à 2,750) qu'à l'Eguillate (0,538 à 0,840 µg at. P/l);

la différenciation des claires alimentées (A) et des claires non alimentées (NA) confirme un apport de l'extérieur en phosphates inorganiques (MOREAU, 1967).

	Claire I		Claire II	
	S	F	S	F
L'Eguillate (N = 76)				
Alimentées .....	0,608	0,506	0,965	0,854
Non alimentées .....	0,417	0,412	0,761	0,692
<i>N. ostrearia</i> % moyen ..	6,0		2,3	
Daire (N = 94)				
Alimentées .....	1,244	1,230	1,679	1,828
Non alimentées .....	1,305	1,255	1,815	1,863
<i>N. ostrearia</i> % moyen ..	28,7		19,3	

TABL. 5. — Valeur moyenne de la teneur (en µg at. P/l) en phosphates inorganiques en surface et au fond dans les claires alimentées et non alimentées en rapport avec le verdissement.

Il était également logique de penser que dans la période de non-submersion des claires (coef: inférieur à 0,65-0,70) des modifications sensibles de la teneur en phosphates inorganiques peuvent apparaître entre la surface et le fond. Celles-ci semblent tout à fait incertaines; la lecture du tableau 5 fait apparaître une variation négligeable entre la surface et le fond, que la claire soit ou non alimentée et la confirmation des hautes teneurs en phosphates inorganiques déjà constatées à Daire; de même la proportionnalité directe entre le pourcentage moyen de *Navicula ostrearia* pigmentées et la teneur moyenne en phosphates inorganiques est mise en évidence dans chacune des quatre claires considérées.

Il est intéressant en outre de considérer cette valeur moyenne en phosphates, non en valeur ab-



solue, mais en rapport avec les pigments chlorophylliens dont l'évolution, suivant la pigmentation de *N. ostrearia*, est déjà connue. Le rapport R porté dans le tableau 6 :  $R = (\mu\text{g at. } (\text{PO}_4\text{-P}) \times 1000) / \mu\text{g chlorophylles totales}$ , indique le nombre de  $\mu\text{g at.}$  de phosphore inorganique sous la forme  $(\text{PO}_4)$

<i>Navicula ostrearia</i> (en %)	Clares NA R	Clares A R	(N total = 259) R moyen
claires blanches 0	40,00 N = 63	68,01 N = 51	52,53
claires pigmentées			
1 à 10	68,51 N = 52	154,71 N = 52	101,81
11 à 20	168,93 N = 22	160,80 N = 19	165,16

TABL. 6. — Valeur moyenne suivant le verdissement du rapport R dans les claires alimentées (A) et non alimentées (NA). (N : nombre de prélèvements effectués.)

disponible pour 1 mg des diverses chlorophylles. Ce rapport, faible dans les claires « blanches » en raison de leur richesse en pigments chlorophylliens, augmente progressivement à mesure du verdissement passant ainsi, quel que soit l'état de submersion de la claire, d'une valeur minimale moyenne de 40 à une valeur maximale moyenne proche de 169.

Inspiré de PARSONS, STEPHENS et STRICKLAND (1961) ce rapport met bien en évidence l'utilisation du phosphore par la navicule pendant sa période de pigmentation, du moins dans les premiers stades de son développement benthique.

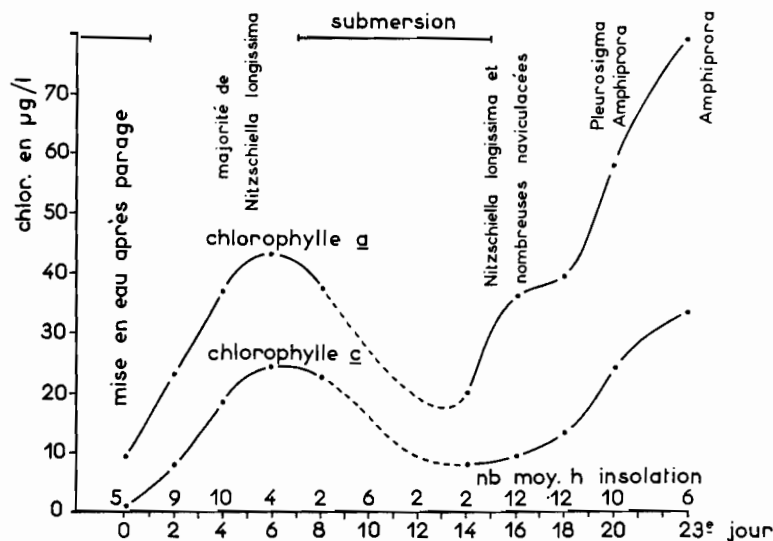


FIG. 8. — Evolution des pigments d'une claire après « parage » en mai-juin.

