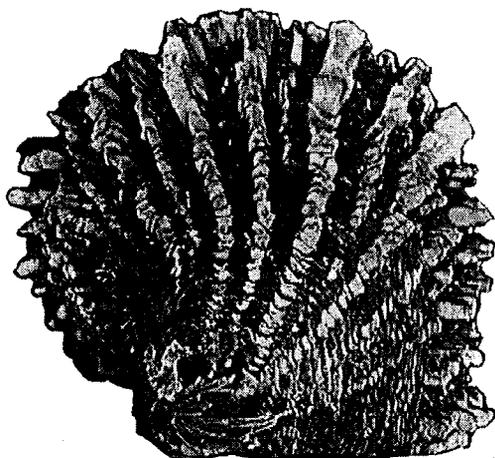


PROGRAMME GENERAL DE RECHERCHE SUR LA NACRE



ACTION DE RECHERCHE N°19
NUTRITION

RAPPORT FINAL

Etude de la nutrition de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*

G. Jonquières ⁽¹⁾, J.-M. Amouroux ⁽²⁾, A. Bennett ⁽¹⁾, J. Blanchot ⁽³⁾, S. Bougrier ⁽⁴⁾,
D. Buestel ⁽¹⁾, X. Caisey ⁽¹⁾, B. Delesalle ⁽⁵⁾, J.-M. Dormoy ⁽¹⁾, P. Dufour ⁽⁶⁾, P. Geairon
⁽⁴⁾, F. Hautefeuille ⁽⁷⁾, P. Loret ⁽⁸⁾, J. Pagès ⁽⁶⁾, A. Pellan ⁽⁹⁾, S. Pouvreau ⁽¹⁾, S. Robert ⁽¹⁾
, H. Teissier ⁽¹⁾, J. Tiapari ⁽¹⁾, J. P. Torréton ⁽⁶⁾

⁽¹⁾ Centre IFREMER de Vairao, ⁽²⁾ CNRS - Laboratoire Arago de Banyuls-s-Mer, ⁽³⁾ Centre
ORSTOM de Nouméa, ⁽⁴⁾ Centre IFREMER de La Tremblade, ⁽⁵⁾ EPHE, ⁽⁶⁾ Centre ORSTOM
de Papeete, ⁽⁷⁾ Stagiaire ISTOM, ⁽⁸⁾ Stagiaire UFP, ⁽⁹⁾ EVAAM,



Novembre 1995

Fonds Documentaire ORSTOM
Cote : Ax15710 Ex: 1



Résumé

L'inventaire du contenu du tube digestif de l'huître perlière *Pinctada margaritifera* montre qu'elle ingère des particules de toute nature, de taille comprise entre 2 et 180 μm de longueur. L'optimum se situe entre 5 et 40 μm . Les microalgues se trouvent en abondance dans le tractus digestif avec une dominance des dinoflagellés à Takapoto.

Le seuil de rétention des particules se situe à environ 2 μm . Les cyanobactéries (*Synechococcus*) de taille 0.8 μm ne sont pas retenues. Les bactéries libres de faible taille (0.3 à 1 μm) ne sont que très peu retenues et ne peuvent constituer qu'une très petite part de la ration alimentaire des huîtres perlières. La matière organique dissoute est consommée à un niveau extrêmement faible et ne représente donc qu'une infime partie des besoins énergétiques.

L'huître perlière se nourrit donc essentiellement de **microalgues**, de particules zooplanctoniques et de détritus divers.

Un régime à base d'*Isochrysis aff. galbana* permet d'augmenter le poids sec des huîtres en bassin. La distribution de nourriture en continu et l'adjonction de matière minérale améliorent les performances. La durée du transit de la nourriture dans le tube digestif est estimée à trois heures environ.





PREAMBULE

Ce document constitue le rapport final correspondant à la convention n° 19 passée avec l'EVAAM dans le cadre du programme général de recherche sur la nacre.

Du fait de la complexité des domaines abordés, plusieurs équipes ont été sollicitées pour réaliser ce travail, l'unité huître perlière de L'IFREMER-COP exerçant la coordination : le laboratoire IFREMER de la TREMBLADE, les centres ORSTOM de Papeete et Nouméa, le laboratoire ARAGO, l'EPHE et l'EVAAM qui a mis à disposition ses moyens logistiques et le personnel de l'antenne de Takapoto.

Un très grand retard a été pris sur le reste du programme du fait de la signature tardive de cette convention de recherche (mars 1994).

De plus l'absence du compteur de particules prévu au départ a freiné les opérations dans la mesure où il a fallu trouver des techniques et des appareils de remplacement qui n'ont pu être utilisés que très ponctuellement.

Ces travaux sont réalisés en Polynésie Française dans le cadre du Programme Général de Recherche sur l'Huître perlière. Contrat de plan 1989-1993 pour la recherche et les transferts de technologie entre l'état et le gouvernement territorial avec la participation financière du ministère des DOM-TOM, du ministère de la recherche et de la technologie, du fonds européen (VI^{ème} -), et du gouvernement de Polynésie Française.





Sommaire

RESUME	1
PREAMBULE.....	3
SOMMAIRE	5
INTRODUCTION GENERALE.....	7
<u>PREMIERE PARTIE : ETUDE DE LA RETENTION DU PHYTOPLANCTON PAR L'HUITRE PERLIERE <i>PINCTADA MARGARITIFERA</i></u>	9
1. ETUDE DE LA RETENTION <i>IN VITRO</i> A PARTIR D'UNE SUSPENSION D'ALGUE	10
2. ETUDE DE LA RETENTION <i>IN SITU</i> DES MICROALGUES ET DES CYANOBACTERIES	12
DEUXIEME PARTIE : RETENTION DES BACTERIES PAR L'HUITRE PERLIERE <i>PINCTADA MARGARITIFERA</i>	15
1. INTRODUCTION ET OBJECTIFS	15
2. CAPACITE DES NACRES A RETENIR LES BACTERIES NATURELLES	16
3. TAUX DE RETENTION DES BACTERIES INERTES PAR LES NACRES	19
4. CAPACITE DES NACRES EN ETAT DE FAMINE A S'ALIMENTER DE BACTERIES	30
5. ROLE DES BACTERIES DANS L'ALIMENTATION DES NACRES	33
<u>TROISIEME PARTIE : ETUDE DE LA RETENTION DE LA MATIERE ORGANIQUE DISSOUE (MOINS DE 0,2 µM) PAR L'HUITRE PERLIERE <i>PINCTADA MARGARITIFERA</i></u>	39
1. RAPPELS	40
2. MATERIEL ET METHODES	40
3. RESULTATS	46
4. DISCUSSION	58
<u>QUATRIEME PARTIE : ANALYSE DES CONTENUS STOMACAUX DE L'HUITRE PERLIERE <i>PINCTADA MARGARITIFERA</i></u>	73
1. ANALYSE DES CONTENUS STOMACAUX DE L'HUITRE PERLIERE <i>PINCTADA MARGARITIFERA</i> DANS LE LAGON DE VAIRAO	73
2. ANALYSE DES CONTENUS STOMACAUX DE L'HUITRE PERLIERE <i>PINCTADA MARGARITIFERA</i> DANS LE LAGON DE TAKAPOTO	82



CINQUIEME PARTIE : ESTIMATION DE LA DUREE DU TRANSIT INTESTINAL CHEZ <i>PINCTADA MARGARITIFERA</i>.....	93
1. TEMPS DE TRANSIT DES ANIMAUX NOURRIS	94
2. TEMPS DE TRANSIT DES ANIMAUX A JEUN	96
3. DISCUSSION	97
4. CONCLUSION	98
SIXIEME PARTIE : ETUDE DE LA NUTRITION EN LABORATOIRE DE L'HUITRE PERLIERE <i>PINCTADA MARGARITIFERA</i>.....	99
1. MISE EN EVIDENCE DE L'ASSIMILATION DES ALGUES DE CULTURE	101
2. EVOLUTION D'UN LOT D'HUITRES AU LABORATOIRE ET IN SITU	115
CONCLUSION GENERALE.....	127
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	131
ANNEXES	137
TABLE DES ILLUSTRATIONS.....	153
TABLE DES TABLEAUX.....	155



Introduction Générale

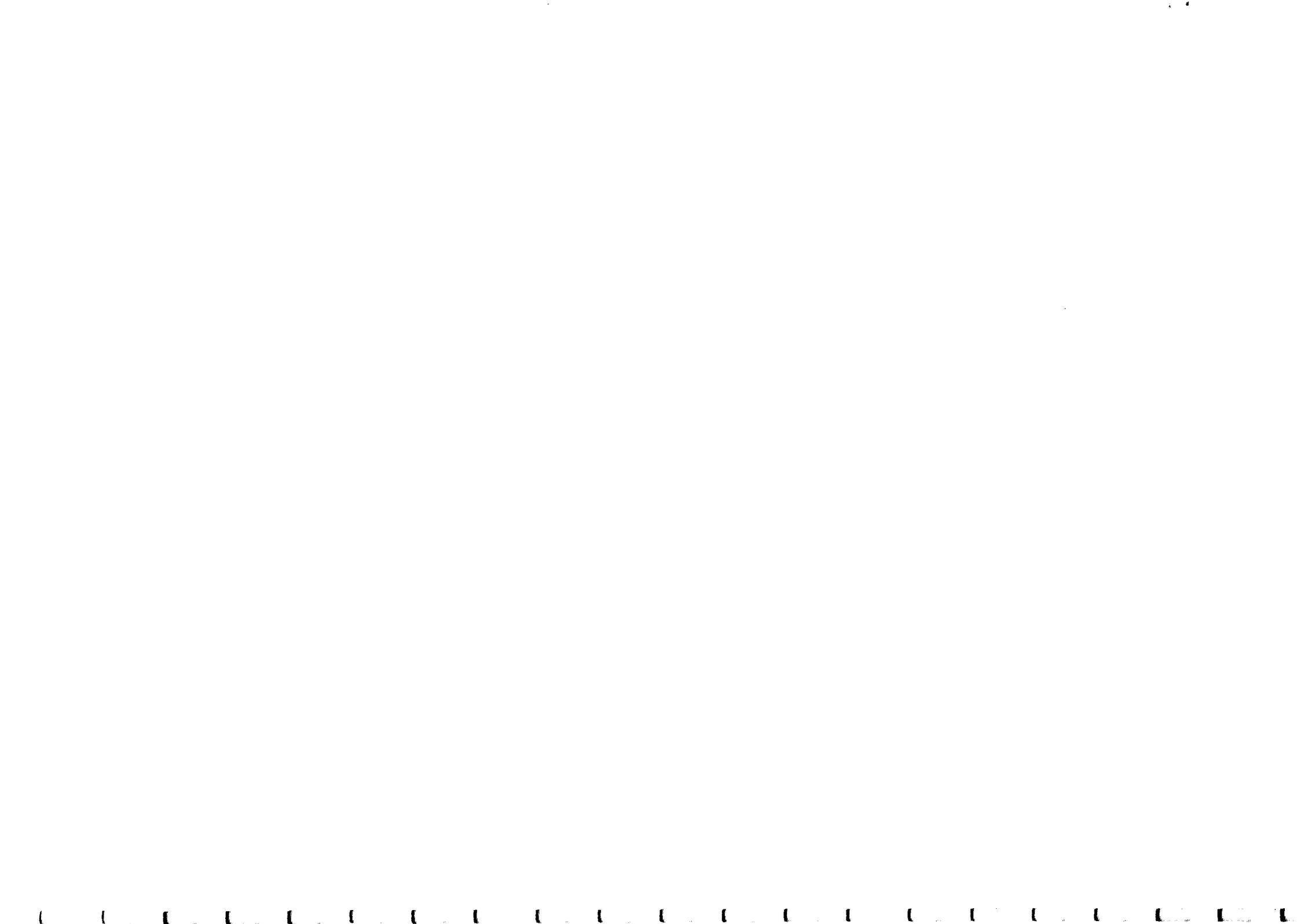
Une des problématiques du programme huître perlière est la détermination de la capacité trophique d'un atoll vis à vis des stocks de nacres en élevage. La résolution de ce problème peut être abordée par des études de bilan énergétique qui nécessitent la connaissance précise du comportement alimentaire et de l'écophysiologie de l'huître perlière. Le premier point concernant la nutrition constitue un des volets du programme de recherche mené à l'IFREMER-COP qui s'intègre dans le Programme Général de Recherche sur la Nacre. C'est l'objet de la fiche N° 19 intitulée *Etude de la nutrition de l'huître perlière*. Le deuxième point complémentaire qui concerne l'écophysiologie est traité dans la fiche N°8 du PGRN : *Etude de la respiration et de la filtration*.

L'objectif principal de l'action de recherche sur la nutrition est de définir le plus précisément possible le régime alimentaire des huîtres perlières.

Comme tous les bivalves, les huîtres perlières sont des organismes essentiellement filtreurs qui prélèvent dans le milieu des particules grâce à un système complexe de capture au niveau des branchies et des palpes labiaux. Les bivalves pourraient absorber la matière organique dissoute dans une faible proportion par rapport à leur nourriture habituelle. Les études sur le milieu et la croissance des nacres réalisées dans le cadre du PGRN ont mis en évidence le paradoxe d'une bonne croissance dans un milieu apparemment pauvre en phytoplancton (BUESTEL et POUVREAU, 1994). De plus l'essentiel de ce phytoplancton est constitué de picoplancton de très petite taille, moins de un micron, habituellement non filtré par les bivalves (CHARPY *et al*, 1992). Il était donc primordial de vérifier si les huîtres perlières n'avaient pas développé des compétences particulières vis à vis du matériel dissous et des petites particules incluant le picoplancton et les bactéries.

L'objectif principal de ce programme est donc d'évaluer au laboratoire et *in situ* la capacité de rétention par les nacres des différentes particules du milieu, bactéries et phytoplancton. Des objectifs complémentaires ont été poursuivis : évaluer la capacité d'absorption par les nacres de la matière organique dissoute et tester un régime alimentaire à base d'algues cultivées au laboratoire. Ce dernier point a pour intérêt la stabulation des huîtres en bassin dans des conditions suffisamment bonnes pour effectuer une première approche de l'étude des fonctions physiologiques (filtration, biodéposition, respiration).

Cette fiche programme nécessitant plusieurs approches a fait l'objet de plusieurs études distinctes qui ont donné lieu à une collaboration IFREMER - ORSTOM. Les résultats des différentes approches seront donc présentés successivement : rétention du phytoplancton (filtration), contenus stomacaux, rétention des bactéries, absorption du dissous, assimilation des algues cultivées et temps de transit intestinal.





PREMIERE PARTIE :
**Etude de la rétention du phytoplancton
par l'huître perlière *Pinctada margaritifera***

Par :

**G. JONQUIERES ⁽¹⁾, D. BUESTEL ⁽¹⁾, J. BLANCHOT ⁽²⁾,
S. POUVREAU ⁽¹⁾, S. BOUGRIER ⁽³⁾, P. GEAIRON ⁽³⁾**

Une des façons d'aborder la question de la nutrition des huîtres perlières consiste à analyser qualitativement et quantitativement les particules du milieu. Connaissant le spectre de taille des particules que les huîtres peuvent retenir, il est alors possible d'identifier précisément le régime alimentaire particulière.

L'objectif de cette étude est donc de déterminer le spectre de taille des particules phytoplanctoniques retenues. La première approche est faite *in vitro* en utilisant des algues cultivées en laboratoire comme traceurs. La deuxième est faite *in situ* à Takapoto en étudiant la rétention des particules du milieu d'élevage au moyen d'un cytomètre de flux.

La courbe de rétention, établie ici, caractérise l'efficacité de la rétention. Pour faciliter la lecture nous emploierons le terme « *rétention* » à la place de « *efficacité de la rétention* ».

¹ Centre IFREMER de Vairao

² Centre ORSTOM de Nouméa

³ Centre IFREMER de la tremblade



1. Etude de la rétention *in vitro* à partir d'une suspension d'algue

1.1. Matériels et méthodes

Le dispositif expérimental utilisé a déjà été décrit pour le calcul de la filtration (ROBERT *et al.*, 1995). La concentration en particules est donnée par un Coulter Counter Coultronics TA2. Les différentes espèces de phytoplancton composant les suspensions proviennent de la salle de culture d'algue du C.O.P (CAISEY 1994). Il s'agit des espèces suivantes :

- *Isochrysis aff. galbana* (3-5 μm) Haptophyceae
- *Chaetoceros gracilis* (5-6 μm) Bacillariophyceae
- *Cyanobactéries sp* (1-2 μm)
- *Chlorella sp* (3-4 μm) Chlorophyceae
- *Platymonas "Batan"* (10-13 μm) Prasinophyceae

Les huîtres proviennent du lagon de Takapoto. Le dispositif expérimental permet de mesurer l'efficacité de *rétention relative* par rapport à une suspension témoin. On utilise des enceintes contenant des huîtres et une enceinte témoin vide. Une suspension de phytoplancton, constituée du mélange d'algues unicellulaires de tailles différentes (1,8 à 8 μm), traverse les quatre enceintes. La comparaison entre le spectre de taille de la suspension à la sortie du témoin et celui obtenu à la sortie des enceintes contenant les huîtres donnera le pourcentage retenu en fonction de la taille des particules.

Le spectre de taille est établi simultanément sur trois huîtres, puis quatre essais sont faits sur la même huître.

1.1.1. Expérience 1

Le test porte sur trois huîtres. La suspension de phytoplancton est constituée du mélange suivant :

- *Cyanobactéries sp*
- *Isochrysis aff. galbana*
- *Chaetoceros gracilis*

Le mélange fournit un spectre de taille variant de 1,8 à 8 μm

1.1.2. Expérience 2

Cette mesure est réalisée quatre fois sur une même huître. Le spectre de taille de la suspension a été élargi à 16 μm . Elle est constituée par le mélange suivant :

- *Cyanobactéries sp*
- *Chlorella sp*
- *Platymonas "Batan"*

1.2. Résultats

Les résultats des deux expériences sont présentés Figure 1 et Figure 2.

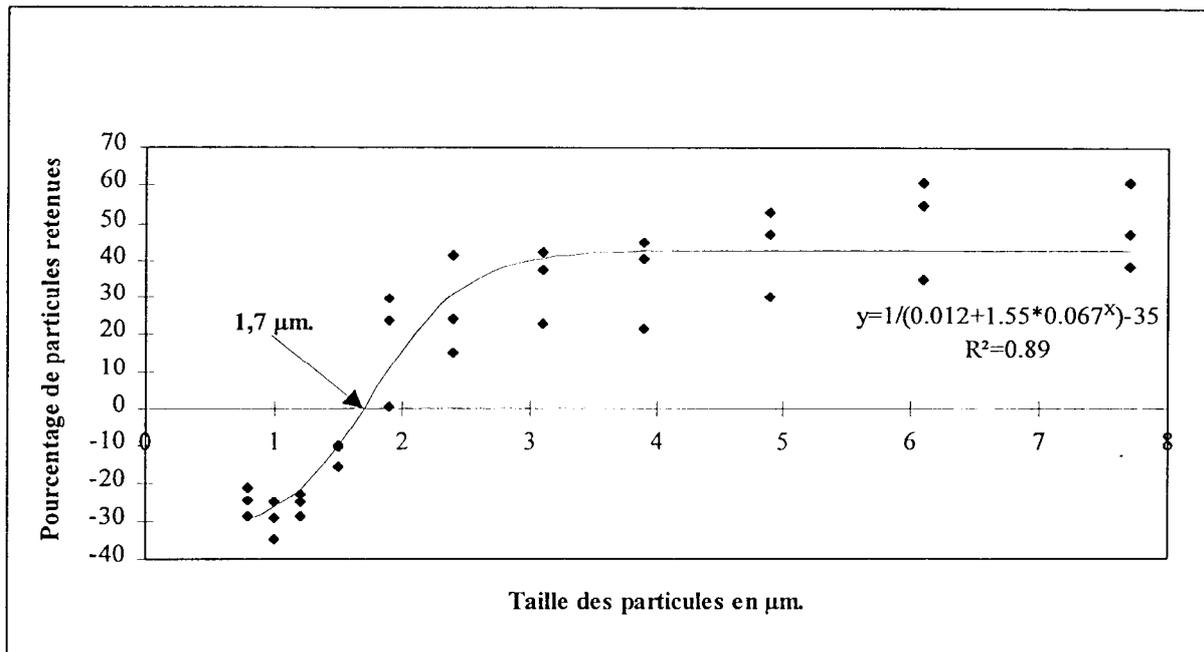


Figure 1. Spectre de rétention relative de trois huîtres.

Le premier spectre de rétention réalisé (Figure 1) sur trois huîtres permet l'ajustement d'un premier modèle. Il montre que les particules sont retenues à partir d'une taille d'environ 2µm. La rétention paraît augmenter entre 2 et 5µm et se stabiliser autour de 6µm.

Le deuxième spectre de rétention (Figure 2) est proche du précédent avec une rétention qui débute à 2µm. L'huître retient bien les grosses particules au moins jusqu'à 15 µm. Cette technique ne permet pas de définir avec certitude la limite inférieure de la rétention. En effet, la sensibilité de notre compteur de particules est limitée dans la partie basse de spectre, d'où l'imprécision des mesures au dessous de 2µm.

De nombreux auteurs cités par BERNARD (1983), VAHL (1972), HILDRETH et MALLEY (1980), JORGENSEN (1990) ont mis en évidence des relargages de petites particules inférieures à 2µm qui faussent les courbes de rétention en diminuant la rétention apparente ou, en la rendant négative au dessous d'un seuil proche de 2µm. Il faudra faire appel à d'autres techniques pour déterminer si ces particules, notamment les bactéries et cyanobactéries, sont retenues. De même, le spectre de taille des particules contenues dans les suspensions utilisées ici est trop restreint pour déterminer la taille maximum des particules retenues.

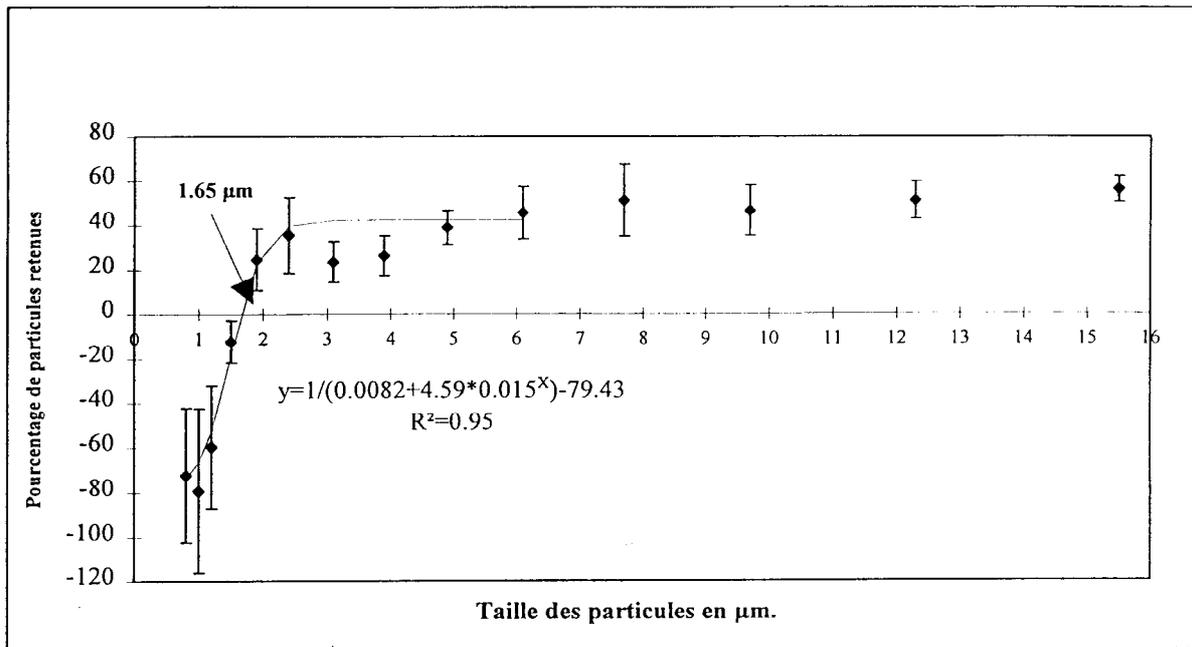


Figure 2. Spectre de rétention estimé à partir de quatre mesures consécutives sur un même individu. (moyenne et intervalle de confiance à 95 %).

Ces données sont conformes à ce que l'on sait de la rétention de la plupart des bivalves. En effet, les limites inférieures des particules efficacement retenues sont comprises entre 2 et 5 µm (JORGENSEN, 1990). A titre comparatif, l'optimum de rétention est atteint à 5 µm chez *Argopecten irradians* (PALMER & WILLIAMS, 1980) alors qu'il est de 6 à 10 µm chez *Crassostrea gigas* (HERAL, 1985). Les expériences devront être poursuivies dans le milieu lagunaire. Nous disposerons ainsi d'un éventail de taille plus vaste.

Afin de déterminer les caractéristiques du spectre de rétention (minimum, maximum et intervalle optimum), deux approches complémentaires sont à réaliser :

- Mesure *in situ* directe de la rétention à l'aide d'un cytomètre de flux ;
- Analyse des contenus stomacaux.

2. Etude de la rétention *in situ* des microalgues et des cyanobactéries

Des mesures *in situ* sont effectuées dans le lagon de Takapoto, pour valider les résultats obtenus au laboratoire (rétention des microalgues du milieu naturel) et préciser la limite inférieure de la courbe de rétention de l'huître perlière en dessous de 2 µm. L'efficacité de la rétention des particules inférieures à 2 µm est mesurée en utilisant comme traceurs les *Synechococcus* (cyanobactéries) présentes dans le milieu naturel (CHARPY *et al.*, 1992). Leur diamètre est de 0,8 µm.

2.1. Matériels et méthodes

Les enceintes sont identiques aux précédentes (ROBERT *et al.*, 1995), mais elles fonctionnent en circuit ouvert. Les concentrations en cyanobactéries et en microalgues sont mesurées par un cytomètre de flux (ORSTOM - Nouméa).



Une huître de 118 mm de hauteur est suspendue à l'intérieur d'une enceinte immergée à cinq mètres de profondeur dans le lagon de Takapoto. Une enceinte contenant une coquille d'huître vide sert de référence. Les deux enceintes sont côte à côte ainsi que les orifices des tuyaux d'aspiration. L'eau pompée dans le milieu extérieur traverse les enceintes et est refoulée en surface où les échantillons sont recueillis. Les débits sont identiques dans les deux enceintes (820 ml/min \pm 20).

Des expériences préliminaires ayant montré que la filtration était plus facilement mesurable la nuit, les mesures de rétention seront étalées sur six heures de 21h à 3h.

2.2. Résultats

2.2.1. Etude de la rétention des microalgues

L'efficacité de rétention des microalgues est très importante puisque environ 50% sont retenues dans les conditions de l'expérience (820 ml/mn). Cette rétention induit un fort taux de filtration de l'ordre de 24 l/h. Compte tenu de l'importance de ce taux on peut estimer qu'il est proche du taux de pompage. Sachant que les microalgues mesurent plus de 2 μ m, ces résultats concordent avec ceux obtenus en laboratoire.

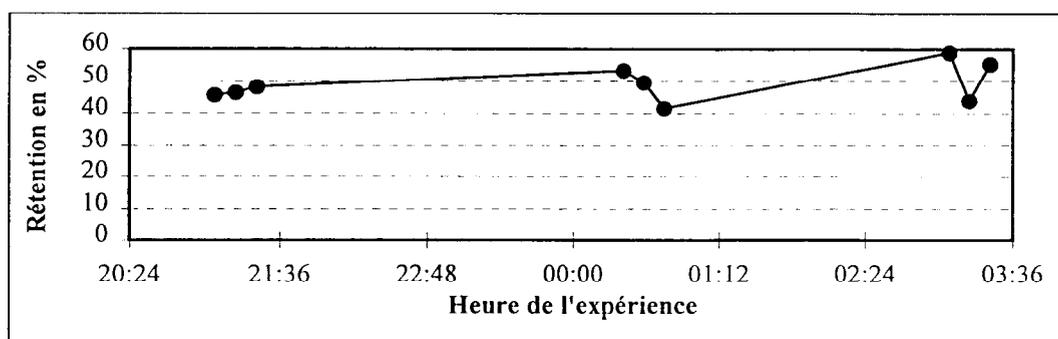


Figure 3. Rétention des microalgues du milieu naturel

2.2.2. Etude de la rétention des cyanobactéries

Les résultats sont exprimés en pourcentage de particules consommées par rapport à la concentration en particules à la sortie de l'enceinte de référence. La rétention des microalgues est donnée à titre comparatif.

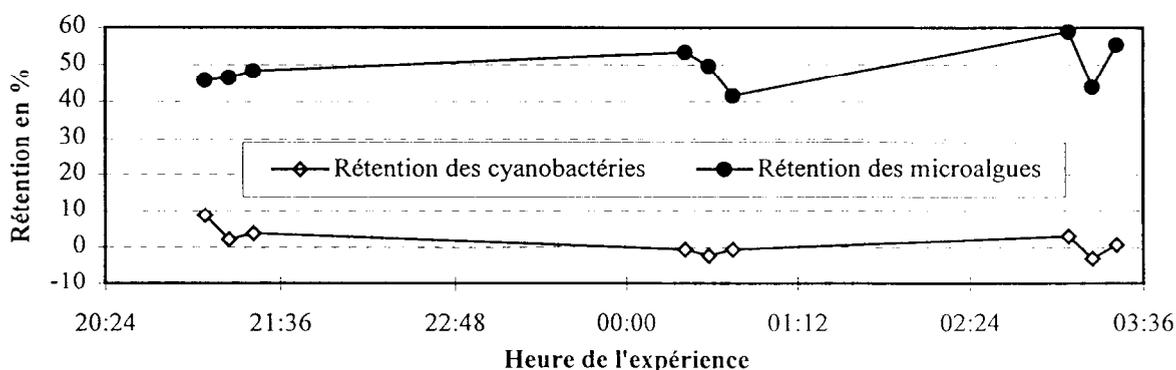


Figure 4. Efficacité de la rétention des cyanobactéries *Synechococcus* comparée à celle des microalgues.



Le maximum de rétention des cyanobactéries est très faible, 10% environ. Les valeurs oscillant par la suite autour de zéro laissent à penser que les cyanobactéries ne sont pas retenues, les rétentions négatives étant imputables à la marge d'erreur.

Pour confirmer ces données, la rétention des cyanobactéries est mesurée simultanément sur deux séries d'huîtres de hauteurs comprises entre 110 et 111 mm. Les mesures sont étalées sur sept heures comportant une phase de jour et une phase de nuit.

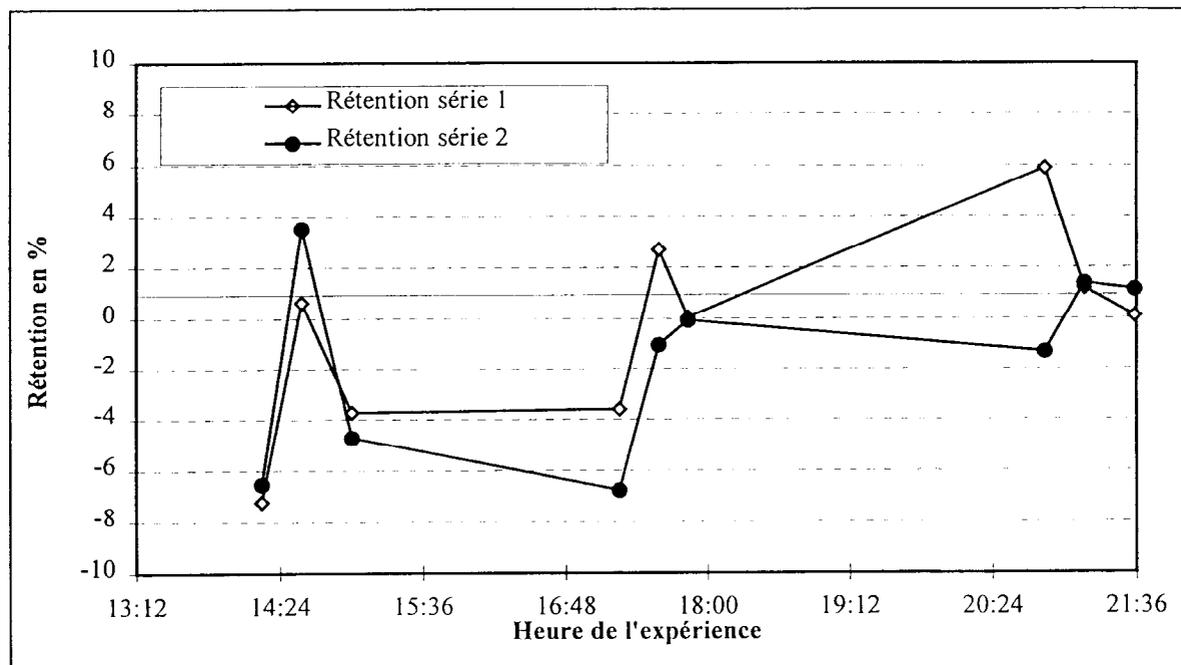


Figure 5. Répartition des Cyanobactéries *Synechoccus* par deux séries d'huîtres

Les rétentions mesurées donnent des résultats comparables à ceux obtenus dans l'expérience précédente. Les fluctuations constatées autour du zéro sont imputables à la marge d'erreur de l'appareil. Les cyanobactéries ne sont pas retenues.

2.3. CONCLUSION

Ces premières expériences menées dans le milieu lagunaire confirment les observations faites au laboratoire. Les microalgues dont la taille est supérieure à environ $2 \mu\text{m}$ sont consommées par les huîtres perlières. Les cyanobactéries qui par leur biomasse, $0.2 \mu\text{mg}$ de C l^{-1} et 67% de la chlorophylle a totale, (CHARPY *et al.*, 1994), auraient pu satisfaire une grande partie des besoins énergétiques de l'huître, ne sont pas ou très peu retenues. *A fortiori*, les prochlorophytes, dont le diamètre est de $0,6 \mu\text{m}$ ne seront pas non plus retenus. Cette étude basée sur le phytoplancton seul permet donc de situer approximativement la limite inférieure de la rétention entre 1 et $2 \mu\text{m}$. La part phytoplanctonique prépondérante dans le régime alimentaire de *Pinctada margaritifera* est constituée principalement par les microalgues.



DEUXIEME PARTIE :
Rétention des bactéries par l'huître perlière
Pinctada margaritifera

Par :

Par P. DUFOUR⁽¹⁾ et J.-P. TORRETON⁽¹⁾

**avec la collaboration de A. BENNETT⁽²⁾, D. BUESTEL⁽²⁾,
C. HILY⁽³⁾ et G. JONQUIERES⁽²⁾**

et l'assistance technique de A. PELLAN⁽⁴⁾

1. Introduction et objectifs

Un objectif majeur du PGRN est d'évaluer la capacité trophique d'un lagon vis à vis des nacres en élevage. Pour l'atteindre, il faut connaître la nourriture disponible dans l'environnement des élevages. Or, le bactérioplancton, avec près de la moitié du carbone vivant, domine la biomasse du lagon de Takapoto (DUFOUR *et al.*, 1994). Cette particularité a également été notée dans le lagon de Tikehau (DUFOUR et TORRETON, 1993) et dans la majorité des autres atolls des Tuamotu visités (TORRETON, campagne Typatoll 1, nov. 94, données non publiées). Cette biomasse étant animée de très faibles fluctuations, elle est en permanence disponible (TORRETON et DUFOUR, *in press*). L'accessibilité ou non de cette biomasse pour les nacres influence donc la capacité trophique des lagons à supporter les élevages de nacres. Selon HERAL (1985), NASR (1984) et PALMER et WILLIAMS (1980) les bivalves ne consomment que très peu les bactéries, le filtre branchial n'étant pas adapté pour retenir des particules de si petites tailles. Pourtant certains bivalves, *Mytilus edulis*, *Venus verrucosa*, retiennent des bactéries cultivées, toutefois en général plus volumineuses que les

¹ ORSTOM, Papeete

² IFREMER - COP Vairao

³ ORSTOM Brest

⁴ EVAAM Papeete



bactéries du milieu (AMOUROUX, 1986; MCHENERY et BIRBECK, 1985; PRIEUR, 1981). En outre, face à l'exceptionnelle abondance de bactéries dans les lagons d'atolls, on peut émettre l'hypothèse que les bivalves qui y vivent ont pu développer des adaptations pour les capter. Cela contribuerait à expliquer le paradoxe des bonnes croissances des nacres observées dans un milieu très pauvre en chlorophylle.

L'objectif du travail présenté ici est de tester la capacité des nacres à retenir les bactéries. Si cette rétention est significative, il y aura lieu de prévoir une seconde étape (au cours d'une deuxième phase du PGRN) pour étudier l'utilisation alimentaire des bactéries par les nacres.

Trois séries d'expérimentations ont été menées au cours des années 1994 et 1995. Lors de la première (paragraphe 2), la possibilité pour les nacres de retenir des particules aussi petites que les bactéries a été testée. Lors de la deuxième (paragraphe 3), la rétention des bactéries par les nacres a été quantifiée. Grâce à la troisième série d'expériences (paragraphe 4), la capacité des nacres en état de famine à survivre sur une nourriture exclusivement composée de bactéries a été testée. Les résultats de ces expérimentations permettent d'estimer le rôle des bactéries dans la nutrition des nacres dans leur milieu naturel, les lagons (paragraphe 5).

2. Capacité des nacres à retenir les bactéries naturelles

2.1. Matériel et méthodes

2.1.1. Le matériel

Les huîtres perlières *Pinctada margaritifera* (dites nacres par la suite) ont pour origine les élevages de la station de l'EVAAM de Takapoto. Elles ont été stockées durant plusieurs semaines dans le lagon de Vairao en face de la station de l'IFREMER, en attente des expérimentations. Avant les expérimentations, elles ont été brossées, puis immergées 36 heures dans de l'eau du lagon filtrée sur $0,2\mu\text{m}$. Une grande partie des épiphytes, des bactéries commensales et des fèces sont ainsi éliminés. L'eau d'alimentation des nacres provient du lagon de Vairao.

2.1.2. Les protocoles expérimentaux

- Principe

Le principe des expériences consiste à comparer les concentrations en bactéries vivantes dans des enceintes avec et sans nacres.

- Conditions expérimentales

Deux séries d'expériences ont été réalisées. Lors de chacune d'entre elles, six enceintes de 0.8 litre ont été remplies d'eau du lagon de Vairao, fraîchement tamisée sur cartouche filtrante en acétate de cellulose de $0.2\mu\text{m}$ de porosité. Cette filtration n'est pas stérilisante. Elle élimine la quasi totalité des particules supérieures à $1\mu\text{m}$, donc les prédateurs des bactéries, ainsi que les cyanobactéries. Elle laisse passer environ 10% des bactéries de petite taille (données non montrées). Les enceintes ont ensuite été enrichies par un hydrolysate d'algues *Isochrysis aff. galbana* (souche IFREMER). La concentration inoculée, d'environ 1 mg/l, est du même ordre de grandeur que celle des lagons d'atolls et de l'océan (DUFOR et TORRETON,



1993). L'élimination des prédateurs et l'enrichissement en matière organique dissoute permettent une croissance bactérienne rapide avec des temps de génération de quelques heures (AMERMANN *et al.*, 1984).

Trois des six enceintes ont reçu une nacre de 3 à 4 g de poids sec. Les 3 autres enceintes ont été garnies d'une coquille de nacre vide afin de servir de témoins. Pendant la durée des incubations la concentration en gaz dissous a été maintenue à saturation par un bullage d'air "filtré" au travers d'une solution de potasse. Au bout d'environ 7 heures, 10 ml d'eau de chaque enceinte ont été prélevés pour dénombrer les bactéries par microscopie (PORTER et FEIG, 1980).

- Comptages et analyse

Les bactéries et cyanobactéries ont été colorées par un fluorochrome, le DAPI, puis retenues sur membranes en polycarbonate Nuclepore de 0.2 μm de porosité. La fluorescence des cellules a été détectée par microscopie en épifluorescence au grossissement 1000. Plus de 400 bactéries ont été énumérées pour chaque enceinte, conduisant à une précision de l'évaluation de leur concentration de $\pm 10\%$. Pour l'évaluation de leur dimensions, les cellules ont été mesurées par comparaison à un micromètre oculaire. Le poids sec des nacres a été déterminé par pesée de leur chair après dessiccation de 48 heures en étuve à 70°C.

2.2. Résultats

2.2.1. Les données brutes

Les données brutes d'abondances et de taille des cellules dans les différentes enceintes sont présentés en annexe I.1.

2.2.2. Rétention des bactéries naturelles

- Tailles - L'eau des enceintes incubée 7 heures en présence de nacres contient une population bactérienne composée de 50% de petites cellules coccoïdes (Figure 6). Le reste de la population est constitué de cellules bacilliformes de moins de 3 μm . Ce spectre de taille ne diffère pas sensiblement de celui observé dans les lagons (Figure 7).

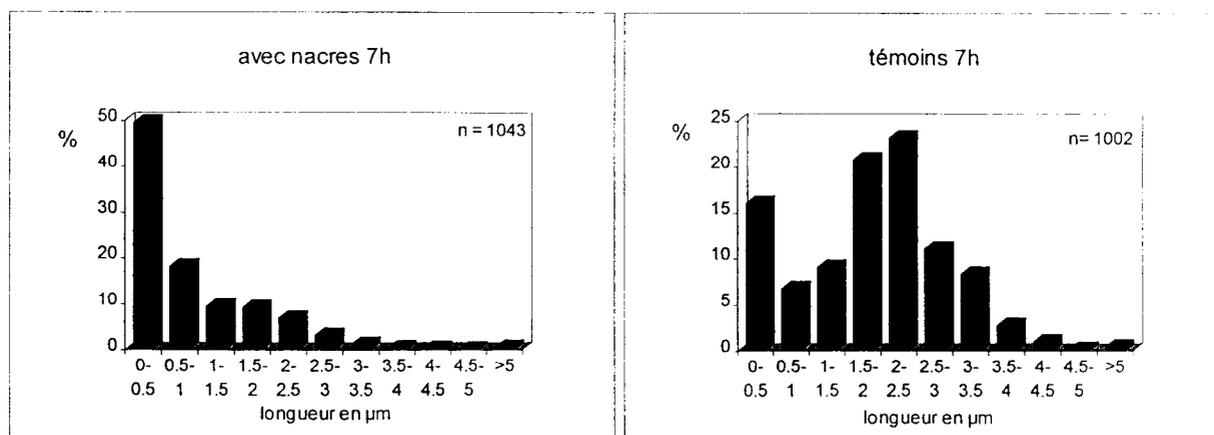


Figure 6. Spectres de tailles des bactéries après environ 7 heures d'incubation dans de l'eau du lagon de Vairao enrichie en matière organique dissoute et débarrassée de ses bactériovores. A gauche en présence de nacres, à droite sans nacres.

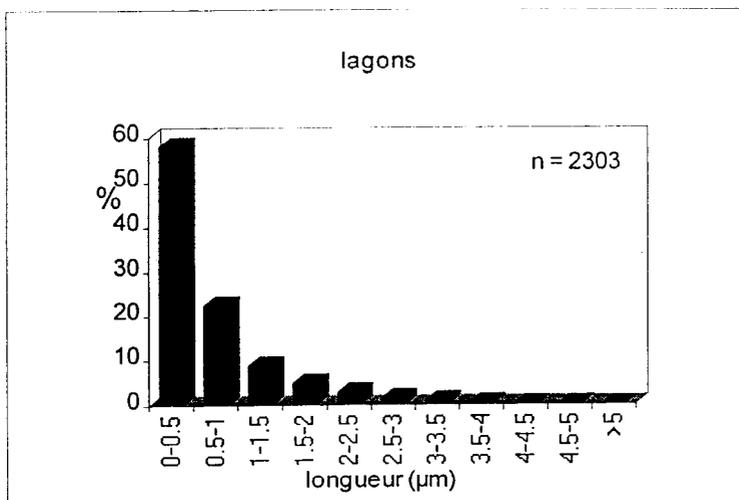


Figure 7. Spectre de taille des bactéries des lagons de Tikehau et Vairao, moyenne de 3 prélèvements (2303 cellules mesurées).

- Abondances - La comparaison des abondances bactériennes dans les enceintes avec et sans nacre fait apparaître une forte multiplication des cellules en l'absence de nacles (Figure 8). Elle concerne toutes les classes de taille, mais est plus importante pour les formes bacilles de 1.5 à 2.5 µm avec $1.5 \cdot 10^6$ cellules en plus par millilitre dans les enceintes sans nacles. Toutes tailles confondues, il y a 3.1 et $3.2 \cdot 10^6$ bactéries/ml en plus dans les enceintes sans nacles (témoins) des deux expérimentations.

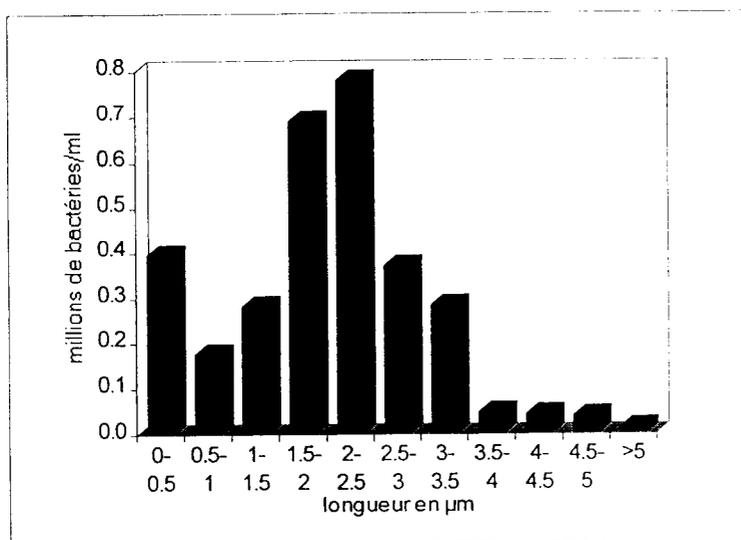


Figure 8. Bactéries dans les enceintes témoins en excès des bactéries dans les enceintes avec nacles.

Les nacles exercent donc un contrôle sur l'abondance des bactéries en suspension. Les différences observées entre les enceintes avec et sans nacles sont le résultat de deux processus:

- rétention de bactéries par les nacles
 - multiplication bactérienne dans les 2 types d'enceintes, stimulée par l'enrichissement en matière organique dissoute et autorisée par l'élimination des bactérivores planctoniques.
- Cette multiplication est certainement inférieure dans les enceintes avec nacles qui contrôlent les grosses bactéries en division.

Le protocole expérimental utilisé ne permet pas de distinguer les effets de ces deux processus. L'évaluation de la rétention exige d'éliminer la multiplication bactérienne. C'est ce qui a été fait lors d'un deuxième lot d'expériences où les nacles ont été mises en présence de bactéries inertes.



2.3. Capacité des nacres à retenir les bactéries des lagons

Les nacres exercent un contrôle sur les abondances de bactéries naturelles. Ce contrôle apparaît plus actif sur les cellules de taille supérieure à 1.5 μm .

3. Taux de rétention des bactéries inertes par les nacres

3.1. Matériel et méthodes

3.1.1. Le matériel:

Les huîtres perlières *Pinctada margaritifera* ont pour origine les élevages de la station de l'EVAAM de Takapoto. Elles ont été stockées dans le lagon d'Arue en attente des expérimentations.

L'algue *Isochrysis aff. galbana* provient des cultures de la station IFREMER de Vairao.

Les bactéries artificiellement colorées (dites FLB, pour Free Labelled Bacteria), proviennent du laboratoire de microbiologie du Dr. B. Sherr, University of Georgia, Marine Institute, USA. Elles ont été isolées des eaux côtières de l'Oregon (USA), puis tuées à la chaleur et colorées par un traceur fluorescent, le DTAF, selon la méthode de SHERR *et al.* (1987).

3.1.2. Les protocoles expérimentaux

- Principe

Les principe des expériences de rétention consiste à comparer les concentrations en bactéries inertes dans des enceintes avec et sans nacres. Le taux de filtration de l'eau est estimé par la disparition de particules bien retenues, les algues *Isochrysis*.

- Conditions expérimentales

Trois séries d'expériences ont été réalisées. Les nacres, sitôt sorties du lagon d'Arue, ont été placées dans des cristallisoirs en Pyrex de 5 litres. Ces enceintes ont été remplies d'eau du lagon d'Arue, fraîchement tamisée sur filtre en fibre de verre Whatman GF/F puis sur membrane Whatman en acétate de cellulose de 0.2 μm de porosité. Cette double filtration élimine la quasi totalité des bactéries naturelles.

Lors de l'expérience 1, trois nacres d'un poids sec total de 12.75 g ont été mises en incubation. Lors de l'expérience 2, deux enceintes ont été peuplées, chacune par 2 petites nacres d'un poids sec total de 5.07 et 6.63g. Les mêmes nacres ont été utilisées 2 jours après l'expérience 2 pour l'expérience 3. Durant la durée de l'incubation les enceintes ont été maintenues dans la pénombre et protégées de tous chocs, mouvements ou bruits risquant de perturber les animaux. Les incubations ont démarré vers midi.

Moins d'une heure après l'immersion des nacres dans leurs enceintes d'eau filtrée, les bactéries FLB ont été introduites. Leurs concentrations de départ dans les enceintes étaient de 0.82, 2.7 et 3.0 x 10⁶ cellules /ml respectivement pour les expériences 1, 2 et 3.

Des enceintes témoins sans nacres ont subi le même régime, c'est à dire remplissage par de l'eau filtrée du lagon puis inoculation de FLB.

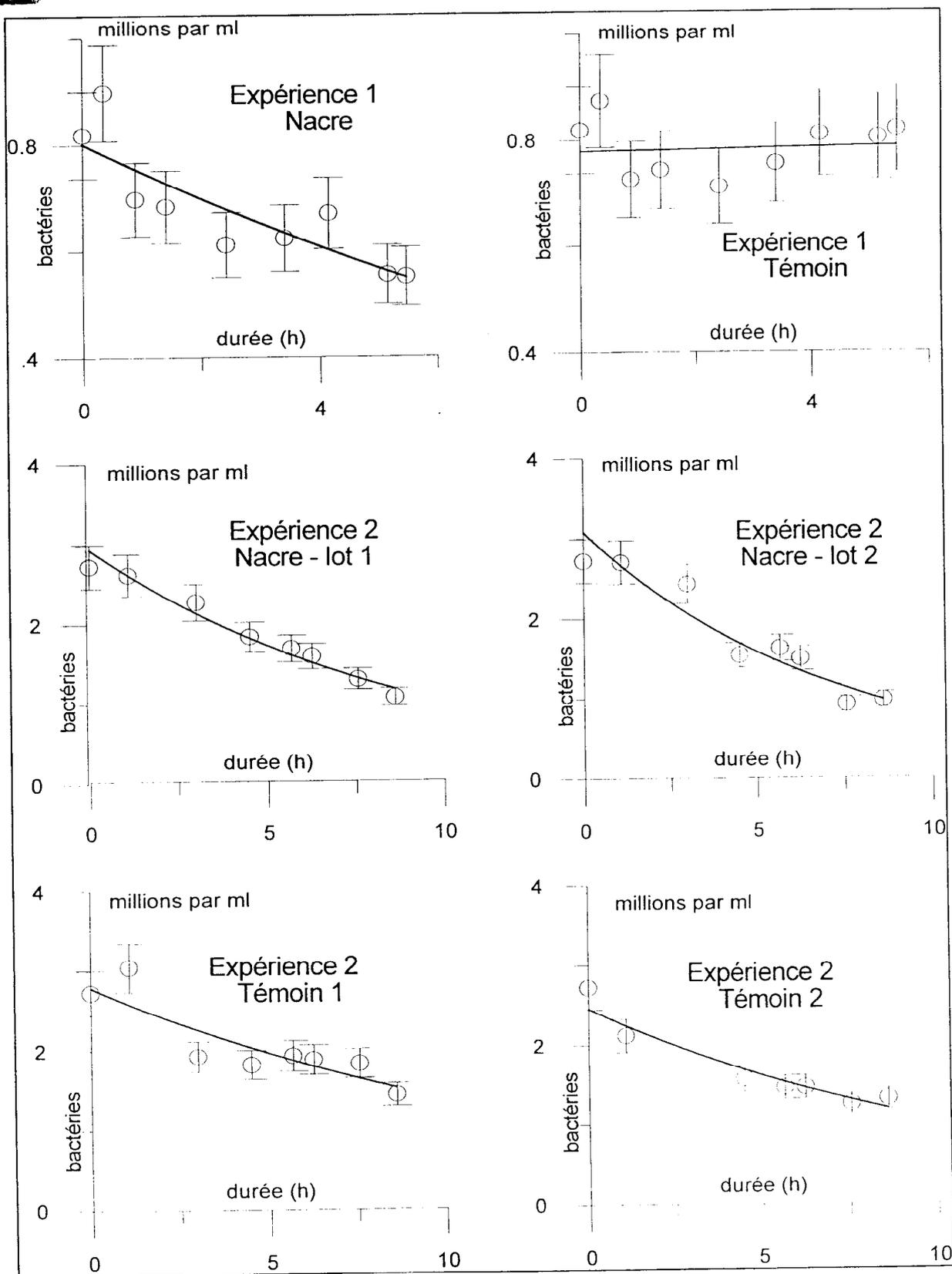


Figure 9. Evolution des bactéries (FLB) au cours des expériences 1 et 2. Abondances (cercle), intervalle de confiance (barre verticale) et courbe d'ajustement



La concentration en FLB dans les enceintes a été suivie à intervalles réguliers pendant 5.5, 8.5 et 5 heures, respectivement lors des expériences 1, 2 et 3. Ces durées courtes limitent la prolifération des bactéries naturelles.

Le volume d'eau filtré par les nacres a été approché par le suivi des concentrations de l'algue *Isochrysis aff. galbana*. Cette algue est une chrysophycée de 3 à 5 µm de diamètre. Elle a été introduite en cours d'expérimentation dans les enceintes avec et sans nacres, en même temps que les FLB (exp.1) ou bien 1h ou 5h après (exp. 3 et 2). Les concentrations initiales dans les enceintes étaient de 5.3, 146 et 129 x 10³ algues/ml respectivement pour les expériences 1, 2 et 3.

- Comptages et analyse

Des échantillons de 20 ml, au plus, ont été régulièrement prélevés durant la durée des expériences afin de suivre l'évolution des concentrations en FLB et *Isochrysis*. Ils ont été passés sur membranes en polycarbonate Nuclepore de 0.2 µm de porosité qui retiennent les algues et les bactéries. La fluorescence naturelle des *Isochrysis* et artificielle des FLB a été détectée par microscopie en épifluorescence au grossissement 1000. Plus de 400 bactéries et

algues ont été énumérées pour chaque échantillon conduisant à une précision de l'évaluation de leur concentration de + ou - 10%.

Le poids sec des nacres a été déterminé par pesée de leur chair après dessiccation de 48 heures en étuve à 70°C.

3.2. Résultats

3.2.1. Les données brutes

Les abondances de FLB et *Isochrysis* dans les enceintes avec et sans nacres des 3 expériences sont portées en annexe I.2.

3.2.2. Rétention des FLB

L'évolution des FLB dans les enceintes garnies de nacres et témoins est représentée sur les Figure 9 à Figure 11. On constate, que les évolutions sont irrégulières, ce qui ne s'explique qu'en partie par l'imprécision des énumérations. Les concentrations décroissent dans les enceintes avec nacres, ce qui était attendu, mais aussi dans les enceintes témoins des expériences 2 et 3, ce qui l'était moins. Si les différences entre les enceintes avec et sans nacres sont évidentes pour les expériences 1 et 3, elles le sont moins pour l'expérience 2.

Ces décroissances n'apparaissent pas linéaires. Si à chaque instant la consommation de FLB est proportionnelle à leur concentration, leur évolution doit logiquement suivre une loi exponentielle négative de type:

$$[\text{FLB}_t] = [\text{FLB}_0] \exp(-\mu t) \quad (1)$$

avec: t = durée de l'incubation en présence de FLB
 $[\text{FLB}_t]$ = concentration en FLB au temps t .
 $[\text{FLB}_0]$ = concentration initiale en FLB dans les enceintes
 μ = taux de décroissance des FLB

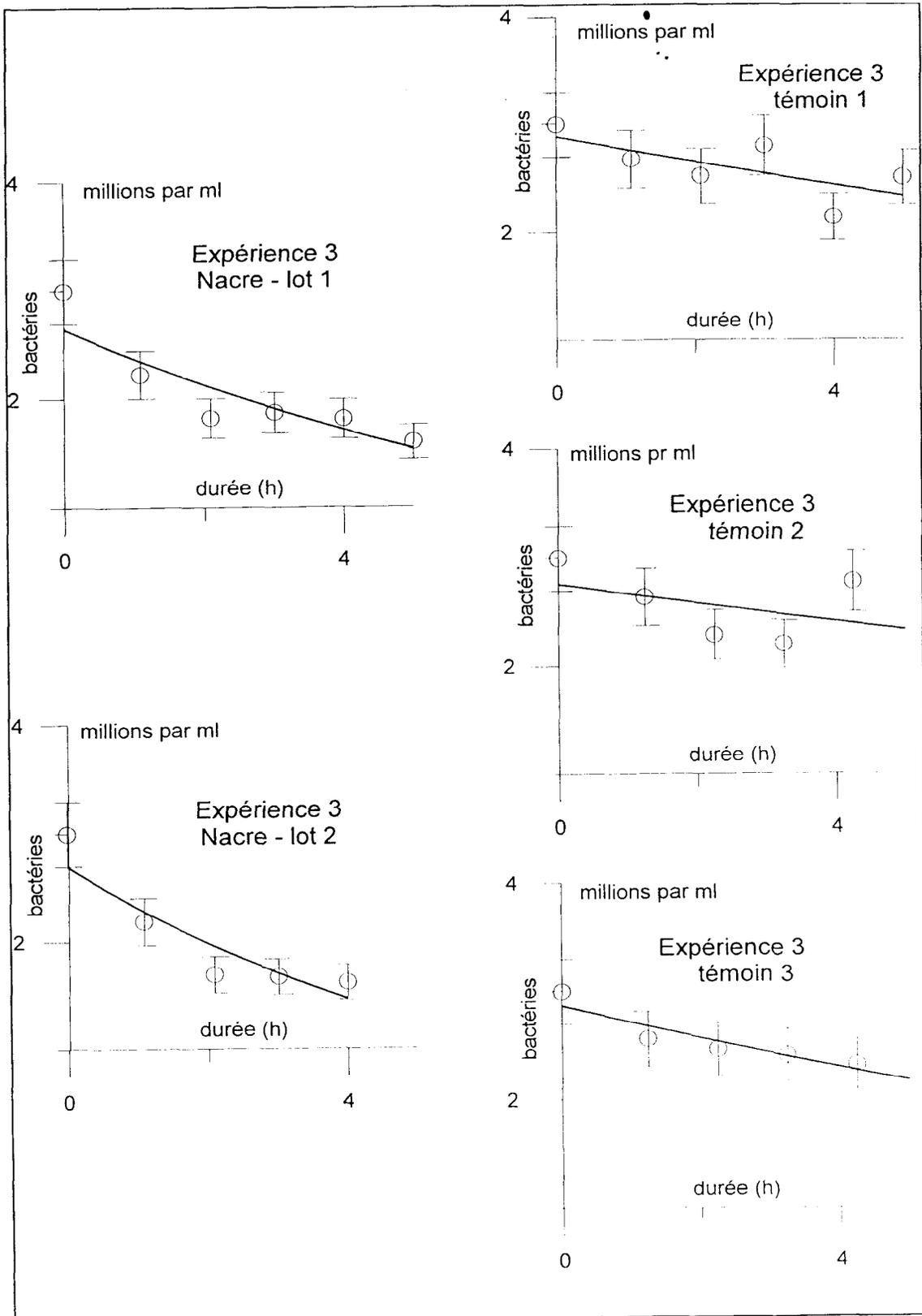


Figure 10. Evolution des bactéries (FLB) au cours de l'expérience 3. Abondances (cercle), intervalle de confiance (barre verticale) et courbe d'ajustement exponentielle.