Enfin il est apparu nécessaire d'analyser l'évolution des pigments d'une claire mise en eau à la suite de cette opération mécanique du « parage » qui consiste chaque printemps ou été à aplanir le fond de la claire en remontant le sol argileux tombé des « abotdeaux » et à laisser sécher et craquelier au soleil le fond de la claire afin d'éliminer par dessiccation un grand nombre de prédateurs. Les ostréiculteurs admettent couramment, en accord avec RANSON, l'apparition plus fréquente des navicules pigmentées dès après le « parage ». Cette opinion, en contradiction avec les observations scientifiques actuelles puisque cette opération se déroule à une époque d'intense développement végétal incompatible avec le verdissement, méritait cependant une vérification. La figure 8 montre l'évolution

de la teneur en chlorophylles a et c en rapport avec la submersion et avec la durée sur deux jours de l'insolation. Celle-ci permet un intense développement des diatomées dont les genres dominants vont des *Nitzschiella* très petits aux *Pleurosigma*, *Amphora* et *Amphiprora* de taille plus grande. Cette évolution végétale est parfaitement conforme à celle d'un milieu autotrophe en plein développement dont l'activité photochimique est intense. Il n'y a pas été décelé la moindre trace de *Navicula ostrearia* même dépigmentée.

La submersion d'une claire, témoignage naturel du jeu des marées, n'apporte pas, a priori, de modifications importantes aux fluctuations habituelles du verdissement. Cependant le niveau d'eau est en rapport avec la hauteur de la dérase par où les eaux de la claire communiquent avec l'extérieur. La hauteur de cette dérase permet de régler la profondeur : celle-ci qui ne dépasse guère 40 à 45 cm est en général inférieure. Les relevés suivis de cette profondeur témoignent incontestablement d'une relation entre un verdissement plus intense et une profondeur plus faible : les claires de Daire ont toujours une hauteur d'eau comprise entre 10 et 25 cm. Dans la complexité des facteurs qui agissent sur le verdissement cette observation ne paraît pas négligeable.

Les variations de la pluviosité ont attiré l'attention de nombreux auteurs. Mais l'étude comparée de la moyenne des précipitations atmosphériques et du verdissement n'a montré aucun rapport de cause à effet. Il semble bien que la vie benthique des navicules ne soit guère influencée par la pluviosité; l'eau douce qui stagne d'abord en surface se mélange en effet très progressivement à l'ensemble et ne paraît pas perturber ainsi le milieu hydrologique au voisinage du fond. D'ailleurs la salinité de surface et celle du fond qui en est la résultante ne subissent pas de variations importantes, plus sensibles au bord de la claire, sauf dans des conditions extrêmes : fortes précipitations en période de non-submersion, ou au contraire absence de pluies et forte insolation dans la même période. Dans le premier cas nous avons observé le verdissement et même l'accentuation de celui-ci (salinité 18,8 ‰), dans le second la pigmentation des navicules n'a jamais subi de modifications (salinité de 25 à 35 ‰).

N. <i>ostrearia</i> pigmentées (en %)	Seudre (N = 194)			Daire (N = 67)		
	moy. (PO <sub>4</sub> -P) (en µg at. P/l)	S ‰	S/P	moy. (PO <sub>4</sub> -P) (en µg at. P/l)	S ‰	S/P
0	0,597	27,05	45,3	2,412	32,00	13,2
1 à 10	0,658	26,57	40,3	1,762	30,26	17,1
11 à 20	0,720	25,33	35,1	1,228	28,32	23,0
21 à 30	—	—	—	1,295	28,30	21,8
31 et plus	—	—	—	1,283	28,15	21,9

TABL. 7. — Variation suivant le verdissement de la teneur moyenne en phosphate inorganique et en salinité pour les mêmes échantillons.

Pour un pourcentage de navicules variable le tableau 7 rassemble des mesures de phosphates et de salinités faites pour un même nombre total de 261 échantillons répartis en deux régions à verdissement différent. Ce tableau met également en valeur une donnée intéressante : le rapport salinité/phosphate. Les variations dans ces deux secteurs sont assez inattendues puisque l'index obtenu passe de 13,2-21,9 à Daire à 45,3-35,1 dans les claires de la Seudre. Les modifications ioniques supposées par BACHRACH (1935) pourraient trouver là une partie de leur justification.

Quelle que soit la conséquence sur la salinité des précipitations atmosphériques on ne peut passer sous silence les effets mécaniques des pluies qui, en ravinant le bord des claires, produisent une floculation de micro-particules. La turbidité qui en résulte et qui se répand dans la claire réduit l'insolation du fond et inhibe la photosynthèse, ce qui ne peut que faciliter une dégradation chlorophyllienne. Pendant toute une saison on a pu ainsi observer des navicules bien pigmentées (jusqu'à 16 %) dans une claire très turbide de la Tremblade, cet état étant d'ailleurs facilité par la nature du terrain.

La température de l'eau mesurée régulièrement à la même heure a pu être mise en rapport avec le pourcentage au même moment de *N. ostrearia* pigmentées. La figure 9 établit sous forme de diagramme de dispersion les limites de ces deux variables :

à l'Eguillate pour un intervalle de température de + 2° à 23° le verdissement ne dépasse pas 19 % de *N. ostrearia* pigmentées;

à Daire pour un intervalle de température de — 2° à 23° le verdissement s'étend jusqu'à 75 %. A noter que dans cette région la pigmentation des navicules a été observée sous plusieurs centimètres de glace.

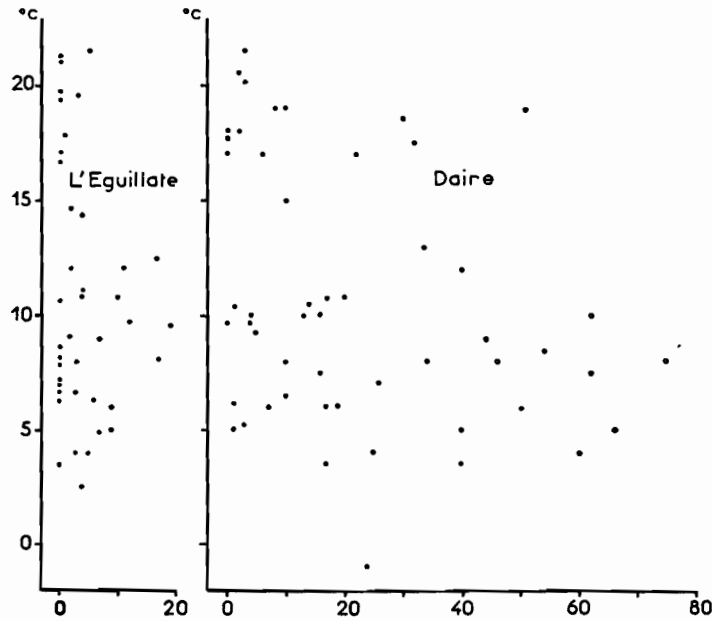


FIG. 9. — Corrélation entre la température de l'eau (en ordonnée) et le verdissement (en abscisse).

Dans les deux cas le nuage de dispersion est homogène et ne traduit pas sur la figure de solution de continuité.

La température de l'eau doit être rapprochée de la teneur en phosphates inorganiques celle-ci étant corrélative du verdissement lui-même. Des mesures simultanées ont été faites à l'Eguillate et à Daire; elles ont donné les résultats suivants :

T°C .....	0	5	10	15	20
L'Eguillate (N = 38) ....	—	0,506	0,702	0,740	0,754
Daire (N = 47) .....	1,130	1,105	1,380	1,588	2,517

La teneur moyenne en phosphates décroît en même temps que la température, traduisant pour les valeurs les plus faibles une faculté d'adsorption moindre, ce qui est habituel dans les zones d'estuaire (ROCHFORD, 1951).

L'insolation ou la durée d'ensoleillement est à la base de la photosynthèse; la production brute d'oxygène parallèle à la synthèse carbonée en dérive directement. Ces phénomènes sont liés et seront examinés dans le même chapitre.

a) La durée d'insolation par jour agit directement sur le verdissement puisqu'il a été constaté du lever au coucher du soleil (tabl. 3), une modification du verdissement en même temps qu'un changement dans la teneur en pigments chlorophylliens.

D'octobre à décembre 1965 (fig. 10) puis de septembre 1966 à janvier 1967 (fig. 11) un certain nombre de claires ont été suivies et les graphiques précisent le pourcentage moyen de *Navicula ostre-*

aria pigmentées. La durée d'insolation, donnée très fluctuante d'un jour à l'autre, a été exprimée par moyennes de cinq jours portées sur les figures en regard des dates correspondantes.