**Tableau 1. Coefficients de corrélation de Bravay - Pearson (r) et de leur niveau d'incertitude pour les relations [FLB] en fonction de l'exponentielle de la durée.**

Exp.	Enceinte	r	d° incert.
1	nacre	-0.87	0.0023
1	Témoin	-0.037	0.867
2	nacre	-0.99	0.0000
2	Nacre	-0.96	0.0002
2	Témoin	-0.89	0.0031
2	Témoin	-0.97	0.0004
3	Nacre	-0.90	0.013
3	Nacre	-0.91	0.030
3	Témoin	-0.68	0.134
3	Témoin	-0.95	0.0041
3	Témoin	-0.98	0.0006

Compte tenu de cette décroissance exponentielle, les Log népériens des FLB sont reliés linéairement à la durée des incubations des nacres, ou des témoins, en présence de FLB selon la une relation du type:

$$\text{Ln}[\text{FLB}_t] = \mu t + \text{Ln}[\text{FLB}_0] \quad (2)$$

La régression (2) a été calculée pour chaque enceinte (Tableau 2). Les degrés de signification des pentes et des ordonnées à l'origine ne sont qu'indicatifs, les conditions d'application des lois de la statistique Gaussienne ne pouvant guère être vérifiées, compte tenu du petit nombre de mesures pour chaque expérience.

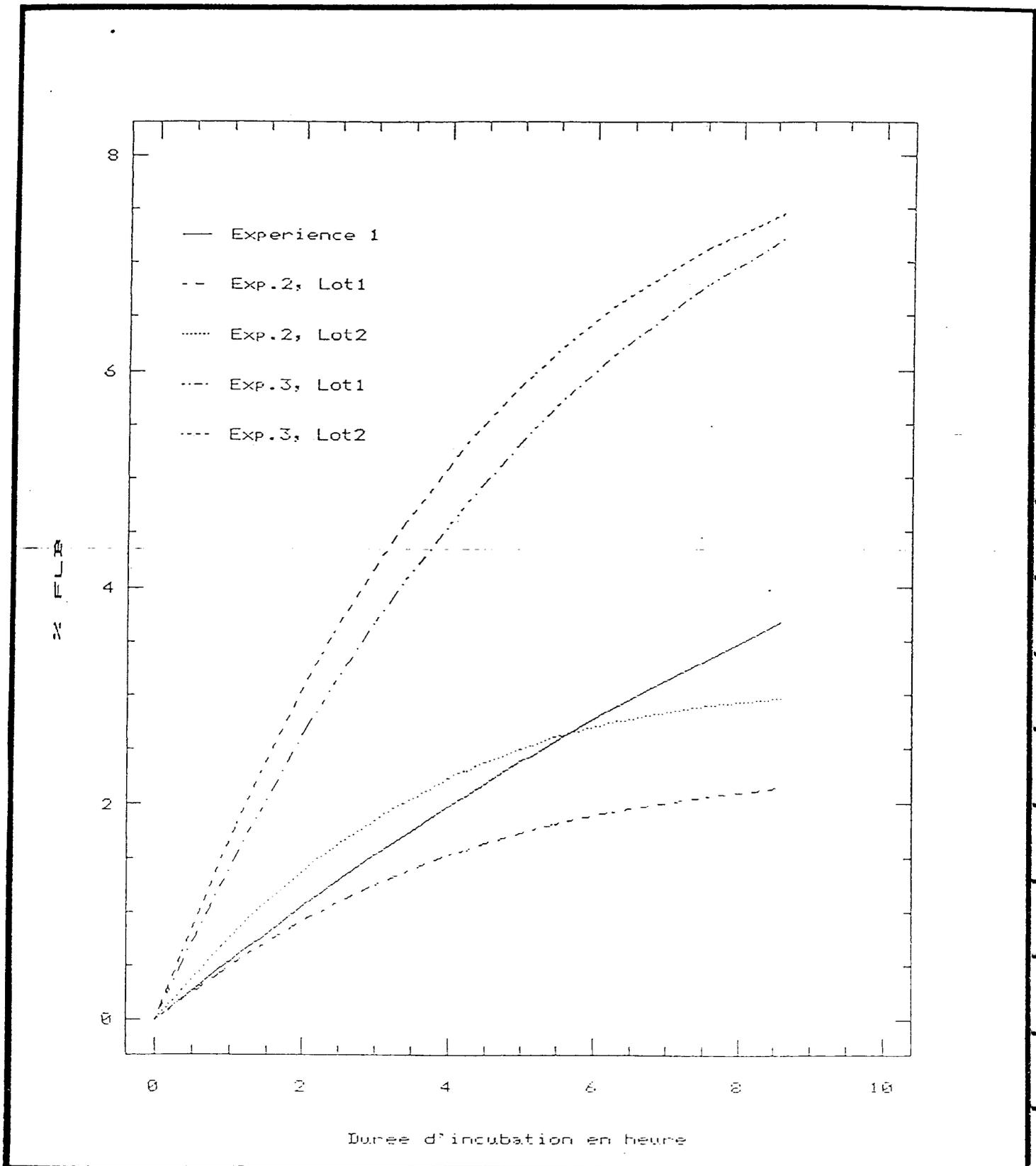


Figure 11. Pourcentage de FLB consommé par g de poids sec de nacre
Modèle exponentiel: $(\exp(-\mu't) - \exp(-\mu t)) \times 100 / PS$



Tableau 2. Modélisation de la décroissance des FLB dans les enceintes contenant des nacres et les témoins. Equation de la régression des log népériens de la concentration en FLB en fonction de la durée d'incubation t . FLB en $10^6 \cdot \text{ml}^{-1}$ et t en h. Degré de signification des pentes et ordonnées à l'origine: *: $\geq 1\%$; **: $\geq 1\%$; *: $\geq 5\%$, NS: non significatif.(n): nombre de mesures.**

Exp.	Enceinte	Régression et degré de signification des paramètres
1	Nacre	$\text{Ln}[\text{FLB}] = -0.070^{**} t - 0.221^{**}$ (9)
1	Témoin	$\text{Ln}[\text{FLB}] = +0.002^{\text{NS}} t - 0.250^{***}$ (9)
2	Nacre1	$\text{Ln}[\text{FLB}] = -0.106^{***} t + 1.077^{***}$ (8)
2	Nacre2	$\text{Ln}[\text{FLB}] = -0.134^{***} t + 1.125^{***}$ (8)
2	Témoin1	$\text{Ln}[\text{FLB}] = -0.070^{**} t + 1.024^{***}$ (8)
2	Témoin2	$\text{Ln}[\text{FLB}] = -0.084^{***} t + 0.901^{***}$ (7)
2	Tém. Poolés	$\text{Ln}[\text{FLB}] = -0.078^{***} t + 0.973^{***}$ (15)
3	Nacre1	$\text{Ln}[\text{FLB}] = -0.109^{**} t + 0.972^{**}$ (6)
3	Nacre2	$\text{Ln}[\text{FLB}] = -0.153^{*} t + 0.990^{**}$ (6)
3	Témoin1	$\text{Ln}[\text{FLB}] = -0.043^{\text{NS}} t + 1.059^{***}$ (6)
3	Témoin2	$\text{Ln}[\text{FLB}] = -0.042^{**} t + 1.031^{***}$ (6)
3	Témoin3	$\text{Ln}[\text{FLB}] = -0.032^{***} t + 1.003^{***}$ (6)
3	Tém. Poolés	$\text{Ln}[\text{FLB}] = -0.037^{***} t + 1.028^{***}$ (18)

Les pentes des régressions du Tableau 2 représentent les taux de décroissance exponentielle des FLB en fonction de la durée d'incubation. Les pentes des 2 témoins de l'expérience 2 et des 3 témoins de l'expérience 3 sont très proches. Les points expérimentaux de ces témoins ont été regroupés pour chaque expérience, conduisant à une régression-témoin unique pour chaque expérience. La pente de la régression pour chaque enceinte nacre a été comparée à celle du témoin de l'expérience correspondante par un test de F de Fisher Snedecor (SCHERRER, 1984).

Tableau 3. Comparaison des taux de décroissance des FLB dans les enceintes nacres et témoins; test de Fisher Snedecor.

Valeurs de F et degré de signification des différences: ** $\geq 1\%$; * $\geq 5\%$, NS: non significatif.

Exp.	Enceinte	F et degré de signification
1	Nacre	7.34*
2	Nacre1	1.83NS
2	Nacre2	5.14*
3	Nacre1	7.02*
3	Nacre2	8.10**

Les pentes, et donc les taux de décroissances des FLB, sont significativement supérieurs à ceux des témoins dans 4 enceintes sur 5 (Tableau 3). Cela signifie qu'il y a rétention de FLB par les nacres.

La consommation des FLB modélisée pour les 5 lots de nacres est représentée sur la Figure 11.



Le volume d'eau totalement débarrassé de ses FLB, ou volume clarifié¹, se calcule par la relation:

$$m = -(\mu - \mu')V/P \quad (3)$$

Avec : m = volume d'eau clarifié de ses FLB en ml par h et g de poids sec de nacre
 μ = taux de décroissance des FLB dans une enceinte nacre, en h^{-1}
 μ' = taux de décroissance des FLB dans le témoin correspondant, en h^{-1}
 V = Volume d'eau dans l'enceinte en ml
 P = Poids sec de nacre par enceinte en g

Tableau 4. Volume d'eau clarifié de ses FLB en ml, par h et g de poids sec de nacres. μ et μ' sont les taux de décroissance des FLB dans les enceintes nacres et témoins respectivement.

Exp.	Enceinte	Vol enceinte (ml)	Poids Sec nacres (g)	μ nacres (h^{-1})	μ' témoins (h^{-1})	Volume clarifié ml.h ⁻¹ .g ⁻¹
1	Nacre	4500	12.8	-0.06952	0.00217	25
2	Nacre1	3500	5.1	-0.106	-0.0781	19
2	Nacre2	3500	6.6	-0.1337	-0.0781	29
3	Nacre1	3500	5.1	-0.1091	-0.0374	49
3	Nacre2	3500	6.6	-0.1529	-0.0374	61
	moyenne		7.24	0.1142	0.04576	37
	écart type		3.20	0.0315	0.0336	17.7

Le volume d'eau totalement débarrassé de ses FLB est relativement peu variable entre les enceintes (Tableau 4). Il est faible comparé au volume d'eau filtré par les nacres en activité (plusieurs litres d'eau par heure et g de poids sec, ROBERT *et al.*, 1994). Mais on ne sait pas si les nacres utilisées étaient en pleine activité au moment des expériences. Le degré d'ouverture des valves, bien que noté, est difficilement interprétable et quantifiable en volume d'eau filtrée.

3.2.3. Rétention des nanoalgues

Le volume d'eau filtré par les nacres peut être approché en mesurant le taux de clarification de particules totalement retenues par les nacres. Des expérimentations menées au centre IFREMER de Vairao montrent une rétention importante des particules à partir d'une longueur supérieure à $3\mu\text{m}$ (JONQUIERES *et al.*, 1994). L'algue *Isochrysis aff. galbana* a une taille² bien homogène de 3 à $5\mu\text{m}$. La rétention des *Isochrysis* nous a servi de référence pour approcher le volume d'eau filtré pendant la durée de nos expérimentations sur les FLB. Le protocole utilisé est rappelé au paragraphe 3.1.2.

Les concentrations d'*Isochrysis* dans les enceintes au cours des incubations sont reportées en annexe I.1. Comme celles des FLB, elles suivent une loi de décroissance exponentielle avec le temps, modélisée par une relation du type:

¹ On utilisera le terme volume clarifié, plutôt que volume filtré porteur d'ambiguïté. Le volume clarifié d'un type de particules est le volume d'eau entièrement débarrassé de ses particules en suspension.

² La taille s'entend ici et dans la suite par la plus grande longueur.



$$\text{Ln}[Isochrysis_t] = \mu t + \text{Ln}[Isochrysis_0] \quad (4)$$

Les relations correspondantes pour les 5 enceintes contenant des nacres et leurs témoins sont portées au Tableau 5.

Tableau 5. Modélisation de la décroissance des *Isochrysis* dans les enceintes contenant des nacres et leurs témoins. Equation de la régression $\text{Ln}[Isochrysis_t] = \mu t + \text{Ln}[Isochrysis_0]$. t en heures. Degré de signification des pentes et ordonnées à l'origine: *: $\geq 1\%$ **: $\geq 1\%$ *: $\geq 5\%$, NS: non significatif. (n): nombre de mesures.**

Exp.	Enceinte	Régression et degré de signification des paramètres		
1	Nacre	$\text{Ln}[Iso] =$	-2.262^*t	$-7.416^{***} (5)$
1	Témoin	$\text{Ln}[Iso] =$	$0.0849^{NS}t$	$-8.577^{***} (5)$
2	Nacre1	$\text{Ln}[Iso] =$	$-1.196^{**}t$	$+12.138^{***} (5)$
2	Nacre2	$\text{Ln}[Iso] =$	$-3.010^{***}t$	$+12.078^{***} (6)$
2	Témoin	$\text{Ln}[Iso] =$	$-0.0107t^{NS}$	$+11.831^{***} (7)$
3	Nacre1	$\text{Ln}[Iso] =$	-2.765^*t	$+12.086^{***} (5)$
3	Nacre2	$\text{Ln}[Iso] =$	-3.788^*t	$+12.693^{**} (5)$
3	Témoin	$\text{Ln}[Iso] =$	$-0.0152^{NS}t$	$+11.740^{***} (4)$

Un seul témoin par expérimentation a été suffisant pour démontrer que les concentrations d'*Isochrysis* n'évoluent pas en l'absence de nacres (sur le Tableau 5, les pentes des régressions dans les enceintes témoins ne sont pas significativement différentes de 0).

Comme précédemment pour les FLB, on calcule un taux de clarification des *Isochrysis* au moyen de la relation (3) et des taux de variation, μ , des *Isochrysis* reportés au Tableau 6.

Tableau 6. Volume d'eau clarifié de ses *Isochrysis* en ml, par h et g de poids sec de nacres. μ et μ' = taux de décroissance des *Isochrysis* dans les enceintes nacres et témoins.

Exp.	Enceinte	Vol. des enceintes (ml)	Poids Sec Nacres(g)	μ Nacres (h^{-1})	Volume clarifié ($ml.h^{-1}.g^{-1}$)
1	Nacre	4500	12.8	-2.262	795
2	Nacre1	3500	5.1	-1.196	821
2	Nacre2	3500	6.6	-3.010	1596
3	Nacre1	3500	5.1	-2.765	1898
3	Nacre2	3500	6.6	-3.788	2009
		moyenne	7.24	-2.604	1424
		écart type	3.20	0.961	582

Les volumes clarifiés de leurs *Isochrysis* par les nacres sont remarquablement homogènes. Ils sont en moyenne de 1.4 litre par heure et gramme de poids sec.

3.2.4. Efficacité de rétention des bactéries

Les volumes d'eau clarifiés de leurs FLB (Tableau 4) sont rapportés aux volumes d'eau clarifiés de leurs *Isochrysis* (Tableau 6) pour évaluer la proportion de FLB retenue relativement aux *Isochrysis* (Tableau 7).



Tableau 7. Proportion des bactéries retenues par les nacres.

Exp	Enceinte	Vol. clar de bact. ml.h ⁻¹ .g ⁻¹	Vol. clar. d'algues ml.h ⁻¹ .g ⁻¹	% de bactéries retenues
1	Nacre	25.20	795	3.17
2	Nacre1	19.15	821	2.33
2	Nacre2	29.48	1596	1.85
3	Nacre1	49.21	1898	2.59
3	Nacre2	61.25	2009	3.05
	Moyenne	36.86	1424	2.60
	écart type	17.69	582	0.54

Au cours de nos expériences, si les Nacres retenaient toutes les algues *Isochrysis*, elles ne retiendraient en moyenne que 2.6% des bactéries (FLB). Autrement dit les nacres retiennent 38 fois moins efficacement les bactéries de la taille des FLB que les algues de la taille des *Isochrysis*.

3.3. Discussion

3.3.1. Représentativité des FLB

Les FLB ont été préparés à partir de bactéries marines isolées par GONZALEZ dans les eaux côtières de l'Oregon (USA). Avec une majorité de cocci de 0.3µm de diamètre et de bacilles de 0.5 à 1µm de long, elles sont représentatives des formes cellulaires rencontrées dans les lagons d'atolls. Leurs volumes cellulaires ($0.057 \mu\text{m}^3 \pm 0.037$) sont proches, légèrement supérieurs en moyenne, de ceux des bactéries naturelles lagunaires collectées dans les lagons de Takapoto et Tikehau (respectivement 0.035 et 0.040 µm³, DUFOUR *et al.*, 1994). Si la rétention est une fonction croissante de la taille des particules, comme cela est, dans une certaine gamme, en général le cas pour les filtreurs, la rétention des bactéries naturelles est au mieux égale à celle des FLB.

Les concentrations de départ des FLB dans les enceintes sont de 0.82, 2.7 et 3.0 x 10⁶ cellules.ml⁻¹ respectivement pour les expériences 1, 2 et 3. De telles concentrations reproduisent les abondances bactériennes des milieux lagunaires où elles oscillent entre 0.3 et 3 x 10⁶ cellules.ml⁻¹ (DUFOUR *et al.*, 1994; TORRETON et DUFOUR, *in press*; TORRETON, campagne Typatoll 1, nov. 94, données non publiées).

3.3.2. Taux de filtration

Les abondances de bactéries retenues doivent être rapportées aux volumes d'eau filtré par les nacres. Or, les volumes d'eau filtrés par les bivalves, et les nacres en particulier, varient avec leur état physiologique, les conditions du milieu ambiant, etc...(ROBERT *et al.*, 1994, WINTER, 1978). L'ouverture des valves peut donner une indication de l'activité de filtration. Pendant toute la durée des expérimentations, l'ouverture des nacres a été notée. Les FLB et *Isochrysis* n'ont été introduites que lorsque les valves étaient ouvertes. Des nacres se sont partiellement refermées en cours d'incubation, aucune ne s'est largement ouverte. Ces observations sont difficilement exploitables de façon quantitative. D'où la nécessité d'avoir recours à une mesure plus directe des volumes d'eau filtrés.



JONQUIERES *et al.* (1994) ont noté que les nacres retiennent les algues de taille supérieure à 1.7 μm . Bien que la proportion d'algues retenues semble augmenter faiblement entre 3 et 15 μm , elle est proche du maximum de rétention entre 3 et 5 μm , taille des *Isochrysis*. Mais une fraction, inconnue, des *Isochrysis* contenues dans le volume d'eau filtré n'est pas retenue. Le volume d'eau clarifié d'*Isochrysis* peut donc sous estimer le volume d'eau réellement filtré. La proportion de bactéries retenues telle qu'elle figure au Tableau 7 est donc la rétention relative des bactéries par rapport à celle des *Isochrysis*. Elle représente la limite supérieure de la rétention des bactéries contenues dans le volume d'eau filtré.

Les taux de rétention d'*Isochrysis* ont été déterminés sur les mêmes enceintes que ceux des FLB. Mais la disparition des *Isochrysis* étant beaucoup rapide que celle des FLB, leur énumération n'est significative que durant une fraction de la durée de l'expérimentation (1h sur 5.5h, 2h sur 8h, et 2h sur 5h respectivement lors des expériences 1, 2 et 3). Les volumes filtrés sur ces fractions d'expérimentation ont été extrapolés à toute leur durée. Il en résulte une certaine imprécision si les nacres ont modifié leur taux de filtration au cours des expériences. Nous n'avons pas noté de différences importantes et systématiques d'ouverture des nacres dans les enceintes, avant, pendant et après l'inoculation des *Isochrysis*. Cela n'est qu'un indice et non une preuve de l'absence de grosses variations des taux de filtration. En effet, degré d'ouverture des nacres et taux de filtration n'apparaissent pas systématiquement reliés (JONQUIERES, comm. pers.).

Les *Isochrysis* ont été inoculées à des concentrations de 146 000 et 129 000/ml au cours des expériences 2 et 3. Ces concentrations sont bien supérieures à celles du milieu naturel, mais elles sont nécessaires pour que les cellules soient suffisamment abondantes pour être détectables pendant plus d'une heure. On peut se demander si ces inoculations ne modifient pas les taux de filtration, car il est connu que ceux-ci s'adaptent à la concentration des particules disponibles (WINTER, 1978). ROBERT *et al.* (1994) ont étudié cette adaptation sur *Pinctada margaritifera*. Ils ont montré qu'il faut plusieurs jours pour que les nacres sorties du lagon adaptent leur taux de filtration à une concentration de 200 000 *Isochrysis*/ml et à nouveau plusieurs jours pour l'adapter à une concentration de 100 000 *Isochrysis*/ml. On en déduit que l'introduction des *Isochrysis* n'a pas dû modifier les taux de filtration des nacres pendant la courte durée de nos expérimentations.

Les taux de filtration des nacres sont compris entre 0.8 et 2 $\text{l.h}^{-1}.\text{gPS}^{-1}$ (Tableau 7). Rappelons qu'ils ont été déterminés à partir des taux de clarification des *Isochrysis*. ROBERT *et al.* (1994) obtiennent des taux de filtration équivalents, en moyenne de 1.2 et 2.3 $\text{l.h}^{-1}.\text{gPS}^{-1}$ avec la même méthode sur des nacres maintenues 3 semaines dans une suspension de 100 000 *Isochrysis* ml^{-1} . Les taux de filtrations sont plus élevés, en moyenne de 3.3 et 4.1 $\text{l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ sur des nacres maintenues 3 semaines dans le lagon de Vairao. Ils interprètent ces taux plus élevés par une adaptation à l'oligotrophie lagonaire. Les taux que nous mesurons sur des nacres ayant stabulé dans le lagon d'Arue sont donc plus faibles. Cela peut correspondre à la richesse plus élevée du lagon d'Arue que du lagon de Vairao. Quoi qu'il en soit, les valeurs relevées au cours de nos expérimentations prouvent que les nacres y étaient en activité de filtration, bien que vraisemblablement pas en activité maximale.

Notons à ce point de la discussion que nos expérimentations nous ont conduit à des évaluations des taux de clarification sur des bactéries par rapport à des taux de clarification sur des *Isochrysis*. Ces valeurs sont valables en dehors de toute considérations sur les taux de filtration de l'eau. Elles sont très faibles puisqu'en moyenne le taux de clarification sur les FLB est 2.6% celui sur les *Isochrysis*.



3.4. Conclusion sur la rétention des bactéries par les nacres

Les expérimentations avec des bactéries inertes (FLB), ont permis d'évaluer les taux de clarification de particules submicromique par les nacres. Ils sont faibles, avec en moyenne 37 ml. h^{-1} et gPS^{-1} . Les nacres retiennent 38 fois plus efficacement les cellules d'*Isochrysis* de diamètre compris entre 3 et $5 \mu\text{m}$.

Il est possible que les nacres comme d'autres bivalves modifient la "porosité" de leur filtre branchial en cas de famine (JORGENSEN, 1990). Il est aussi possible, que dans cette situation de stress, elles excrètent des mucus qui piègent les bactéries. Compte tenu de ces éventualités, nous allons vérifier si les nacres en état de famine ne sont pas susceptibles de s'adapter et de retenir un plus grand nombre de bactéries.

4. Capacité des nacres en état de famine à s'alimenter de bactéries

4.1. Matériel et méthodes

4.1.1. Le matériel:

Les nacres utilisées proviennent de la station EVAAM de l'atoll de Takapoto. Elles ont été acclimatées sur une filière dans le lagon de Vairao pendant 7 mois.

4.1.2. Les protocoles expérimentaux

- Principe

Des nacres sont élevées dans de l'eau lagonaire filtrée sur $1 \mu\text{m}$, donc débarrassée des particules efficacement retenues par les nacres. Après plusieurs semaines le poids de ces nacres est comparé à celui de nacres élevées dans le lagon.

- Conditions expérimentales

Après avoir été brossées pour éliminer les épiphytes, les nacres ont été distribuées en 4 chapelets de 4 nacres, chacun dans un bac de 200 litres. Les bacs sont alimentés en eau du lagon de Vairao filtrée à $1 \mu\text{m}$ par une série de filtres (filtre à sable et rampe de filtration équipée de cartouches de $5 \mu\text{m}$, $3 \mu\text{m}$ et $1 \mu\text{m}$). Le renouvellement d'eau est maintenu à 50% par heure (débit entre 96 et 108 l/h).

Pour éviter l'apparition d'algues ($>2 \mu\text{m}$), les cartouches de filtration ont été changées tous les 3 jours et les bacs siphonnés quotidiennement. Aucune autre distribution de nourriture que celle contenue dans l'eau filtrée n'a été réalisée. La température de l'eau est celle du lagon (entre 28 et 29°C).

Débutée le 21/01/1995, l'expérimentation a duré 28 jours. Périodiquement des prélèvements ont été effectués à l'arrivée d'eau et à la sortie des bacs pour déterminer leur concentration en particules (bactéries, algues...).

A la fin de l'expérimentation toutes les nacres ont été sacrifiées et leur poids sec de chair comparé à celui de nacres élevées en lagon.



- Comptages et analyse

Les bactéries des échantillons d'eau ont été colorées par un fluorochrome, le DAPI, puis retenues sur membranes en polycarbonate Nuclepore de 0.2 μm de porosité. La fluorescence des cellules a été détectée par microscopie en épifluorescence au grossissement 1000. Plus de 400 bactéries ont été énumérées pour chaque enceinte, conduisant à une précision de l'évaluation de leur concentration de $\pm 10\%$. Pour l'évaluation de leur dimensions, les cellules ont été mesurées par comparaison à un micromètre oculaire. Le poids sec des nacres a été déterminé par pesée de leur chair après dessiccation de 48 heures en étuve à 70°C.

4.2. Résultats

4.2.1. Les données brutes

Les données brutes concernant le contenu de l'eau d'alimentation des enceintes et les poids secs de chair des nacres en fin d'expérimentation sont portées en annexe 4.

4.2.2. Concentrations cellulaires comparées dans l'eau d'alimentation et dans les bacs

Les taux de filtrations de l'eau par les nacres sorties du lagon de Vairao sont en moyenne de 3.7 litres par heure et gramme de poids sec de chair de nacre (ROBERT *et al.*, 1994). Les 4 nacres mises en incubation dans chaque bac avaient en moyenne 5.25 g PS. D'où un taux de filtration attendu de $(3.7 \times 5.25 \times 4) 78 \text{ l.h}^{-1}$. Ce qui représente la quasi totalité des 100 litres d'eau du lagon qui arrivent dans les bacs chaque heure et près de la moitié du volume des bacs (cf. paragraphe 4.1.2). Si les nacres retenaient une part significative des bactéries de leur eau d'élevage on devrait observer une diminution des abondances bactériennes entre l'eau en entrée et en sortie des bacs. Les énumérations ne montrent pas de différence significative (annexe I.4.).

La comparaison des concentrations bactériennes dans l'eau d'alimentation et dans les bacs montre une consommation insignifiante des bactéries par les nacres.

4.2.3. Spectre de taille des bactéries dans l'eau d'alimentation

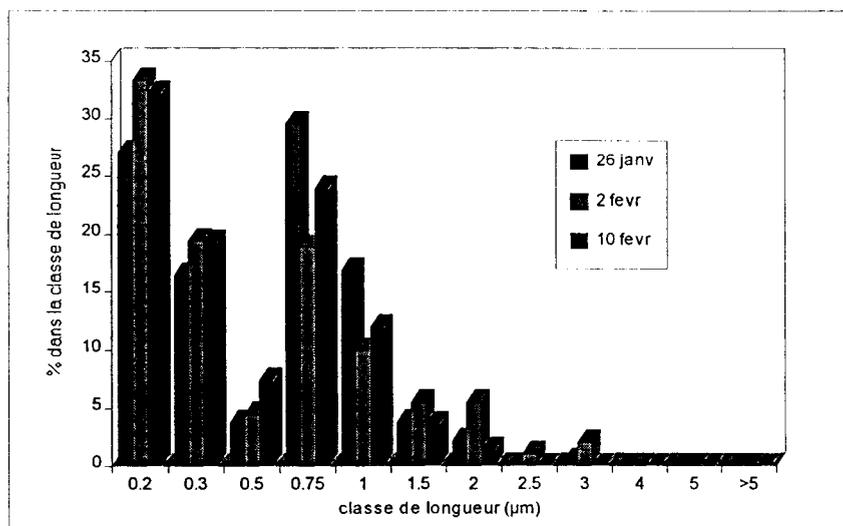


Figure 12. Spectre de taille des bactéries dans l'eau d'alimentation des bacs

La taille des cellules à l'entrée des bacs a été mesurée à 3 reprises (Figure 12 et annexe I.4.).

93% des bactéries de l'eau d'alimentation des bacs ont une longueur $\leq 1\mu\text{m}$ et les autres sont inférieures à 3 μm , tailles qui sont mal retenues par les nacres en condition normales d'alimentation (cf.paragraphe 3, page 19).



4.2.4. Poids des nacres nourries sur bactéries

BUESTEL et POUVREAU (1994) ont établi pour les nacres du lagon de Takapoto une relation moyenne qui lie le poids sec de chair à la hauteur extérieure de la coquille:

$$\text{Poids sec de chair (g)} = (0.23 \times 10^{-4}) \times (\text{hauteur extérieure})^{2.59} \quad (5)$$

La courbe représentative de cette relation est encadrée par son intervalle de confiance sur la Figure 13. Sur la même figure on a porté les points représentatifs des poids sec des nacres, sacrifiées après 28 jours d'alimentation sur des bactéries (annexe I.4.).

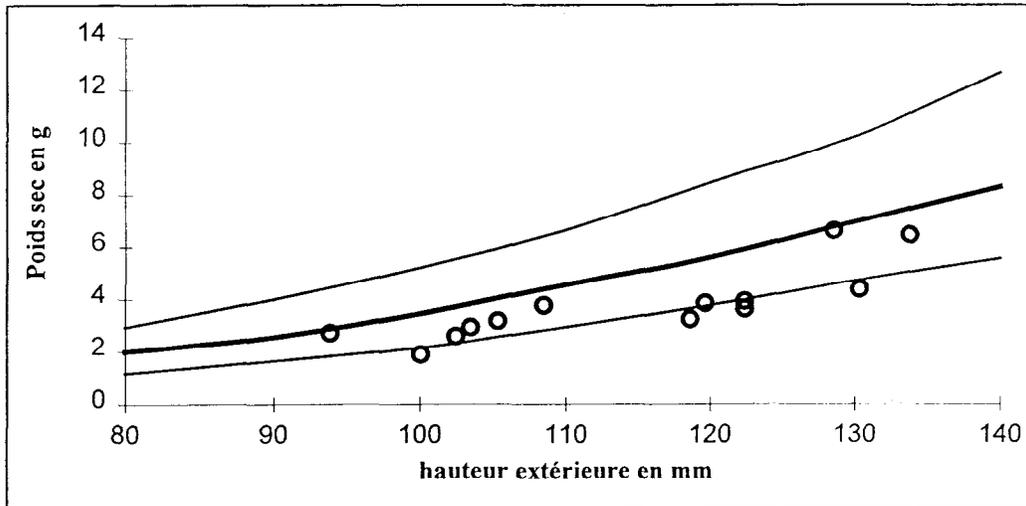


Figure 13. Comparaison des poids sec des nacres élevées pendant 28 jours sur des bactéries par rapport à des nacres en élevage dans le lagon de Takapoto. Les 3 courbes représentent la relation moyenne et son intervalle de confiance à Takapoto et les points indiquent la relation pour les nacres élevées sur bactéries.

Les points expérimentaux des nacres nourries sur bactéries sont dispersés autour de la limite inférieure de l'intervalle de confiance de la relation allométrique à Takapoto. 69% des points sont situés sous cette courbe, ce qui permet de conclure à une tendance à l'amaigrissement pour les nacres élevées sur bactéries. Trois des 16 nacres sont mortes au vingtième jour, vraisemblablement par sous alimentation.

Ces résultats confirment ceux d'une autre expérimentation lors de laquelle des nacres de 2g de poids sec de chair, nourries sur de l'eau du lagon de Vairao filtrée sur $1\mu\text{m}$, avaient, en moyenne, perdu 0.5 g au bout de 46 jours (JONQUIERES *et al.*, 1994).

4.3. Discussion et conclusion sur la rétention des bactéries par les nacres en état de famine.

La perte de poids des nacres élevées dans de l'eau filtrée du lagon de Vairao atteste que cette eau, qui ne contient que des bactéries, quelques cyanobactéries et des substances dissoutes, est insuffisante pour nourrir les nacres (annexe I.4.). Un simple calcul permet de le vérifier.

La biomasse des bactéries et cyanobactéries dans l'eau qui alimente les bacs est d'environ $10 \times 10^{-6} \text{ gC.l}^{-1}$ (annexe I.5.), soit environ $20 \times 10^{-6} \text{ gPS.l}^{-1}$. Les bacs contiennent chacun 4 nacres d'un PS total de 21g PS de chair qui pompent 78 l.h^{-1} . L'eau filtrée en 24h



contient donc 3.74×10^{-2} gPS de bactéries et cyanobactéries¹; ce qui représente 0.18% du PS des nacres². Ce contenu est très faible, car la ration de maintenance des nacres est plus de 10 fois cette valeur (JONQUIERES *et al.*, 1994).

Mais quel que soit le contenu en bactéries de l'eau d'alimentation, l'absence de différence significative de concentration en bactéries entre l'eau à l'entrée des bacs et dans les bacs atteste d'une absence ou faiblesse de rétention des bactéries par les nacres qui n'ont pourtant rien d'autre à leur disposition.

Les nacres nourries sur de l'eau filtrée sur $1 \mu\text{m}$ ("à jeun") ne retiennent pas significativement les bactéries. L'hypothèse d'une modification des taux de rétention des bactéries en cas de carence de particules de plus grandes taille, n'est donc pas vérifiée.

5. Rôle des bactéries dans l'alimentation des nacres

5.1. Part des bactéries dans la ration alimentaire des nacres

Dans ce paragraphe, nous évaluons ce que peuvent représenter les bactéries du lagon de Takapoto dans la nutrition des nacres.

Les valeurs de biomasse et production de différents compartiments trophiques par classe de taille dans le lagon de Takapoto sont rassemblées dans le Tableau 8. La taille d'une particule est à comprendre dans le sens de sa plus grande dimension.

¹ 20×10^{-6} gPS.l⁻¹ x 78l.h⁻¹ x 24h

² 3.74×10^{-2} gPS/21gPS



Tableau 8. Biomasses et productions moyennes annuelles des différents compartiments trophiques dans leurs différentes classes de taille dans le lagon de Takapoto. En gras les valeurs publiées et leur origine. Les autres valeurs sont déduites par sommation ou différences des valeurs publiées.

paramètre	classe de taille(μm)	Biomasse (mgC/m^3)	Production ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{j}$)	origine des données
bactéries	<1	9.3	2.65	
bactéries	>1	6.7	1.91	
bactéries	1 à 3	4	1.13	évalué, ce rapport
bactéries	<3	13.3	3.78	
bactéries	>3	2.7	0.78	DUFOUR <i>et al.</i> , 1994
bactéries	toutes	16	4.56	DUFOUR <i>et al.</i> , 1994
Phytoplancton	<1	7.48	18.28	CHARPY <i>et al.</i> , 1994c
Phytoplancton	>1	10.32	17.36	
Phytoplancton	1 à 3	5.72	9.92	CHARPY <i>et al.</i> , 1994c
Phytoplancton	<3	13.2	28.2	
Phytoplancton	>3	4.6	7.44	CHARPY <i>et al.</i> , 1994c
Phytoplancton	toutes	17.8	35.64	
Zooplancton	3 à 35	0.12	0.24	CHARPY <i>et al.</i> , 1994c
Zooplancton	>35	5.8	8.24	
Zooplancton	35 à 200	3.92	5.24	CHARPY <i>et al.</i> , 1994c
Zooplancton	<200	4.04	5.48	
Zooplancton	>200	1.88	3	CHARPY <i>et al.</i> , 1994c
Zooplancton	toutes	5.92	8.48	
Détritus	<1 μm	48.4		CHARPY <i>et al.</i> , 1994c
Détritus	>1	48.96		
Détritus	1à3	20.32		CHARPY <i>et al.</i> , 1994c
Détritus	<3	68.72		
Détritus	>3	28.64		
Détritus	3à35	25.12		CHARPY <i>et al.</i> , 1994c
Détritus	<35	93.84		
Détritus	>35	3.52		
Détritus	35à200	2.36		CHARPY <i>et al.</i> , 1994c
Détritus	<200	96.2		
Détritus	>200	1.16		CHARPY <i>et al.</i> , 1994c
Détritus	toutes	97.36		
COP total	<1	65.18	20.93	
COP total	>1	71.9	27.75	
COP total	1à 3	30.04	11.05	
COP total	<3	95.22	31.98	
COP total	>3	41.86	16.7	
COP total	3à35	32.54	8.46	
COP total	<35	127.76	40.44	
COP total	>35	9.32	8.24	
COP total	35à200	6.28	5.24	
COP total	<200	134.04	5.48	
COP total	>200	3.04	3	
COP total	toutes	137.08	48.68	CHARPY <i>et al.</i> , 1994c

Afin d'estimer la part de l'alimentation des nacres sur les bactéries, il faut connaître le taux de rétention des particules dans les autres classes de taille.



La rétention entre 0.8 et 15 μm a été évaluée par des mesures, au Coulter counter et au cytomètre de flux, de la chute des concentrations en algues dans des enceintes où séjournent des nacres (JONQUIERES *et al.*, 1994). Comme cela a déjà été rappelé, les nacres ne retiennent significativement que les algues de taille supérieure à 1.7 μm . La rétention ne devient importante qu'au dessus de 3 μm et augmente légèrement jusqu'à 15 μm . Une autre étude a analysé les contenus stomacaux d'un lot de 3 nacres (JONQUIERES *et al.*, *ibid.*). La comparaison avec le contenu de l'eau de mer où ont été prélevées les nacres fait apparaître une sélection des particules selon leur nature et leur taille. Les auteurs concluent de cette étude que "la longueur des particules est le critère de sélection prédominant". "Des particules de 180 μm peuvent être ingérées", "l'optimum de filtration se situe entre 5 et 40 μm ". Les auteurs fournissent p. 25 de leur rapport, 2 équations de courbes modélisant les fréquences cumulées des abondances de particules, classées selon leur longueur, dans l'eau de mer et dans le tube digestif des nacres:

$$Y = 1.05(1-\text{EXP}(-0.017x)) \text{ pour l'eau de mer, et}$$

$$Y = 0.986(1-\text{EXP}(-0.028x)) \text{ pour les nacres}$$

avec Y = fréquence cumulée des particules et x = taille des particules en μm

L'application de ce modèle fait apparaître un enrichissement dans les nacres relativement à l'eau de mer décroissant avec la taille des particules et s'annulant à 40 μm . L'eau de mer est plus concentrée en particules de longueur supérieure à 40 μm que les tubes digestifs des nacres. Les nacres ingèrent donc mal, sinon pas, les particules de plus de 40 μm .

En utilisant les résultats ci-dessus et l'analyse du rapport de JONQUIERES *et al.* (*ibid.*), on peut poser les hypothèses et définition suivantes:

- les taux de rétention des *Isochrysis*, inconnus, mais vraisemblablement proches du maximum sont posés = X . Les autres taux de rétention sont donnés relativement à X .
- les taux de rétention des particules (bactéries, phytoplancton et détritus) $<1\mu\text{m}$ sont ceux des FLB, soit $0.026X$ (Tableau 7).
- les taux de rétention des particules (bactéries, phytoplancton, zooplancton et détritus) compris entre 3 et 35 μm sont ceux des *Isochrysis*, soit X .
- Les particules $> 35 \mu\text{m}$ sont négligées dans le bilan d'ingestion.

Un problème se pose pour les particules comprises entre 1 et 3 μm . Les mesures rapportées par JONQUIERES *et al.* (*ibid.*) sur les particules de cette classe de taille donnent des résultats difficilement utilisables ici, puisque les taux de rétention en dessous de 1.7 μm . n'ont pu être mesurés. On admet que les taux de rétention dans cette classe de taille sont ceux des FLB, ce qui est vraisemblablement une sous estimation.

Ces différents taux de rétention sont appliqués aux valeurs des biomasses de bactéries, phytoplancton, zooplancton et détritus du Tableau 8. On aboutit ainsi à une rétention potentielle¹ par les nacres relativement à la rétention X des *Isochrysis*:

Rétention potentielle de COP d'un type de particules par les nacres = (concentration en COP de ce type de particules dans le lagon) x (son taux de rétention relativement à celui, X , des *Isochrysis*)

¹ Nous nous expliquons au paragraphe suivant sur ce qualificatif



Soit:

- Rétention des particules $<1\mu\text{m} = 0.026X(65.18)$, soit $1.70X$, dont $0.026X(9.3)$, soit $0.24X$ pour les bactéries. avec 65.18 le COP total $<1\mu\text{m}$ et 9.3 le C bactérien $<1\mu\text{m}$ (Tableau 8).
- Rétention des particules de 1 à $3\mu\text{m} = 0.026X(30.04)$ soit $0.78X$, dont $0.026X(4)$, soit $0.10X$ pour les bactéries. avec 30.04 le COP total de 1 à $3\mu\text{m}$ et 4 le C bactérien de 1 à $3\mu\text{m}$ (Tableau 8).
- Rétention des particules de 3 à $35\mu\text{m} = X(32.54)X$ soit $32.5X$, dont $X(2.7)$ pour les bactéries. avec 32.54 le COP total de 3 à $35\mu\text{m}$ et 2.7 le C bactérien de 3 à $35\mu\text{m}$ (Tableau 8).

On fait les constatations suivantes:

1°) Bien que les particules $> 3\mu\text{m}$ représentent moins du tiers de la concentration en particules organiques du milieu, elles constituent plus de 90% de ce que les nacres peuvent ingérer.

2°) Les petites particules $<1\mu\text{m}$ qui dominent dans les lagons d'atolls ne constituent que quelques pour cent de la ration alimentaire des nacres.

3°) Les bactéries rentrent pour moins de 10% dans la ration des nacres. Cette contribution est pour l'essentiel due aux bactéries attachées sur particules.

4°) Les bactéries constituent plus du tiers de la partie vivante de la ration des nacres.

5°) Les particules de la classe 1 à $3\mu\text{m}$, pour laquelle nous n'avons qu'une estimation contestable des taux de rétention, entrent pour une part très faible dans la ration des nacres. Doubler ou tripler leur taux de rétention ne change pas les constatations ci-dessus.

Les bactéries dans la classe de taille supérieure à $3\mu\text{m}$ représentent $9/10^{\text{ème}}$ de la contribution des bactéries. Dans cette classe de taille, leur biomasse connaît d'énormes fluctuations annuelles avec un coefficient de variation de 110% et des extrêmes de 0.2 et 10 mgC.m^{-3} (DUFOUR *et al.*, 1994). L'amplitude de ces variations est sans commune mesure avec celle de la biomasse bactérienne totale dont le coefficient de variation annuel n'est que de 25%. Elle est également bien supérieure à celle du COP total dont le coefficient de variation annuel est de 55% (CHARPY *et al.*, 1994a). Les bactéries dans la classe de taille supérieure à $3\mu\text{m}$ sont en concentration maximum en saison des pluies. A cette époque, les bactéries entrent pour une part supérieure à la moyenne annuelle dans la ration alimentaire des nacres. Lors du cycle annuel réalisé en 1992, cette part devait être maximum en décembre, avec 25 %, selon le calcul indiqué en annexe 3. Au cours de ce même cycle annuel la part minimale des bactéries dans la ration des nacres devait, selon le même calcul, être de 1% en juin.

5.2. Capacité trophique des bactéries à l'égard des nacres

Le paragraphe précédent évalue l'ingestion potentielle, à un moment donné, des bactéries et des autres particules du réseau trophique. Il tient compte à la fois des concentrations moyennes de ces particules dans le milieu lagonaire et de leurs rétentions relatives¹ par les nacres. Il ne tient pas compte des apports de bactéries et autres particules, non plus que de leurs pertes et consommation par les compétiteurs trophiques des nacres.

¹ relative par rapport aux particules bien retenues du type *Isochrysis*.



C'est en ce sens que les rétentions présentées sont dites potentielles (cf. la note 9). Ce sont les rétentions maximales possibles en l'absence d'autres pertes.

L'ingestion réelle de bactéries, intégrée sur une certaine durée, l'année par exemple, ne peut excéder le bilan "apports - pertes (autres que l'ingestion par les nacres)". Le terme apport est essentiellement constitué de la production bactérienne. Les apports du sédiment, de l'océan, des pinacles, de la couronne de l'atoll, ne sont significatifs que localement et/ou sporadiquement (TORRETON et DUFOUR, *in press*). En ce qui concerne les pertes, la sédimentation et les exportations vers l'océan sont négligeables pour le bactérioplancton des lagons semi-fermés ou fermés comme ceux de Tikehau et Takapoto (DUFOUR et TORRETON, 1993). Une perte importante possible, mais mal connue dans les milieux aquatiques en général, est la mortalité naturelle par autolyse, lyse bactérienne et virale. Des lyses virales de 60% de la production bactérienne ont été signalées (PROCTOR et FUHRMAN, 1990). Dans le lagon de Tikehau, les flagellés et les ciliés ingèrent 30% de la production bactérienne (GONZALEZ *et al.*, *in prep.*). La prédation par le plus gros zooplancton n'est pas connue. Négligeable sur les bactéries libres, elle peut être significative sur les bactéries dans la classe de taille supérieure à $3\mu\text{m}$, la plus exploitée par les nacres. Enfin, les nacres sont concurrencées dans leur exploitation de la production bactérienne par les autres bivalves filtreurs (Chama, Spondylus, Tridacna, Pinctada maculata) abondants dans le lagon de Takapoto. Les éléments du bilan de bactéries ne peuvent donc être tous connus. Une seule certitude, la biomasse bactérienne exploitable par les nacres ne peut qu'être inférieure à la production bactérienne.

Les productions bactériennes dans les classes de taille $> 3\mu\text{m}$ et $< 3\mu\text{m}$ sont, dans le lagon de Takapoto, respectivement de 6.5 et $31.8 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ (DUFOUR *et al.*, 1994). En admettant d'après les paragraphes ci-dessus, que les nacres peuvent retenir toutes les bactéries dans la classe de taille $> 3\mu\text{m}$ et 38.5^1 fois moins bien celles $< 3\mu\text{m}$, la production bactérienne potentiellement ingérable par les nacres est de $(6.5 + 31.8/38.5)$, soit $7.3 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$. Soit pour l'ensemble du lagon de Takapoto (83 km^2), une production "potentiellement" ingérable de 606 tonnes de carbone organique par an.

Cette production est à comparer à celle des autres compartiments trophiques pour évaluer son importance. La production phytoplanctonique est, pour une profondeur moyenne du lagon de Takapoto de 23m (ROUGERIE, 1979; SOURNIA et RICARD, 1976) et d'après les données du Tableau 8, de 62.5 et $236.7 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$, respectivement pour les classes de taille $>$ et $< 3\mu\text{m}$. En tenant compte de la discrimination de rétention selon les classes de taille, la production phytoplanctonique potentiellement ingérable par les nacres est de $68.6 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ ($62.5 + 236.7/38.5$). Soit pour l'ensemble du lagon de Takapoto, une production phytoplanctonique potentiellement ingérable de 5694 tonnes de carbone organique par an, 10 fois plus élevée que la production bactérienne potentiellement ingérable. Rappelons encore une fois, que les productions bactérienne et phytoplanctonique effectivement mises à la disposition des nacres sont inférieures. Elles sont augmentées des apports exogènes de l'océan, des apports endogènes des pinacles et du sédiment, mais diminuées des pertes plus importantes par exportation vers l'océan, sédimentation, mortalité naturelle, virale ou bactérienne, et par prédation du zooplancton ou des compétiteurs benthiques de la nacre.

¹ soit $X/0.026X$.



5.3. Conclusion : Rôle des bactéries des lagons dans l'alimentation des nacres

Les nacres retiennent 38 fois moins les bactéries de taille inférieure à 1 μm que les nanoalgues de 3 à 5 μm . Ces bactéries, bien que dominant la biomasse des lagons entrent donc pour une part faible dans la ration alimentaire des nacres en élevage. Il en est différemment des bactéries fixées sur des particules et des grosses bactéries de plus de 3 μm qui sont bien retenues. Mais les bactéries dans cette classe de taille ne sont abondantes qu'en saison des pluies. Elles peuvent alors représenter jusqu'à 25% de la ration en carbone organique particulaire (COP) des nacres. A partir des données obtenues dans différentes classes de taille sur un cycle annuel réalisé à Takapoto en 1992, on estime que les bactéries constituent entre 5 et 10% de la ration de matière organique particulaire des nacres. Les bactéries du fait de leur grande abondance dans les lagons d'atolls déplacent le spectre de taille des particules organiques vers les petites dimensions mal retenues par les nacres. En immobilisant près de la moitié de la matière organique particulaire vivante, la biomasse bactérienne diminue la capacité trophique potentielle des lagons vis à vis des nacres.



TROISIEME PARTIE :
**Etude de la rétention de la matière
organique dissoute (moins de 0,2 µm) par
l'huître perlière *Pinctada margaritifera***

Par :

J. Pagès ⁽¹⁾

avec la collaboration de J.-M. Amouroux ⁽²⁾, D. Buestel ⁽³⁾, P. Dufour ⁽¹⁾,

G. Jonquières ⁽³⁾, S. Robert ⁽³⁾

et la participation de X. Caisey ⁽³⁾, P. Harris ⁽¹⁾, J.-P. Torréton ⁽¹⁾

Nous reprenons ici les mesures effectuées lors de quatre séries d'expérimentations (Octobre 1994, Février, Mars et Août 1995), au cours desquelles nous avons testé l'assimilation par des huîtres d'une matière organique dissoute (MOD) marquée par ¹⁴C. Cette MOD avait été synthétisée par des cultures d'algues unicellulaires. Deux lots différents furent employés.

Dans les organes des huîtres (manteau, branchies, muscle et masse viscérale), nous constatons une première phase d'accumulation du traceur, puis une seconde phase de relargage. Les branchies présentent l'activité spécifique la plus forte; la distribution relative du traceur reste fixe, indiquant l'absence de transfert entre organes. Le maximum d'accumulation

¹ Centre ORSTOM de Papeete

² CNRS, Laboratoire Arago, Banyuls-s-Mer

³ Centre IFREMER de Vairao



est atteint après des durées variables (de 1 à 3 hrs). A ce pic, l'ensemble des organes contient jusqu'à 15 % de la MOD introduite. Ceci ne représente qu'une très faible part du carbone organique des animaux, et donnerait des temps de renouvellement très longs. La phase de relargage peut correspondre, soit à une ré-excrétion de MOD, modifiée, soit plutôt à une minéralisation avec production de CO₂.

Dans l'eau, la concentration de MOD marquée diminue selon une cinétique bi-phasique, avec une phase rapide de une heure au plus, et une phase lente. La moitié de la MOD a disparu en 5 hrs. Cette cinétique ne reflète pas celle observée dans les organes.

Il se confirme que l'huître perlière peut assimiler directement la MOD présente dans le milieu. Pour le milieu, ceci représente un prélèvement important. Dans le bilan énergétique global des animaux, cependant, la MOD ne représente qu'un apport négligeable.

Par ailleurs, les populations bactériennes sont maintenues à un niveau bas, et stable, par les huîtres tout au long des incubations.

1. Rappels

Les eaux oligotrophes ou mésotrophes de la plupart des lagons d'atoll sont souvent caractérisées par des populations planctoniques de petite taille. Plusieurs études sur la nutrition de l'huître perlière indiquent que la rétention des différents composants particuliers (algues monocellulaires de différentes tailles, ou bactéries) est limitée. La concentration des particules capturables semblerait ainsi parfois insuffisante pour justifier la croissance observée. Or la matière organique dissoute (MOD) naturelle est présente à des concentrations absolues largement supérieures à celles des particules, en terme de carbone. La MOD pourrait représenter un apport supplémentaire non négligeable.

Nous avons procédé à plusieurs séries d'incubations ("in vitro") de quelques heures, en suivant l'assimilation d'une MOD marquée au ¹⁴C. Nous rappellerons, pour le principe général, qu'une solution de matière organique dissoute (MOD) "naturelle" est fabriquée par hydrolyse d'une culture d'algues marquées au ¹⁴C. Cette MOD marquée est introduite dans l'eau (préalablement débarrassée de ses bactéries), dès que les animaux ont ouvert nettement leur coquille. Des témoins, destinés à prendre en compte l'activité bactérienne, sont constitués par des coquilles vidées. Après incubation, l'eau est fractionnée, par acidification et filtration, pour déterminer:

- le carbone minéral dissous (total) par différence entre eau brute et eau acidifiée,
- la matière organique dissoute restante, par comptage du filtrat acidifié,
- le matériel particulaire, par comptage sur des filtres

Parallèlement, les animaux sont disséqués pour séparer des groupes d'organes. L'air amené dans les récipients pour oxygénation, pendant toute l'incubation, passe à sa sortie dans une solution de piégeage qui retient le CO₂ (et le ¹⁴CO₂) produit.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matière organique dissoute

En ce qui concerne la MOD marquée au ¹⁴C, nous avons utilisé deux lots, produits selon des protocoles différents et donc sans doute de nature finale différente. Le premier lot fut



utilisé seulement pour les essais d'Octobre 1994; le second lot fut employé pour les trois autres essais.

Par ailleurs, nous avons réalisé en Août un dosage spectrophotométrie de la MOD.

2.1.1. Lot d'Octobre 1994:

La préparation a été effectuée à l'IFREMER/COP, en suivant scrupuleusement les indications de AMOUROUX (comm. pers.). Une culture d'algues monocellulaires (*Isochrysis* aff. *galbana*, souche IFREMER) d'un volume de 2 l a été marquée pendant trois jours par du bicarbonate ($\text{H}^{14}\text{CO}_3^-$, 1 mCi). Une culture test préalable permettait d'espérer que 1,8 mM du ^{14}C (soit 80%) serait fixés. En fait, le marquage est resté faible, le prélèvement de HCO_3^- n'ayant été que de 0,6 mM environ; aucune explication satisfaisante n'a pu être fournie.

Les micro-organismes ont été ensuite hydrolysés (NaOH 2N, puis neutralisation par HCl), donnant une solution ("DO*C neutr") à 1 345 000 cpm par ml. Nous reviendrons sur les problèmes liés à l'hydrolyse alcaline; la neutralisation fut décidée pour y obvier.

D'après nos mesures et comptages sur le filtrat de la culture d'algues, et sur les algues, le carbone organique particulaire initial est marqué à une activité spécifique de 272 μCi (300 000 cpm. ml^{-1} dans 2 l) pour 1,1 mmol. L'extrait "DO*C neutr" contient au total 86 μCi ; si l'activité spécifique est restée constante à travers toutes les étapes de la fabrication, les 140 ml de "DO*C neutr" devraient représenter 0,35 mmol de C; nous aurions alors une concentration finale de 31 $\mu\text{mol}.\ell^{-1}$ de DOC-C dans l'eau d'incubation. Ceci est très largement supérieur aux concentrations naturelles (1 à 3 mg. ℓ^{-1}) observées dans les eaux de mer de la région des Tuamotu.

2.1.2. Second lot:

La préparation de ce lot de matière organique a été réalisée au Laboratoire Arago (Banyuls). Une culture monospécifique de *Pavlova lutheri* est menée pendant 12 jours sous éclairage artificiel avec bullage d'air. Elle est marquée par trois additions successives de 1 mCi de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (CEA) au 3e, 4e et 5e jours. Les cellules sont récoltées par centrifugation, le culot (0,70 g de poids sec final) est rincé, congelé puis autoclavé dans 10 ml H_2O . Après une nouvelle centrifugation, le surnageant est filtré sur membrane Nuclepore 0,2 μm .

Nous obtenons ainsi une solution contenant 0,175 g de poids sec, avec une activité spécifique de 2,6 . 10⁶ dpm par mg de poids sec (soit au total 461 . 10⁶ dpm). Cette solution est lyophilisée pour le transport. Elle fut reprise, à Papeete, dans 40 ml d'eau distillée, donnant la "solution-mère". Un second comptage sur 0,5 ml de solution mère donne 5 443 416 dpm. Une aliquote de 8 ml de solution mère est amené à un volume de 90 ml avec de l'eau distillée. Cette seconde solution est distribuée à raison de 5 ml par enceinte contenant 800 ml d'eau, lors des essais de Février et Mars. D'après le second comptage, en tenant compte des dilutions successives, nous devrions avoir dans l'eau d'incubation une activité initiale de 30 241 dpm par 5 ml (ou 31 460 dpm, d'après le premier comptage, toujours dans 5 ml d'eau d'incubation), soit 4 830 000 dpm par enceinte. Un autre comptage, sur une dilution de solution mère dans de l'eau de mer, donne 4 770 000 dpm par enceinte.