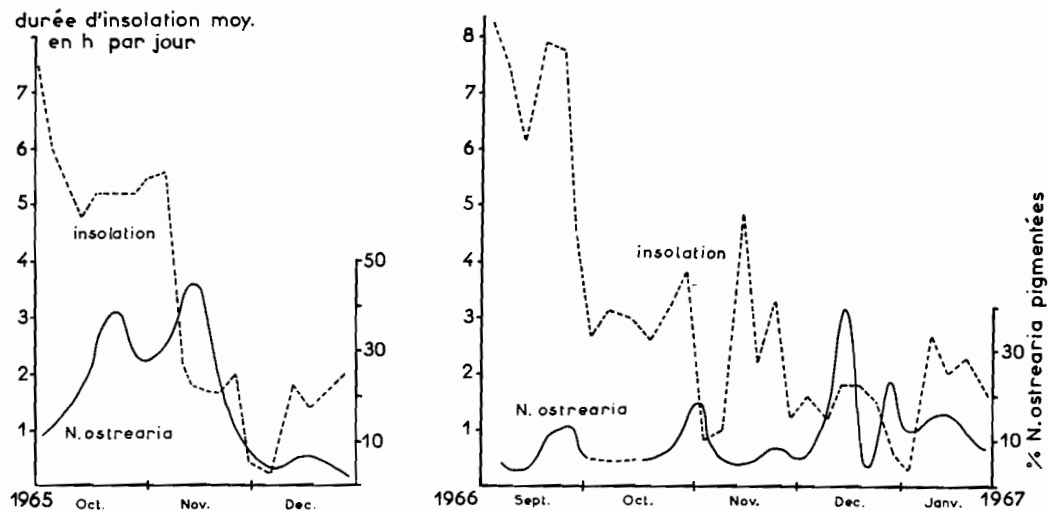


FIG. 10 et 11. — *Insolation moyenne en rapport avec le verdissement dans les claires expérimentales de la Seudre en 1965 (à gauche), de Daire et de la Seudre (l'Eguillate) en 1966-67 (à droite).*

On remarque très souvent une baisse de verdissement en rapport avec une augmentation de la durée d'insolation, ou vice-versa, particulièrement au début et à la fin d'octobre ainsi qu'à la mi-décembre 1965. Le même phénomène s'observe en novembre et en décembre 1966 et se poursuit quelque peu en janvier 1967. La pigmentation de *N. ostrearia* paraît bien favorisée par un manque d'éclairement et cette observation, encore qu'incomplète, corrobore les précédentes.

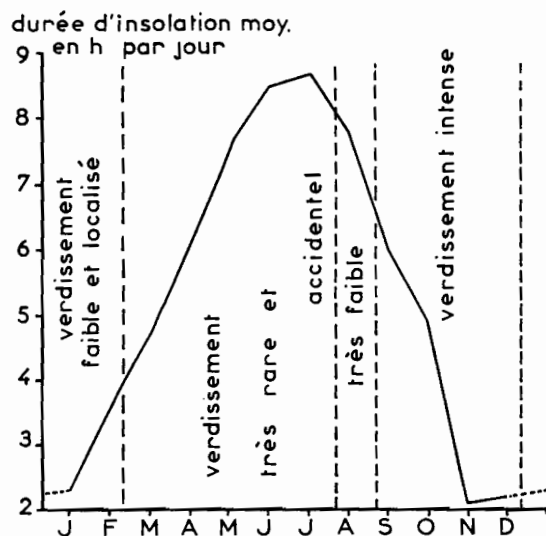
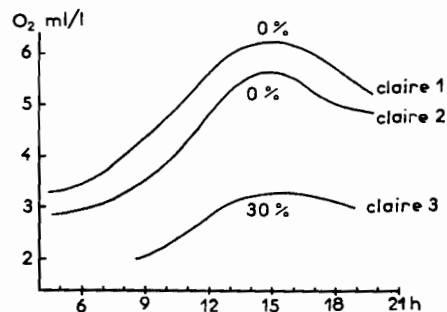


FIG. 12. — *Insolation moyenne mensuelle à la Coubre (1961 à 1967) et verdissement moyen dans les claires de la région.*

FIG. 13. — *Variations diurnes de l'oxygène dissous et pourcentage de Navicula ostrearia pigmentées.*



D'ailleurs les nombreuses analyses faites depuis plusieurs années ont permis d'établir en fonction de l'insolation moyenne mensuelle à La Coubre l'intensité et les diverses périodes de verdissement des claires. De la figure 12, qui résume ces données, on peut donc conclure que :

la période de verdissement la plus intense s'étend de septembre à janvier et peut localement se poursuivre jusqu'en février dans la région de Daire;

la disparition des chlorophylles, parallèle au verdissement, est bien corrélative d'une perte de photosynthèse liée à une diminution considérable de l'insolation.

L'état chlorotique qui définit le verdissement est donc avant tout saisonnier et est en accord avec les variations de la teneur en chlorophylle *a* déjà observées (MOREAU et TROCHON, 1967).

b) L'éclairement et la photosynthèse se traduisent par une production mesurable d'oxygène (FEDOSOV, 1957). En dehors des phénomènes de productivité étudiés plus haut les variations diurnes de la teneur en oxygène dissous en fonction du verdissement ont pu être définies.