En ce qui concerne la concentration de carbone organique dissous ajoutée (en Février et Mars), la teneur de la solution-mère (175 mg poids sec dans 40 ml) donne une concentration finale de 1,2 mg C. ℓ^{-1} , en admettant que le carbone représente la moitié du poids sec. Cette concentration (ajoutée) est bien de l'ordre des concentrations mesurées dans les lagons d'atoll (TORRETON et PAGES, données non publiées).



Pour les essais d'Août, un trouble étant apparu dans la solution-mère après décongélation, une filtration fut nécessaire. Pour pallier l'éventuelle perte d'activité, nous avons employé le filtrat résultant à une dilution plus faible, arrivant à $10,5 \cdot 10^6$ dpm par enceinte, soit une concentration supplémentaire de $2,6 \text{ mg C.l}^{-1}$.

2.1.3. Dosage spectrophotométrique de la MOD

Nous avons procédé à des mesures en spectrophotométrie UV, qui permettent une estimation semi-quantitative de la MOD. Nous avons employé cette technique, rapide et non-destructive, sur des eaux naturelles avec de bons résultats. Il ne s'agissait donc pas réellement d'une innovation pour nous. Les échantillons (le plus souvent des filtrats) furent conservés à 4°C jusqu'à leur dosage (19/8/95), avant lequel ils furent rapidement réchauffés à la température ambiante (étuve à circulation à 35°C). Les lectures d'absorption furent faites sur un Spectronic 1201 (Milton Roy) en cuve de quartz de 100 mm, avec ligne de base établie sur de l'eau distillée. Douze longueurs d'onde pré-programmées sont balayées automatiquement.

2.2. Huîtres

Un lot d'huîtres provenant de Takapoto a été employé. Les animaux ont été placés, depuis leur arrivée, sur des "filières" suspendues dans le lagon, juste derrière le récif barrière.

Lors de la première expérience (Octobre 1994), les individus employés avaient une taille de 10 à 12 cm (dimension maximale de la coquille). En Février 1995, les coquilles faisaient près de 14 cm. La surface d'une valve est de l'ordre de 100 cm^2 (déterminée par planimétrie gravimétrique sur 6 valves: chiffres entre 103 et 116 cm^2). Pour la série de mars 1995, les coquilles furent ébarbées, afin d'éviter tout contact dérangeant avec les parois des enceintes.

Pour la première et la troisième série, les huîtres furent transférées à proximité du laboratoire, à peu de distance de la côte et donc dans une eau riche en matière organique. Pendant une semaine, elles furent systématiquement manipulées, chaque jour, afin de les "pré-conditionner". Pour la seconde série, en février 1995, elles furent transférées directement du récif au laboratoire. Après brossage soigneux, les animaux furent placés pendant 36 à 48 heures dans un bac d'eau filtrée sur cartouches de porosité nominale $1 \mu\text{m}$. Une oxygénation, par bullage et circulation d'eau, fut assurée.



2.3. Enceintes

Nous avons utilisé des récipients cylindriques en Pyrex, de 14,5 cm de diamètre interne, d'une contenance de 1,2 l. Lors de la première série d'essais (Octobre), les pressions amenées par le passage de l'air à travers les aiguilles de bullage des pièges à CO₂ (dont plusieurs se révélèrent bouchées) ont provoqué des fuites massives. Pour les autres expérimentations, l'étanchéité totale des enceintes fut assurée par un montage à partir de plaques de Plexiglas de 12 mm d'épaisseur (Figure 14). L'usinage des plaques a été réalisé (par J.P.) au moyen d'une mèche extensible. Une flasque s'emboîte sur le récipient Pyrex, la jonction étant assurée soit par du mastic silicone, soit, plus facilement, par une résine époxy (Araldite®) à prise lente. Cette flasque porte une gorge accueillant un joint torique (néoprène cylindrique de 5 mm, collé à la Cyanolite®). Le couvercle est constitué d'une seconde plaque de Plexiglas, pourvue des trous nécessaires au passage des fluides (gaz et liquides).

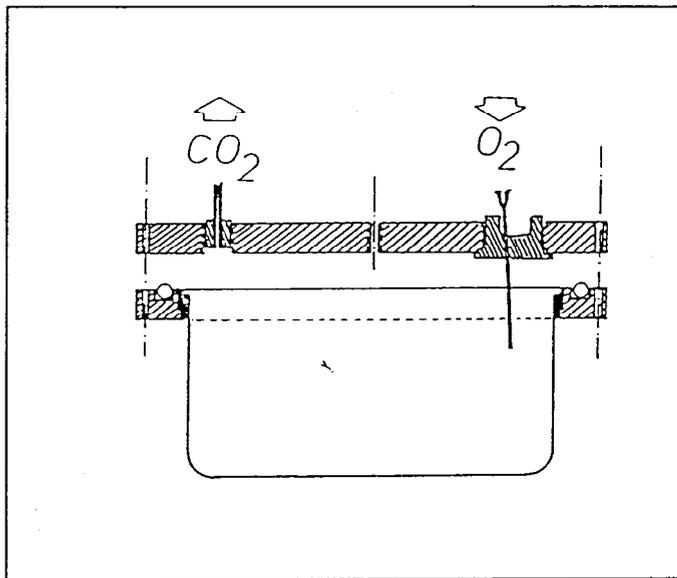


Figure 14. Schéma des enceintes utilisées

Les différentes jonctions sont assurées par le montage de tuyaux et aiguilles hypodermiques employé en octobre 1994. L'aération est assurée par bullage d'air, débarrassé de son CO₂ par barbotage dans 250 ml de NaOH 1 M, à raison d'environ 50 ml par minute dans chaque enceinte ; des variations individuelles sont inévitables en l'absence d'un contrôle fin du débit dans chaque enceinte. Des mesures de débit furent aussi faites en amont de tout le dispositif et à pression ambiante, sans les diverses pertes de charge du système, et ont indiqué un débit global de 2,5 l.min⁻¹ pour l'ensemble des enceintes.

Le CO₂ produit est piégé par barbotage dans une solution de piégeage, sauf en Octobre. Lors de la seconde série, de février 1995, nous avons employé 10 ml d'éthanolamine dans des fioles à scintillation. En mars 1995, afin d'améliorer l'efficacité du piégeage, nous avons employé 15 ml d'éthanolamine dans des tubes à vis de 19 mm de diamètre (externe), donnant un parcours plus long des bulles: 65 mm, contre environ 25 mm avec les fioles à scintillation. Enfin, en Août, nous avons employé dans les mêmes tubes à vis 9 ml d'un mélange de 2 ml d'éthanolamine (Merck, réf. 843) et 7 ml de "glycol" (éthylène-glycol monométhyléther; Merck, réf. 1.00859); ce mélange, et son emploi, sont fort classiques (BUSCAIL et GADEL, 1991).

2.4. Conduite des incubations

Toutes les incubations furent réalisées au Centre IFREMER de Vairao, dans un local non climatisé. Malgré une variation sensible de la température de l'air au cours de la journée (de 28,8 °C à 30,8°C), la température de l'eau dans les enceintes reste stable (27,7°C à 09:00, 27,3°C à 12:30).



Les enceintes sont remplies de 800 ml d'eau filtrée sur cartouches de porosité nominale 0,2 μm . Dans chacune des enceintes, une huître est disposée à plat; le couvercle est assujéti, démarrant par là le bullage d'air. Les caches sont mis en place, et une surveillance périodique de l'ouverture des animaux est assurée. Lors de la seconde série, en février, l'ouverture fut tardive dans la plupart des cas; l'absence de pré-conditionnement peut être une des raisons de ce délai, quasi inexistant lors de la première expérimentation. L'exigüité des enceintes a sans doute aussi joué.

Nous noterons par Δt la durée d'incubation des huîtres en présence de DO*C. Nous désignons par δt le temps que l'eau (de mer, filtrée 0.2 μm) a séjourné dans les enceintes après le remplissage, effectué généralement entre 08:00 et 09:00, selon les séries d'essais.

La solution marquée est injectée ($\Delta t=0$) de 15 à 30 minutes après l'ouverture de chaque animal. L'injection de la solution marquée a été réalisée le plus souvent à travers un tuyau souple ("spaghetti"), afin de moins perturber les animaux. Pour la seconde série, ayant oublié d'insérer les aiguilles voulues (et afin de ne pas risquer des bouchages), nous avons injecté la solution marquée à travers les aiguilles d'aération. La tubulure menant au piège à CO_2 est alors branchée dès que la tubulure d'injection est fermée.

Trois huîtres furent sacrifiées avant incubation; les coquilles vides furent incubées en tant que témoins. Lors de la série de mars 1995, trois huîtres nettement récalcitrantes furent maintenues en incubation pendant 22 heures. Les autres individus ont été incubés pendant des durées allant de 1 heure à 5 heures.

L'incubation est stoppée par passage des huîtres, sorties de leur enceinte, à l'étuve sèche à 110°C pendant 20 à 30 minutes. Les traitements ultérieurs (voir ci-dessous) sont effectués au fur et à mesure.

2.5. Traitements ultérieurs

Nous distinguons, et séparons, différents compartiments dont l'activité sera déterminée:

2.5.1. Eau après incubation

Des aliquotes de 10 ml d'eau non filtrée ("eau totale"), acidifiée et non acidifiée, sont prélevés et stockés à 4°C. Un échantillon de 20 ml est formolé (1 ml de formol 37%, filtré sur filtre Millex-GV stérile 0,2 μm) pour comptages bactériens (comptage par épifluorescence après coloration au DAPI selon PORTER et FEIG, 1980)

Des aliquotes de 15 ou 50 ml sont filtrés sur membrane de porosité 0,2 μm (Nuclepore ou Whatman) et sur filtre GF/F (Whatman) pour séparer la fraction particulaire; le filtrat est acidifié (250 μl de HCl 6 N pour 10 ml).

2.5.2. CO_2 :

Une aliquote de 0,5 à 2 ml d'éthanolamine est mélangé à 2 ml d'éthylène-glycol-monométhyléther et 1 ml de méthanol. Cette solution est comptée en scintillation liquide après addition de 5 ou 10 ml d'Aquasol.

2.5.3. huîtres

La dissection, pratiquée sur les huîtres refroidies, sépare le manteau, les branchies, le muscle adducteur, la masse viscérale, et les divers liquides; ces cinq fractions sont congelées (-20°C pendant 24 hrs), puis lyophilisées. Sur la série de Mars, un léger réchauffement des



échantillons en début de cycle a provoqué l'ébullition des "jus", avec perte fort probables d'une partie.

Après pesée, les organes lyophilisés sont hydrolysés par 10 ml de KOH 2 N à température ambiante (24 hrs) puis à 60°C, 24 hrs. Décoloration par 1 -2 ml H₂O₂ "30 volumes", à 60°C, 24 heures.

Les coquilles, une fois vides, furent traitées de différentes façons. Sur la première série (Octobre), quelques valves furent brisées en plusieurs fragments, et ceux-ci attaqués par HCl concentré (0,5 ml à la fois, vu la vive effervescence); l'extrait, très coloré, fut neutralisé, puis compté. Un essai d'attaque à la soude fut mené sur quelques coquilles de la seconde série: une valve est déposée (face interne vers le haut) dans un récipient plat, et 50 ml de NaOH 2N sont distribués. Après 36 heures, la face externe, ramollie, est raclée mécaniquement puis rincée par un petit volume de soude. Les résultats ne justifient pas une manipulation aussi désagréable. Par contre, les ultra-sons, employés sur des coquilles de la série de Février, semblent efficaces. Chaque valve est introduite dans un sac de polyéthylène, avec environ 100 ml d'eau (du robinet) additionnée de 2-3 % de détergent de laboratoire. Un polyéthylène relativement épais évite les risques de coupures, mais complique (et même interdit) d'évacuer l'air (pompe à main) avant soudure. Nous avons employé un générateur d'ultra-sons VibraCell (modèle VIA, 600 W de puissance consommée) réglé à 80 % de la puissance maximum, émission sur 80 % du cycle, pendant 4 min.

2.6. Comptages de radioactivité

L'activité des diverses fractions fut déterminée par comptage en scintillation liquide (10 ml d'Aquasol; compteur Packard Tri-Carb 1000 TR).

En Février, les filtres (0,2 µm seulement) furent solubilisés dans NaOH 2 N, puis comptés (10 ml Aquasol, sans neutralisation); en Octobre et Mars, les filtres (aussi bien Nuclepore que GF/F) furent comptés directement (10 ou 5 ml Aquasol).

Les comptages "organes" de la série de Février ont été réalisés sur 0,5 ml d'hydrolysats, avec des rendements de comptage non déterminés. Pour les séries d'Octobre et Mars, les comptages "organes" ont été faits sur 5 ml d'hydrolysats. Une première série de comptages avait confirmé le fort "quenching" et le mauvais rendement de comptage dans les solutions très alcalines employées. Nous avons dû procéder à une seconde série de comptages, après recalibration du compteur (étalon externe et standards quenchés prêtés par le LESE). Nous avons finalement dû recourir, sur les échantillons de la série de Mars, à l'emploi d'un étalon interne. Après un premier comptage, nous avons ajouté à tous les échantillons 250 µl d'une solution de travail, dilution de la solution-mère de MOD. Cet étalon interne représentait 46 021 dpm. Les rendements de comptage ont été alors compris entre 5 et 15 %.

En Août, les comptages "organes" ont également posé quelques problèmes. Une première série de comptages était manifestement un échec. Une seconde série de comptages a été effectuée. Les hydrolysats (les 8 ml restants) ont été décolorés par une double addition de H₂O₂ "30 volumes" (0,75 ml, 24 hr à 60°C, puis 0,25 ml (0,5 ml dans les "Viscères"), et 24 hr de plus à 60°C). Le comptage a porté sur des aliquotes de 1 ml, neutralisés par 1 ml de HCl 2N et mélangés à 8 ml d'Instagel (®), United Technologies Packard). L'étalon interne fut alors constitué par 100 µl de DO*C, apportant 177 395 dpm (comptage en triple, sur 100 µl additionnés de 2 ml d'eau, puis 8 ml d'Instagel). Etrangement, cette fois, les chiffres de dpm obtenus par correction automatique de quenching et ceux recalculés avec étalon interne sont parfaitement en accord.



3. Résultats

3.1. Bactéries

Un point intéressant a été obtenu par le suivi des populations bactériennes, lors des essais de Février et Mars. Dans les enceintes témoins (coquilles seules) le nombre de bactéries atteint $2,5 - 4 \cdot 10^6 \text{ ml}^{-1}$ en 6 ou 7 heures. Par contre, une huître maintient la population bactérienne à des chiffres, proches du niveau initial, d'environ $0,3 \cdot 10^6 \text{ cellules. ml}^{-1}$. Ce contrôle s'effectue pratiquement quelle que soit l'activité de l'huître (pour autant que nous puissions la déterminer), mais n'a bien évidemment pas lieu si l'huître reste fermée (spécimen n° 15 de Février). La prolifération en l'absence d'huître aboutit à des organismes de taille relativement importante ($\sim 2 \mu\text{m}$). La présence des huîtres ne permet qu'une population de petite taille ($0,5 \mu\text{m}$ environ).

Tableau 9. Abondance des bactéries après incubation (chiffres en $10^3 \text{ cellules.ml}^{-1}$)

Δt	1 hr	2 hr	3 hr	5 hr	22 hr	témoins(@)
Février	597	328		195		3 500
	230	228		315		2 487
	2 103*	413		560		4 332
Mars	213		207	218	338	4 235
	220		232	314	571	3 739
	201		230	315	289	2 405

(*) huître restée fermée, inactive, après ouverture passagère

(@) en Février, $\Delta t=6 \text{ hr}$; en Mars, $\Delta t=7 \text{ hr}$

3.2. Matière organique dissoute

Nous avons constaté, lors de tous les essais, une décroissance de l'activité totale de la MOD (marquée) restant dans l'eau après incubation. Nous ferons la distinction entre les enceintes témoins et celles contenant des animaux. Mais nous présenterons tout d'abord les résultats semi-qualitatifs obtenus en spectrophotométrie, qui donnent un autre type d'indication sur l'évolution de la MOD totale (marquée ou non).



3.2.1. Spectrophotométrie (essais d'Août)

L'eau de mer filtrée sur cartouches $0,2 \mu\text{m}$, et sans addition de DO^*C , présente le spectre classique, linéaire en semi-logarithmique. La pente du spectre, S^* , est de 0.0216 nm^{-1} , pour une absorption à 254 nm (A_{254}) de 0.70 m^{-1} . Ces valeurs sont très analogues à celles observées dans les lagons "moyens" des Tuamotu tels que Nihiru, et la concentration en DOC

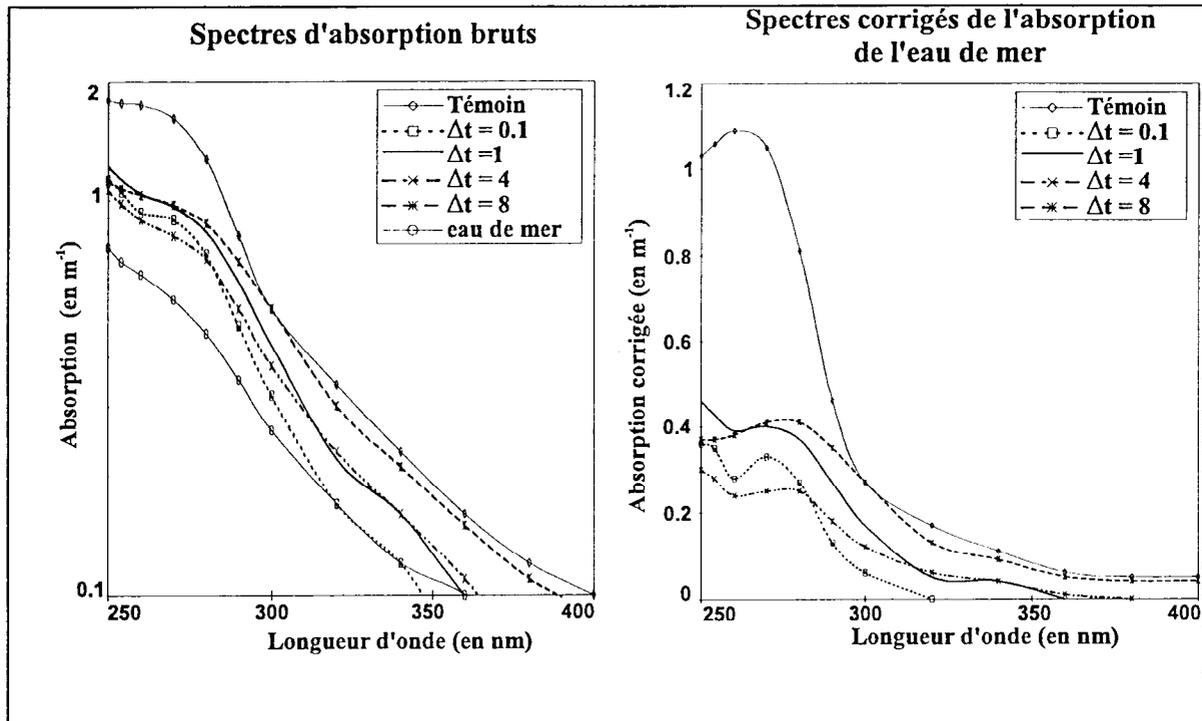


Figure 15. Spectres d'absorption de la matière organique dissoute (absorption brute et absorption corrigée de l'absorption de l'eau de mer).

serait de l'ordre de $1,5 \text{ mg DOC-C.l}^{-1}$. Il est à remarquer que nous obtenons un spectre absolument inchangé après un séjour de 28 heures.

Toutes les enceintes contenant des nacres (et DO^*C) présentent un spectre qui s'écarte de celui de l'eau de mer, avec le plus souvent deux pics, l'un au-dessous de 250 nm , l'autre vers 275 nm . Nous pouvons distinguer deux groupes, l'un avec $\Delta t = 0.17$ et $\Delta t = 1$ (3 enceintes), l'autre avec les 5 autres enceintes, pour Δt entre 2 et 4 hrs. Si nous négligeons l'enceinte #10 (isolée, et dont l'huître eut un comportement particulier), il semble bien que la concentration en DO^*C (une fois soustrait le spectre "eau de mer") varie entre $\Delta t=1$ et $\Delta t=2$, mais reste stable par la suite (entre $\Delta t=2$ et $\Delta t=4$).

Il faut mettre à l'écart l'échantillon "2+5", avec $\Delta t=0$ mais $\delta t = 8$. Il s'agit d'eau de mer ayant contenu des huîtres (pas ou peu ouvertes pendant leur séjour), mais n'ayant pas reçu d'addition de DO^*C . Le spectre différentiel ne présente qu'un pic très large vers 280 nm , et le pic en-deça de 250 nm n'apparaît pas.

Les trois enceintes "témoins", renfermant des coquilles vidées, présentent un spectre très particulier, avec une forte concentration de DOM qui donne un pic vers $260\text{-}265 \text{ nm}$. Cette DOM provient assez évidemment des huîtres sacrifiées, malgré le rinçage soigneux (eau de mer " $0,2 \mu\text{m}$ ") auquel nous avons procédé avant de placer les coquilles vidées dans les enceintes. Nous rappellerons

a) que ces mesures furent faites en fin d'incubation, soit 6 heures après introduction; la concentration au départ était sans doute plus forte;



b) que l'addition de DO*C a bien eu lieu aussi dans ces enceintes témoins. Il faudrait donc défalquer la contribution de DO*C pour arriver à la DOM uniquement due aux liquides organiques provenant des animaux sacrifiés.

3.2.2. Enceintes avec huîtres

Nous observons, comme déjà signalé, une décroissance générale de Q^*_t , activité de la MOD restante dans l'eau à la fin de l'incubation. Cependant, les détails de cette évolution varient selon les séries d'essais.

Tableau 10. Table des symboles

*CID	activité du carbone minéral dissous dans l'eau (différence entre eau brute et eau brute acidifiée)
δt	temps de séjour de l'eau dans les enceintes après remplissage
Δt	durée de l'incubation d'une huître en présence de DO*C ($\Delta t < \delta t$)
ΔQ^*	décroissance de l'activité (MOD) dissoute: $\Delta Q^*_t = Q^*_t - Q^*_0$
Q^*_t	activité de la matière organique dissoute restant dans l'eau (filtrat acidifié) au temps Δt
ΣCO_2	activité du CO_2 total produit, dissous et gazeux
ΣOrg	activité totale dans les organes (branchies, manteau, muscle et viscères)
$\Sigma \Sigma Q^*$	somme des activités dans les divers compartiments identifiés, sauf l'eau; en théorie, $\Sigma \Sigma Q^* = - \Delta Q^*$
*VAL	activité relarguée par une seule valve

3.2.2.1. Octobre

L'activité introduite au départ (Q^*_0) était de l'ordre de 13 500 000 cpm dans chaque enceinte. Nous constatons une diminution assez régulière de l'activité présente dans l'eau (non re-filtrée) au cours de l'incubation. L'évolution de l'activité totale contenue dans l'eau, Q^*_t , est linéaire sur les cinq heures ($Q^*_t = 12\,063\,343 - 1043 \cdot \Delta t$; $r = -0,946$, $n = 10$).

3.2.2.2. Février

Les chiffres de cette série sont assez fortement dispersés. Les valeurs moyennes, pour autant qu'elles aient un sens, donnent une évolution peu claire, mais certainement non linéaire, à la différence de la série précédente.

Nous aurions une chute brutale de la MOD au cours de la première heure, avec un taux de disparition de 0,52 hr⁻¹. en admettant une décroissance exponentielle. Durant le reste de l'incubation, la concentration de MOD résiduelle serait assez stable et de l'ordre de 60 % de la concentration initiale. Nous pouvons, à la limite, calculer pour cette seconde phase la régression : $\ln Q^*_t = \ln(3,217) - 0,0632 \cdot \Delta t$ ($r = -0,782$, $n=8$; $P < 0,05$).

3.2.2.3. Mars

Dans les trois sous-compartiments aqueux (eau brute, eau acidifiée, et filtrat acidifié), l'activité totale par enceinte (Q^*_t) décroît au cours de l'incubation, passant de 4,8 . 10⁶ dpm (à t_0) à près de 2 . 10⁶ dpm à $t+5hr$ et environ 1 . 10⁶ dpm à $t + 22 hr$. Il faut noter que la décroissance est très rapide pendant la première heure, puis ralentit.

La théorie voudrait une décroissance exponentielle, mais ceci seulement dans le cas d'un seul substrat homogène et d'un seul organisme utilisant ce substrat (voir Discussion). Nous avons tenté une régression de $\ln Q^*_t$ en fonction du temps sur l'ensemble des points (y compris t_0). Nous obtenons certes une équation qui semble plausible ($\ln Q^*_t = \ln Q^*_0 - 0,142 \cdot \Delta t$).



Δt , avec $Q^*_0 \sim 4,1 \cdot 10^6$ dpm) mais la corrélation est assez mauvaise ($r = -0,90$) et, surtout, la courbe de régression est fort éloignée des points expérimentaux. Nous devons alors considérer un modèle en "multiple G", avec au moins 2 taux de disparition (soit 2 substrats, soit 2 prédateurs). Il est certain que la déconvolution ("curve peeling") est risquée vu le faible nombre de données. Nous poserons cependant *a priori* la relation : $Q^*_t = Q^*_0 [\exp(-k_1.t) + \exp(-k_2.t)]$

Nous avons alors, avec Q^*_t en 106 dpm et t en heures:

- pour $1 \text{ hr} < \Delta t < 5 \text{ hr}$: $\ln Q^*_t = \ln(3,19) - 0,0798 \cdot \Delta t$ ($r = -0,983$)

- pour $0 \text{ hr} < \Delta t < 1 \text{ hr}$: $\ln Q^*_t = \ln(4,80) - 0,47 \cdot \Delta t$

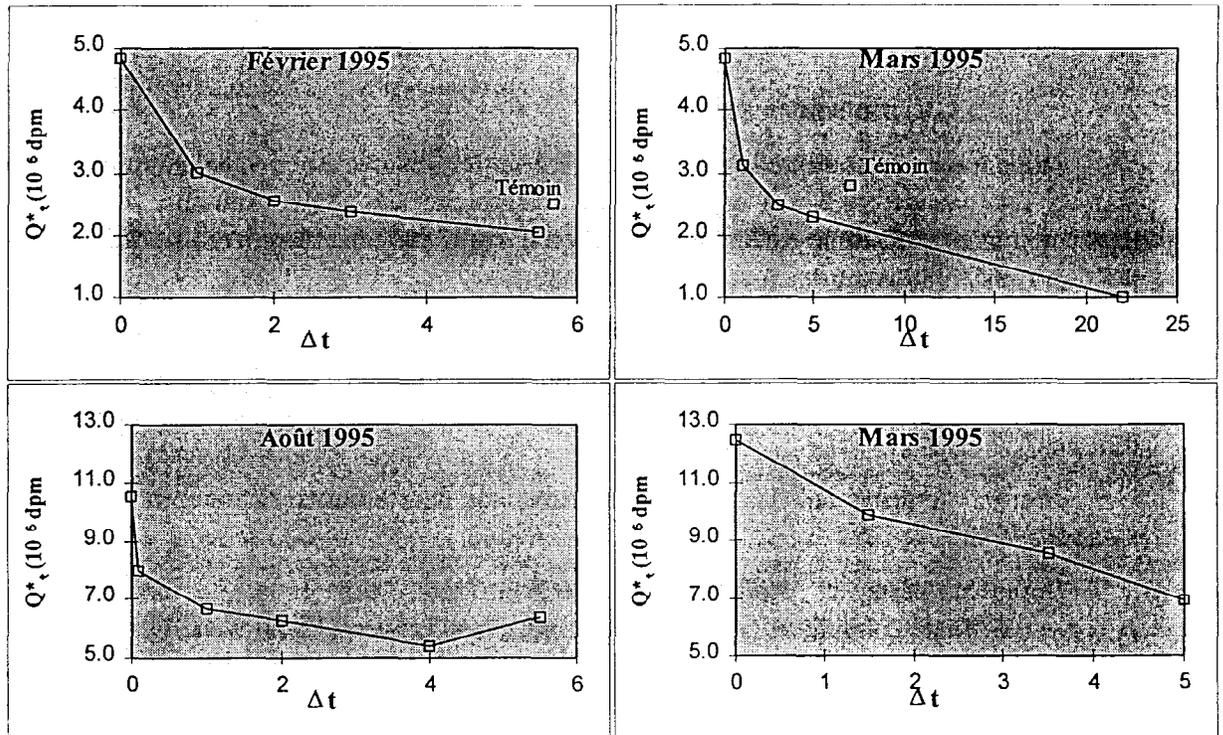


Figure 16. Diminution de l'activité de la matière organique dissoute restant dans l'eau.

3.2.2.4. Août

Les activités totales par enceinte (Q^*_t , en 103 dpm) restent dans l'ensemble assez bien groupées sur les triplicats. De la même façon que pour plusieurs séries antérieures, nous sommes amenés à décomposer l'évolution de Q^*_t en deux phases. Sur les filtrats, qui représentent en théorie la seule matière organique dissoute:

A - phase rapide initiale

Sur la période $\{0 < \Delta t \leq 1 \text{ hr}\}$ donc en n'incluant pas la valeur de Q^*_0 à $\Delta t=0$:

$$\ln Q^*_t = \ln(8\,269) - 0,214 \cdot \Delta t \quad (r = -0,98 \text{ pour } n = 4)$$

ou, en ramenant les Q^*_t en % de Q^*_0 , une ordonnée à l'origine de 78,5 %. L'inclusion de Q^*_0 donne une pente et une ordonnée à l'origine excessives: $\ln Q^*_t = \ln(15\,670) - 1,037 \cdot \Delta t$ ($r = -0,98$ pour $n = 4$). Il faut relever que l'échantillon (isolé, malheureusement) $\Delta t=0,17$ présente des activités nettement plus faibles que Q^*_0 , "théorique" et des différences déjà très fortes entre les différentes fractions aqueuses: 9% de Q^*_0 entre eau brute et eau acide, et 8%



de Q^*_0 entre eau acide et filtrat acide, soit un "déficit" de 24% de Q^*_0 entre le filtrat (acide) et Q^*_0 .

B - phase lente ($t \geq 1$ hr) :

En ne considérant que les enceintes avec huîtres, nous obtenons une bonne corrélation: $\ln Q^*_t = \ln(7235) - 0.0713 \cdot \Delta t$ ($r = -0.907$ pour $n = 9$), ou, en ramenant les Q^*_t en % de Q^*_0 , une équation (anormalement différente) : $\ln Q^*_t = \ln(68.2\%) - 0.0703 \cdot \Delta t$ ($r = -0.947$ pour $n = 9$).

Nous reviendrons sur cette cinétique bi-phasique, mais nous pouvons remarquer ici qu'elle permet un bon ajustement des courbes avec les points expérimentaux (bien groupés pour chaque triplicat), alors qu'une seule exponentielle ne donnerait qu'un ajustement très approximatif.

3.2.3. Enceintes témoins

Nous avons relevé que le fait même d'introduire les coquilles vidées apporte (du moins d'après les dosages d'Août) une quantité importante de MOD animale. Les conditions expérimentales sont donc différentes selon qu'il s'agit des enceintes avec huîtres vivantes ou des "témoins". Nous aurons à considérer ce point.

Dans les témoins de Février, si nous admettons une décroissance exponentielle, le taux de disparition serait de $0,084 \text{ hr}^{-1}$. Ces témoins donnent des chiffres analogues à ceux de Mars et pourraient leur être combinés, donnant un taux global de $0,089 \text{ hr}^{-1}$ pour l'ensemble des témoins.

Pour les témoins de Mars, nous admettons une décroissance exponentielle avec un taux k_3 de $0,079 \text{ hr}^{-1}$.

Pour la série d' Août, sur les échantillons "eau brute", nous obtenons : $\ln Q^*_t = \ln(88,4\%) - 0,0204 \cdot \Delta t$ ($r = -0,862$ pour $n = 7$) avec Q^*_t en % de Q^*_0 . Là aussi, les valeurs de Q^*_t dès $\Delta t = 0.17$ sont trop différentes de Q^*_0 pour que nous puissions inclure ce chiffre initial ("théorique") dans la régression. Avec les filtrats, en nombre plus faible encore (4 prélèvements), nous arrivons à $\ln Q^*_t = \ln(76,3\%) - 0,0415 \cdot \Delta t$, toujours en admettant une cinétique monophasique.

3.3. Evolution du carbone minéral

Le métabolisme de la matière organique produit du carbone minéral. La différence d'activité entre eau brute et eau acide indique la quantité de "carbone inorganique dissous" restant dans l'enceinte d'incubation, $*CID$. Une partie du carbone minéral se retrouve sous forme de CO_2 , que nous piégeons. L'activité de cette dernière fraction reste très faible, dans tous les essais, par rapport à celle du $*CID$. Pour simplifier, nous considérerons donc surtout l'évolution du carbone minéral total, ΣCO_2 .

Nous n'avons pas de mesures pour les essais d'Octobre.

Les chiffres de $*CID$ pour la série de Février sont extrêmement dispersés, et parfois même négatifs aux incubations les plus courtes. L'activité atteint environ $0.5 \cdot 10^6$ dpm après 5 ou 6 heures. La tendance générale est analogue à celle de Mars, avec une augmentation du CID accumulé, et des témoins alignés avec les autres enceintes. Malgré la forte dispersion, nous pouvons décrire l'évolution du $*CID$, afin d'uniformiser les expressions, par une régression linéaire ($*CID = 32,2 \cdot t + 340$) mais la corrélation n'est pas significative ($r = 0,74$,



n = 5). Au niveau du CO_2 , les activités retrouvées dans l'éthanolamine sont extrêmement faibles, et erratiques, et ne seront pas prises en compte.

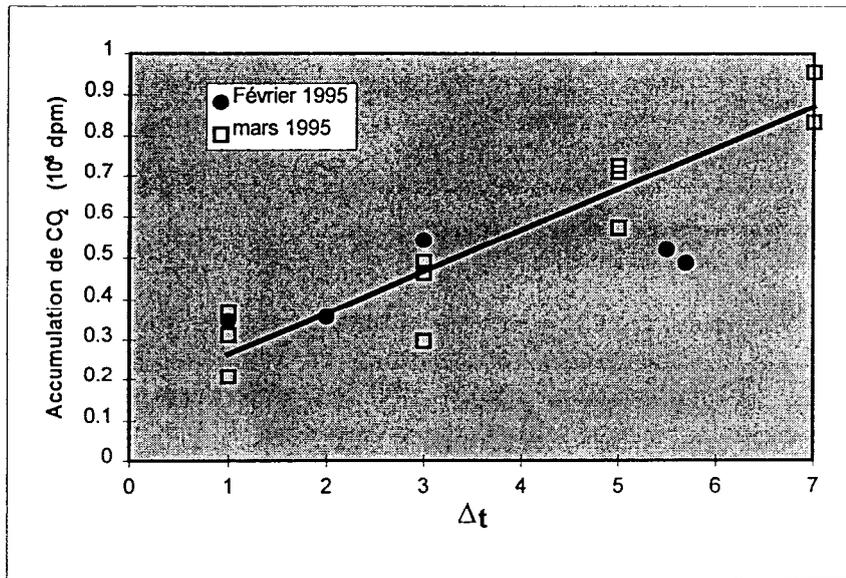


Figure 17. Augmentation du carbone minéral

*CID = $166,7 + 90,83 \cdot t$ ($r = 0,93$, $n = 12$). L'ordonnée à l'origine est différente de zéro. Les incubations poursuivies sur 22 hrs montrent un taux d'accumulation de CID plus faible. De prime abord, pour cette série de Mars, l'évolution au cours du temps de l'activité piégée dans l'éthanolamine semble satisfaisante, avec une augmentation régulière, pendant les 22 heures d'incubation des enceintes avec huîtres (Tableau 11). Les témoins ($t + 7$ h) donnent des chiffres plus faibles. Nous devons signaler cependant que les données pour $t+22$ hr sont peu sûres; en effet, le bullage (d'air, et donc de CO_2) a stoppé, à un moment et pour une durée indéterminés, entre $t + 10$ h et $t + 21$ h. Le CO_2 entraîné, et piégé dans l'éthanolamine, reste très faible par rapport à la quantité totale, ΣCO_2 . Celle-ci montre une augmentation linéaire au cours du temps: en exprimant ΣCO_2 en 103 dpm, nous avons: $\Sigma\text{CO}_2 = 96,4 \cdot t + 173,6$ ($r = 0,94$, $n = 12$). L'ordonnée à l'origine est différente de zéro.

Pour la série d'Août, les chiffres de *CID des répliques sont raisonnablement groupés. Cependant, l'évolution au cours des incubations montre certes une augmentation, au niveau des moyennes, mais sans qu'une cinétique définie ne soit apparente. Dans les seules enceintes avec huîtres, l'augmentation de DIC* (en 103 dpm, sur les moyennes) peut être considérée comme linéaire: *CID = $350 \cdot \Delta t + 206,7$ ($r=0,94$ pour $n = 4$). Les enceintes témoins (avec coquilles vidées) s'alignent bien dans cette tendance générale: *CID = $266,9 \cdot \Delta t + 303,7$ ($r = 0,924$ pour $n = 5$).

Le gaz carbonique piégé dans l'éthanolamine (CO_2) montre des activités faibles (par rapport au *CID), comme lors d'autres essais. Cependant, ces valeurs sont bien groupées et fournissent une évolution temporelle plausible, avec une augmentation régulière. Une régression linéaire donne une bonne corrélation ($r = 0,95$ pour $n = 8$), mais amène à une ordonnée à l'origine négative ($\text{CO}_2 = 10\ 864 \cdot \Delta t - 11\ 371$). Sur l'ensemble des points, une régression semi-logarithmique est plus satisfaisante ($\ln \text{CO}_2 = 0,925 \cdot \Delta t + \ln(896)$; $r = 0,958$ pour $n = 8$) quant à l'ajustement. Cependant, en fonction de l'évolution de l'activité dans les organes (voir plus bas), il est probable qu'il faille distinguer 2 phases de production du CO_2 , chaque phase étant décrite par une relation linéaire arithmétique. Pour essai:

Dans la série de Mars, nous voyons que le *CID dissous, non évacué malgré le bullage, augmente régulièrement, sur les premières sept heures des incubations, jusqu'à près de $0,8 \cdot 10^6$ dpm. Les enceintes témoins s'alignent bien avec les enceintes contenant des huîtres. L'évolution de l'activité du *CID, (exprimée en 103 dpm) peut être décrite jusqu'à $t + 7$ hrs par une régression linéaire :



sur 0 - 1 hr: $\text{CO}_2 = 1\,569 \cdot \Delta t + 0$ ($n = 3$)

sur 2 - 4 hrs: $\text{CO}_2 = 12\,249 \cdot \Delta t - 16\,219$ ($n = 6, r = 0.932$)

avec intersection à $\Delta t = 1,52$ et $\text{CO}_2 = 2\,383$ dpm

Par ailleurs, le seul chiffre de CO_2 disponible pour les enceintes témoins (#15, $\Delta t = 5,5$) reste relativement faible. L'allure générale des points indique que l'éthanolamine ne semble pas saturée à $\Delta t=4$.

3.4. Evolution dans les organes des huîtres

3.4.1. Série d'Octobre

Dans l'ensemble des quatre "compartiments" anatomiques et fonctionnels, l'activité évolue de façon complexe (fig. 2): augmentation jusqu'à 3:30 hrs, puis décroissance. Ce caractère "bi-phasique" est plus ou moins marqué selon l'organe considéré.

En valeur absolue, les branchies sont les plus fortement marquées (de 9 000 à 70 000 dpm) tandis que le manteau présente une faible activité (1 000 à 15 000 dpm); le comptage reste donc toujours très possible. La contribution relative des 4 compartiments varie au cours du temps: l'importance des branchies et du manteau tend à diminuer, tandis que le marquage relatif des muscles augmente. L'activité totale fixée dans les huîtres présente bien entendu la même évolution bi-phasique que les différents compartiments, avec un maximum ($\sim 200\,000$ dpm) à 3:30 hrs.

En considérant l'activité spécifique (en dpm par mg de poids sec), nous constatons la même cinétique bi-phasique, mais avec une très forte variabilité entre individus (fig. 3). Dans l'ensemble, cependant, les branchies apparaissent comme l'organe le plus fortement marqué, et qui présente le plus nettement une évolution bi-phasique (maximum de 200 dpm.mg-1, retombant à 100 dpm.mg-1). Le manteau est, là aussi, l'organe le moins marqué (30 dpm.mg-1 au mieux), assez proche du muscle (~ 40 dpm.mg-1).

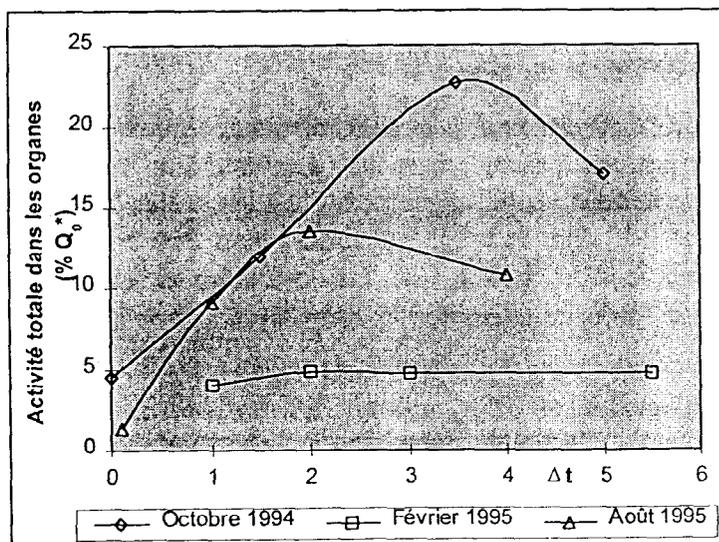


Figure 18. Evolution de l'activité totale dans les organes

(particulièrement au niveau des branchies), mais elle reste le seul recours. Nous obtenons ainsi une nouvelle série de valeurs. Le schéma général n'est pas fondamentalement modifié: Nous

Des doutes quant à l'efficacité de la correction de quenching appaurent lors de la série de Février, et surtout celle de Mars. Nous avons alors déterminé, par étalons internes, une efficacité moyenne de comptage (voir ci après). Nous avons repris les mesures des expérimentation d'Octobre, dont nous n'avions pas conservé les échantillons, en prenant les rendements de comptage moyens (par organe) de l'expérimentation de Mars. Cette démarche n'est, certes, guère satisfaisante au vu des très fortes différences que nous avons constaté



avons toujours une augmentation d'activité dans tous les organes jusqu'à $t + 3,5$ hr, puis une décroissance. L'activité totale dans les organes passe par un maximum de 28 % de Q^*0 .

3.4.2. Séries de Février et Mars

Nous avons procédé aux comptages, en scintillation liquide, avec une correction de quenching automatique basée sur les "standards quenchés" habituels. Avec cette procédure, l'expérimentation de Février avait donné une activité totale, dans les 4 fractions organiques des huîtres, de l'ordre de 200 000 dpm, sans aucune tendance temporelle du fait d'une très forte dispersion. De même, l'expérimentation de Mars n'était guère plus convaincante: nous retrouvons environ 50 000 dpm dans l'ensemble des 4 fractions, et la dispersion interdisait à nouveau de déceler une tendance temporelle.

Des doutes croissants quant à l'efficacité de la correction de quenching nous ont fait recourir à l'emploi d'étalons internes (voir "Matériel et Méthodes") pour la série de Mars, dont nous avons conservé les échantillons. Nous avons pu constater que le rendement de comptage était de l'ordre de 10%, mais avec de très fortes variations: pour $n = 12$:

	bran	mant	visc	muscle	"jus"
moy	11.0	15.3	4.3	7.2	12.6
σ	7.5	3.2	2.2	3.1	6.8
n° 13	12.4	13.1	17.1	16.0	

Un essai parallèle, à partir d'organes non marqués (individu n° 13 de Mars), fournit des chiffres assez différents (voir ci-dessus).

Dans ces conditions, les activités corrigées de l'expérimentation de Mars donnent une image complexe, mais interprétable. Nous devons en effet distinguer deux séries, une série "haute", avec de fortes activités, représentée par un seul individu à chaque durée d'incubation, et une série "basse", avec des activités plus faibles. Cette divergence peut correspondre à une différence de comportement, ou de métabolisme, entre animaux. Nous devons revenir sur ce point.

Tableau 11. Expérimentations de Mars : Activité dans les compartiments "huître"
Activité totale, en 103 dpm par enceinte

Δt n°	Série "haute": un seul individu par durée				Série "basse": moyenne sur deux			
	1 hr	3 hr	5 hr	22 hr	1 hr	3 hr	5 hr	22 hr
	1	10	4	12	6, 9	2, 7	5, 8	3, 11
branchies	791	270	482	220	365	241	120	69
manteau	62	97	72	67	43	76	65	34
muscle	137	465	74	49	63	75	56	50
viscères	1 140	319	423	63	256	106	326	169
total (ΣOrg)	2 131	1 151	1 051	899	727	498	567	322
% de Q^*0	44	24	22	8	15	10	12	7



Pour la série "haute", il semblerait qu'apparaisse une décroissance régulière de l'activité ΣOrg . Nous ne pouvons cependant obtenir une corrélation significative entre ΣOrg (exprimée en 103 dpm) et le temps, ni par une forme linéaire ($\Sigma Org = 2\,254 - 270 \cdot t$ pour $n = 3$), ni par une forme exponentielle ($\ln \Sigma Org = \ln(2\,330) - 0,18 \cdot t$, $n = 3$). L'inclusion du résultat de $t + 22$ h péjore encore la corrélation. Malgré cela, les chiffres indiqueraient une absorption très rapide (en moins d'une heure) d'une part importante du marqueur, puis un relargage progressif. Pour la série "basse", bien que ΣOrg diminue légèrement sur les 5 premières heures ($\Sigma Org = 645 - 14,9 \cdot t$, avec ΣOrg , en 103 dpm), la relation n'est significative (à 95%) qu'en incluant les données de $t + 22$ h ($\Sigma Org = 645 - 14,9 \cdot t$, $r = -0,74$, $n = 8$).

Lors des essais de Février, la méthodologie de comptage était légèrement différente (comptage sur aliquotes) et nous n'avions pas conservé les échantillons. Nous ne pouvons donc tenter une correction pour rendement de comptage.

3.4.3. Série d'Août

Pour un Δt donné, les chiffres sont assez homogènes, mais nous observons deux cas où un individu présente des activités plus faibles que les deux autres du groupe (voir $\Delta t=1$ et $\Delta t=4$). Le poids sec total n'offre rien de remarquable, et nre peut justifier ces faibles absorptions. Par contre, dans les deux cas (#6 et #12), la répartition de l'activité entre les divers organes est aberrante, avec une forte quantité de traceur dans le manteau. Ceci pourrait être dû à une erreur simpliste à la dissection; mais la diminution sur l'activité totale n'est pas explicable ainsi. L'activité réelle d'une huître serait ainsi variable, et non liée au degré d'ouverture des valves.

En fonction du temps, nous observons pour tous les organes un maximum d'activité à $\Delta t=2$ (fig. 3). La diminution à $\Delta t=4$ est peu nette pour la fraction "Manteau", et bien marquée pour les "Muscle" et "Viscères". La distribution de l'activité fixée entre les différents organes semble demeurer identique, du moins dans les limites de la précision du calcul. Nous aurions ainsi, comme lors de la première série d'essais, une évolution simultanée (ou parallèle ?) dans les différents groupes d'organes.

D'après l'activité spécifique du *COD, nous estimons que le maximum d'absorption de MOD représente la fixation d'environ 0,25 mg de carbone. Il s'agit bien sûr d'un équilibre dynamique, et cette valeur n'est donc qu'instantanée. Sur l'ensemble de l'incubation, la quantité totale (intégrée sur le temps) sera nécessairement plus importante. Il est à relever que la MOD fixée représente (en valeur instantanée) de 10 à 14 % environ de Q_0^* .

La distribution des dpm dans les quatre "organes" est assez constante, à part les deux exceptions signalées plus haut.

3.5. Evolution dans la phase particulaire

Lors de la série d'Octobre, l'activité de la phase particulaire augmente au cours des incubations. Les particules retenues sur un filtre GF/F représentent, en fin d'incubation, environ 170 000 cpm au total. L'activité retenue sur un filtre $0,2 \mu m$ n'a été mesurée qu'après 5 hrs; rapportée au volume total, cette fraction " $0,2 \mu m$ " a une activité très comparable ($\sim 150\,000$ cpm) à celle de la fraction "GF/F". Il est à relever que cet accroissement de l'activité "GF/F" ne semble pas être linéaire : le taux de fixation s'accélère au cours de l'incubation. Une régression arithmétique linéaire donne certes une corrélation assez bonne ($r = 0,91$), mais l'ajustement est meilleur avec une équation semi-logarithmique: en exprimant l'activité



particulaire ([part.]) en 103 dpm, nous avons $\ln [\text{part.}] = 0,384 \cdot \Delta t + \ln (23,3)$ ($r = 0,96$, $n = 9$).

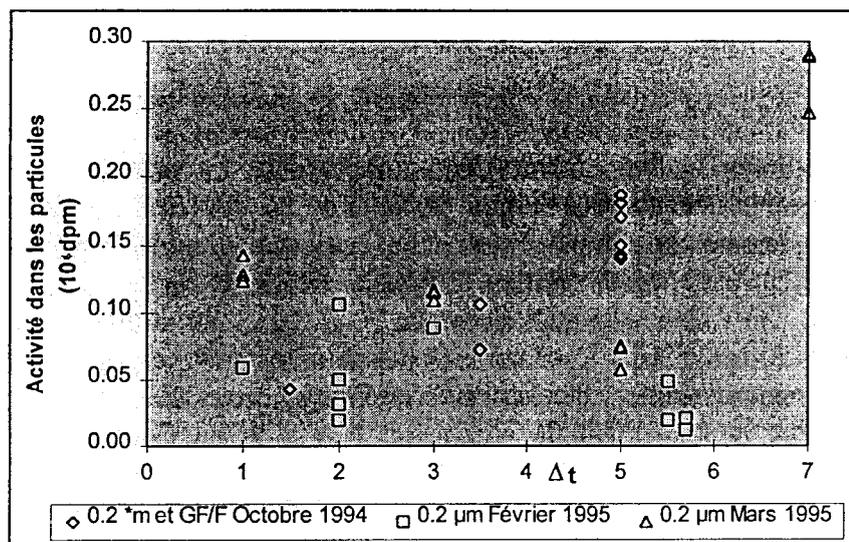


Figure 19. Augmentation d'activité dans la phase particulaire

sur les filtres tend à décroître pendant les incubations. A $t + 1$ hr, nous avons environ 3 % de Q^*_0 sous forme de particules fines ($0,2 \mu\text{m}$). Tout se passe comme si une fraction du marqueur avait été introduite sous forme de particules fines ($\sim 0,5 \mu\text{m}$) qui seraient progressivement éliminées par les huîtres. A l'opposé de cette diminution, les témoins présentent une activité particulaire importante (environ $300 \cdot 10^3$ dpm, soit près de 6% de Q^*_0), sous une forme relativement grossière.

Tableau 12. Série de Mars 1995: Activité particulaire (en d.p.m., total par enceinte; moyennes)

Δt	1 hr	3 hr	5 hr	22 hr	témoins
0,2 μm	131 200	112 285	68 338	57 511	275 240
GF/F	57 031	53 984	33 701	33 376	321 279

Ces observations nous ont amenés à examiner plus attentivement la solution-mère de matière organique "dissoute" employée. Après décongélation, un louche persiste. Nous avons refait une dilution, dans les mêmes conditions que lors des essais, de cette solution-mère dans de l'eau de mer vieillie re-filtrée sur GF/F. Cette solution de travail, analogue à celle que nous avons injectée dans les enceintes, contient bien une phase particulaire dont la fraction GF/F représente 10,4 % de l'activité totale.

Nous avons éliminé ce précipité avant l'essai d'Août. Cependant, lors de ces essais, l'évolution des activités liées aux particules ne montre pas de tendance reconnaissable, aussi par le fait que les chiffres sont très dispersés.

3.6. Compartiments annexes

La somme des activités retrouvées dans les compartiments identifiés ci avant ne permet pas de boucler un bilan. En outre, la rapide diminution de Q^*_t pourrait être due à une simple

Les activités particulières mesurées en Février ($0,2 \mu\text{m}$) donnent des chiffres très dispersés, même entre réplicats, et faibles qu'en Mars. Il est probable que la méthodologie alors employée (hydrolyse alcaline des filtres Nuclepore, puis comptage sur une aliquote) soit à l'origine de ces défauts.

Pour la série de Mars, l'activité recueillie



adsorption dans des compartiments non explorés. Nous avons été amenés à examiner quelques "compartiments annexes", dont le principal est la surface externe des valves.

3.6.1. "Jus"

Les divers liquides et humeurs contenus dans la coquille lors de la dissection (le "jus", dans nos tableaux) correspondent à un mélange d'eau de mer et de divers mucus ou débris. Ce "jus" n'a *a priori* guère de contribution active, mais doit être comptabilisé. Le volume d'eau retenu dans la coquille étant variable, aucune distribution particulière ne devrait apparaître. Pour les essais de Mars, le rendement de comptage est assez mauvais, comme dans les compartiments "huîtres" et pour la même raison (milieu fortement alcalin et pigmentation). Nous trouvons, après correction, une valeur moyenne d'environ 300 . 103 dpm au total, soit l'activité contenue dans environ 50 ml d'eau . Ceci correspondrait assez bien, en ordre de grandeur, aux volumes effectivement recueillis. Pour les essais de Février, nous arrivons à des valeurs analogues sans correction du rendement de comptage. Il y a là un élément non expliqué.

3.6.2. Coquilles

Un compartiment annexe plus actif est constitué par la face externe des coquilles, avec le couvert d'épibiontes qu'elle abrite malgré le brossage. La surface "macroscopique" d'une valve, déterminée par planimétrie sur 9 valves de la série de Février, varie entre 101 et 117 cm² (médiane 111 cm²). Soit *VAL l'activité totale dont nous puissions provoquer le relargage. Sur les animaux utilisés en Février, des coquilles provenant d'incubations de durée croissante, et traitées aux ultra-sons, relarguent une activité *VAL croissante, bien corrélée avec la durée de l'incubation: *VAL = 17 026 . t + 38 783 (n = 10, r = 0,96). L'ordonnée à l'origine, non nulle, représente l'eau adsorbée par capillarité. Avec une activité totale initiale (Q*0) de 4,8 . 106 dpm par enceinte de 800 ml, les quelque 40 000 dpm signifie qu'une valve de 100 cm² retient 6,5 ml d'eau, soit une pellicule de 0,6 mm d'épaisseur environ. Nous voyons là l'importance de la micro-structure superficielle des coquilles.

Tableau 13. Activité, en dpm, relarguée par des coquilles

Une seule valve à chaque fois; plusieurs répliques, sur des valves différentes.

Février 1995 (ultra-sons)			Octobre 1994 (acide)		
	Δt	répliques		Δt	répliques
1 heure	59 287	58 005	to	5 824	6 664
2 heures	67 497	63 175 84 030	1,5 heures	10 474	12 312 15 051
3 heures	77 498	96 587	3,5 heures	46 050	28 147
5 heures	134 903	122 549 118 062	5 heures	83 998	

L'activité fixée (ou, du moins, relarguée) ne présente pas de variation reliée à la surface "macroscopique" de la valve. La présence ou l'absence de byssus ne semble pas avoir d'effet.

L'activité relarguée par un traitement énergétique aux ultra-sons n'est pas obligatoirement l'ensemble de l'activité adsorbée. Nous avons traité quelques coquilles de la série d' Octobre par HCl concentré. Pour une activité totale (par enceinte) de 12 . 10⁶ dpm au départ, nous avons extrait jusqu'à 80 000 dpm d'une valve ayant subi une incubation de 5 heures. Les coquilles (ayant alors une surface "macroscopique" de l'ordre de 80 cm²) avaient été rincées (eau douce) juste après dissection, puis conservées sans précautions spéciales, puis



rompues en menus fragments avant l'attaque acide. Tout ceci peut fort bien avoir entraîné des pertes importantes. Nous avons pourtant, malgré ces mauvaises conditions, une augmentation de $*VAL$ en fonction de la durée de l'incubation.

3.6.3. Adsorption sur les organes

Bien qu'il ne s'agisse pas à proprement parler d'un "compartiment annexe", puisque il est bien identifié, nous avons émis quelques interrogations quant à l'effet de l'adsorption de l'eau (marquée) sur les diverses parties des animaux. Lors de l'essai d'Août, nos observations à t_0 (en fait, $\Delta t=0.17$) montre que la simple adsorption, par capillarité, n'est pas négligeable, même si elle ne peut justifier la différence entre $Q^*_{t_0}$ et l'activité des filtrats acides. Il est à relever que le volume d'eau adsorbée sur les organes (calculé à partir de l'activité de l'eau, soit 13 169 dpm par ml sur la base de $Q^*_{t_0}$) est assez important:

branchies	manteau	muscle	viscères	total
9,3 ml	2,2 ml	1,0 ml	5,5 ml	18,0 ml

Par ailleurs, ce thème du t_0 ramène à la question de déterminer Δt . Nous avons constaté (sur l'animal #10 de la série d'Août) que la température à la surface interne de la coquille était de l'ordre de 50°C (au toucher) juste après ouverture, après avoir soumis l'animal (coquille fermée, bien sûr) à une température de 110°C pendant 10 min. Nous n'avons pu déterminer, ou estimer, la température de l'eau interne, et encore moins celle des tissus. Bien qu'il soit probable que la désorganisation métabolique était atteinte, nous aurions quand même une incertitude de l'ordre de 15 min sur Δt .

3.6.4. Adsorption sur les parois

Nous n'avons pas procédé à des mesures dans cette voie. Nous mentionnerons cependant cet aspect ici plutôt que dans la discussion.

La diminution de l'activité totale dans l'eau pourrait être partiellement due à une adsorption de la MOD sur les parois des récipients. L'étude de TAYLOR *et al.* (1994) permet de tenter une estimation de ces pertes: la quantité (de protéine) adsorbée irréversiblement sur une paroi, C (en $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$), est fonction de la concentration initiale, C_0 (en $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), selon la relation $C = K \cdot C_0/n$, avec, pour le Pyrex, $K = 0.03$ et $n = 1.71$, le tout pour 2 heures à 23°C. Dans nos récipients, d'une surface mouillée de 230 cm^2 pour un volume de 800 cm^3 , et avec une concentration de 30 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ (de carbone), nous arriverions à une adsorption de 50 μg , soit 0,2 % du total. Ce mécanisme est donc insuffisant, quant à son ordre de grandeur, pour justifier la "perte" d'activité observée. De même, la possible perte d'activité au niveau des organes, par adsorption sur le polycarbonate des récipients d'hydrolyse ($K = 0,18$ et $n = 1,26$), reste négligeable. Une autre référence (TAYLOR, 1995) donne, entre la charge adsorbée (C en $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) et la concentration (C_0 en $\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$) la relation: $C = 0.03 \cdot C_0 \cdot 0.585$; ici, en admettant que le carbone représente la moitié du poids, nous arrivons à une adsorption totale (par enceinte) de 32 μg de matière organique, donc encore une fois très insuffisante pour justifier la "disparition" de 25% de Q_0^* en quelques minutes.

3.7. Essais de bilan

Bien que des incertitudes existent manifestement, d'après ce qui précède, nous avons tenté de faire un bilan du traceur pour les différentes séries d'expérimentations (annexe II). En principe, la différence entre $Q^*_{t_0}$ et Q^*_t , que nous désignons par ΔQ^* , doit être égale à $\Sigma \Sigma Q^*$, la somme des activités apparues dans les divers compartiments.



Comme prévisible, les résultats sont fort peu satisfaisants, et ΔQ^* n'a qu'un très lointain rapport avec $\Sigma\Sigma Q^*$. Un point particulièrement négatif est que, même si les activités de divers compartiments évoluent de façon plausible, le total général $\Sigma\Sigma Q^*$ ne présente souvent pas de tendance uniforme. Exceptionnellement, pour la série d'Août, la différence entre Q^*0 et $\Sigma\Sigma Q^*$ augmente en fonction du temps, ce qui indiquerait une "fuite" dont les effets s'accumulent au cours des incubations. Bien que ce soit la seule série montrant une tendance, nous pouvons supposer (si la dite tendance est réelle) une fuite de CO_2 qui expliquerait partiellement la faible activité en CO_2 par rapport à *CID .

4. Discussion

L'ordre logique voudrait que nous suivions le devenir de la matière organique dissoute (MOD) marquée, de l'eau dans les huîtres puis sous forme de CO_2 . Les problèmes et les déductions sont cependant trop imbriqués. Nous commencerons par traiter du CO_2 produit, puis de l'utilisation apparente de la MOD, enfin de sa fixation dans les tissus animaux.

Auparavant, nous insisterons cependant sur le contrôle des populations bactériennes par les huîtres. Ce point peut sembler assez éloigné du thème de base, mais constitue un élément important dans nos essais d'interprétation des résultats. Les relations et inter-actions entre bactéries et huîtres compliquent en effet l'ensemble du problème.

4.1. Production de CO_2

4.1.1. Déterminations

4.1.1.1. CO_2 gazeux:

Nous avons remarqué que l'activité retrouvée dans l'éthanolamine (CO_2 gaz) est très inférieure à celle du carbone minéral dissous (*CID) restant dans l'eau. L'entraînement par l'air de bullage, préalablement appauvri en CO_2 , semble ne pas être très efficace; nous n'avons pas déterminé le pH final dans les enceintes d'incubation, et ne pouvons déterminer les proportions théoriques $\text{HCO}_3^- / \text{CO}_3^{2-} / \text{CO}_2$ dans l'eau des enceintes.

Les très faibles activités obtenues en Février nous avaient fait mettre en doute l'efficacité du piégeage, qui reste par ailleurs à vérifier. L'éthanolamine peut absorber 60 mmol CO_2 par ml (SIMONNET et ORIA, 1977). Les volumes de 15 ml employés en Mars ne devraient donc pas être saturés. Il se pouvait que le trajet des bulles soit trop court: le montage modifié employé en Mars et Août devait améliorer cet aspect. Il reste à voir s'il serait possible (aussi au niveau des pressions) d'obtenir un bullage plus fin. Nous avons initialement employé l'éthanolamine pure, ne la mélangeant à du "glycol" (éthylène-glycol monométhyl éther) qu'après piégeage. Or la procédure classique est d'utiliser un mélange [éthanolamine + "glycol"]; par exemple, BUSCAIL et GADEL (1991) emploient un mélange [2 + 7]. Les résultats d'Août, avec des activités de CO_2 toujours faibles, n'indiquent pas d'amélioration.

4.1.1.2. Carbone minéral dissous

En théorie, notre procédure de détermination ne devrait soulever aucun doute. Cependant, au niveau du comptage sur l'eau brute, la réaction légèrement acide du cocktail scintillant peut provoquer une perte d'activité. Nous pourrions ainsi sous-estimer le CMD restant.



Sur le filtrat acidifié, la filtration elle-même, bien que menée sous dépression modérée, peut modifier les équilibres, mais surtout provoquer une perte de CO_2 dissous. C'est ainsi que, pour la série de Février, la différence entre l'eau acidifiée et le filtrat donne un chiffre de particulaire beaucoup plus élevé que la détermination directe sur filtre. Au-delà des erreurs inévitables dues à une soustraction (et une multiplication), il semble bien y avoir là une erreur systématique.

4.1.2. Evolution du $^{14}\text{CO}_2$ total

4.1.2.1. Evolution du CO_2 gazeux

La cinétique de production de CO_2 (selon l'activité piégée) ne présente pas de traits communs à toutes les séries. Nous avons eu plutôt une courbe logistique en Février, avec une phase initiale de fort dégagement de CO_2 , tandis que les données d'Août s'ajustent mieux à une exponentielle, avec dégagement de plus en plus important de CO_2 . Il est donc difficile d'interpréter ces chiffres en terme de cinétique. Par ailleurs, nous sommes à nouveau confrontés à la question non résolue de l'efficacité réelle de piégeage, bien que nous ayons exclu la possibilité d'une saturation de l'éthanolamine. Une perte systématique de CO_2 serait une explication, peu satisfaisante quant à la rigueur de l'expérimentation, aux déficits trouvés systématiquement dans le bilan des activités des compartiments.

Il est cependant difficile d'admettre que les chiffres d'Août concernant le CO_2 soient, en dépit de leur bon groupement au niveau des triplicats, le résultat d'un hasard.

4.1.2.2. Evolution de ΣCO_2

L'augmentation au cours du temps de l'activité correspondant au CO_2 total (ΣCO_2) peut généralement être décrite par une régression linéaire avec une bonne corrélation. Nous n'avons pu discerner de variation de la cinétique de production au cours du temps.

Par contre, nous avons vu que l'extrapolation au temps zéro fournit souvent une ordonnée non nulle. Mais il s'agit justement d'une extrapolation, résultant d'un calcul de régression. L'activité non négligeable peut être réelle ou résulter d'un artefact, soit dans notre méthode de mesure (et de calcul) soit dans la régression. La procédure de fabrication de la MOD semble exclure une contamination par du ^{14}C minéral qui proviendrait du milieu de culture des algues. Au niveau des mesures, nous pourrions avoir une sur-estimation de ΣCO_2 , soit par sur-estimation de l'activité de l'eau brute, soit par sous-estimation de celle de l'eau acidifiée. Le rendement de comptage en milieu acide devrait être pris en compte par la calibration du compteur à scintillation. Reste la possibilité d'une perte d'acides organiques faibles, déplacés au cours de l'acidification par HCl 6 N ($250 \mu\ell$ dans 10 ml d'eau). La possibilité de telles pertes avait été évoquée dans d'autres essais, mais seulement sous acidification ET bullage (LIGNELL, 1992).

La solution la plus vraisemblable est un artefact lié au calcul même de la régression. En effet, l'augmentation de ΣCO_2 est certes linéaire, et les témoins s'alignent bien (voir ci-dessous). Mais nos mesures ne commencent le plus souvent qu'à $t + 1 \text{ hr}$. Or nous verrons que la diminution de la MOD présente, elle aussi, une discontinuité, avec une évolution en deux phases. Nous pouvons ainsi admettre que la production de CO_2 connaît aussi une phase initiale rapide, sur une heure ou moins (malgré ce qui précède, paragraphe 4.1.2.1). A l'origine, ΣCO_2 pourrait alors être réellement nul. La valeur trouvée pour ΣCO_2 à $t + 1 \text{ hr}$ représenterait alors la respiration des huîtres pendant cette période. Mais ceci impliquerait



qu'un pool très réduit de MOD est absorbé et minéralisé à très grande vitesse par les dites huîtres en une première phase.

Le plus souvent, par ailleurs, les enceintes témoins, avec coquilles seules, s'alignent bien avec les autres enceintes. Nous rappellerons qu'il s'agit, bien sûr, de $\Sigma^{14}\text{CO}_2$. Dans les enceintes avec huîtres, le CO_2 peut être dû à la respiration des huîtres et à celle des bactéries. Viennent en question les bactéries présentes dans l'eau, celles commensales des huîtres et l'ensemble des épibiontes des coquilles. Les commensales sont éliminées, dans les témoins. Nous avons signalé que les populations bactériennes dans l'eau restent stables (en nombre) en présence des huîtres. La prédation n'élimine pas la production simultanée de nouvelle biomasse bactérienne, mais celle-ci reste faible, alors que les bactéries prolifèrent dans les enceintes témoins. Les épibiontes des coquilles sont peu modifiés. Ce ne serait alors que "par hasard" que les témoins présentent la même activité hétérotrophe que les autres enceintes. Mais nous avons vu que les "témoins" se trouvent dans des conditions assez différentes quant à la concentration totale en MOD, par des apports non prévus. Une activité (en dpm émis par ^{14}C) identique ne correspond alors plus à une quantité totale (de ^{12}C surtout) identique. Au delà de la seule modification de l'activité spécifique (rapport $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$) peut apparaître un phénomène de co-métabolisme qui compliquerait infiniment l'interprétation.

Parmi les multiples questions non résolues figure également l'évolution de ΣCO_2 dans les incubations longues. Nous avons vu en effet que l'activité dans les organes présente un pic puis régresse. Or l'augmentation de ΣCO_2 ne correspond pas à la baisse des dpm dans le compartiment Σ_{org} , mais le désaccord n'est pas toujours dans le même sens.

4.1.3. Quantités produites et rendement

L'activité sous forme de $^{14}\text{CO}_2$ représente environ 10% de l'activité totale initiale (Q^*0) en Février ; elle atteint 17 à 18 % de Q^*0 en Mars et Août. Le rendement de la synthèse bactérienne ("growth yield") est de l'ordre de 10% (DUFOUR et TORRETON, non publ.) dans les eaux des lagons, sur une MOD peu labile. Si ce chiffre reste valable ici, la synthèse de nouvelle biomasse bactérienne devrait représenter environ 1% de Q^*0 , soit en Février et Mars environ 50 000 dpm. Or nous retrouvons quelque 300 000 dpm dans la seule phase particulière (témoins de la série de Mars) et 100 000 dpm en Août. L'activité fixée par les épibiontes est du même ordre de grandeur (250 000 dpm environ, en Février, pour les 2 valves d'une coquille; paragraphe 3.4). Si nous admettons les chiffres, ceci indiquerait un rendement anormalement élevé pour les hétérotrophes (quels qu'ils soient) présents. L'activité particulière de la série d'Octobre reste elle aussi largement supérieure à 1% de Q^*0 . Un métabolisme hétérotrophe avec un rendement exceptionnellement élevé ne serait donc pas à exclure, et reste plausible du fait de la nature probablement très labile de la MOD fournie. L'autre interprétation serait une importante erreur systématique, soit sur le $^{14}\text{CO}_2$, soit sur la fraction particulière.

Nous pouvons procéder à un autre calcul. Dans les témoins, nous avons une production bactérienne de quelque $3 \cdot 10^6$ cellules par ml. Cette production correspond à l'apparition de $0,8 \cdot 10^6$ dpm en ΣCO_2 et $0,3 \cdot 10^6$ dpm sous forme particulière. La MOD utilisée avait une activité de $4,8 \cdot 10$ dpm pour 800 ml, et une concentration de $1,5 \text{ mg C} \cdot \ell^{-1}$, soit une activité spécifique de $4 \cdot 10$ dpm (g C) $^{-1}$. A partir de ces chiffres, nous aboutissons à une cellule "moyenne" d'environ 130 fg de carbone ($1 \text{ fg} = 10^{-15} \text{ g}$), à comparer à un poids plus classique de l'ordre de 20 fg C par cellule (SIMON et AZAM, 1989). D'après nos observations



(microscopiques) sur les bactéries des enceintes témoins, ces chiffres sont parfaitement plausibles.

Enfin, nous pouvons procéder au calcul inverse. Dans les enceintes témoins, nous observons une population bactérienne d'environ $3,4 \cdot 10^6$ cellules $\cdot \text{ml}^{-1}$ après 6 à 7 heures. En admettant une masse de 20 fg C par cellule, cette multiplication correspond à une production bactérienne horaire de $3,2 \mu\text{g C} \cdot \ell^{-1}$. En ne considérant que la production de ΣCO_2 , que nous supposons linéaire, nous arrivons à une consommation horaire de $30 \mu\text{g C} \cdot \ell^{-1}$. Ceci indiquerait un rendement ("growth yield") de 10,7 %, tout à fait plausible. Une erreur systématique sur l'activité de la fraction particulaire serait ainsi confirmée.

4.2. Utilisation de la MOD

4.2.1. Témoins

Nous avons remarqué, et commenté, la prolifération de bactéries (de grosse taille) dans les enceintes témoins, et l'avions attribuée à l'absence de prédation par les huîtres. Cette interprétation tient toujours. Cependant, les dosages en spectrophotométrie montrent qu'il y a apport de DOM par les liquides résultants du simple fait de sacrifier les animaux, malgré rinçage. Cet apport représente plus du double de la concentration en DO^*C , ou près de trois fois la concentration naturelle. Même s'il ne s'agit que d'ordres de grandeur, ceci ne peut que favoriser une prolifération bactérienne. Nous pouvons en outre supposer qu'il s'agit de molécules (oligo-peptides, etc) facilement ingérables.

4.2.2. Carbone organique dissous: nature et concentration initiale

Les résultats antérieurs nous avaient amenés à proposer l'existence de deux compartiments dans le DO^*C fourni, compartiments à cinétique différente. La forme des spectres, avec deux pics, tendrait à confirmer la présence de deux groupes de molécules légèrement différentes. Cependant, nous avons remarqué que des huîtres présentes pendant plusieurs heures (δt long, quel que soit Δt) provoquent l'apparition d'un pic unique, mais très large. Ce ne serait alors que le pic en-deçà de 250 nm qui serait dû au DOC^* ajouté. Il ne s'agit cependant là que d'une indication, dont la confirmation réelle dépasse largement le but de ces études.

En ce qui concerne la concentration de DO^*C ajouté, nous avons admis (sans démonstration) que l'activité spécifique déterminée lors de la fabrication de matière organique dissoute (soit 4 115 274 dpm par mg de DOC-C) est restée constante tout au long des divers traitements. C'est avec cette hypothèse que nous calculons des concentrations finales de DOC ajouté.

Nous avons déjà relevé des différences entre les résultats de l'essai d'Octobre 94 et ceux des trois essais postérieurs. Nous rappellerons que le DO^*C employé différait tout d'abord par sa nature, du fait de la méthode employée. En Octobre, les algues avaient subi une hydrolyse alcaline ; suite à une neutralisation par HCl, une part non négligeable de la matière organique avait précipité et avait dû être éliminée. Le second lot, soumis à un simple autoclavage dans H_2O , présente certainement d'autres caractéristiques qualitatives. Par ailleurs, les concentrations diffèrent aussi.



4.2.3. Cinétique de disparition de la MOD marquée

Nous avons constaté dans tous les cas une diminution plus ou moins nette de l'activité restant dans l'eau des enceintes. La définition opérative d'une substance présente après filtration (sur 0,2 μm entre autres) et acidification est bien une matière organique dissoute (MOD). Nous avons relevé que la diminution de concentration de MOD ne se déroule pas de façon identique lors des quatre séries d'essais. Nous rappellerons que la MOD marquée correspond à deux batchs, l'un pour Octobre seul, l'autre pour les trois essais ultérieurs.

Nous posons pour admis que la décroissance de la concentration, ou de l'activité, Q^*_t , est exponentielle, c'est à dire que Q^*_t décroît de moins en moins vite. Il semble que ce soit une hypothèse raisonnable dans les enceintes avec huîtres. Dans les enceintes témoins, il est probable que l'hypothèse est très approximative puisque les populations bactériennes sont elles-mêmes en phase de croissance exponentielle. La concentration de MOD devrait alors diminuer de plus en plus vite. Le déficit cumulé, $\Delta Q^* = Q^*_0 - Q^*_t$, serait de la forme $\ln \Delta Q^* = k \cdot t$, avec un taux k dépendant du taux de croissance des bactéries et du "molar growth yield". La question reste certes académique, en l'absence de dosages à des durées intermédiaires d'incubation..

En Octobre, nous avons une diminution uniforme de Q^*_t , avec un taux de décroissance $\sim 0,11 \text{ hr}^{-1}$. Toutes les autres séries montrent une diminution bi-phasique. Nous pouvons rassembler nos observations en un tableau.

Tableau 14. Taux de disparition de la MOD, en admettant une cinétique exponentielle
C0 : concentration de MOD additionnelle

	huîtres + quelques bactéries	pas d'huîtres bactéries abondantes
--- Octobre C0 ~ 30 mg C. ℓ^{-1} $Q^*_0 \sim 12,5 \cdot 10^6$ dpm	1 phase $k = 0,112 \text{ hr}^{-1}$	----
---- Février C0 ~ 1 mg C. ℓ^{-1} $Q^*_0 \sim 4,8 \cdot 10^6$ dpm	2 phases $k_1 = 0,52 \text{ hr}^{-1}$ $k_2 = 0,063 \text{ hr}^{-1}$	1 phase ? $k_3 = 0,084 \text{ hr}^{-1}$
---- Mars C0 ~ 1,5 mg C. ℓ^{-1} $Q^*_0 \sim 4,8 \cdot 10^6$ dpm	2 phases $k_1 = 0,47 \text{ hr}^{-1}$ $k_2 = 0,080 \text{ hr}^{-1}$	1 phase ? $k_3 = 0,079 \text{ hr}^{-1}$
---- Août C0 ~ 2,6 mg C. ℓ^{-1} $Q^*_0 \sim 10,5 \cdot 10^6$ dpm	2 phases $k_1 = 0,21 \text{ hr}^{-1}$ $k_2 = 0,071 \text{ hr}^{-1}$	1 phase ? $k_3 = 0,041 \text{ hr}^{-1}$

Il est à relever que le rapport des deux taux, k_2/k_1 , n'est pas constant; il change régulièrement de 1/8 à 1/6 puis 1/3 entre Février, Mars puis Août. Nous n'avons pu trouver de relation entre ces valeurs et une quelconque des conditions expérimentales.



Il est aussi à remarquer que, dans l'ensemble, les taux k_2 sont du même ordre de grandeur que ceux (k_3) déterminés dans les enceintes témoins, sans huîtres (mais avec une population bactérienne). Nous devrions alors admettre que cette phase lente est liée à des bactéries, la phase rapide initiale étant liée aux huîtres. Mais ceci vient en opposition, sinon en contradiction, avec les résultats d'Octobre. Par ailleurs, nous avons déjà relevé que les enceintes témoins contiennent, en fait, une concentration fort différente en MOD. Nous devons admettre que cette analogie d'ordre de grandeur entre k_2 et k_3 est sans signification.

En ce qui concerne, par ailleurs, les ordres de grandeur des taux en général, quelle que soit la phase considérée, nous n'avons pas d'éléments de comparaison. Il est évident que nous ne pouvons puiser, pour comparaisons, dans la littérature traitant des populations bactériennes de haute mer (DUCKLOW, 1993; DUCKLOW *et al.*, 1993).

4.2.3.1. Phase rapide

A : réalité de la phase rapide

En ce qui concerne la première phase, rapide, plusieurs questions se posent. L'essai isolé à $\Delta t=0.17$ relance le problème de la définition, ou de l'exactitude, de Δt lui-même. Nous avons en effet constaté que la température de la face interne de la coquille était de l'ordre de 50°C après 10 minutes à 110°C . Le Δt réel pourrait ainsi être plutôt de l'ordre de 20 min. Ce point ne concerne certes que des incubations courtes. Au-delà, la question devient académique.

Il demeure que l'activité des diverses fractions aqueuses de ce $\Delta t=0.17$ est nettement plus faible que Q_0^* . Nous ne pouvons justifier, ou expliquer, une telle diminution brutale en un temps aussi bref par une adsorption "biologique" qui serait liée à une réelle activité métabolique. D'anciens résultats sensationnels publiés mentionnaient des activités bactériennes, et des taux de croissance, vertigineux; ils n'ont guère été confirmés. Nous aurions plutôt un ensemble (hypothétique, certes) de processus a-biotiques possibles:

- adsorption sur l'huître : l'essai $\Delta t=0.17$ indique que l'ensemble des organes retient seulement 1,3 % de Q_0^* .

- adsorption sur les valves: des essais antérieurs indiquent bien une fixation active (augmentant dans le temps), avec une ordonnée à l'origine non nulle mais insuffisante pour justifier le déficit observé ici.

- adsorption sur les parois de l'enceinte: nous avons déjà examiné cette possibilité après les essais d'Octobre et, avec les données de Taylor et al, avons estimé l'adsorption à $50 \mu\text{g}$ en tout. L'absence de cette phase rapide lors des essais d'Octobre pourrait provenir du fait que nous n'avions alors testé que les "eau brute"; l'acidification (sur l'eau ou sur le filtrat) pourrait provoquer une perte instantanée de petites molécules organiques.

Il reste alors à mettre en question la valeur de Q_0^* . En effet, cette valeur est déterminée par comptage d'une aliquote (100 ou $250 \mu\text{l}$) de la solution de travail de DO^*C , additionné de 2 ml d'eau (du robinet) et compté en présence de 8 ml d'Instagel (dans le cas présent). Bien que nous ayons calibré le compteur à scintillation par des étalons quenchés, le rendement de comptage sur nos échantillons (même les "eau brute", non acidifiés) pourrait être différent, et une "perte" artificielle de dpm en aurait résulté. A l'appui de cette hypothèse (par ailleurs peu satisfaisante), nous remarquons que les caractéristiques de comptage ("SIS", tSIE) diffèrent fortement entre les échantillons (même "eau brute", encore) et les aliquotes de calage. Mais nous déplaçons le problème, sans le résoudre, en décidant de prendre pour Q_0^* la valeur "eau



brute" à $\Delta t=0.17$. En effet, le filtrat acidifié de cette incubation montre (nous l'avons vu) quand même un sérieux déficit (17% de Q_0^*).

B: ordre de grandeur des taux

En considérant toutes les séries, nous avons des taux, en phase rapide, variant entre $0,11 \text{ hr}^{-1}$ (en Octobre) et $0,2 \text{ hr}^{-1}$ (en Août), avec des valeurs intermédiaires ($0,5 \text{ hr}^{-1}$) en Février-Mars. Nous n'avons pu relier ces variations à aucune des conditions expérimentales, par exemple la concentration initiale en carbone organique.

Nous pouvons remarquer par ailleurs que des taux de $0,06 \text{ hr}^{-1}$ et $0,11 \text{ hr}^{-1}$, ne seraient pas discernables, par l'évolution de Q_t^* , jusqu'à un Δt de 4 heures pour une imprécision de 8 à 12 % sur les mesures de Q_t^* .

4.2.3.2.Phase lente

A: origine possible

Nous pouvons remarquer que la décroissance de Q_t^* se poursuit, en Mars, jusqu'à ne laisser subsister que 20% environ de la concentration (en MOD marquée, du moins) initiale. Nous pouvons alors supposer que le blocage observé en Février ne provient pas d'un épuisement du substrat.

Par ailleurs, la rupture se situe à $\Delta t= 1$ dans tous les cas. Un biais certain existe puisque nos incubations les plus courtes furent toujours d'une heure. Cependant, il est à remarquer que nous n'observons pas de rupture plus tardive. D'autre part, la concentration résiduelle de DO^*C est assez constante: pour les trois séries d'essais, les filtrats contiennent encore 62% (Février) ou 63 % (Mars et Août) de Q_0^* à $\Delta t= 1$. Les "eau brute" montrent des concentrations résiduelles plus variables, mais comprises entre 64 et 78 % de Q_0^* (ou de C_0^*).

B: ordre de grandeur des taux

Le taux de disparition serait remarquablement homogène lors des trois séries d'essais faites avec la même matière organique: 0.063 , 0.080 et 0.071 hr^{-1} .

En première approximation, nous pourrions ainsi admettre un seul taux d'utilisation pour les trois séries, *de l'ordre* de $0,07 \text{ hr}^{-1}$. Les poids secs des animaux utilisés n'ont pas varié appréciablement entre Octobre et Mars. Cependant, nous devons rappeler que les séries (Octobre d'une part, Février, Mars et Août d'autre part) diffèrent principalement par la MOD apportée, tant par des détails (peut être importants) de sa nature que, surtout, par sa concentration. Sur ce dernier point, la cinétique d'assimilation ("uptake kinetics") la plus fréquente est de type Michaelis-Menten. Si nous ne connaissons pas le K_s (concentration de demi-saturation) pour notre MOD, nous pouvons à tout le moins supposer que la vitesse d'assimilation, et donc celle de décroissance de la MOD, augmente avec la concentration, à moins que la concentration utilisée ($\sim 1,5 \text{ mg C. l}^{-1}$) ne soit très largement au-dessus de K_s . Nous avons rapidement mentionné plus haut le problème de la cinétique en relation avec la concentration. Il est certes hors de question, dans le cadre de ce travail, de déterminer les coefficients de l'équation quadratique de Michaelis-Menten, au vu des problèmes déjà rencontrés. En toute rigueur, cependant, il faut tenir compte de cet aspect pour pouvoir extrapoler nos résultats à des situations naturelles. Nous pouvons simplement relever ici que les essais de Février et Mars ont été faits à des concentrations ajoutées du même ordre que les concentrations naturelles ($\sim 1 - 2 \text{ mg C. l}^{-1}$). A l'inverse, nos essais d'Octobre avaient été faits à des concentrations largement supérieures ($\sim 30 \text{ mg C. l}^{-1}$); le problème est que, jusqu'ici, seule cette première série a donné des résultats consistants.



A l'inverse, un taux identique de disparition pour des concentrations de départ différentes signifie une assimilation (en g de MOD par g de matière vivante, quelle qu'elle soit) différente. Or nous devons admettre que les huîtres, aussi bien que les bactéries en général, n'ont pas fondamentalement changé de physiologie. Ces arguments rendent peu plausible un taux constant, même pour la seule deuxième phase.

4.2.3.3. Nombre de compartiments

Les observations ci-dessus amènent d'autre part à poser la question du nombre de compartiments en jeu, soit au niveau du substrat, soit au niveau du (ou des) consommateur(s). En ce qui concerne le substrat, nous avons fait le choix d'utiliser une MOD non définie chimiquement mais supposée assez analogue à la MOD naturelle. Ce choix ne sera pas discuté ici. Mais la nature de notre MOD, et son identité (relative) avec la MOD naturelle présente dans l'eau, resteraient à préciser avant de pouvoir extrapoler nos résultats à une eau de mer réelle. Il reste possible que nous ayons plusieurs pools de MOD, de plus en plus réfractaires, ou de moins en moins labiles (LAIRD et SCAVIA, 1990; BLOCK et MATHIEU, 1991; KEIL et KIRCHMAN, 1994). C'est ce point qui a amené à la définition des "multiple G models" (BURDIGE, 1991; CARIGNAN et LEAN, 1991). Nous pourrions alors admettre un pool de MOD très labile (quel que soit le consommateur, à ce stade du raisonnement) qui ne soit présent que dans la MOD de Février et Mars. L'épuisement de ce premier pool se ferait dans la première heure. Un second pool, plus réfractaire, serait ensuite exploité. Cependant, le "blocage" observé en Février, alors qu'il reste encore près de 50% de Q^*_{t0} dans l'eau, n'est toujours pas expliqué.

Un dernier point reste à mentionner en relation avec la nature de la MOD. Nous ne pouvons différencier, d'après la seule activité dissoute restante (Q^*_t), entre la MOD introduite au départ et une éventuelle fraction absorbée puis ré-excrétée. La modification de MOD naturelle a été montrée par plusieurs travaux (MEYER *et al.*, 1987; HOLLIBAUGH *et al.*, 1991; DECHO et LOPEZ, 1993; AMON et BENNER, 1994), avec des changements nets dans la distribution des poids moléculaires. La question dépasse nettement le strict cadre du présent travail, mais devait être mentionnée, car ramenant aussi au problème général de la nature de la MOD utilisée (ou utilisable) et de la cinétique générale d'assimilation.

En ce qui concerne les consommateurs, il est évident *a priori* qu'il existe au moins deux compartiments, bactéries (ou micro-hétérotrophes) en général, et huîtres. Les différents organes des huîtres représenteraient encore des sous-compartiments. Au strict point de vue de la diminution de Q^*_t , l'utilité des témoins est fortement réduite par l'absence de prélèvements intermédiaires qui nous auraient renseignés sur la cinétique détaillée. Nous devons en effet admettre (faute de données) une cinétique monotone dans les dits témoins, que ce soit pour la diminution de Q^*_t ou pour la production de CO_2 . En ce qui concerne la décroissance de Q^*_t dans les témoins, avec leur prolifération bactérienne, il est certain que notre hypothèse d'une décroissance exponentielle est discutable. Il serait plus plausible d'admettre une décroissance de Q^*_t de plus en plus rapide (en parallèle avec une population croissante), quel que soit l'effet d'une concentration plus faible sur la cinétique d'assimilation.. Cependant, nous sommes menés à conserver notre hypothèse de départ, afin de pouvoir comparer les taux de diminution de Q^*_t dans les différentes enceintes.

Nous devons admettre que la phase rapide initiale, trouvée seulement en présence d'huîtres, leur est due. La population bactérienne réduite qu'elles maintiennent n'a qu'un effet négligeable sur même pendant la seconde phase, lente. En effet, en admettant un taux k_3 de $0,08 \text{ hr}^{-1}$ pour une population de $3 \cdot 10^6 \text{ cellules.m}^{-1}$, une densité de $2 \cdot 10^5 \text{ cellules.m}^{-1}$



donnerait un taux k_3 de $0,0016 \text{ hr}^{-1}$, qui serait négligeable par rapport aux taux globaux de $0,5 \text{ hr}^{-1}$ (en première phase) ou $0,08 \text{ hr}^{-1}$ (en seconde phase). Ce calcul approché considère que les "petites" bactéries ont la même activité que les "grosses", ce qui est sans doute inexact vu leur absence très probable de croissance. Le prélèvement de MOD par les bactéries, dans les enceintes avec huîtres, serait ainsi tout à fait négligeable.

4.3. Evolution des particules

Nous disposons de deux séries d'estimateurs, le nombre de bactéries et l'activité retenue sur les filtres, dont les indications semblent divergentes et incompatibles. Une grande part du désaccord provient de la nature différente des éléments figurés mesurés. Le dénombrement optique, après coloration au DAPI, porte exclusivement sur les bactéries, actives ou non, mais existant anatomiquement comme telles. L'activité retenue par un filtre, au contraire, englobe toutes les particules au-dessus d'un diamètre (ou, mieux, d'une dimension) donné. Sont ainsi inclus les divers colloïdes, micelles, agrégats, jusqu'à la "marine snow". Il est alors compréhensible, bien que regrettable, que des évolutions totalement divergentes soient observées, même en ne considérant qu'une seule série d'essais; ainsi, en ne prenant que la série de Mars, nous n'avons aucune correspondance entre les deux estimateurs:

Au niveau des populations bactériennes, il appert que la présence d'une huître correspond à une population stable en nombre ($2 - 3 \cdot 10^5 \text{ cell.m}^{-1}$) de cellules assez petites ($\sim 0,4 \mu\text{m}$). Cet effet des huîtres est homogène, se manifeste en moins d'une heure et persiste, de façon remarquablement constante, jusqu'à 24 hrs; nous n'observons pas une éventuelle différence d'activité entre individus. En l'absence d'huîtres, nous assistons à une prolifération de grosses cellules ($\sim 2 \mu\text{m}$). La première conclusion serait que ces "grosses" cellules sont éliminées par les huîtres dès leur apparition, tandis que les petites cellules ne sont pas retenues. Or les travaux de nos collègues indiquent un seuil de rétention de l'ordre de $3 \mu\text{m}$. Nous pouvons supposer que le faible volume de nos enceintes amène un nombre très élevé de filtrations successives de l'eau, qui compenserait largement la faible efficacité de chaque filtration. La stabilité dans le temps des populations de "petites" bactéries pourrait signifier qu'elles sont elles aussi contrôlées (filtrées) par les huîtres. Il est plus plausible que ces "petites" populations ne se multiplient pas. En effet, les populations naturelles observées dans les lagons d'atoll ont des temps de génération de l'ordre de 5 jours (TORRETON et DUFOUR, données non publiées). Par ailleurs, nous pouvons relever que la stabilité de la biomasse n'exclut pas une production simultanée de nouvelles cellules qui maintienne un équilibre dynamique. Une fraction de la MOD serait ainsi utilisée pour la synthèse bactérienne, et peut se retrouver dans les tissus de l'huître (branchies surtout).

En opposition avec les résultats homogènes des numérations, l'évolution de l'activité recueillie sur les filtres ne présente pas de tendance identifiable uniforme. En Octobre, nous avons eu une augmentation régulière de l'activité, et une équivalence entre les filtres $0,2 \mu\text{m}$ et les filtres GF/F ($\sim 0,7 \mu\text{m}$). En Mars, les particules fines ($0,2 \mu\text{m}$) sont nettement plus abondantes que les particules plus grosses retenues sur GF/F. L'évolution est totalement désordonnée en Février et en Août.

Ceci pose de prime abord la question de la mesure elle-même. Nous avons pu constater, par simple observation, que les particules macroscopiques sédimentent très rapidement dans les enceintes dès cessation de l'agitation. Mais le problème devrait être identique au niveau des numérations, pour lesquelles les échantillons sont prélevés exactement dans les mêmes conditions. Il y a donc un phénomène propre aux particules marquées. L'augmentation des



particules marquées observée en Octobre restait parfaitement plausible — tant que nous n'avions pas les résultats des numérations de Février et Mars.

Pour ces deux séries de Février et Mars, nous devons rappeler que, selon des mesures ultérieures, nous avons environ 10% de Q^*0 présent sous la forme de particules (retenues sur un filtre GF/F) dans la "solution" de MOD introduite, soit quelque 5.10^5 dpm dès le départ. L'évolution de la phase particulaire en Mars pourrait alors être simplement une élimination exponentielle des particules par les huîtres -- sauf en considérant les témoins, dans lesquels nous trouvons des chiffres extrêmement dispersés, entre 2 et 5.10^5 dpm, avec une majorité vers $2,7.10^5$ dpm. Pour la série de Février, où l'activité particulaire est encore plus faible, mais avec des chiffres extrêmement dispersés, l'interprétation d'une élimination exponentielle est encore moins valable.

La question reste ainsi non résolue quant à l'évolution des particules marquées.

4.4. Assimilation par les huîtres

Ceci constitue a priori le point essentiel des essais, et leur justification. Les résultats sont dans l'ensemble peu satisfaisants. Nous traiterons d'abord de quelques points méthodologiques. Nous tenterons ensuite d'extraire une signification des résultats acquis.

4.4.1. Méthodologie

4.4.1.1. rendement de comptage

Une série de difficultés assez inattendues s'est révélée au niveau du rendement de comptage (au sens large) sur les organes. Au départ, nous n'avions considéré comme obstacle possible que la très forte pigmentation de tous les hydrolysats. D'autres problèmes se sont manifestés.

L'hydrolyse alcaline présente quelques inconvénients, dont ceux liés à la neutralisation ultérieure. L'examen rapide des hydrolysats montre qu'il demeure une fraction non dissoute, de particules fines qui subsistent même après plusieurs jours à 60°C , et même après une nouvelle addition de KOH. Une auto-absorption reste ainsi possible, que nous ne pouvons estimer. Nous ignorons également si le déplacement des amines (net, d'après l'odeur) ne pourrait provoquer des pertes d'activité. Nous avons essayé une hydrolyse acide, par 10 ml de HCl 2 N, dans des flacons fermés (bouchons à vis, joint Téflon) sous 0,8 bar. Un chauffage pendant 2 heures donne une suspension très sombre (quel que soit l'organe) renfermant des fragments de 0,5 à 1 mm. Un nouveau chauffage d'une heure sous 0,8 bar n'apporte pas d'amélioration sensible.

La décoloration semble une étape indispensable. Le traitement par H_2O_2 est une technique classique pour ce genre de problèmes. Il serait intéressant, sinon réellement utile, de préciser quel est le gain apporté par cette décoloration.

La neutralisation, après décoloration, semblait peu réaliste si nous voulions un pH réellement neutre. En ne visant qu'une neutralité approximative, l'addition d'un volume constant de HCl concentré (2 ml HCl 2 N) a donné de bons résultats en Août, puisque nous arrivons exactement aux mêmes chiffres de dpm d'une part avec un étalon interne, d'autre part avec la correction automatique de quenching. Le rendement de comptage devient ainsi tolérable. Le fait que l'addition d'acide provoque un louche, ou même une précipitation, est gênant dans le principe (auto-absorption, etc) mais inévitable et préférable aux incertitudes apportées par des corrections sur des rendements de comptage de 5 à 15 %.



4.4.1.2. Conduite des incubations

Un point irritant lors de tous les essais a été l'incertitude chronique quant au degré d'ouverture, et d'activité, des animaux en expérimentation. Il semble acquis que les bivalves en général soient d'abord peu facile. Il a cependant semblé que la technique de "pré-conditionnement" puisse pallier partiellement le "stress" de mise en incubation. Il reste à décider si des incubations nocturnes seraient préférables, toutes choses égales par ailleurs, en ce qui concerne la propension des huîtres à s'ouvrir (et à être actives) dans des délais raisonnables.

Ceci soulève le problème de la représentativité même de la mesure, et de la répétitivité. En effet, une mesure en triplicat n'a de sens que si les animaux sont aussi identiques que possible. Or une huître restée obstinément fermée pendant plusieurs heures, après son transfert dans l'enceinte d'incubation, n'a sans doute pas le même métabolisme qu'un individu qui s'est ouvert 30 min après transfert. Parallèlement, le milieu (eau de mer "filtrée") a lui aussi évolué. Dans la mesure du possible, nous avons tenté de traiter comme triplicats des individus ouverts à peu près simultanément. Mais nous n'avons pas de certitude sur la signification réelle des Δt (durée en présence du DO* $^{\circ}$ C) quand les δt (durée de séjour dans l'enceinte) sont très différents.

Octobre	Δt	1	2	3	5
	δt	1.5	2.5	3.5	6.7
Février	Δt	1	2	3	4
	δt	4.5	6.0	6.5	5.7
Mars	Δt	1	3	5	
	δt	3.2	4.3	6.3	
Août	Δt	1	2	4	
	δt	2.3	4.0	6.0	

4.4.1.3. Adsorption

Une interrogation concerne la réalité du marquage des différents organes, et tout spécialement des branchies et du manteau, qui présentent une grande surface. Il se pourrait en effet qu'une part de l'activité mesurée soit due à l'eau adhérent par capillarité, et non à une incorporation réelle du marqueur. L'essai d'Août montre que les volumes adsorbés ne sont pas négligeables, et qu'une part de la radioactivité mesurée est bien due à une adsorption:

branchies	manteau	muscle	viscères	total
9,3 ml	2,2 ml	1,0 ml	5,5 ml	18,0 ml

Une contamination par le "jus" semble peu probable; bien que nous n'ayons pas mesuré son volume, son activité spécifique semble du même ordre de grandeur que celle de l'eau. A l'inverse, le "jus" semble avoir une concentration totale assez faible, puisque nous mesurons des poids secs de 1 g environ pour des volumes de l'ordre de 50 ml; une excrétion de mucus hypotonique serait possible.

4.4.2. Absorption et assimilation de la MOD

En considérant l'activité totale par animal aussi bien que les activités dans les différents organes, une évolution temporelle peut être distinguée. Au delà des fortes différences entre



séries, l'activité "total solide" (ΣOrg) augmente puis diminue. Nous aurions une première phase d'absorption (ou de fixation) puis une phase de relargage, ou d'excrétion

4.4.2.1. phase de fixation

La durée de la première phase est très variable. Le pic d'activité se situait en Août à $\Delta t=2$; nous l'avons trouvé à $\Delta t=1$ en Mars, à $\Delta t=4$ en Octobre. En Février, l'activité présentait un plateau (et non un pic marqué) dès $\Delta t=2$.

Au niveau des différents organes, les branchies présentent généralement la plus forte activité absolue, suivies par les viscères. L'activité spécifique (en dpm par g de poids sec) est de ce fait la plus forte dans les branchies. Nous observons cependant, à des degrés divers, une phase d'absorption pratiquement linéaire dans tous les organes.

La question peut se poser de l'origine exacte de l'activité ainsi fixée (ou, du moins, trouvée dans les organes ou avec eux). Une simple adsorption d'eau marquée (voir ci avant) ne suffit pas. Une autre portion de l'activité fixée peut avoir transité par les bactéries. Pour les essais de Mars, nous avons conclu que le pool "rapide" de MOD est absorbé directement par les huîtres; les délais brefs rendent plausible cette vue. Pour la série d'Octobre, un apport supplémentaire mineur par l'intermédiaire des bactéries reste possible entre $t + 1,5$ et $t + 3,5$. Nous pouvons admettre que, dans l'ensemble, la plus grande partie de l'activité provient de l'absorption de MOD. Ce terme "absorption" est peu satisfaisant. Comme dans le cas du phytoplancton, un "uptake" n'est pas obligatoirement une "assimilation" au sens strict; au niveau d'une seule cellule, il peut apparaître un pool interne, de nitrate par exemple, sans qu'il y ait de transformation et d'incorporation réelles, par exemple dans des composés aminés. Ici, de même, nous ne pouvons préjuger de la forme chimique sous laquelle se trouve l'activité mesurée "dans" les organes. Cependant, les données indiqueraient une réelle incorporation, ou assimilation,

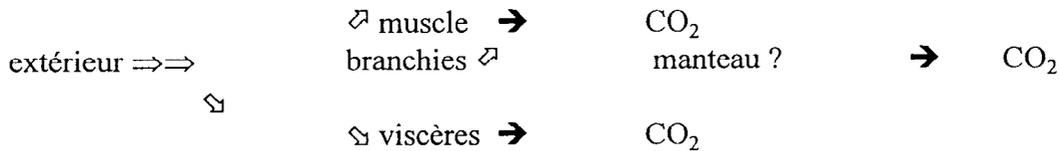
Nous avons tenté de calculer les proportions respectives d'activité retrouvée dans les différents organes. Le but était de tester si une tendance temporelle se dégageait. Il appert qu'aucune évolution nette n'est reconnaissable. Il en allait de même pour les essais antérieurs (voir détail des données de Février, annexe II). De très forts coefficients de variation (20 % environ, et 45 % en Mars) pourraient gommer les éventuelles tendances temporelles dans bien des séries. Dans les moins mauvais cas, un coefficient de variation de l'ordre de 10 % permet cependant d'admettre que la proportion de DO*C (par rapport à Sorg) ne varie pas dans un organe au cours de l'incubation. Nous aurions très approximativement:

	branchies	manteau	muscle	viscères
fixé	40 %	11 %	17 %	31 %
adsorbé	52 %	17 %	8 %	23 %

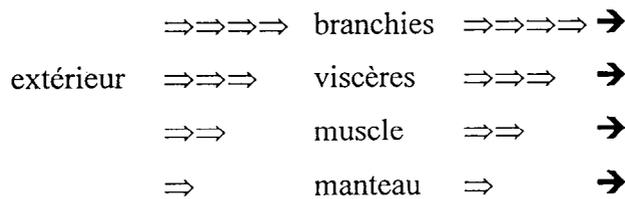
Cette distribution n'a (de façon assez prévisible) pas de rapport avec le poids sec moyen des "organes". Il est probable que la quantité ("instantanée", toujours) de DO*C fixé est liée à la surface totale d'une part, à l'activité métabolique intrinsèque du tissu d'autre part. En ce qui concerne la surface, nous en avons une estimation indirecte par notre $\Delta t=0.17$ d'Août, avec les dpm adsorbés (voir tableau ci-dessus). Les deux séries sont peu comparables, puisque "adsorbé" ne comporte qu'un seul individu, alors que la ligne "DO*C" représente une moyenne sur 32 individus. Nous ne pouvons donc guère estimer un "taux métabolique" propre à un organe.



Par ailleurs, la relative constance de la proportion de DO*C fixé implique, comme nous l'avons proposé en Octobre 1994, qu'il n'y a pas de transfert d'un organe "assimilateur" vers un organe "utilisateur". Une telle spécialisation, en effet, correspondrait à un schéma "en chaîne":



En fait, il semblerait qu'il y ait absorption directe, et simultanée, au niveau de chaque organe, et ce à une vitesse différente. Les taux d'assimilation et de ré-excrétion (ou de catabolisme) semblent du même ordre de grandeur.



4.4.2.2. Phase de relargage

La diminution d'activité dans la deuxième phase pose de nouveaux problèmes, quant à la cinétique du relargage et au devenir de la MOD.

Au plan de la cinétique, nos données sont trop imprécises pour que nous allions au-delà d'une apparente décroissance linéaire, alors qu'une décroissance exponentielle est la plus fréquente. Nous ne pouvons par ailleurs que faire des suppositions quant aux mécanismes en jeu. Il peut en effet s'agir:

- soit d'une excrétion qui ne se mette en place qu'après un temps de latence, alors que l'assimilation se fait dès le départ à une vitesse constante,
- soit d'une assimilation ("uptake", en fait, et non obligatoirement assimilation réelle) qui ralentit, tandis qu'une excrétion était active dès le début.

Dans les deux hypothèses, des considérations de "uptake kinetics" peuvent encore moduler les réponses. Il s'agirait certes là d'une recherche intéressante, mais qui dépasse à la fois le cadre et les moyens de cette étude.

Quoi qu'il en soit, la diminution d'activité pourrait correspondre, soit à une simple dégradation, avec production de CO₂, soit à une ré-excrétion, éventuellement sous une autre forme. Nos mesures en spectrophotométrie indiquent certes une production de DOM par les huîtres, mais la méthode ne nous permet pas d'en préciser la nature (ni l'activité spécifique). En ce qui concerne une éventuelle minéralisation, la comparaison entre la variation de ΣCO₂, d'une part, et la diminution d'activité dans les tissus, ∇org, d'autre part aurait pu donner un indice. En fait, ces valeurs sont inutilisables. Nous avons vu plus haut que l'évolution de ΣCO₂ est trop incertaine pour tester quelle proportion de la "perte" hors des organes (∇org) aboutit dans ΣCO₂.



4.4.2.3. Quantité de MOD fixée

Dans tous les cas, l'activité (en dpm) présente dans l'ensemble des organes atteint au mieux 15 % de Q_0^* (à part quelques rares valeurs à 30 %) alors que 50 % environ de l'activité initiale ont changé de forme. Nous pouvons admettre que la différence (ou une bonne part) représente le $DO \cdot C$ qui a transité par les organes. L'activité présente à un instant donné (et la quantité de DOC qui en serait déduite, avec l'hypothèse d'une activité spécifique constante) ne serait qu'une estimation minimale de la matière organique absorbée.

La quantité de carbone "absorbé" pendant la première phase est à comparer, en valeur absolue, à la biomasse des huîtres. Les animaux étudiés avaient un poids sec de 3 à 4 g, soit très approximativement 1,5 à 2 g de carbone. D'après les activités ΣOrg mesurées et l'activité spécifique de la MOD ajoutée, l'absorption serait de 0,7 à 2,0 mg C.hr⁻¹ (Tableau 15).

Tableau 15. Temps de renouvellement du carbone dans les huîtres

	ΣOrg en % de Q_0^* ,	Δt hrs	ΔMOD mg C.hr ⁻¹	Σ poids sec g C	turn over hrs	jours
en Octobre ($C_0 \sim 30$ mg C. ℓ^{-1} , $Q_0^* \sim 12,5 \cdot 10^6$ dpm)						
en Mars ($C_0 \sim 1,5$ mg C. ℓ^{-1} , $Q_0^* \sim 4,8 \cdot 10^6$ dpm)						
en Août ($C_0 \sim 2,6$ mg C. ℓ^{-1} , $Q_0^* \sim 10,5 \cdot 10^6$ dpm)						
Octobre	27	3,5	2,36	2,8	551	23
Mars	44	1	0,66	3,6	2 727	114
Août	13.5	2	0.17	3.3	19 412	809

En ne tenant compte que de la matière organique dissoute additionnelle, nous arrivons à des temps de renouvellement de 20 jours à plus d'un an.

Les activités "instantanées" que nous utilisons pour le calcul ci dessus sont certes inférieures au transit total, intégré sur la durée de l'incubation. D'autre part, la matière organique dissoute naturelle (sous réserve qu'elle soit aussi utilisable que la MOD ajoutée) peut aussi être assimilée, augmentant encore le transit réel de carbone. Les ordres de grandeur resteront cependant peu modifiés, avec des temps de renouvellement très importants. Il se confirme, si besoin en était, que la MOD naturelle ne peut représenter un élément important dans le bilan énergétique total des *Pinctada margaritifera*. Nous ne préjugeons pas là d'un éventuel apport non énergétique (vitamines, etc) ou des effets de conditionnement de l'eau (chélation, etc) qui dépassent notre propos.





QUATRIEME PARTIE :
Analyse des contenus stomacaux
de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*

S. Pouvreau⁽¹⁾, D. Buestel⁽¹⁾, B. Delesalle⁽²⁾, J.M. Dormoy⁽¹⁾,
F. Hautefeuille⁽³⁾, G. Jonquière⁽¹⁾, P. Loret⁽⁴⁾

1. Analyse des contenus stomacaux de l'huître perlière *Pinctada margaritifera* dans le lagon de Vairao

1.1. Matériels et méthodes

1.1.1. Huîtres perlières

Elles proviennent du lagon d'atoll de Takapoto et sont âgées de quatre à cinq ans. Elles ont été stockées en filière dans le lagon de Vairao à une profondeur d'environ 10 m.

Nous avons effectué l'examen des contenus stomacaux de trois huîtres perlières. Les hauteurs des animaux sont respectivement de 17, 15, 12,5 cm pour les huîtres 1, 2 et 3.

1.1.2. Prélèvement du contenu stomacal

Le contenu de l'estomac de *Pinctada margaritifera* a été extrait par la méthode décrite par MOORE (1910) qui consiste à aspirer le contenu alimentaire du tube digestif de l'huître perlière.

¹ Centre IFREMER de Vairao

² EPHE

³ stagiaire ISTOM

⁴ stagiaire UFP



Dès leur arrivée au laboratoire, les huîtres sont immergées dans une solution anesthésiante de chlorure de magnésium (35 g.l^{-1}) et d'eau douce. Dans ces conditions elles s'entrouvrent généralement au bout d'environ une heure. Il est alors possible d'insérer des écarteurs afin d'ouvrir l'animal. Deux pipettes ayant de très fines extrémités sont insérées respectivement dans la bouche et dans l'anus de l'huître. Le contenu du conduit digestif de l'huître est évacué par la bouche de l'animal. La pipette est connectée à un long et fin tuyau qui nous permet d'effectuer un prélèvement régulier du contenu du tube digestif de l'huître permettant dans certains cas de séparer les fractions correspondant à l'estomac et à l'intestin. Cependant, en dehors d'observations ponctuelles, les prélèvements analysés dans ce travail ne sont pas différenciés et concernent l'ensemble du contenu du tube digestif.

Le matériel collecté est placé dans des cuves de sédimentation, formolé (solution à 2%) puis observé au microscope inversé muni d'un micromètre. Chaque particule est répertoriée puis mesurée. Selon la forme des algues, la mesure au micromètre est effectuée sans prendre les soies en compte.

1.1.3. Analyse de l'eau de mer

L'analyse des contenus stomacaux des huîtres perlières est accompagnée par l'inventaire des particules de l'eau du site d'élevage dans le lagon de Vairao. L'eau de mer est analysée par la méthode de sédimentation qui, compte tenu du matériel et des conditions dont nous disposons, s'est avérée la plus adaptée. Elle permet une très bonne reproductibilité de l'échantillonnage, une standardisation poussée et une préparation aisée des échantillons. Cependant elle présente les inconvénients suivants : fixation du matériel, nécessité d'utiliser un microscope inversé, gamme limitée des volumes utilisables (10 à 100 ml).

Le principe de la méthode (mise au point par UTERMÖHL en 1931) repose sur la sédimentation de l'échantillon préalablement fixé. Le matériel est fixé par quelques gouttes de formaldéhyde (concentration 2%), qui en plus de son rôle de fixateur-conservateur, facilite la sédimentation des algues. Le dénombrement doit se faire en deux étapes : un examen à faible grossissement de l'ensemble de la surface pour la numérotation des particules de grande taille et un examen à fort grossissement de façon à éliminer les effets d'une sédimentation hétérogène. Le choix du volume à sédimenter est effectué en fonction de l'abondance du plancton dans le milieu naturel ; plus l'oligotrophie est forte, plus le volume sera important. Ainsi, nous avons choisi un volume de 100 ml.

Le dénombrement est effectué qualitativement et quantitativement (fréquence des familles et des genres d'algues existant dans l'eau de mer prélevée au niveau et à la même heure que les huîtres de l'expérience). Pour chacune des particules répertoriées la longueur, la largeur et le diamètre sont mesurés.

1.1.4. Analyse des contenus stomacaux

Des déterminations et comptages identiques à ceux de l'eau de mer sont faits au niveau des contenus stomacaux.

1.1.4.1. Sélection des particules alimentaires selon leur taille

L'ajustement d'un modèle sur les fréquences relatives cumulées des classes de particules présentes est effectué pour l'eau de mer et pour les contenus stomacaux. La différence entre ces deux modèles met en évidence une notion de tri.



Pour chaque catégorie d'algue, des histogrammes de fréquences de longueur obtenus après un lissage par pas de trois sont construits simultanément pour l'eau de mer et pour les contenus stomacaux. Ils permettent une analyse plus fine de la notion de tri.

1.1.4.2. Sélection des particules alimentaires selon leur nature

L'étude de la nature des particules ingérées par les huîtres perlières vise à mettre en évidence une sélection préférentielle de la nourriture par les animaux. Toutes les particules répertoriées dans les échantillons d'eau de mer et dans les différentes parties du tube digestif des animaux ont été regroupées selon leur systématique (pour les algues) ou selon leur nature (débris animaux, débris végétaux, zooplancton). La détermination de l'espèce n'étant pas toujours possible, les algues ont été regroupées selon leur famille et leur genre. Les fréquences observées dans les contenus stomacaux sont comparées avec celles de l'eau de mer.

1.2. Résultats et discussion

Des différentes mensurations, seule la variable « longueur » des particules est exploitée, car elle constitue le facteur limitant de la consommation. De plus, la mesure de la largeur est moins fiable que celle de la longueur : les conditions d'utilisation du matériel n'ont pas permis de définir avec précision cette variable. Il existe en effet une incertitude de mesure pour les petites tailles due à la réfringence de la particule observée et à la grande différence entre les longueurs et les largeurs. Les observations réalisées à un grossissement supérieur ne permettaient pas d'augmenter la précision, la profondeur de champ n'étant pas suffisante.

1.2.1. Sélection selon la taille des particules

1.2.1.1. Analyse toutes catégories confondues :

Le graphique suivant représente les effectifs relatifs cumulés de la longueur des particules répertoriées dans l'eau de mer comparativement à celle présente dans le contenu stomacal.

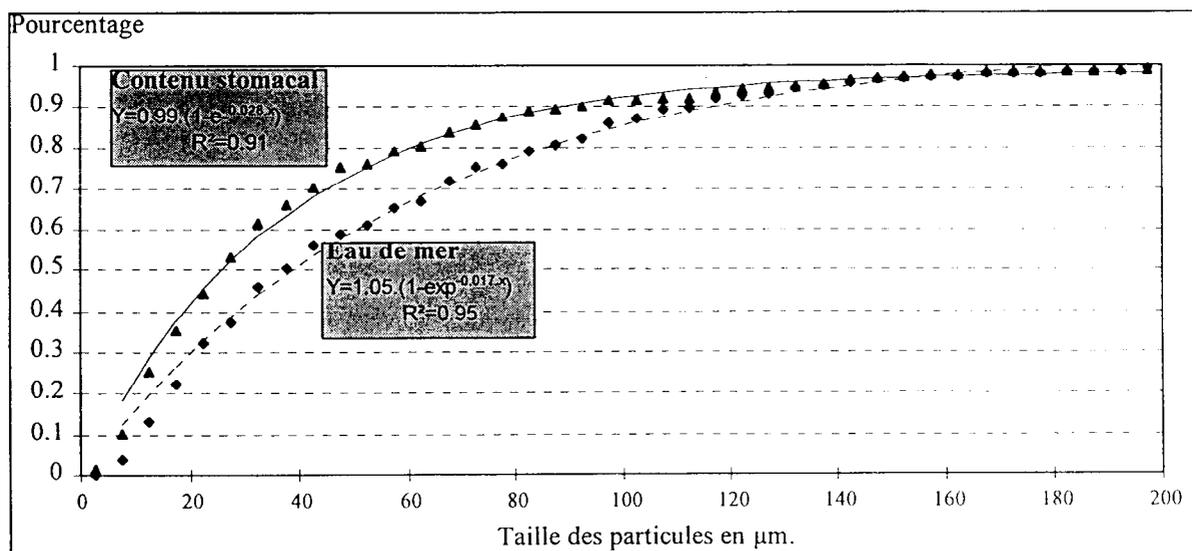


Figure 20. Courbes de fréquence cumulée des longueurs de particules



Les deux modèles sont estimés (plusieurs itérations pour rendre minimum la somme des carrés des écarts) à partir :

- des quatre échantillons d'eau de mer;
- de trois huîtres.

La différence entre ces deux courbes s'explique par la notion de tri : l'huître perlière ne prélève pas dans chaque classe de taille de façon identique, le tableau suivant résume les caractéristiques de ces deux courbes mettant en évidence cette fonction de tri :

Tableau 16. Répartition des particules par taille

	50 % des particules ont un taille inférieure à	90 % des particules ont un taille inférieure à
Contenu stomacal	25,5 μm	92,5 μm
Eau de mer	38,5 μm	117,5 μm

Les huîtres prélèvent préférentiellement dans la partie inférieure du spectre de taille des particules présentes dans l'eau de mer.