La figure 13 établit en juin, pour deux claires différentes, la teneur en oxygène dissous exprimée en ml/l. Les courbes obtenues, sensiblement parallèles du lever au coucher du soleil, passent par un maximum de 5,6 à 6,2 ml/l. Vers 15 h 00 (G.M.T.) la claire 1 perd ses navicules pigmentées, la claire 2 reste « blanche ». Dans les mêmes conditions d'éclairement, c'est-à-dire un ensoleillement total toute la journée, il avait été établi en avril pour une claire 3 voisine, alors exceptionnellement pigmentée (30 %), les variations de la teneur en oxygène dissous : ces valeurs qui accusent un maximum à 3,3 ml/l en début d'après-midi restent plus faibles en chlorophylles en rapport avec la saison.

Claires	Teneur en chlorophylles totales en $\mu$ g/l et heures des prélèvements (G.M.T.)	
1	34,70 à 4 h 20	; 51,00 à 19 h 50
2	25,50 à 4 h 35	; 30,17 à 19 h 40
3	9,43 à 15 h 00	

En comparant des claires blanches d'été à des claires légèrement pigmentées d'automne on a mesuré en outre la saturation d'oxygène au lever et au coucher du soleil. Le tableau 8 indique les valeurs trouvées. La production brute diurne d'oxygène dissous est en baisse en automne si on compare pour chaque jour les pourcentages de saturation indiqués.

	Lever du soleil	Coucher du soleil
Eté	49	115
	60	98
Automne	58	93
	63	95
	63	104
	78	108
	83	104

TABLE. 8. — Variations de la saturation en oxygène dissous du lever au coucher du soleil (en %).

Sur ce sujet il est intéressant de noter que, d'après JIRTS (1959) qui a étudié les conditions d'estuaire, une perte extrême d'oxygène peut entraîner une désorption partielle des phosphates inorganiques, ce qui dans une certaine mesure pourrait contribuer à la forte teneur en phosphore déjà signalée.

L'étude des divers facteurs de verdissement a confirmé l'action favorable des phosphates qui est sans rapport avec la préparation annuelle des claires faite à la période traditionnelle.

Si une faible hauteur d'eau favorise la pigmentation des navicules la même action n'est pas prouvée quand il s'agit de la pluviosité, de la salinité, de la température bien que celle-ci joue un rôle physique incontesté dans la désorption des phosphates.

L'insolation, en permettant la constitution des chlorophylles à partir des protochlorophylles puis la synthèse organique qui en dérive et l'oxygénation de l'eau, ne favorise pas non plus le verdissement. Mais ce facteur donne à ce phénomène son caractère saisonnier déjà bien connu.

### L'étude bionomique des claires et le verdissement.

Les diatomées benthiques des claires caractéristiques de ce milieu, diffèrent de celles des eaux côtières où les *Biddulphia*, *Chaetoceros* et *Coscinodiscus* sont nombreux. Les diatomées des claires forment un tapis végétal dont la teinte observée sous le soleil varie du vert ou vert-brun au vert-bleu suivant l'état du verdissement. Cet aspect décrit par de nombreux auteurs du début de ce siècle faisait classer parmi les claires possédant des navicules pigmentées celles d'une teinte franchement verte qui n'en possédaient pas. On parlait alors de « fausse-verdeur » due à des genres divers de diatomées ou à des algues multicellulaires.

Ce n'est donc pas l'aspect de ce biotope particulier mais l'analyse des variations, surtout qualitatives, des espèces en rapport avec le verdissement, ainsi que l'influence des divers prédateurs zoologiques qui seront étudiées dans ce chapitre.

#### 1) La flore des claires.

L'examen simultané du benthos et du plancton a depuis longtemps montré l'homogénéité verticale de la flore de chaque claire et la répartition égale des espèces due aux faibles mais incessants mouvements de l'eau : courants de densité sous l'influence des changements diurnes et nocturnes de température ou sous l'effet des vents, ou bien renouvellements périodiques dus à l'élévation des coefficients de marée.