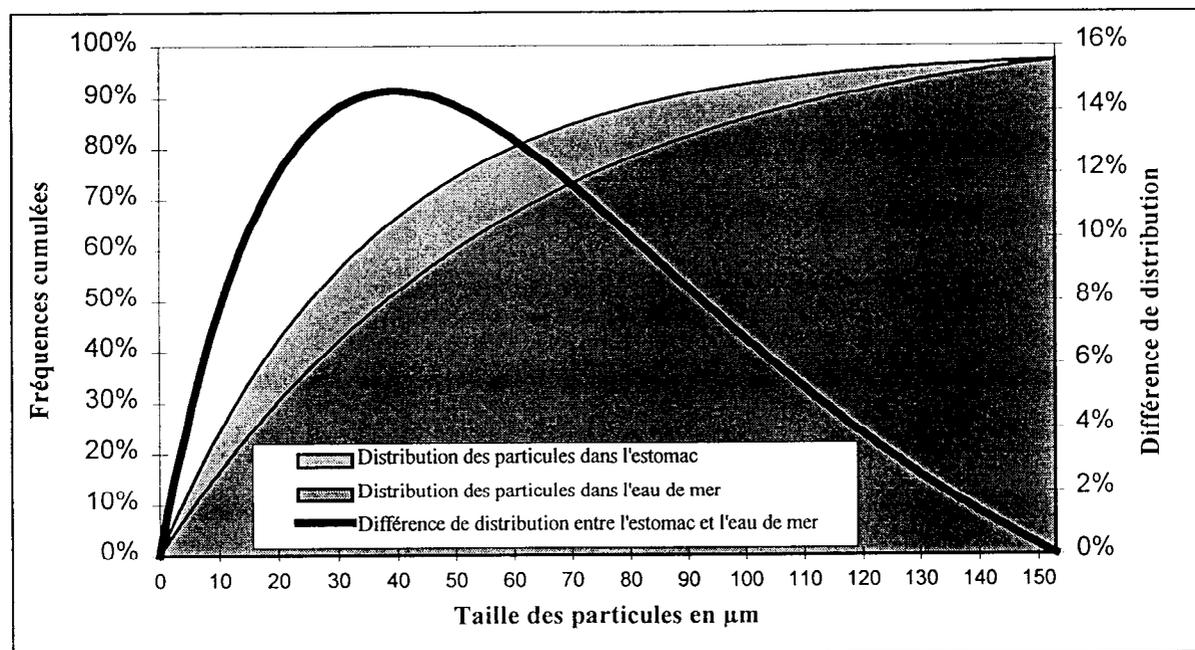


Figure 21. Différence de distribution des particules dans l'eau de mer et dans les contenus stomacaux.

La courbe des différences des fréquences cumulées atteint un maximum pour des particules de 39 μm . A partir de cette valeur la rétention diminue, c'est à dire que chaque classe de taille est moins bien retenue que la précédente. *L'optimum de rétention se situe donc en dessous de 39 μm .*

1.2.1.2. Analyse par catégorie :

Une analyse plus fine a été menée sur chaque genre d'algues selon deux critères :



- Différence de la longueur moyenne des algues dans les contenus stomacaux et dans l'eau de mer ;
- Comparaison « eau de mer - contenus stomacaux » des histogrammes de fréquence de longueur pour chaque genres d'algues.

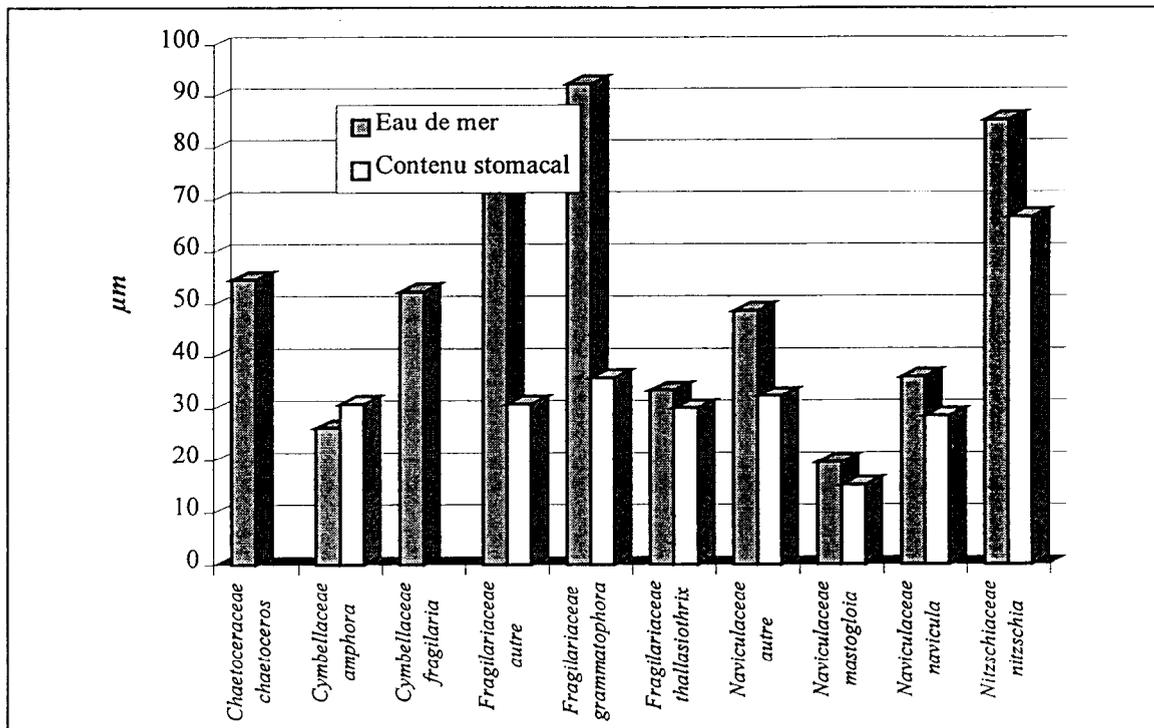


Figure 22. Différence de longueur moyenne entre les algues trouvées dans l'eau et dans l'estomac pour un même genre.

A l'exception du genre *Cymbellaceae amphora*, toutes les catégories répertoriées ont une taille moyenne dans l'eau de mer supérieure à celle des contenus stomacaux. Un tri selon la taille est mis en évidence. Ce tri est précisé dans les histogrammes de taille suivant (les double flèches indiquent les préférendum de filtration) :

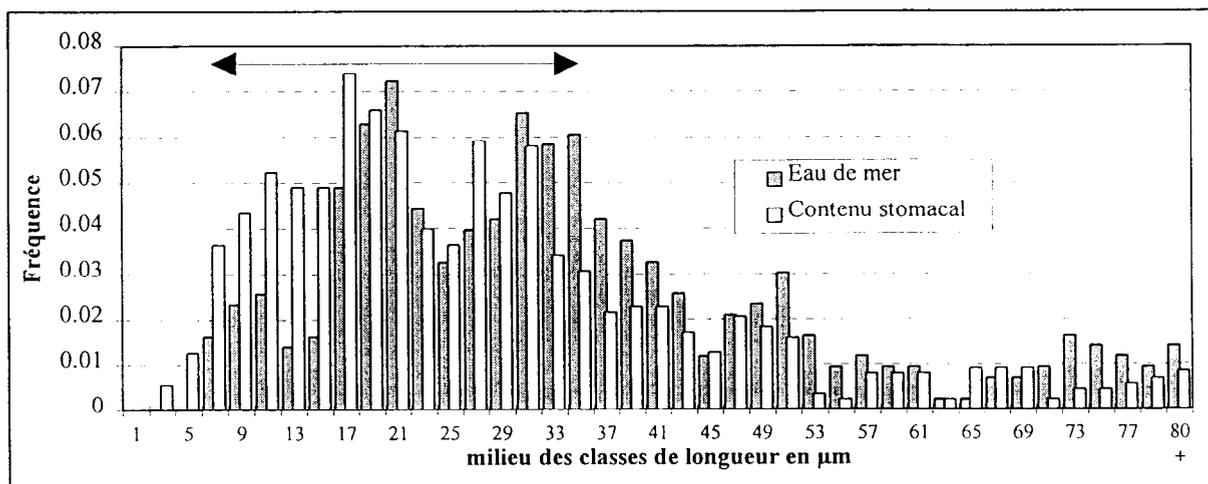


Figure 23. Histogrammes de fréquence de taille (longueur) de l'algue *Naviculaceae navicula* dans l'eau et le contenu stomacal.

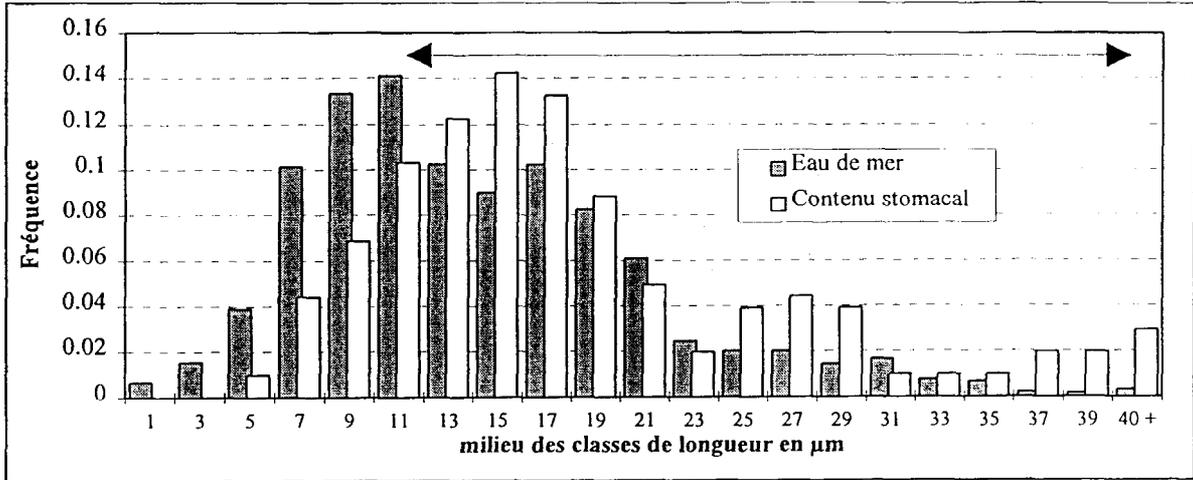


Figure 24. Histogrammes de fréquence de taille (longueur) de l'algue *Naviculaceae mastogloia* dans l'eau et le contenu stomacal.

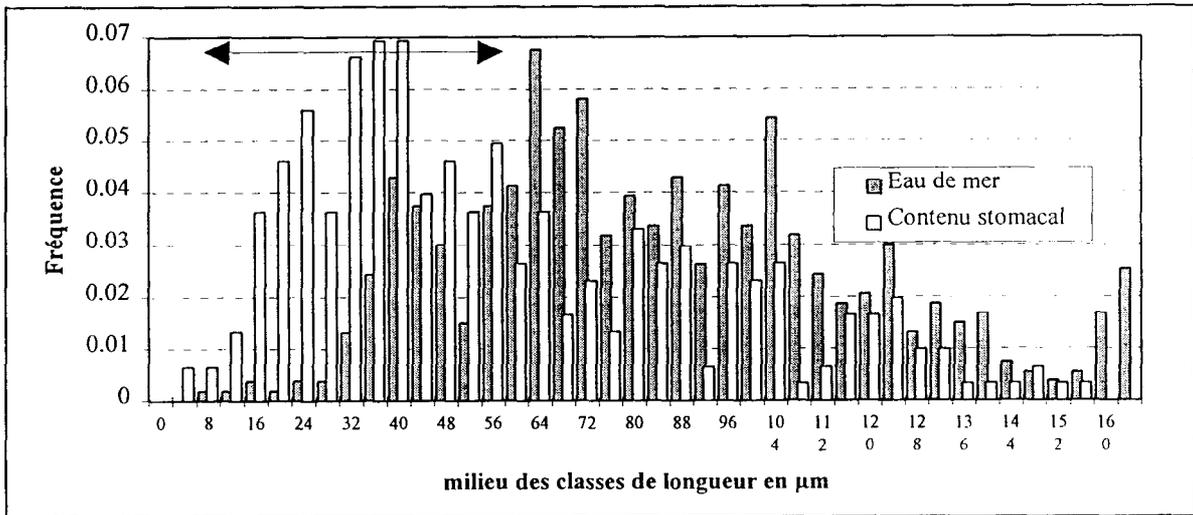


Figure 25. Histogrammes de fréquence de taille (longueur) de l'algue *Nitzchiaceae nitzchia* dans l'eau et le contenu stomacal.

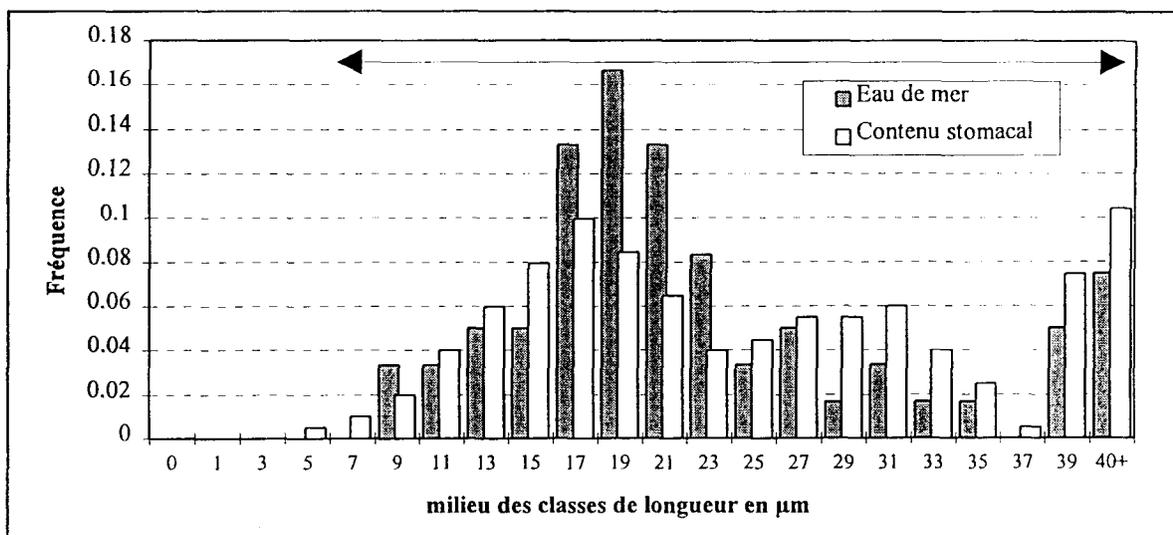


Figure 26. Histogrammes de fréquence de taille (longueur) de l'algue *Cymbellaceae amphora* dans l'eau et le contenu stomacal.

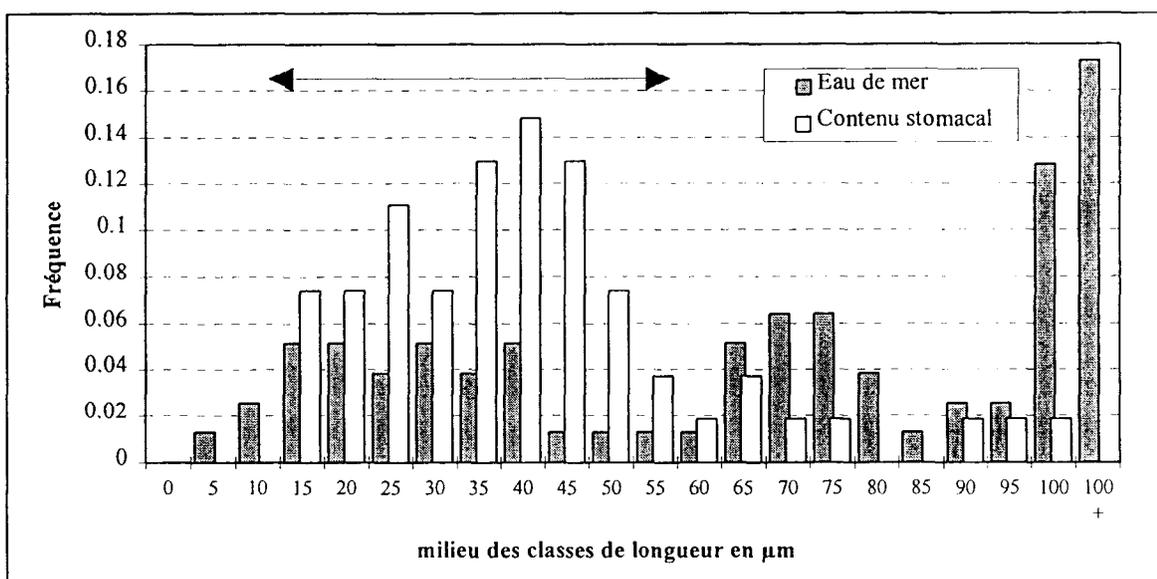


Figure 27. Histogrammes de fréquence de taille (longueur) de l'algue *Fragilariaceae grammathophora* dans l'eau et le contenu stomacal.

Les mesures faites sur *Naviculaceae Mastogloia sp* montrent que l'huître perlière n'ingère peu ou pas les algues inférieures à 5 µm. Cette limite inférieure est à considérer avec précautions. Les particules de petite taille sont difficilement identifiables dans les contenus stomacaux. Les risques d'erreur ne sont pas négligeables dans les classes de taille proches de 5 µm. Il subsiste une imprécision dans la détermination de la taille minimum retenue. Les données sur les autres espèces confirment ce résultat et montrent une ingestion préférentielle des algues jusqu'à environ 40 µm.

Ainsi ces différents graphiques montrent que les huîtres ingèrent préférentiellement des algues dont la longueur est approximativement comprise entre 5 et 40 µm. Les fréquences de taille correspondant à cet intervalle sont en effet plus fortes dans les contenus stomacaux que dans l'eau.



1.2.2. Sélection selon la nature des particules ingérées

L'histogramme suivant représente les fréquences absolues de chaque type de particules calculées à partir de l'ensemble des données des contenus stomacaux des huîtres perlières 1, 2 et 3 ainsi que ceux des échantillons d'eau de mer correspondants.

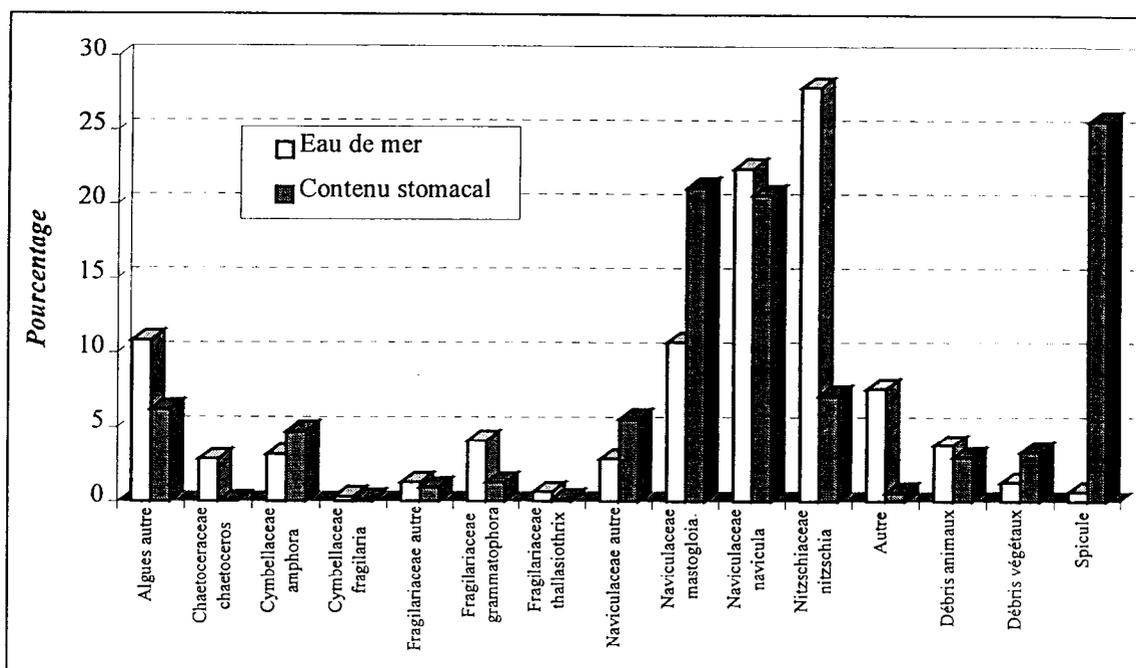


Figure 28. Différence de composition relative entre le contenu stomacal et le milieu environnant.

Parmi les diatomées répertoriées, la famille la plus représentée est celle des *Naviculaceae* (ordre des Pennales) que ce soit dans l'eau de mer ou dans le contenu stomacal de l'animal. Les genres sont relativement diversifiés : *Diploneis*, *Pleurosigma*, et essentiellement *Navicula*. Les familles, *Cymbellaceae*, *Fragilariaceae* et *Nitzschiaceae* (ordre des Pennales) sont également présentes dans les deux échantillons mais en nombre plus faible et avec une diversité de genre moins importante. Notons cependant une exception pour le genre *Nitzschia* dont la fréquence dans l'échantillon d'eau de mer est comparable à celle des *Navicula*. La famille *Chaetoceraceae* (ordre des Centrales) n'a été répertoriée que dans l'échantillon d'eau de mer.

Lors de l'observation de ces échantillons, nous avons également identifié des larves et des carapaces de crustacés planctoniques, des débris végétaux et animaux ainsi que des spicules d'éponge. Ces derniers sont très fréquents dans le contenu stomacal des huîtres et rares dans l'eau de mer.

Ainsi il apparaît des différences entre eau de mer et contenus stomacaux pour les catégories suivantes :

- *Chaetoceraceae Chaetoceros*.
- *Fragilariaceae sp.*
- *Naviculaceae sp.*
- *Naviculaceae Navicula sp.*
- *Naviculaceae Mastogloia sp.*
- *Nitzschiaceae Nitzschia*
- Spicules d'éponge



Les spicules d'éponge sont les particules qui montrent la plus forte différence de fréquence. Elles sont en nombre très important dans le tube digestif de l'animal. En revanche, ces particules sont proportionnellement moins fréquentes dans l'eau de mer (par rapport à l'effectif total) que dans le tractus digestif des animaux. Les spicules d'éponge sont caractérisés par une forme en bâtonnet. Leur importance au sein du tube digestif de l'animal suggère que celui-ci ingère préférentiellement de telles particules. Lors de la comparaison des fréquences des particules entre l'estomac et l'intestin de l'huître perlière n°1, les spicules se retrouvent aussi dans l'intestin de l'animal. De plus, des analyses de contenus stomacaux préalablement effectuées (MARCHAL, 1993), dans des conditions expérimentales identiques, montrent également une proportion importante de spicules. Ces observations, faites à une année d'intervalle montrent qu'il existe probablement une sélection préférentielle des spicules d'éponge par l'huître perlière. Il est possible que cette matière minérale ait un rôle mécanique non négligeable lors du phénomène de la digestion. Elle favoriserait l'usure du stylet cristallin qui libère des enzymes digestives, améliorant ainsi la dégradation de la nourriture. Les spicules d'éponge non digérés seraient ensuite rejetés dans les fèces qu'il serait intéressant d'analyser. L'importance de la fréquence des spicules s'observe quelque soit la taille de l'animal.

Pour les diatomées de la famille *Nitzschiaceae*, le faible effectif observé dans les contenus stomacaux s'explique par la structure de ce type d'algue. Elles sont caractérisées par un rapport longueur/largeur important. Certaines espèces, *Nitzschia seriata* par exemple, sont disposées en colonie et forment ainsi un ensemble de cellules de longueur importante.

La famille *Chaetoceraceae* n'a été répertoriée que dans les échantillons d'eau de mer. Ce sont des cellules réunies par l'entrecroisement de leurs soies en chaînes plus ou moins longues, droites, courbes ou spiralées. Les soies, deux paires par cellule, peuvent être munies d'épine et être porteuses de chromatophores. Enfin, les espèces du genre *Chaetoceros* sont caractérisées par des valves fortement silicifiées (RICARD, 1987). Les espèces que nous avons rencontrées dans les échantillons d'eau de mer étaient toutes des espèces en chaîne. Compte tenu des caractères morphologiques qui font de ces algues des individus difficiles à filtrer et à dégrader lors de la digestion, il semble que les huîtres perlières rejettent cette famille d'organismes soit au moment de la filtration, soit lors du transit des palpes labiaux vers la bouche.

La classe d'algues des *Naviculaceae* et en particulier le genre *Mastogloia* a généralement une forme ovoïde et est caractérisée par un rapport longueur/largeur faible. Ce genre est beaucoup plus fréquent dans les tubes digestifs des animaux que dans les échantillons d'eau de mer. C'est un taxon important parmi la population planctonique du lagon de Vairao. La différence de fréquence suggère qu'il existe une sélection préférentielle de ces particules. Cependant, des algues de la même famille, mais du genre *Navicula*, sont en effectif plus important dans l'eau de mer que dans les contenus stomacaux. Il y aurait donc une sélection selon la nature de ces particules. Cependant, si les caractères morphologiques diffèrent peu d'un genre à l'autre, l'aptitude de *Navicula* à former des colonies de plusieurs centimètres nous ramènerait à un problème de sélection par la taille.

La classe *Naviculaceae sp* regroupe des genres comme *Diploneis*, *Pleurosigma*, *Gyrosigma*. Ce regroupement concerne essentiellement l'huître perlière n°3 car compte tenu de la pauvreté des taxons observés (dans l'eau de mer comme dans les contenus stomacaux), il nous a semblé plus judicieux de regrouper ces algues en une catégorie unique. Leur nature ne présente pas de particularité remarquable. Cependant les différences constatées suggèrent



qu'une sélection a été effectuée. C'est aussi le cas pour la classe des *Fragilariaceae sp* pour lesquelles la sélection s'effectue comme nous l'avons vu sur un critère de taille.

La catégorie "**autres algues**" qui regroupe des organismes comme des chlorophycées, des cyanophycées, des *Monoraphidium* ou d'autres diatomées présente des différences de fréquences entre les tubes digestifs et les échantillons d'eau de mer. Cependant, les effectifs sont faibles et variables d'une huître perlière à l'autre et il est difficile d'interpréter ces résultats.

1.3. Conclusion

Ces analyses de contenus stomacaux de trois huîtres perlières provenant du lagon de Vairao ont permis de mettre en évidence les comportements suivants :

- La longueur des particules (à comprendre dans le sens de « plus grande longueur ») apparaît comme le critère de sélection prédominant. L'optimum de filtration se situe entre 5 et 39 μm . La taille maximale des particules trouvées dans le tube digestif est de 180 μm .
- L'huître perlière peut ingérer de façon sélective des particules en fonction de leur nature et de leur forme. Son bol alimentaire dans le lagon de Vairao est plus « concentré » en spicules d'éponge et *Naviculaceae Mastogloia sp.*

L'étude des contenus stomacaux de trois huîtres perlières prélevées dans le lagon de Vairao a permis de compléter les connaissances sur la rétention. Une série d'étude sur un plus grand nombre d'individus (de différentes tailles) et dans le lagon de Takapoto permettrait d'approfondir ces notions. Les techniques de cytofluorimétrie et d'analyse d'images pourraient faciliter le travail d'identification et de comptage des particules.

2. Analyse des contenus stomacaux de l'huître perlière *Pinctada margaritifera* dans le lagon de Takapoto

Cette étude effectuée dans le prolongement de la précédente a fait l'objet d'un mémoire de DEA. Seuls les principaux résultats seront repris ici. Le détail des expérimentations est disponible dans le mémoire de DEA (LORET, 1995).

2.1. Matériels et méthodes

Les objectifs et méthodes utilisés sont comparables aux précédents. Les contenus stomacaux et les prélèvements d'eau ont été cependant complétés par une analyse des pseudofèces et fèces (voir ROBERT *et al.*, 1995, pour la description du mode de filtration de la nacre et la récolte des biodépôts).

L'étude a porté sur des échantillons d'eau et sur des nacres prélevés au sud de l'atoll de Takapoto : « site 1 » des études milieu (BUESTEL et POUVREAU, 1994).

Les prélèvements d'eau dans le lagon sont effectués la bouteille à renversement à partir de 16 h. En effet, l'évolution de la concentration en chlorophylle *a* durant la journée dans le lagon de Takapoto présente un maximum entre 16 h et 19 h (BUESTEL et POUVREAU, 1994). L'échantillonnage de l'eau a lieu à 16 h, 18 h et 21 h; et ceci le 22 et 23 mars 1995.

Les cinq nacres utilisées ont des hauteurs comprises entre 125 et 145 mm. L'expérimentation commence à 16 h et les fèces et pseudofèces sont récoltées à 18h30 et 21 h. Les contenus stomacaux sont prélevés à partir de 21 heures. Ces horaires ont été choisis en



tenant compte des données existantes sur le temps de transit des particules dans le tube digestif de l'animal estimé à environ 3 h (*vide infra*).

Les déterminations sont effectuées de la même façon que précédemment pour ce qui concerne l'approche qualitative. Pour les pseudofèces, la présence de mucus nécessite une dilacération sous loupe binoculaire à l'aide d'une pince fine et d'une aiguille montée. L'approche quantitative a nécessité la mise au point de méthodes adaptées aux différents types d'échantillons.

La concentration élevée en cellules dans les prélèvements ne permet pas de traiter la totalité de l'échantillon. Après avoir vérifié l'homogénéité d'aliquotes issues du même échantillon, le protocole suivant a été retenu : dans chaque échantillon deux aliquotes sont prélevées. Dans chaque aliquote le comptage est effectué sur une surface de la cuve équivalant à un carré de 0,9 cm de côté. Puis les résultats sont ramenés à la surface totale de la cuve et au volume de la colonne. La technique décrite ci-dessus permet de déterminer l'effectif cellulaire (nombre total de cellules phytoplanctoniques par litre) et ainsi de décrire l'abondance du phytoplancton (DELESALLE, 1990).

Pour les échantillons de pseudofèces et de contenus stomacaux, le principe du fractionnement en deux parties est le même, deux aliquotes d'un volume correspondant à celui de la chambre d'observation (3 ml) sont analysées. Toutefois la technique de comptage diffère sensiblement. Dans le cas présent, la technique des "bandes" a été choisie. Les comptages sont faits sur quatre bandes horizontales (de surface connue) dont la position est déterminée au hasard sur la surface totale de la cuve. Huit comptages sont réalisés pour un même échantillon. Par cette méthode numérique, le nombre d'individus dans chaque catégorie d'algues est enregistré pour chaque estomac et chaque échantillon de pseudofèces. Les comptages sont exprimés en proportion (en %) du total dans chaque catégorie d'algue (CRISP, 1978). Le nombre moyen de particules par estomac pour chaque catégorie d'algue peut être calculé.

Pour les comptages dans les fèces, on utilise la méthode des "champs" qui consiste à prendre au hasard dix champs de microscope dans la cuve et d'effectuer les comptages sur ces surfaces qui seront ensuite ramenées à la surface totale de la cuve. Lors des premières observations sur ce type échantillon, la grande concentration en débris (de forme, de taille et de nature très variées) ne permettait pas d'avoir une idée globale du type de cellules intactes, non digérées, qui se trouvent dans les fèces. La méthode des champs permet de dénombrer un nombre de cellules sur des surfaces restreintes. Cependant la multiplication du nombre de champs observés sur l'aliquote donne une bonne estimation de la surface totale considérée.

Ces différentes méthodes ont été utilisées pour l'estimation des proportions de chaque catégorie d'algues dans les échantillons.

2.2. Résultats

2.2.1. Composition en particules vivantes de l'eau du lagon

2.2.1.1. Approche qualitative

La composition des échantillons prélevés dans le lagon est récapitulé dans le tableau suivant.



Tableau 17. Composition des particules non minérales dans le lagon.

Phytoplancton	Coccolithophoridés	<i>Emiliana huxleyi</i>
		<i>Gephyrocapsa sp</i>
	Cryptophycées	Cryptophycées indéterminées
	Cyanophycées	Cyanophycées indéterminées
	Diatomées	Diatomées centriques indéterminées
		Diatomées pennées indéterminées
	Dinoflagellés	<i>Gymnodinium sp</i>
		<i>Oxytoxum sp</i>
		<i>Prorocentrum sp</i>
		<i>Protoperidinium sp</i>
Dinoflagellés indéterminés		
Zooplancton	Tintinidés	
	Larves D de bivalves (indéterminées)	
	Copépodes	
	Foraminifères	
	Gastéropodes	

2.2.1.2. Approche quantitative

Afin de compléter l'analyse précédente, une approche quantitative a été réalisée. Les résultats des comptages sont résumés dans la Figure 29 et le Tableau 18.

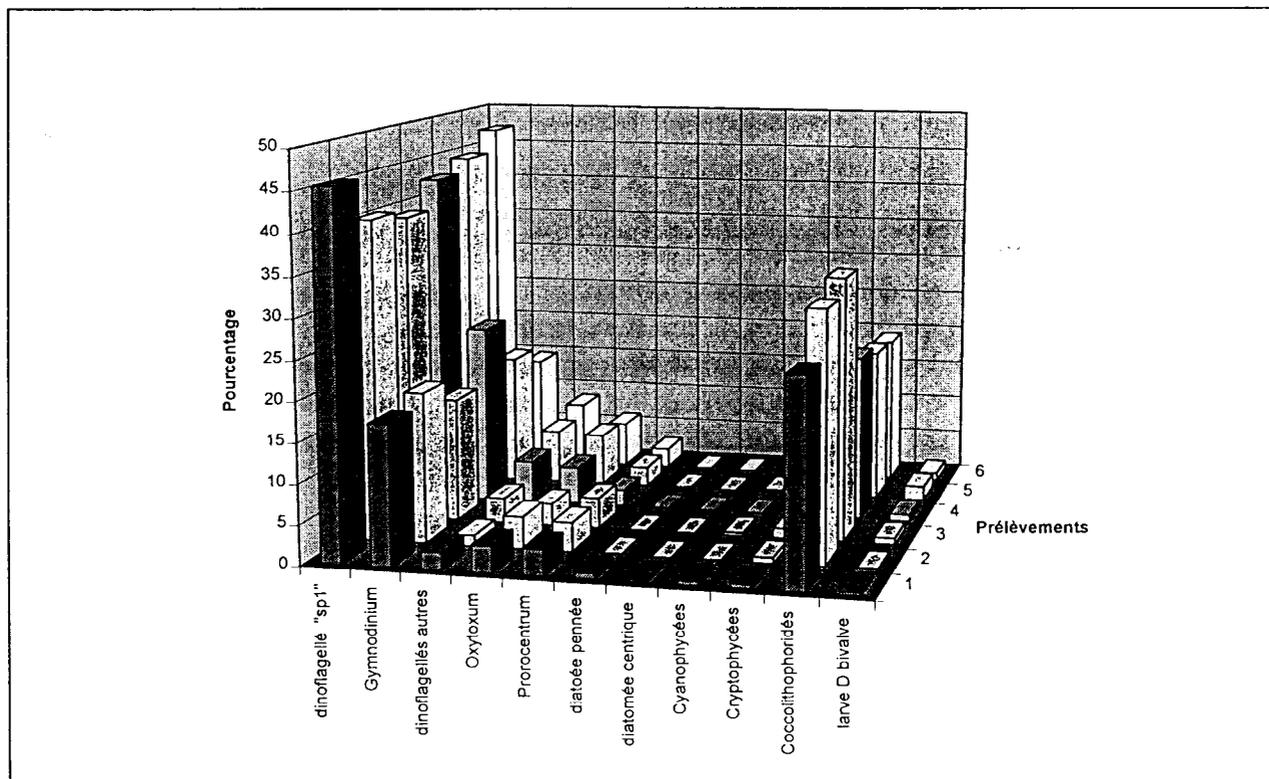
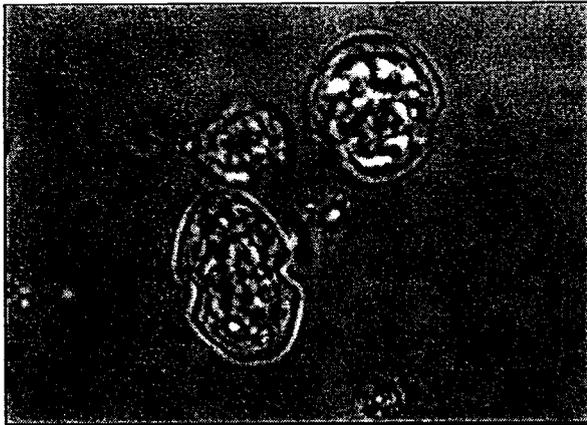


Figure 29. Distribution de fréquences des algues dans les prélèvements d'eau. (résultats exprimés en pourcentage)

**Tableau 18. Résultats bruts des comptages dans l'eau exprimés en pourcentage moyen par prélèvement**

	22 mars			23 mars		
	16 h	18h	21h	16h	18h	21h
Dinoflagellé "sp1"	46	40	39	43	44	47
<i>Gymnodinium</i>	17	19	16	23	17	14
Dinoflagellé autre	2	1	3	5	7	8
<i>Oxytoxum</i>	3	4	3	5	7	6
<i>Prorocentrum</i>	3	4	4	2	2	3
Diatomée pennée	1	0	0	0	0	0
Diatomée centrique	0	0	0	0	0	0
Cyanophycées	1	0	0	0	0	1
Cryptophycées	1	1	1	1	1	1
Coccolithophoridés	25	31	33	21	20	19
Larve D bivalve	0	0	1	1	2	1

Plusieurs classes d'algues d'effectifs variables se dégagent. Les dinoflagellés constituent le groupe dominant dans le lagon de Takapoto. Cette classe est principalement composée de quatre genres: *Gymnodinium*, *Prorocentrum*, *Oxytoxum* et d'un genre non identifié qui sera nommé "sp.1"; ce genre représente environ 50 % de l'effectif cellulaire dans l'eau.

**Figure 30. Dinoflagellés observés au microscope inversé.**

La prédominance des dinoflagellés (Figure 30) dans l'eau du lagon de l'atoll de Takapoto est en accord avec les travaux de RICARD *et al.* (1979) sur la composition en phytoplancton de l'eau de cet atoll.

Les coccolithophoridés, en grand nombre, font également partie des espèces caractéristiques du lagon de Takapoto. Les effectifs cellulaires totaux sont compris entre 2520 et 6000 (résultats exprimés en nombre de cellules par litre d'eau).

2.2.2. Composition des pseudofèces

2.2.2.1. Analyse qualitative

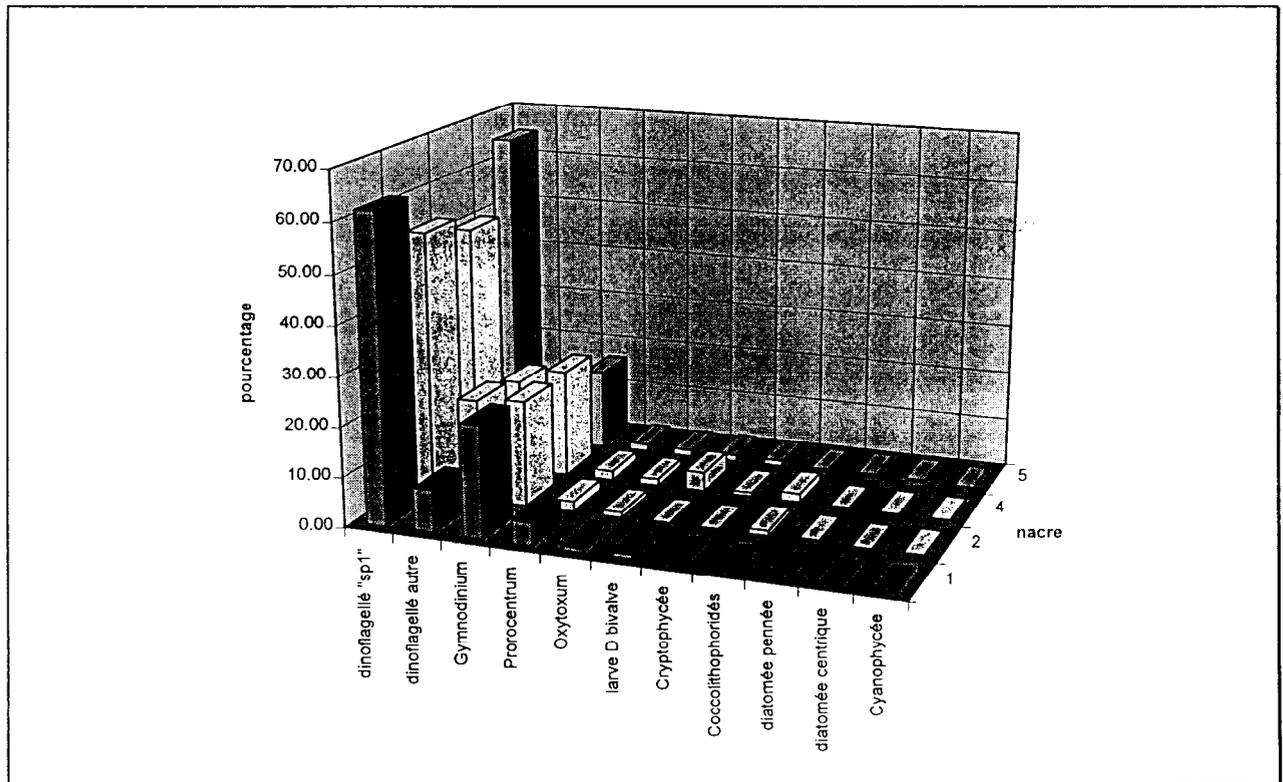
L'étude des échantillons, a permis de mettre en évidence une grande variété de micro-organismes listés dans le Tableau 19.

**Tableau 19. Composition des pseudofèces**

Débris végétaux: fragments et germination d'algues filamenteuses		
Débris animaux: spicules d'éponge, appendices de crustacés		
Débris minéraux: grains de sable		
Phytoplancton	Dinoflagellés	<i>Gymnodinium sp.</i>
		<i>Prorocentrum sp.</i>
		<i>Oxytoxum sp.</i>
		Dinoflagellés indéterminés
	Diatomées	D. pennées: Naviculacées, Nitzschiacées
		D. centriques
		D. indéterminées
	Cyanophycées	Cyanophycées indéterminées
Coccolithophoridés	Coccolithophoridés indéterminés	
Cryptophycées	Cryptophycées indéterminées	
Zooplancton	Larves D de bivalve	
	Tintinides	
	Copépodes	
	Foraminifères	
	Coquille de mollusque	

2.2.2.2. Analyse quantitative

Les résultats des comptages sont présentés sur la Figure 31 et le Tableau 20

**Figure 31. Distribution de fréquences des algues en pourcentage dans les pseudofèces.**

Cette première série d'observations montre que les particules rejetées par la nacre dans les pseudofèces sont de nature très diverse et appartiennent à de nombreux genres et phylum



aussi bien végétaux qu'animaux. On constate que la nacre rejette une partie non négligeable des particules disponibles dans l'eau.

Tableau 20. Résultats bruts des comptages (moyenne par nacre) en pourcentage.

	Nacre 1	Nacre 2	Nacre 3	Nacre 4	Nacre 5
Dinoflagellé "spl"	62,00	53,66	54,23	50,03	64,97
Dinoflagellé autre	8,45	20,33	16,92	18,68	12,42
Gymnodinium	22,36	21,21	9,74	21,81	16,24
Prorocentrum	4,55	2,02	2,31	1,88	1,48
Oxytoxum	0,82	1,01	0	1,32	1,28
Larve D bivalve	0,91	0,13	2,05	3,83	1,28
Cryptophycée	0,45	0,13	0	0,77	1,07
Coccolithophoridés	0,27	1,01	12,44	1,67	0,34
Diatomée pennée	0	0,38	0,77	0	0,47
Diatomée centrique	0	0	1,54	0	0,47
Cyanophycée	0,18	0,13	0	0	0
Dinoflagellé (dégradé)	0	0	0	0	0

Les dinoflagellés et les coccolithophoridés constituent la majorité des particules non ingérées. En effet les pseudofèces sont composées d'environ 70% de dinoflagellés, de 5 % de coccolithophoridés et de moins de 1 % de diatomées. Parmi les dinoflagellés, la prédominance des "indéterminés" démontre le rejet massif de ce type d'algues. De plus, en fin de journée, des observations sur les nacres *in situ* ont montré que ces dernières produisaient une grande quantité de mucus et avaient un comportement anormal. La grande quantité de pseudofèces produite serait la conséquence d'un bloom phytoplanctonique.

2.2.3. Composition des contenus stomacaux

2.2.3.1. Analyse qualitative

Un inventaire des micro-algues ingérées par la nacre, selon leur genre, a été réalisé. Les organismes rencontrés dans les contenus stomacaux sont énumérés dans le Tableau 21.

Tableau 21. Composition des contenus stomacaux.

Phytoplancton	Coccolithophoridés	Coccolithophoridés indéterminés	
	Cryptophycées	Cryptophycées indéterminées	
	Cyanophycées	<i>Nostoc sp.</i>	
		Cyanophycées indéterminées	
	Dinoflagellés	<i>Gymnodinium sp.</i>	
		<i>Prorocentrum sp.</i>	
		<i>Heterosigma sp.</i>	
		<i>Protoperidinium sp.</i>	
		Dinoflagellés indéterminés	
	Diatomées	centriques	indéterminées
		pennées	<i>Licmophora sp</i>
			<i>Mastogloia sp</i>
			<i>Amphipora sp</i>
Naviculacées indéterminées			
D. pennées indéterminées			
Zooplancton	Foraminifères		
	Larves D de bivalve		
	Copépodes		
	Appendices de crustacés		



2.2.3.2. Analyse quantitative

Les résultats sont présentés dans la Figure 32 et le Tableau 22.

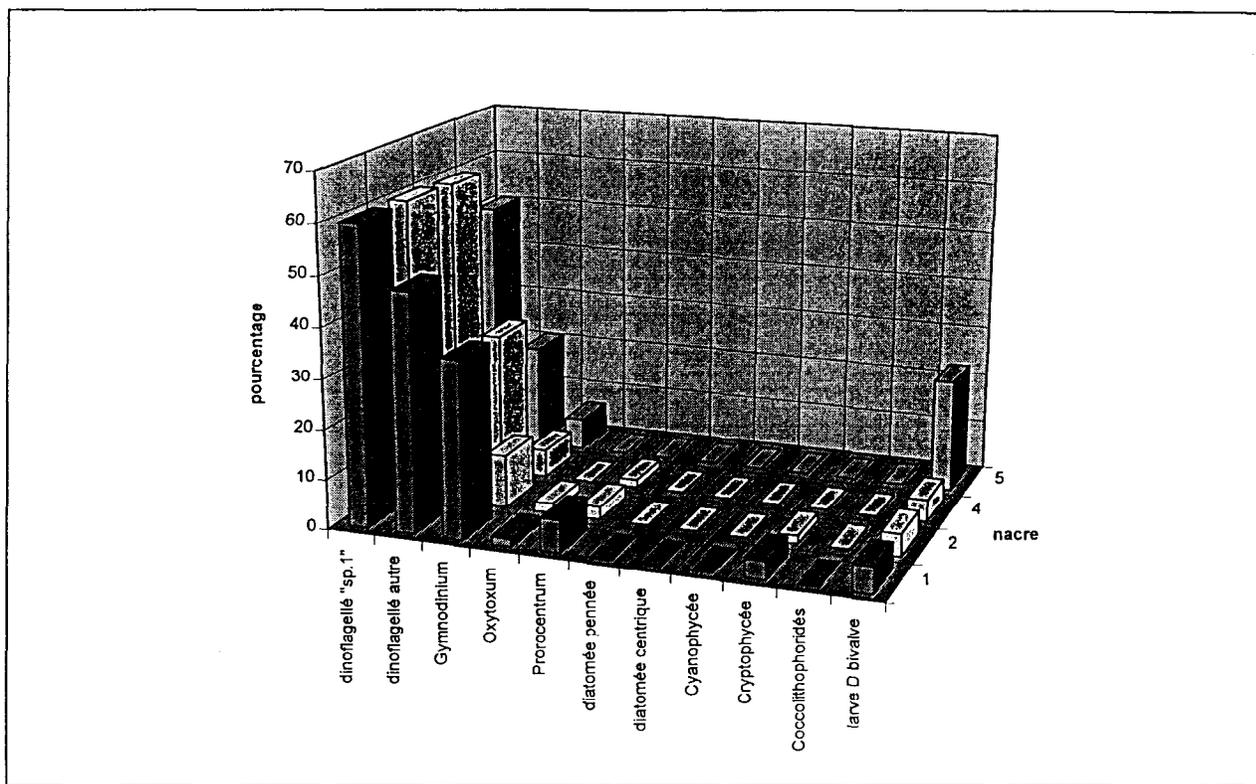


Figure 32. Distribution de fréquences des algues dans les contenus stomacaux. (résultats exprimés en pourcentage)

Les huit comptages réalisés sont ramenés à une moyenne afin de considérer une distribution globale des algues dans chaque nacre.

Tableau 22. Résultats bruts des comptages dans les contenus stomacaux exprimés en pourcentage.

	Nacre 1	Nacre 2	Nacre 3	Nacre 4	Nacre 5
Dinoflagellé "sp.1"	59,97	60,20	12,18	59,67	50,51
Dinoflagellé autre	19,03	18,66	2,44	28,66	20,82
Gymnodinium	14,19	10,52	1,65	5,57	6,14
Prorocentrum	2,60	2,58	0,22	1,58	0,00
Oxytoxum	0,63	1,88	0,03	0,00	0,00
Larve D bivalve	2,11	4,46	0,39	4,40	22,53
Cryptophycée	1,47	1,57	0,03	0,00	0,00
Coccolithophoride	0,00	0,14	0,03	0,00	0,00
Diatomée pennée	0,00	0,00	0,00	0,12	0,00
Diatomée centrique	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Cyanophycée	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Dinoflagellé (dégradé)	0,00	0,00	83,03	0,00	0,00

Une approche globale des comptages effectués sur les contenus stomacaux montre que les particules ingérées par les nacres sont principalement des dinoflagellés. En effet, plus de 80% des micro-algues dénombrées appartiennent à ce genre, et une majorité de "espèce 1" non



identifiée est présente. L'absence de coccolithophoridés est remarquable et semble généralisée à toutes les nacres.

Il existe des différences entre les individus, en particulier au niveau de la nacre 3 où des dinoflagellés en voie de dégradation ont été observés en grande quantité. Ce type de phénomène pourrait être dû soit à une différence d'ordre physiologique soit à une erreur dans l'expérience du type mauvaise fixation du matériel.

2.2.4. Composition des fèces

2.2.4.1. Analyse qualitative

Les fèces sont principalement constituées de débris en tous genres. On retrouve beaucoup de débris cellulaires correspondants aux algues digérées et quelques rares algues intactes.

2.2.4.2. Analyse quantitative

Le tableau suivant résume les comptages effectués sur les échantillons de fèces.

Tableau 23. Résultats bruts des comptages effectués sur les fèces en effectifs totaux par nacre.

	Nacre 1	Nacre 2	Nacre 3	Nacre 4	Nacre 5
Dinoflagellé "sp.1"	1	1	32		1
Dinoflagellé autre			1		
Gymnodinium			9		2
Prorocentrum			15	4	
Oxytoxum		1	1		
Larve D bivalve	1				
Cryptophycée		1			
Coccolithophoridés					
Diatomée pennée					
Diatomée centrique					
Cyanophycée			1		
Dinoflagellé (dégradé)		1	103		
TOTAL (des 10 champs	2	4	162	4	3

Les fèces contiennent très peu de cellules excepté pour la nacre 3. Pour cette raison, les tests de comparaison avec les autres échantillons ne prendront pas en compte les données des fèces qui seront reprises dans la discussion.

2.2.5. Variabilité individuelle

Une série de tests du χ^2 est appliquée aux comptages moyens se rapportant à chaque nacre, afin de déterminer s'il existe ou non une différence significative entre les nacres, et ceci pour chaque type de prélèvement. Les cinq contenus stomacaux sont testés ainsi que les cinq échantillons de pseudofèces. La nacre 3 est écartée du lot afin de ne pas ajouter une variabilité supplémentaire. Cette nacre 3 est significativement différente des quatre autres et sera traitée à part.

Les tests du χ^2 effectués sur les contenus stomacaux et sur les pseudofèces montrent qu'il n'existe pas de différence significative (au seuil de 5%) entre les nacres pour chaque type d'échantillon. Les comptages pourront donc être regroupés afin d'obtenir un profil global pour l'eau et les deux compartiments de la nacre : contenus stomacaux et pseudofèces.



Ces résultats regroupés sont présentés dans le Tableau 24:

Tableau 24. Composition de l'eau, des pseudofèces et des contenus stomacaux.
(données exprimées en pourcentage)

	Eau	Pseudofèces	Contenu stomacal
Dinoflagellé "sp.1"	43,13	58,00	60,00
Dinoflagellé autre	4,79	14,67	21,54
Gymnodinium	18,90	20,00	9,74
Prorocentrum	2,92	2,67	2,05
Oxytoxum	3,87	1,33	1,03
Larve D bivalve	0,75	2,00	4,62
Cryptophycée	0,84	0,67	1,03
Coccolithophoride	24,31	0,67	0,00
Diatomée pennée	0,13	0,00	0,00
Diatomée centriole	0,04	0,00	0,00
Cyanophycée	0,32	0,00	0,00

2.2.6. Comparaison eau nacres

La comparaison des distributions de fréquences des algues dans l'eau et dans le « compartiment » Nacre montre qu'il existe une différence significative entre ces deux types de prélèvements.

Une analyse détaillée apporte plusieurs types d'informations:

Les particules phytoplanctoniques retrouvées dans les nacres sont présentes dans l'eau mais dans des proportions différentes.

Les coccolithophoridés représentent 24 % des cellules dénombrées dans l'eau, ces algues sont totalement absentes des contenus stomacaux et sont présentes de façon occasionnelle dans les pseudofèces.

Aucune diatomée n'est retrouvée dans les contenus stomacaux, cependant elles représentent 0.15% des algues dans les prélèvements d'eau.

Les cyanophycées sont absentes des pseudofèces et des contenus stomacaux alors qu'on en trouve dans l'eau (0.32% des algues dénombrées).

Le zooplancton (larves de bivalves) constitue 0.75% du plancton de l'eau et représente 4.62% des contenus stomacaux.

2.3. Discussion et conclusion

2.3.1. Composition des contenus stomacaux

Les particules ingérées par les nacres de Takapoto sont des organismes phytoplanctoniques très variés (coccolithophoridés, cryptophycées, cyanophycées, dinoflagellés, diatomées) avec une forte prédominance des dinoflagellés. La présence d'organismes zooplanctoniques est notable. Il s'agit de foraminifères, de larves de bivalves et de crustacés (individus entiers ou fragments d'appendices). De la même manière, OTA (1959) a relevé une grande variété d'organismes dans les contenus stomacaux de *Pinctada fucata* dont des larves de bivalves. De plus, CHELLAM (1983) a observé des gastéropodes ainsi que des spores indéterminées, des nauplii et des grains de sable dans les contenus stomacaux des huîtres perlières indiennes du Golfe de Manaar.



Ces résultats qui décrivent une grande diversité d'organismes dans les contenus stomacaux concordent avec les observations de Nasr effectuées sur le genre *Pinctada* en Mer Rouge. Toutefois, NASR (1984) décrit une forte densité de diatomées du genre *Coscinodiscus* dans l'estomac des huîtres de Dongonab Bay. HERDMAN (1903) a observé une concentration élevée en spicules d'éponges chez les espèces de Ceylan et décrit comme principale source de nourriture des organismes unicellulaires (infusoires, foraminifères, radiolaires). Des embryons et larves de divers animaux, des filaments algaux ainsi que des spicules d'alcyonnaires et d'éponges font également partie du régime alimentaires de l'huître perlière. Chez *Pinctada fucata*, la principale source de nourriture d'origine phytoplanctonique est constituée de petites diatomées du genre *Chaetoceros*, *Skeletonema*, *Nitzschia* et *Thalassiosira* (CHANG *et al.*, 1988).

L'analyse des contenus stomacaux de *Pinctada margaritifera*, sur des nacres élevées dans le lagon de Vairao a montré une composition du régime alimentaire des huîtres perlières différente de ce qui a été observé à Takapoto. Les nacres du lagon de Vairao se nourrissent essentiellement de diatomées de petite taille (2 à 39 μm). Une concentration élevée en spicules d'éponges a été trouvée dans les contenus stomacaux. L'analyse de l'eau du lagon de Vairao montre que le phytoplancton est dominé par les diatomées pennées. Ceci concorde avec les observations de SOURNIA et RICARD (1976 b) sur les lagons des îles hautes en Polynésie puisqu'ils décrivent une dominance des petites diatomées pennées parmi le phytoplancton. De la même façon, SOURNIA et RICARD (1976 a) mettent en évidence la dominance des dinoflagellés dans le phytoplancton d'un atoll fermé comme Takapoto. La composition des contenus stomacaux reflète celle de l'eau environnante : les algues retrouvées en plus grande quantité dans l'estomac des nacres sont celles qui dominent dans l'eau environnant les animaux.

2.3.2. La sélection des particules

Le test du χ^2 a permis de mettre en évidence une différence significative entre les échantillons d'eau et les prélèvements effectués sur les nacres. De plus, l'analyse de la variance montre que, pour la majorité des algues répertoriées, la composition des contenus stomacaux et des pseudofèces diffère significativement de celle de l'eau. Le matériel ingéré par les nacres ne contient donc pas la même proportion de particules que l'eau filtrée par les branchies. Ces résultats confirment donc l'hypothèse d'une sélection des particules chez *Pinctada margaritifera*. Cette sélection a déjà été montrée dans le lagon de Vairao principalement en fonction de la taille mais aussi de la nature des particules.

Chez *Pinctada margaritifera* à Takapoto, les contenus stomacaux sont principalement composés de dinoflagellés ("espèce 1" indéterminée) dont la taille moyenne est de 15 μm . Les autres catégories d'algues ont leur dimension comprise entre 10 et 30 μm . Ces observations concordent bien avec les résultats obtenus à Vairao. Si la sélection suivant la nature des particules semble effective, des données complémentaires sont indispensables pour la caractériser en détail;

2.3.3. La composition des pseudofèces

Selon NEWELL et JORDAN (1983), les pseudofèces ne sont pas simplement composées des cellules qui ont été triées puis rejetées par l'huître. Elles comprennent aussi des cellules qui se trouvent en excès dans le milieu. Cela est vérifié à Takapoto où les pseudofèces des nacres sont composées d'une majorité de dinoflagellés et en particulier de l'espèce 1 (non identifiée) et de *Gymnodinium*. Les pseudofèces contiennent également une grande quantité de



débris organiques et minéraux de taille et de forme très variées rejetés au niveau des palpes labiaux.

Les nacres consomment donc bien les microalgues du milieu, que les diatomées soient dominantes comme dans le lagon de Vairao ou les dinoflagellés comme dans celui de Takapoto. Une sélection des particules a encore été démontrée puisque les distributions de fréquence des algues entre l'eau et les nacres sont différentes. De plus, on ne retrouve pas de coccolithophoridés dans les estomacs des nacres. L'huître perlière effectue donc un tri des particules selon des critères qui restent à déterminer.



CINQUIEME PARTIE :
**Estimation de la durée du transit intestinal
chez *Pinctada margaritifera***

**G. Jonquières⁽¹⁾, A. Bennet⁽¹⁾, X. Caisey⁽¹⁾,
J.M. Dormoy⁽¹⁾, J. Tiapari⁽¹⁾**

La connaissance du transit intestinal est une donnée de base pour l'étude de la nutrition. En particulier cette donnée s'avère nécessaire lors des analyses qualitatives du contenu du tube digestif des nacres. Une expérience préliminaire menée parallèlement à des mesures de filtration avait donné une estimation du temps de transit trois à quatre heures, de l'ingestion à la production de fèces. Ces valeurs imprécises (nombre d'individus trop faible, non prise en compte du "comportement alimentaire" des animaux avant la mesure) ont été utilisées en première approximation. Pour approfondir la question, des expérimentations complémentaires ont été réalisées avec deux séries de mesures, l'une sur des animaux nourris (tube digestif plein), l'autre sur des animaux qui ne sont plus alimentés depuis plusieurs heures (tube digestif vide).

¹ Centre IFREMER de Vairao



1. Temps de transit des animaux nourris

1.1. Matériel et méthode

1.1.1. Principe de l'expérimentation

Les nacres proviennent de Takapoto. Elles ont transité par le lagon de Vairao où elles ont été stockées. L'expérience porte sur 24 huîtres de tailles comprises entre 10 et 12 cm. Elles sont numérotées puis stockées en attente en chapelets dans le lagon. Puis elles sont brossées, collées sur des plaques de PVC (quatre huîtres par plaque) et réparties dans six bacs alimentés en eau de mer non filtrée à raison d'une plaque par bac (quatre huîtres). Pour éviter un stress trop important et pour permettre une meilleure adaptation, ces opérations ont lieu trois jours avant le début de l'expérimentation.

A J₂ on élimine les éventuels pseudofèces et les fèces par siphonnage. A 15h, les nacres sont alimentées (passage sur eau filtrée plus algues *Isochrysis* cultivées). A J₃, à partir de 9h, on effectue un apport individuel de craie pour chaque nacre. La suspension fine de craie est distribuée à l'aide d'une seringue à l'entrée du siphon inhalant. L'apparition de pseudofèces confirme que les particules ont bien été pompées. On admet que l'animal a ingéré la craie dès qu'elle a été distribuée. L'heure est notée précisément (t_0). L'heure d'apparition de fèces de couleur claire indiquant la présence de craie est notée précisément pour chaque huître (t_1). Le temps de transit est donné par la différence ($t_1 - t_0$).

1.1.2. Données techniques

- Bacs 330 litres
- Taux de renouvellement : 70% par heure
- Algues : [Isochrysis] bac = 35.000 cel/cc
- Température = 26.9°C ± 0.1
- Salinité : 35g/l
- Suspension de craie : mise en suspension de 6 bâtons de craie finement broyés dans un litre d'eau de mer.

1.1.3. Calendrier

- **Judi 17 août :**

Les huîtres de la filière sont brossées et suspendues sous le ponton.

- **Vendredi 18 août**

Les huîtres sont collées au ciment sur des plaques de PVC à raison de 4 par plaque. Les plaques sont suspendues dans 6 bacs à raison d'une par bac. Les bacs sont en eau non filtrée provenant du lagon.

- **Lundi 21 août :**

15 h : début de la distribution d'algue en continu dans les bacs

- **Mardi 22 août :**

8 h : siphonnage des fèces.

9 h : injection de la craie huître par huître. L'heure est notée pour chaque huître.

L'heure d'apparition de fèces de couleur claire est notée.



Dès que les fèces de toutes les huîtres ont été obtenues, la distribution d'algue est arrêtée pour permettre le nettoyage et le remplissage de la cuve contenant la suspension d'algues.

Reprise de la distribution d'algues à 15 h.

- **Mercredi 23 août et jeudi 24 août :**

Même protocole que le mardi sur les mêmes animaux.

1.2. Résultats

Les temps de transit par huître et par bac sont reportés sur le Tableau 25. L'émission de fèces n'a pas pu être notée avec certitude pour certaines huîtres à cause des confusions possible entre pseudofèces et fèces.

Le Tableau 27 donne une idée de l'effet bac. Les huîtres étant stokées dans 6 bacs différents et la détermination de l'heure de production de fèces étant confiée à 6 manipulateurs, il est nécessaire de comparer les variations dues à la fois au manipulateur et aux caractéristiques particulières du bac. On note un coefficient de variation relativement élevé pour le bac A.

Tableau 25. Temps de transit par huître et par bac.

N° huître	1er répliquat	2ème répliquat	3ème répliquat	Moyenne
A1	02:51		02:41	02:46
A2		02:19	01:47	02:03
A3	03:01	03:12	02:28	02:53
A4	02:56	01:34	02:37	02:22
B1			03:18	03:18
B2	03:16	03:49		03:32
B3	03:17	02:38	03:21	03:05
B4	03:12	03:22	03:16	03:16
C1	02:43	02:34	02:18	02:31
C2		02:48	02:30	02:39
C3		02:43	02:55	02:49
C4			02:53	02:53
D1		03:01	03:10	03:05
D2	02:55	03:01	02:45	02:53
D3		02:54	02:45	02:49
D4	03:01	03:11	02:26	02:52
E1			02:51	02:51
E2			02:32	02:32
E3		03:23	02:28	02:55
E4		02:39	02:29	02:34
F1	02:59	02:56	02:53	02:56
F2	03:25	02:33	02:18	02:45
F3	03:42	03:14	02:38	03:11
F4		03:45		03:45

**Tableau 26. Résultat global.**

	1er répliquât	2ème répliquât	3ème répliquât	général
moyenne	03:06	02:55	02:41	02:52
écart type	00:16	00:31	00:22	00:26
Int. Confiance	00:09	00:13	00:09	00:07
Coef. variation	8.6%	17.7%	13.6%	13.3%

Tableau 27. Variabilité entre les bacs.

N° bac	Moyenne par bac	Ecart type par bac	Coef. variation
bac A	02:32	00:31	20,7%
bac B	03:16	00:18	9%
bac C	02:40	00:12	7.7%
bac D	02:54	00:13	7.7%
bac E	02:43	00:21	12.8%
bac F	03:02	00:29	15.9%

2. Temps de transit des animaux à jeun

2.1. Matériel et méthode

Une série de trois huîtres est mise à jeun au moins 5 h avant le début des mesures. Puis elles sont placées dans les enceintes du poste de filtration alimentées par une suspension d'*Isochrysis aff. galbana*. Toutes les 10 mn la filtration des trois huîtres est mesurée afin de déterminer t_0 début de la filtration. L'apparition des fèces est notée pour chaque huître (temps t_1). Le temps de transit est donnée par la différence $t_1 - t_0$. Après l'émission des premières fèces, l'huître correspondante est remplacée par une autre à jeun. L'expérience est renouvelée jusqu'à ce que le stock de 24 huîtres soit épuisé.

2.1.1. Données techniques

- Débit dans les enceintes : environ 600cc/mn
- [Isochrysis] : 30.000 cel/cc
- Température : 26.9°C ± 0.1
- Mesure de la filtration au fluorimètre.

2.2. Résultats

Le temps moyen de transit mesuré sur dix neuf huîtres est de 3h05 (Tableau 28). En l'absence de filtration, les temps de transit de cinq huîtres n'ont pu être calculés.

**Tableau 28. Temps de transit des animaux à jeun.**

N° huître	Début filtration	Heure production de Fèces	Temps de transit
A1	07:32	11:51:00	04:19:00
A2	16:00	18:15:00	02:15:00
A3	07:55	09:30:00	01:35:00
A4	08:32	09:46:00	01:14:00
B1	07:25	11:29:00	04:04:00
B2	07:32	11:25:00	03:53:00
B3	09:52	13:35:00	03:43:00
B4	08:23	13:15:00	04:52:00
C1	13:50	16:40:00	02:50:00
C2	13:30	15:00:00	01:30:00
C3	14:10	15:40:00	01:30:00
C4	15:10	16:45:00	01:35:00
D4	13:40	15:20:00	01:40:00
E3	09:28	13:35:00	04:07:00
E4	11:50	13:35:00	01:45:00
F1	11:06	15:50:00	04:44:00
F2	12:20	16:35:00	04:15:00
F3	07:55	11:40:00	03:45:00
F4	12:02	17:10:00	05:08:00

Tableau 29. Résultats globaux des temps de transit des animaux à jeun.

Moyenne	03:05
Ecart type	01:22
Int. confiance	00:36
Coef. variation	44.4%

3. Discussion

Les temps de transit mesurés sur d'autres bivalves sont très variables. HUGHES (1969), HYLLEBERG et GALLUCI (1975), et WIKANDER (1980) donnent pour les genres *Srobicularia*, *Macoma* et *Abra*, respectivement environ 8 h, 1 à 9h et 12 à 19h. On remarque une très grande variabilité au sein d'un même genre.

3.1.1. Temps de transit des animaux nourris

On note une faible variabilité des résultats. Cependant la question de l'impact de la nature des particules ingérées sur la vitesse du transi est posée. L'huître perlière consomme un grand nombre de particules très diverses : organiques (phytoplancton, morceaux de larves de crustacés, oeufs de bivalves...) et minérales (spicules, silt...), NASR (1984) et ce rapport. Il est probable que ces particules jouent un rôle dans la digestion et influencent le temps de transit. L'utilisation de la suspension de craie a pu avoir une action similaire.

3.1.2. Temps de transit des animaux à jeun

La grande variabilité des résultats (coefficient de variation 44.4%) est due, en dehors des différences inhérentes aux animaux, au mode de calcul du temps t^0 : nous avons estimé que la baisse de la concentration dans les enceintes correspondait à la fois au début de l'ingestion et



à la production de pseudofèces. Or la production de pseudofèces a pu commencer avant l'ingestion, d'où une erreur sur le t^0 .

BAYNE *et al.*, (1989) constatent une diminution du temps de transit chez *Mytilus edulis* lorsque l'ingestion augmente, et que l'ingestion augmente avec la concentration en phytoplancton. Si ces observations sont vérifiées pour l'huître perlière, nos concentrations en phytoplancton étant relativement élevées, le temps de transit est probablement minoré.

4. Conclusion

Il ressort des résultats que le temps de transit à 27°C, pour des huîtres perlière de 10 à 12 cm, est proche de trois heures, qu'il soit mesuré sur des huîtres ayant préalablement jeuné ou non.



SIXIEME PARTIE :
**Etude de la nutrition en laboratoire de
l'huître perlière *Pinctada margaritifera***

**D. Buestel (1), G. Jonquière (1), S. Pouvreau (1), S. Robert (1),
J. Tiapari (1), X. Caisey (1), A. Bennett (1), H. Teissier (1).**

Les données bibliographiques concernant la nutrition des huîtres perlières montrent que, comme la plupart des bivalves, elles consomment du phytoplancton. Bien que peu nombreux les travaux concernant *Pinctada margaritifera* montrent clairement qu'elles ingèrent des microalgues et en particulier *Isochrysis* et *Chaetoceros* (NASR 1984). On trouve également des particules minérales en abondance dans le système digestif.

Des travaux plus nombreux effectués sur l'espèce japonaise *Pinctada fucata martensii* (CHANG *et al.* 1988, NUMAGUCHI et TANAKA, 1986) montrent aussi que l'ensemble des particules du phytoplancton se retrouvent dans les contenus stomacaux. La majeure partie de la nourriture de cette espèce est composée de diatomées de petite taille à paroi mince.

Les mêmes résultats sont observés chez l'huître perlière indienne *Pinctada fucata* (CHELLAM, 1987). Cet auteur décrit une grande variété d'organismes trouvés dans l'estomac et l'intestin: diatomées, flagellés, larves de bivalves, de gastéropodes, d'hétéropodes, nauplii de crustacés, appendices de copépodes, spicules d'éponges, filaments d'algues, détritiques et particules minérales. Les quelques observations occasionnelles de contenus stomacaux de *Pinctada margaritifera* de Polynésie confirment cette grande diversité des particules ingérées. La faisabilité des élevages larvaires de *Pinctada margaritifera* en éclosion à partir d'algues de laboratoire *Isochrysis galbana* montre que cette algue est bien acceptée (ALARGARSWAMI *et al.*, 1989), éclosion de Rangiroa (P. CABRAL, com. pers.). Dans ce contexte, il semble tout à fait logique de penser qu'un régime à base d'algues cultivées puisse convenir pour alimenter les huîtres perlières comme c'est le cas pour de nombreuses autres espèces de bivalves élevés

¹ Centre IFREMER de Vairao



classiquement en éclosion. Dans ce dernier cas la maturation des reproducteurs est obtenue couramment avec des régimes à base de mélanges d'algues du type flagellé et diatomée.

Aussi les premiers travaux effectués en 1975 au COP (MILLOUS, 1980) ont-ils donné lieu à divers essais pour obtenir des maturations de géniteurs. A cette époque ont été essayées l'application des mêmes techniques que celles employées pour le grossissement et la maturation des moules (*Perna viridis*) et des huîtres tropicales (*Sacchostrea echinata*). Les huîtres perlières étaient stockées en bassins de 1 m³ alimentés par l'eau de mer des réseaux du COP enrichie en algues unicellulaires, essentiellement *Chaetoceros gracilis*. La concentration en phytoplancton ne dépassait pas 100.000 cellules par centimètre cube. Ce régime qui donnait de bons résultats avec les huîtres et les moules ne convenait pas pour les huîtres perlières qui finissaient par dépérir et mourir. Un régime à base de deux algues, une diatomée, *Chaetoceros gracilis*, et une prymnesiophycée, *Isochrysis aff. galbana* a ensuite été testé sans plus de succès. Il est à noter qu'en l'absence de matériel adéquat, le système de distribution d'algue était peu fiable et que les débits étaient irréguliers.

En l'absence de données précises dans la littérature scientifique et pour ne pas négliger l'hypothèse d'une nourriture à base exclusivement de substances dissoutes, une courte expérimentation a également été faite en utilisant des protéines solubles de poisson. La mortalité a été bien plus rapide qu'avec un régime exclusivement composé d'algues.

Ces divers essais n'ont pas été poursuivis dans la mesure où la production de naissain en éclosion n'a pas pu être obtenue.

A la reprise du programme, des essais de stabulation en bassin avec l'eau des réseaux pompée dans le lagon ont abouti au même résultat négatif : les animaux dépérissent et finissent par mourir au bout d'un laps de temps variable, de l'ordre de un à deux mois. Parallèlement, des huîtres maintenues en pleine eau dans le lagon de VAIRAO se maintiennent et grandissent, au moins au niveau de la croissance de la coquille. Le fait de ne pas pouvoir conserver des huîtres en bassin avec l'eau pompée directement dans le lagon et donc en principe comparable, laisse penser que l'eau des réseaux est complètement transformée dans les circuits. En particulier la nourriture phytoplanctonique doit être complètement épuisée par les organismes filtreurs qui engorgent les canalisations anciennes. Cette absence de nourriture est vraisemblablement la cause du dépérissement des huîtres en bassin. Cette hypothèse est corroborée par une analyse de la teneur en chlorophylle A effectuée simultanément sur l'eau des réseaux (0,05 mg/m³) et l'eau du lagon (0,33 mg/m³).

Une série d'expérimentation est donc être programmée pour trouver un régime alimentaire convenable. Dans ces expérimentations, des huîtres à jeun placées dans des bacs alimentés par l'eau des réseaux et des huîtres placées dans le lagon (et donc en première approche alimentées correctement) serviront de témoins. Des analyses de l'engraissement seront effectuées pour comparer les animaux des divers lots.

Ce document présente tout d'abord les résultats obtenus au cours de deux premières expériences faites dans des installations encore rudimentaires, tous les moyens prévus dans le cadre du programme n'étant pas disponibles, puis les premiers résultats d'une troisième expérience réalisée en 1994 dans les nouvelles installations.



1. La première expérimentation (**Expérience 1**) utilise un système d'alimentation ponctuel assez élémentaire,
2. La deuxième (**Expérience 2**) un système un peu plus élaboré avec une alimentation en continu,
3. La troisième (**Expérience 3**) permet un apport en continu et contrôlé de la nourriture.

1. Mise en évidence de l'assimilation des algues de culture

1.1. Expérience 1 : alimentation en discontinu

Le but essentiel de cette première expérimentation est de vérifier simplement si les algues cultivées en laboratoire sont consommées et assimilées. Dans ce cas, elles ont nécessairement un effet sur le poids sec des huîtres perlières même si l'apport n'est pas optimum. Dans un premier temps il n'est donc pas nécessaire de disposer d'un matériel de distribution d'algue sophistiqué et l'apport d'algue peut se faire une fois par jour. Il s'agit alors de comparer l'évolution du poids sec de lots d'huîtres perlières homogènes soumis à des régimes d'algues différents en quantité et en qualité et à des régimes témoins : lagon et mise à jeun.

1.1.1. Matériel et méthode

1.1.1.1. Matériel

1.1.1.1.1. Huîtres

Elles proviennent du lagon de L'atoll de Takapoto. Elles ont été stockées en paniers d'élevage dans le lagon de Vairao un mois avant le début de l'expérimentation.

Le stock disponible en début d'expérimentation s'élève à 267 huîtres. Les tailles étant hétérogènes, on les divise en deux classes : les petites ont une hauteur extérieure moyenne de 56 mm et les grosses de 70 mm au départ de l'expérimentation.

1.1.1.1.2. Bacs

On dispose de 8 bacs carrés en fibre de verre, à fond plat et d'un volume de 220 litres. Une grille fixée à 10 cm sert de support aux huîtres. L'arrivée d'eau se fait par le fond du bac. L'évacuation par trop plein se situe en surface.

1.1.1.1.3. Régimes d'algue

Pour chaque traitement correspondant à des régimes différents deux bacs répliqués sont prévus. Chacun des bacs contient une quinzaine de petites huîtres et une quinzaine de grosses huîtres.

- Traitement 1 (bacs 1 et 2) : eau de mer du réseau
- Traitement 2 (bacs 3 et 4) : eau du réseau + diatomée à une concentration finale de 50.000 cell./ml
- Traitement 3 (bacs 5 et 6) : eau du réseau + diatomée à une concentration finale 100.000 cell./ml
- Traitement 4 (bacs 7 et 8) : eau du réseau + diatoméc à une concentration finale de 50.000 cell./ml + *Isochrysis aff. galbana* à une concentration finale de 50.000 cell/ml



- Traitement 5 (lagon) : eau du lagon de Vairao, les huîtres étant immergées en chapelets sur une filière maintenue à moins 10 mètres de profondeur.
- Traitement 0 : il s'agit de la mesure effectuée au départ de l'expérience.

Les espèces d'algue utilisées sont une espèce de *Chrysophycée* : *Isochrysis aff. galbana* et deux espèces de diatomées: *Chaetoceros gracilis* et , *Chaetoceros "minus"*.

1.1.1.2.Méthode

1.1.1.2.1.Protocole

Les huîtres sont réparties dans les 8 bacs à raison de 14 individus de chaque classe de taille par bac de façon aléatoire. Un lot équivalent est mis en élevage sur filière dans le lagon de Vairao.

En début d'expérimentation, 19 nacres sont sacrifiées (10 petites et 9 grosses). Elles constituent le lot de référence. La chair est lyophilisée pendant 36 heures puis pesée. Les coquilles sont séchées à l'étuve à 70° pendant 24 heures puis pesées.

Tous les bacs sont alimentés par l'eau des réseaux. Les algues sont distribuées en une seule fois en fin d'après-midi après avoir arrêté le renouvellement d'eau. Il est remis en route le matin. On prévoit une journée sans algue une fois par semaine.

En fin d'expérimentation, les huîtres sont sacrifiées. La chair est lyophilisée puis pesée. Les coquilles sont séchées à l'étuve puis pesées.

1.1.1.2.2.Calendrier

La durée de l'expérimentation est de 43 jours.

- **A J1** : les huîtres sont réparties aléatoirement dans bacs et les 19 individus constituant le lot de référence sont sacrifiés.
- **De J1 à J43** : les huîtres sont alimentées quotidiennement.
- **A J43** : toutes les huîtres sont sacrifiées.

1.1.1.2.3.Paramètres mesurés

Nous nous intéresserons à deux variables :

- poids de chair sèche,
- poids de coquille sèche.

1.1.1.2.4.Indice de condition

L'indice de condition est utilisé pour caractériser l'état de santé des huîtres. Il traduit à un moment donné l'influence des conditions environnementales sur l'état physiologique des individus. Un indice bas indique qu'un effort important a été fourni pour la maintenance et la production de gamètes. Dans notre cas, l'utilisation de juvéniles implique que seule la maintenance est en jeu. On a donc un indicateur de stress.

De nombreux indices passés en revue par BODOY et al, (1986) ont été utilisés pour les bivalves. Nous suivrons LUCAS et BENINGER, (1985) qui préconisent l'emploi de l'indice suivant:

Indice 1 = (poids de chair sèche/poids de coquille sèche) x 100.

Nous calculerons également l'indice utilisé par CHEFFORT (1988) noté indice n°2 :

Indice 2 = (poids de chair sèche en g/ hauteur extérieure en cm) x 100.



1.1.1.2.5. Traitement statistique des données de biométrie

L'objectif est de comparer les performances de croissance des différents lots. Une analyse de variance à deux facteurs (traitement et taille) est employée dans un premier temps pour détecter une interaction éventuelle. Par la suite une analyse de variance à un seul facteur (traitement) est utilisée séparément sur les petites et les grosses pour détecter une hétérogénéité globale des moyennes. Le cas échéant, le test de Student-Newman-Keuls (SNK) est utilisé pour détecter quelles sont les moyennes qui diffèrent significativement entre elles (au seuil de 5%). Les conditions d'application sont testées au préalable par le test de Bartlett qui vérifie à la fois l'homogénéité des variances et la normalité. De ces analyses de variance sont estimées les moyennes et intervalles de confiance pour chaque régime alimentaire présentés sous forme de graphique.

1.1.2. Résultats

1.1.2.1. Poids de chair sèche

1.1.2.1.1. Analyse de variance selon les facteurs traitements et taille:

Les résultats de cette analyse sont présentés dans le tableau suivant :

Tableau 30. Analyse de variance selon les facteurs de traitements et la taille.

Source de variation	Somme des carrés	DDL	Carré moyen	F	Niveau Signification
Traitement	3.705	5	0.741	22.18	0.0000
Taille	6.575	1	6.575	196.8	0.0000
Interaction	0.095	5	0.019	0.57	0.72
Erreur	7.683	230	0.033		

Il n'y a pas d'interaction entre les facteurs traitements et taille. Les différents traitements agissent donc de la même façon et indépendamment des tailles. Pour mieux détailler les phénomènes, nous avons choisi de traiter séparément les petites et les grosses huîtres en détaillant plus spécialement le cas des petites.

1.1.2.1.2. Poids de chair sèche des petites huîtres :

La comparaison globale des données par analyse de variance est licite (test de Bartlett: $P=0.32$). L'ANOVA donne une différence hautement significative entre les différents traitements et le test SNK donne les résultats résumés dans le Tableau 31.

Tableau 31 Test SNK.

Traitements	Effectifs	Moyennes	Groupes homogènes
1	24	0.288	*
2	24	0.334	*
3	26	0.374	* *
4	26	0.448	* *
0	10	0.486	*
5	12	0.706	*

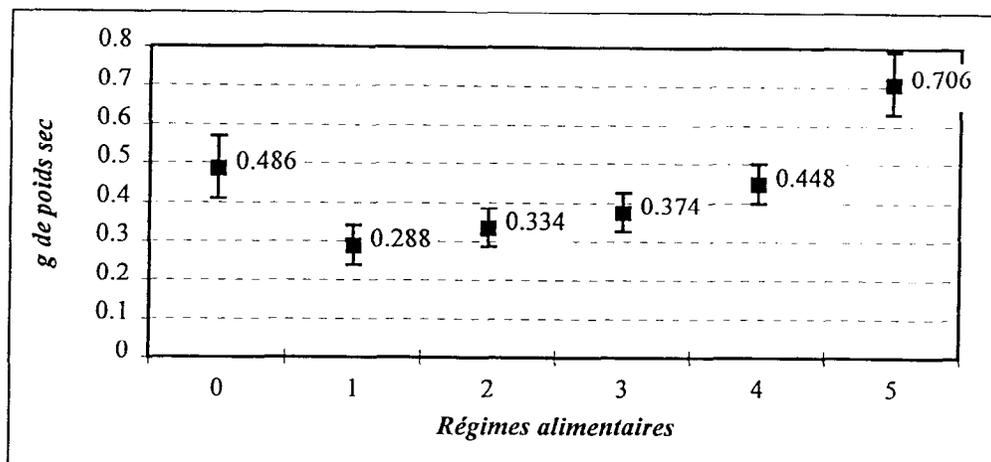


Figure 33. Poids sec de chair des petites huîtres en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 % -

a) Comparaison lot de référence - traitements en bacs

Les huîtres ont maigri dans tous les bacs. La différence est statistiquement significative entre le lot 0 de référence et les lots 1, 2, et 3. Elle ne l'est pas entre le lot 0 et le lot 4. La perte de poids du lot 1 non nourri par rapport au lot de référence est de l'ordre de 40%. Celle du lot 4 qui a le moins maigri est de 8%.

b) Comparaison des traitements en bacs

Les valeurs s'échelonnent du traitement 1 (non nourri) au traitement 4 avec des valeurs régulièrement croissantes. Statistiquement, le lot 4 diffère des lots 1 et 2. Le lot trois a une position intermédiaire. Par sa valeur moyenne, il se rapproche plutôt des lots 1 et 2.

c) Comparaison lot de référence - lot lagon (traitement 5)

Le lot en lagon n°5 est différent de tous les autres. La prise de poids de ce lot est importante, de l'ordre de 45% par rapport au lot de référence.

1.1.2.1.3. Poids de chair sèche des grosses huîtres (Figure 34)

Pour tous les régimes on constate une nette diminution du poids sec allant jusqu'à 30% du poids initial (régime 1). Mais il n'y a pas de différence significative entre les moyennes des traitements 1, 2, 3 et 4. En revanche, le lot 5 (lagon) a sensiblement progressé (+20% environ) par rapport au lot de référence. Les lots sont moins homogènes que les petites.

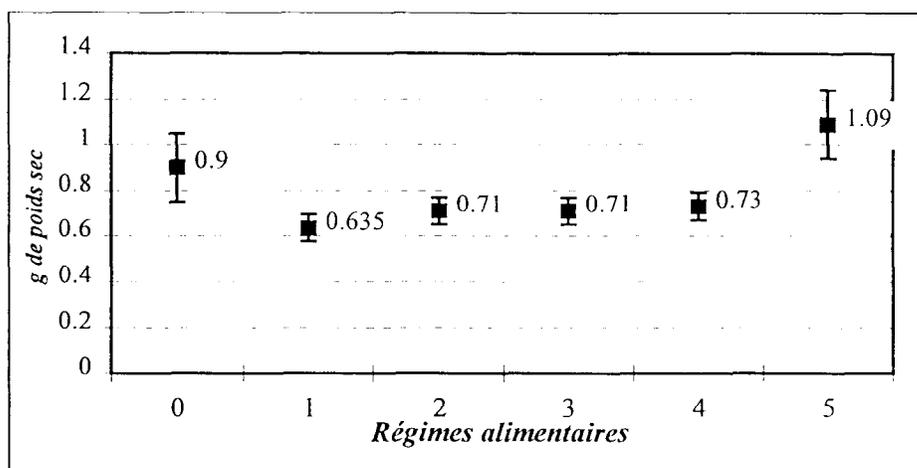


Figure 34. Poids sec de chair des grosses huîtres en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 %



1.1.2.2. Poids de coquille sèche

Comme pour la chair, il n'y a pas d'interaction entre les traitements et la taille des huîtres.

1.1.2.2.1. Poids de coquille sèche des petites huîtres (Figure 35)

La comparaison est licite bien que les données soient moins homogènes que pour la chair (test de Bartlett: $P=0.14$). Les résultats du test SNK sont donnés dans le Tableau 32.

Tableau 32. Test SNK.

Traitements	Effectifs	Moyennes	Groupes homogènes
1	24	8.22	*
2	24	9.28	*
3	26	9.58	*
0	9	9.74	*
4	26	11.64	*
5	12	17.32	*

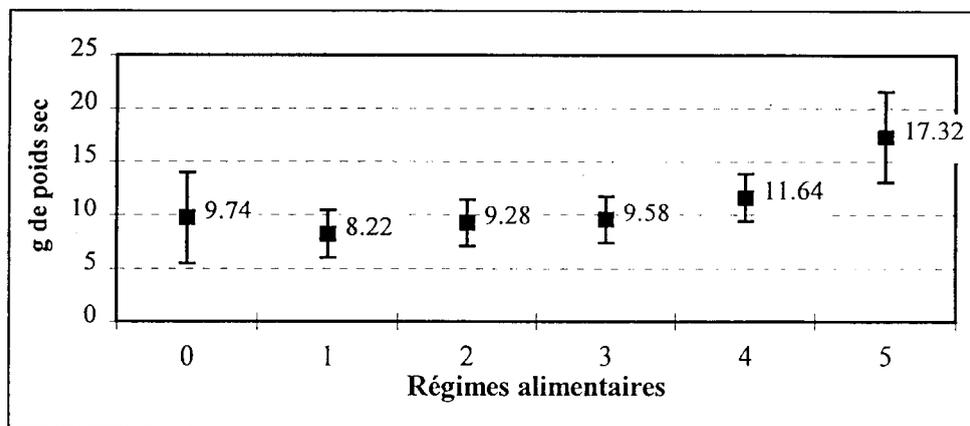


Figure 35. Poids sec de coquille des petites huîtres en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 %

Le traitement 5 est différent de l'ensemble des lots qui sont équivalents entre eux. A noter une légère augmentation du lot 4 par rapport au lot 0 de référence. La croissance de la coquille est très importante en lagon avec un gain de poids de 7.6 g en 43 jour soit 78% d'augmentation.

1.1.2.2.2. Poids de coquille sèche des grosses huîtres

La tendance (Figure 36) est la même que pour les petites huîtres avec des données plus hétérogènes et une augmentation proportionnellement moins importante du lot 5 (55% par rapport au lot de référence).

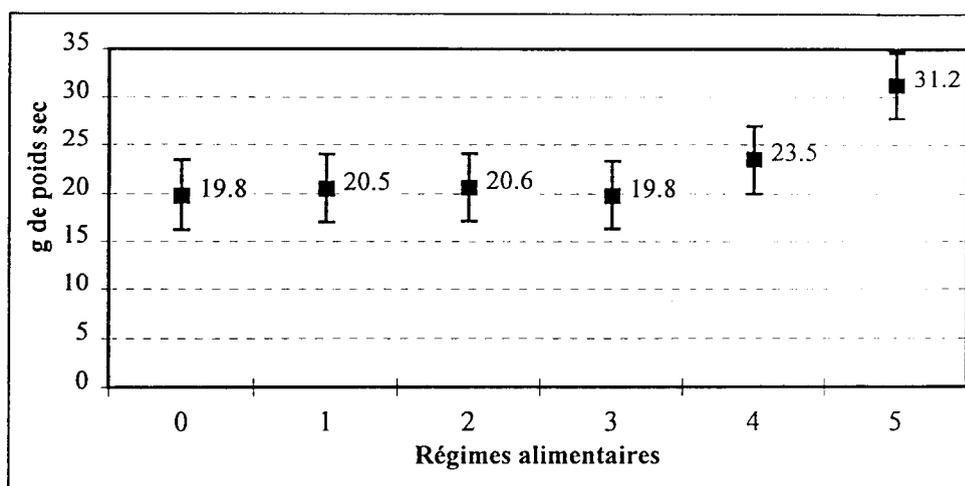


Figure 36. Poids sec de coquille des grosses huîtres en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 % -

1.1.2.3. Indices de condition

Les valeurs des indices sont données dans le Tableau 33. Les hauteurs extérieures moyennes sont également données pour restituer ces indices par rapport à la taille.

Tableau 33. Indices de condition

Traitement	Hauteur extérieure moyenne des petites	Indices moyens petites		Hauteur extérieure moyenne des grosses	Indices moyens grosses	
		N°1	N°2		N°1	N°2
0	56 mm	5.1	0.26	70 mm	4.7	0.26
1	54	3.6	0.18	73	3.1	0.17
2	56	3.7	0.18	74	3.4	0.17
3	56	3.9	0.20	72	3.6	0.19
4	61	4.1	0.20	74	3.4	0.18
5	69	4.1	0.22	79	3.7	0.22

On remarque des valeurs croissantes des indices du traitement 1 au traitement 5. Les valeurs pour les lots de référence sont pour les deux indices très nettement supérieures aux différents traitements y compris pour les animaux en lagon.

1.1.3. Discussion

1.1.3.1. Poids de chair sèche

Les valeurs des poids de chair sèche sont suffisamment contrastées pour que l'on puisse affirmer que tous nos régimes à base de phytoplancton sont insuffisants: aucun n'a permis aux huîtres de se développer, ni même de conserver leur poids initial.

Les huîtres soumises au **traitement 1** ont perdu le plus de poids. Cela confirme que l'eau des réseaux apporte très peu ou pas de nourriture. Comme elle provient du lagon, on devrait avoir des valeurs voisines de celles du **traitement 5** (lagon). Il est donc très probable qu'elle subit une transformation au cours du trajet dans les tuyaux, une filtration par des organismes filtreurs par exemple. (On trouve souvent des coquilles de bivalves lorsqu'on purge les réseaux d'eau de mer).



Le **traitement 3** n'est pas significativement meilleur que le **traitement 2**. Malgré des concentrations en algues doublées on est toujours en situation de pénurie et la quantité de nourriture supplémentaire est toujours trop faible.

Le **traitement 4** donne des résultats intéressants. Si la quantité d'algue est toujours insuffisante, elle est compensée en partie par la qualité. *Chaetoceros gracilis* est très utilisé en aquaculture, en particulier pour le prégrossissement des bivalves. *Isochrysis galbana* est souvent utilisé comme standard de référence pour les expériences sur la croissance des bivalves. (GERDES 1983) Il n'est pas surprenant que l'association des deux algues donne de meilleurs résultats qu'un régime à base d'une seule algue. Cependant, ce régime est loin de valoir le régime du milieu naturel qui abouti à des croissances très nettement supérieure.

Un calcul grossier des apports en terme de pourcentage du poids sec des huîtres peut être fait en fonction des différents régimes. Globalement la ration journalière en phytoplancton se situe bien au dessus du minimum nécessaire à la plupart des bivalves. Selon BAYNE & NEWELL (1976), cette ration quotidienne pour des moules (*Mytilus edulis*) de même poids sec se situerait autour de 0,38 g. Or les rations distribuées aux huîtres étaient comprises entre 0,8 et 1,6 g. Le mode de distribution peut expliquer une partie de la carence alimentaire : la totalité des algues était apportée en une seule fois le matin : les huîtres passaient brusquement d'un état de pénurie à un état de surabondance. Une arrivée soudaine de particules en grande quantité a pu provoquer la formation de pseudofèces, neutralisant une partie de l'apport alimentaire.

1.1.3.2.Poids de coquille sèche

Il y a une très forte production de coquille dans les lots du lagon avec proportionnellement plus de croissance chez les petites huîtres. Les ressources alimentaires ne permettent pas d'évolution chez les animaux traités.

1.1.3.3.Indices de condition

L'indice de condition 1 appliqué aux huîtres maintenues en lagon donne des résultats contradictoires. En effet, pour ces huîtres qui ont progressé sensiblement, aussi bien en poids de chair qu'en poids de coquille sèche, l'indice de condition s'avère nettement inférieur à celui calculé au départ de l'expérimentation. C'est la progression beaucoup plus forte du poids de coquille par rapport au poids de chair qui est la cause de cet abaissement de la valeur de l'indice. Le poids de chair a pourtant progressé respectivement de 45% et de 20% chez les petites et grosses huîtres, ce qui semble une bonne performance pour une expérience assez courte. Il reste donc à savoir si malgré cette progression, les huîtres du lagon peuvent être considérées comme en mauvaise condition physiologique.

L'indice N°2, voisin, donne des résultats comparables bien que les différences soient plus atténuées. Les valeurs trouvées sont du même ordre que celles données par CHEFFORT pour l'année 1985 à Takapoto sur des animaux plus gros et à une période perturbée avec de grosses mortalités. Une comparaison avec des huîtres de même taille situées dans des conditions plus stables serait intéressante.

Pour les huîtres maintenues en bac, l'indice 1 donne des réponses comparables à l'évolution des poids secs, dans la mesure où les poids de coquille ont peu varié par rapport à ce dernier.

Quel que soit le paramètre pris en compte, il est évident que les régimes 1, 2, 3 et 4 ont été insuffisants et n'ont pas permis de conserver les huîtres dans un bon état physiologique.



1.1.4. Conclusion

Les indicateurs de croissance utilisés ne sont pas tous adaptés à ce genre d'étude. La mesure du poids de coquille sèche nous a apporté peu d'information. Ce facteur n'a pas évolué pour les traitements 1, 2, 3 et 4. La durée de l'expérience a été trop courte pour que les différences entre les régimes soient nettement marquées.

Cette expérience nous a permis de mettre en évidence les causes probables des mortalités lors des stockages d'huîtres perlières pendant quelques mois: Il s'agissait de problèmes de quantité et qualité de nourriture disponible.

L'apport de nourriture une seule fois par jour n'est pas satisfaisant. La quantité distribuée est nécessairement limitée, une trop grande concentration de départ étant gênante pour les animaux (pseudofèces). Pendant les premières heures l'animal trouve la nourriture suffisante mais très vite il ne trouve pratiquement plus rien dans le milieu.

Il serait plus judicieux de distribuer le phytoplancton en continu pendant toute ou partie de la journée. La quantité à distribuer doit faire l'objet d'une étude particulière. Elle a été le facteur limitant de notre expérience.

Les graphiques montrent que les lots nourris avec un mélange ont un accroissement légèrement plus important, mais comme les huîtres étaient dans une situation de pénurie alimentaire, il n'est pas certain qu'un mélange soit nécessaire pour assurer leur survie c'est plutôt la quantité qui semble le facteur limitant.

Quoiqu'il en soit, cette expérience a comme résultat principal de démontrer clairement que les huîtres perlières consomment les algues cultivées au laboratoire et les assimilent. Elle a montré également que les régimes donnés ne sont pas suffisants pour le seul maintien de l'état physiologique sans parler de croissance ou de maturation. De gros progrès sont à faire tant au niveau qualité que quantité de nourriture à distribuer. Il est aussi vraisemblable qu'il faudra également travailler sur les modalités de distribution et de stabulation des nacrés. Elle a montré aussi la difficulté à utiliser des indices de conditions qui s'avèrent très fluctuants et pas forcément représentatifs d'un état de santé de l'huître, surtout pour des juvéniles qui montrent des différences de croissance importantes en peu de temps.

1.2. Expérience 2 : alimentation en continu

Cette deuxième expérience a pour but de confirmer les premiers résultats en améliorant les conditions de stabulations des huîtres avec un système d'alimentation en continu des huîtres.

1.2.1. Matériel et méthode

1.2.1.1. Matériel

Bacs: On dispose de 7 bacs en polyester et ont un volume utile de 200 l et de deux bacs de réserve de 400 l chacun.

Nacrés: Elles proviennent de l'atoll de Takapoto et ont été mises en élevage dans le lagon de Vairao en chapelets sur une filière à moins 10 m de profondeur. D'une taille approximative de 70 mm fin 90, elles sont passées à une taille (hauteur extérieure) de 119 mm au début de l'expérience. Elles sont suspendues en chapelets de cinq individus dans les bacs de façon à occuper l'espace de la manière la plus homogène possible.



Algue: Pour simplifier une seule espèce d'algue a été utilisée. le choix s'est porté sur *Isochrysis aff. galbana* qui est largement employée pour l'aquaculture des bivalves.

1.2.1.2.Méthode

1.2.1.2.1.Principe de l'expérience

On dispose de 70 huîtres numérotées et réparties de façon aléatoire en 7 lots de 10 soumis à des traitements différents:

- Traitement 1: Lot témoins sacrifié au début de l'expérimentation
- Traitement 2: Lot à jeun pendant trois semaines
- Traitement 3: Lot nourri pendant trois semaines
- Traitement 4: Lot en lagon pendant trois semaines
- Traitement 5: Lot à jeun pendant six semaines
- Traitement 6: Lot nourri pendant six semaines
- Traitement 7: Lot en lagon pendant six semaines

1.2.1.2.2.

1.2.1.2.3.Mesures effectuées

Pour chaque traitement, dix huîtres sont mesurées et pesées. Les données disponibles concernent les paramètres suivants.

- Hauteur extérieure de la coquille
- Hauteur de la nacre à l'intérieur de la coquille
- Poids sec de la coquille
- Poids sec de la chair
- Poids sec total
- Poids sec du muscle
- Poids sec du reste de la chair (gonade + manteau) noté viscères

La température et le Ph sont mesurés. Une estimation de la chlorophylle est faite à deux reprises (20/11/91 et 12/12/91) en entrée et en sortie des bacs nourris et non nourris. En parallèle des comptages d'algues sur cellule de Malassez sont faits.

Les mesures de chlorophylle sont complétées par une comparaison de la concentration en chlorophylle entre l'eau de mer du lagon à l'endroit de la prise d'eau du COP et la même eau, à son arrivée dans les bacs, après son transit dans les canalisations du centre.

1.2.1.2.4.Analyse statistique

Bien que l'on ait une expérience à deux facteurs (traitement à 3 niveaux et temps à 2 niveau) on a considéré les différents lots comme une série de traitements indépendants de manière à introduire le témoin dans la comparaison et à mieux détailler les résultats (et ceci d'autant plus que l'analyse à deux facteurs montre une interaction entre les deux). Les mêmes tests que pour l'expérience 1 sont utilisés avec une ANOVA simple suivie d'un test SNK le cas échéant. Des transformations Log sont utilisées pour tenter de normaliser les données de poids.

1.2.2. Résultats

1.2.2.1.Comparaison eau de mer lagon et eau de mer du réseau

La comparaison est fournie dans le Tableau 34 :



Tableau 34. Comparaison entre l'eau de mer du lagon et celle du réseau

Dosage	Lagon	Ecart type	Réseau	Ecart type
Chloro A (mg/m ³)	0.33	0.12	0.05	0.01
Phéo A (mg/m ³)	0.12	0.01	0.15	0.00
Chloro active (%)	72.8		23.73	

Il y apparaît une très forte disparition de chlorophylle entre l'entrée dans le réseau du centre et la sortie dans les bacs. L'ancienneté des canalisations et leur engorgement par une multitude de filtreurs peut expliquer cette différence. L'eau de pompage constitue donc un milieu pauvre.

1.2.2.2. Hétérogénéité globale

L'analyse porte sur les sept lots correspondants aux différents traitements décrits plus haut. Les résultats des analyses globales figurent dans le Tableau 35 qui donne les probabilités au seuil de 5% correspondant aux hypothèses testées. Les hypothèses sont: toutes les moyennes sont égales.

Tableau 35. Analyse de variance pour les 7 traitements

Variables	Conditions d'application (Bartlett)	Analyse de variance
Hauteur extérieure	0.51	0.84
Hauteur de nacre	0.37	0.90
Log poids coquille	0.48	0.49
Log poids total	0.46	0.46
Poids de chair	0.04	
Log poids de chair	0.05	
Poids muscle	0.38	0.00
Poids viscères	0.09	0.00

Il n'y a pas de différences significatives entre les moyennes pour les quatre premières variables. Pour situer les caractéristiques du cheptel, les moyennes et intervalles de confiance à 95% pour les variables Hauteur extérieure, Hauteur de nacre, Poids sec de la coquille, Poids sec total sont données dans le Tableau 36.

Tableau 36. Hauteurs et poids des différents lots.

Traitements	Hauteur extérieure en mm	Hauteur de nacre en mm	Poids sec coquille en g	Poids sec total en g
Témoin 1	119 (1.5)	100 (1.4)	137 (3.7)	140 (3.8)
A jeun 3 sem 2	123 (2.3)	100 (1.8)	139 (4.9)	141 (4.9)
Nourri 3 sem 3	120 (2.5)	100 (2.2)	136 (4.9)	140 (5.0)
Lagon 3 sem 4	121 (1.4)	99 (1.5)	126 (4.0)	129 (4.1)
A jeun 6 sem 5	122 (1.8)	100 (1.4)	130 (3.0)	132 (3.0)
Nourri 6 sem 6	123 (1.8)	101 (1.3)	136 (6.3)	141 (6.9)
Lagon 6 sem 7	122 (2.5)	101 (1.8)	134 (5.4)	138 (5.5)

Les chiffres entre parenthèses indiquent l'erreur type (Standard error); les effectifs sont de 10 sauf pour le lot 6 avec 9 individus.



Pour le poids sec de chair, les conditions d'application du test sont limitées du fait du manque d'homogénéité des variances. Une transformation Log n'améliore pas sensiblement les résultats.

L'examen des moyennes des poids secs de chair (Tableau 37) montre une forte hétérogénéité de la variance au niveau du lot 6 qui a une variance nettement plus grande que celle des autres groupes (écart type de 0.75) et au niveau du lot 5 qui a cette fois une variance plus faible (écart type de 0.24)

Tableau 37. Valeurs moyennes et dispersion pour les poids secs de chair

Traitements	N°	Effectifs	Moyennes	Ecart types	Intervalles de confiance à 95% de la moyenne
Témoin	1	10	3.08	0.33	2.79-3.37
A jeun 3 sem	2	10	2.26	0.34	1.97-2.55
Nourri 3 sem	3	10	3.39	0.46	3.10-3.68
Lagon 3 sem	4	10	3.27	0.45	2.98-3.56
A jeun 6 sem	5	10	2.05	0.24	1.76-2.34
Nourri 6 sem	6	9	2.91	0.75	2.61-3.21
Lagon 6 sem	7	10	3.68	0.49	3.39-3.97

En éliminant le lot 6 de l'analyse statistique, on se replace dans des conditions favorables pour l'application de l'analyse de variance sur les 6 traitements restants comme le montre le Tableau 38.

Tableau 38. Analyse de variance sur les 6 traitements (lot 6 écarté)

Variables	Condition d'application (Bartlett)	Analyse de variance
Poids sec de chair	0.34	0.00
Poids du muscle	0.70	0.00
Poids des viscères	0.41	0.00

Pour ces trois variables, l'hypothèse d'égalité des moyennes est rejetée, comme le montrent les Figure 37 à Figure 40.

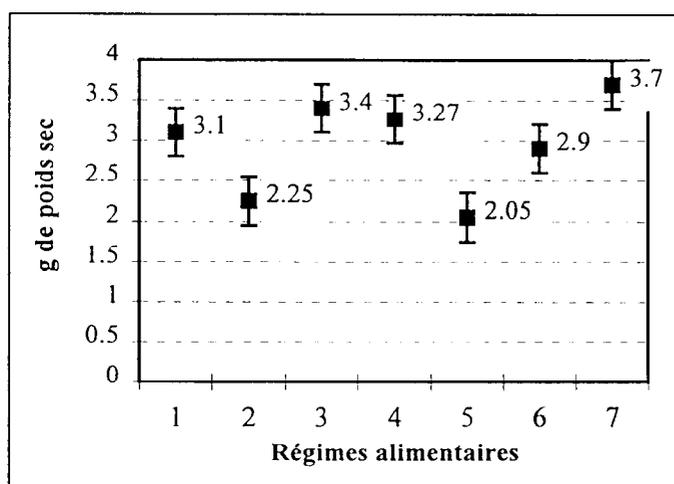


Figure 37. Poids sec de chair en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 %

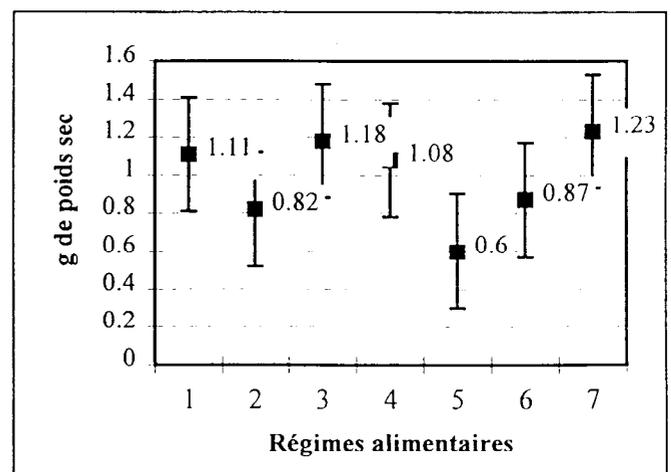


Figure 38. Poids sec de muscle en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 %

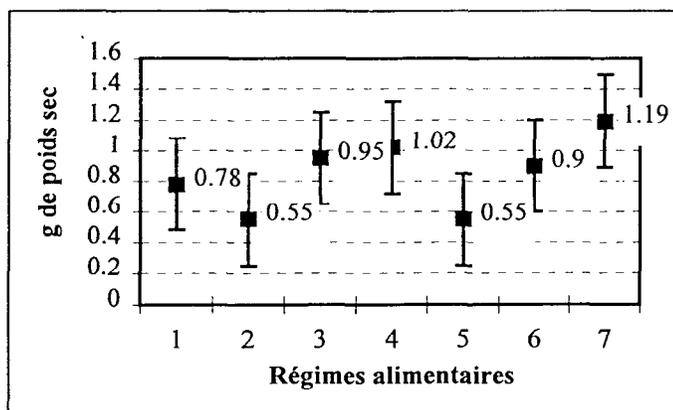


Figure 39. Poids sec de gonade en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 %

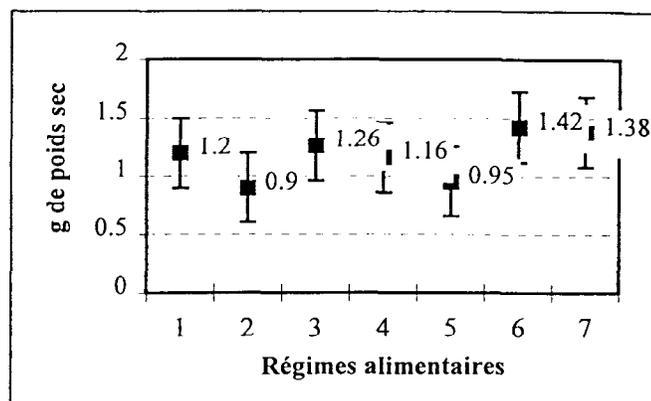


Figure 40. Poids sec de manteau en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 %

1.2.2.3. Comparaisons multiples

Pour que les conditions d'application des tests soient respectées, les comparaisons sont faites en éliminant le lot 6 (nourri 6 semaines). Le cas de ce traitement sera examiné à part.

1.2.2.3.1. Poids sec de la chair

Les traitements 5 (à jeun 6 semaines) et 2 (à jeun 3 semaines) se différencient nettement de l'ensemble des autres traitements. On peut isoler deux autres groupes homogènes. Le premier comporte les traitements 1 (témoin), 4 (lagon 3 semaines) et 3 (nourri 3 semaines) qui ne diffèrent pas significativement entre eux. Le deuxième se compose des traitements 4, 3 et 7 (lagon 6 semaines). Si la situation des lots 4 et 3 reste ambiguë par rapport à ces deux groupes, la différence entre les lots 1 et le lot 7 est plus clairement mise en évidence.

Tableau 39. Test SNK sur les poids secs de chair

Traitements	Effectifs	Moyennes	Groupes homogènes
5	10	2.05	*
2	10	2.26	*
1	10	3.08	*
4	10	3.27	* *
3	10	3.39	* *
7	10	3.68	*

1.2.2.3.2. Poids sec de muscle

Le test permet d'isoler trois groupes : le traitement 5 est différent de tous les autres ; c'est aussi le cas du traitement 2; les traitements 4,1,7,3, ne diffèrent pas entre eux.

Tableau 40. Test SNK sur les poids secs de muscle

Traitements	Effectifs	Moyennes	Groupes homogènes
5	10	0.60	*
2	10	0.81	*
4	10	1.10	*
1	10	1.11	*
7	10	1.12	*
3	10	1.17	*



1.2.2.3. Poids sec des viscères

Le test isole trois groupes: les traitements 5 et 2 ne diffèrent pas entre eux tout en différant des autres; les traitements 1,4,3, ne diffèrent pas entre eux tout en différant des traitements 5 et 2 et du traitement 7.

Tableau 41. Test SNK sur les poids secs des viscères

Traitements	Effectifs	Moyennes	Groupes homogènes
2	10	1.44	*
5	10	1.45	*
1	10	1.97	*
4	10	2.18	*
3	10	2.22	*
7	10	2.56	*

1.2.2.4. Cas du lot 6

Le lot 6 présente une forte hétérogénéité. On peut diviser les données en deux groupes, l'un avec des fortes valeurs et l'autre avec les faibles valeurs (Tableau 42).

Tableau 42. Valeurs individuelles des poids secs de chair pour le traitement 6

	Fortes valeurs	Faibles valeurs
Moyennes	3.48	2.18
Ecart types	0.23	0.42

1.2.3. Discussion

1.2.3.1. Lot témoin ou traitement 1 :

Ces huîtres sont originaires de Takapoto et elles ont séjourné plus d'un an dans le lagon de Vairao. Il est intéressant de les restituer par rapport à la population d'élevage de Takapoto pour laquelle nous avons des données entre juin 90 et septembre 91. Nous nous baserons sur la hauteur de nacre pour faire nos comparaisons, c'est en effet la mesure de longueur la plus précise (Tableau 43)

Tableau 43. Comparaison avec les huîtres de même taille à Takapoto

	Hauteur de nacre	Hauteur extérieure	Poids sec de coquille	Poids sec de la chair	Indice de condition (chair/coquille)*100
Témoin Lot 1	100	119	137	3.1	2.2
Takapoto	100	117	145	5.12 (3.5-7.7)	3.5
Lot 2	100	123	139	2.3	1.7
Lot 3	100	120	136	3.4	2.5
Lot 4	99	121	126	3.3	2.6
Lot 5	100	122	130	2.1	1.6
Lot 6	101	123	136	2.9	2.1
Lot 7	101	122	134	3.7	2.7

Les chiffres de Takapoto sont obtenus à partir d'une régression sur un ensemble de 480 valeurs (entre 70 et 130 mm pour la hauteur de nacre, suivi entre juin 90 et septembre 91). Les chiffres entre parenthèses correspondent à l'intervalle de confiance d'une prédiction pour une hauteur de nacre de 100 mm.. Pour une même taille de 100 mm entre le témoin et Takapoto, il



y a une grosse différence de poids de chair dénotant une condition très différente des huîtres. Les indices de condition moyens correspondants (poids sec de chair/poids sec de coquille*100) sont de 2.2 et 3.5. Cette faible valeur pour les huîtres gardées dans le lagon de Vairao indique qu'un effort important a été demandé aux huîtres, soit qu'elles ont été prélevées juste après une grosse ponte, soit qu'elles se trouvent dans des conditions environnementales peu propices. Dès le départ de l'expérience on a donc des animaux qui semblent être dans un état physiologique assez médiocre.

1.2.3.2. Huîtres à jeun, traitements 2 et 5 :

Les huîtres à jeun montrent une détérioration très importante de cet état physiologique avec des pertes de poids sec de chair respectives de 0.82g et 1.03g pour trois et six semaines de jeune soit en pourcentage de poids sec de 27% et 33%. Les indices de condition correspondants sont en moyenne de 1.7 et 1.6. Il y a donc une détérioration constante de l'état physiologique. Un examen des figures 2 et 3 montre que le muscle subit un amaigrissement continu et très intense alors que le reste de la chair se stabilise à la valeur de 1.44g atteinte après trois semaines de jeune.

1.2.3.3. Huîtres nourries, traitements 3 et 6 :

Si une petite augmentation du poids sec est observée pendant les trois premières semaines, la tendance s'inverse après : le poids sec de chair des huîtres nourries passe de 3,4 à 2,9 g. Cette diminution est principalement due à une perte de poids sec de muscle passant de 1,18 à 0,87 g.

Les lots 1 et 3 n'étant significativement pas différents entre eux, on pourrait estimer que le lots 3 a disposé d'une quantité de nourriture voisine de la ration de maintenance. Les calculs prenant en compte la quantité d'algue consommée donnent une ration égale à environ 3% de leur poids sec de chair. D'autre part, les calculs de taux de filtration mesurés sur les huîtres nourries ont montré qu'elles réduisaient leur filtration. Parallèlement on observe un refus de nourriture important. L'hypothèse que la ration d'algue correspond juste à la dose de maintenance n'est pas satisfaisant: l'animal réduirait son taux de filtration alors qu'il a à peine de quoi survivre.

Il ressort de ces observations que la ration a été trop importante. L'huître produit des pseudofèces et consomme ainsi une partie de l'énergie qu'elle aurait consacrée à la croissance. Une hypothèse complémentaire peut être envisagée: on trouve dans l'intestin des huîtres un très grand nombre de fines particules minérales de taille inférieure à 100 µm. Ces particules, provenant du seston minéral, joueraient un rôle dans la digestion. Nos huîtres étant alimentées par une suspension d'algue dépourvue de seston minéral, l'assimilation de la nourriture a été médiocre, ce qui a provoqué une carence qui n'est sensible qu'au bout de 6 semaines.

1.2.3.4. Huîtres placées dans le lagon, traitements 4 et 7 :

Le traitement Lagon est le seul à présenter des croissances nettes : le poids sec de chair passe en six semaines de 3,1 à 3,7 g. Bien que les huîtres placées en lagon présentent un gain de poids durant l'expérience, leur indice de condition est inférieur à celui calculé à Takapoto. La mise en place d'un lot à Takapoto en même temps qu'à Vairao permettrait donc une comparaison licite des croissances dans ces deux sites.



1.2.4. Conclusion

Cette expérimentation a permis de montrer que les huîtres perlières pouvaient être élevées en bac à l'aide d'une culture d'algue monospécifique d'*Isochrysis aff. galbana*

Les conditions d'élevage doivent être améliorées par un ajustement de la ration alimentaire afin d'éviter la production de pseudofèces et une distribution simultanée de particules minérales (silt).

2. Evolution d'un lot d'huîtres au laboratoire et *in situ*

Les expériences précédentes ont permis de mettre en évidence différents comportements de l'huître perlière et de susciter un grand nombre d'interrogations. Les principaux résultats et problèmes posés sont listés ici.