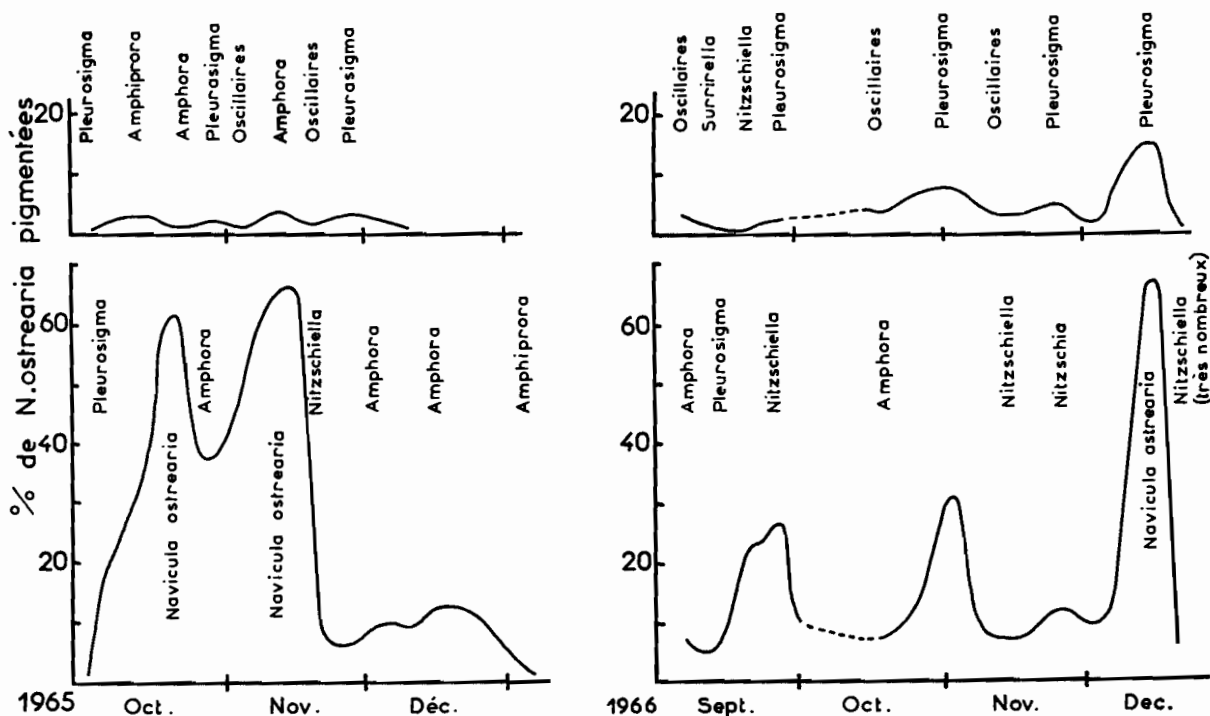


FIG. 14. — Evolution simultanée du verdissement et de la flore pour deux séries de claires en automne 1965 et 1966.

La flore des claires qui se reflète donc dans un échantillon d'eau est avant tout benthique et les diatomées en constituent l'essentiel : *Amphora*, *Amphiprora*, *Pleurosigma*, *Nitzschia*, *Nitzschiella* pour ne citer que les principales espèces. Elle peut occasionnellement comprendre certaines algues schizophytes inférieures telles que les oscillaires.

La figure 14 montre pour la période d'automne des années 1965 et 1966 deux séries de claires différentes par le pourcentage de *Navicula ostrearia* pigmentées. Il y est indiqué en outre le genre végétal le plus fréquent à la période considérée. On remarque pour chacune de ces deux années que les claires les plus pigmentées sont dépourvues d'une majorité d'oscillaires; l'examen du ben-

thos a même montré que celles-ci étaient absentes. Elles sont, par contre, assez répandues dans les claires les moins riches en *N. ostrearia* pigmentées et l'observation continue a montré que ces navicules disparaissent chaque fois qu'il est observé une prolifération de ces algues filamenteuses. Ce résultat est d'ailleurs en accord avec les précédentes recherches qui ont montré la simultanéité des développements chlorophylliens et de la disparition de la pigmentation de *N. ostrearia*. En outre l'observation sommaire de la flore macroscopique de rhodophycophytes a déjà montré la présence dans les claires à faible verdissement des espèces telles que *Ulva latissima* L. et *Polysiphonia elongata* HARV. chargée parfois de quelques diatomées épiphytes (*Licmophora*). Le tableau 9 montre la répartition en pourcentage des chlorophylles *a*, *b* et *c* trouvées dans ces algues et dans le genre *Pleurosigma* le plus

Genres ou espèces	Chlorophylles (en %)		
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
<i>Ulva latissima</i> L. ....	48	49	3
<i>Polysiphonia elongata</i> H. ....	68	31	1
<i>Pleurosigma</i> (espèces diverses)	62	0	38
<i>Navicula ostrearia</i> non pigmentées .....	73	0	27

TABLE. 9. — Répartition des diverses chlorophylles dans les algues des claires.

commun parmi les diatomées, en comparaison avec *N. ostrearia* non pigmentées. La chlorophylle *b* provient presque exclusivement de ces végétaux dont les éléments (cladomes, phyllidies) se disséminent dans l'eau, ce qui produit une teneur détritique constante déjà remarquée (tabl. 2). Cette chlorophylle *b*, à laquelle s'ajoute alors une xanthophylle, peut provenir, mais accidentellement, de la prolifération rapide d'organismes unicellulaires comme les eugléniens. Les résultats, trop exceptionnels dans ce cas, n'ont pas été retenus dans la récapitulation des résultats.

L'inventaire sommaire de la flore particulière des claires permet donc les observations suivantes.