Les huîtres consomment bien les algues cultivées au laboratoire, les premiers régimes alimentaires (mélanges *Isochrysis* et *Chaetoceros*) donnés en stagnant se sont révélés insuffisants en quantité mais la croissance s'est révélée proportionnelle à cette quantité

Les résultats obtenus avec *Isochrysis* seuls montrent une croissance équivalente à celle obtenue en lagon pendant les 3 premières semaines. Après cela les résultats sont moins clairs: au bout de 6 semaines il semble qu'il y ait un fléchissement de la croissance et donc que *Isochrysis* seul ne soit pas suffisant à long terme : il est nécessaire de le vérifier.

Bien que ne disposant pas de réserves, les animaux à jeun se maintiennent plusieurs semaines (en maigrissant beaucoup, en particulier au niveau du muscle). Si, comme on en a fait l'hypothèse, les substances dissoutes interviennent pour une bonne part dans l'alimentation des nacres, le fait qu'elle dépérissent au COP voudrait dire que ces substances sont beaucoup moins abondantes dans l'eau du lagon de Vairao ou dans l'eau des réseaux. Le fait de disposer d'une nouvelle prise d'eau avec système de tuyauteries indépendantes et nettoyables permettra de vérifier ces différents points.

Dans les atolls les huîtres trouvent en permanence une concentration de particules minérales (silt) de l'ordre de 0,5 mg/l (BUESTEL et POUVREAU, 1994). Il est connu que le silt favorise l'assimilation chez les bivalves. Les huîtres perlières devraient donc être particulièrement sensible à ce facteur. Il est possible de vérifier l'influence du silt sur la digestibilité de l'algue *Isochrysis*. Précédemment seule une comparaison avec les huîtres placées dans le lagon de Vairao avait été possible. Il est intéressant d'avoir des références à Takapoto. Le comportement des huîtres dans un système en circuit ouvert avec un apport d'algues cultivées en théorie suffisant pour assurer une bonne croissance est à étudier en détail..

L'expérimentation a pour objectif d'étudier l'évolution d'un même stock d'huîtres soumis à diverses conditions de maintenance au laboratoire et *in situ* pour répondre aux différentes questions posées.



2.1.1. Matériels et méthodes

2.1.1.1. Plan d'expérience

Les traitements suivants ont été choisis :

Traitement « Lagon Takapoto » : 30 huîtres sont mises en élevage sur leur site d'origine (Takapoto) à raison de trois chapelets de 10 individus.

Traitement « Lagon Vairao » : 45 huîtres sont placées au niveau de la prise d'eau du pompage dans le lagon de Vairao (eau brute du lagon in situ). Trois chapelets de 15 individus.

Traitement « Eau pompée » : 45 huîtres sont mises en bacs de 200 l dans l'eau brute du lagon de Vairao pompée (3 bacs de 15 nacres).

Traitement « à Jeun » : 30 huîtres sont placées en bacs dans une eau filtrée à 1 micron. (2 bacs de 15 nacres).

Traitement « Algues » : 45 huîtres en bacs de 200 l avec eau du lagon de Vairao filtrée à 1 micron et enrichie en algues cultivées (3 bacs avec 15 nacres).

Traitement « Algues+silt » : 45 huîtres subissent le même régime que précédemment, auquel une adjonction de "silt" est faite quotidiennement (3 bacs avec 15 nacres).

2.1.1.2. Calendrier

Samedi 26/02/94 :

- Tri du lot expérimental constitué de 300 nacres de hauteur 70 mm (+ ou - 0.5cm) et de poids sec d'environ 1g. Conditionnement et expédition du lot expérimental (N=350) de l'atoll au COP.
- Mise en place du lot correspondant au traitement 1 en élevage en chapelets de 10 individus (n=30) sur une filière à Takapoto.
- A l'arrivée au COP:
 - sacrifice de 30 individus aléatoirement (mis au frigo le samedi soir et disséqués le dimanche matin).
 - mise en élevage en lagon en chapelets de 10 individus de 240 huîtres.

Jour J0 (17/04/94):

- Mise en place des régimes dans les bacs.

Jour J2 (19/04/94):

- Sacrifice de 30 individus en élevage en lagon, constituant le témoin initial;
- Mise en place des divers traitements à raison de 45 par traitement (sauf pour le traitement « A jeun » où n=30) et 15 individus par bacs.

Jour J30 (17/05/94):

- sacrifice de 15 individus par traitement (n=75), sauf pour Takapoto.

Jour J46 (2/06/94):

- fin de l'expérience et sacrifice de l'ensemble des lots (n=165).

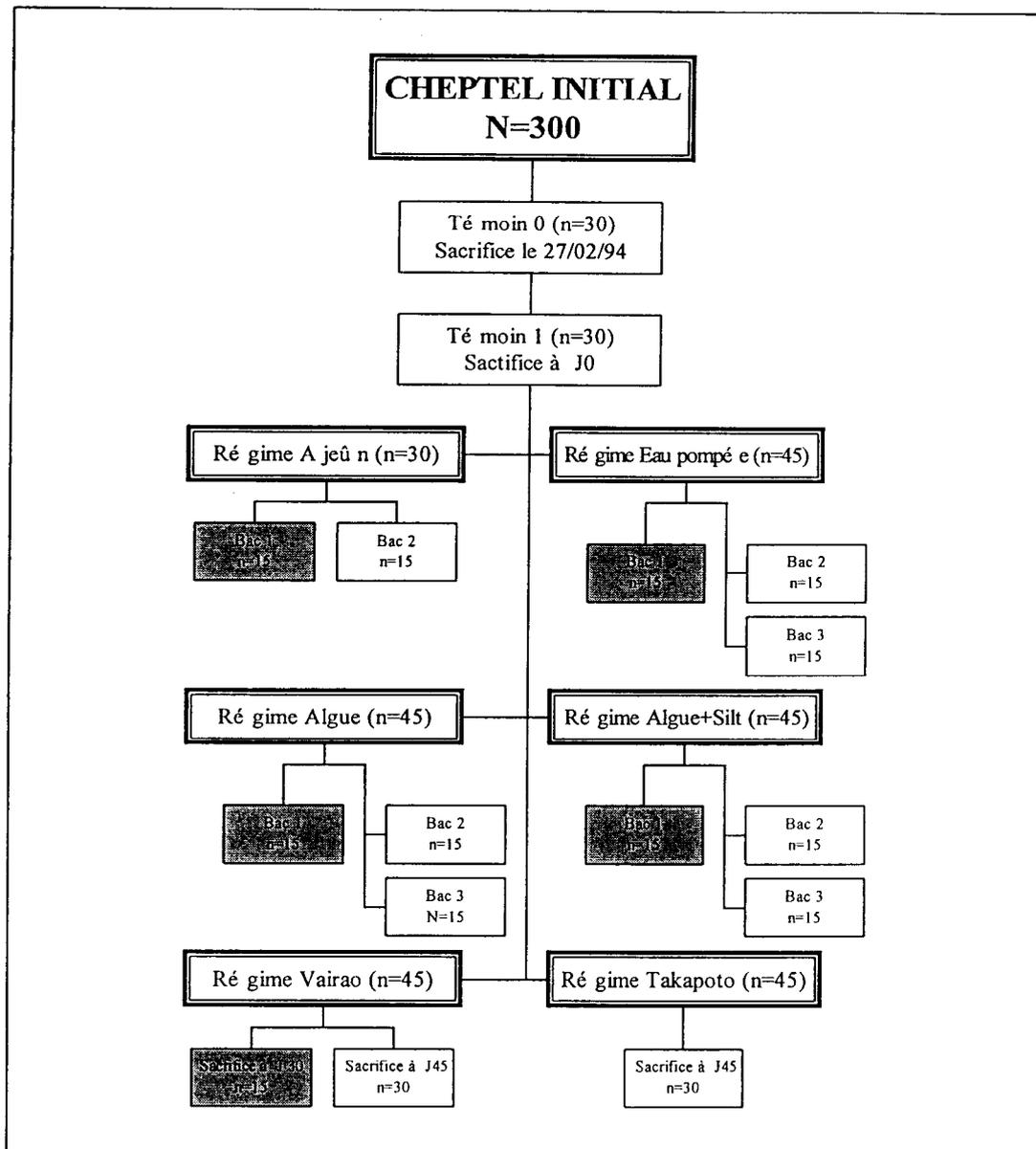


Figure 41. Organigramme de l'expérience 3
(les cases grisées correspondent au sacrifice à J30).

2.1.1.3. Modalités d'élevage

2.1.1.3.1. Huîtres

Il s'agit de juvéniles du fait des nombreux avantages: facilité de transport, croissance rapide, pas de perturbation liée à la reproduction (immatures).

2.1.1.3.2. Température

Une température constante proche de 28 °C est maintenue automatiquement dans les bacs par le système de thermorégulation.

2.1.1.3.3. Débits dans les bacs

2.1.1.3.3.1. Traitement Algues:

Le principe est de fournir assez de nourriture pour que les huîtres puissent en théorie grandir, soit aux environs de 7 à 8% du poids sec par jour. Il faut que la concentration algale



autour des huîtres soit constante et donc maintenir un régime stable. Pour cela on admettra que ce régime est atteint quand environ 70% des algues qui arrivent dans le bac ressortent, les 30% restants étant consommés par les nacres.

Exemple : débit de 50 l par heure pendant 24h avec 100 000 cellules *d'Isochrysis* par ml dont 30 000 sont consommées.

- Apport par 24h en poids sec d'algues (38 picogrammes par cellule *d'Isochrysis*):
 $100\ 000 \times 1000 \times 50 \times 24 \times 38 \times 10^{-12} = 4.6\text{g}/24\text{h}$
- Consommation des nacres: $4.6 \times 30\% = 1.4\text{g}/24\text{h}$ soit 9% du poids sec total dans le bac (15 nacres de 1g de poids sec).

2.1.1.3.3.2. Traitement Algue + Silt:

Un système de mélange pour atteindre une concentration homogène dans les bacs a été mis au point.

2.1.1.3.3.3. Traitement Eau pompée:

Le débit d'eau sera plus important pour tenir compte de l'augmentation du taux de filtration plus fort dans une eau très peu concentrée en matériel particulaire: un débit de 200 l/h sera adopté s'il est compatible avec la thermorégulation.

2.1.1.3.3.4. Traitement A jeun

Ces bacs reçoivent une eau filtrée selon le même débit que les huîtres du traitement algue.

2.1.1.4. Paramètres mesurés

Les paramètres biométriques étudiés sont les suivants :

- Hauteur extérieure de la coquille
- Hauteur de la nacre à l'intérieur de la coquille
- Poids sec de la coquille
- Poids sec de la chair
- Poids sec de byssus
- Poids sec total humide

2.1.1.5. Méthodes d'analyses statistiques

Afin de comparer les régimes entre eux, les techniques de l'analyse de variance (DAGNELIE, 1975) sont utilisées pour chacune des variables biométriques.

Une série d'analyses de variance à un facteur (« effet régime ») sur les individus sacrifiés en milieu (Jour J 30), puis ceux sacrifiés en fin d'expérimentation (Jour J 46);

Une série d'analyses de variance à deux facteurs hiérarchisés (« effet bac au sein des régimes ») pour analyser un éventuel effet bac. Ces analyses sont complétées par des tests de comparaison multiple (Test de Duncan: test assez sensible, sans pour autant présenter un risque élevé). Pour analyser les variations de biomasse entre le début et la fin de l'étude, il est fait appel aux techniques de régression linéaire simple (estimation de la pente). Des transformations logarithmiques ont parfois été utilisées afin de rendre homogène la variance, et de satisfaire les conditions de l'analyse.



2.1.2. Résultats

2.1.2.1. Comparaison des régimes

2.1.2.1.1. Analyse préliminaire de l'effet bac

Pour un même traitement, les individus étaient séparés en plusieurs bacs (2 ou 3), il convient, en premier lieu, de s'assurer qu'il n'existe aucune différence inter-bac pour un même régime. Cette étude de l'effet bac est effectuée par le biais de l'analyse de variance ci-après :

Tableau 44. Analyse de variance à deux facteurs hiérarchisés (Etude d'un effet bac)

Variable	Source de variation	SCE	DDL	CM	F-ratio	P-value
Hauteur extérieure	Régime	179.3085	2	89.6543	13.48	0.03
	Bac dans régime	19.9570	3	6.6523	0.37	0.77
	Résiduelle	199.2655	84	17.9793		
Hauteur intérieure	Régime	121.9126	2	60.9563	7.80	0.06
	Bac dans régime	23.4475	3	7.8158	0.58	0.63
	Résiduelle	145.3601	84	13.4755		
Log du poids sec de chair	Régime	8.6105	2	4.3052	47.45	0.01
	Bac dans régime	0.2722	3	0.0907	2.28	0.09
	Résiduelle	8.8826	84	0.0398		
Log du poids sec de byssus	Régime	0.6487	2	0.3243	3.68	0.16
	Bac dans régime	0.2645	3	0.0882	0.47	0.70
	Résiduelle	0.9132	84	0.1876		
Log du poids sec de coquille	Régime	637.7263	2	318.8631	6.77	0.08
	Bac dans régime	141.2995	3	47.0998	1.25	0.30
	Résiduelle	779.0258	84	37.6799		
Log du poids humide	Régime	2827.3922	2	1413.6961	13.98	0.03
	Bac dans régime	303.3783	3	101.1261	1.18	0.32
	Résiduelle	3130.7705	84	85.7001		

Les niveaux de signification concernant l'hypothèse d'égalité des moyennes inter-bac pour un même régime sont tous supérieurs à 5 %. Par conséquent aucun effet bac ne peut être mis en évidence sur l'ensemble des variables mesurées. Dans la suite du rapport, le niveau « bac » est par conséquent négligé : les échantillons sont poolés par régime.

2.1.2.1.2. Comparaison des régimes en milieu d'expérimentation

La Figure 42 présente les moyennes par régime des six variables de biométrie mesurées, et permet de comparer les performances de chacun.

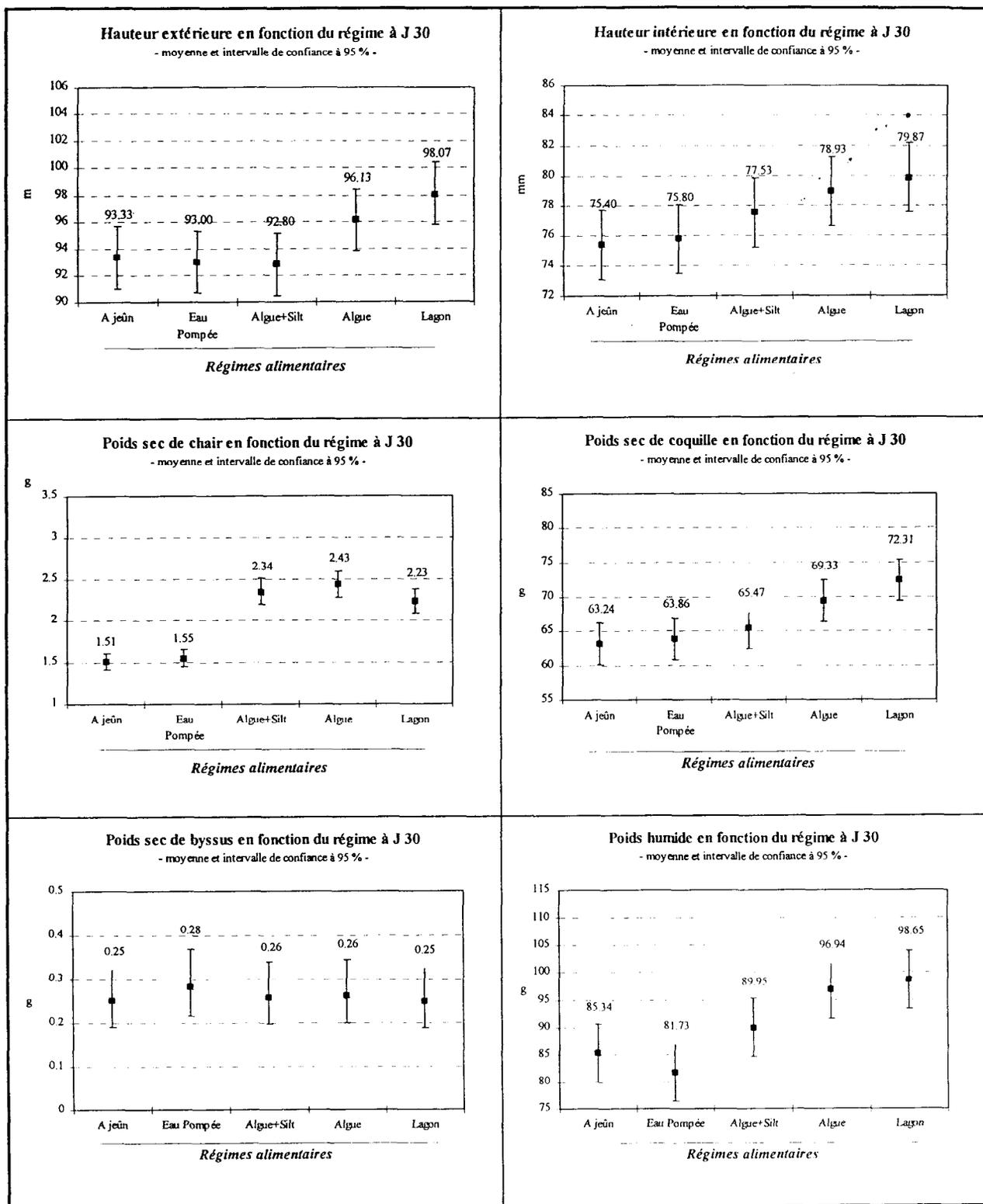


Figure 42. Comparaison de différentes variables de biométrie mesurées à J30.

En cours d'expérimentation (J35), il apparaît déjà des différences entre régime, sauf pour la variable « poids sec de byssus » (variable peu discriminante). Une analyse de comparaison multiple (selon le test de Duncan) permet de juger des différences significatives entre régimes.

**Tableau 45. Comparaison multiple de différentes variables de biométrie mesurées à J30.**

Régime	Hauteur extérieure	Hauteur intérieure	Log du poids sec de byssus	Log du poids sec de chair	Log du poids sec de coquille	Poids humide
A jeun	1	1	1	1	1	1 2
Eau pompée	1	1	1	1	1	1
Algue + silt	1	1 2	1	2	1 2	2 3
Algue	1 2	1 2	1	2	2 3	3 4
Lagon	2	2	1	2	3	4

NB : Pour chaque variable, les numéros différents indiquent des régimes significativement différents (de même pour les changements de teintes).

Pour l'ensemble des variables mesurées, il apparaît que les régimes A jeun et Eau pompée ne sont pas significativement différents. Ensuite les régimes Algues+silt, Algues et Lagon (Vairao) présentent des performances croissantes. Il convient de voir si ces tendances se trouvent confirmées en fin d'expérience.

2.1.2.1.3. Comparaison des régimes en fin d'expérimentation

Un tableau similaire permet l'analyse qualitative des performances en fin d'expérimentation (Jour J46).

Tableau 46. Comparaison multiple de différentes variables de biométrie mesurées à J46.

Régime	Hauteur extérieure	Hauteur intérieure	Log du poids sec de byssus	Log du poids sec de chair	Log du poids sec de coquille	Poids humide
A jeun	1	1	1 2	1	1	1
Eau pompée	1	1	1 2	1	1	1
Algue + silt	1 2	1 2	1 2	2 3	2	2 3
Algue	2 3	2	2 3	3	2	2
Lagon	2 3	2 3	3	2	2	3
Takapoto	3	3	1	4	3	4

Sur l'ensemble des variables, les régimes A jeun et Eau pompée obtiennent des résultats identiques. Les meilleures performances sont atteintes pour le régime lagon de Takapoto et ce pour l'ensemble des paramètres de biométrie (excepté le poids de byssus). Entre ces deux extrêmes se situent les performances pour les régimes Algue, Algue+silt et lagon de Vairao, dont une description par variable mérite d'être faite.

Pour les paramètres de Hauteur (extérieure et intérieure), le régime Algue+Silt présente les valeurs les plus faibles, les régimes Algue et Lagon Vairao sont similaires. Cette tendance s'inverse pour la variable Poids sec de chair : le régime Algue et de façon moindre le régime Algue + Silt atteignent des valeurs supérieures au régime Lagon de Vairao: Pour le poids sec de coquille, aucune différence n'est apparue entre ces trois régimes. Ainsi les tendances pressenties en milieu d'expérimentation se sont confirmées à la fin. Ces différences figurent d'une façon quantitative (moyenne et intervalle de confiance à 95 %) sur les graphiques ci-dessous :

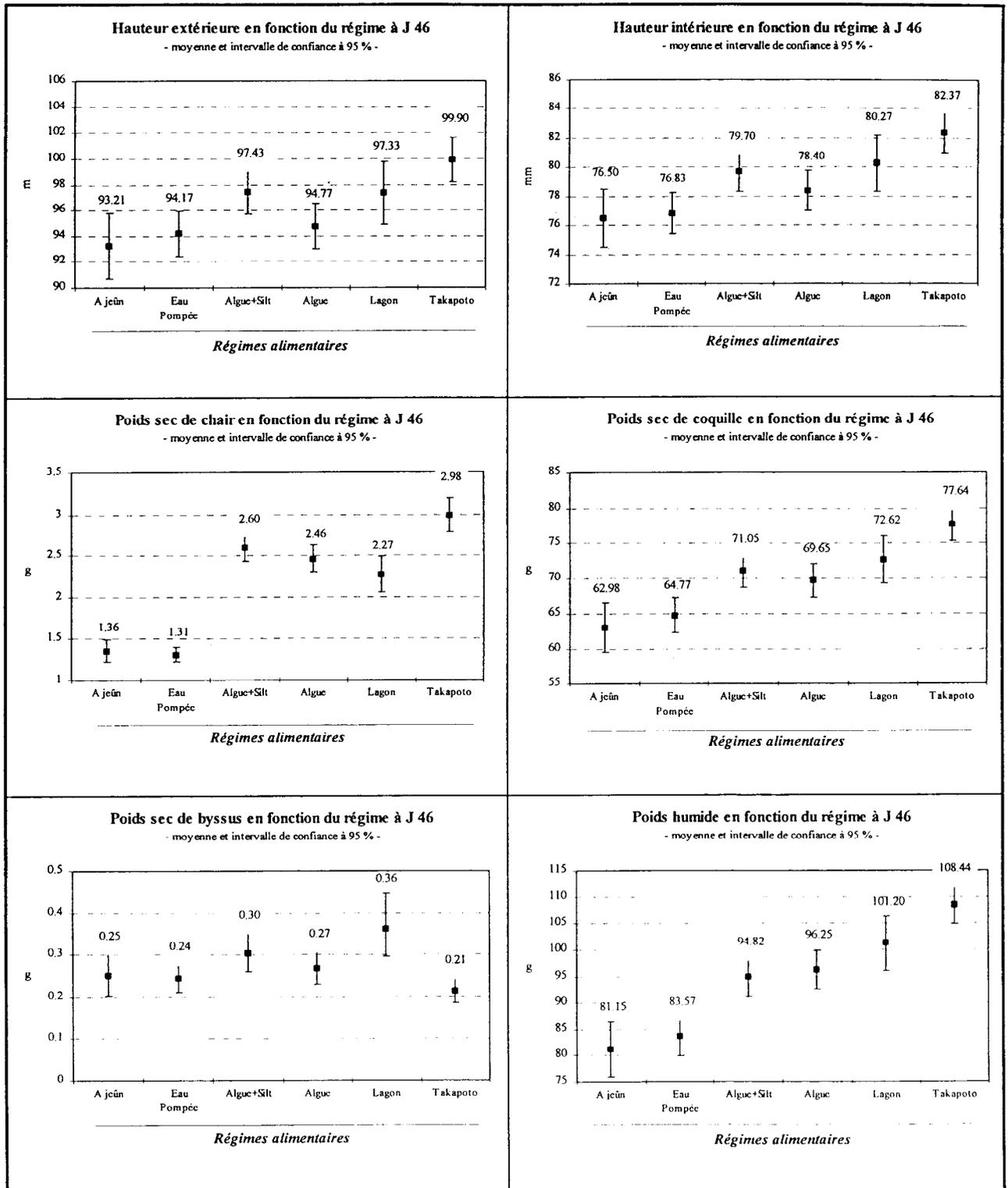


Figure 43. Comparaison des différentes variables de biométrie mesurées à J46.

Dans la suite des analyses, seules les variables Poids sec de chair et de coquille sont conservées pour quantifier les différentes productions.



2.1.2.2. Etude de la croissance en fonction des régimes

Les graphiques suivants retracent l'évolution des poids sec de chair et de coquille au cours de l'expérience :

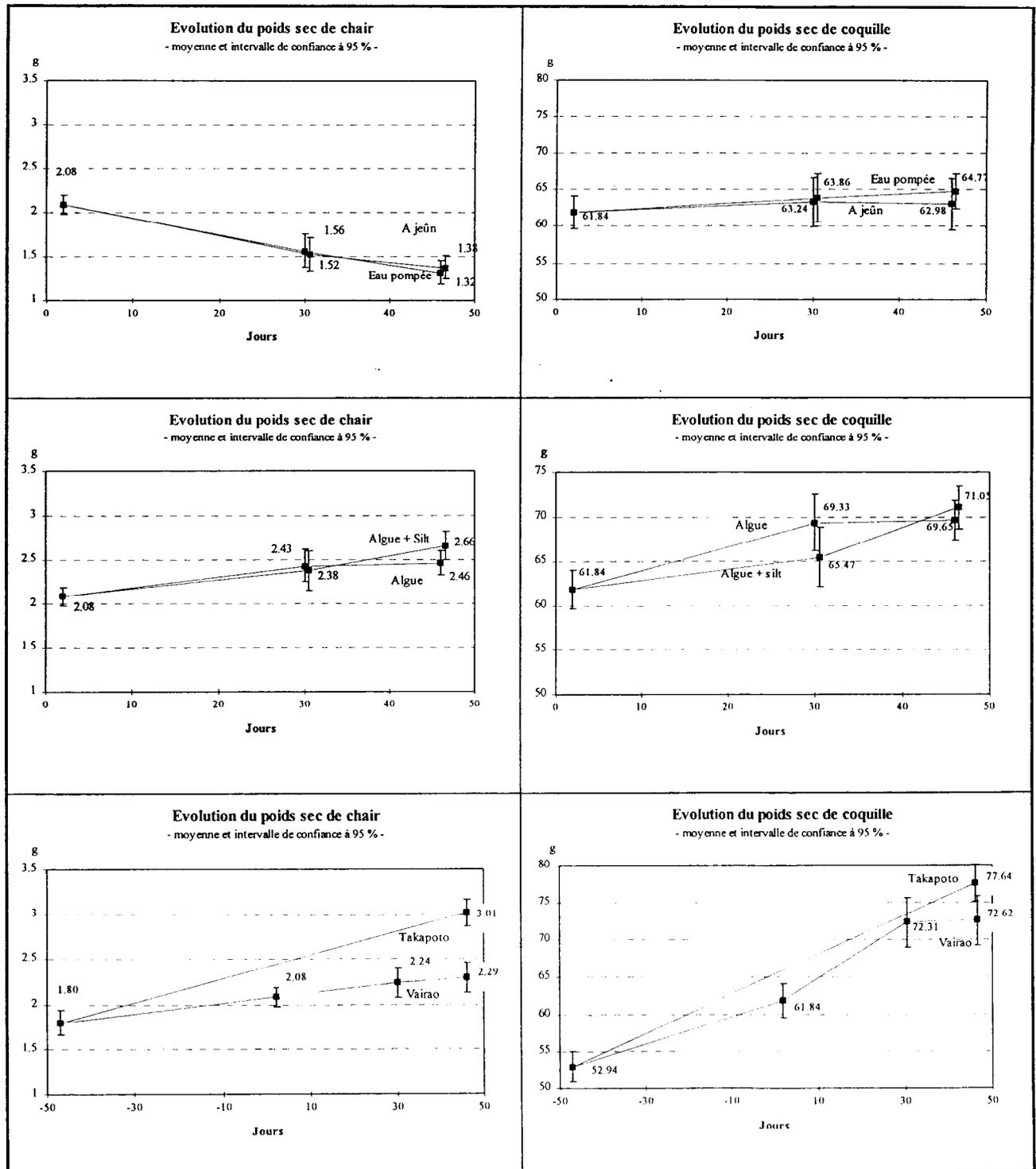


Figure 44. Evolution au cours de l'expérience des poids sec de chair et de coquille en fonction des régimes.



2.1.2.2.1. Régime A jeun et Eau pompée

Ces deux régimes sont caractérisés par une perte de poids sec de chair de 0,51 grammes. L'évolution de la diminution est régulière et sensiblement la même pour ces deux régimes. Le gain de poids sec de coquille est de 0,93 g pour le régime A jeun, et 2,01 g pour le régime Eau pompée. Ce gain s'est surtout effectué dans la première partie de l'expérience (entre J30 et J45).

2.1.2.2.2. Régime Algue et Algue + Silt

Le gain de poids sec de chair est de 0,29 g pour le régime algue, et 0,39 g pour le régime algue + silt. L'évolution n'est pas similaire : elle est régulièrement croissante pour le régime Algue+ Silt, mais stagne pour le régime Algue à partir de J30. Il s'avère que le régime Algue+Silt est plus performant. Les mêmes constats peuvent être faits sur la variable poids sec de coquille, avec des différences encore plus marquées.

2.1.2.2.3. Régime Vairao et Takapoto

Le gain de poids sec de chair pour les huîtres placées en milieu naturel (lagon) est différent selon qu'il s'agit de Vairao ou Takapoto. Dans le cas de Vairao où 4 séries de mesures sont faites, l'évolution apparaît régulière. Par contre le gain de poids sec de coquille ne présente pas autant de différence entre ces deux régimes : Les régimes Takapoto et Vairao présentent les meilleures performances en gain de poids sec de coquille, respectivement 6,77 et 7,95 g pour 30 jours.

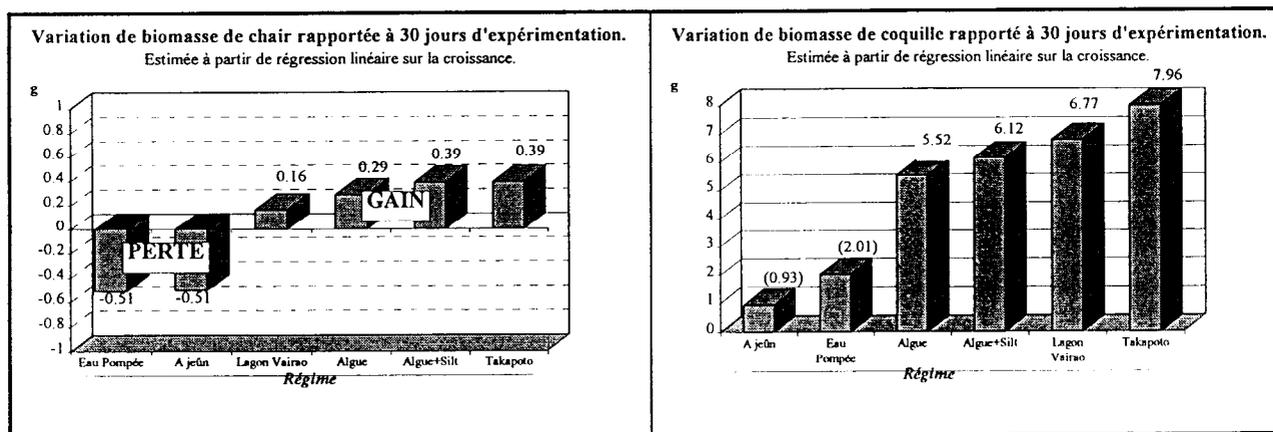


Figure 45. Variation mensuelle de biomasse de chair et de coquille par régime

2.1.3. Discussion

Le tableau ci-dessous synthétise les principaux résultats des trois expériences menées sur les régimes alimentaires. Les productions ont été standardisées à mois d'expérimentation (30 jours), puis exprimées en pourcentage de variation afin d'être comparables.

Rappelons les poids sec de chair moyen initial pour chaque expérience :

- Expérience 1: 0,486 g;
- Expérience 2: 3,1 g;
- Expérience 3: 2,08 g.



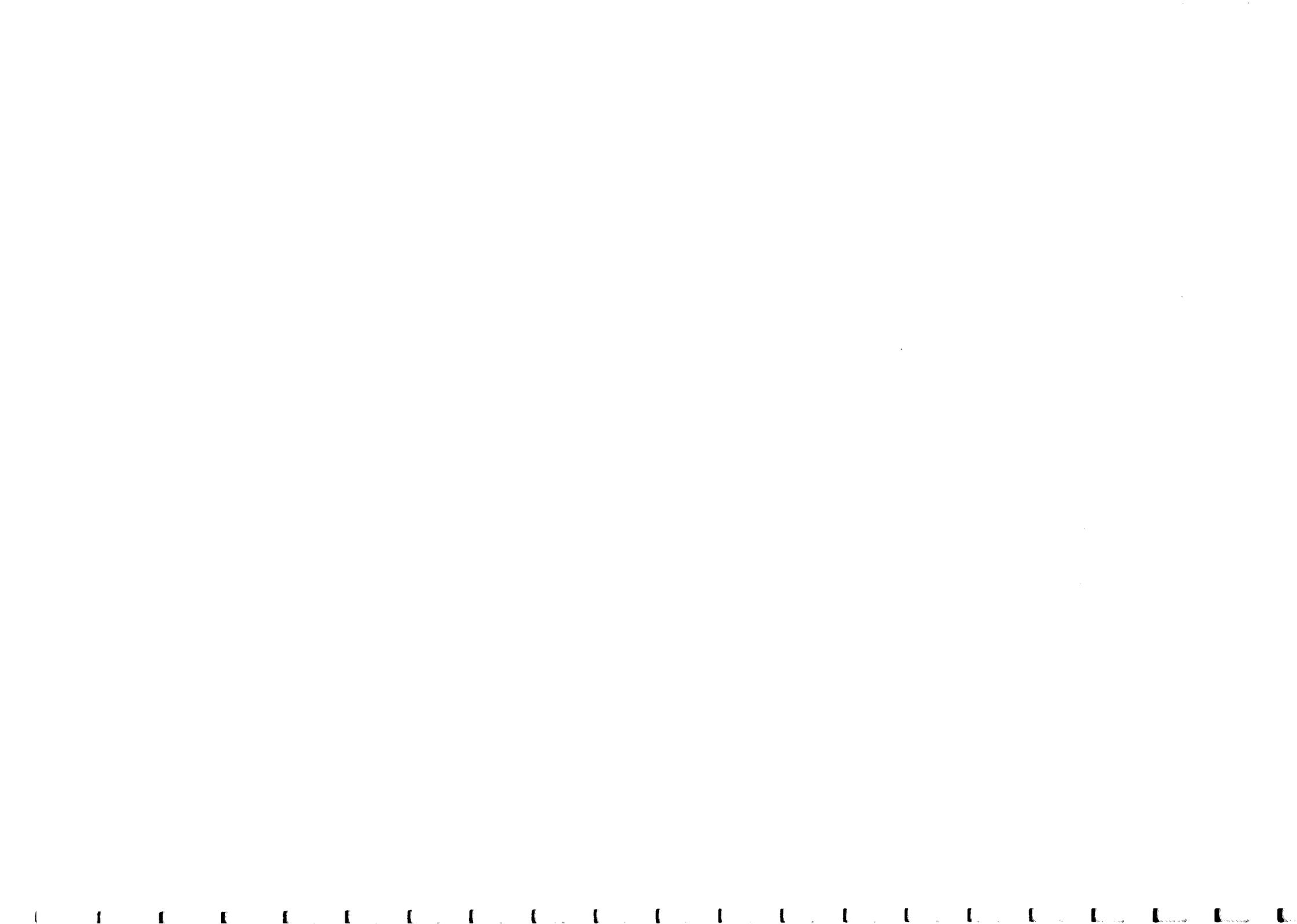
Tableau 47. Comparaison entre les 3 expériences des gains de poids sec de chair par régime.

Régime	Production de chair en g de poids sec.			Pourcentage de production de chair.		
	Expérience 1	Expérience 2	Expérience 3	Expérience 1	Expérience 2	Expérience 3
A jeun		-0.14	-0.51		-5	-24
Eau pompée	-0.14		-0.51	-28		-24
Algue	-0.03	0.43	0.29	-5	14	14
Algue+silt			0.39			19
Lagon Vairao	0.15	0.43	0.16	32	14	8
Takapoto			0.39			16

Au cours de ces trois étapes, un régime d'algue a été mis au point, et permet une croissance moyenne des huîtres. Il apparaît que l'addition de silt (particules minérales) améliore les performances, et permet d'approcher celle obtenues à Takapoto. Il faudrait le faire sur une plus longue période tout en améliorant les principes de distribution. Une étude plus longue présenterait l'avantage d'accentuer les tendances.

Il s'avère que les régimes A jeun et Eau pompée sont similaires. Bien qu'il soit récent, et qu'il soit souvent nettoyé, le circuit de pompe est rapidement colonisé par des « compétiteurs » qui épurent l'eau de ses particules nutritives, avant qu'elles n'atteignent les bacs. Enfin la différence des poids sec entre le Lagon de Vairao et celui de Takapoto montrent des conditions beaucoup moins favorables à Vairao. La stabulation prolongée des nacres dans le lagon de Vairao est à éviter. A la suite de ce résultats, l'analyse des différences de qualité nutritive entre les eaux du lagon de Vairao et celles de Takapoto apparaît de première importance pour déterminer les préférences alimentaires des huîtres perlières.

Ainsi le régime Algue+Silt apparaît satisfaisant pour l'élevage en bac, cependant pour des stabulations prolongées de nouvelles expériences restent à faire.





Conclusion Générale

La fiche-programme N°19 du Programme Général de Recherche sur la Nacre avait pour objectif l'étude de la nutrition des huîtres perlières *Pinctada margaritifera*. Cette étude était divisée en quatre thèmes :

- **Thème 1** : Evaluation de la capacité de rétention par les nacres du phytoplancton et autres particules du seston présentes dans le milieu.
- **Thème 2** : Estimation de la capacité de rétention des bactéries par les nacres.
- **Thème 3** : Estimation de la capacité de rétention de la matière organique dissoute par les nacres.
- **Thème 4** : Test d'un régime alimentaire à base d'algues cultivées pour le maintien en bassin des huîtres perlières.

La détermination de la rétention des particules par les huîtres perlières a fait appel à diverses techniques pour couvrir tout le spectre de taille des particules susceptibles d'être retenues.

Une analyse détaillée des contenus stomacaux a montré que *Pinctada margaritifera* peut ingérer des particules dont la longueur peut atteindre 180 μm . Ces dernières sont constituées essentiellement de fragments de spicules et de crustacés. Les modèles élaborés à partir des comptages au microscope optique montrent que l'optimum de rétention se situe entre 5 et 40 μm .

La mesure par un coulter counter de la filtration avec une suspension de particules de taille comprise entre 2 μm et 16 μm montre une rétention quasi constante de 3 à 16 μm , mais qui diminue au-dessous de 3 μm . Le seuil de rétention serait compris entre 1 et 2 μm mais ces petites particules semblent difficilement retenues.

La rétention des bactéries (environ 1 μm pour la plupart) a été mesurée par la mesure de l'éclaircissement par les nacres d'une suspension de bactéries marquées. Cette rétention très faible (38 fois moins qu'*Isochrysis*) montre que les bactéries sont peu ou pas retenues.

La rétention des cyanobactéries (*Synechococcus*) mesurée par un cytomètre de flux dans le milieu naturel à Takapoto est quasi nulle par rapport à celle des microalgues. Leur taille, 0,8 à 1 μm , est donc inférieure au seuil de rétention.

Si l'on fait abstraction d'une sélection des particules en fonction de leur nature qui reste à préciser, il ressort de l'étude de la rétention que seul le matériel particulaire de taille supérieure à environ 2 μm peut être ingéré. Contrairement à certaines hypothèses, les nacres n'ont donc pas développé d'aptitude particulière à retenir les très petites particules. Les branchies des nacres ne possèdent de cils latéraux frontaux (BERNARD, 1994). Or les autres bivalves dans ce cas, tels que *Ostrea edulis*, *Crassostrea virginica*, ont un seuil de rétention plus élevé que ceux dont les branchies sont équipées de ces cils latéraux frontaux



(JORGENSEN, 1990). L'inaptitude des nacres à retenir les petites particules serait liée à ce caractère anatomique.

La somme des protéines, lipides et glucides convertie en énergie est considérée comme un bon indice global de la totalité de la nourriture assimilable par les mollusques (WIDOWS *et al.*, 1979). La mesure des PLG a été effectuée au cours d'un cycle annuel à Takapoto (BUESTEL et POUVREAU, 1994) avec des filtres GFC. Ces derniers retiennent les particules de taille supérieure à 1,3 μm . Les valeurs des PLG converties en énergie sont donc bien représentatives de la nourriture des nacres. L'énergie apportée par les PLG est de 2,06 j/l en moyenne annuelle. Sur ce total, la part apportée par le phytoplancton, calculée d'après la chlorophylle, est d'environ 60%. Si les détritiques et le zooplancton contribuent à la nutrition de l'huître perlière, ce n'est donc que secondairement par rapport au phytoplancton.

L'énergie disponible dans ce milieu est faible mais constante sur toute l'année. On doit la rapprocher aux très fortes valeurs de filtration trouvées chez *Pinctada margaritifera* (ROBERT *et al.*, 1995) qui permettraient d'équilibrer le bilan énergétique.

Le manque de précision dans la détermination de la rétention entre 1 et 3 μm ne nous permet pas d'évaluer la participation de cette classe de taille à la ration alimentaire de l'huître. Cependant, les modèles donnent pour les particules de 2 à 3 μm une filtration égale à la moitié environ de celle obtenue pour les particules de tailles supérieures. Compte tenu de l'abondance du carbone dans la classe 1-3 μ (le phytoplancton appartenant à cette classe de taille représente 32% du carbone du phytoplancton total soit 5,72 mgC/m³), une filtration même relativement faible apporte un complément alimentaire appréciable. A ce carbone d'origine phytoplanctonique, il faut ajouter les grosses bactéries, présentes en grande quantité en saison des pluies (DUFOUR *et al.*, 1994). Pour préciser ce point, des modèles plus précis sont à établir avec un matériel adapté.

La matière organique dissoute qui pourrait fournir 25 fois plus d'énergie que le particulaire dans un lagon tel que Takapoto (BUESTEL et POUVREAU, 1994), ne satisfait qu'une infime partie des besoins énergétiques quantitatifs de l'huître perlière.

Le conditionnement en laboratoire a pu être réalisé en utilisant des cultures monospécifiques d'*Isochrysis aff galbana*. Le rôle des particules minérales dans les processus de digestion reste à définir. En laboratoire, la durée du transit intestinal est proche de trois heures pour un bol alimentaire constitué de phytoplancton.

Pour résumer, le spectre de rétention de *Pinctada margaritifera* est large entre environ 2 et 180 μm . Il lui permet d'ingérer une grande partie du phytoplancton et les grosses bactéries. Il ne lui donne pas accès aux compartiments qui constitueraient une grande source d'approvisionnement en carbone : celui des cyanobactéries et des bactéries de petite taille.

Ces résultats sont à rapprocher des caractéristiques du lagon de Takapoto synthétisées dans la Figure 46 qui montre les parts relatives des divers compartiments du particulaire dans le lagon de Takapoto.

Les bactéries qui constituent la plus grande partie de la matière organique particulaire présente dans les lagons (DUFOUR *et al.*, 1994) contribuent faiblement à la ration alimentaire des huîtres (5 à 10%). Si des détritiques et du zooplancton peuvent faire partie du régime alimentaire de l'huître perlière ils ne constituent qu'un apport secondaire qui doit être précisé.

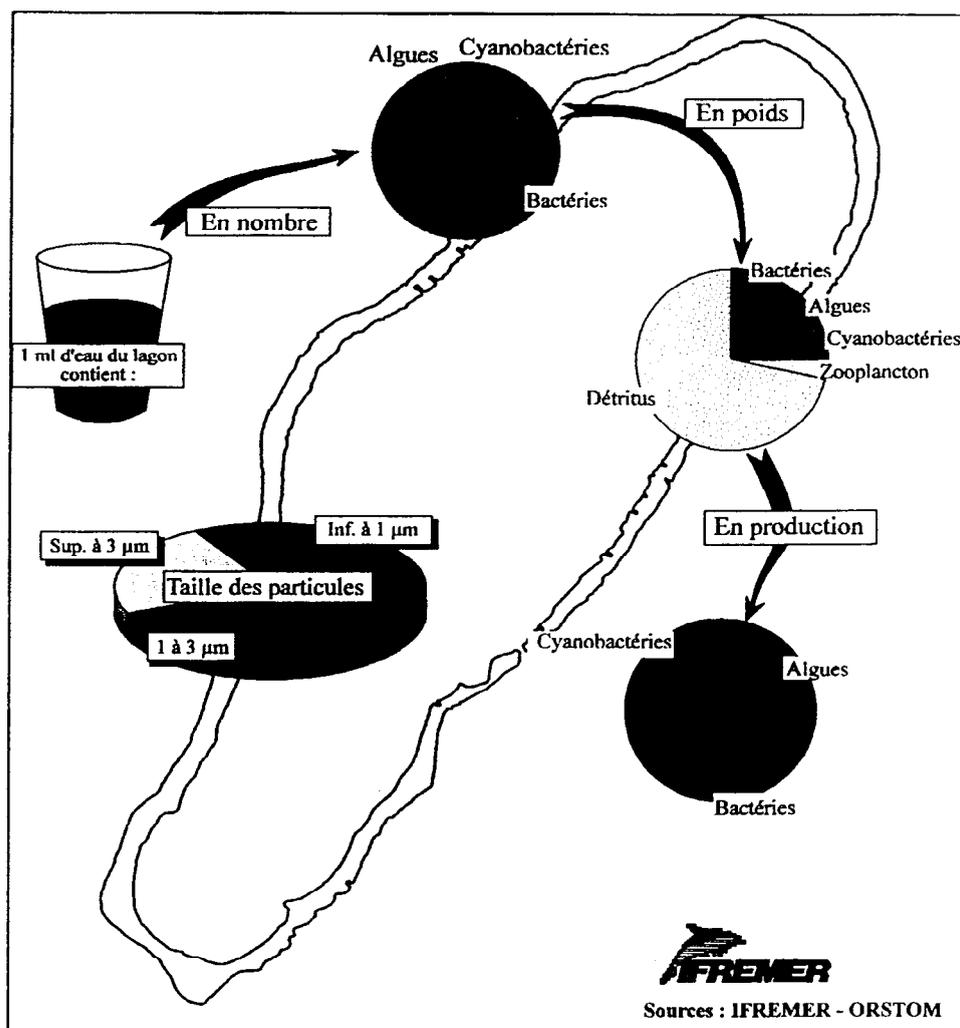


Figure 46. Part relative des divers compartiments du particulaire dans le lagon de Takapoto.

Les microalgues du phytoplancton, de taille supérieure à $2\mu\text{m}$, fournissent la plus importante source de carbone aux huîtres perlières.

Ces conclusions valident les méthodes employées dans l'étude du milieu à Takapoto (Fiche-Programme n°7 : Croissance milieu). L'utilisation de filtres GFC qui ne retiennent que les particules supérieures à $1,3\mu\text{m}$ est bien adaptée à l'étude des potentialités nutritives du milieu vis à vis des huîtres.

L'ensemble de ces résultats a abouti à la définition de la nourriture accessible aux nacres. La connaissance de la production phytoplanctonique globale et des besoins énergétiques des huîtres permettra d'évaluer, à terme, la capacité trophique des lagons vis à vis de l'huître perlière.





Références Bibliographiques

- Alagarswami, K., A. Dharmaraj, A. Chellam, T.S. Velayudhan, 1989.** Larval and juvenile rearing of black-lip, pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Linnaeus). *Aquaculture*, 76 : 43-56.
- Ammerman J.W., J.A. Fuhrman, A. Hagstrom, F. Azam, 1984.** Bacterioplankton growth in seawater: I. Growth kinetics and cellular characteristics in seawater cultures. *Marine Ecology Progress Series*, 18, 31-39.
- Amon R.M.W., R. Benner, 1994.** Rapid cycling of high-molecular-weight dissolved organic matter in the ocean. *Nature*, 369/6481: 549-551.
- Amouroux, J. M., 1986.** Comparative study of the carbon cycle on *Venus verrucosa* fed on bacteria and phytoplankton. I-Consumption of bacteria (*Lactobacillus sp.*). *Mar. Biol.*, 90 : 237-241.
- Bayne B. L., R.C. Newell, 1976.** Physiological energetics of marine molluscs, in *The mollusca*, K. M. Wilburg and A.S.M. Saleuddin, editors. Academic Press, Londres : 407-515.
- Bayne B. L., A.J.S. Hawkins, E. Navarro, I.P. Iglesias, 1989.** Effects of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55 : 47-54.
- Bernard F.R. 1983.** Physiology and the Mariculture of some Northeastern Pacific Bivalve Molluscs. *Can. Spec. Pub. Ish. Aqua. Sci.* 63 : 1-21
- Block J.C., L. Mathieu, 1991.** Mesure de la matière organique biodégradable des eaux potables. *Analysis*, 19/7 : M54-M57.
- Bodoy A., J. Prou, J.P. Berthome, 1986.** Etude comparative de différents indices de condition chez l'huître creuse *Crassostrea gigas*. *Haliotis*. n°15 : 1-17.
- Buestel D., S. Pouvreau, 1994.** Ecophysiologie de l'huître perlière. Approche des relations entre la croissance de l'huître perlière *Pinctada margaritifera* et le milieu dans le lagon de Takapoto. PGRN, Action de recherche n°7, rapport final, IIFREMER - COP, 134pp.
- Burdige D.J., 1991.** The kinetics of organic matter mineralization in anoxic marine sediments. *J. mar. Res.*, 49/4 : 727-761.
- Buscail R., F. Gadel, 1991.** Transfer and biogeochemistry of organic matter at sediment - water interface on the northwestern Mediterranean margin. in: J. Berthelin (éd.). "Diversity of Environmental Biogeochemistry". Elsevier (Amsterdam). *Developments in Geochemistry*, n°6 : 113-130.
- Caisey X., 1994.** La production du phytoplancton marin au Centre Océanologique du Pacifique. Rapport interne IFREMER AQUACOP.



- Carignan R., D.R.S. Lean, 1991.** Regeneration of dissolved substances in a seasonally anoxic lake : The relative importance of processes occurring in the water column and in the sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 36/4 : 683-707.
- Chang M., Hong, J.S., Huh, H.T., 1988.** Environmental conditions in the pearl oyster culture grounds and food of *Pinctada fucata martensii* (Dunker). *Ocean Research* 10 (1) : 67-77.
- Charpy, L., Blanchot, J., Lo, L., 1992.** Contribution des cyanobactéries (*Synechococcus sp.*) à la production phytoplanctonique dans un lagon d'atoll fermé (Takapoto, Tuamotu, Polynésie Française). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 214, sér. III : 395-401.
- Charpy L., P. Dufour, L. Lo, A. Pellan, J.P. Rochette, 1994a.** Stock de matière organique particulaire, composition élémentaire et taxinomique. Rapport final de la fiche programme n°10 du PGRN, ORSTOM - EVAAM éd., Papeete, 31pp.
- Charpy L., S. Langy, R. Leborgne, L. Lo, J.-P. Rochette, 1994b.** Etude de la perte de matière organique particulaire pour la Nacre par les compétiteurs planctoniques. Rapport final de la fiche programme n° 14 du PGRN, ORSTOM - EVAAM éd., Papeete, 36pp.
- Charpy L., D. Buestel, S. Pouvreau, P. Cabral, 1994c;** Synthèse des recherches sur l'environnement du lagon de Takapoto. Rapport PGRN, ORSTOM - IFREMER - EVAAM éd., Papeete, 51pp.
- Cheffort N., 1988.** Les caractéristiques biologiques du stock naturel d'huîtres perlières (*Pinctada margaritifera*, L. 1758) dans l'atoll de Takapoto. (Tuamotu, Polynésie française). Rapport E.N.S.A.R.
- Chellam A., 1983.** Study on the stomach contents of pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould) with preference to the inclusion of bivalve eggs and larvae. *Proc. Symp. Coastal Aquaculture, Mar. Biol. Ass. India, Pt. II* : 604-607.
- Chellam A., 1987.** Biology of pearl oyster *Pinctada fucata* (Gould). *C. M. F. R. I., Bulletin* n°39, 13-20.
- Crisp D. T., Mann R. H. K., Mc Cormack J. C., 1978.** The effects of impoundment and regulation upon the stomach contents of fish at Cow Green, Upper Teesdale. *J. Fish. Biol.*, 12 : 287-301.
- Dagnélie P., 1975.** Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. Tome II (2^e édition), 463 pages.
- Decho A.W., G.R. Lopez, 1993.** Exopolymer micro environments of microbial flora: Multiple and interactive effects on trophic relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 38/8 : 1633-1645.
- Delesalle B., 1990.** Ecologie du phytoplancton des lagons de Polynésie Française. Thèse de doctorat, 214 p. Ecole Pratique des Hautes Etudes.
- Ducklow H.W., 1993.** Bacterioplankton distributions and production in the northwestern Indian Ocean and Gulf of Oman, September 1986. *Deep-Sea Res.*, pt. II- Topical Studies in *Oceanogr.*, 40/ 3 : 753-771.
- Ducklow H.W., D.L. Kirchman, H.L. Quinby, C.A. Carlson, H.G. Dam, 1993.** Stocks and dynamics of bacterioplankton carbon during the spring bloom in the eastern North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.*, pt. II- Topical Studies in *Oceanogr.*, 40/ 1-2 : 245-263.
- Dufour P., J.P. Torreton, 1993.** La boucle microbienne. PRCO, Rapport final 1991-1993 du thème A4. PRCO/ORSTOM, Papeete, 15pp.



- Dufour P. , J.P. Torreton, L. Lo, A. Pellan, 1994.** Les bactéries dans l'environnement de la Nacre. Rapport final de la fiche programme PGRN n° 13, ORSTOM - EVAAM éd., Papeete, 65pp.
- Fuhrman J.A., 1981.** Influence of Method on the Apparent Size Distribution of Bacterioplankton Cells : Epifluorescence Microscopy Compared to Scanning Electron Microscopy. Marine Ecology Progress Series, 5, 103-106.
- Gerdes, 1983.** The Pacific Oyster *Crassostrea gigas* Aquaculture 31 : 195-219.
- Gonzales J., L. Charpy, P. Dufour, J.P. Torreton.** Temporal and spatial dynamics of the pelagic microbial foodweb in a tropical atoll lagoon. *In prep.*
- Heral M., 1985.** Evaluation of the carrying capacity of Molluscan Shellfish Ecosystems. Aquaculture Shellfish Culture Development and Management, International Seminar in La Rochelle. IFREMER edit : 297-318.
- Herdman W. A., 1903.** Observations and experiments on the life-history and habits of the pearl oyster. In Report to the government of Ceylon on the pearl oyster fisheries of the gulf of Manaar. The Royal Society, London, 1 : 1-307.
- Hildreth D.I., A. Malley, 1980.** The effect of suspension density on the retention of 5 diatoms by the *Mytilus edulis* gill. Biol. Bull. 158 : 316-323.
- Hollibaugh J.T., R.W. Buddemeier, S.V. Smith, 1991.** Contributions of colloidal and high molecular weight dissolved material to alkalinity and nutrient concentrations in shallow marine and estuarine systems. Mar. Chem., 34/1-2: 1-27.
- Hughes, R.N., 1969.** A study of the feeding in *Scrobicularia plana*. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 49, 805 - 823.
- Hulleberg, J., V. F., Gallutci. 1975.** Selectivity in feeding by the deposit-feeding bivalve *Macoma nasuta*, Mar. Biol., 32, 167 - 178.
- Jonquière G., et al, 1994.** Etude de la nutrition de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. Rapport intermédiaire de la fiche programme PGRN n° 19, IFREMER - COP éd., Vairao, Tahiti, 61pp.
- Jonquière G., J.-M. Amouroux, A. Bennett, J. Blanchot, S. Bougrier, D. Buestel, X. Caisey, B. Delesalle, J.-M. Dormoy, P. Dufour, P. Geairon, P. Harris, F. Hautefeuille, C. Hily, P. Loret, J. Pagès, A. Pellan, S. Pouvreau, S. Robert, H. Tessier, J. Tiapari, J.-P. Torreton, 1995.** Etude de la nutrition de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. Rapport final de la fiche programme PGRN n° 19, IFREMER - COP éd., Vairao, Tahiti, 154pp.
- Jorgensen B.C., 1990.** Bivalves filter feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen and Olsen ed., 140pp.
- Keil R.G., D.L. Kirchman, 1994.** Abiotic transformation of labile protein to refractory protein in sea water. Mar. Chem., 45/3 : 187-196.
- Laird G.A., D. Scavia, 1990.** Distribution of labile dissolved organic carbon in Lake Michigan. Limnol. Oceanogr., 35/2 : 443-447.
- Lignell R., 1992.** Problems in filtration fractionation of ¹⁴C primary productivity samples. Limnol. Oceanogr., 37/1 : 172-178.



- Loret P., 1995.** Composition du plancton de Takapoto et régime alimentaire de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. Mémoire D.E.A. Université Française du Pacifique, 35 pp.
- Lucas A., Beninger, 1985.** The use of physiological condition indices in marine bivalve aquaculture. *Aquaculture*, 44 : 187-200.
- Marchal G., 1993.** L'huître perlière, étude du contenu stomacal. Rapport de stage, Institut Supérieur Technique d'Outre Mer. 53 pp.
- Mc Henery, T.H. Birkbeck, 1985.** Uptake and processing of cultured microorganisms by bivalves. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 90: 145 - 163.
- Meyer J.L., R.T. Edwards, R. Risley, 1987.** Bacterial growth and dissolved organic carbon from a blackwater river. *Microb. Ecol.*, 13 : 13-29.
- Millous O., 1980.** Essais de production contrôlée de naissain d'huîtres perlières (*Pinctada margaritifera*) en laboratoire. COP/AQ-. 1980 : 1-32.
- Moore H.F., 1910.** Volumetric studies of the food and feeding of oysters. *Bull. U.S. Bur. Fish.* 28 : 1295-1308.
- Nasr D.H., 1984.** Feeding and growth of the pearl oyster *Pinctada margaritifera* (L.) in Dongonab Bay, Red Sea. *Hydrobiologia*, 110 : 241-245.
- Newell, R.C., S.J. Jordan, 1983.** Preferential ingestion of organic material by the American oyster *Crassostrea Virginica*. *Marine Ecology Progress Series*, 13, 47 - 53.
- Numagashi K., Y. Tanaka, 1985.** Effects of temperature on mortality and growth of the spat of pearl oyster, *Pinctada fucata martensii*. *Bull. Natt. Res. Inst. Aquaculture*. 1986 (9) : 35-39.
- Ota S., 1959.** Studies on feeding habits of *Pinctada martensii*. II. Seasonal changes in amount of faeces. *Bull. Natl. Pearl Res. Lab.*, 5 : 429-433.
- Palmer R.E, L.G Williams, 1980.** Effects on particles concentration on filtration efficiency of bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia*, 19 (2). p. 163-174.
- Porter K.G., Y.S. Feig, 1980.** The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, 25 : 943-948.
- Prieur, D., 1981.** Experimental studies of trophic relationships between marine bacteria and bivalves molluscs. *Kiel. Meeresforsch., (Sondh.)*, 5 : 376-383.
- Proctor L.M., J.A. Fuhrman, 1990.** Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature*, 343, 6253, 60-62.
- Ricard M., 1987.** Atlas du phytoplancton marin. Volume II : Diatomophycées. Ed. Cen. Nat. Rech. Scien.
- Ricard M., 1987.** Diatomophycées. In Atlas du phytoplancton marin, Volume 2, 297 p. Editions du CNRS.
- Ricard M., J. A. Gueredrat, Y. Magnier, J. P. Renon, J. P. Rochette, F. Rougerie, A. Sournia, B. Wauthy, 1979.** Le plancton du lagon de Takapoto. *J. Soc. Océan.*, 35(62),: 47-67.



- Robert S., A. Bennett, F. Bernard, J. Blanchot, S. Bougrier, D. Buestel, X. Caisey, J.C. Cochard, P. Geairon, G. Jonquière, A. Pellan, S. Pouvreau, J. Prou, G. Remoissenet, V. Stiger, S. Robert, H. Tessier, J. Tiapari, 1994.** Ecophysiologie de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. Etude de la respiration et de la filtration. Rapport intermédiaire de la fiche programme PGRN n° 8, IFREMER - COP éd., Vairao, Tahiti, 61pp.
- Robert S., A. Bennett, F. Bernard, J. Blanchot, S. Bougrier, D. Buestel, X. Caisey, J.C. Cochard, J.M. Dormoy, P. Geairon, G. Jonquière, A. Pellan, S. Pouvreau, J. Prou, G. Remoissenet, V. Stiger, H. Teissier, J. Tiapari, 1995.** Ecophysiologie de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. Etude de la respiration et de la filtration. Rapport final de la fiche programme PGRN n° 8, IFREMER - COP éd., Vairao, Tahiti, 94pp.
- Rougerie F., 1979.** Caractéristiques générales du milieu liquide lagunaire de l'atoll de Takapoto. in L'environnement de l'atoll de Takapoto - Tuamotu. J. Soc. Océanistes, Paris, mars 1979, 33 (62) : 35-45.
- Scherrer B., 1984.** Biostatistiques. Gaëtan Morin éd., Quebec, Canada, 850pp.
- Sherr B.F., E.B. Sherr, R.D. Fallon, 1987.** Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate in situ protozoan bacterivory. Appl. Env Microbiol., 53, 958-965.
- Simon M., F. Azam, 1989,** Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 51 : 201-213.
- Simonet G., M. Oria, 1977.** Les mesures de radioactivité à l'aide des compteurs à scintillateur liquide. Ed. Eyrolles (Paris) : 220 p.
- Sournia A., Ricard M., 1976 a.** Données sur l'hydrobiologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, îles Tuamotu). Vie Milieu, vol. XXVI, fasc 2, série B : 243-279.
- Sournia A., Ricard M., 1976 b.** Phytoplankton and its contribution to primary productivity in two coral reef areas of French Polynesia. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 21 : 129-140.
- Taylor G.T., 1995.** Microbial degradation of sorbed and dissolved protein in seawater. *Limnol. Oceanogr.*, 40/5 : 875-885.
- Torreton J.P., P. Dufour, 199.** Bacterioplankton production determined by DNA synthesis, protein synthesis and frequency of dividing cells in tuamotu atoll and surroundings ocean. In press Microbial Ecology.
- Vahl O., 1972.** Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L. Ophelia 10 : 17-25.
- Widdows, J., P. Fieth, C., Worrall, 1979.** Relationship between seston available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. Marine Biology, 50, 195 - 207.
- Wikander P. B., 1980.** Quantitative aspects of deposits feeding in *Abra nitida* (Müller) and *A. longicallus* (Scacchi). Sarsia 66 : 35-48.
- Winter J.E., 1978.** A revue on the knowledge of suspension feeding in lamellibranchiate bivalves with a special reference to artificial aquaculture systems. Aquaculture, 13 : 1-33.



Annexes

ANNEXE I.1 :

Abondances et taille des bactéries et cyanobactéries lors des expérimentations sur bactéries naturelles.

Tableau 48. Taille des bactéries dans les lagons

longueur (µm)	0.2	0.33	0.5	0.75	1	1.5	2	2.5	3	4	5	>5	
lagon et époque	nombre de bactéries comptées de cette longueur												tot
lagon de Vairao, févr. 95	201	120	34	189	81	22	12	7	7	0	0	0	673
lagon de Tikehau, janv. 91	265	212	125	50	47	14	13	5	4	1	3	0	740
lagon de Vairao, fév. 92	398	142	40	76	72	76	40	22	20	2	1	1	890

Tableau 49. Abondance des bactéries dans les enceintes témoins et avec nacres en fin d'incubation. Durée d'incubation, poids sec de nacres, nombre de bactéries comptées et concentrations bactérienne en fin d'incubation.

Expérience	durée (h)	PS nacres (g)	bact comptées	10 ³ bact/ml
enceintes avec nacres				
1	7	3.72	434	195
1	7	4.25	457	315
1	7	3.3	421	560
enceintes témoins avec coquilles vides				
1	7.4	0	523	3500
1	7.4	0	563	2487
1	7.4	0	430	4332
enceintes avec nacres				
2	6.2	3.48	592	218
2	6.2	3.74	436	314
2	6.2	3.5	475	315
enceintes témoins avec coquilles vides				
2	7	0	487	4235
2	7	0	412	3739
2	7	0	455	2405

**Tableau 50. Longueur des bactéries dans les enceintes témoins et avec nacres en fin d'incubation.**

Exp.	longueur en μm	nombre de cellules comptées												N tot	
		0.2	0.3	0.5	0.75	1	1.5	2	2.5	3	3.5	4	5		>5
1	témoin 7.4h	11	19	1	12	17	34	48	17	15		6	1	1	182
1	témoin 7.4h	13	5	6	7	14	35	46	12	10		3			151
1	témoin 7.4h	16	8	5	5	12	34	37	17	10		3	5		152
1	nacre 7h	50	26	11	29	11	9	5	3	3		4			151
1	nacre 7h	26	25	20	14	14	19	27	10	4		1			160
1	nacre 7h	64	51	9	11	3	5	3	4	2		2		2	156
2	témoin 7h	30	26	7	9	20	27	27	19	15		5	3	1	189
2	témoin 7h	10	3	2	9	16	39	35	20	14	0	6	2	2	158
2	témoin 7h	11	9	2	3	12	40	40	26	20	0	5	1	1	170
2	nacre6.2h	47	48	10	13	18	13	12	1			1	1	1	165
2	nacre6.2h	56	38	11	21	24	27	14	6	2		1		2	202
2	nacre6.2h	50	36	19	22	30	24	12	10	3		1	1	1	209

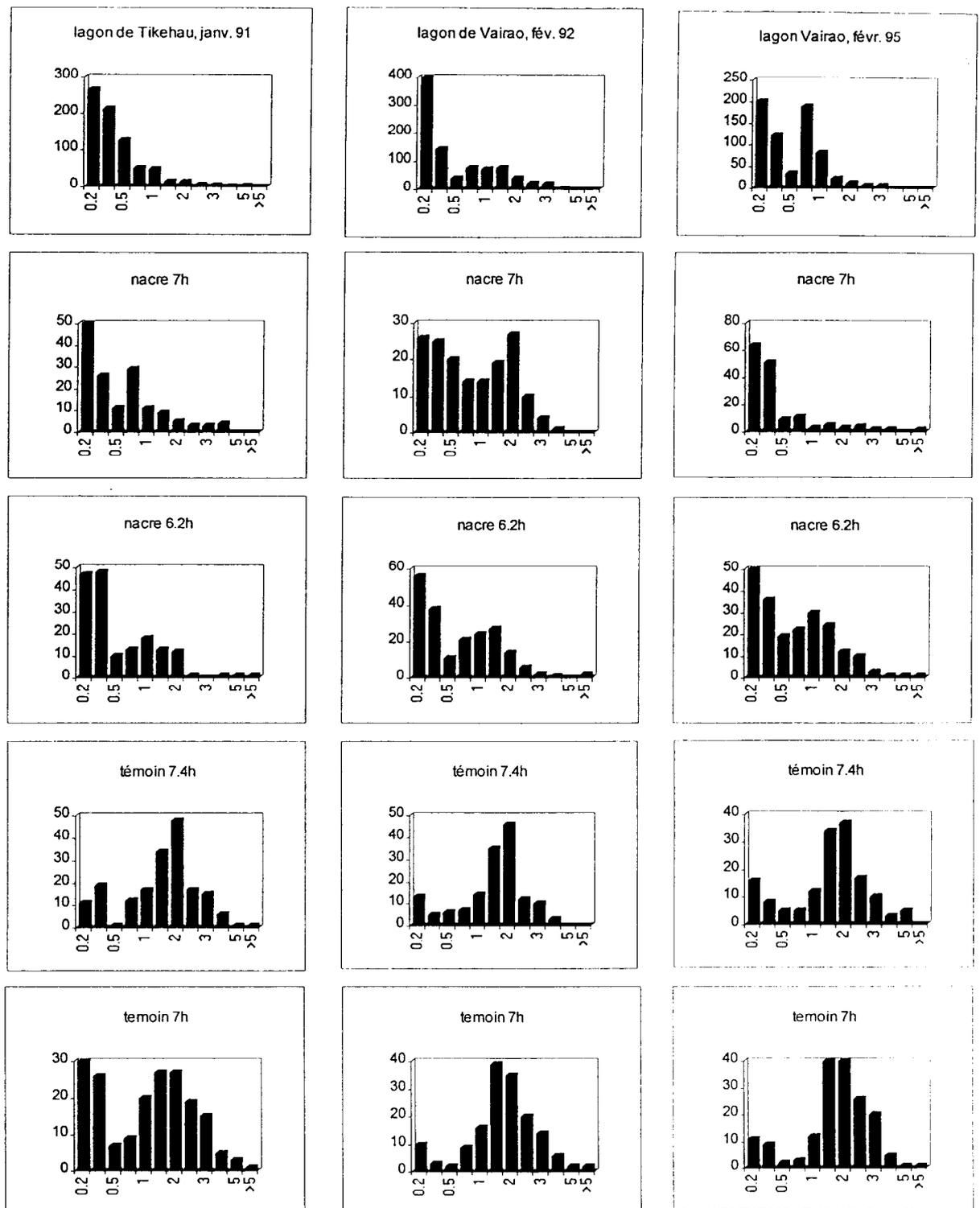


Figure 47. Spectre de tailles des cellules bactériennes dans les lagons (première ligne) et en fin d'incubations dans les 6 enceintes avec nacres ("nacre 7h" et "nacre 6.2h") et les 6 enceintes sans nacres ("témoin 7.4h" et "témoin 7h"). En abscisses: longueur des cellules en μm ; en ordonnées, nombre de bactéries comptées dans chaque classe de longueur.

ANNEXE I.2.**Tableau 51. Abondance des FLB en 10⁶/ml au cours des 3 expériences de rétention par les nacres**

Duree (h)	Expérience 1		Expérience 2				Expérience 3				
	Nacre	Témoi n	Nacre 1	Nacre 2	Témoi n1	Témoi n2	Nacre 1	Nacre 2	Témoi n1	Témoi n2	Témoi n3
0.000	0.819	0.819	2.724	2.724	2.724	2.724	2.993	2.993	2.993	2.993	2.993
0.083											
0.166											
0.350	0.898	0.874									
0.883	0.697	0.725									
1.083			2.619	2.706	3.038	2.123					
1.088							2.221	2.185	2.671		
1.250										2.637	2.553
1.400	0.683	0.743									
2.088							1.817	1.691	2.515		
2.250										2.284	2.457
2.417	0.611	0.711									
3.000			2.275	2.431	1.920		1.867	1.672	2.793		
3.250										2.200	2.404
3.400	0.623	0.755									
4.000							1.809	1.617	2.133		
4.150	0.670	0.811									
4.250										2.775	2.315
4.500			1.842	1.539	1.813	1.575					
5.000							1.592		2.500		
5.150	0.554	0.804									
5.467	0.550	0.820									
5.666			1.693	1.624	1.926	1.465					
6.250			1.595	1.495	1.878	1.469					
7.550			1.307	0.924	1.829	1.262					
8.600			1.080	0.976	1.434	1.325					
20.250										1.201	1.450

**Tableau 52. Abondance des Isochrysis en cellules/ml au cours des 3 expériences de rétention par les nacres**

Durée(h)	Expérience 1		Expérience 2 *			Expérience 3		
	nacre	Témoin	nacre 1	nacre 2	Témoin 1	nacre 1	nacre 2	Témoin 1
0	5253	5253	146000	146000	146000	129000	129000	129000
0.083			150500	130000	146000			
0.13	652	5111						
0.38				66000	130000			
0.48	261	5662						
0.67			124000	39000	132000			
0.97								
1.02	148	4381						
1.09						37000	52000	129000
1.27			54000	1980	124000			
1.42						990	1150	114000
1.53	75	4857						
1.75						1760	320	130000
1.97			13000	5940	135000			
2.00						650	76	133000
3.02					139000			140000
4.00								129000

ANNEXE I.3.**Contribution des bactéries à la ration des nacres en décembre**Avertissement

En italique les données et leur origine

En gras les valeurs servant au calcul final

Toutes les concentrations sont, sauf indication contraire, en mgC.m^{-3} Données de départ*bactéries > 3 μm : 9.72 mgC.m^{-3} (tab.19, DUFOUR et al., 1994)**COP total: 177.8 (tab.9, CHARPY et al., 1994a)**%COP < 3 μm : 77 % (tab.10, CHARPY et al., 1994a) =====> COP < 3 μm = 177.8 x 0.77 = 136.9**COP > 3 μm = 177.8 - 136.9 = 40.89*Calcul du COP > 35 μm On ne connaît pas la fraction du COP > 35 μm , mais les poids secs (CHARPY et al., 1994a)

or la fraction carbonée du poids sec est différente pour le zooplancton et pour les détritux;

*COP/P.S. = 0.226 pour le zooplancton (p44, CHARPY et al., 1994c)**et COP/P.S. = 0.137 pour les détritux (p44, CHARPY et al., 1994c)*On ne connaît pas la proportion du zooplancton et des détritux dans les classes de taille 35-200 μm et >200 μm

- En moyenne annuelle d'après le Tableau 8 de ce rapport:

*COP de 35 à 200 μm = 6.28**COP zooplancton de 35 à 200 μm = 3.92**COP détritique de 35 à 200 μm = 2.36*soit COP zooplancton de 35 à 200 μm = 0.624 x COP de 35 à 200 μm et COP détritique de 35 à 200 μm = 0.376 x COP de 35 à 200 μm *COP > 200 μm = 3.04**COP zooplanctonique > 200 μm = 1.88**COP détritique > 200 μm = 1.16*soit COP zooplanctonique > 200 μm = 0.618 x COP > 200 μm COP détritique > 200 μm = 0.382 x COP > 200 μm

-En décembre

*Poids sec du zooplancton et des détritux (P.S.) de 35 à 200 μm = 15.2 (tab.15, CHARPY et al., 1994a)**P.S. du zooplancton et des détritux > 200 μm = 6.5 (tab.16, CHARPY et al., 1994a)*

et d'après les proportions de COP zooplanctonique et détritique évaluées ci-dessus et les COP/P.S.:

*COP de 35 à 200 μm = 15.2 (0.226 x 0.624 + 0.137 x 0.376) = 2.93**COP > 200 μm = 6.5 (0.226 x 0.618 + 0.137 x 0.382) = 1.24*=====> **COP > 35 μm = 2.93 + 1.24 = 4.17**et comme COP 3 à 35 μm = COP tot - (COP < 3 μm + COP > 35 μm)**COP 3-35 μm = 177.8 - (136.9 + 4.17) = 36.73**calcul des COP bact. < 3 μm en déc.

ne sont pas dans DUFOUR et al., 1994

*mais N bact. = 1.05 10⁶ bact./ml en déc. (tab. 4, DUFOUR et al., 1994)**Proportion de bactéries > 3 μm en décembre = 0.2539 (tab.5, DUFOUR et al., 1994)*donc N bact. > 3 μm = 1.05 x 0.254 = 0.267 10⁶ bact./ml en déc.et par différence N bact. < 3 μm = 1.05 - 0.267 = 0.783 10⁶ bact./ml en déc.Une bactérie de la taille des bactéries libre (>3 μm) contient 12.4 10⁻¹⁵ gC: (p42, DUFOUR et al., 1994)D'où COP bact. < 3 μm = 0.789 10⁶ x 12.4 10⁻¹⁵ x 10⁶ gC.m⁻³**COP bact. < 3 μm = 9.71 10⁻³ gC.m⁻³**

Récapitulatif des biomasses en déc.COP en mgC.m^{-3} bact. $< 3\mu\text{m} = 9.71$ bact. $> 3\mu\text{m} = 9.72$ COP_{tot} $< 3\mu\text{m} = 136.9$ COP_{tot} $3-35\mu = 36.73$ COP_{tot} $> 35\mu\text{m} = 4.17$ Ingestion des particules en déc. cf. rapport présent pour les équationsX = taux de rétention des *Isochrysis*du COP $< 3\mu\text{m} = 136.9 \times 0.026X = 3.56X$ dont $9.71 \times 0.026X = 0.252X$ pour les bactériesdu COP de 3 à $35\mu\text{m} = 36.71X$, dont $9.72X$ de bactéries

Ingestion totale du COP

 $(3.56 + 36.71)X = 40.27X$ dont $(0.252 + 9.72)X = 9.97X$ de bactéries

soit 25% de bactéries

**ANNEXE I.4.****Experiences d'alimentation sur bacteries seules****Tableau 53. Abondance des bactéries et cyanobactéries en entrée et sortie des bacs.**

date	lieu	N cellules		/ml	
		Bact	comptées Cyanobact.	cellules 10 ⁶ bactéries	10 ³ cyanobact.
26 janv	entrée	387		0.261	
27 janv	sortie	409		0.396	
27 janv	sortie	414		0.294	
31 janv	sortie	410	14	0.549	18.7
2 févr	entrée	409	11	0.414	11.1
3 févr	sortie	411	3	0.353	2.6
8 févr	sortie	417	165	0.612	21.5
10 févr	entrée	376	109	0.407	14.2
10 févr	sortie	412	138	0.694	14.8
10 févr	sortie	381		0.667	
10 févr	sortie	358		0.652	
10 févr	entrée	383		0.697	
10 févr	sortie	386		0.676	
10 févr	sortie	429		0.673	

Tableau 54. Dimensions et volumes des bactéries contenues dans l'eau d'alimentation des enceintes.

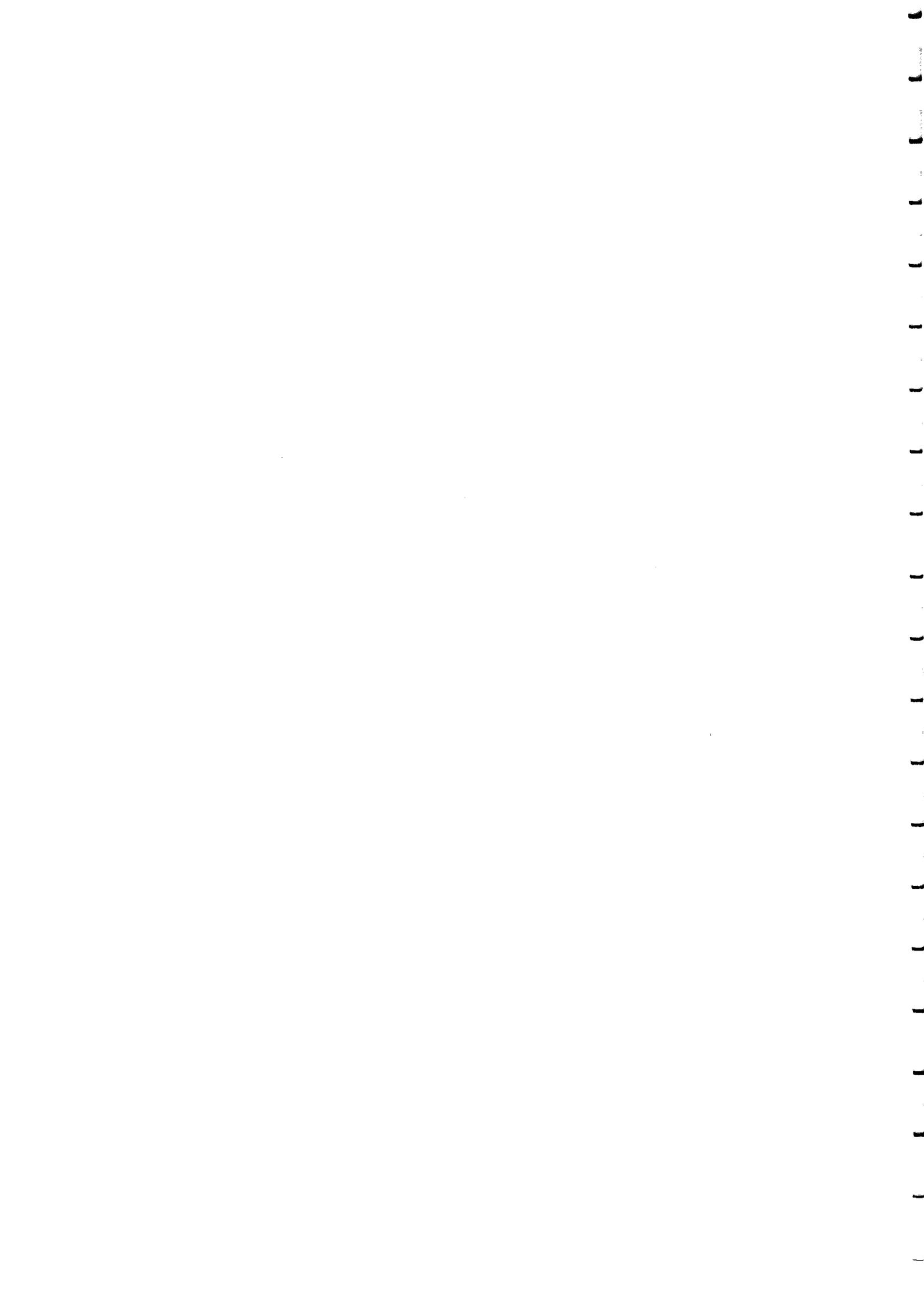
Date	forme	cocci	cocci	cocci	cocci	cocci	bacille	bacille	bacille
	longueur (µm)	0.2	0.33	0.5	0.75	1	0.75	0.75	1
	largeur (µm)						0.33	0.5	0.33
	vol/cell (µm ³)	0.004	0.019	0.065	0.221	0.523	0.064	0.147	0.085
26 janv	nombre de	64	39	9	3		28	39	33
2 fevr	cellules	67	39	9	5	1	26	6	12
10 fevr	mesurées	70	42	16	6		67	9	13
Date	forme	cocci	cocci	cocci	cocci	cocci	bacille	bacille	
	longueur (µm)	1	1.5	1.5	2	2	3	3	
	largeur (µm)	0.5	0.33	0.5	0.33	0.5	0.3	0.5	
	vol/cell (µm ³)	0.196	0.128	0.294	0.171	0.393	0.212	0.589	total
26 janv	nombre de	7	7	2	5			1	237
2 fevr	cellules	7	10	1	10	1	6		200
10 fevr	mesurées	8	2		1	2			236

**Tableau 55. Biomasse bactérienne dans l'eau d'alimentation des nacres. S et A: selon SIMON et AZAM (1989); F: selon FUHRMAN (1981)**

forme		coccoide	coccoide	coccoide	coccoide	coccoide	bacille	bacille	bacille	bacille
taille	long. ou diam.	0.2	0.33	0.5	0.75	1	0.75	0.75	1	1
taille	largeur						0.33	0.5	0.33	0.5
volume	$\mu\text{m}^3/\text{cell}$	0.004	0.019	0.065	0.221	0.523	0.064	0.147	0.085	0.196
nombre	$10^6/\text{ml}$	0.157	0.094	0.027	0.011	0.000	0.094	0.042	0.045	0.017
biomasse	$\mu\text{gC/l}$ (SetA)	0.545	0.799	0.477	0.407	0.049	1.678	1.231	0.955	0.596
biomasse	$\mu\text{gC/l}$ (F)	3.136	1.872	0.530	0.218	0.016	1.888	0.842	0.905	0.343
forme		bacille	bacille	bacille	bacille	bacille	bacille	total pour les	cyanobactéries	
taille	long. ou diam.	1.5	1.5	2	2	3	3		0.8	
taille	largeur	0.33	0.5	0.33	0.5	0.3	0.5	bactéries		
volume	$\mu\text{m}^3/\text{cell}$	0.128	0.294	0.171	0.393	0.212	0.589		0.268	
nombre	$10^6/\text{ml}$	0.015	0.002	0.012	0.002	0.005	0.000	0.525	0.013	
biomasse	$\mu\text{gC/l}$ (SetA)	0.399	0.104	0.399	0.123	0.170	0.052	7.984	0.527	
biomasse	$\mu\text{gC/l}$ (F)	0.296	0.047	0.250	0.047	0.094	0.016	10.500		

Tableau 56. Poids sec de chair comparé des nacres nourries sur eau de lagon filtrée sur $1\mu\text{m}$ et élevées en lagon.

Hauteur en mm extérieure	Poids sec de chair en g		Anomalies
	eau filtrée	lagon	
96	2.12	3.13	
102	1.8	3.66	
104	2.11	3.85	secrétion de coquille anormale
105	2.32	3.95	
107	2.62	4.15	
110	3.24	4.46	
120	2.79	5.58	secrétion de coquille anormale
121	3.36	5.7	secrétion de coquille anormale
124	2.86	6.08	
124	3.15	6.08	
130	6.12	6.87	
132	3.75	7.15	
135	6.01	7.57	



**Annexe II.****Tableau 57. Mesures en spectrophotométrie . Série d'Août 1995**

A : Absorptions, en m-1, aux différentes longueurs d'onde (en nm)
moyennes et, en 2e ligne, italique, σ

Δt	δt	250	254	260	270	280	290	300	320	340	360	380	400	
0	0	.76	.70	.65	.56	.46	.35	.26	.17	.12	.10	.07	.05	eau de mer
0	8	1.13	1.07	1.03	.97	.87	.70	.53	.30	.21	.15	.11	.09	2 + 5(\$)
0.1	6.2	1.12	1.05	.96	.89	.73	.48	.32	.17	.12	.07	.05	.03	#10
1	3.0	1.22	1.13	1.04	.96	.83	.62	.43	.22	.16	.10	.07	.04	4 + 6
		<i>.113</i>	<i>.106</i>	<i>.100</i>	<i>.113</i>	<i>.134</i>	<i>.141</i>	<i>.120</i>	<i>.049</i>	<i>.021</i>	<i>.028</i>	<i>.014</i>	<i>.007</i>	n=2
2-4	4 - 6	1.06	.98	.89	.81	.71	.53	.38	.23	.16	.11	.07	.06	1 - 12
		<i>.062</i>	<i>.059</i>	<i>.066</i>	<i>.067</i>	<i>.061</i>	<i>.055</i>	<i>.046</i>	<i>.029</i>	<i>.021</i>	<i>.019</i>	<i>.015</i>	<i>.011</i>	n=5
5.5	7.5	1.79	1.76	1.74	1.61	1.27	.81	.53	.34	.23	.16	.12	.10	témoins
		<i>.158</i>	<i>.167</i>	<i>.176</i>	<i>.177</i>	<i>.134</i>	<i>.072</i>	<i>.031</i>	<i>.011</i>	<i>.015</i>	<i>.011</i>	<i>.011</i>	<i>.010</i>	n=3

(\$) les huîtres des enceintes 2 et 5 ne se sont pas ouvertes. L'eau prélevée en fin d'expérimentation témoigne donc de la seule présence (prolongée) d'animaux, sans addition de DO*C.

B : Spectres différentiels (en m-1)

après soustraction de l'absorption due à l'eau de mer

Δt		250	254	260	270	280	290	300	320	340	360	380	400
0.1		.35	.35	.31	.33	.27	.13	.06	0				
1 hr		.46	.43	.39	.40	.37	.27	.17	.05	.04	0		
2 - 4 hr	.30	.28	.24	.25	.25	.18	.12	.06	.04	.01	0		
"2+5"		.35	.37	.38	.41	.41	.35	.26	.13	.09	.05	.04	.04
témoins	1.02	1.06	1.09	1.05	.81	.46	.27	.17	.11	.06	.05	.05	

Tableau 58. Série d'Août 95: Activité présente dans les différentes fractions ;

chiffres ramenés à la totalité des enceintes

Δt	n°	eau brute	eau acide	filtration acide	GF/F	DI*C	CO ₂ (piégé)	Σ CO ₂
		—	x 1 000 dpm	—	dpm	dpm	dpm	dpm
t0	10	9 762	8 804	7 981	87 920	957 280	---	---
	13	7 571					---	---
0.5	14	8 022					---	---
	15	7 626					---	---
1 hr	3	8 141	7 278	6 693	185 360	863 128	Ø	?
	4	7 581	7 445	6 522	141 050	136 720	1 717	138 437
	6	8 725	7 879	6 822	111 640	846 240	1 422	847 662
2	1	7 478	6 504	5 963	58 968	973 920	8 917	982 837
	7	7 468	6 644	6 952	58 024	824 112	8 905	833 017
	8	7 764	6 942	6 195	66 514	821 760	7 015	828 775
4 hr	9	5 405	5 900	5 335	75 874	< 0 ?	36 378	?
	11	6 925	5 372	5 375	60 828	1 553 248	23 404	1 576 652
	12	7 231	5 686	5 537	105 656	1 544 560	38 547	1 583 107
5.5	13	7 281	5 753	5 672	90 270	1 527 760	Ø	?
	14	7 000	5 379	5 249	155 464	1 621 096	Ø	?
	15	7 086	5 505	5 484	92 611	1 581 048	9 288	1 590 336

Ø : bullage non effectif

**Tableau 59. Série d'Août 95: Activités des différentes fractions**

(total par enceintes, en 103 dpm), valeurs moyennes

Δt	filtrat	particules	DI*C
t0	9 762		
0.5	7 740		
1	6 679	146	855
2	6 037	61	873
4	5 416	68	1 549
5.5	5 468	91	1 578

Tableau 60. Série d'Octobre 1994 : poids sec (lyophilisé) des nacres:

Br: branchies; Ma: manteau; Mu: muscle; Vi: viscères

n°	Br.	Ma.	Mu.	Vi.	total
	g	g	g	g	g
1	.290	.418	.985	.552	2.24
2	.325	.572	1.192	1.052	3.13
3	.327	.471	1.137	1.043	2.98
4	.356	.294	.807	.717	2.17
5	.380	.472	1.141	1.062	3.05
6	.426	.635	1.124	1.084	3.26
7	.485	.656	1.869	1.095	4.10
8	.400	.514	1.044	.735	2.69
9	.389	.530	1.385	.912	3.22
10	.288	.442	.941	.737	2.41
11	.359	.551	1.346	.860	3.12

N.B.: récipients non tarés.

Nous admettons:

- pour Mu et Vi: poids moyen 9.555 g (s=0.060) sur 10 pilluliers, avec des extrêmes à 9.680 et 9.504
- pour Br. et Ma: poids moyen 6.226 g (en fait: 6.219 (s=0.015), mais avec des extrêmes à 6.25 (2 fois) et 6.19 (1 fois) pour 18 fioles)

Tableau 61. Série de Février : Poids sec des animaux

n°	bran.	man.	mus.	visc.	total
	g	g	g	g	g
1	0.55	0.60	1.55	0.94	3.64
3	0.52	0.71	1.50	1.52	4.25
4	0.47	0.60	1.52	1.22	3.81
5	(0.54)	0.59	1.20	0.97	3.30
6	0.69	0.66	1.59	1.45	4.39
10	0.57	0.54	1.49	1.12	3.72
11	0.28	0.85	1.31	1.66	4.10
12	0.66	0.69	1.38	1.20	3.93
13	0.46	0.68	1.67	1.10	3.91
14	0.58	0.64 ?	1.42	1.25 ?	3.89
15	0.45	0.59	1.16	1.35	3.55



Tableau 62. Série de Mars : Poids sec des différents organes

n°	bran	man	mus	visc	jus	total
1	.49	.59	1.75	.81	1.08(*)	
2	.47	.59	1.58	.48	0.71	
3	---	.61	1.37	.93	1.00	
4	.49	.72	1.74	1.03	1.15	
5	.40	.65	1.73	.96	0.77	
6	.40	.67	1.67	1.05	0.90	
7	.40	.58	1.59	.99	1.13	
8	.43	.54	1.48	1.05	1.35	
9	.46	.73	1.82	1.12	0.93	
10	.45	.71	2.51	1.20	1.17	
11	.39	.54	1.28	.93	1.39	
12	.51	.60	1.40	1.20	0.94	

Tableau 63. Série d'Août : Poids des différents organes

Δt	n°	branchies	manteau	muscle	viscères	jus	total organes
t0	10	.507	.559	1.278	.740	2.581	3.08
	T	.467(*)	.879(*)	1.265	1.044		3.65
	3	.376	.650	1.402	1.019	.790	3.45
1	4	.576	.661	1.454	1.036	1.000	3.73
	6	.563	.882	1.562	1.000	.644	4.01
	1	.475	.601	1.272	1.021	.859	3.37
2	7	.389	.664	1.635	.974	.748	3.66
	8	.418	.546	1.099	.795	.854	2.86
	9	.504	.626	1.408	1.086	.764	3.62
4	11	.462	.552	.980	.853	.532	2.85
	12	.481	.755	.932	.854	.945	3.02
byssus(£)		0.730					

(*) en fait, branchies + manteau

(£) en fait, trois byssus, avec leur glande (provenant des n° 9, 12 et ??) , prélevés lors de la dissection, non rincés.

Tableau 64. Série d'Août 1995: Activité des différents organes: branchies (B), manteau (P, pour palium), muscle (M), viscères (V), total figuré (Σorg) et "jus" (J).

Pour les 4 fractions figurées, le % du total (% de Σorg) est donné (italique); pour Σorg, nous donnons la proportion de l'activité initiale Q0*.

Δt	n°	B	%	P	%	M	%	V	%	Σorg	Q0*	J
0 10	72	52.1	22 853	16.4	10 665	7.7	33 198	23.8	139	1.3	142 890	
	567								283			
	3	558 844	53.5	160 316	15.4	73 472	7.0	250 528	24.0	1 043 160	9.6	257 398
1	4	779 108	62.5	185 166	14.8	77 143	6.2	205 175	16.5	1 246 592	11.5	254 770
	6	335 170	56.4	142 991	24.1	42 794	7.2	73 323	12.3	594 278	5.5	172 468
	1	770 352	52.3	194 046	13.2	92 084	6.2	416 055	28.2	1 472 537	13.6	224 081
2	7	817 212	54.6	230 513	15.4	129 026	8.6	320 070	21.4	1 496 821	13.8	286 465
	8	655 974	50.7	233 892	18.1	103 275	8.0	300 260	23.2	1 293 401	12.0	370 893
	9	605 418	52.0	226 718	19.5	70 439	6.0	261 699	22.5	1 164 274	10.8	258 581
4	11	755 876	55.3	206 395	15.1	73 824	5.4	330 990	24.2	1 367 085	12.6	201 689
	12	331 562	39.1	292 647	34.5	47 861	5.6	175 110	20.7	847 180	7.8	343 542
moyenn		52.8		18.6		6.8		21.7				
e												
σ			5.9		6.4		1.1		4.4			
byssus	119 894											

**Tableau 65. Série de Février: Distribution de l'activité dans les différents organes en % du total (% de Σ org)**

Δt	n°	B	P	M	V
1	10	54.1	17.2	16.9	11.7
	12	51.0	18.9	11.0	18.9
	15	50.4	18.8	15.5	15.3
2	13	63.4	11.3	12.6	12.6
	14	59.5	16.9	8.9	14.5
	6	51.7	10.8	11.9	25.4
	11	47.9	20.3	9.3	22.5
3	4	60.6	13.8	14.1	11.6
5.5	1	40.9	15.1	23.3	20.4
	3	54.6	11.8	17.1	16.3
	5	49.1	16.4	12.4	22.2
moyenne	53.0	15.6	13.9	17.4	
σ		6.4	3.3	4.2	4.8

Tableau 66. Série d'Août 1995: Essai de bilan du traceur .

Chiffres en 103 dpm. Les valeurs en italique comportent des incertitudes (mesures manquantes, etc).

VQ* représente la différence entre le total trouvé et l'activité introduite au départ, Q0* (10 807.103 dpm).

Δt	n°	filtrat	partic.	Σ CO2	organes	jus	total	VQ*
t0	10	9 762	88	957	139	143	11 089	+ 282
1	3	6 693	185	864	1 043	257	9 043	- 1 764
	4	6 522	141	138	1 247	255	8 303	- 2 504
	6	6 822	112	848	594	172	8 548	- 2 259
2	1	5 963	59	983	1 472	224	8 701	- 2 106
	7	6 952	58	833	1 497	286	9 626	- 1 181
	8	6 195	66	829	1 293	371	8 754	- 2 052
4	9	5 335	76	<i>1 600</i>	1 164	259	8 434	- 2 373
	11	5 375	61	<i>1 577</i>	1 367	202	8 582	- 2 225
	12	5 537	106	1 583	847	343	8 416	- 2 391
5.5	13	5 672	90	<i>1 540</i>	0	0	7 299	- 3 508
	14	5 249	155	<i>1 630</i>	0	0	7 034	- 3 773
	15	5 484	93	1 590	0	0	7 167	- 3 640

Tableau 67. Activités dans les différents compartiments, en % de Q0*: série d'Octobre 1994

Q0* = 12 467 . 103 dpm

Après correction pour étalon interne

Δt (hr)	n°	eau brute	filtr ac.	DIC	Σ CO2	CO2	particulaire 0.2 μ m	-----organes-----				Σ	
								B	P	M	V		
0	1	97.6						1.368	0.304	1.556	2.430	5.658	
	4	102.4						0.633	0.070	0.387	1.160	2.250	
	9							1.230	0.203	1.204	2.980	5.617	
1.5	5	86.97						2.500	0.364	2.039	4.920	9.823	
	8	71.03				0.34		3.174	0.448	4.140	6.240	14.002	
3.5	6	72.41					0.85	0.409	0.483	3.521	8.460	12.873	
	10	62.89					0.58	5.003	0.777	6.336	16.910	29.026	
	2	69.88						5.656	0.823	5.340	14.320	26.139	
5	3	53.90					1.203	1.444	5.415	0.750	4.300	10.410	20.875
	7	53.12					1.139	1.112	2.758	0.263	3.950	7.370	14.341
	11	58.96					1.356	1.491	3.150	0.364	4.640	7.990	16.144

**Tableau 68. Activités dans les différents compartiments, en % de Q0*: série de Février 95**

Q0* = 4 839 . 103 dpm

Δt (hr)	n°	eau brute	filtr. ac.	DIC	CO2	ΣCO2	part. 0.2 μm	----- organes-----					J
								B	P	M	V	Σ	
1	10	66.40	59.60	5.15	0.093		1.20	2.17	0.69	0.68	0.47	4.01	5.13
	12	66.30	67.19	<0	0.092			2.14	0.79	0.46	0.79	4.19	5.61
	15	69.46	60.22			0.105		1.94	0.72	0.60	0.59	3.84	4.90
2	13	63.05	50.94	6.22	0.010		1.04	3.12	0.56	0.63	0.62	4.92	4.38
	14	60.18	53.40	0.99	0.008		0.40	2.08	0.59	0.31	0.51	3.49	4.75
	6	50.18	47.37	<0	0.407		0.63	2.60	0.54	0.60	1.28	5.02	5.52
	11	52.85	60.22	<0	0.236		2.17	2.99	1.27	0.58	1.40	6.24	4.20
3	4	60.16	48.94	5.08	0.412		1.80	2.87	0.65	0.67	0.55	4.73	7.34
5.5	1	44.33	39.25	2.52	1.000		0.386	1.82	0.67	1.04	0.91	4.40	4.83
	3	51.50	41.46	3.26	0.934		-	2.37	0.51	0.74	0.71	4.34	5.70
	5	57.31	45.88	9.16	0.890		1.01	2.73	0.91	0.69	1.23	5.56	4.17
5.7	7	69.38	51.56	10.79	0.727		0.411						
(T)	8	56.36	45.61	5.89	0.682		0.231						
	9	60.53	51.87	5.48	0.621		0.421						

Tableau 69. Activités dans les différents compartiments, en % de Q0*: Série de Mars 95

Q0* = 4 839 . 103 dpm

Δt (hr)	n°	eau brute	filtr. ac.	DIC	CO2	ΣCO2	particulaire 0.2 μm	GF/F	----- organes-----					Jus
									B	P	M	V	Σ	
1	1	66.62	64.61	6.42	0.040		2.94	1.23	16.36	1.29	2.84	23.57	44.06	5.26
	6	64.77	64.90	4.22	0.073		2.55	1.05	3.43	0.91	0.78	7.01	12.13	3.88
	9	61.18	63.66	7.56	0.077		2.64	1.25	11.64	0.83	1.81	3.56	17.84	8.42
3	2	56.67	52.50	5.74	0.40		2.23	0.89	6.88	1.72	1.87	0.57	11.04	1.63
	7	57.70	50.29	9.10	0.48		2.38	1.33	3.07	1.43	1.23	3.82	9.55	5.60
	10	58.50	50.52	9.64	0.44		2.36	1.13	5.57	2.00	21.25	4.52	33.35	17.29
5	4	53.16	46.14	10.44	1.40		1.17	0.44	9.96	1.49	1.53	8.75	21.73	6.57
	5	57.74	47.24	13.66	1.34		1.54	0.71	2.14	1.42	1.37	5.31	10.24	3.55
	8	56.24	47.70	13.25	1.42		1.52	0.93	2.78	1.27	0.94	8.17	13.16	4.86
7	13	77.85	63.96	15.63			6.00	10.70						
	14	71.84	57.21	16.81	0.38		5.95	5.36						
(T)	15	70.55	52.27	19.01	0.72		5.12	3.83						
22	3	31.26	20.88	14.86			1.35	0.60		0.36	0.98	2.12		4.46
	11	32.37	23.94	11.18	6.03		1.39	1.05	1.44	1.06	1.09	4.87	8.45	8.22
	12	30.60	17.00	12.60	5.35		0.83	0.41	4.55	1.38	1.01	11.64	18.58	2.90

**Tableau 70. Activités dans les différents compartiments, en % de Q0*: série d'Août 95**

Q0* = 10 535 . 103 dpm

Δt (hr)	n°	eau		DIC	CO2	ΣCO2	part. GF/F	----- organes-----					J
		brute	filtr. ac.					B	P	M	V	Σ	
		a	b					c	d	e	f	g	
0.1	10	92.66	75.76	9.09	-	9.09	0.835	0.690	0.22	0.10	0.31	1.32	1.36
0.5	13	84.08											
	14	89.10											
	15	84.70											
1	3	77.28	63.53	8.19	-	8.20	1.76	5.30	1.52	0.70	2.38	9.90	2.44
	4	71.96	61.91	1.30	0.015	1.314	1.34	7.39	1.76	0.73	1.95	11.83	2.42
	6	82.82	64.76	8.03	0.013	8.05	1.06	3.18	1.36	0.41	0.70	5.64	1.64
2	1	70.98	56.60	9.24	0.085	9.33	0.56	7.31	1.84	0.87	3.95	13.98	2.13
	7	70.89	63.07	7.82	0.085	7.91	0.55	7.76	2.19	1.22	3.04	14.21	2.72
	8	73.70	58.80	7.80	0.067	7.87	0.63	6.23	2.22	0.98	2.85	12.28	3.52
4	9	56.00	50.64	4.69	0.345	5.04	0.72	5.74	2.15	0.67	2.48	11.05	2.45
	11	65.73	51.02	14.74	0.222	14.97	0.55	7.17	1.96	0.70	3.14	12.98	1.91
	12	68.64	52.56	14.66	0.366	15.03	1.00	3.15	2.78	0.45	1.66	8.04	3.26
5.5	13	80.9	63.0	16.96	-	17.0	1.01						
	14	77.7	58.3	18.0	-	18.0	1.73						
	15	78.7	60.9	17.6	0.103	17.7	1.03						

a: eau de mer, non filtrée, non acidifiée; b: filtrat (GF/F) acidifié; c: carbone inorganique dissous;
d: CO2 gazeux piégé; e: = c + d; f: fraction particulaire (GF/F); g: Branchies; h: Manteau (P pour "palium");
i: Muscle; j: Viscères; k: total des organes; l: "jus"



Table des illustrations.

Figure 1. Spectre de rétention relative de trois huîtres.....	11
Figure 2. Spectre de rétention estimé à partir de quatre mesures consécutives sur un même individu. (moyenne et intervalle de confiance à 95 %).....	12
Figure 3. Rétention des microalgues du milieu naturel.....	13
Figure 4. Efficacité de la rétention des cyanobactéries <i>Synechococcus</i> comparée à celle des microalgues.....	13
Figure 5. Rétention des Cyanobactéries <i>Synechococcus</i> par deux séries d'huîtres.....	14
Figure 6. Spectres de tailles des bactéries après environ 7 heures d'incubation dans de l'eau du lagon de Vairao enrichie en matière organique dissoute et débarrassée de ses bactérivores. A gauche en présence de nacres, à droite sans nacres.....	17
Figure 7. Spectre de taille des bactéries des lagons de Tikehau et Vairao, moyenne de 3 prélèvements (2303 cellules mesurées).....	18
Figure 8. Bactéries dans les enceintes témoins en excès des bactéries dans les enceintes avec nacres.....	18
Figure 9. Evolution des bactéries (FLB) au cours des expériences 1 et 2. Abondances (cercle), intervalle de confiance (barre verticale) et courbe d'ajustement.....	20
Figure 10. Evolution des bactéries (FLB) au cours de l'expérience 3. Abondances (cercle), intervalle de confiance (barre verticale) et courbe d'ajustement exponentielle.....	22
Figure 11. Pourcentage de FLB consommé par g de poids sec de nacre Modèle exponentiel: $(\exp(-\mu't) - \exp(-\mu)) \times 100/PS$	24
Figure 12. Spectre de taille des bactéries dans l'eau d'alimentation des bacs.....	31
Figure 13. Comparaison des poids sec des nacres élevées pendant 28 jours sur des bactéries par rapport à des nacres en élevage dans le lagon de Takapoto. Les 3 courbes représentent la relation moyenne et son intervalle de confiance à Takapoto et les points indiquent la relation pour les nacres élevées sur bactéries.....	32
Figure 14. Schéma des enceintes utilisées.....	43
Figure 15. Spectres d'absorption de la matière organique dissoute (absorption brute et absorption corrigée de l'absorption de l'eau de mer).....	47
Figure 16. Diminution de l'activité de la matière organique dissoute restant dans l'eau.....	49
Figure 17. Augmentation du carbone minéral.....	51
Figure 18. Evolution de l'activité totale dans les organes.....	52
Figure 19. Augmentation d'activité dans la phase particulière.....	55
Figure 20. Courbes de fréquence cumulée des longueurs de particules.....	75
Figure 21. Différence de distribution des particules dans l'eau de mer et dans les contenus stomacaux.....	76
Figure 22. Différence de longueur moyenne entre les algues trouvées dans l'eau et dans l'estomac pour un même genre.....	77
Figure 23. Histogrammes de fréquence de taille (longueur) de l'algue <i>Naviculaceae navicula</i> dans l'eau et le contenu stomacal.....	77
Figure 24. Histogrammes de fréquence de taille (longueur) de l'algue <i>Naviculaceae mastogloia</i> dans l'eau et le contenu stomacal.....	78
Figure 25. Histogrammes de fréquence de taille (longueur) de l'algue <i>Nitzchiaceae nitzchia</i> dans l'eau et le contenu stomacal.....	78
Figure 26. Histogrammes de fréquence de taille (longueur) de l'algue <i>Cymbellaceae amphora</i> dans l'eau et le contenu stomacal.....	79
Figure 27. Histogrammes de fréquence de taille (longueur) de l'algue <i>Fragilariaceae grammathophora</i> dans l'eau et le contenu stomacal.....	79
Figure 28. Différence de composition relative entre le contenu stomacal et le milieu environnant.....	80
Figure 29. Distribution de fréquences des algues dans les prélèvements d'eau. (résultats exprimés en pourcentage).....	84
Figure 30. Dinoflagellés observés au microscope inversé.....	85
Figure 31. Distribution de fréquences des algues en pourcentage dans les pseudofèces.....	86
Figure 32. Distribution de fréquences des algues dans les contenus stomacaux. (résultats exprimés en pourcentage).....	88



Figure 33. Poids sec de chair des petites huîtres en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 % -	104
Figure 34. Poids sec de chair des grosses huîtres en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 %	104
Figure 35. Poids sec de coquille des petites huîtres en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 %	105
Figure 36. Poids sec de coquille des grosses huîtres en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 % -	106
Figure 37. Poids sec de chair en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 %	111
Figure 38. Poids sec de muscle en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 %	111
Figure 39. Poids sec de gonade en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 %	112
Figure 40. Poids sec de manteau en fonction du régime moyenne et intervalle de confiance à 95 %	112
Figure 41. Organigramme de l'expérience 3 (les cases grisées correspondent au sacrifice à J30).	117
Figure 42. Comparaison de différentes variables de biométrie mesurées à J30.	120
Figure 43. Comparaison des différentes variables de biométrie mesurées à J46.	122
Figure 44. Evolution au cours de l'expérience des poids sec de chair et de coquille en fonction des régimes... ..	123
Figure 45. Variation mensuelle de biomasse de chair et de coquille par régime	124
Figure 46. Part relative des divers compartiments du particulaire dans le lagon de Takapoto	129
Figure 47. Spectre de tailles des cellules bactériennes dans les lagons (première ligne) et en fin d'incubations dans les 6 enceintes avec nacres ("nacre 7h" et "nacre 6.2h") et les 6 enceintes sans nacres ("témoin 7.4h" et "témoin 7h"). En abscisses: longueur des cellules en μm ; en ordonnées, nombre de bactéries comptées dans chaque classe de longueur.	139



Table des tableaux

Tableau 1. Coefficients de corrélation de Bravay - Pearson (r) et de leur niveau d'incertitude pour les relations [FLB] en fonction de l'exponentielle de la durée.....	23
Tableau 2. Modélisation de la décroissance des FLB dans les enceintes contenant des nacres et les témoins. Equation de la régression des log népériens de la concentration en FLB en fonction de la durée d'incubation t . FLB en $10^6 \cdot \text{ml}^{-1}$ et t en h. Degré de signification des pentes et ordonnées à l'origine: ***: $\geq 1\%$ **: $\geq 5\%$, NS: non significatif. (n): nombre de mesures.....	25
Tableau 3. Comparaison des taux de décroissance des FLB dans les enceintes nacres et témoins; test de Fisher Snedecor. Valeurs de F et degré de signification des différences: ** $\geq 1\%$ * : $\geq 5\%$, NS: non significatif.....	25
Tableau 4. Volume d'eau clarifié de ses FLB en ml, par h et g de poids sec de nacres. μ et μ' sont les taux de décroissance des FLB dans les enceintes nacres et témoins respectivement.....	26
Tableau 5. Modélisation de la décroissance des Isochrysis dans les enceintes contenant des nacres et leurs témoins. Equation de la régression $\text{Ln}[\text{Isochrysis}_t] = \mu t + \text{Ln}[\text{Isochrysis}_0]$. t en heures. Degré de signification des pentes et ordonnées à l'origine: ***: $\geq 1\%$ **: $\geq 5\%$, NS: non significatif. (n): nombre de mesures.....	27
Tableau 6. Volume d'eau clarifié de ses Isochrysis en ml, par h et g de poids sec de nacres. μ et μ' = taux de décroissance des Isochrysis dans les enceintes nacres et témoins.....	27
Tableau 7. Proportion des bactéries retenues par les nacres.....	28
Tableau 8. Biomasses et productions moyennes annuelles des différents compartiments trophiques dans leurs différentes classes de taille dans le lagon de Takapoto. En gras les valeurs publiées et leur origine. Les autres valeurs sont déduites par sommation ou différences des valeurs publiées.....	34
Tableau 9. Abondance des bactéries après incubation (chiffres en $10^3 \text{ cellules} \cdot \text{ml}^{-1}$).....	46
Tableau 10. Table des symboles.....	48
Tableau 11. Expérimentations de Mars : Activité dans les compartiments "huître" Activité totale, en 103 dpm par enceinte.....	53
Tableau 12. Série de Mars 1995: Activité particulière (en d.p.m., total par enceinte; moyennes).....	55
Tableau 13. Activité, en dpm, relarguée par des coquilles Une seule valve à chaque fois; plusieurs répliques, sur des valves différentes.....	56
Tableau 14. Taux de disparition de la MOD, en admettant une cinétique exponentielle C_0 : concentration de MOD additionnelle.....	62
Tableau 15. Temps de renouvellement du carbone dans les huîtres.....	71
Tableau 16. Répartition des particules par taille.....	76
Tableau 17. Composition des particules non minérales dans le lagon.....	84
Tableau 18. Résultats bruts des comptages dans l'eau exprimés en pourcentage moyen par prélèvement.....	85
Tableau 19. Composition des pseudofèces.....	86
Tableau 20. Résultats bruts des comptages (moyenne par nacre) en pourcentage.....	87
Tableau 21. Composition des contenus stomacaux.....	87
Tableau 22. Résultats bruts des comptages dans les contenus stomacaux exprimés en pourcentage.....	88
Tableau 23. Résultats bruts des comptages effectués sur les fèces en effectifs totaux par nacre.....	89
Tableau 24. Composition de l'eau, des pseudofèces et des contenus stomacaux. (données exprimées en pourcentage).....	90
Tableau 25. Temps de transit par huître et par bac.....	95
Tableau 26. Résultat global.....	96
Tableau 27. Variabilité entre les bacs.....	96
Tableau 28. Temps de transit des animaux à jeun.....	97
Tableau 29. Résultats globaux des temps de transit des animaux à jeun.....	97
Tableau 30. Analyse de variance selon les facteurs de traitements et la taille.....	103
Tableau 31 Test SNK.....	103
Tableau 32. Test SNK.....	105
Tableau 33. Indices de condition.....	106
Tableau 34. Comparaison entre l'eau de mer du lagon et celle du réseau.....	110
Tableau 35. Analyse de variance pour les 7 traitements.....	110



Tableau 36. Hauteurs et poids des différents lots.....	110
Tableau 37. Valeurs moyennes et dispersion pour les poids secs de chair.....	111
Tableau 38. Analyse de variance sur les 6 traitements (lot 6 écarté).....	111
Tableau 39. Test SNK sur les poids secs de chair.....	112
Tableau 40. Test SNK sur les poids secs de muscle.....	112
Tableau 41. Test SNK sur les poids secs des viscères.....	113
Tableau 42. Valeurs individuelles des poids secs de chair pour le traitement 6.....	113
Tableau 43. Comparaison avec les huîtres de même taille à Takapoto.....	113
Tableau 44. Analyse de variance à deux facteurs hiérarchisés (Etude d'un effet bac).....	119
Tableau 45. Comparaison multiple de différentes variables de biométrie mesurées à J30.....	121
Tableau 46. Comparaison multiple de différentes variables de biométrie mesurées à J46.....	121
Tableau 47. Comparaison entre les 3 expériences des gains de poids sec de chair par régime.....	125
Tableau 48. Taille des bactéries dans les lagons.....	137
Tableau 49. Abondance des bactéries dans les enceintes témoins et avec nacres en fin d'incubation. Durée d'incubation, poids sec de nacres, nombre de bactéries comptées et concentrations bactérienne en fin d'incubation.....	137
Tableau 50. Longueur des bactéries dans les enceintes témoins et avec nacres en fin d'incubation.....	138
Tableau 51. Abondance des FLB en 10^6 /ml au cours des 3 expériences de rétention par les nacres.....	140
Tableau 52. Abondance des Isochrysis en cellules/ml au cours des 3 expériences de rétention par les nacres.....	141
Tableau 53. Abondance des bactéries et cyanobactéries en entrée et sortie des bacs.....	144
Tableau 54. Dimensions et volumes des bactéries contenues dans l'eau d'alimentation des enceintes.....	144
Tableau 55. Biomasse bactérienne dans l'eau d'alimentation des nacres. S et A: selon SIMON et AZAM (1989); F: selon FUHRMAN (1981).....	145
Tableau 56. Poids sec de chair comparé des nacres nourries sur eau de lagon filtrée sur $1\mu\text{m}$ et élevées en lagon.....	145
Tableau 57. Mesures en spectrophotométrie. Série d'Août 1995.....	147
Tableau 58. Série d'Août 95: Activité présente dans les différentes fractions ;.....	147
Tableau 59. Série d'Août 95: Activités des différentes fractions.....	148
Tableau 60. Série d'Octobre 1994 : poids sec (lyophilisé) des nacres:.....	148
Tableau 61. Série de Février : Poids sec des animaux.....	148
Tableau 62. Série de Mars : Poids sec des différents organes.....	149
Tableau 63. Série d'Août : Poids des différents organes.....	149
Tableau 64. Série d'Août 1995: Activité des différents organes: branchies (B), manteau (P, pour palium), muscle (M), viscères (V), total figuré (Σ org) et "jus" (J)......	149
Tableau 65. Série de Février: Distribution de l'activité dans les différents organes.....	150
Tableau 66. Série d'Août 1995: Essai de bilan du traceur.....	150
Tableau 67. Activités dans les différents compartiments, en % de $Q0^*$: série d'Octobre 1994.....	150
Tableau 68. Activités dans les différents compartiments, en % de $Q0^*$: série de Février 95.....	151
Tableau 69. Activités dans les différents compartiments, en % de $Q0^*$: Série de Mars 95.....	151
Tableau 70. Activités dans les différents compartiments, en % de $Q0^*$: série d'Août 95.....	152