1) Une prolifération intense de *Navicula ostrearia* pigmentées est toujours corrélative d'une flore benthique très pauvre formée exclusivement de diatomées. De même, la non-apparition ou la disparition des navicules pigmentées est liée à une intense végétation où les algues multicellulaires sont souvent en majorité.

2) Les diverses chlorophylles proviennent de végétaux distincts : si les algues fixées ne modifient pas sensiblement la teneur en chlorophylle *a* de la claire, l'augmentation de la chlorophylle *c* témoigne par contre d'une intense prolifération des diatomées benthiques.

## 2) La faune des claires.

Le « paragage » des claires permet, comme il a été dit, de détruire la majorité des prédateurs, terricoles, limivores, saprophytes, qui ont pour effet, en ameublissant et en remuant le fond, de gêner dans sa vie benthique *N. ostrearia* et de perturber sa pigmentation. Ces prédateurs varient en nombre et leurs effets sont différents. Parmi les mollusques le sourdon *Cardium edule* L. forme d'estuaire, s'introduit à l'état larvaire planctonique dans les claires sans y faire, semble-t-il, de grands dommages. Les amphipodes *Corophium volutator* P. appelés « termites » sont localisés, d'après RANSON, dans « les claires hautes ». Ils ne paraissent pas constituer un danger pour le verdissement des claires. Les crevettes grises *Crangon vulgaris* F. sont parfois nombreuses mais les observations faites n'ont jamais permis de déceler une perturbation du verdissement en cours. Par contre l'introduction dans la claire à la faveur des submersions de gros prédateurs et particulièrement de poissons (*Mugil* et *Anguilla*) semble produire une turbidité excessive qui, en mettant en suspension dans l'eau des organismes normalement benthiques, n'est pas un facteur favorable à la pigmentation de *N. ostrearia*. A l'inverse, les claires de la région de Daïre que l'on sait bien pigmentées ne présentent jamais ces perturbations dues à ces gros prédateurs.

La faune d'une claire est sans conteste très variée. Le plancton renferme souvent de nombreuses formes larvaires, y compris d'huîtres et souvent de polychètes, et la présence d'ascidies (*Ascidia*) fixées à des casiers surélevés n'a pas lieu de surprendre. Le benthos renferme, au milieu de sa flore variée des espèces zoologiques différentes et il est fréquent de trouver des formes chitineuses (nématodes et crustacés) ou divers protozoaires ciliés ou amiboïdes au milieu de populations malacologiques où les prosobranches dominant.

Tous ces organismes font partie intégrante de ce milieu encore peu connu que sont les claires. Ils n'ont sur le verdissement qu'une influence négligeable sauf lorsqu'une espèce prolifère anormalement créant un déséquilibre biochimique dont on ne peut encore apprécier tous les effets.

Cet ensemble biologique, décrit sommairement, place le phénomène du verdissement dans le cadre vivant où il se déroule et complète les conditions naturelles de cette pigmentation sur laquelle il convient désormais de faire le point des connaissances acquises.

### **Résumé et conclusion**

Les recherches qui viennent d'être exposées ont permis de dégager un certain nombre de résultats.

Le rôle favorable des phosphates inorganiques dissous assure aux navicules pigmentées leur activité normale et empêche la dégradation plus poussée de leurs pigments.

Les variations géographiques de la teneur en phosphates inorganiques sont en rapport avec la pigmentation de *Navicula ostrearia*.

Le verdissement des claires, lié à la teneur en chlorophylles actives, est en rapport avec la productivité biologique.

L'indice des pigments chlorophylles/caroténoïdes non astaciens confirme le changement du métabolisme qui s'opère chez *N. ostrearia* au moment du verdissement et qui résulte d'un état chlorotique particulier.

Les facteurs biochimiques du verdissement paraissent dépendre surtout de divers équilibres qu'il convient de définir en rapport avec les marées et éventuellement avec l'influence locale des sols.

Divers facteurs physico-chimiques ont été analysés afin d'établir ceux qui ont un rôle positif dans le verdissement.

Les conditions mécaniques des claires, leur préparation et leur alimentation sont aussi importantes que l'ensemble des facteurs météorologiques parmi lesquels la durée d'insolation est en accord avec les nouvelles données acquises sur ce phénomène.

La particularité de la flore et de la faune des claires s'intègre parfaitement dans cet ensemble de conditions externes et constitue un biotope aussi remarquable que le verdissement qui s'y déroule.

Ces éléments de recherches méritaient d'être rassemblés pour faire le point actuel d'un phénomène à la fois si uniforme dans son déterminisme et apparemment si divers dans le milieu où il s'effectue. Ainsi a pu être précisé un ensemble de facteurs positifs où les recherches biochimiques doivent désormais avoir une priorité. De cette manière les études à venir établiront sans nul doute beaucoup de cohésion dans l'ensemble des facteurs étudiés.

Déjà apparaît la nécessité de l'étude des équilibres entre certains éléments vitaux : phosphore, azote, carbone. De même, plus étroitement liées au processus du verdissement et à la constitution des chlorophylles et de leurs dérivés, des recherches sur l'ion magnésium pourraient amener à d'intéressantes conclusions. De ces travaux pourront être définies les applications pratiques indispensables à la prospérité économique d'une importante région à vocation ostréicole.



## BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1954. — Recherches sur la conchyliculture et sur les coquillages. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **18** (2 à 4) : 91.
- BACHRACH (E.), 1935. — Le bleuissement des diatomées et le verdissement des huîtres. Revue critique. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **8** (1) : 112-123.
- FEDOSOV (M.V.), 1957 (1958). — Investigations of the chemical basis of productivity in sea basins. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, **144** : 61-64.
- FURNESTIN (M.-L.), 1964. — Productivité primaire (notes à diffusion interne non publiées).
- GOLDBERG (E.D.), WALKER (Th. J.) et WISENAND (A.), 1951. — Phosphate utilization by diatoms. — *Biol. Bull.*, **101** : 274-284.
- HARVEY (H.W.), 1949. — Chimie et biologie de l'eau de mer. — Paris, P.U.F.
- JITTS (H.R.), 1959. — The adsorption of phosphate by estuarine bottom deposits. — *Austral. J. Mar. Freshw. Res.*, **10** (1) : 7-20.
- JONES (P.G.W.) et SPENCER (C.P.), 1963. — Comparison of several methods of determining inorganic phosphate in sea water. — *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, **43** (1) : 251-273.
- KETCHUM (B.H.), CORWIN (N.) et KEEN (D.J.), 1955. — The significance of organic phosphorus determinations in ocean waters. — *Deep Sea Res.*, **2** (3) : 172-181.
- KETCHUM (B.H.), RYTHER (J.H.), YENTSCH (Ch.S.) et CORWIN (N.), 1957 (1958). — Productivity in relation to nutrients. — *Cons. int. Explor. Mer., Rapp. et P.V.*, **144** : 132-140.
- LADOUCE (R.), 1953. — Utilisation des engrais en ostréiculture. — *Science et Pêche, Bull. Inform. Off. Pêches marit.*, n° 9.
- LAFUSTE (J.), 1954. — Les fonds de « claires » des environs de La Rochelle. — *Cons. int. Explor. Mer., Ann. biol.*, **11** : 85-86.
- MURPHY (J.) et RILEY (J.P.), 1962. — A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. — *Anal. chim. acta.*, **27** (1) : 31-36.
- MOREAU (J.), 1967 a. — Recherches préliminaires sur le verdissement en claires : l'évolution de leurs divers pigments liée au complexe pigmentaire de *Navicula ostrearia* B. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **31** (4) : 373-382.
- 1967 b. — La teneur en phosphates inorganiques dissous dans l'eau de mer : ses modifications périodiques dans le bassin de Marennes-Oléron et dans les claires à huîtres de la région. — *Cons. int. Explor. Mer, Com. Coquillages n° K 7* (ronéo).
- MOREAU (J.) et TROCHON (P.), 1967. — La chlorophylle a et les caroténoïdes non astaciens dans les claires : leurs variations quantitatives saisonnières et leurs rapports avec la croissance d'*Ostrea edulis* L. — *Ibid.*, n° K 8 (ronéo).
- PARSONS (T.R.), STEPHENS (K.) et STRICKLAND (J.D.H.), 1961. — On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters. — *J. Fish. Res. Board Canada*, **18** (6) : 1001-1016.
- RABINOWITCH (E.I.), 1945. — Photosynthesis. — New York, *Intersci. public.*
- RANSON (G.), 1952. — Les huîtres. Biologie. Culture. Bibliographie. — *Bull. Inst. océanogr.*, Monaco, **49**, n° 1001.
- ROCHFORD (D.J.), 1951. — Studies in Australian estuarine hydrology. — *Austral. J. mar. freshw. Res.*, **2** (1).
- SCOR-UNESCO, 1966. — Determination of photosynthetic pigments in sea water (Monograph on oceanographic methodology), Paris.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), 1957 (1958). — Experimental methods for measuring organic production in the sea. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, **144** : 38-46.
- STRICKLAND (J.D.H.), 1960. — Measuring the production of marine phytoplankton. — *Fish. Res. Board Canada*, n° 122.
- STRICKLAND (J.D.H.) et PARSONS (T.R.), 1965. — A manual of sea water analysis. — *Fish. Res. Board Canada*, n° 125 (second edition revised).
- WINBERG (G.G.), 1957 (1958). — Quelques questions concernant les méthodes de l'investigation de la production primaire du plancton, basée sur des travaux exécutés en U.R.S.S. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, **144** : 65-69.

